



**INTERAÇÕES TRITRÓFICAS DE INSETOS E PLANTAS: EFEITOS DO TAMANHO DE MANCHA DE
HYPTIS SUAVEOLENS POIT. (LAMIACEAE) E DA COMPLEXIDADE AMBIENTAL SOBRE
AGROMIZÍDEOS MINADORES DE FOLHAS E SEUS PARASITÓIDES.**

Este exemplar corresponde à recepção final da tese defendida pelo (a) candidato a)
Jarbas Marçal de Queiroz
Jans
e aprovada pela Comissão Julgadora.
12/08/96

Jarbas Marçal de Queiroz

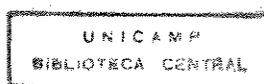
Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para obtenção
do título de Mestre em Ciências Biológicas (Ecologia).

Orientadora:

Prof. Dra. Maria Alice Garcia

Campinas

1996



6114119

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	T/Unicamp
	Q32i
V.	Ex. 01
T.º DE FOLHAS	28.511
PROC.	667/96
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 14,00
DATA	11/09/96
N.º CPD	

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

Q32i

Queiroz, Jarbas Marçal de

"Interações tritróficas de insetos e plantas : efeitos do tamanho de mancha de *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae) e da complexidade ambiental sobre agromizídeos minadores de folhas e seus parasitóides" / Jarbas Marçal de Queiroz.
-- Campinas, SP : [s.n.], 1996.

Orientador: Maria Alice Garcia.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

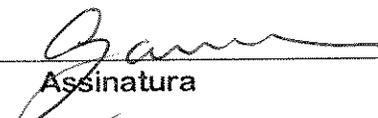
1. Interação inseto-plantas. 2. Lamiaceae. 3. Agromyzidae
I. Garcia, Maria Alice. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 12 de agosto de 1996

BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

Prof. Dra. Maria Alice Garcia (Orientadora)


Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto


Assinatura

Prof. Dr. Angelo Pires do Prado


Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares

Assinatura

Para a Fla, com um beijo carinhoso !

ÍNDICE

Agradecimentos.....	i
1 - Introdução geral.....	1
2 - Objetivo geral.....	9
3 - O sistema em estudo.....	10
4 - Efeitos do tamanho de mancha de <i>Hyptis suaveolens</i> Poit. (Lamiaceae) e da complexidade ambiental sobre <i>Calycomyza</i> spp. (Diptera: Agromyzidae) na Serra do Japi.	
4.1 - Introdução.....	15
4.2 - Objetivos.....	18
4.3 - Materiais e métodos.....	19
4.3.1 - Abundância de agromizídeos em manchas naturais de plantas.....	19
4.3.2 - Colonização de manchas experimentais de plantas por agromizídeos.....	20
4.3.3 - Análise estatística.....	25
4.4 - Resultados.....	26
4.4.1 - Abundância de agromizídeos em manchas naturais de plantas.....	26
4.4.2 - Colonização de manchas experimentais de plantas por agromizídeos.....	32
4.5 - Discussão.....	42
5 - Efeitos do tamanho de mancha de plantas e da complexidade ambiental sobre parasitóides de agromizídeos minadores em <i>Hyptis suaveolens</i> Poit. (Lamiaceae).	

5.1 - Introdução.....	46
5.2 - Objetivos.....	51
5.3 - Materiais e métodos.....	51
5.3.1 - Intensidade de parasitoidismo de minadores em condições naturais.....	51
5.3.2 - Efeito da densidade de minadores sobre a taxa de parasitoidismo em condições naturais.....	52
5.3.3 - Efeito do tamanho de mancha e da complexidade ambiental sobre a taxa de parasitoidismo de minadores.....	53
5.3.4 - Análise estatística.....	54
5.4 - Resultados.....	55
5.4.1 - Intensidade de ataque de parasitoidismo de minadores em condições naturais.....	55
5.4.2 - Efeito da densidade de minadores sobre a taxa de parasitoidismo em condições naturais.....	57
5.4.3 - Efeito do tamanho de mancha e da complexidade ambiental sobre a taxa de parasitoidismo de minadores.....	59
5.5 - Discussão.....	62
6 - Conclusões.....	64
7 - Resumo.....	70
8 - Summary.....	72
9 - Bibliografia.....	73

Agradecimentos

À Profa. Dra. Maria Alice Garcia, a Alika, por ter orientado este trabalho e dedicado a mim sua atenção e muita paciência durante estes anos de Mestrado.

Aos Membros da Pré-Banca e da Banca Examinadora que aceitaram prontamente o convite e contribuíram com boas sugestões e correções necessárias no trabalho escrito.

À Secretaria de Educação e à Guarda Municipal de Jundiaí-SP, por terem facilitado meu acesso à Serra do Japi e a utilização das instalações da Base de Estudos e Educação Ambiental da Prefeitura local durante a realização do trabalho de campo.

Aos ocupantes diários da Base no Japi, Profa. Claudete, “seu” Lauro, Zaira, Ronaldo e Éder, pelo carinho dedicado durante todo o tempo em que estive na Serra.

Aos preciosos auxílios no trabalho de campo do “seu” Lauro, José Carlos, Flavia, Arlindo e Alika.

À Flavia, ao Jonas e à Claudita, pela ajuda carinhosa e amizade dedicada, um grande abraço !!!

Aos amigos e colegas de turma do curso de Ecologia, aquele abraço !!!

Aos Professores do curso de Ecologia e aos Funcionários do Depto. de Zoologia, pelo estímulo e carinho durante estes anos de Unicamp.

À Flavia, Zeca, Arlindo, Paulo Inácio, Andréa T. e Prof. João, pelas sugestões e discussão crítica durante a redação da tese.

Aos trabalhos de identificação prestados pelo Dr. Angelo Pires do Prado (minadores, Depto. Parasitologia, Unicamp) e pelo Dr. J. Noyes (parasitóides, Museu Britânico em Londres).

Ao Renatinho Goldemberg por algumas das fotos apresentadas neste trabalho.

À Flavia e à Adrianinha por terem ajudado com o Summary.

Ao CNPq, pela bolsa concedida, e à Coordenação do Curso de Ecologia pelos vários auxílios prestados durante a realização do trabalho.

1 - Introdução geral

Todas as comunidades terrestres de insetos baseadas em produtividade primária são compostas de, no mínimo, 3 níveis tróficos - plantas, herbívoros e inimigos naturais - (Price *et al.* 1980). Quando se está interessado em avaliar o impacto de características individuais das plantas ou de uma comunidade de plantas sobre insetos herbívoros, deve-se também considerar os efeitos sobre seus inimigos naturais. Desde que Price e colaboradores afirmaram que não haveria progresso nos estudos de interações de insetos e plantas sem uma consideração do caráter multitrófico desses sistemas, vários trabalhos foram realizados seguindo essa abordagem (Faeth 1985, 1990b, 1992; Kahn & Cornell 1989; Kato 1994a, b; para revisão ver Letourneau 1988).

Uma importante linha de pesquisa que trabalha com insetos terrestres aborda a importância da dispersão dos recursos influenciando populações de consumidores. Se um forrageador ótimo deve concentrar esforços em áreas de altas densidades do seu recurso (McArthur & Pianka 1966), portanto, pode-se esperar que os consumidores sejam mais abundantes nestas áreas. Esta é uma idéia proeminente em várias hipóteses ecológicas (p. ex. Root 1973) e estudos nessa linha são de grande relevância para a compreensão das interações planta-herbívoro e predador-presa (Bach 1988a), tendo implicações diretas sobre o manejo de sistemas agrícolas baseados em plantas (Risch 1981).

Muitas espécies de plantas crescem agrupadas ou em manchas, que podem ser vistas como "ilhas" cercadas por outros tipos de vegetação (Strong *et al.* 1984). Os padrões espaciais de infestação das plantas serão influenciados pela taxa de descoberta e pela intensidade de exploração de manchas de plantas por insetos (Stanton 1983). Se o objetivo é avaliar os efeitos da distribuição espacial de plantas sobre insetos herbívoros e inimigos naturais em um contexto tritrófico (Price *et al.* 1980), pode-se esperar que tanto características individuais das plantas como dos insetos sejam importantes para a análise de padrões nestas interações.

Características individuais das plantas afetando insetos

A qualidade da planta é uma característica individual que tem efeito nas interações inseto-planta. As diferenças na qualidade da planta hospedeira podem ser devidas a fatores genéticos, ambientais e etários (Hunter & Price 1992). Uma população de plantas hospedeiras com genótipo codificando para tecidos nutritivos e ausência de proteção via barreiras químicas e morfológicas provavelmente abrigará maior número de insetos do que uma população de plantas com genótipo codificando para tecidos pobres em nutrientes e ricos em barreiras químicas e mecânicas (Weis & Campbell 1992). A competição entre plantas, devido a um padrão agrupado de dispersão dos indivíduos na população, pode agir como fator ambiental afetando a qualidade individual das plantas (Kareiva 1983, Stanton 1983, Strong *et al.* 1984). Outros fatores que afetam as plantas são, por exemplo, o tipo de solo e a intensidade de luz que podem interferir no balanço carbono/nitrogênio e nos compostos químicos

secundários (Hunter & Price 1992). O próprio ataque por herbívoros modifica a qualidade das plantas e pode envolver interações negativas de espécies diferentes de insetos (Faeth 1985). Plantas de diferentes idades normalmente sofrem pressões diferenciadas e alguns indivíduos de uma determinada classe etária podem ser ignorados por um herbívoro (Hunter & Price 1992). Algumas espécies de plantas, quando envelhecem, investem em compostos químicos e estruturas morfológicas de defesa. Durante esta fase o conteúdo de nutrientes e de água das folhas pode ser muito baixo (Potter & Kimmerer 1986), o que poderia afetar a preferência e performance de seus consumidores (Ogushi 1992). Entretanto, em outras espécies, são os tecidos jovens que possuem mais proteção química contra herbívoros (Zangerl & Bazzaz 1992). A qualidade das plantas, além de afetar os insetos herbívoros, influencia a eficiência de seus inimigos naturais. Quando localizados em diferentes plantas ou em diferentes partes da mesma planta, os insetos herbívoros, podem sofrer ataque diferencial por inimigos naturais. Refúgios estruturais para herbívoros, presença de toxinas nas plantas e interferência nos padrões de movimento dos inimigos naturais podem agir negativamente sobre os componentes do terceiro nível trófico (Price *et al.* 1980).

Características populacionais e de comunidades de plantas influenciando insetos

Estudos analisando os efeitos do padrão de distribuição das plantas sobre insetos herbívoros são abundantes na literatura ecológica, possivelmente impulsionados pelo trabalho de Root (1973). Trabalhos realizados em condições experimentais e naturais sobre os efeitos de diferentes tamanhos de mancha, densidade e diversidade de plantas indicam tendências diversas para as respostas dos insetos (e.g. Root 1973, Cromartie 1975, Ralph 1977a, Adesiyun 1978, Bach 1980, Rausher & Feeny 1980, Risch 1981, Solomon 1981, MacGarvin 1982, Kareiva 1985, Bach 1988a, Capman *et al.* 1990, Garcia & Altieri 1992, Grez & González 1995).

Root (1973) discute duas hipóteses para explicar a maior abundância de insetos herbívoros especialistas em locais de grande concentração de sua planta hospedeira. Segundo a "Hipótese de Concentração de Recursos" herbívoros especialistas são mais aptos a encontrar e permanecer em áreas de grande concentração de suas plantas hospedeiras. A resposta dos herbívoros se dará em função do número de espécies de plantas hospedeiras presente, da densidade absoluta, do arranjo espacial e da preferência relativa dos herbívoros pelas espécies de plantas e, ainda, dos efeitos de interferência de plantas não hospedeiras. A "Hipótese de Inimigos Naturais" prevê que em locais de menor concentração de plantas hospedeiras, maior diversidade de espécies, a abundância de inimigos naturais de insetos herbívoros será maior. Em áreas com maior diversidade de plantas haveria maior distribuição temporal e espacial das fontes de nectar e pólen,

utilizados como alimento por predadores e parasitóides, aumentando assim a eficiência dos inimigos naturais e, por isso, reduzindo a abundância dos herbívoros. Estudos que testaram as duas hipóteses produziram resultados mais condizentes com a "Hipótese da Concentração de Recursos" do que com a "Hipótese de Inimigos Naturais" (Root 1973, Bach 1980, Risch 1981). No entanto, não é possível afirmar que haja um padrão de respostas predominante.

A aparente ausência de padrões de resposta de herbívoros à variação na distribuição espacial de plantas, refletida nos resultados encontrados nos estudos, pode estar relacionada às características individuais das espécies e aos níveis variados de concentração de plantas hospedeiras utilizados nos trabalhos (Bach 1988a). Todavia, MacGarvin (1982) e Kareiva (1985) demonstraram que pode haver um limite mínimo de concentração de plantas hospedeiras para a ocorrência de infestação. Bach (1988a), estudando os efeitos de tamanhos de manchas de *Cucurbita maxima* sobre a densidade de besouros herbívoros, mostrou que as respostas à concentração de recursos podem não ser lineares. Segundo essa autora, algumas espécies têm taxas limitadas de oviposição que impedem uma completa colonização de áreas com grande concentração de plantas hospedeiras.

A maior probabilidade de insetos encontrarem áreas de grande concentração de recurso alimentar, como previsto por Root (1973), deve-se, possivelmente, à maior quantidade de odores atrativos presentes nestas áreas (Ralph 1977 b). Algumas espécies de insetos são guiadas até às manchas de sua planta hospedeira por sinais visuais (arquitetura da planta e coloração) e/ou olfatórios (compostos químicos voláteis). A atratividade olfatória de uma mancha muda com o seu

tamanho e densidade de plantas e varia substancialmente para insetos que possuem diferentes limites de resposta. Todavia, este mecanismo serve para explicar a resposta em espécies que se utilizam de sinais para encontrarem seus recursos. Outras espécies de herbívoros se movimentam aleatoriamente e a chance de obterem sucesso depende principalmente da área ocupada pela mancha de plantas hospedeiras (Stanton 1983).

A presença de plantas não hospedeiras, juntamente com as espécies hospedeiras, pode agir negativamente repelindo herbívoros especialistas (Bach 1980). Sua presença pode ainda influenciar negativamente no tempo de permanência dos insetos em uma mancha de recursos. Há evidências de que a taxa de emigração de insetos herbívoros é maior em locais de baixa concentração de plantas hospedeiras (Kareiva 1985, Garcia & Altieri 1992).

Outros fatores que podem ser importantes para a explicação de respostas diferenciais de insetos herbívoros à concentração de recursos são as taxas de reprodução e sobrevivência (Ralph 1977a, Adesiyun 1978, Bach 1988a). Segundo Ralph (1977a) o maior número de indivíduos do hemíptero *Oncopeltus fasciatus* encontrado em locais com maior quantidade de recurso deve-se, em parte, ao fato de suas ninfas necessitarem de mais de um indivíduo da planta hospedeira para o seu completo desenvolvimento. Em espécies de insetos herbívoros cuja dinâmica populacional sofre grande influência da quantidade de recursos, as taxas de reprodução e sobrevivência seriam maiores quando há mais recursos. Este é o caso dos sistemas estudados nos trabalhos que trataram dos efeitos da concentração de recursos em que os herbívoros são especialistas, normalmente com um grande

potencial reprodutivo e atacam plantas cultivadas (Kareiva 1983). Entretanto a maior agregação dos herbívoros em locais de grande concentração de sua planta hospedeira pode resultar em maior mortalidade se inimigos naturais destes insetos também forem mais atraídos para estes locais. Esta maior atração poderia ocorrer, por exemplo, com parasitóides que se utilizam de informações químicas das plantas para encontrarem seus hospedeiros (Whitam & Eller 1991, Vet & Dicke 1992).

Se a qualidade das plantas agir sobre as taxas de reprodução e sobrevivência de insetos herbívoros, então variações nesta qualidade devido à concentração de plantas podem causar infestações diferenciais por insetos (Bach 1988a). Portanto, se há grande disponibilidade de um recurso, que varia em qualidade, as fêmeas dos insetos tenderiam a selecionar os de melhor qualidade (Rausher 1983) de maneira a maximizar a sobrevivência de sua progênie.

Outro fator que pode interferir com as respostas populacionais dos herbívoros à concentração de recursos é o hábito alimentar das espécies, que pode ser caracterizado em dois grandes grupos. Insetos de hábito endófago são herbívoros sedentários que passam a maior parte do seu ciclo de vida confinados em partes das plantas que são selecionadas pela fêmea adulta no momento da oviposição. Os ectófagos são insetos que se alimentam sobre as plantas, necessitando normalmente de mais de uma estrutura ou planta para completar o desenvolvimento. Desta forma, o comportamento das fêmeas para seleção de hospedeiros será mais determinante da dinâmica populacional em espécies endófagas que ectófagas (Ohgushi 1992), já que, nessas últimas, a progênie seria capaz de se mover de um recurso de menor qualidade ou exaurido para um outro onde sua performance seria melhor.

A qualidade do recurso também pode ser avaliada em termos da presença ou não de outro indivíduo competindo por ele. Competição por interferência pode contribuir para os padrões de infestação das plantas observados em alguns ectófagos (Cromartie 1975). No caso de endófagos, o comportamento de oviposição é determinante para que a progênie se desenvolva em um recurso nutritivamente superior e com o mínimo de competidores possíveis, contribuindo para sua maior sobrevivência (Quiring & McNeil 1987, Mopper & Simberloff 1995), sugerindo que, para estes herbívoros, um comportamento que evite competição entre indivíduos terá grande valor seletivo.

Sabe-se até agora que os padrões de respostas de insetos herbívoros à dispersão de recursos dependem de vários fatores como: especificidade da interação herbívoro-planta (McLain 1981, Risch 1981, Bach 1988a), potencial de infestação das plantas pelas espécies de herbívoros (Bach 1988a), comportamento de busca de plantas hospedeiras empregado pelos insetos (Ralph 1977b, Bach 1988b, Grez & González 1995, Matter 1996), grau de variações na concentração de recurso (Kareiva 1983), nível das diferenças na qualidade de recurso que pode promover reprodução e sobrevivência diferencial (Bach 1988b), competição dos indivíduos pelos recursos (Adesiyun 1978, McLain 1981) e de taxa diferencial de ataque por inimigos naturais (Price *et al.* 1980). A maioria dos trabalhos realizados até agora trataram de sistemas em regiões temperadas, enfocando, principalmente, espécies de insetos que atacam plantas cultivadas.

O sistema proposto neste trabalho para o estudo dos efeitos da concentração de plantas sobre insetos herbívoros e inimigos naturais difere em vários aspectos

daqueles abordados nos trabalhos anteriores. *Hyptis suaveolens* é uma espécie de planta nativa, de hábito ruderal, com grande capacidade de colonização de habitats perturbados. Ocorre em áreas de mata na Serra do Japi, Jundiaí-SP, ao longo de trilhas e em locais perturbados. Os insetos herbívoros em estudo são minadores de folhas sujeitos ao ataque de himenópteros parasitóides. A análise das interações neste sistema natural, que se estabeleceram há mais tempo, permitirá comparações com as respostas dos herbívoros obtidas em sistemas baseados em plantas cultivadas, certamente mais recentes em tempo evolutivo. Além disso, poucos trabalhos (p. ex. Faeth & Simberloff 1981b, McGarvin 1982) têm tratado da resposta de insetos endófagos a variações na concentração de sua planta hospedeira. Portanto, o presente trabalho, envolvendo o teste das hipóteses de Root (1973) e a abordagem tritrófica (Price *et al.* 1980) em um sistema peculiar como *H. suaveolens*-minadores de folhas-parasitóides na Serra do Japi, visa contribuir para a melhor compreensão das interações de inseto-planta em ambientes tropicais.

2 - Objetivo geral

Este trabalho tem como objetivo avaliar os efeitos do tamanho de mancha de *Hyptis suaveolens* (Lamiaceae) e da complexidade ambiental sobre a abundância de agromizídeos minadores de folhas (Diptera: Agromyzidae) e seus parasitóides (Hymenoptera), na Serra do Japi (Jundiaí, SP).

3 - O sistema em estudo

O sistema *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae) - agromizídeos minadores - parasitóides foi estudado de novembro/1994 a agosto/1995 na Serra do Japi (23° 11'S, 46° 52'W) Jundiaí-SP. A Serra do Japi está localizada em uma região de grande concentração urbana e industrial, distante 50Km da cidade de Campinas e 6km da cidade de Jundiaí (mais detalhes em Morellato 1992).

Ao longo de estradas e trilhas na Serra do Japi podem ser encontradas muitas plantas de *H. suaveolens* que frequentemente formam grandes manchas nas margens da mata (Fig. 1). *H. suaveolens* é uma planta herbácea, nativa, de ciclo anual, podendo rebrotar e sobreviver por um período maior de tempo; floresce nos meses de dezembro a fevereiro e frutifica nos meses de março a maio e apresenta ampla distribuição no Estado de São Paulo e no Brasil, principalmente em solos férteis, sendo considerada uma planta invasora de culturas (Leitão-Filho 1972, Lorenzi 1982) (Fig. 2).

Minadores de folhas do gênero *Calycomyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae) são encontrados atacando *H. suaveolens* em diferentes locais da Serra do Japi visitados durante o estudo. As evidências de seus ataques podem ser facilmente reconhecidas através da simples inspeção das folhas no campo. As minas são bem características, sendo possível verificar se há ou não presença de larvas no seu interior retirando-se a folha minada e olhando-a contra a luz do sol. Quando completamente desenvolvidas, minas com larvas em último estágio, chegam a medir

aproximadamente 1,5 cm². Os adultos destes minadores também podem ser visualizados no campo sobre ou sob as folhas de *H. suaveolens*. São moscas pequenas, de cor escura e medindo aproximadamente 2 mm de comprimento. A coleta de folhas com larvas bem desenvolvidas no campo e posterior criação em laboratório permitiu a obtenção de adultos dos minadores ou revelou a presença de himenópteros parasitóides. Os parasitóides são de tamanho bastante reduzido e também podem ser vistos no campo sobre as folhas de *H. suaveolens* parasitando as larvas que se encontram no interior das minas.

Apesar de haver estudo enfocando insetos herbívoros em *H. suaveolens* no Brasil (Queiroz 1987), não foi mencionado a presença destes minadores. Spencer & Steyskal (1986) listaram o gênero *Calycomyza* atacando *H. pectinata*. Este mesmo gênero de agromizídeo foi encontrado minando folhas em outras espécies de plantas da família Lamiacea no Brasil (Esposito 1990). Na Serra do Japi pode-se constatar a presença de duas espécies do gênero *Calycomyza* minando folhas de *H. suaveolens*. Estas espécies podem ser facilmente distinguidas devido às diferenças na forma das minas (Fig. 3).

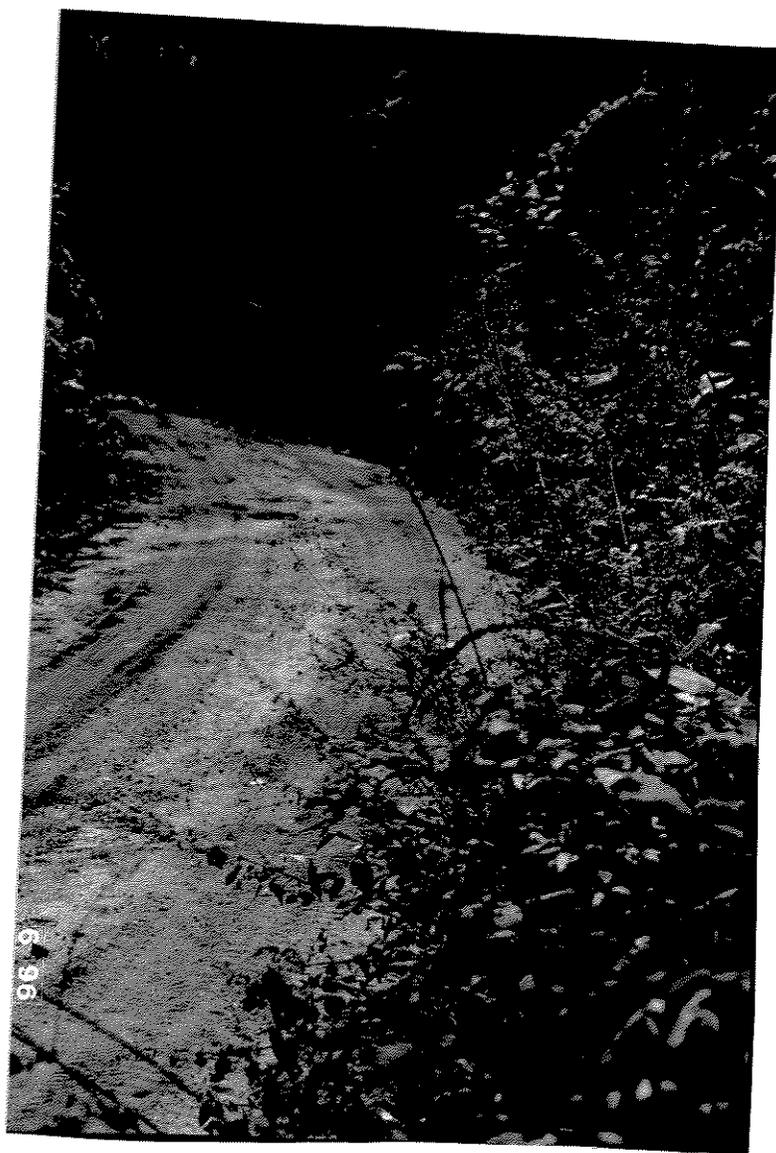


Figura 1 - Mancha de plantas de *Hyptis suaveolens* às margens de uma estrada na Serra do Japi, Jundiaí-SP.



Figura 2 - *Hyptis suaveolens* cujas folhas, na Serra do Japi, são atacadas por 2 espécies de minadores do gênero *Calycomyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae).

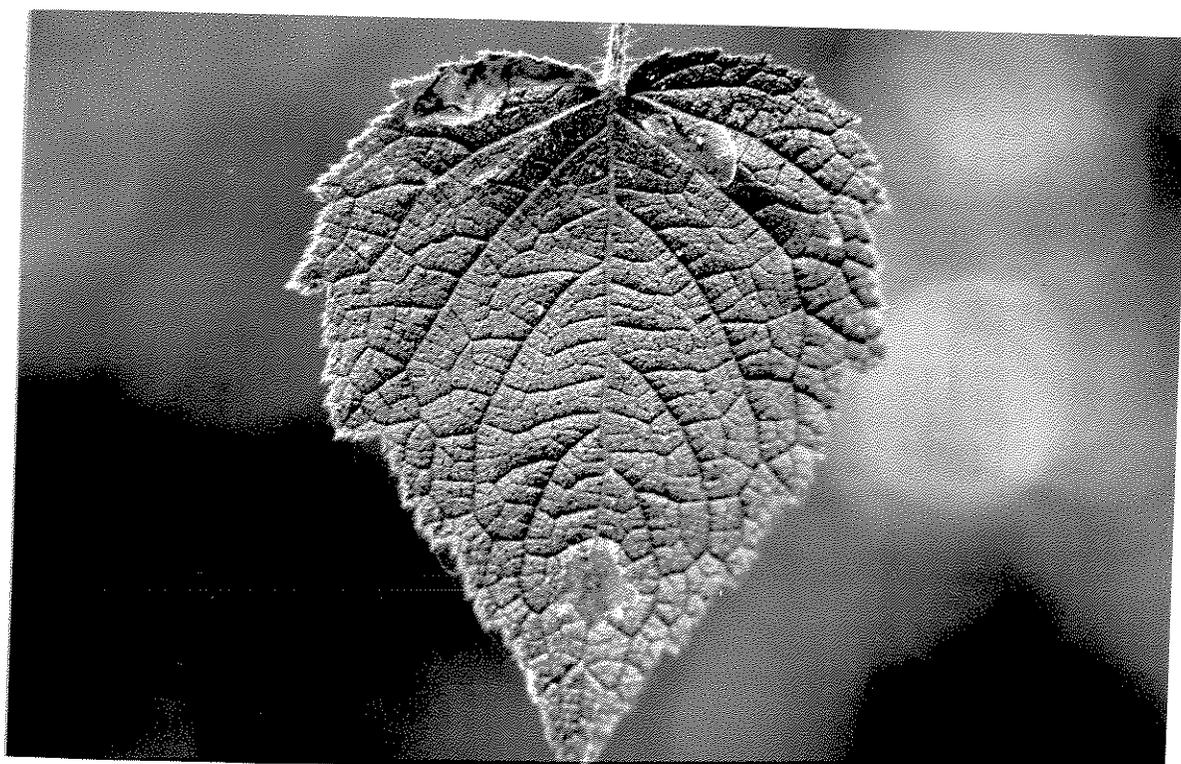


Figura 3 - Minas produzidas por *Calycomyza* spp. em folha de *Hyptis suaveolens* na Serra do Japi. As minas na parte superior da folha são de *Calycomyza* sp1. e a mina na parte inferior e central de *Calycomyza* sp2.

4 - Efeitos do tamanho de mancha de *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae) e da complexidade ambiental sobre *Calycomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae) na Serra do Japi.

4.1 - Introdução

Minadores de folhas são encontrados nas ordens Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Coleoptera. Entre estas, a ordem Lepidoptera e a família Agromyzidae em Diptera têm o maior número de espécies conhecidas (Hespenheide 1991). Os minadores deixam registros específicos de sua presença nas partes atacadas, o que possibilita a identificação das espécies e a reconstrução de suas histórias de vida. Devido a esta característica e ao fato de várias espécies atacarem plantas cultivadas, os minadores têm sido objeto de estudo de vários trabalhos em ecologia de insetos (e.g. Faeth & Simberloff 1981a, b; Faeth *et al.* 1981, Parrela 1982, Lorini & Foerster 1985, Potter 1985, Bultman & Faeth 1986a, b, Potter & Kimmerer 1986, Souza 1986, Quiring & McNeil 1987, Simberloff & Stiling 1987, Esposito 1990, Faeth 1990a, Kato 1994a, para revisão ver Hespenheide 1991).

Os trabalhos com lepidópteros minadores que atacam *Quercus* spp. (Faeth & Simberloff 1981a, b; Faeth *et al.* 1981, Bultman & Faeth 1986a, b, Simberloff & Stiling 1987, Faeth 1990a) e com agromizídeos (Parrela 1982, Potter 1985, Potter & Kimmerer 1986, Spencer & Steyskal 1986, Quiring & McNeil 1987, Kato 1994a) são referências importantes para estudos iniciais da ecologia deste grupo de herbívoros.

Há também vários trabalhos enfocando inimigos naturais de insetos minadores e interações tritróficas (ver Askew & Shaw 1974, Sugimoto 1978, Mopper *et al.* 1984, Faeth 1985, Potter & Gordon 1985, Gross & Price 1988, Sugimoto & Tsujimoto 1988, Kahn & Cornell 1989, Kato 1994b). No Brasil, os trabalhos são principalmente com agromizídeos que atacam plantas de interesse econômico (Lorini & Foerster 1985, Souza 1986).

Um dos aspectos da ecologia de insetos minadores, abordado nos trabalhos, é a distribuição dos indivíduos entre plantas e entre folhas da espécie hospedeira (Tuomi *et al.* 1981, Stiling *et al.* 1982, Bultman & Faeth 1986a, Simberloff & Stiling 1987, Faeth 1990a). Estudos desta natureza são de grande importância pois revelam os mecanismos de escolha de locais de oviposição por fêmeas de insetos endófagos. Como o comportamento de oviposição em endófagos é determinante para o sucesso da progênie, devido ao hábito sedentário das larvas (Ohgushi 1992), este deve envolver escolha de recursos qualitativamente superiores que maximizem a sobrevivência no estágio larval e os parâmetros reprodutivos no estágio adulto. Portanto, o estudo da distribuição dos indivíduos entre folhas e plantas das espécies hospedeiras pode revelar preferências de locais para oviposição que são importantes para responder questões acerca da dinâmica populacional de espécies deste grupo.

Embora a abundância diferencial de minadores de folhas em partes de suas plantas hospedeiras tenha sido bem estudada, trabalhos enfocando os efeitos da distribuição espacial dos recursos são raros na literatura. Faeth & Simberloff (1981b) isolaram experimentalmente plantas de carvalho (*Quercus* spp., Fagaceae) e mediram seus efeitos sobre a abundância de minadores de folhas comparativamente

a plantas agrupadas. Apesar de terem encontrado uma tendência de maior densidade de minadores em plantas agrupadas, não houve diferenças estatisticamente significativas. McGarvin (1982), estudando a comunidade de insetos herbívoros em manchas naturais da herbácea *Chamerion angustifolium*, não encontrou relação entre o tamanho de mancha e a abundância do minador *Mompha raschkiella* (Lepidoptera: Momphidae).

Tendo em vista a carência de estudos sobre os efeitos da concentração de recursos em sistemas naturais com insetos herbívoros endófagos, o sistema *Hyptis suaveolens* e agromizídeos minadores de folhas pode contribuir com novos elementos para compreensão das interações inseto-planta em ambiente tropical. Comparações desta natureza, envolvendo sistemas naturais e sistemas agrícolas, podem ser importantes para solução dos problemas relacionados aos surtos populacionais de insetos herbívoros que normalmente ocorrem em sistemas baseados em plantas cultivadas.

4.2 - Objetivos

4.2.1 - Geral

Avaliar os efeitos do tamanho de mancha de *Hyptis suaveolens* e da complexidade ambiental sobre a abundância de agromizídeos minadores de folhas.

4.2.2 - Específicos

a) Avaliar a abundância de agromizídeos minadores em diferentes condições naturais de densidade com que sua planta hospedeira, *H. suaveolens*, é encontrada no campo.

b) Avaliar, experimentalmente, o efeito de diferentes tamanhos de manchas de *H. suaveolens* sobre a colonização por agromizídeos minadores de folhas em área homogênea (campo aberto coberto por grama de jardim, baixa complexidade) e área heterogênea (pomar com diferentes espécies, predominantemente frutíferas, alta complexidade).

4.3 - Materiais e métodos

4.3.1 - Abundância de agromizídeos em manchas naturais de plantas.

Em um transecto de 1000m, ao longo de um dos lados de uma estrada na Serra do Japi, a abundância de minadores no campo foi avaliada em 29 parcelas de 1m² (2,5m x 0.40 m) com distância de, no mínimo, 5m entre parcelas. As parcelas foram amostradas de maneira a representar fielmente o gradiente de densidade de plantas que existe naturalmente nas margens das estradas na Serra do Japi. A área escolhida para realização destas amostragens está localizada a aproximadamente 7 Km da Base de Estudos e Educação Ambiental da Prefeitura de Jundiaí-SP, na estrada que liga o Bairro de Santa Clara (Jundiaí) ao PA1 (Posto Avançado da Guarda Municipal) e à torre de transmissão da TV Cultura. O local onde as parcelas foram amostradas é caracterizado pela dominância de *H._suaveolens*.

Nas parcelas amostradas, no início do mês de julho de 1995, foram contados os números de plantas por parcela, de plantas atacadas, de minas por planta e de minas por folha. As 29 parcelas amostradas foram agrupadas em classes de densidade de plantas/m². As classes criadas foram de baixa (2 a 5 plantas), média (6 a 20 plantas) e alta densidade (21 a 55 plantas) por parcela de 1m². Estas classes foram então comparadas quanto ao ataque de *Calycomyza* spp. considerando-se os parâmetros supramencionados. Além destes parâmetros a biomassa seca de folhas/parcela foi avaliada retirando-se todas as folhas da parcela e levando-as ao laboratório para secagem em estufa a 60°C por 10 dias e posterior pesagem em balança analítica.

4.3.2 - Colonização de manchas experimentais de plantas por agromizídeos.

Para avaliar os efeitos do tamanho de mancha de plantas de *H. suaveolens* e da complexidade do fundo ambiental sobre a colonização por insetos minadores, manchas experimentais foram instaladas em duas áreas da Base de Estudos e Educação Ambiental da Prefeitura Municipal de Jundiaí-SP, na Serra do Japi. Foram realizados três experimentos no período entre abril e agosto de 1995, utilizando-se plantas jovens obtidas no campo e transplantadas individualmente para sacos de plástico contendo solo preparado (1 parte de "terra preparada" de jardinagem/3 partes terra retirada de canteiro próximo à área experimental). Após o transplante, as plantas foram deixadas juntas para se desenvolverem até atingirem cerca de 20 cm de altura. Neste período as plantas eram inspecionadas e todas as folhas minadas encontradas eram retiradas. Para compor as manchas, as plantas foram pegadas aleatoriamente do conjunto de plantas transplantadas.

Em todos os experimentos as coordenadas para posicionamento das manchas no campo experimental foram sorteadas, mantendo-se a distância de 5m entre manchas. As plantas de cada mancha foram mantidas juntas, sem espaçamento entre os sacos plásticos que lhes serviam de vaso. Foi utilizado um tipo de visgo comercial, "Tanglefoot" (The Tanglefoot Company), ao redor dos conjuntos de sacos plásticos para evitar o ataque por formiga saúva. Após a instalação dos experimentos, as plantas foram inspecionadas durante um período de 10 dias para a retirada de folhas minadas. Este procedimento foi adotado para

garantir que os minadores, encontrados nas avaliações subsequentes, fossem provenientes de colonização após a instalação dos experimentos. Em seguida a este período as avaliações eram iniciadas inspecionando-se todas as plantas do experimento e registrando-se o número de minas/folha e de minas/planta para cada planta dos diferentes tamanhos de mancha. Todas as folhas minadas encontradas eram retiradas e levadas ao laboratório.

No final das avaliações, em todos os experimentos, as plantas foram cortadas na base do caule e levadas ao laboratório para secagem em estufa a 60°C por 10 dias e avaliação da biomassa seca em balança semi-analítica. Este procedimento foi adotado como medida para estimar a quantidade de recurso/planta que esteve disponível para os minadores, durante a realização dos experimentos, nos diferentes tamanhos de mancha.

Duas áreas de diferentes complexidades de fundo ambiental foram utilizadas para a realização dos experimentos. A área A é um local aberto de 450 m², uniforme e tendo o solo coberto por uma espécie de grama de jardim (área homogênea, menor complexidade, Fig. 4 A). A área B, distante aproximadamente 50 m da área A, é um pomar antigo com 525 m² ocupado por árvores e arbustos, com predominância de espécies frutíferas (área heterogênea, maior complexidade, Fig. 4 B). Na área A foram realizados dois experimentos em épocas diferentes e na área B um experimento. O experimento 1 da área A (EXP. A1) contou com quatro tamanhos diferentes de mancha. Foram utilizadas as densidades de 1, 10, 20 e 30 plantas/mancha (Fig. 5). O número de repetições por tratamento foi 13 para plantas isoladas e 5 para cada um dos restantes. Foram realizadas 5 inspeções durante o

período de 10/abr./95 a 12/mai./95. No experimento 2 da área A (EXP. A2) foram utilizados três diferentes tamanhos de mancha, 1, 10 e 50 plantas/mancha, com 18 plantas isoladas e 5 repetições de manchas de 10 e 50 plantas (Fig. 5). Foram realizadas 5 inspeções durante o período de 20/jun./95 a 26/ago./95. O experimento da área B (EXP.B) foi realizado com dois tamanhos diferentes de mancha. As densidades de plantas/mancha utilizadas neste experimento foram 1 e 20 (Fig. 5). O número de repetições de cada tratamento foram respectivamente 20 e 6. Um total de 9 inspeções foram realizadas no período de 25/abr./95 a 26/ago./95.

A

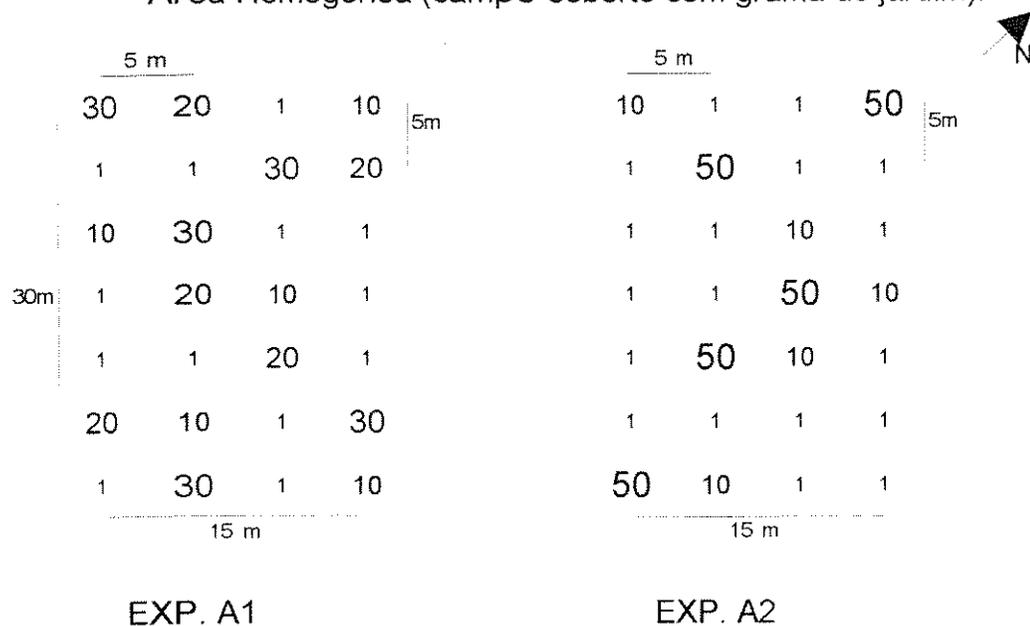


B

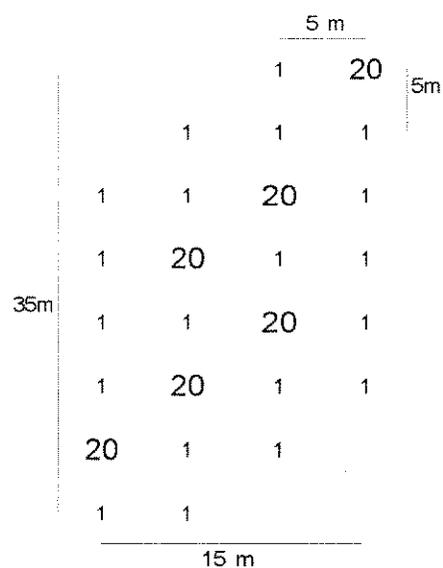


Figura 4 - Áreas utilizadas nos experimentos na Base de Estudos e Educação Ambiental da Prefeitura Municipal de Jundiá, na Serra do Japi. (A) Área homogênea, campo coberto por grama de jardim. (B) Área heterogênea, pomar com predominância de espécies frutíferas.

Área Homogênea (campo coberto com grama de jardim).



Área Heterogênea (pomar com predominância de espécies frutíferas).



EXP. B

Figura 5 - Distribuição das manchas (número de plantas) nas duas áreas experimentais utilizadas na realização dos 3 experimentos na Serra do Japi.

4.3.3 - Análise estatística

O nível de confiança determinado para todas as análises realizadas no trabalho foi de $P < 0,05$. Antes de proceder qualquer tipo de análise estatística, a distribuição normal dos dados foi testada pelo Teste de Lilliefors (Wilkinson 1990) e a homogeneidade de variância pelo Teste de Bartlett. Quando necessário, os dados foram transformados para seu logarítimo natural. Para os casos em que mesmo após a transformação, as premissas da análise paramétrica não foram satisfeitas, procedeu-se a análises não-paramétricas. Este caso ocorreu na análise das médias de minas/folha no EXP. A2.

Nas manchas maiores, o número médio de minas/planta e de minas/folha utilizado nas análises foi sobre o total de plantas da mancha. Esta medida foi adotada porque plantas individuais dentro de manchas não são replicações independentes (Bach 1988a).

As plantas isoladas foram analisadas em 4 grupos que obedece à disposição das manchas experimentais em 4 fileiras no campo (ver Fig. 5). Com este procedimento os dados provenientes de 13 plantas isoladas no EXP. A1, 18 no EXP. A2 e 20 no EXP. B foram agrupados resultando em 4 valores médios para cada experimento referente às plantas isoladas. Todas as análises foram realizadas a partir destes valores médios. Este procedimento foi adotado para garantir que todas as comparações fossem baseadas em valores médios por planta.

Devido às diferenças nos números de inspeções realizadas nos três experimentos, as médias de minas/planta foram divididas pelo total de inspeções em

cada experimento. Este procedimento foi adotado para permitir comparações entre as duas áreas e entre os experimentos.

Todas as análises foram feitas utilizando-se o pacote estatístico Systat (programa para ambiente "Windows" em PC, versão 5.0, SYSTAT, Inc.).

4.4 - Resultados

4.4.1 - Abundância de agromizídeos em manchas naturais.

A densidade de *H. suaveolens* ocorrendo naturalmente na Serra do Japi variou de 2 a 55 plantas/m² com média de 18 e erro padrão de 2,4 plantas/m², dos quais $8 \pm 1,1$ plantas/m², apresentavam-se atacadas por *Calycomyza* spp.. Em média, cada parcela amostrada teve $29 \pm 4,1$ folhas minadas resultando em $40 \pm 6,4$ minas/m² e $3 \pm 0,5$ minas/planta. Entre as plantas atacadas, a média de minas foi um pouco superior chegando a $5 \pm 0,5$ minas/planta.

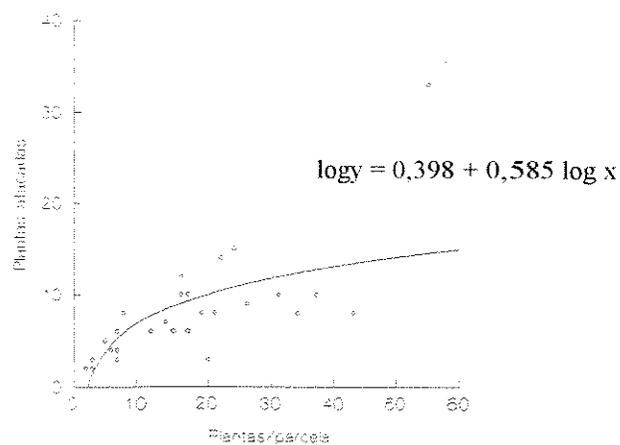
Segundo as análises de regressão linear, o número de plantas atacadas por *Calycomyza* spp. aumentou ($r^2 = 0,62$, $p = 0,000$), mas a porcentagem de ataque reduziu significativamente ($r^2 = -0,45$, $p = 0,000$) em parcelas com maior número de plantas/m² (Fig. 6 A e B). O número de minas por parcela tendeu a ser maior em parcelas com maior número de plantas (Fig. 6 C), todavia a regressão não foi significativa ($r = 0,12$, $p = 0,061$). Já o número de minas por planta diminuiu significativamente em parcelas com maior número de plantas/m² ($r = -0,45$, $p = 0,000$; Fig. 6 D).

O número de minas por parcela também foi positivamente influenciado pela biomassa de folhas (g)/m² ($r = 0,20$, $p = 0,015$; Fig. 7 A) e o número de minas por grama de biomassa de folhas tendeu a ser menor em parcelas com maior quantidade de biomassa, entretanto, a regressão não foi significativa ($r = -0,09$; $p = 0,100$; Fig. 7 B). O número de minas/folha minada tendeu a variar mais entre parcelas com menor biomassa de folhas, apresentando uma tendência de redução em parcelas com maior quantidade de biomassa de folhas ($r = -0,13$ $p = 0,051$; Fig. 7 C). Em parcelas com maior biomassa de folhas/planta, portanto plantas mais vigorosas, o número de minas/planta foi significativamente maior ($r = 0,46$, $p = 0,000$; Fig. 7 D).

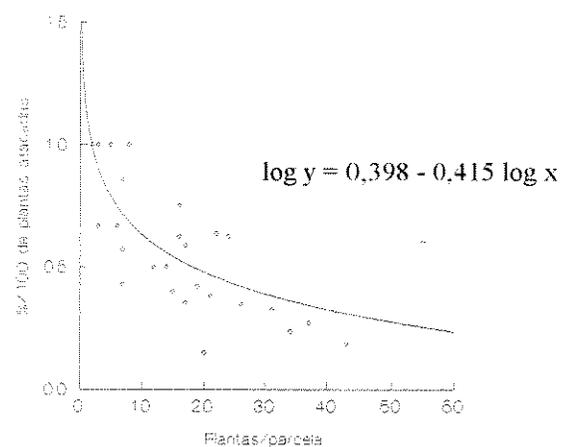
Tendo em vista que tanto as análises baseadas em densidade de planta hospedeira/m² quanto as baseadas em biomassa de folhas/m² indicaram tendências consistentes e similares de resposta dos minadores à concentração de recursos, o agrupamento das parcelas em classes de densidade de plantas/m² permitiu comparações entre os diversos parâmetros avaliados. Este agrupamento revelou, de maneira simplificada, o padrão de distribuição dos minadores em relação à concentração de recursos (Tab. 1). O número médio de plantas atacadas/m² foi maior em altas densidades de *H. suaveolens*, mas o número total de folhas minadas/m², de minas/m² e de minas/folha de *Calycomyza* spp. não apresentou diferenças em relação à concentração de sua planta hospedeira. Portanto, em parcelas de baixa densidade de recurso, houve uma maior concentração de minadores por planta, mas não de maior adensamento por folha. Em parcelas com alta densidade de recurso, apesar da porcentagem de plantas atacadas tender a

diminuir, o número de total de plantas atacadas foi maior e resultou em um efeito de diluição do ataque com um menor número de minas/planta.

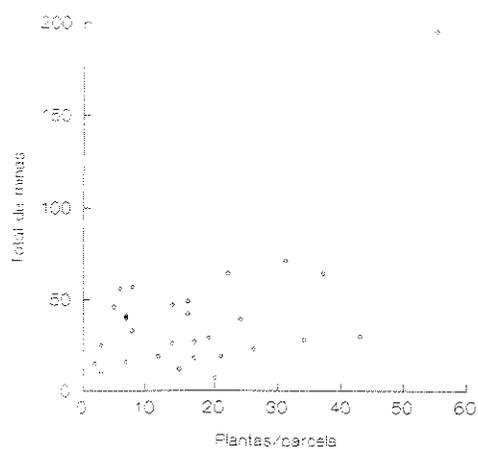
A



B



C



D

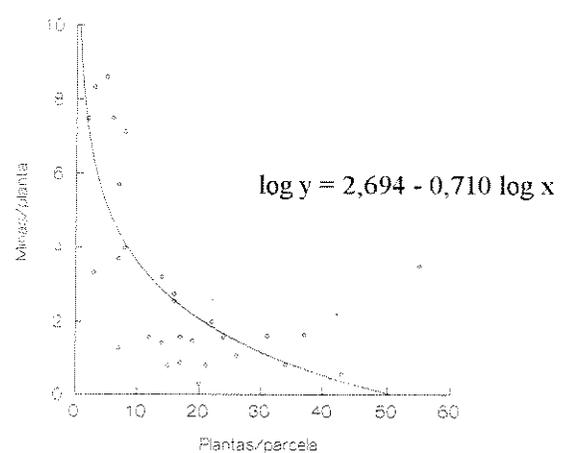
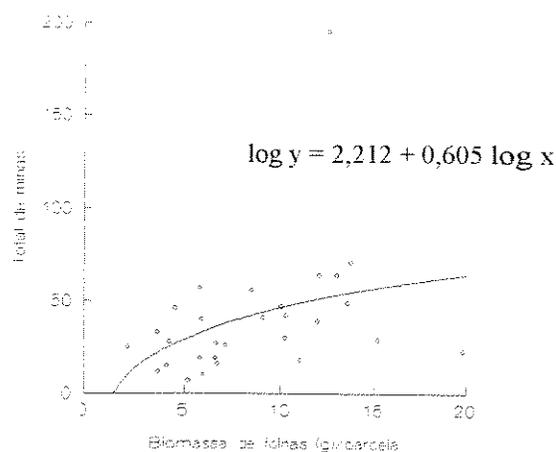
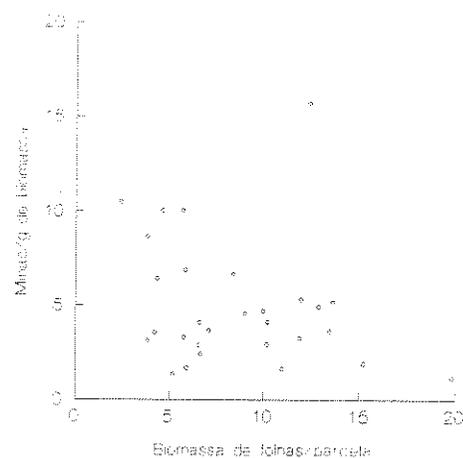


Figura 6 - Distribuição da abundância de *Calycomyza* spp. considerando 4 parâmetros, em relação à densidade de plantas para as 29 parcelas de 1m² amostradas no campo e equações de regressão linear. (A) número de plantas atacadas, $r^2 = 0,62$ $p = 0,000$. (B) % de plantas atacadas, $r^2 = -0,45$ $p = 0,000$. (C) número total de minas/parcela, $r^2 = 0,12$ $p = 0,061$. (D) número de minas/planta, $r^2 = -0,45$ $p = 0,000$.

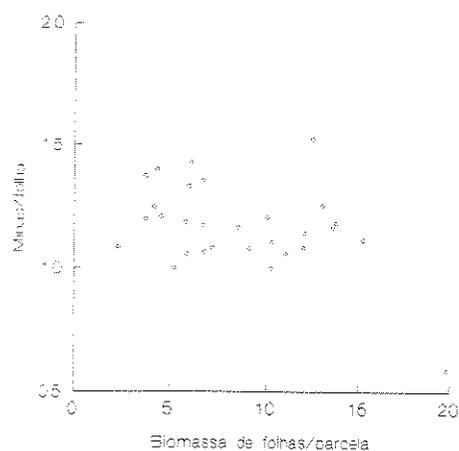
A



B



C



D

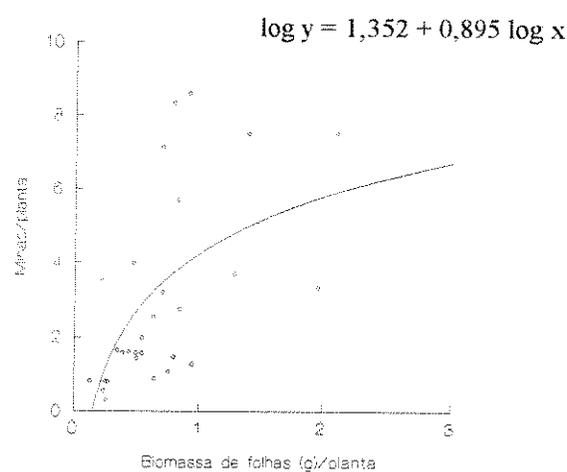


Figura 7 - Distribuição da abundância de *Calycomyza* spp. considerando 4 parâmetros avaliados, em relação a biomassa de folhas em gramas de peso seco/parcela (exceto em D), e equações de regressão linear nas 29 parcelas de 1m² amostradas no campo. (A) número total de minas/parcela, $r^2 = 0,20$ $p = 0,015$. (B) número de minas/grama de folha/parcela, $r^2 = -0,09$ $p = 0,100$. (C) número de minas/folha minada, $r^2 = -0,134$ $p = 0,051$. (D) número de minas/planta em relação a biomassa de folhas/planta, $r^2 = 0,46$ $p = 0,000$.

Tabela 1 - Classes de densidade de plantas de *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae) em 29 parcelas de 1 m², amostradas no campo, e o ataque por *Calycomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae).

Classe de densidade de plantas/m ² (n)	Min.-Máx. de plantas/m ²	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de plantas/m ²	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de biomassa de folhas (g)/m ²	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de plantas atacadas/m ²	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de folhas minadas/m ²	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de minas/m ²	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de minas/folha	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de minas/planta	$\bar{X} \pm \text{ep}$ de minas/planta atacada
Baixa (4)	2 - 5	3±0,6 a	4,27±0,7 a	3±0,7 a	19±6,2 a	24±7,9 a	1±0,07 a	7±0,9 a	8±0,9 a
Média (16)	6 - 20	13±1,2 b	8,03±0,8 ab	7±0,6 b	25±3,1 a	32±3,9 a	1±0,05 a	3±0,6 ab	5±0,7 a
Alta (9)	21 - 55	33±3,7 c	11,46±1,5 b	13±2,6 c	42±11,1a	59±18,1a	1±0,08 a	2±0,3 b	4±0,5 a
		F=50,675 p=0,000	F=6,047 p=0,007	F=15,264 p=0,000	F=2,613 p=0,092	F=2,579 p=0,095	F=0,184 p=0,833	F=5,566 p=0,010	F=2,321 p=0,118
		+	+	+	+	+	+	**	**

a, b, c - Médias seguidas de mesma letra, na vertical, não diferem estatisticamente (Tukey, p>0,05).

+ - Indica transformação dos dados para logaritmo natural.

4.4.2 - Colonização de manchas experimentais de plantas por agromizídeos.

A biomassa seca média de folhas e de plantas utilizadas foi semelhante entre os diferentes tamanhos de mancha, nos 3 experimentos (Fig. 8 A, B, C). Desta forma, além das semelhanças de aspecto e vigor observadas durante as avaliações, a uniformidade das plantas utilizadas nos experimentos permitiu a análise comparativa dos diferentes tratamentos.

No EXP. A1, o número médio de minas/mancha não diferiu estatisticamente entre os diferentes tamanhos de mancha, embora a média de minas para plantas isoladas seja cerca de 3 vezes menor do que o obtido para manchas maiores (Tab. 2, Fig. 9). Quando as manchas maiores com 10, 20 e 30 plantas, no EXP. A1 são agrupadas matematicamente para comparação com plantas isoladas, a média de minas/mancha é significativamente menor em plantas isoladas ($T = -3,263$; $N_a = 4$, $N_b = 15$; $p = 0,005$). No EXP. A2 e no EXP. B o número médio de minas de *Calycomyza* spp. encontrado após o final das inspeções foi significativamente diferente entre os tamanhos de mancha (Tab. 2, Figs. 10 e 11).

O tamanho de mancha também afetou o número médio de minas/planta encontrado a cada inspeção. Embora manchas maiores tenham apresentado maior número total de minas, o número de minas/planta foi significativamente menor do que em manchas menores em todos os experimentos (Tab. 2; Figs. 9 B, 10 B e 11 B). Já o número médio de minas de *Calycomyza* spp. por folha não diferiu estatisticamente em todos os experimentos (Tab. 2)

Para avaliar os efeitos das duas áreas de estudos, área homogênea (EXP. A1 e EXP. A2) e área heterogênea (EXP. B) sobre a colonização por *Calycomyza* spp., foram comparadas as médias de minas/planta/inspeção obtidas em plantas isoladas da área A e da área B. Plantas isoladas em área homogênea e plantas isoladas em área heterogênea tiveram médias de minas/planta semelhantes ($T = 0,395$; $p = 0,701$; $N_a = 8$, $N_b = 4$, transf.). O efeito das duas áreas também foi avaliado para manchas de 20 plantas. Igualmente aos resultados para plantas isoladas, as médias de minas/planta não diferiram estatisticamente entre as áreas ($T = 0,430$; $p = 0,677$; $N_a = 5$, $N_b = 6$).

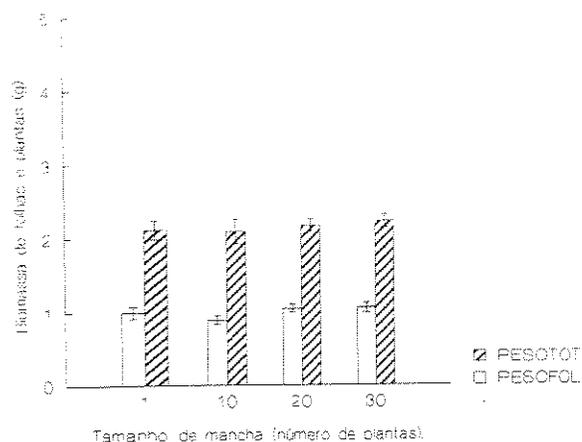
As médias de minas por folha foram analisadas para verificar diferenças entre as áreas homogênea e heterogênea. Em plantas isoladas o número médio de minas/folha não diferiu estatisticamente entre as duas áreas ($T = 0,425$; $p = 0,680$; $N_a = 8$, $N_b = 4$). Já o número médio de minas/folha em manchas com 20 plantas foi significativamente diferente entre as áreas ($T = 3,276$; $p = 0,010$; $N_a = 5$, $N_b = 6$), sendo maior na área homogênea (vide Tab. 2 para valores médios).

Com o objetivo de analisar a colonização de *Calycomyza* spp. em relação a todos os diferentes tamanhos de manchas utilizados nos experimentos, foram realizadas análises para detectar se havia diferenças entre os 3 experimentos. Para plantas isoladas, que foram utilizadas nos 3 experimentos, as médias de minas/planta entre os três experimentos não diferiram estatisticamente ($F = 0,071$; $p = 0,932$; transf.). Para as manchas com 10 plantas utilizadas em 2 experimentos, as médias de minas/planta também não diferiram estatisticamente entre o EXP. A1 e o EXP. A2 ($T = -0,595$; $p = 0,568$; transf.). As médias de minas/planta em manchas

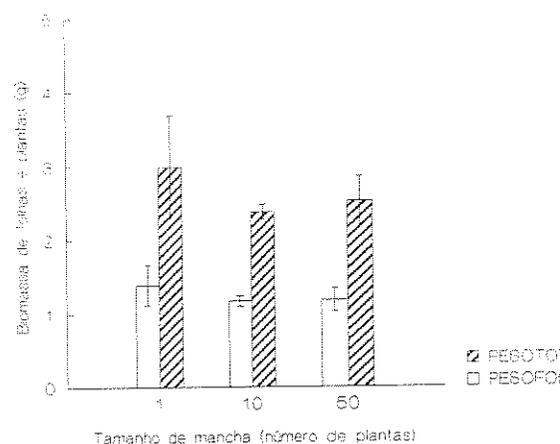
com 20 plantas utilizadas no EXP A1 e no EXP. B não são estatisticamente diferentes ($T = 0,430$; $p = 0,677$; $N_a = 5$, $N_b = 6$).

Após verificar que não houve diferenças entre os 3 experimentos quanto à colonização pelos minadores, os dados foram agrupados e uma análise de regressão do número de minas/planta pelo tamanho de mancha foi feita, considerando-se os 5 diferentes tamanhos de mancha utilizados nos experimentos. O tamanho de mancha explicou 34,5 % da variação dos dados de minas/planta obtidos nos experimentos pela análise de regressão linear ($r^2 = 0,345$; $p = 0,000$; $\ln(\text{número de minas/planta/inspeção}) = -0,888 - 0,424 (\ln \text{número de plantas/mancha})$).

A



B



C

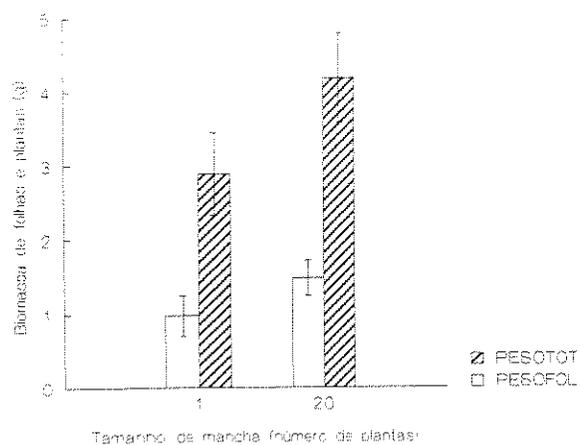
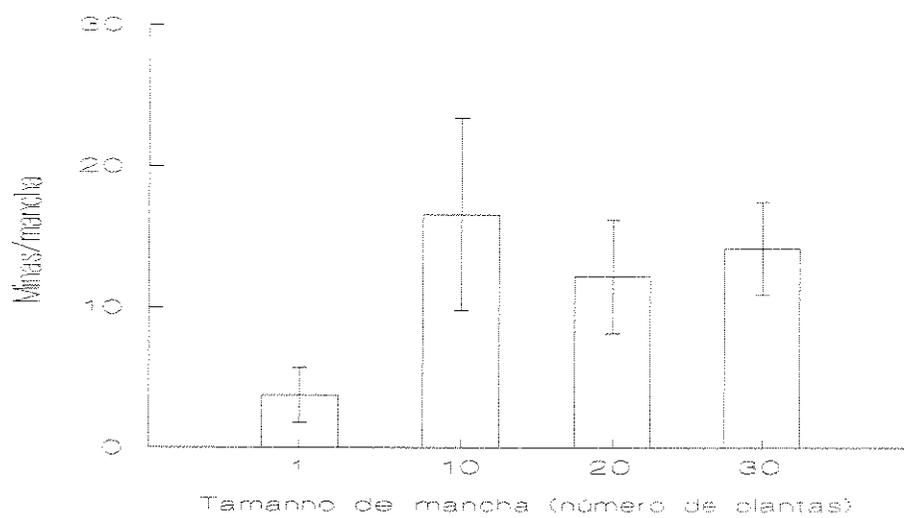


Figura 8 - Biomassa em gramas de folhas e de plantas ao final das inspeções nos três experimentos realizados e valores do F da análise de variância tomada com os dados transformados para Ln. (A) Experimento A1 (área homogênea): biomassa de folhas ($F = 1,604$ $p = 0,230$), biomassa de plantas ($F = 0,346$ $p = 0,792$). (B) Experimento A2 (área homogênea): biomassa de folhas ($F = 0,351$ $p = 0,712$), biomassa de plantas ($F = 0,363$ $p = 0,704$). (C) Experimento B (área heterogênea): biomassa de folhas ($T = -1,453$ $p = 0,184$), biomassa de plantas ($T = 1,415$ $p = 0,195$).

A



B

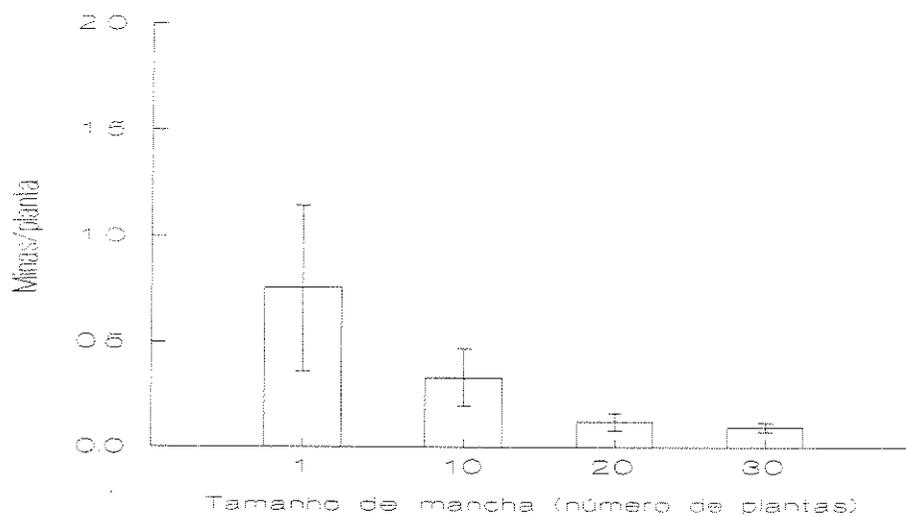
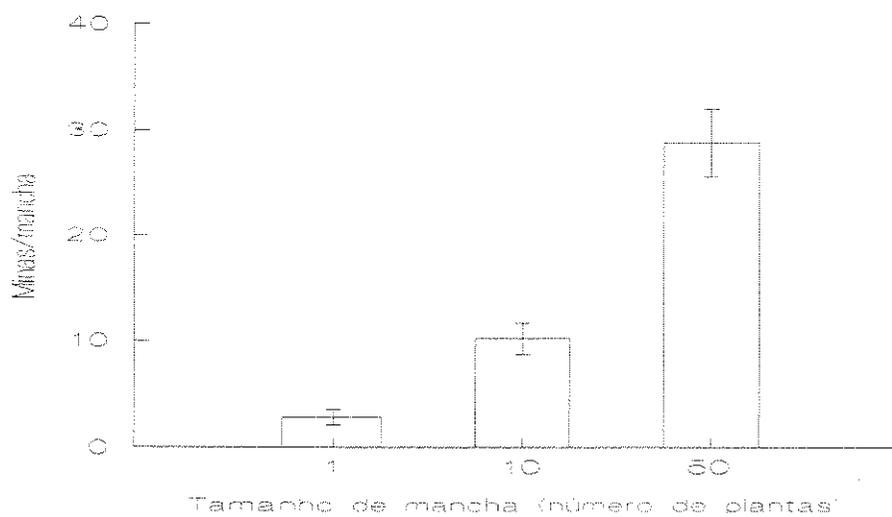


Figura 9 - Colonização por *Calycomyza* spp. em manchas experimentais na área homogênea (EXP. A1). (A) número médio de minas encontrado por mancha ao final das inspeções \pm erro padrão. (B) número médio de minas por planta/inspeção \pm erro padrão.

A



B

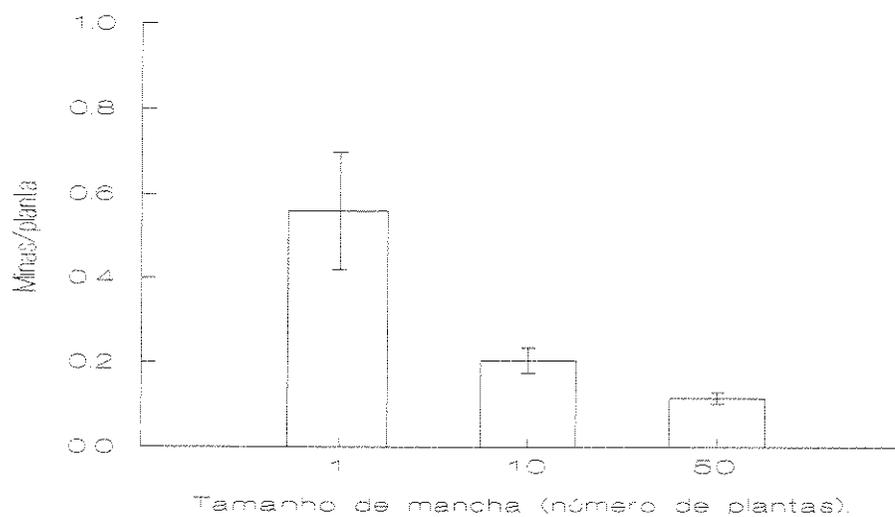
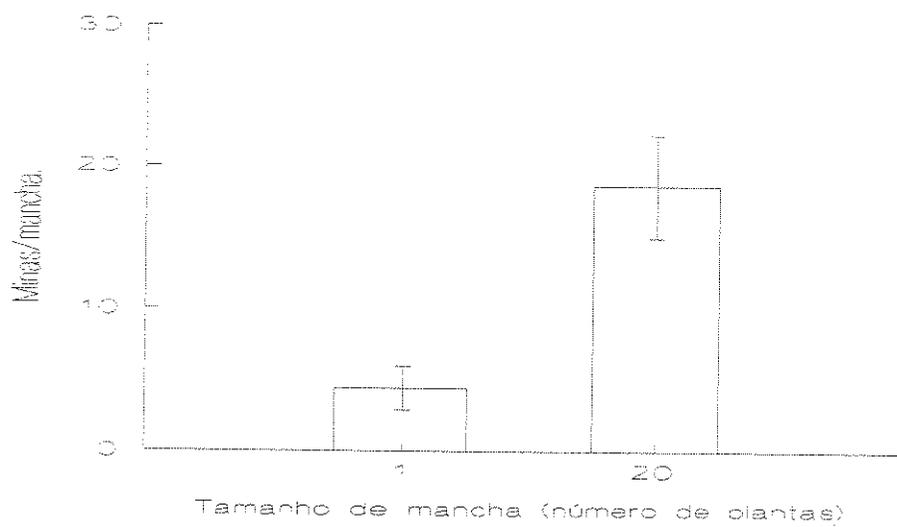


Figura 10 - Colonização por *Calycomyza* spp. em manchas experimentais na área homogênea (EXP. A2). (A) número médio de minas encontrado por mancha ao final das inspeções \pm erro padrão. (B) número médio de minas por planta/inspeção \pm erro padrão.

A



B

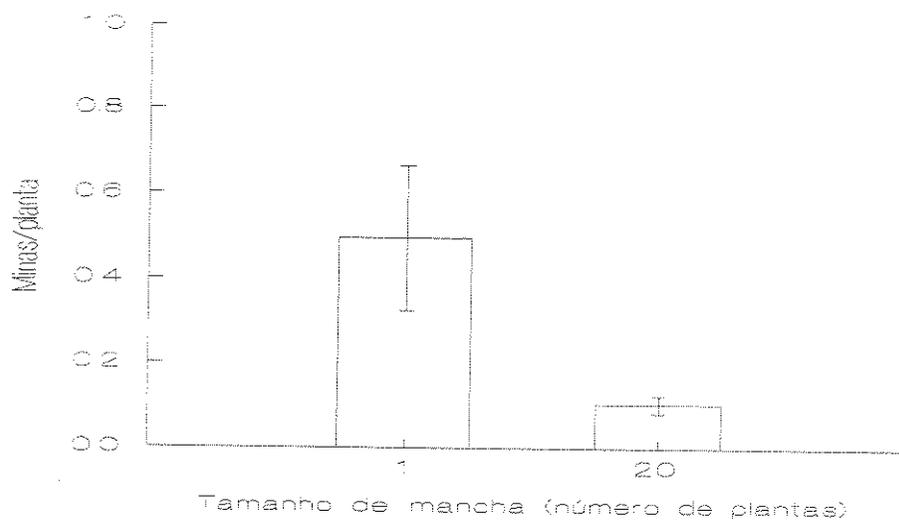


Figura 11 - Colonização por *Calycomyza* spp. em manchas experimentais na área heterogênea (EXP. B.). (A) número médio de minas encontrado por mancha ao final das inspeções \pm erro padrão. (B) número médio de minas por planta/inspeção \pm erro padrão.

Tabela 2 - Colonização por *Calycomyza* spp. em diferentes tamanhos de mancha de *Hyptis suaveolens* (Lamiaceae) em experimentos realizados em área homogênea (campo aberto coberto com grama de jardim) e área heterogênea (com pomar).

	Plantas/mancha	Minas/mancha e.p.	Análise	Minas/planta/insp . ± e.p.	Análise	Minas/folha ± e.p.	Análise
EXP. A1 área homogênea	1	3,769±1,326	F= 1,325	0,754±0,265 a	F= 4,181	1,628±0,270	F=2,275
	10	16,600±6,801	p= 0,303	0,332±0,136 a b	p= 0,024	1,172±0,063	p=0,122
	20	12,200±4,030		0,122±0,040 a b	++	1,718±0,190	
	30	14,400±3,429		0,096±0,096 b		1,336±0,138	
EXP. A2 área homogênea	1	2,722±0,620 a	F=29,670	0,544±0,124 a	F= 10,305	1,268±0,155	KW=2,433 ⁺
	10	10,200±1,497 b	p= 0,000	0,204±0,030 b	p= 0,003	1,068±0,049	p=0,296
	50	28,800±3,216 c	++	0,115±0,012 b	++	1,034±0,014	
EXP. B área heterogênea	1	7,050±1,379	T= -3,613	0,783±0,153	T= -3,180	1,343±0,129	T=1,681
	20	19,167±3,978	p= 0,009	0,106±0,022	p= 0,013	1,142±0,049	p=0,131

a, b, c - médias seguidas de mesma letra, na vertical, não diferem estatisticamente (Tukey, P<0,05).

+ - Teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis (ver texto sobre análises estatísticas).

++- indica análises que foram feitas com os dados transformados para Ln.

Devido à consistência dos resultados obtidos nos 3 experimentos, comprovando haver significativamente mais minas/planta em plantas isoladas do que em plantas agrupadas, estas duas classes foram formadas para comparação do padrão de colonização por minadores em área homogênea e em área heterogênea. A menor média de minas/planta a cada inspeção foi obtida para o tratamento de alta densidade em área heterogênea (0,106 minas). A maior média ocorreu em plantas isoladas na área heterogênea (0,783 minas) (ver na Tab. 3). O número médio de minas por planta/inspeção encontrado no conjunto de plantas da área homogênea não diferiu do encontrado em área heterogênea ($T = - 0,726$; $N_a = 33$, $N_b = 10$; $p = 0,472$). Portanto, o efeito mais significativo foi da diluição do ataque de minadores em área de alta concentração de recursos independentemente da complexidade ambiental, resultando em maior número de minas/planta em plantas isoladas de *H. suaveolens* do que em plantas agrupadas, tanto em área homogênea como heterogênea.

Tabela 3 - Colonização por *Calycomyza* spp. em manchas experimentais de *H. suaveolens*. Baixa densidade representa plantas isoladas, alta densidade representa média 24 plantas/mancha em área homogênea e 20 plantas/mancha em área heterogênea. Área homogênea: campo aberto coberto com grama de jardim; Área heterogênea: área com pomar.

	Área Homogênea		Área Heterogênea	
	Baixa densidade	Alta densidade	Baixa densidade	Alta densidade
Total de Plantas	31	600	20	120
(n° de unidades experimentais)	(31)	(25)	(20)	(6)
% de plantas atacadas	77	34	95	49
Minas	98	410	141	115
Minas/planta total/inspeção	0,632±0,159 ^{a*}	0,137±0,018 ^b	0,783±0,217 ^a	0,106±0,022 ^b
Minas/planta atacada/inspeção	0,817±0,206 ^a	0,403±0,053 ^{ab}	1,031±0,285 ^a	0,217±0,045 ^b

* - Médias, na horizontal, com pelo menos uma letra em comum não diferem estatisticamente ($p > 0,05$, Tukey após Anova com F estatisticamente significante).

4.5 - Discussão

Os dados experimentais sobre colonização de manchas e a abundância avaliada no campo são consistentes e permitem afirmar que maiores populações absolutas de *Calycomyza* spp. estão associadas a maiores concentrações de *H. suaveolens*. Todavia, como sugerido por Kareiva (1983), um efeito de saturação deve estar ocorrendo devido possivelmente a baixa disponibilidade de adultos minadores, resultando em maior diluição do ataque destes herbívoros nos locais de maiores concentrações de recursos. Como verificado através de observações de campo, amostragens de parcelas e experimentos realizados, o nível de infestação das plantas por *Calycomyza* spp. é baixo. A média de 8,5 minas/100 folhas é inferior à encontrada em trabalhos com outras espécies de minadores de folhas (e.g. Faeth & Simberloff 1981 b, Faeth 1986). Este fator sugere que quando há maior disponibilidade de folhas de *H. suaveolens*, considerando-se o baixo número de adultos presente no ambiente, as fêmeas de *Calycomyza* spp. têm a possibilidade de depositarem seus ovos em folhas de diferentes plantas, diluindo o ataque sobre algumas plantas. Uma questão a ser abordada em pesquisas posteriores é se esta diluição está ou não associada a um comportamento de seleção de recursos qualitativamente superiores. O inverso ocorre quando a disponibilidade de recursos é baixa, resultando em maior concentração de minas/planta.

A hipótese da seletividade de fêmeas foi sugerida por Rausher (1983) que observou menores concentrações de ovos do lepidóptero *Battus philenor* por planta quando havia maior disponibilidade da planta hospedeira *Aristolochia reticulata*.

Outro fator que sugere a hipótese da seletividade é o hábito sedentário das larvas de *Calycomyza* spp.. Em herbívoros com esta característica, a pressão seletiva para oviposição em recursos qualitativamente superiores deve ser grande pois influência diretamente a sobrevivência das larvas e os parâmetros reprodutivos no estágio adulto (Ohgushi 1992).

Segundo Ralph (1977a) a resposta positiva à concentração de recursos aparece, normalmente, em espécies monófagas que necessitam de mais do que uma planta para se desenvolverem e que não estão sujeitas a altas taxas de ataque por inimigos naturais. A maioria dos trabalhos que testaram a hipótese proposta por Root (1973) foi realizada com espécies de insetos que normalmente ocorrem em altas densidades populacionais e atacam plantas cultivadas, sistemas que são simplificados no espaço e no tempo. Estas características, que não se aplicam ao sistema estudado, devem ter contribuído para a relação positiva e geralmente dependente de densidade da planta hospedeira observada para as espécies de pragas estudadas nos trabalhos anteriores.

Outro fator que merece ser discutido é a ausência de efeito da complexidade da área experimental sobre a colonização pelos minadores. *Calycomyza* spp. foi eficiente em colonizar plantas tanto em área homogênea quanto em área heterogênea. Ao longo de todo o período de estudo deste sistema, as visitas a diferentes locais da Serra do Japi onde *H. suaveolens* ocorre revelaram sempre a presença destes insetos minando as folhas. Como a amplitude da dieta em agromizídeos normalmente é bastante restrita, com grande predominância de espécies monófagas (Spencer & Steyskal 1986), pode-se sugerir que estes

minadores de folhas devem possuir um mecanismo bastante eficiente de localização de plantas hospedeiras, possibilitando a colonização de *H. suaveolens* em diferentes habitats na Serra do Japi. Portanto, respondendo positivamente à concentração de seu recurso, tanto em área homogênea como em área heterogênea (ver Tab. 2), provavelmente através de um maior recrutamento de fêmeas para estes locais.

Os mecanismos que promovem a maior abundância de minadores em locais de maior concentração de recurso e sua eficiência em colonizar os mais diferentes habitats na Serra do Japi merecem ser investigados, principalmente quanto ao papel dos odores emitidos pelas plantas na atração destes herbívoros. Devido ao fato de *H. suaveolens* apresentar terpenos (Queiroz 1987), tendo suas folhas um odor bastante característico, sugere-se que o principal mecanismo de localização de plantas hospedeiras utilizado por estes minadores pode ser a orientação olfativa.

Entretanto o mecanismo de atração destes minadores e os fatores relacionados à escolha das plantas para oviposição podem não responder completamente pelo padrão de distribuição dos minadores observados neste trabalho. Vários trabalhos, entre eles Faeth *et al.* (1981), Bultman & Faeth (1986 a, b) e Potter (1992), abordaram as interações de minadores em relação às características das plantas sem considerarem interações com níveis tróficos superiores. Como sugerido por Price *et al.* (1980), em um artigo de síntese dos estudos de interações de plantas e insetos até aquela época e que influenciou muitos trabalhos posteriores, os estudos desta natureza devem envolver uma análise das interações além do segundo nível trófico para que se possa progredir satisfatoriamente na compreensão destes sistemas. Alguns autores, seguindo a

linha sugerida por Price e colaboradores, analisaram interações tritróficas de plantas-minadores-parasitóides, estando entre eles Faeth (1985), Simberloff & Stiling (1987), Gross & Price (1988), Kahn & Cornell (1989), Faeth (1992). Dentre os trabalhos que analisaram interações de somente 2 níveis tróficos, Potter (1992), com agromizídeos, e Faeth *et al.* (1981), com lepidópteros e coleópteros, sugeriram que as diferenças na abundância de minadores entre plantas observadas por eles podem ser devidas ao ataque por parasitóides. Outro fator que é mencionado em alguns artigos é a abscisão das folhas causando significativa mortalidade em insetos minadores (Pritchard & James 1984, Simberloff & Stiling 1987, Kahn & Cornell 1989). Todavia este fator deve ser mais importante em sistemas de clima temperado do que em sistemas tropicais.

Desta forma, o item 5 do presente trabalho avalia a importância dos parasitóides no sistema *H. suaveolens*-agromizídeos minadores, através de dados obtidos em condições naturais e experimentais. A intensidade de ataque por parasitóides a que estes minadores estão sujeitos e a análise de interações tritróficas neste sistema são feitas na tentativa de obter um padrão que explique as diferenças na abundância de minadores observadas em plantas sobre diferentes condições de agrupamento.

5 - Efeitos da concentração de plantas e da complexidade ambiental sobre parasitóides de agromizídeos minadores em *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae).

5.1 - Introdução

Insetos parasitóides vêm sendo há muito tempo o objeto de estudo de muitos entomólogos e ecólogos. Sua eficiência como agentes de controle biológico de pragas em agroecossistemas (Greathead 1986) e sua capacidade de mediar interações, gerando padrões em comunidades naturais de insetos herbívoros (Lawton & Strong 1981), são de grande importância. Desse modo, justifica-se a grande atenção que têm recebido por parte dos pesquisadores.

Estes organismos, com estilo de vida muito particular, podem ser encontrados principalmente nas ordens Diptera e Hymenoptera. Seus estágios imaturos se desenvolvem sobre ou dentro de insetos hospedeiros. Os adultos são de vida livre e se alimentam em fontes de néctar, pólen e do fluido corporal de seus hospedeiros, onde as fêmeas depositam seus ovos (Waage & Greathead 1986).

O sucesso reprodutivo em espécies de parasitóides é influenciado pela eficiência com que parasitam seus hospedeiros. Esta eficiência de parasitoidismo depende da capacidade dos parasitóides em encontrarem seus hospedeiros. A localização do habitat, localização de hospedeiros, seleção de hospedeiros, aceitação e parasitoidismo é uma sequência hierárquica que descreve o processo de

busca por hospedeiros empregado pelas espécies de parasitóides (Vinson 1976), que irá determinar o sucesso reprodutivo dos indivíduos de uma população.

A dispersão e composição de espécies vegetais afetam os parasitóides, influenciando o processo de localização do habitat e, conseqüentemente do hospedeiro, através de sinais visuais e químicos emitidos pela comunidade de plantas (Vinson 1976, Price *et al.* 1980, Whitam & Eller 1990, Vet & Dicke 1992, Godfray 1995). Em locais onde as plantas hospedeiras estão mais concentradas, pode-se esperar que os parasitóides sejam mais atraídos devido à maior quantidade de odores emitidos por estas manchas (para revisão ver Vet & Dicke 1992). No entanto, em ambientes mais complexos, com maior diversidade de espécies vegetais, tanto a abundância como a riqueza de espécies de parasitóides tendem a ser maiores (Risch 1979, Botelho *et al.* 1994). Nestes locais a eficiência de parasitoidismo será positivamente afetada pela maior oferta de fontes alimentares (pólen e néctar) e abrigo para adultos das espécies de parasitóides (Root 1973, Powell 1986).

A densidade de hospedeiros por planta e a sua dispersão entre plantas são outros fatores a influenciar a eficiência de parasitoidismo via influência na taxa de encontro de hospedeiros por parasitóides. Modelos de resposta funcional de parasitóides à densidade de hospedeiro foram desenvolvidos a partir de modelos para interação predador-presa (ver Hassel 1986). Em uma extensiva revisão dos artigos que trataram da resposta de parasitóides à densidade de hospedeiros, Stiling (1987) encontrou que somente em 25% dos casos a resposta foi diretamente dependente da densidade. Na maioria dos casos, 52%, não houve relação entre a

taxa de parasitoidismo e a densidade de hospedeiros. Fatores abióticos (microclimáticos) e variações no comportamento de forrageamento das espécies podem ser importantes para explicar as diferenças na eficiência de parasitoidismo em resposta à densidade de hospedeiros (Stiling 1987, ver Casas 1989 e Lewis *et al.* 1990).

Os inimigos naturais de insetos minadores podem ser hemípteros, formigas, vespas, pássaros, lagartos e, principalmente, os himenópteros parasitóides, que penetram as minas com seu ovipositor e depositam seus ovos dentro ou sobre as larvas minadoras (Askew & Shaw 1974, Faeth 1992). Muitas espécies de parasitóides podem estar associadas a uma única espécie de minador. Há registros de mais de vinte espécies de himenópteros parasitóides atacando o lepidóptero *Cameraria* sp. em carvalho (Faeth 1990 a) e o agromizídeo *Chromatomya suikazurae* em *Lonicera gracilipes* (Kato 1994 b). Esta riqueza em espécies de parasitóides atacando minadores é acompanhada também por altas taxas de parasitoidismo, normalmente superiores a 50%. Os trabalhos de Stiling *et al.* (1982) com efidriídeos (Diptera), Friedlander *et al.* (1985), Potter (1985) e Kato (1994b) com agromizídeos e Faeth & Simberloff (1981a) com lepidópteros confirmam a importância dos inimigos naturais em exercer forte pressão sobre insetos herbívoros, conforme o sugerido por Lawton & Strong (1981), para sistemas com espécies minadoras de folhas. Esposito (1990), trabalhando na região de Campinas (SP) com a comunidade de agromizídeos em espécies de plantas herbáceas, observou taxa de 43% de parasitoidismo em pupas que se desenvolveram normalmente.

As respostas de parasitóides à densidade de hospedeiros minadores de folhas comprovam a aparente ausência de padrão detectada por Stiling (1987) para outros grupos de insetos. Mopper *et al.* (1984) observaram que o parasitoidismo foi positivamente afetado pela densidade do lepidóptero *Stilbosis quadricostatella* em carvalho; entretanto, Mopper & Simberloff (1995) estudando o mesmo sistema não encontraram diferenças nas taxas de parasitoidismo entre árvores com altas e baixas densidades de hospedeiro. Potter (1985), avaliando fontes de mortalidade do agromizídeo minador *Phytomyza illicicola* Loew, obteve que o parasitoidismo foi independente da densidade do hospedeiro tanto por folhas quanto por plantas.

O efeito da concentração de plantas hospedeiras sobre taxa de parasitoidismo foi avaliado por Faeth & Simberloff (1981b), que encontraram taxas menores sobre *Cameraria* sp. em plantas isoladas de carvalho do que em plantas agrupadas. Segundo eles, o pequeno tamanho dos parasitóides e a restrita habilidade para voar não possibilita a localização de plantas distantes. Apesar de vários trabalhos terem analisado os efeitos da concentração de plantas hospedeiras de insetos herbívoros sobre seus inimigos naturais (e.g. Root 1973, Bach 1980, Risch 1981), somente Faeth & Simberloff (1981b) o fizeram em sistemas com insetos minadores de folhas.

Este trabalho pretendeu analisar a importância dos parasitóides no sistema *Hyptis suaveolens*-agromizídeos minadores e verificar se o mesmo padrão de altas taxas de ataques a esse grupo de herbívoros, observadas em ambiente temperado, ocorre em um sistema natural em ambiente tropical. Por outro lado, devido a presença em grandes quantidades de compostos químicos voláteis em plantas da família Lamiaceae, da qual *H. suaveolens* faz parte, esperou-se que os parasitóides

explorassem estes compostos para localizarem seus hospedeiros (ver Whitam & Eller 1990) e este fato resultasse em maior taxa de parasitoidismo de minas localizadas em plantas agrupadas. Concomitantemente foi avaliado o efeito da complexidade de habitat sobre as taxas de parasitoidismo que, aliado ao efeito da concentração de plantas de *H. suaveolens*, poderia resultar em maiores taxas de parasitoidismo, caso a presença de outras espécies de plantas fosse benéfica para os parasitóides (Root 1973), ou anular o efeito da concentração de plantas, se ele existisse, caso a presença de outras espécies mascarassem os odores (Price *et al.* 1980) emitidos por *H. suaveolens*. Desta forma, o presente trabalho tentou detectar possíveis padrões de interações tritróficas no sistema *H. suaveolens*-agromizídeos minadores-parasitóides e contribuir para uma melhor compreensão das interações de insetos e plantas em ambiente tropical.

5.2 - Objetivos

- a) Avaliar a intensidade do ataque de parasitóides aos minadores de folhas em *Hyptis suaveolens*.
- b) Avaliar o efeito da densidade de hospedeiros sobre a taxa parasitoidismo.
- c) Avaliar o efeito do tamanho de mancha experimental de *H. suaveolens* e da complexidade ambiental sobre a taxa de parasitoidismo.

5.3 - Materiais e métodos

5.3.1 - Intensidade de parasitoidismo de minadores em condições naturais.

Durante os meses de nov./1994 a mai./1995, 344 folhas minadas por *Calycomyza* sp. foram coletadas no campo, acondicionadas em pequenos sacos plástico (8cm x 16 cm) e levadas ao laboratório para criação. Os adultos emergidos, minadores ou parasitóides, eram registrados e preservados para posterior identificação e formação da coleção testemunha. Estas coletas foram realizadas ao longo da trilha que liga o Mirante (1100m de altitude), localizado a \pm 1 Km da Base de Estudos e Educação Ambiental (BEEA), na Serra do Japi, da Prefeitura Municipal de Jundiaí, à represa do Departamento de Água e Esgotos (DAE, 800m de altitude). Esta trilha tem aproximadamente 5 Km de extensão e foi utilizada como representativa do gradiente altitudinal encontrado nos domínios da Serra do Japi. Ao longo desta trilha, as folhas minadas de *H. suaveolens* foram coletadas em 6

diferentes pontos (3 na cota de ± 800 m, 1 a ± 900 m, 1 a ± 1000 m e 1 a ± 1100 m de altitude). As coletas foram distribuídas entre os meses da seguinte maneira: 1 em nov./94, 2 em dez./94, 2 em jan./95, 1 em fev./95, 1 em mar./95, 2 em abr./95 e 1 em mai./95. Com estas coletas, representando alguns dos diferentes locais da Serra do Japi onde *H. suaveolens* ocorre e durante os meses de maior abundância e vigor das plantas, avaliou-se a intensidade com que os minadores são naturalmente atacados por parasitóides.

5.3.2 - Efeito da densidade de minadores sobre a taxa de parasitoidismo em condições naturais.

Para estudar o efeito da densidade de hospedeiro sobre a taxa de parasitoidismo, 95 plantas isoladas de *H. suaveolens* atacadas por *Calycomyza* sp. foram vistoriadas. Este trabalho foi realizado no período entre o início de abril/95 e o final de maio/95 (73 plantas em abril e 22 em maio) ao longo das estradas que ligam a Base de Estudo e Educação Ambiental da Prefeitura de Jundiaí (SP) à represa do Departamento de Água e Esgotos (DAE) e ao Posto Avançado da Guarda Municipal (PA1). As plantas escolhidas eram sempre isoladas, isto é, distantes o suficiente de outras plantas para não caracterizar uma mancha.

Foram registrados o número de folhas minadas por planta e o número de minas por folha, nas quais houvesse larvas em estágio final de desenvolvimento (3 estágio). A coleta de larvas em estágio final de desenvolvimento garante que estas

estiveram expostas ao ataque por parasitóides, aproximadamente, por um mesmo período de tempo. Este procedimento elimina possíveis variações que levariam, caso se coletassem folhas minadas com larvas em diferentes estágios de desenvolvimento, a uma subestimativa da porcentagem de parasitoidismo. Estas folhas foram coletadas e levadas ao laboratório para análise da taxa de parasitoidismo, seguindo a metodologia descrita no item 5.3.1..

5.3.3 - Efeito do tamanho de mancha e da complexidade ambiental sobre a taxa de parasitoidismo de minadores.

Para avaliar o efeito da concentração de plantas e da complexidade ambiental sobre a taxa de ataque de minadores por parasitóides foi testado o efeito de diferentes tamanhos de manchas experimentais de *H. suaveolens* em três experimentos já descritos item 4.3.2. Folhas minadas provenientes de plantas isoladas e de manchas com 10, 20, 30 e 50 plantas foram coletadas ao longo da realização dos experimentos e levadas ao laboratório para avaliar a taxa de parasitoidismo. As taxas de parasitoidismo foram comparadas entre plantas isoladas em área homogênea (baixa densidade e baixa complexidade), isoladas em área heterogênea (baixa densidade e alta complexidade), agrupadas em área homogênea (alta densidade, baixa complexidade) e agrupadas em área heterogênea (alta densidade, alta complexidade). A complexidade do ambiente refere-se à

complexidade do fundo ambiental, que é baixa no campo com grama de jardim (área homogênea) e alta no pomar (área heterogênea).

5.3.4 - Análise estatística

As porcentagens de parasitoidismo calculadas neste trabalho foram feitas sobre o total de insetos, minadores e parasitóides, que emergiram no laboratório (metodologia semelhante foi aplicada por Friedlander *et al.* (1985) e Kahn & Cornell (1989). Outros fatores de mortalidade foram desconsiderados principalmente devido à influência da coleta de folhas sobre o desenvolvimento dos imaturos. Foi bastante comum a ocorrência de aborto prematuro das minas em folhas coletadas no campo e levadas ao laboratório. Outro fator considerado na escolha desta metodologia foi a abordagem deste trabalho, que se baseia em interações tritróficas de plantas-minadores-parasitóides.

Os testes estatísticos utilizados na análise dos resultados são não-paramétricos e testam diferenças na proporção de minadores e parasitóides emergidos nas condições propostas entre as classes formadas. O teste de proporção utilizado encontra-se descrito em detalhes por Zar (1984).

5.4 - Resultados

5.4.1 - Intensidade de parasitoidismo de minadores em condições naturais.

Entre os meses de nov./1994 e mai./1995 as 344 folhas minadas coletadas de *H. suaveolens* produziram, no laboratório, 141 adultos de minadores e parasitóides. Deste total de adultos emergidos, 58 foram minadores (40%) e 83 parasitóides (60%). Três morfoespécies de parasitóides foram identificadas. *Chrysocharis* sp1 e *C. sp2* (Eulophidae) e uma morfoespécie da família Eucoilidae (Figura 12). Folhas minadas com larvas nos estágios iniciais de desenvolvimento não se desenvolveram até o estágio de pupa. Nestes casos as larvas morreram dentro das minas ou abortaram sem conseguir empupar.

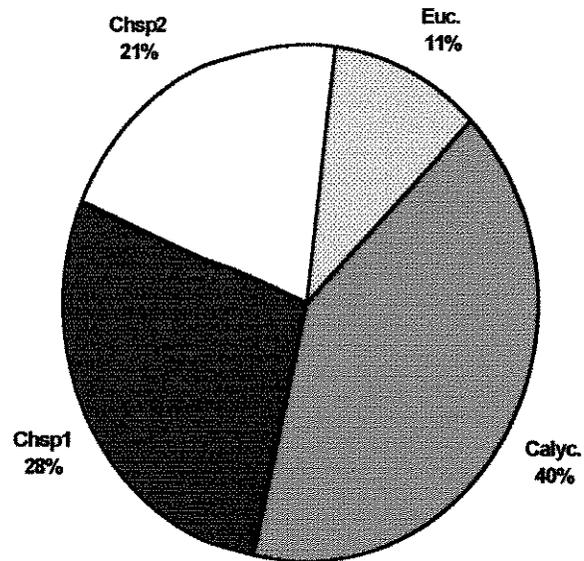


Figura 12 - Distribuição dos adultos emergidos de minas de *Calycomyza* sp. e porcentagem de parasitoidismo por morfoespécie de parasitóide (Chsp=*Chrysocharis*, Eulophidae, e Euc.=Eucoilidae), n=141.

5.4.2 - Efeito da densidade de minadores sobre a taxa de parasitoidismo em condições naturais.

O efeito da densidade de *Calycomyza* sp. por planta e por folha sobre a taxa de ataque por parasitóides foi avaliado em 147 folhas minadas, que totalizaram 196 minas em 95 plantas atacadas. O número de minas/planta coletadas variou de 1 a 15. Destas 95 plantas, 52 tiveram 1 mina/planta e 43 mais de 1 mina/planta ($X= 3.4$ minas/planta). A porcentagem de parasitoidismo, resultante da emergência de 148 adultos de minadores e parasitóides, na densidade de 1 mina/planta foi de 59,5% e na densidade maior foi de 69,8%, entretanto, esta diferença não é estatisticamente significativa (Tab. 4).

O número de minas/folha variou de 1 a 6 ($X=1,3$ minas/folha). Folhas com 1 mina produziram um total de 88 adultos, dos quais 65,9% foram parasitóides. Em folhas com mais de 1 mina ($X=2,6$ minas/folha) ocorreu a emergência de 60 adultos, sendo que a taxa de parasitoidismo foi de 66,7 %. Esta pequena diferença nas taxas de parasitoidismo em 2 classes de minas/folha não foi estatisticamente significativa (Tab. 5).

Tabela 4 - Parasitoidismo em *Calycomyza* sp. em duas classes de densidade de hospedeiro/planta. Dados provenientes de folhas minadas coletadas no campo, em plantas isoladas de *H. suaveolens*.

	Parasitóides	Minadores	Total	Parasitoidismo (%)	p*
1 mina/planta	25	17	42	59,5	0,1587
>1 mina/planta	74	32	106	69,8	
Total	99	49	148		

* - Teste estatístico de Fisher modificado (Zar 1984, pg. 396-397).

Tabela 5 - Parasitoidismo em *Calycomyza* sp. em duas classes de densidade de hospedeiro/folha. Dados provenientes de folhas minadas coletadas no campo, em plantas isoladas de *H. suaveolens*.

	Parasitóides	Minadores	Total	Parasitoidismo (%)	p*
1 mina/folha	58	30	88	65,9	0,4721
>1 mina/folha	40	20	60	66,7	
Total	98	50	148		

* - Teste estatístico de Fisher modificado (Zar 1984, pg. 396-397).

5.4.3 - Efeito do tamanho de mancha e da complexidade ambiental sobre a taxa de parasitoidismo de minadores.

As folhas minadas coletadas durante a realização dos experimentos resultaram na emergência de 127 adultos de minadores e parasitóides sendo, deste total, 67,7% representados por parasitóides distribuídos em 3 morfoespécies (*Chrysocharis* sp1, *C.* sp2 (Eulophidae) e uma espécie não identificada de Braconidae).

As taxas de parasitoidismo totais obtidas nos experimentos foram mais diferentes entre as áreas homogênea e heterogênea do que entre plantas isoladas e plantas agrupadas (Tabs. 6 e 7). Embora as diferenças não sejam estatisticamente significativas, o valor de *p* na comparação entre áreas está próximo ao limite de significância indicando, portanto, uma tendência. Em menos de 10% dos casos o maior parasitoidismo na área heterogênea deve-se ao acaso (Tab. 6). Quando os efeitos do tamanho de mancha e da complexidade do fundo ambiental (área homogênea x área heterogênea) são combinados, a menor taxa de parasitoidismo foi observada em plantas isoladas em área homogênea (42,8%) e a maior em plantas agrupadas em área heterogênea (84,6%) (Tab. 8).

Tabela 6 - Parasitoidismo em minas de *Calycomyza* em manchas experimentais em campo aberto coberto por grama de jardim (área homogênea) e em campo com pomar diversificado (área heterogênea).

	Parasitóides	Minadores	Total	Parasitoidismo (%)	p*
Área homogênea	51	30	81	63,0	0,0853
Área heterogênea	35	11	46	76,1	
Total	86	41	127		

* - Teste estatístico de Fisher modificado (Zar 1984, pg. 396-397).

Tabela 7 - Parasitoidismo em minas de *Calycomyza* em plantas isoladas (baixa densidade) e em manchas com 10, 20, 30 e 50 plantas (alta densidade).

	Parasitóides	Minadores	Total	Parasitoidismo (%)	p*
Baixa densidade de plantas	30	17	47	63,8	0,3085
Alta densidade de plantas	56	24	80	70,0	
Total	86	41	127		

* - Teste estatístico de Fisher modificado (Zar 1984, pg. 396-397).

Tabela 8 - Porcentagem de parasitoidismo em *Calycomyza* sp. em 4 tratamentos testados em experimentos com densidades diferentes de *H. suaveolens* em duas áreas com diferentes complexidades de fundo ambiental (experimento em campo aberto e em área de pomar).

	Área Homogênea	Área Heterogênea
Baixa densidade de plantas	42,8	72,7
Alta densidade de plantas	67,1	84,6

5.5 - Discussão

As taxas de parasitoidismo, superiores a 50%, observadas no sistema estudado indicam que, também para região tropical, há uma tendência de forte pressão dos parasitóides sobre insetos minadores de folhas conforme apontam os trabalhos realizados com sistemas em ambientes temperados. A hipótese, explorada por Price (1992) para sistemas inseto-planta e por Faeth & Simberloff (1981), particularmente para sistemas com minadores de folhas, de que inimigos naturais são frequentemente o fator mais importante na dinâmica populacional de insetos herbívoros, parece muito plausível de aplicação nos sistemas com estas espécies endófagas de folhas também para ambiente tropical.

A frequente ausência de relação entre as taxas de parasitoidismo e a densidade de hospedeiros, observada nos resultados deste trabalho, também é apontada na revisão feita por Stiling (1987) como um padrão comum.

Embora as taxas de parasitoidismo consideradas neste estudo não tenham levado em conta as diferenças que podem ocorrer entre espécies de parasitóides, isso representa o que ocorre no sistema em condições naturais. Sob o ponto de vista da importância na dinâmica populacional de espécies de herbívoros, quando atacados por mais de uma espécie de parasitóide, os resultados aqui obtidos são mais representativos das interações no sistema do que resultados obtidos de experimentos em laboratório com uma única espécie de parasitóide. Entretanto é impossível negar a importância de estudos do efeito da densidade de hospedeiros

em condições de laboratório para abordagens comparativas entre espécies que atacam o mesmo hospedeiro.

Apesar do parasitoidismo não ter sido afetado pela densidade de hospedeiros, minas em plantas agrupadas sofreram maior ataque do que minas em plantas isoladas (ver tab. 8). Embora esta diferença não tenha sido estatisticamente significativa, há uma tendência sugerindo que os locais de maior concentração de plantas podem atrair mais parasitóides. Esta maior atração possivelmente seja devida à maior concentração de odores emitidos por *H. suaveolens* nestas áreas. Esta hipótese pode ser testada experimentalmente utilizando-se olfatômetro de dupla escolha em laboratório (ver p. ex. Whitam & Eller 1990).

O efeito da complexidade ambiental parece mais marcante do que o efeito do tamanho de mancha (ver tabs. 6, 7 e 8). Todavia, pode-se concluir que os efeitos de tamanho de mancha e complexidade ambiental agem conjuntamente, resultando em um padrão que associa menor complexidade a menor taxa de parasitoidismo e maior complexidade a maior taxa de parasitoidismo (ver tabela 8). Este padrão de variação na eficiência de parasitoidismo em relação à complexidade do ambiente está de acordo com a "Hipótese de Inimigos Naturais" proposta por Root (1973). Portanto, os minadores de *H. suaveolens* sofrem menores taxas de mortalidade, devido aos parasitóides, quando estão em plantas localizadas em habitats menos complexos. As maiores taxas de parasitoidismo podem estar relacionadas tanto a uma maior atração e permanência dos parasitóides nestes microhabitats quanto a um aumento na eficiência de atacar seus hospedeiros proporcionado pelas condições locais. Esta é uma questão que merece ser investigada em estudos posteriores.

6 - Conclusões

Apesar do maior número de minas em manchas mais densas, conforme previsto pela Hipótese de Root (1973), não há dúvidas em afirmar que as minas de *Calycomyza* spp. em folhas de *H. suaveolens* se encontram mais concentradas, em média por planta, em locais de baixas densidades do que em locais de altas densidades de recursos. Portanto, o efeito de “Concentração de Recursos” proposto por Root (1973) não é observado na escala planta-herbívoros do sistema em estudo. O que ocorre é um efeito inverso, com maior concentração de minadores em plantas isoladas do que em plantas agrupadas. Baixa disponibilidade de indivíduos colonizadores, devido possivelmente à forte pressão exercida por parasitóides, e talvez um comportamento mais seletivo de fêmeas nos locais de maior disponibilidade de recursos, podem ter contribuído para a ocorrência deste efeito inverso.

Os minadores foram eficientes em colonizar plantas de *H. suaveolens* nos diferentes ambientes da Serra do Japi. Sugere-se que esta eficiência esteja relacionada com o alto grau de especificidade destes minadores em relação a seus hospedeiros, comum para a maioria das espécies de agromizídeos (Spencer & Steyskal 1986), com a exploração de compostos químicos secundários presentes em *H. suaveolens* para localização das plantas por meio olfativo.

Este trabalho sugere que os minadores de *H. suaveolens*, apesar de colonizarem as plantas nos mais diversos locais, obtêm maior sucesso quando colonizam plantas em ambientes menos complexos. Este maior sucesso foi evidente em plantas isoladas em área homogênea (Tab. 9). Nestes locais é menor a pressão por parasitóides, resultando em maior sobrevivência das minas que se desenvolveram nestas plantas. Os parasitóides em acordo com a "Hipótese de Inimigos Naturais" (Root 1973) exerceram maior pressão sobre seus hospedeiros em ambientes de maior complexidade. Portanto os locais de menor complexidade ambiental poderiam representar espaços livres de inimigos naturais (ver em Lawton 1986), que serviriam com mais intensidade de fontes colonizadoras para outros ambientes (Fig. 13). Infelizmente nada se sabe acerca da capacidade de dispersão destes minadores, mas não há razão para descartar esta hipótese, já que a distância a ser percorrida por um indivíduo colonizador é muito pequena devido a grande abundância e frequência de *H. suaveolens* nas margens da mata na Serra do Japi.

Em locais de grande concentração de plantas, a distribuição das minas em um número maior de plantas pode ser considerada como estratégia para evitar grandes perdas decorrentes do parasitoidismo. Segundo Vasconcellos-Neto (1991), nestes locais a pressão dos parasitóides sobre insetos herbívoros tende a ser maior do que em locais com baixa concentração de plantas, fato comprovado pelos resultados deste trabalho, o que conseqüentemente levará a uma maior sobrevivência de herbívoros que distribuírem melhor seus ovos nestas áreas.

Tabela 9 - Interações tritróficas no sistema *H. suaveolens* - agromizídeos minadores - parasitóides: efeitos da complexidade do fundo ambiental e da densidade da planta hospedeira em experimentos realizados na Serra do Japi. Baixa densidade representa plantas isoladas, Alta densidade representa média de 24 plantas/mancha em área homogênea e 20 plantas/mancha em área heterogênea. Potencial de colonização de minadores e parasitóides x 1000= sucesso reprodutivo em número médio de indivíduos por planta nos tratamentos experimentais.

	Área Homogênea		Área Heterogênea	
	Baixa densidade	Alta densidade	Baixa densidade	Alta densidade
Total de Plantas (nº de unidades experimentais)	31 (31)	600 (25)	20 (20)	120 (6)
% de plantas atacadas	77	34	95	49
Minas	98	410	141	115
Minas/planta total/inspeção	0,632±0,159a	0,137±0,018b	0,783±0,217a	0,106±0,022b
Minas/planta atacada/inspeção	0,817±0,206a	0,403±0,053ab	1,031±0,285a	0,217±0,045b
% Parasitoidismo ¹	42,8	67,1	72,7	84,6
Potencial de colonização de minadores x 1000 por planta atacada ²	467	133	281	33
Potencial de colonização de parasitóides x 1000 por planta atacada ³	350	270	750	184

¹ - % de parasitoidismo = (parasitóides)/(parasitóides+minadores).

²- Potencial de colonização = (100 - % de parasitoidismo) X n. de minas/planta atacada/inspeção.

³ - Potencial de colonização = (% de parasitoidismo) X n. de minas/planta atacada/inspeção.

a, b - Médias, na horizontal, com pelo menos uma letra em comum não diferem estatisticamente ($p > 0,05$, Tukey após Anova com F estatisticamente significante).

Apesar da eficiência de parasitoidismo ser maior em manchas grandes de *H. suaveolens* localizadas em área heterogênea, os parasitóides obtêm maior sucesso, em termos de potencial de colonização, em plantas isoladas em área heterogênea (Tab. 9). Isto ocorre porque nesta condição a alta eficiência de parasitoidismo é combinada com uma grande concentração de minadores por planta. Entretanto, diferentemente dos minadores, a emergência de parasitóides em locais de baixa concentração de plantas de *H. suaveolens* pode não corresponder a altas taxas de ataques de minas devido à habilidade restrita de voar destes insetos (Faeth & Simberloff 1981b). Há que se considerar também a possível presença de espécies polífagas de parasitóides, que seriam menos eficientes em utilizar compostos químicos emitidos por *H. suaveolens* para encontrarem seus hospedeiros. Estes resultados evidenciam um padrão consistente de interações tritróficas no sistema *H. suaveolens*-agromizídeos minadores de folhas-parasitóides (Fig. 13), considerando-se que a eficiência de parasitoidismo não é modificada pela densidade de hospedeiros por planta ou por folha (ver Tabs. 4 e 5).

Portanto, apesar de insetos minadores estarem sujeitos a altas taxas de ataque por parasitóides tanto em ambiente temperado (e.g. Potter 1985) como tropical, sugere-se que nos locais onde a pressão por inimigos naturais é menor (habitats menos complexos), estes herbívoros obtêm maior sucesso e colonizam novas plantas resultando em um padrão equilibrado de interações com seus inimigos naturais, em baixos níveis populacionais. Desta forma, os resultados deste trabalho, realizado com um sistema natural que vem sofrendo pressões seletivas há mais tempo, confirmam a importância da manipulação de habitats em agroecossistemas

visando aumentar a eficiência dos inimigos naturais e com isso mantendo as populações de insetos herbívoros abaixo dos níveis que acarretam perdas econômicas em plantas cultivadas.

7 - Resumo

O sistema *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae) - agromizídeos minadores (Diptera: Agromyzidae) - parasitóides (Hymenoptera) foi estudado na Serra do Japi, Jundiaí-SP. Foram testadas as hipóteses de Concentração de Recursos e Inimigos Naturais, neste sistema, avaliando-se a abundância de minadores e as taxas de parasitoidismo em diferentes tamanhos de manchas experimentais de *H. suaveolens* em área homogênea e área heterogênea. Foram avaliadas a intensidade natural de ataque de parasitóides aos minadores de folhas e a resposta às variações de densidade de hospedeiros. Em locais com maiores concentrações de recursos foi encontrado maior número de minas. Todavia, nessas condições, há um efeito de diluição do ataque nas manchas que resulta em menor densidade de minas por planta. Não foi observado efeito da complexidade ambiental sobre a colonização de manchas experimentais pelos minadores. A intensidade de ataque por parasitóides em condições naturais foi de 58,9%, não havendo efeito da densidade de hospedeiros sobre as taxas de parasitoidismo. O parasitoidismo observado nos experimentos diferiu mais entre as áreas homogênea e heterogênea do que entre plantas isoladas e plantas agrupadas. A menor taxa de parasitoidismo foi observada em plantas isoladas em área homogênea (42,8%) e a maior em plantas agrupadas em área heterogênea (84,6%), confirmando a Hipótese de Inimigos Naturais. Insetos minadores de folhas normalmente estão sujeitos a altas taxas de ataque por parasitóides tanto em ambiente temperado como tropical. Este trabalho sugere que os minadores de *H. suaveolens* têm maior sucesso quando colonizam plantas em

habitats menos complexos, onde é menor a pressão por parasitóides, resultando em maior sobrevivência das minas que se desenvolverem nestas condições. Desta forma os resultados deste trabalho, realizado com um sistema natural, confirmam a importância da manipulação de habitats em agroecossistemas visando aumentar a eficiência dos inimigos naturais e com isso manter as populações de insetos herbívoros abaixo dos níveis que acarretam perdas econômicas em plantas cultivadas.

8 - Summary

The system composed by *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae), leafminers (Diptera: Agromyzidae) and parasitoids (Hymenoptera) was studied in Serra do Japi, Jundiaí-SP. The Resource Concentration Hypothesis and Enemies Hypothesis were tested on this system through leafminers abundance analysis and parasitism rate in experimental patches of different sizes in homogeneous and heterogeneous areas. The natural rate of attack by parasitoids and their response to host density were evaluated too. A greater number of mines per patch and a smaller number of mines per unit host plant were found in patches with higher resources concentration. The environmental complexity did not influence the colonization of experimental patches by leafminers. The parasitism rate observed in experiments were more different between homogeneous and heterogeneous areas than between isolated and grouped plants. The observed parasitism rate was minimum on isolated plants in homogeneous area (42.8%) and maximum on grouped plants in heterogeneous area (84.6%), confirming the Enemies Hypothesis. The natural rate of attack by parasitoids was 58.9%. The parasitism rate was not affected by either host density per plant or per leaf. Leafminers are usually subject to high rates of parasitoid attack in both temperate and tropical regions. This study suggests that *H. suaveolens* leafminers succeed more often when they colonize plants in simple environments. Therefore this study, performed within a natural system, reinforces the importance of practical issues of agroecosystem design to prevent the great abundance of herbivorous insects in crops.

9 - Bibliografia

- Adesiyun, A.A. 1978. Effects of seeding density and spatial distribution of oat plants on colonization and development of *Oscinella frit* (Diptera: Chloropidae). *Journal of Applied Ecology*, 15: 797-808.
- Askew, R.R. & M. R. Shaw 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain. *Biol. J. Linn. Soc.*, 6: 289-335.
- Bach, C. 1980. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology*, 61: 1515-1530.
- Bach, C.E. 1988a. Effects of host plant patch size on herbivore density: Patterns. *Ecology*, 69: 1090-1102.
- Bach, C.E. 1988b. Patch size and herbivory: Mechanisms. *Ecology*, 69: 1103-1117.
- Botelho, A.C.B., J.R. Cure & E.F. Vilela 1994. Abundância e riqueza em espécies de insetos (herbívoros, predadores e parasitóides) em agroecossistema hortícola com manejo orgânico. *An. Soc. Entomol. Brasil*, 23: 87-98.
- Bultman, T.L. & S.H. Faeth 1986a. Leaf size selection by leaf-mining insects on *Quercus emoryi* (Fagaceae). *Oikos*, 46: 311-316.
- Bultman, T.L. & S.H. Faeth 1986b. Selective oviposition by a leaf miner in response to temporal variation in abscission. *Oecologia*, 69: 117-120.

- Capman, W.C., G.O. Batzli, L.E. Simms 1990. Responses of the common sooty wing skipper to patches of host plants. *Ecology*, 71: 1430-1440.
- Casas, J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. *Ecological Entomology*, 14: 257-265.
- Cromartie, W.J. 1975. The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *Journal of Applied Ecology*, 12: 517-533.
- Esposito, M.C. 1990. Taxonomia e Ecologia das Moscas Minadoras de Folhas (Diptera: Agromyzidae) de Três áreas da Região de Campinas, São Paulo, Brasil. Tese de Mestrado, Ecologia-Unicamp, Campinas-SP.
- Faeth, S.H. 1985. Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels. *Ecology*, 66: 870-875.
- Faeth, S.H. 1986. Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): Consequences and causes. *Journal Animal Ecology*, 59: 569-586.
- Faeth, S. 1990a. Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): consequences and causes. *Journal Animal Ecology*, 59: 569-586.
- Faeth, S. 1990b. Structural damage to oak leaves alters natural enemy attack on a leafminer. *Entomol. exp. appl.*, 57: 57-63.
- Faeth, S. 1992. Interspecific and intraspecific interactions via plant responses to folivory: An experimental field test. *Ecology*, 73: 1802-1813.
- Faeth, S.H. & D. Simberloff 1981a. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities. *Ecology*, 62: 620-624.

- Faeth, S.H. & D. Simberloff 1981b. Experimental isolation of oak host plants: Effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects. *Ecology*, 62: 625-635.
- Faeth, S.H., S. Mopper & D. Simberloff 1981. Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species: effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves. *Oikos*, 37: 238-251.
- Friedlander, T.P., R.A. Wharton & G.J. Steck 1985. New records of agromyzid and their braconid parasitoids from Texas. *The Southwestern Entomologist*, 10: 257-263.
- Garcia, M.A. & M. Altieri 1992. Explaining differences in flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behavior. *Entomol. exp. appl.*, 62: 201-209.
- Godfray, H.C.J. 1995. Communication between the first and third trophic levels: an analysis using biological signalling theory. *Oikos*, 72: 367-374.
- Greathead, D. 1986. Parasitoids in Classical Biological Control. In: Insect Parasitoids. J. Waage & D. Greathead (eds.), pp. 290-318, Academic Press. London.
- Grez, A.A. & R.H. González 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia*, 103: 471-474.
- Gross, P. & P. Price 1988. Plant influences on parasitism of two leafminers: A test of enemy-free space. *Ecology*, 69: 1506-1516.

- Hassel, M.P. 1986. Parasitoids and Population Regulation. In: Insect Parasitoids. J. Waage & D. Greathead (eds.), pp. 201-224, Academic Press. London.
- Hespenheide, H. A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 535-560.
- Hunter, M.D. & P. Price 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73: 724-732.
- Kahn, D.M. & H.V. Cornell 1989. Leafminers, early leaf abscission, and parasitoids: A tritrophic interaction. *Ecology*, 70(5): 1219-1226.
- Kareiva, P. 1983. Influence of Vegetational Texture on Herbivore Populations: Resource Concentration and Herbivore Movement. In: Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. R.F. Denno & M.S. McClure (eds.), pp. 259-289, Academic Press, New York.
- Kareiva 1985. Finding and losing host plants by *Phyllotreta*: Patch size and surrounding habitat. *Ecology*, 66: 1809-1816.
- Kato, M. 1994a. Alternation of bottom-up and top-down regulation in a natural population of an agromyzid leafminer, *Chromatomyia suikazuræ*. *Oecologia*, 97: 9-16.
- Kato, M. 1994b. Structure, organization, and response of a species-rich parasitoid community to host leafminer population dynamics. *Oecologia*, 97: 17-25.
- Lawton, J.H. 1986. The Effect of Parasitoids on Phytophagous Insect Communities. In: Insect Parasitoids. J. Waage & D. Greathead (eds.), pp. 265-289, Academic Press. London.

- Lawton, J.H. & D.R. Strong 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*, 118: 317-338.
- Leitão-Filho, H.F., C. Aranha & O. Bacchi 1972. Plantas Invasoras de Culturas no Estado de São Paulo. Vol. 1. Hucitec, São Paulo.
- Letourneau, D.K. 1988. Conceptual Framework of Three-Trophic-Level Interactions. In: Novel Aspects of Insect-Plant Interactions. P. Barbosa & D.K. Letourneau (eds.), pp. 1-9, John Wiley & Sons. N.York.
- Lewis, W.J.; L.E.M. Vet; J.H. Tumlinson; J.C. Van Lenteren & D.R. Papaj 1990. Variations in parasitoid foraging behavior: essential element of a sound biological control theory. *Environ. Entomol.*, 19: 1183-1193.
- Lorenzi, H. 1991. *Plantas Daninhas do Brasil*. 2 Edição. Editora Plantarum Ltda.
- Lorini, I. & L.A. Foerster 1985. Flutuação populacional e parasitoidismo de *Liriomyza sativae* Blanchard, 1938 (Diptera: Agromyzidae) na cultura do pepino (*Cucumis sativus* L.). *An. Soc. Ent. Brasil*, 14: 243-249.
- Matter, S.F. 1996. Interpatch movement of the red milkweed beetle, *Tetraopes tetraophthalmus*: individual responses to patch size and isolation. *Oecologia*, 105: 447-453.
- McArthur, R.H. & E.R. Pianka 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-609.
- McGarvin, M. 1982. Species-area relationships of insects on host plants: Herbivores on rosebay willowherb. *Journal Animal Ecology*, 51: 207-223.
- McLain, D.K. 1981. Resource partitioning by three species of hemipteran herbivores on the basis of host plant density. *Oecologia*, 48: 414-417.

- Mopper, S.; S.H. Faeth; W.J. Boecklen 1984. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricostatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae). *Ecological Entomology*, 9: 169-177.
- Mopper, S. & D. Simberloff 1995. Differential herbivory in an oak population: The role of plant phenology and insect performance. *Ecology*, 76: 1233-1241.
- Morellato, L.P.C. (org.) 1992. História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil. Editora da Unicamp/Fapesp. São Paulo. 321 pp.
- Ohgushi, T. 1992. Resource Limitation on Insect Herbivore Populations. In: Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions. M.D. Hunter; T. Ohgushi; P.W. Price (eds.), pp. 200-243, Academic Press, Inc.. New York.
- Parrella, M.P. 1982. A review of the history and taxonomy of economically important serpentine leafminers (*Lyriomyza* species, Diptera: Agromyzidae) in California. *Pan. Pac. Ent.*, 58: 302-308.
- Potter, D.A. 1985. Population regulation of the native leafminer, *Phytomyza illicicola* Loew (Diptera: Agromyzidae), on American holly. *Oecologia*, 66: 499-505.
- Potter, D.A. 1992. Abundance and mortality of a specialist leafminer in response to experimental shading and fertilization of American holly. *Oecologia*, 91: 14-22.
- Potter, D. & F.C. Gordon 1985. Parasites associated with the native holly leafminer, *Phytomyza illicicola* Loew (Diptera: Agromyzidae) on American holly in Kentucky. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 58: 727-730.

- Potter, D.A. & T.W. Kimmerer 1986. Seasonal allocation of defense investment in *Ilex opaca* Aiton and constraints on a specialist leafminer. *Oecologia*, 69: 217-224.
- Powell, W. 1986. Enhancing Parasitoid Activity in Crops. In: Insect Parasitoids J. Waage & D. Greathead (eds.), pp. 319-341, Academic Press. London.
- Price, P. 1992. Plant Resources as the Mechanistic Basis for Insect Herbivore Population Dynamics. In: Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions. M.D. Hunter; T. Ohgushi; P.W. Price (eds.), pp. 139-173, Academic Press, Inc.. New York.
- Price, P., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPheron, J.N. Thompson, A.E. Weis 1980. Interaction among three trophic levels: Influences of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 41-65.
- Pritchard, I.M. & R. James 1984. Leaf fall as a source of leaf miner mortality. *Oecologia*, 64: 140-141.
- Queiroz, R.B. 1987. *Variação de Terpenos e Seu Papel na Defesa Contra Herbívoros em Hyptis suaveolens (L.) Poit. (Labiatae)*. Tese de Mestrado, Biologia Vegetal, UNICAMP, Campinas-SP.
- Quiring, D.T. & J.N. McNeil 1987. Foraging behavior of a dipteran leaf miner on exploited and unexploited hosts. *Oecologia*, 73: 7-15.
- Ralph, C.P. 1977a. Effect of host plant density on populations of a specialized, seed-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus*. *Ecology*, 58: 799-809.

- Ralph, C.P. 1977b. Search behavior of large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera: Lygaeidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 70: 337-342.
- Rausher, M.D. 1983. Alteration of oviposition behavior by *Battus philenor* butterflies in response to variation in host-plant density. *Ecology*, 64: 1028-1034.
- Rausher, M.D. & P. Feeny 1980. Herbivory, plant density, and plant reproductive success: The effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology*, 61: 905-917.
- Risch, S.J. 1979. A comparison, by sweep sampling, of the insect fauna from corn and sweet potato monocultures and dicultures in Costa Rica. *Oecologia*, 42: 195-211.
- Rish, S.J. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: An experimental test of two hypotheses. *Ecology*, 62: 1325-1340.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs*, 43: 95-124.
- Simberloff, D. & P. Stiling 1987. Larval dispersion and survivorship in a leaf-mining moth. *Ecology*, 68: 1647-1657.
- Solomon, B.P. 1981. Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. *Ecology*, 62: 1205-1214.

- Souza, J.C. 1986. Levantamento das espécies de moscas-minadoras (Diptera: Agromyzidae) em algumas culturas de Minas Gerais. *An. Soc. Ent. Brasil*, 15: 171-172.
- Spencer, K.A. & G.C. Steyskal 1986. Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States. USDA, Agriculture Handbook No. 638, 478 pp.
- Stanton, M.L. 1983. Spatial Patterns in the Plant Community and Their Effects upon Insect Search. In: Herbivorous Insects. S. Ahmad (ed.), pp. 125-157. Academic Press. London.
- Stiling, P.D. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology*, 68: 844-856.
- Stiling, P.D.; B.V. Brodbeck; D.R. Strong 1982. Foliar nitrogen and larval parasitism as determinants of leafminer distribution patterns on *Spartina alterniflora*. *Ecological Entomology*, 7: 447-452.
- Strong, D.R., J.H. Lawton & T.R.E. Southwood 1984. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Blackwell Scientific, Oxford. 313 pp.
- Sugimoto, T. 1978. Host-attacking behavior of a eulophid parasite, *Kratochvilliana* sp., to the leaf mining host, *Phytomyza ranunculi* (Diptera: Agromyzidae) during its stay on the leaf. *Res. Pop. Ecol.*, 19: 197-208.
- Sugimoto, T. & S. Tsjimoto 1988. Stopping rule of host search by the parasitoid *Chrysocharis pentheus* (Hymenoptera: Eulophidae), in host patches. *Res. Pop. Ecol.*, 30: 123-133.

- Tuomi, J., P. Niemelä & R. Mannila 1981. Leaves as islands: interactions of *Scolioneura betuleti* (Hymenoptera) miners in birch leaves. *Oikos*, 37: 146-152.
- Vasconcellos-Neto, J. 1991. Interactions Between Ithomiine Butterflies and Solanaceae: Feeding and Reproductive Strategies. In: Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes and W.W. Benson (eds.), pp. 291-314, J. Wiley & Sons., Inc., New York.
- Vet, L.E.M. & M. Dicke 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 141-172.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.*, 21: 109-134.
- Waage, J. & D. Greathead 1986. Insect Parasitoids. Academic Press. London. 389 pp.
- Weis & Campbell 1992. Plant Genotype: A Variable Factor in Insect-Plant Interactions. In: Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions. M.D. Hunter, T. Ohgushi, P.W. Price (eds.), pp. 76-113, Academic Press, Inc.. New York.
- Whitam, D.W. & F.J. Eller 1990. Parasitic wasps orient to green leaf volatiles. *Chemoecology*, 1: 69-75.
- Wilkinson, L. 1990. Systat: The System for Statistics. Evanston, IL: SYSTAT, Inc..
- Zangerl, A.R. & F. A. Bazzaz 1992. Theory and Pattern in Plant defense Allocation. In: Plant Resistance to Herbivores and Pathogens : Ecology, Evolution and

Genetics. R. S. Fritz & E.L. Simms (eds.), pp. 363-391, The University of Chicago Press, Chicago.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Second Edition. Prentice-Hall. USA.