

Tese de Mestrado



**Respostas de dípteros endófagos de capítulos de Praxelis clematidea
(Grisebach) King & Robinson (Eupatorieae-Asteraceae)
à concentração de recurso e ao isolamento entre plantas**

José Vicente Corrêa Ortiz

Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
José Vicente Corrêa Ortiz
e aprovada pela Comissão Julgadora.

14/08/97

Dissertação de mestrado apresentada ao
Instituto de Biologia, Universidade de
Campinas, como requisito parcial para
obtenção do título de mestre em Ciências
Biológicas, área de concentração Ecologia

Or8r

32714/BC

Agosto de 1997



NIDADE	BC
CHAMADA:	177WICAMP
	Or8r
OMBO BC/	30839
ROC.	295198
C	☐
D	☒
REÇO	R\$ 11,00
ATA	24/04/98
CPD	

CM-00105158-8

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

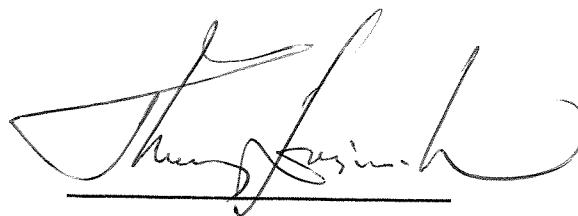
Or8r
Or9r

Ortiz, José Vicente Corrêa
Respostas de dípteros endófagos de capítulos de Praxelis clematidea (Grisebach) King & Robinson (Eupatorieae-Asteraceae) à concentração de recurso e ao isolamento entre plantas/José Vicente Corrêa Ortiz. -- Campinas,SP:[s.n.], 1997.
67f: illus.

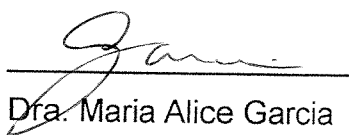
Orientador: Thomas Michael Lewinsohn
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1.Interação inseto-planta. 2.Agromyzidae. 3.Compostas. 4.Díptero.
I. Lewinsohn, Thomas Michael. II.Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Banca examinadora

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Thomas M. Lewinsohn', written over a horizontal line.

Dr. Thomas M. Lewinsohn

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Maria Alice Garcia', written over a horizontal line.

Dra. Maria Alice Garcia

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Cláudia Jacobi', written over a horizontal line.

Dra. Cláudia Jacobi

A horizontal line above the name.
Dr. Ângelo Pires Prado (suplente).

*Eu dedico este trabalho aos meus
pais Lúcia e Gido Ortiz e, aos meus
tios Martha e Oswaldo
Baumgarten. Sem eles eu nunca
teria chegado até aqui.*

AGRADECIMENTOS



Todos os méritos deste trabalho vão para o Professor Thomas Lewinsohn. Seu estímulo e sua infindável paciência me mostraram que escrever uma tese pode ser divertido e certamente é recompensador. Graças a sua dedicação de amigo e persistência de orientador este trabalho pode ser concluído.

Aos membros da pré-banca Dra. Cláudia Jacobi, Dra. Maria Alice Garcia, e Dr. Ângelo Prado e à pré-banca não oficial do Dr. Keith Brown jr. que em uníssono me convenceram a abandonar mensagens telegráficas no texto e transformaram, juntamente com o Thomas, este trabalho em algo legível. Sou especialmente grato à Cláudia por ter lido e relido N-vezes esta tese.

Aos membros da banca examinadora Dra. Maria Alice Garcia, Dra. Cláudia Jacobi e Dr. Ângelo Prado, pelas sugestões.

À Belzinha e a Adrianinha um agradecimento especial pela dedicação, amizade e por nunca deixarem a peteca cair. À Aninha pelo carinho e o sorriso na hora certa.

Aos compadres "tia" Élide e Zolinha por me adotarem como filho mais velho e, à Nina e ao Êrico pela alegria de poder vê-los crescer.

À Adrianinha Almeida e Jarbitas Queiroz pela companhia no campo e convivência durante estes anos todos. Muitas das idéias apresentadas aqui saíram de conversas descompromissadas durante as caminhadas no Japi.

Ao Júlio, Leandro e Emerson amigos desde os tempos de UnB e na companhia dos quais comecei na ecologia. À Lu Alves, Inara, Andy, Pira, Deborah, Adriana Martini, Andréia e Marcel por tudo.

A todos os amigos, "companheiros de copo e de cruz", que cruzei ao longo destes anos em Campinas, que me ensinaram muito sobre a vida e a biologia. **Obrigação!!!!**

À turma da ecologia de 93 da qual sou o último remanescente do mestrado. À galera do L.I.I.P. que consegue tornar a tediosa rotina de dissecar e triar milhares capítulos em uma grande festa e, que contribuiu com valiosas sugestões e informações sobre os insetos e as plantas.

À Dandinha por sua dedicação incondicional durante a maior parte da minha vida em Campinas e pela alegria de ter convivido com ela.

Ao "Seu Lauro" pelo seu bom humor e por ter adotado minhas plantas e cuidado para que elas crescessem fortes e saudáveis. Ao "Seu Lauro", Ronaldo, Claudete e Zaíra que me receberam carinhosamente na Base ecológica da Serra. À secretaria de educação de Jundiá e a Guarda municipal que permitiram que eu utilizasse a Base de pesquisa na Serra.

Um Agradecimento especial aos coordenadores da sub-comissão da pós-graduação em ecologia Profª. Fosca Pedini e Prof. Luiz Duarte por terem quebrado inúmeros galhos durante todo o curso.

Ao CNPq que me forneceu bolsa de estudo durante o desenvolvimento deste estudo. A FAPESP e CNPq financiaram este estudo através do projeto de Biodiversidade de Fitófagos de Compostas.



ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	iii
ÍNDICE DE TABELAS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
Objetivos específicos	9
Área de estudo e Organismos	9
MATERIAL E MÉTODOS	12
Coletas no campo	12
Criação dos insetos endófagos	12
Experimento de tamanho de moitas	13
Análise dos dados	17
RESULTADOS	19
<u>P. clematidea</u> em manchas espontâneas na Serra do Japi	19
Tamanho de plantas em diferentes graus de isolamento	22
Características e isolamento entre plantas vs. Abundância de endófagos	24
Experimentos com manchas artificiais de <u>P. clematidea</u>	30
Características das plantas <u>vs</u> tamanho de moita	30
Características das plantas e Tamanho de mancha <u>vs</u> . Insetos endófagos	34
DISCUSSÃO	39
Mudanças fenotípicas das plantas devidas ao isolamento e tamanho de moita	39
Características fenotípicas das plantas e utilização pelos endófagos	40
Utilização das plantas e o movimento dos insetos	42
Biogeografia de ilhas	46
Respostas dependentes do tempo	48
Micro habitat	50
CONCLUSÕES	53
LITERATURA CITADA	55

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1: Número de plantas coletadas por data e local na Serra do Japi em Jundiaí, SP. -----	20
Tabela 2: Total de plantas e capítulos com e sem ataque por cada grupo de endófagos nas plantas coletadas na Serra do Japi.-----	25
Tabela 3: Resultados da Análise de covariância da abundância de dípteros com relação às características e isolamento das plantas. A distância da vizinha mais próxima, entra no modelo como covariável. -----	26
Tabela 4: Análise de covariância da abundância de dípteros em relação às características das plantas e tamanho de moita. A análise foi feita com as médias do total de dípteros por moita e o número de plantas nas moitas entra no modelo como covariável.-----	35

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Diagrama do desenho experimental utilizado para avaliar o papel do tamanho de moita nos dípteros associados às inflorescências de Praxelis clematidea, realizado entre nov/95 e fev/96, na Serra do Japi no município de Jundiaí, S.P. ----- 16
- Figura 2: Correlação entre a altura e número de capítulos em indivíduos de Praxelis clematidea coletado nas estradas da Serra do Japi. ----- 21
- Figura 3: (A) Frequência de plantas, média $\pm$ erro padrão da (B) altura e (C) total de capítulos de Praxelis clematidea em relação à classe de distância da vizinha co-específica mais próxima (d.v.p.). ----- 23
- Figura 4: Número de (A) Melanagromyza e (B) tefritídeos em relação ao número de capítulos de Praxelis clematidea coletados ao longo das estradas da Serra do Japi, Jundiaí, S.P. ----- 27
- Figura 5: Média $\pm$ erro padrão da densidade de Melanagromyza por planta por capítulo em indivíduos Praxelis clematidea coletados nas estradas da Serra do Japi. 28
- Figura 6: Média $\pm$ erro padrão da densidade de tefritídeos por planta por capítulo em indivíduos Praxelis clematidea coletados nas estradas da Serra do Japi. ----- 29
- Figura 7: Porcentagem de plantas (A) floridas e (B) vivas no término do experimento com tamanho de moitas de Praxelis clematidea realizado em área aberta da Serra do Japi, Jundiaí S.P. ----- 31
- Figura 8: Correlação entre a altura e o total de capítulos em indivíduos de Praxelis clematidea no final do experimento para avaliar a influência do tamanho de moitas de Praxelis clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. ----- 32
- Figura 9: Média $\pm$ erro padrão do Log10 (A) Total de capítulos e média por planta no final do experimento para avaliar a influência do tamanho de moitas de Praxelis clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. 33
- Figura 10: Número de indivíduos de tefritídeos e Melanagromyza encontrados em Praxelis clematidea, na beira das estradas da Serra do Japi e no experimento utilizado para avaliar o papel do tamanho de moita na fauna de díptero endófagos

de capítulos. Os números no interior das barras indicam a quantidade de plantas analisadas.----- 36

Figura 11: Número de Melanagromyza em relação ao número de plantas nas moitas de Praxelis clematidea nas plantas experimentais utilizadas para avaliar a influência do tamanho de moitas de Praxelis clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P.. ----- 37

Figura 12: Número de X. biocellata em relação ao número de plantas nas moitas de Praxelis clematidea encontrado nas plantas do experimento feito para avaliar a influência do tamanho de moitas de Praxelis clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. ----- 38

RESUMO

Neste estudo foi investigada a influência do isolamento entre indivíduos e tamanho de moita de plantas hospedeiras, na colonização por dípteros endófagos de capítulos de Praxelis clematidea (Asteraceae). O efeito do isolamento foi avaliado através da relação entre a distância entre plantas co-específicas mais próximas em moitas naturais e o, tamanho de moita por um experimento com três replicatas de moitas de 1, 4, 8, 16 e 32 plantas e avaliação da colonização dos capítulos. Os principais grupos de dípteros endófagos encontrados foram Melanagromyza (Agromyzidae) e Tephritidae (Trupanea e Xanthaciura biocellata). Melanagromyza ocorreu em maior abundância relativa nas plantas coletadas em moitas naturais e os tefritídeos em moitas experimentais. As diferenças de habitat preferencial dos adultos, principalmente no grau de insolação, parecem determinar esta diferença nas abundâncias relativas. Melanagromyza utilizou com igual intensidade plantas agrupadas e isoladas; no experimento, teve a abundância total independente do tamanho de moita porém menores densidade por planta e por capítulos em moitas maiores. Tefritídeos tiveram maior abundância em plantas isoladas e nas moitas experimentais estas abundâncias cresceram com o tamanho da moita. As densidades por planta e por capítulos foram independentes do tamanho da moita.

Os tefritídeos devem ser menos eficientes em localizar indivíduos de P. clematidea com maior tempo de procura de hospedeiras gerando os padrões encontrados por respostas dependentes do tempo e risco maior de predação durante a procura. Melanagromyza pode estar sofrendo um efeito de saturação devido a baixa população de adultos ou assincronia entre os adultos e a presença de inflorescência ideais para oviposição.

ABSTRACT

In this study, the colonization of Praxelis clematidea (Asteracea) inflorescences by endophagous flies was investigated in respect to isolation between host plants and patch size. The distance to nearest neighboring conspecific individual occurring in natural patches was measured aiming to investigate the role of plant isolation in the endophagous fauna. An experiment with 15 patches was performed with three replicates for each patch size (1, 4, 8, 16 and 32 plants) and the colonization of the flies was registered. The main groups of flies in P. clematidea capitula were Melanagromyza (Agromyzidae) and fruit-fly species (Tephritidae: Trupanea and Xanthaciura biocellata). Melanagromyza showed greatest abundance in plants collected in the field and the tephritids in the experimental plants. Differences in habitat preferences of females, mainly in relation to insulation, appeared to determine the different relative abundances. Melanagromyza used aggregated and isolated plants in the same way. Total abundance in the experiment was not related to patch size, but plant and inflorescence densities decreased in greatest patches. Tephritids showed greatest abundances in isolated plants and, in the experiment, these abundances increased with patchy size. On the other hand, plant and inflorescence densities were not related to patch size. Tephritid flies were probably less efficient in localizing P. clematidea individuals, spending more time in searching for hosts. Thus generating the patterns that were found. Melanagromyza apparently showed a saturation effect caused by low populational rates of adults or else by an asynchrony between adult fly season and higher numbers of available inflorescences necessary to oviposition.

INTRODUÇÃO

Os insetos herbívoros, geralmente, não ocorrem na mesma proporção que suas plantas hospedeiras. Diversos fatores mediam as relações entre a distribuição espacial das plantas e seus herbívoros. Entre os principais fatores estão características de micro-habitat (Maiorana 1981; Bach 1984; Herrera 1995), densidade absoluta e relativa das hospedeiras no ambiente (Root 1973; Garcia & Altieri 1992; Bach 1988a e b; Wilklund 1981), capacidade de dispersão (Denno & Roderick 1993) e amplitude de dieta dos insetos (Wilklund 1981). Essas características, em última instância, atuam sobre a forma de procura utilizadas pelos insetos para encontrar suas hospedeiras.

Para explicar a maior abundância de insetos em locais com grande densidade de Brassica oleracea, Root (1973) lançou a "Hipótese da Concentração de Recursos" a qual prevê que a grande densidade de plantas hospedeiras e a ausência de plantas não hospedeiras favorece maiores populações de herbívoros com estreita amplitude de hospedeiras. Duas causas são citadas pelo autor para este efeito: uma é a maior probabilidade de encontro pelos insetos em locais onde as hospedeiras são concentradas e a outra é maior tempo de permanência em grandes aglomerações de hospedeiras (Root 1973).

A chance de um inseto encontrar uma mancha de plantas (ou uma planta) tem relação direta com tamanho da mancha, analogamente ao previsto para a colonização de ilhas na Teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967). Além disso, em grandes densidades as plantas podem ser mais facilmente encontradas por parte dos insetos por potencializar os sinais utilizados pelos insetos para localizar suas hospedeiras (Stanton 1983).

A densidade de insetos nas hospedeiras é afetada tanto pelo tamanho da moita, como também pela presença de plantas não-hospedeiras na vizinhança das moitas. A presença de plantas não hospedeiras diminui a suscetibilidade de Aristolochia reticulata (Aristolochiaceae) às larvas e adultos de Battus philenor (Lepidoptera) por dificultar o encontro de sua hospedeira pela borboleta (Rausher 1981). Um outro estudo com moitas experimentais no sistema Acalymma vitatum (Chrysomelidade) e Curcubita maxima (Cucurbitaceae) (Bach 1988b) mostra que há uma interação entre tamanho de mancha e vegetação circundante esta mancha. Plantas não hospedeiras podem atuar como um barreira para a saída dos besouros das manchas (Bach 1988b).

A distância entre plantas também prejudica a capacidade dos insetos de discernir entre recursos com qualidades distintas. Manipulações das distâncias entre moitas e variação na qualidade de Brassica oleraceae mostraram que à medida que a distância entre as plantas aumenta, diminui o poder discriminatório, dos crisomelídeos Phylotreta crucifer e P. striolata, entre plantas com alta e baixa qualidade (Kareiva 1983).

O primeiro passo para avaliar estas relações está na escolha da escala espacial utilizada para esta investigação. Em alguns sistemas estes estudos devem abranger distâncias de centenas de metros ou até de quilômetro entre as manchas de recursos, conforme a mobilidade e dispersão dos diferentes fitófagos (Kareiva 1983; Wiens 1989)

Distâncias de 800 m entre as manchas de plantas e a fonte de endófagos não impedem a colonização de Arctium minus e Centaurea nigra (Asteraceae) por endófagos de capítulos (Dempster et. al. 1995). Manchas maiores são colonizadas mais rapidamente e alguns destes endófagos (tefrítídeos) podem se deslocar através de distâncias de cerca 3 km (Dempster et. al. 1995).

Outro fator que confunde o esclarecimento das relações entre a abundância dos herbívoros e a densidade das plantas é que elas próprias muitas vezes são afetadas pela presença e/ou densidade de plantas co-específicas. Este efeito foi demonstrado para Depressaria pastinacella (Lepidoptera), um herbívoro que consome inflorescências de Pastinaca sativa (Umbelliferae). Aparentemente esta mariposa responde à densidade das plantas, porém Thompson & Price (1977) mostraram que a colonização destas plantas está relacionada ao número de inflorescências fechadas nas plantas individuais e que este número é maior em plantas isoladas. Concluíram que não é a densidade *per se* de P. sativa que afeta a colonização pelas mariposas, mas o efeito da densidade sobre a planta.

Apesar da abundância absoluta de herbívoros geralmente ser maior em manchas grandes de plantas, isto nem sempre se reflete em maiores densidades por plantas ou por estruturas. Entre as causas dessas menores densidades podem estar o esgotamento da capacidade de colonização dos herbívoros com populações baixas (Kareiva 1983; Bach 1984; Denno & Roderick 1991) e/ou a maior seletividade das fêmeas na escolha dos sítios para oviposição em grandes aglomerações de plantas (Rausher 1983). A sincronização entre a época de vôo dos adultos e a fenologia dos recursos também podem resultar em menores densidades por estruturas de oviposição, como mostrado por Straw (1991) para tefritídeos associados a Arctium minus.

O hábito alimentar dos insetos fitófagos também interfere na forma que os insetos respondem à distribuição das hospedeiras. Os insetos herbívoros podem ser divididos em dois grandes grupos, com base nos seus hábitos alimentares: insetos ectófagos, que se alimentam sobre as plantas utilizando geralmente mais de uma planta (ou parte dela) para alimentação (e.g. adultos e larvas folívoros ou sugadores de seiva), e insetos

endófagos, onde as formas imaturas são sedentárias e completam praticamente todo seu desenvolvimento no interior de partes das plantas (e.g. minadores de folhas, comedores de sementes de capítulos e galhadores). Estes dois grupos possuem requerimentos muito diferentes para satisfazer suas necessidades vitais e a distinção entre eles é fundamental para análises das relações dos insetos e suas hospedeiras.

Em endófagos, a escolha de recursos qualitativamente superiores pelas fêmeas é fundamental para a sobrevivência e desenvolvimento das formas imaturas com fortes reflexos na aptidão dos indivíduos (Ohgushi 1992). Se estes insetos utilizam partes pequenas e efêmeras das plantas, então deve haver uma forte pressão seletiva para aumentar a capacidade de avaliar o recurso onde seus ovos serão colocados (Thompson 1983).

Entre os insetos endófagos estão as moscas-de-fruta (Tephritidae) que se alimentam de capítulos de compostas. Elas podem apresentar um comportamento complexo de escolha de capítulos para oviposição. Straw (1989) mostra que Tephritis bardanea e Ceratoacera tussilaginis que utilizam capítulos de Arctium minus (Asteraceae) escolhem as inflorescências ideais para oviposição através da comparação de aspectos do próprio corpo com o tamanho de estruturas das inflorescências. Outra espécie de tefritídeo, Xanthaciura biocellata, um endófago comum em Praxelis clematidea (= Eupatorium clematideum) analisa vários capítulos com a probóscide até escolher o ideal para oviposição e somente ovipõe em capítulos fechados ou começando a abrir (Rocha 1992).

Além da seletividade, a distribuição espacial dos sítios de oviposição reflete o movimento de procura das fêmeas. Dessa forma pode se utilizar a ocupação das

plantas para se discutir os efeitos da distribuição espacial das plantas nas formas de procura das fêmeas.

A densidade relativa das hospedeiras e não hospedeiras afeta a forma como os insetos se movimentam dentro e entre moitas de plantas. Alguns crisomelídeos diminuem o tempo total em suas hospedeiras quando elas estão na presença de outras espécies de plantas (Risch 1981; Garcia & Altieri 1992) e a taxa de emigração é maior a partir de policulturas que em monoculturas (Risch 1981).

A maioria dos estudos de movimento de insetos envolvem programas de captura-marcação-recaptura dos animais (ver Bell 1991 e referências). Em animais muito pequenos, onde a observação direta é inviável, simulações através de programas de computadores podem ser de grande utilidade para inferir os mecanismos que estão atuando sobre o movimento e conseqüentemente na relação entre a distribuição espacial dos recursos e sua utilização (Bell 1991). As principais variáveis incluídas nestas simulações estão: a distância à qual o animal detecta seu recurso; comprimento e direcionalidade do movimento e mudanças no padrão de locomoção ao longo do tempo (Cain 1995; Jones 1977; Bell 1991) e devem ser consideradas nos estudos sobre as relações entre distribuição espacial de hospedeiras e a utilização por herbívoros.

Técnicas de marcação indireta podem ser usadas para insetos endófagos, através de aplicação de marcadores químicos nas plantas, que são carregadas para as inflorescências e para os insetos que se alimentam das sementes (ver Dempster *et. al.* 1996, para a descrição completa da técnica). Estas entretanto são caras e exigem de métodos laboratoriais mais refinados, assim como o sacrifício dos animais para as análises químicas impede o acompanhamento do animal por diversos períodos.

Como os principais trabalhos sobre interações entre a distribuição espacial das plantas e a utilização pelos insetos se referem a insetos ectófagos (ex. Root 1973; Bach 1984, 1988a, b), escolhi um grupo de endófagos associados às inflorescências de Praxelis clematidea (Asteraceae) para avaliar: 1) se as respostas deles à densidade e isolamento entre plantas são similares às aquelas encontradas para ectófagos e 2) inferir os mecanismos associados ao padrão de utilização e discutir como pode se dar o comportamento de movimento de procura das fêmeas pelas hospedeiras.

Devido à dificuldade de determinação de moitas de P. clematidea no campo, utilizei duas abordagens distintas para responder às questões colocadas neste trabalho. Uma enfocou plantas ocorrendo naturalmente em estradas de uma área de mata atlântica, avaliando papel do isolamento entre plantas na utilização dos capítulos, a segunda abordou, experimentalmente, o papel do tamanho das moitas nesta mesma fauna.

Objetivos específicos

- I. Verificar como as espécies de dípteros endófagos de capítulos de P. clematidea respondem ao total de recursos nas plantas, nominalmente o número de capítulos nas plantas.
- II. Avaliar se as plantas são afetadas pelo grau de isolamento de outras plantas co-específicas.
- III. Mensurar a colonização dos capítulos por dípteros, e relacionar com o isolamento entre plantas e tamanho de moitas.
- IV. Discutir os mecanismos que podem estar atuando na escolha das plantas utilizadas para oviposição

Área de estudo e Organismos

O estudo foi conduzido na Serra do Japi (aprox. 23°15' Sul e entre 47°00' e 46°55' Oeste) no município de Jundiaí no Estado de São Paulo.

A área possui cerca de 10000 ha de florestas semi-perturbadas com a altitude variando entre 700 e 1300 m e a estação chuvosa se concentrando na primavera e no verão (Pinto 1992).

As principais fisionomias de vegetação encontradas na serra são a Mata Atlântica e Florestas semidecíduas de planalto (Leitão-Filho 1992).

Praxelis clematidea (Griseb.) King & Robinson (King & Robinson 1970) (Asteraceae) é uma herbácea invasora que ocorre comumente em beiras de trilhas e estradas e é bastante abundante em áreas abertas e terrenos baldios em áreas

urbanas. Ela apresenta ampla distribuição geográfica e na região sudeste ocorre desde o litoral até 1000m de altitude (T.M. Lewinsohn, com. pes.).

Essa espécie possui caule denso-piloso com inflorescências do tipo capítulo, terminais ou em curtos racemos com flores hermafroditas azuladas (Lorenzi 1992). A floração desta espécie na Serra do Japi ocorre a partir de outubro-novembro até maio-junho com o principal pico de floração geralmente em janeiro (obs. pessoal).

Diversas espécies de insetos herbívoros ovipõem no interior das inflorescências de P. clematidea. Os ovos eclodem no interior do capítulo e as larvas completam todo o seu ciclo em uma única inflorescência. Nesta espécie os insetos geralmente colocam apenas um ovo por capítulo (A.M. Almeida com. pes.; obs. pes).

Os principais insetos endófagos de P. clematidea são dípteros das famílias Tephritidae e Agromyzidae.

Entre os tefritídeos encontra-se principalmente Xanthaciura biocellata, Urophora paulensis e algumas espécies do gênero Trupanea (Rocha 1992).

Os agromizídeos são, na maioria, minadores de folhas e brocadores de caule e raiz. Todas as espécies desta família que são comedores de flores ou sementes pertencem ao gênero Melanagromyza e a taxonomia deste grupo na América do Sul é bem pouco conhecida. A maioria das espécies de Melanagromyza são hospedeiras específicas ou oligófagas ocorrendo em gêneros relacionados da mesma família (Spencer & Stegmaier 1973). Coletas de P. clematidea nas regiões Sul e Sudeste do Brasil mostram que da família agromyzidae apenas Melanagromyza aff. erechitidis e M. aff. bidentis utilizam capítulos dessa espécie, essas duas espécies são restritas apenas a tribo Eupatorieae (M. A. B. Lopes em preparação).

Xanthaciura biocellata é o endófago de capítulos de P. clematidea mais abundantes na região de Campinas (Rocha 1992) e é extremamente polífaga. Essa espécie utiliza pelo menos 30 gêneros de 9 tribos de Asteraceae nas regiões sul e sudeste (T.M. Lewinsohn em preparação).

Os indivíduos desses dois grupos de dípteros são muito pequenos e é difícil avistá-los no campo, informações esparsas indicam que pelo menos X. biocellata possui ciclo de vida curto (Rocha 1992; V. Solferini comunicação pessoal). As características do ciclo de vida e biologia destas espécies ainda são pouco conhecidas.

MATERIAL E MÉTODOS

Coletas no campo

Para avaliar a relação entre a distribuição espacial das hospedeiras e abundância dos insetos a estrada da base até o "sítio do Cidinho" e a estrada que leva ao posto da guarda municipal I foram percorridas à procura de indivíduos de P. clematidea. Foram coletadas 272 plantas e cada uma recebeu um número de coleta além de ter registrada a distância entre ela e a vizinha co-específica mais próxima.

Foi escolhida, arbitrariamente, a distância de 200 cm como delimitadora de agrupamento entre plantas. Acima desta distância as plantas foram tratadas como isoladas. Esta distância foi escolhida com base nas premissas que ela é grande suficiente para medir interações competitivas entre as plantas (se houver) e, suscitar comportamento de escolha ativa, das plantas, por parte das fêmeas dos herbívoros endófagos.

Para cada planta foi medida a altura e, o total de capítulos maduros das plantas (inflorescências com a presença de flores abertas e antes da dispersão) foi contado. Todas as inflorescências maduras presentes nas plantas foram coletadas, acondicionadas em amostras individualizadas por planta e, levadas para o laboratório para a criação dos insetos contidos no interior dos capítulos.

Criação dos insetos endófagos

No laboratório os capítulos foram acondicionados em frascos plásticos transparentes de boca larga (Coletor II, 80 ml, LEC, Campinas) que tiveram a abertura coberta com espuma de borracha densidade 33. Este procedimento permite a aeração dos capítulos e possibilita o desenvolvimento das larvas até o estágio adulto. Durante

todo o período de criação a umidade foi mantida através de borrifos de água sobre as espumas. Os frascos foram monitorados diariamente durante 4 semanas para verificar a emergência de adultos dos insetos endófagos, que foram retirados e montados em alfinetes entomológicos.

Além dos insetos que conseguem chegar ao estágio adulto há aqueles que morrem como larva ou pupa. Para não subestimar o total de insetos que colonizou as plantas, todos os capítulos foram dissecados e as pupas e pupários encontrados foram preservados em álcool a 70%.

Experimento de tamanho de moitas

Para padronizar o tipo de variável (isolamento) medida no campo com aquelas do experimento, foi montado um experimento no Centro de pesquisas químicas, biológicas e agrícolas (CPQBA) na cidade de Paulínia, região de Campinas. O desenho experimental consistia de plantas colocadas em um arranjo hexagonal, onde cada planta apresentava 4 vizinhas, com as distâncias entre vizinhas variando entre 12 cm até 1000 cm (ver Kunin 1993 para detalhes). As plantas utilizadas neste arranjo morreram antes do final do experimento, não sendo possível completa-lo. Por este motivo e para evitar diferenças regionais na colonização de P. clematidea, foi montado um experimento simplificado, para avaliar o efeito do tamanho de moita. A simplicidade do desenho experimental foi devida a falta de espaço na Serra do Japi para a repetição do experimento baseado no esquema hexagonal do Kunin (1993). O experimento se realizou em uma área ao lado da Base de Estudos Ecológicos e Educação Ambiental da Serra do Japi (BEEEA/SJ).

Em 15 de novembro de 1995, foram retiradas aleatoriamente plântulas com altura média de 5 cm de uma população com mais de 2000 indivíduos em fase vegetativa, a cerca de 100m da Base.

As mudas foram colocadas em sacos plásticos individuais (10 cm de diâmetro por 20 cm de altura) que continham uma mistura de terra de jardinagem e terra coletada ao lado do local do experimento (proporção 1:1). Este procedimento visou eliminar a interferência de competição intra-específica entre as partes subterrâneas das plantas, restringindo esse eventual efeito às partes aéreas das plantas. As plântulas foram regadas, diariamente, até o final do experimento

O experimento se constituiu de uma grade de 15 moitas com 5 tamanhos diferentes (1, 4, 8, 16 e 32 plantas) com três replicatas para cada tamanho. O total de plantas nas moitas foi escolhido arbitrariamente para abranger grande amplitude de tamanho de moitas (32:1). A distância entre os centros das moitas vizinhas foi de 8 metros (Figura 1). O número de moitas e a distância entre elas foi delimitado pelo pouco espaço disponível para a realização do experimento.

As plantas foram colocadas lado a lado dentro das moitas formando círculos com áreas entre 0.07 m^2 (moitas com 1 planta) até $\approx 1 \text{ m}^2$ (moitas com 32 plantas) aproximadamente. A disposição das manchas dentro da grade foi sorteada, evitando porém que manchas de mesmo tamanho ficassem lado a lado.

Quando as moitas foram montadas em 01/12/95, nenhuma das plantas havia iniciado a produção de botões florais e a maioria delas possuía cerca de 15 cm de altura. O experimento durou até 6/2/96 e foi realizado em uma área aberta de $\approx 800 \text{ m}^2$.

A vegetação do local (predominantemente grama de jardim) foi roçada ao nível do solo (≈ 2 cm) e mantida assim durante toda a condução do experimento.

O momento da coleta das inflorescências foi feito no momento em que algumas plantas já apresentavam capítulos em fase de pré-dispersão, desta forma foi evitado que se perdessem dados de colonização devido a dispersão dos aquênios. O experimento foi monitorado semanalmente até o momento em que a maioria das plantas apresentasse inflorescências maduras. Neste momento todas as plantas foram medidas e os capítulos maduros foram contados e coletados para obtenção dos endófagos (ver Criação dos insetos endófagos, acima).

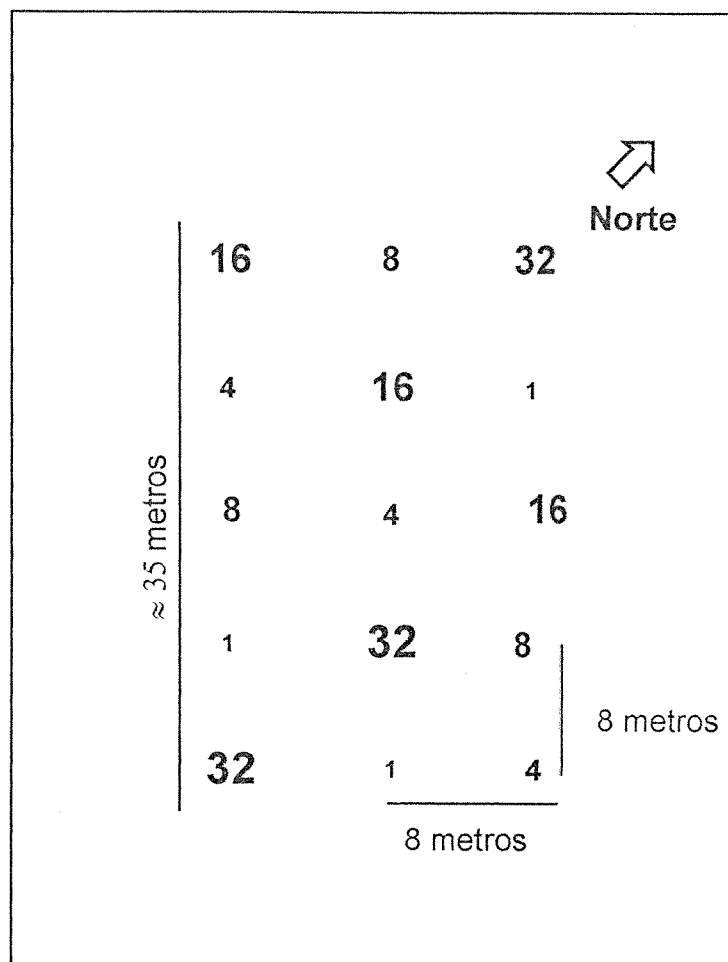


Figura 1: Diagrama do desenho experimental utilizado para avaliar o papel do tamanho de moita nos dípteros associados às inflorescências de *P. clematidea*, realizado entre nov/95 e fev/96, na Serra do Japi no município de Jundiá, S.P. Os números indicam a quantidade de plantas nas moitas.

Análise dos dados

Devido à baixa taxa de infestação nas plantas, as análises foram realizadas no nível de família no caso de Tefritídeos e de gênero no caso de Melanagromyza.

Para avaliar a importância das características das plantas (altura e número de capítulos) na colonização pelos endófagos, eliminando as variáveis distância à vizinha mais próxima e número de plantas nas moitas, foi utilizada a análise de covariância (ANCOVA) onde essas duas últimas variáveis entram no modelo como covariáveis. Esta análise testa a variável resposta em relação às independentes eliminando o efeito de uma covariável sobre os fatores independentes (Sokal & Rohlf 1984).

Para as análises envolvendo o isolamento entre plantas, estas foram agrupadas em classes de distâncias da vizinha mais próxima (d.v.p.) e foram determinadas 3 classes: **agregadas** (d.v.p. menor ou igual a 50 cm) esta classe permite que se avalie a competição entre as plantas tanto entre raízes quanto entre as partes aéreas e os insetos podem transferirem-se facilmente entre as duas plantas devido ao entrelaçamento dos ramos; **esparsas** (dvp entre 51 cm e 200 cm) a partir de onde não deverá mais ocorrer interferência entre as plantas e os insetos não podem passar de uma planta à sua vizinha sem um pequeno voo; **isoladas** (d.v.p.>200) onde os insetos devem realizar um voo mais longo para chegar à planta exigindo, provavelmente, um comportamento de procura ativa por parte dos insetos.

As médias entre as classes foram comparadas utilizando o teste de diferença mínima significativa de Fisher, que tende a mostrar a maioria das diferenças entre médias (Littel et. al. 1991).

Antes das análises, realizei o Teste de Lilliefors para normalidade e o Teste de Bartlett para homogeneidade entre variâncias (Zar 1996). A maioria das variáveis não

seguir uma distribuição normal, porém quando elas apresentaram homogeneidade de variância entre os grupos a premissa de normalidade foi relaxada. Os testes estatísticos realizados neste estudo são suficientemente robustos para serem usados nestes casos (Underwood 1981).

As análises estatísticas foram realizadas com o pacote estatístico SYSTAT para Windows (Wilkinson 1990).

RESULTADOS

P. clematidea em manchas espontâneas na Serra do Japi

A Estrada da Base foi escolhida como o principal local para o trabalho de campo. Em épocas em que não havia plantas nesta estrada, outras estradas da Serra foram visitadas (Tabela 1).

As principais questões abordadas neste estudo se referem às relações entre as plantas e suas vizinhas, permitindo que os dados dos diferentes locais e datas sejam agrupados.

O número de inflorescências presentes em uma planta representa a quantidade de recursos, potencialmente, disponíveis aos endófagos, por isto foi a principal variável analisada para investigar a utilização das plantas por endófagos.

Este número apresenta grande variação entre plantas (mediana=7.5, amplitude de 1 a 271) e foi positivamente correlacionado com a altura ($r_{\text{Spearman}}=0.56$; $p<0.001$; $N=272$) (Figura 2).

Tabela 1: Número de plantas coletadas por data e local na Serra do Japi em Jundiaí, SP. Os traços (--) indicam meses em que o local foi visitado, porém nenhum indivíduo de P. clematidea foi encontrado.

Mês	Estrada do D.A.E ¹	Estrada da Base	Estrada do Posto Avançado 1
Junho/94		10	
Janeiro/95		35	
Março/95	19	16	
Abril/95		21	
Maio/95		--	23
Junho/95		--	24
Janeiro/96		30	
Fevereiro/96		50	
Março/96		44	
TOTAL	19	206	47

1: Departamento de Águas e Esgotos.

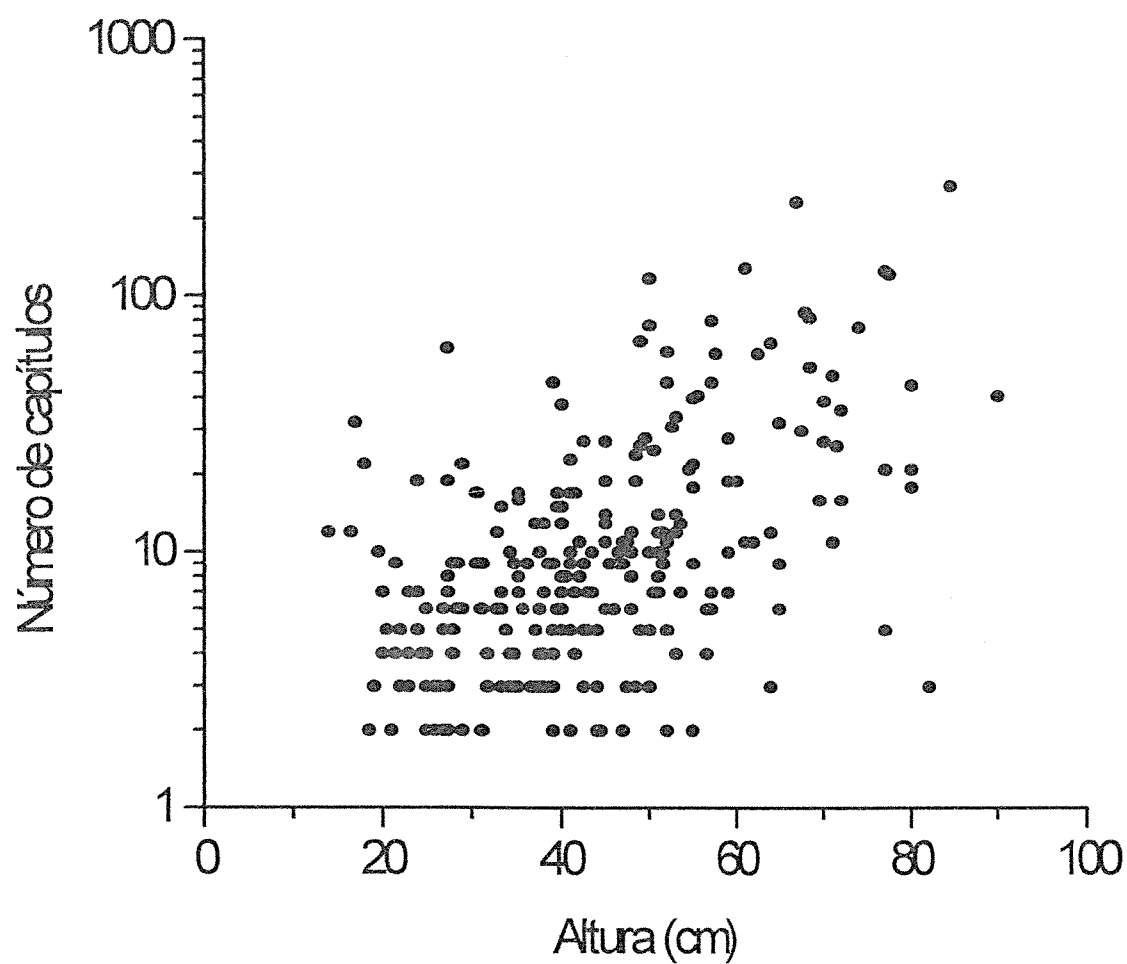


Figura 2: Correlação entre a altura e número de capítulos em indivíduos de *P. clematidea* coletado nas estradas da Serra do Japi. $r_{\text{Spearman}}=0.56$; $N=272$; $p<0.001$.

Tamanho de plantas em diferentes graus de isolamento

Os indivíduos de P. clematidea da Serra do Japi tendem a crescer agregadas, com cerca de 2/3 das plantas apresentando a vizinha mais próxima em um raio menor ou igual a 50 cm (Figura 3a).

As médias de altura e de capítulos ($\log_{10}$) nas classes de distância da vizinha mais próxima sugerem interferência entre as plantas próximas. As duas variáveis são, estatisticamente, menores em plantas agregadas em relação às plantas esparsas. As plantas isoladas apresentam essas médias iguais às classes agregadas e esparsas (Figura 3b e c). Entretanto as plantas mais próximas possuem correlação positiva entre as alturas e entre o número de capítulos ($\text{Log}_{10}(\text{Altura})$ $r_{\text{Pearson}}=0.48$; N°. de capítulos $r_{\text{Spearman}}=0.28$; para ambos os casos $N=249$ e $p<0.01$), sugerindo que essa interferência é fraca.

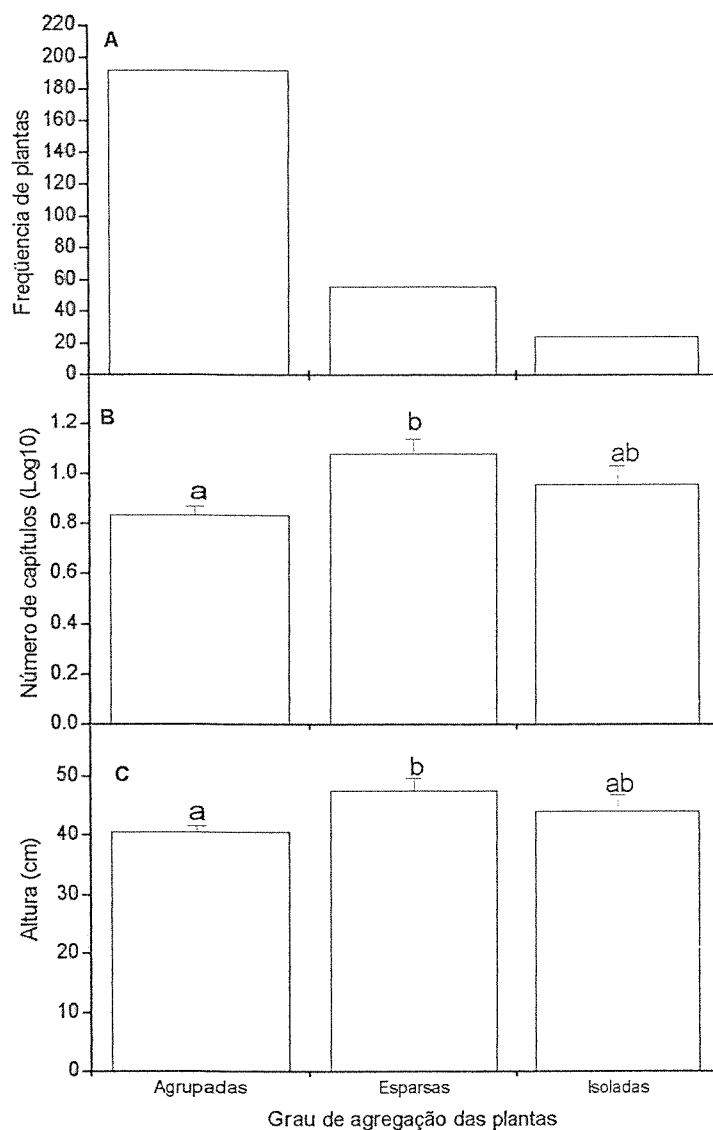


Figura 3: (A) Frequência de plantas, média $\pm$ erro padrão da (B) altura e (C) total de capítulos de *P. clematidea* em relação à classe de distância da vizinha co-específica mais próxima (d.v.p.). Agregada, d.v.p. ≤ 50 cm; Esparsas $50 \text{ cm} < \text{d.v.p.} < 200$ cm e Isoladas d.v.p. > 200 cm. Para ver o significado biológico das classes ver Material e

Métodos. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre as médias no teste de mínima diferença significativa de Fischer.

Características e isolamento entre plantas vs. Abundância de endófagos

O agromizídeo Melanagromyza sp. ocorreu no maior número de plantas (82), enquanto que Tefritídeos foram obtidos de apenas 17 plantas (Tabela 2).

A relação entre a abundância de herbívoros e o total de inflorescências nas plantas não foi muito forte, mas é estatisticamente diferente de zero para Melanagromyza sp. ($r_{\text{Spearman}}=0.38$ e $p<0.05$). Com o aumento no número de inflorescências também aumenta a variação na abundâncias de Melanagromyza sp. (Figura 4a). É importante ressaltar que em P. clematidea a ocorrência de mais de uma larva por capítulo é extremamente baixa, podendo ser desprezada.

Os Tefritídeos utilizaram preferencialmente plantas com número intermediário de capítulos. Plantas com poucas ou muitas inflorescências quase não são usadas por este grupo de herbívoros (Figura 4b).

Tabela 2: Total de plantas e capítulos com e sem ataque por cada grupo de endófagos nas plantas coletadas na Serra do Japi.

	Número de Plantas		Número de capítulos	
	com ataque	sem ataque	com ataque	sem ataque
<u>Melanagromyza</u> sp.	82	190	210	4183
Tefritídeos	17	255	30	4363

Melanagromyza não foi afetada pelo isolamento entre plantas. As densidades por planta e por capítulos foram estatisticamente iguais para as três classes de agregação (Figura 5).

A análise de covariância reforça o resultado que o número de capítulos é a variável mais importante na colonização de P. clematidea por Melanagromyza, inclusive sendo significativa a interação entre número de capítulos e classe de distância da vizinha mais próxima (Tabela 3).

Tefritídeos, ao contrário, apresentaram maior abundância e densidade por capítulos em plantas isoladas (Figura 6). O resultado da ANCOVA corrobora este resultado (Tabela 3)

Tabela 3: Resultados da Análise de covariância da abundância de dípteros com relação às características e isolamento das plantas. A distância da vizinha mais próxima, entra no modelo como covariável.

Variável resposta	Variáveis independentes	Soma dos quadrados	G.L	Quadrado Médio	F
Log₁₀ (Melanagromyza +1) $r^2=0.22$	Altura	0.19	1	0.19	3.73 ¹
	Log 10 (No. de capítulos)	3.253	1	3.253	63.89**
	Agregação Erro	0.138 13.59	2 267	2.706 0.051	2.71
Log₁₀ (Tefritídeos+1) $r^2=0.07$	Altura	0.03	1	0.03	2.39
	Log 10 (No. de capítulos)	0.051	1	0.051	4.09*
	Agregação Erro	0.0983 3.03	2 267	0.047 0.012	3.77*

*p<0.05; **p<0.011- 1 Marginalmente significativa p=0.054

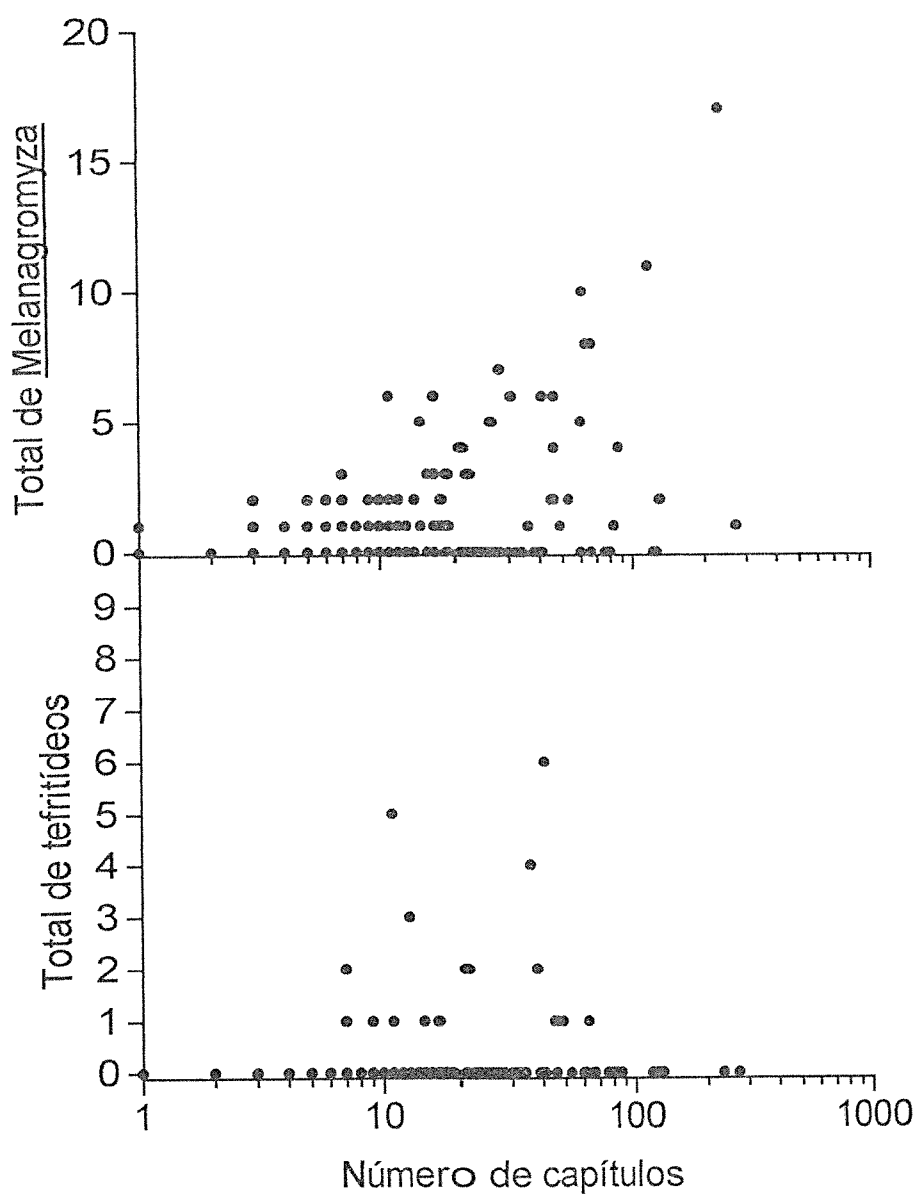


Figura 4: Número de (A) Melanagromyza e (B) tefritídeos em relação ao número de capítulos de P. clematidea coletados ao longo das estradas da Serra do Japi, Jundiaí, S.P.

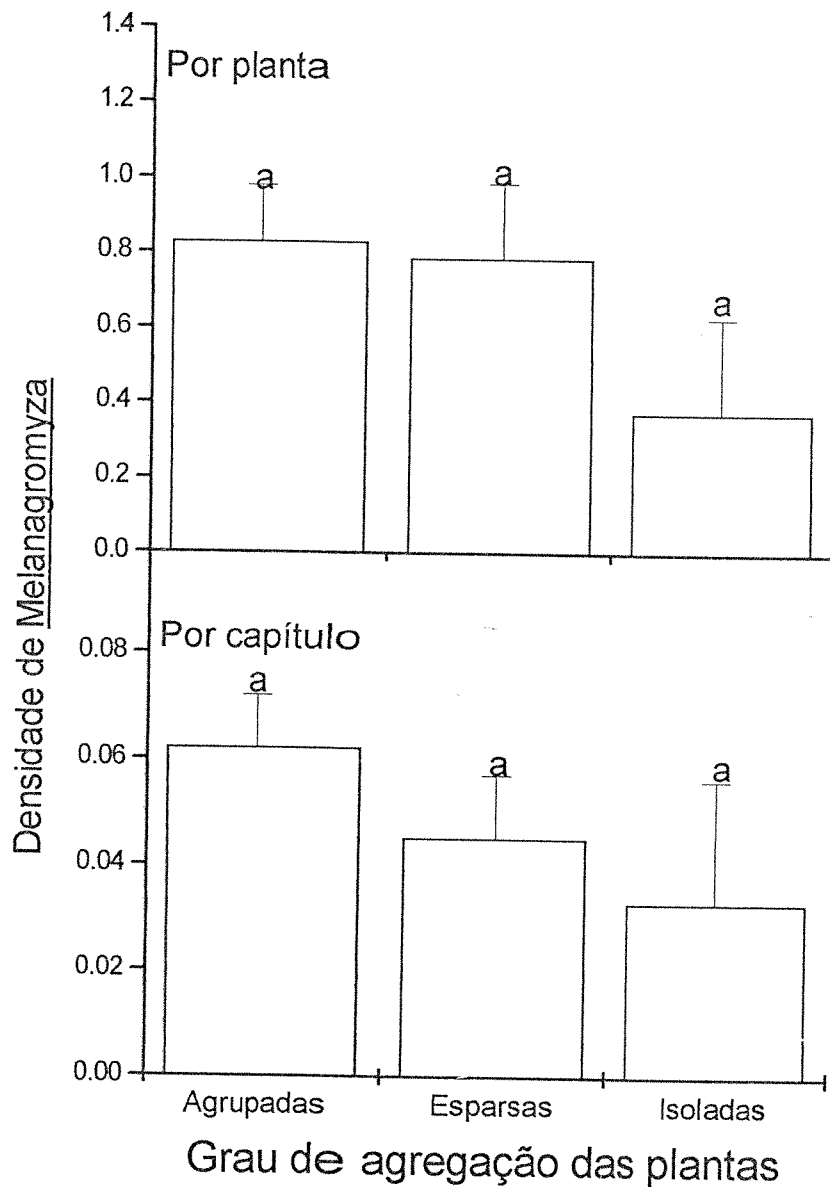


Figura 5: Média $\pm$ erro padrão da densidade de Melanagromyza por planta por capítulo em indivíduos P. clematidea coletados nas estradas da Serra do Japi. Ver legenda da Figura 3 para explicação da divisão de classes. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre as médias no Teste de mínima diferença significativa de Fischer.

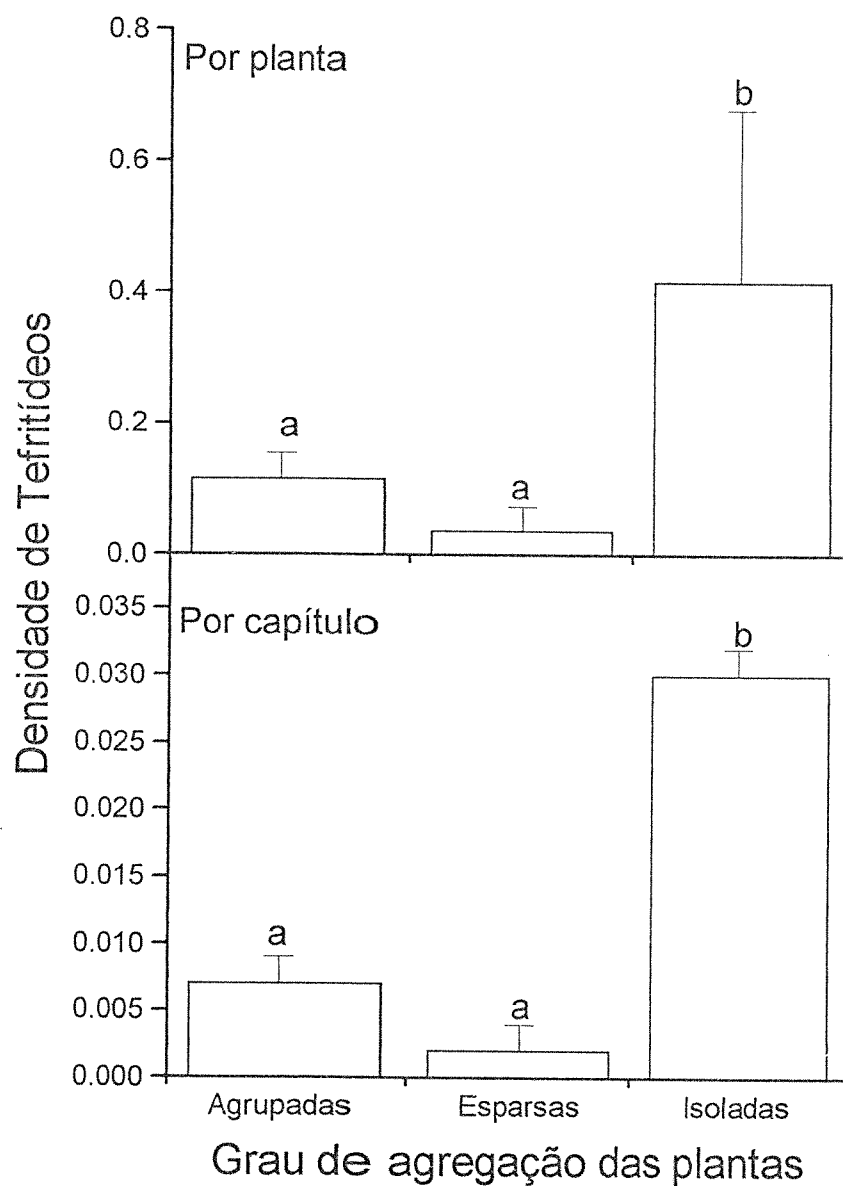


Figura 6: Média $\pm$ erro padrão da densidade de tefritídeos por planta por capítulo em indivíduos *P. clematidea* coletados nas estradas da Serra do Japi. Ver legenda da Figura 3 para explicação da divisão de classes. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre as médias no Teste de mínima diferença significante de Fischer.

EXPERIMENTOS COM MANCHAS ARTIFICIAIS DE P. clematidea

Características das plantas vs tamanho de moita

As plantas experimentais apresentaram baixa taxa de mortalidade. Nas moitas maiores houve maior número absoluto de plantas mortas que nas menores, porém proporcionalmente não houve diferenças entre os tratamentos, o mesmo ocorreu para o padrão de floração (Figura 7).

Comparativamente às plantas coletadas nas estradas, as plantas do experimento apresentaram maior amplitude no número de capítulos (1 a 271 nas estradas e 1 a 50 no experimento)

Como em P. clematidea a produção de capítulos é constante, este resultado provavelmente se deve ao fato das coletas no experimento se referirem às primeiras inflorescências produzidas pelas plantas experimentais, e não pode ser atribuído ao cultivo nos sacos plásticos, pois o sistema radicular de P. clematidea é estreito e as plantas alcançam grande altura e número normal de capítulos em cilindros de 1.5 cm de diâmetro (observação pessoal).

Assim como as plantas coletadas em manchas naturais da Serra do Japi, as plantas experimentais também apresentaram uma forte correlação positiva entre número de inflorescências e altura (Figura 8).

O total de capítulos nas moitas aumentou com o número de plantas (Figura 9a), mas isto se deveu ao maior número de plantas nestas manchas e não a maior produção de inflorescências pelas plantas (Figura 9b).

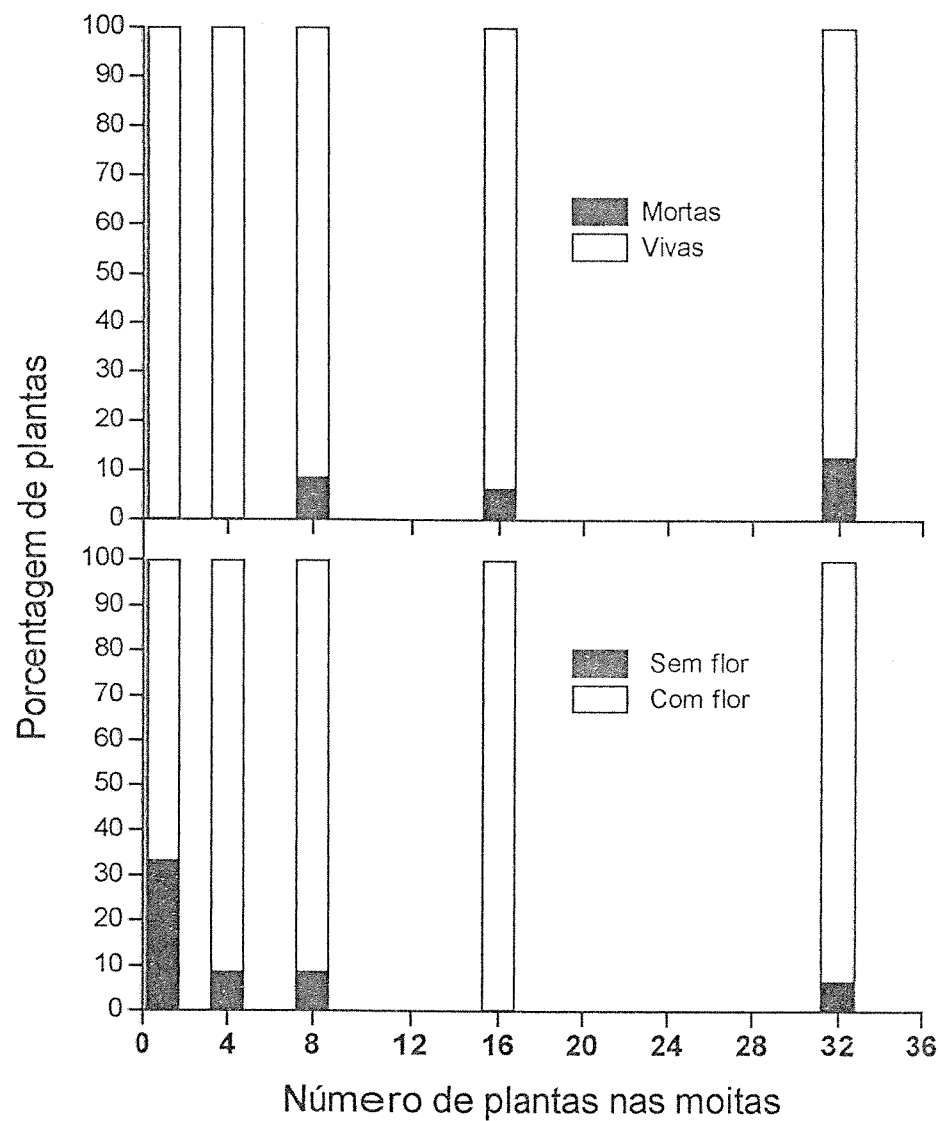


Figura 7: Porcentagem de plantas (A) floridas e (B) vivas no término do experimento com tamanho de moitas de *P. clematidea* realizado em área aberta da Serra do Japi, Jundiaí S.P.

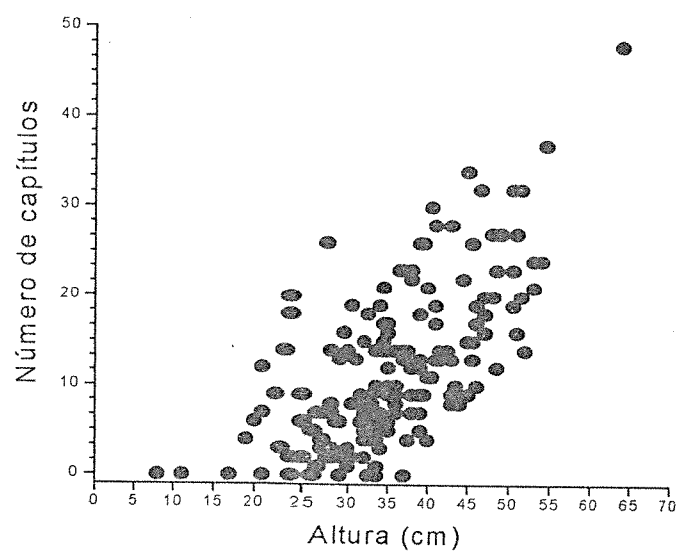


Figura 8: Correlação entre a altura e o total de capítulos em indivíduos de P. clematidea no final do experimento para avaliar a influência do tamanho de moitas de P. clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P.

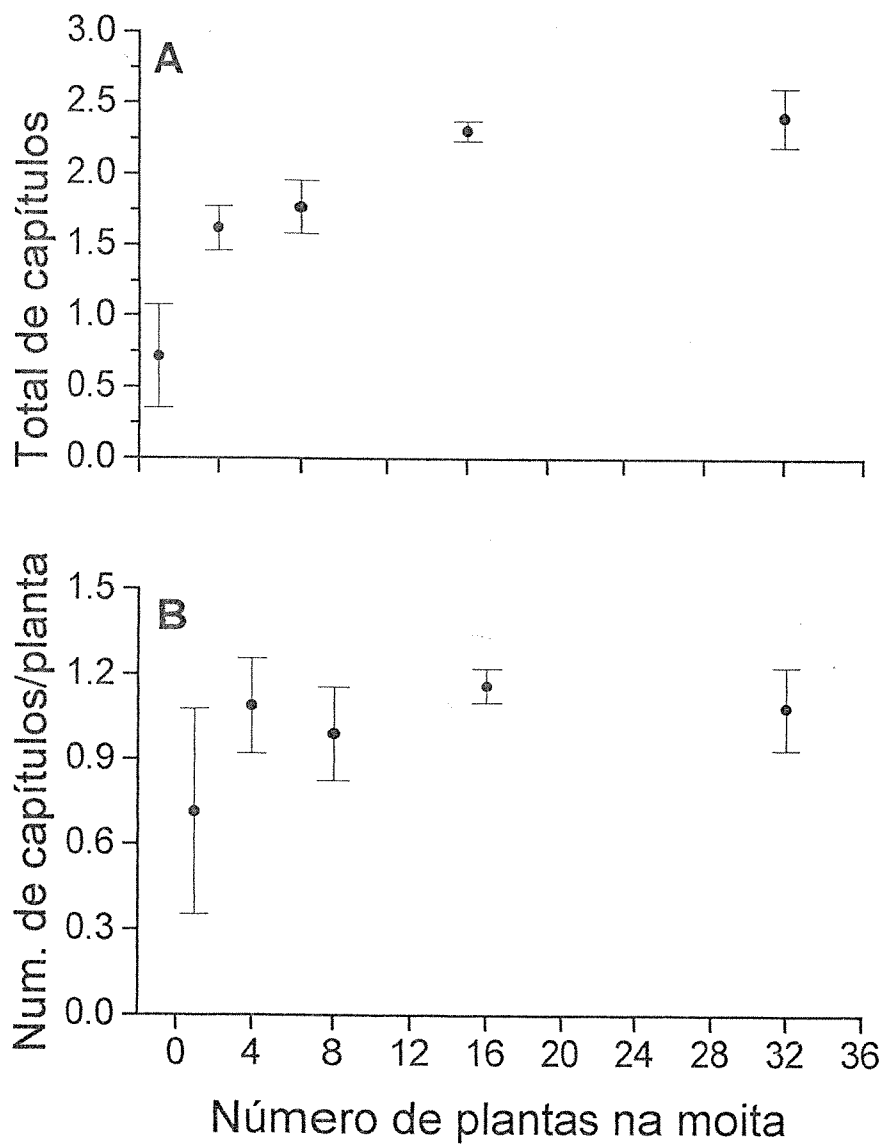


Figura 9: Média $\pm$ erro padrão do Log_{10} (A) Total de capítulos e média por planta no final do experimento para avaliar a influência do tamanho de moitas de *P. clematidea* nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. Para cada tamanho de moita foram confeccionadas três replicatas.

Características das plantas e Tamanho de mancha vs. Insetos endófagos

As plantas utilizadas no experimento apresentaram maior infestação por tefritídeos, ao contrário das coletadas nas estradas onde a grande maioria dos dípteros foram Melanagromyza (Figura 10).

A análise de covariância, utilizada para eliminar o efeito do tamanho da moita na resposta dos herbívoros, mostra que nenhuma das variáveis associadas ao número de plantas nas moitas teve efeito na média da abundância de Melanagromyza por moita (Tabela 4).

Não houve relação positiva entre o número de Melanagromyza e o número de plantas nas moitas (Figura 11a), mas em moitas pequenas houve maior densidade de indivíduos por planta por capítulo (Figura 11b,c).

Nenhuma as variáveis das plantas (altura e total de capítulos) teve efeito significativo para os Tefritídeos, mas o número de plantas nas moitas foi significativa para estes organismos (Tabela 4).

Tefritídeos apresentaram abundância positivamente relacionada com o número de plantas em moitas pequenas e médias (4 e 8 plantas), com uma tendência a alcançar um platô no total de insetos nas moitas maiores (16 e 32 plantas) (Figura 12a). Entretanto a carga de herbivoria sobre as plantas e sobre os capítulos é independente do tamanhos de moita (Figura 12b, c). As moitas com apenas 1 planta não foram colonizadas, mas devido ao pequeno número de replicatas e a baixa taxa de infestação no experimento, não é possível afirmar que estes insetos não utilizam estas plantas.

Tabela 4: Análise de covariância da abundância de dípteros em relação às características das plantas e tamanho de moita. A análise foi feita com as médias do total de dípteros por moita e o número de plantas nas moitas entra no modelo como covariável.

Variável resposta	Variáveis independentes	Soma dos quadrados	G.L.	Quadrado Médio	F
Log₁₀ (Melanagromyza+1)	Altura	0.039	1	0.039	0.4
$r^2=0.341$	Log ₁₀ (N ^o de capítulos)	0.062	1	0.062	0.9
	N ^o de plantas	0.321	4	0.080	0.7
	Erro	0.734	8	0.092	
Log₁₀ (Tefritídeos+1)	Altura	0.017	1	0.017	0.4
$r^2=0.830$	Log ₁₀ (N ^o de capítulos)	0.001	1	0.026	0.3
	N ^o de plantas	1.386	4	0.346	7.7**
	Erro	0.361	8	0.045	

* p<0.05; **p<0.01

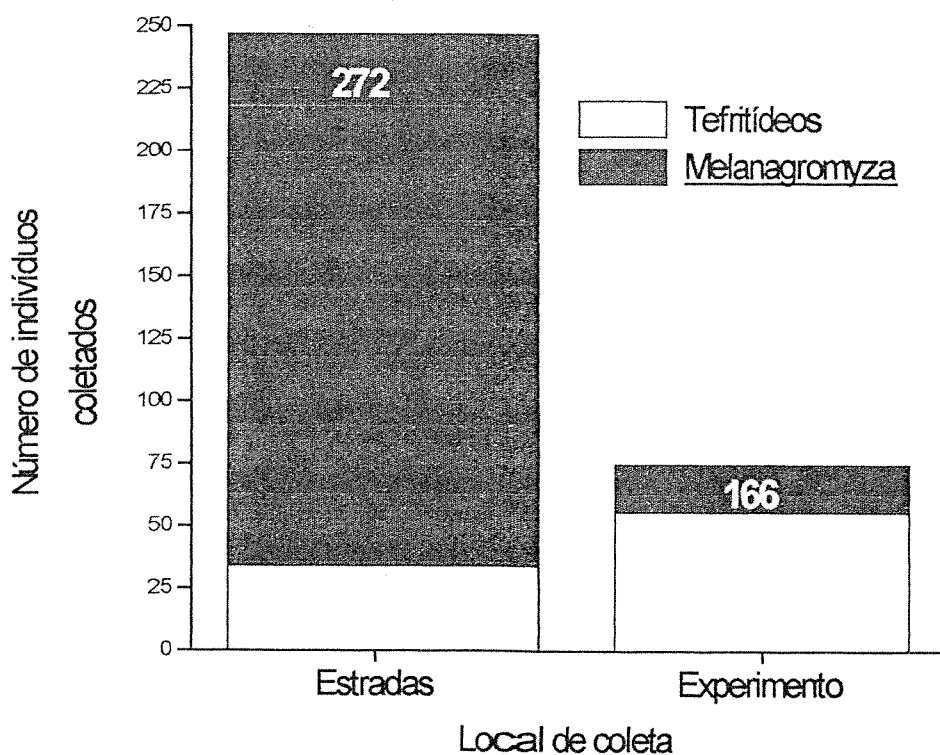


Figura 10: Número de indivíduos de tefritídeos e Melanagromyza encontrados em P. clematidea, na beira das estradas da Serra do Japi e no experimento utilizado para avaliar o papel do tamanho de moita na fauna de díptero endófagos de capítulos. Os números no interior das barras indicam a quantidade de plantas analisadas.

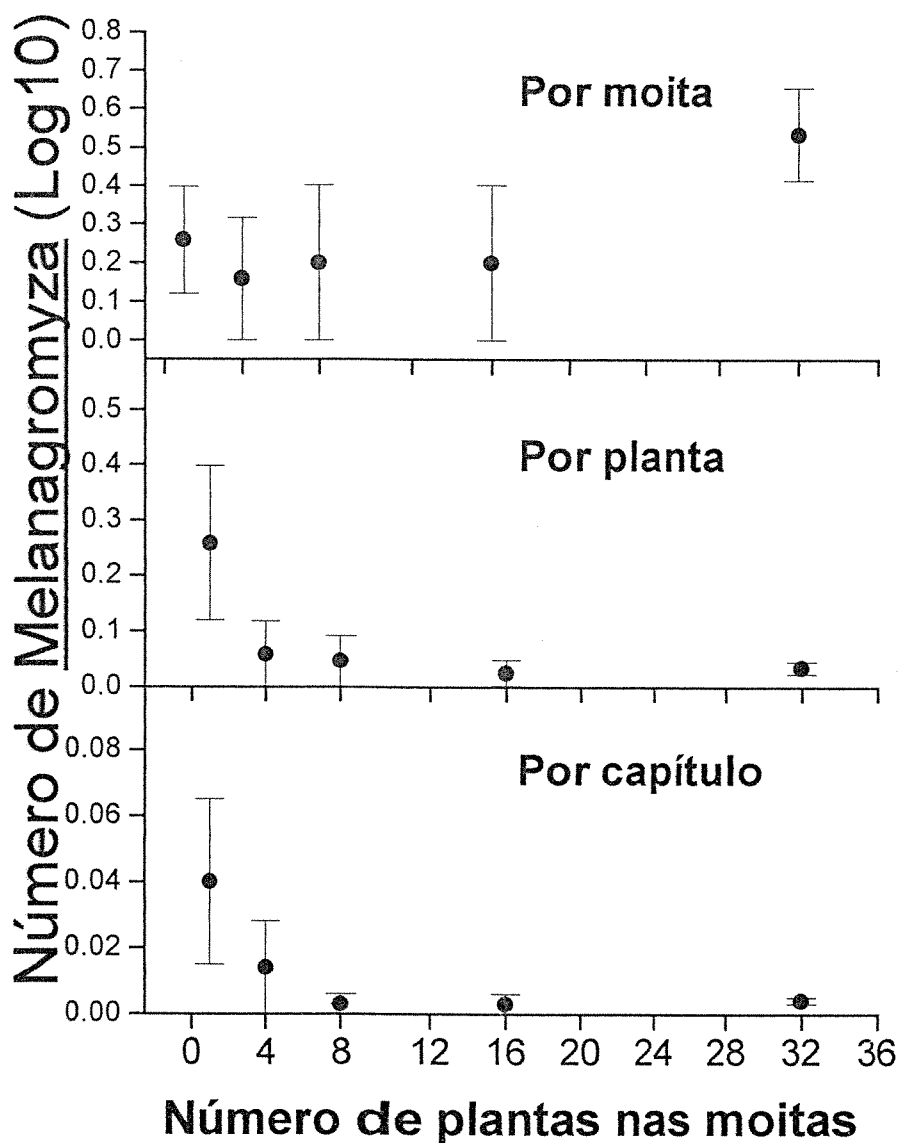


Figura 11: Número de *Melanagromyza* em relação ao número de plantas nas moitas de *P. clematidea* nas plantas experimentais utilizadas para avaliar a influência do tamanho de moitas de *P. clematidea* nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. Cada tamanho de moita têm três replicatas.

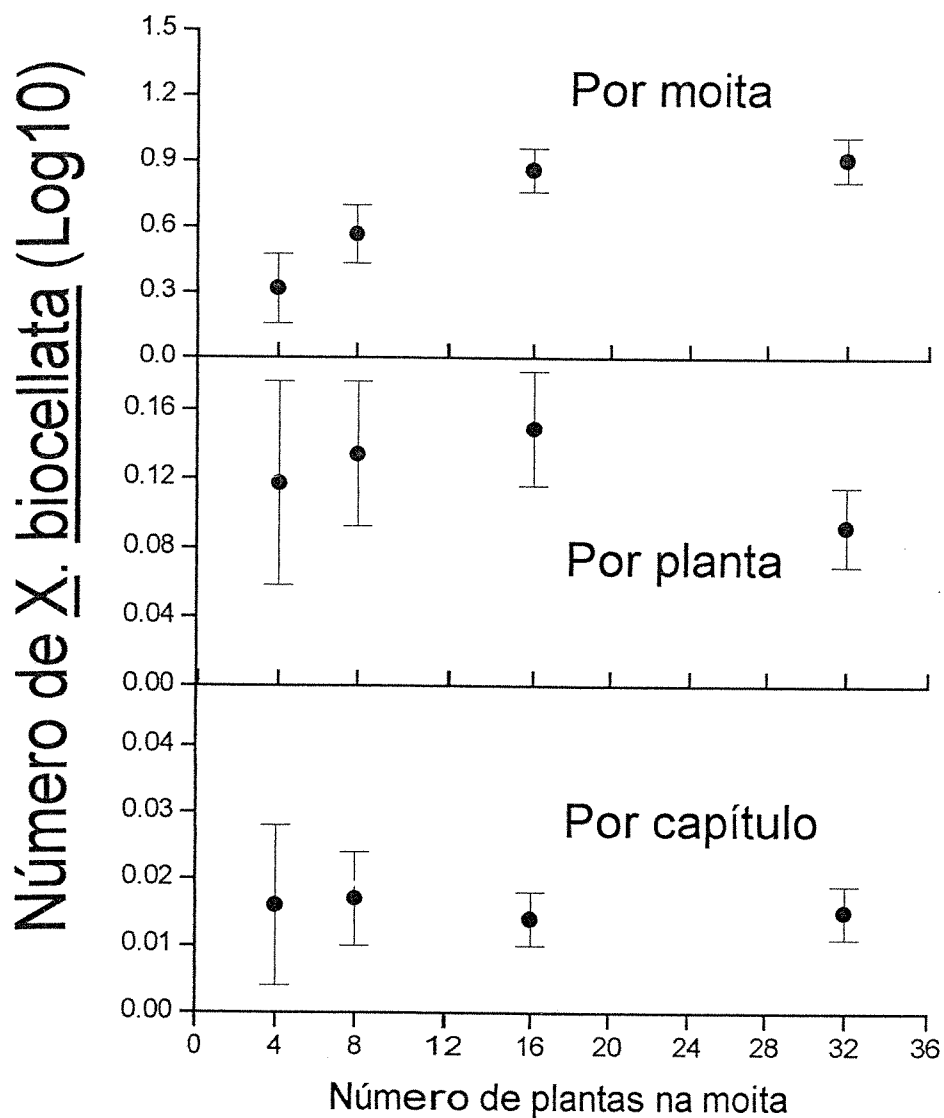


Figura 12: Número de X. biocellata em relação ao número de plantas nas moitas de P. clematidea encontrado nas plantas do experimento feito para avaliar a influência do tamanho de moitas de P. clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. Cada tamanho de moita possuía três replicatas.

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados concordam com aqueles encontrados por outros autores para os quais a resposta dos herbívoros à concentração de recursos e ao isolamento entre estes recursos se dá de forma idiossincrática e específica entre as espécies de herbívoros (ver Kareiva 1983 e Stanton 1983 e referências).

O principal resultado deste trabalho foi que Tefritídeos e Melanagromyza tiveram comportamentos distintos na colonização em plantas com diferentes graus de isolamentos, crescendo em diferentes tamanhos de moitas..

MUDANÇAS FENOTÍPICAS DAS PLANTAS DEVIDAS AO ISOLAMENTO E TAMANHO DE MOITA

Foram encontradas evidências que sugerem interferência entre as plantas mais próximas quando analisadas as relações entre altura e total de capítulos maduros em plantas agrupadas.

Se há interferência entre as plantas vizinhas haverá também uma correlação positiva entre o tamanho dos indivíduos e a distância que os separa (Pielou 1962). Entratanto, o menor tamanho de uma planta também pode ser resultado da ocupação de sítios não ideais para o desenvolvimento (Crawley 1986).

A hipótese de interferência entre as plantas mais próximas é enfraquecida pela correlação positiva, da altura e do número de capítulos, nas plantas mais próximas, embora as plantas com isolamento intermediário tenham tido médias de altura e número de capítulos maiores.

A segunda sugestão, que plantas isoladas estejam crescendo em sítios sub-ótimos e conseqüentemente se desenvolvam menos, não deve estar ocorrendo. A escala de distância utilizada neste estudo para medir a interferência foi muito pequena e

provavelmente não reflete a escala na qual ocorre o mosaico de solos ou ambientes na Serra do Japi.

O experimento com tamanho de moita corrobora a hipótese de que não há interferência significativa entre plantas crescendo agrupadas, pois a produção de capítulos por planta foi constante em todos os tamanhos de moitas.

Plantas com as sementes dispersas em grupos e passivamente (ex. vento) produzem altas densidades locais de sementes e agregação de plantas também pode ser devida a presença de micro-sítios convenientes para a germinação destas sementes (Hutchings 1986)..

O alto grau de agregação em Praxelis clematidea é esperados se considerarmos ela ocorre em áreas abertas e tem suas sementes dispersas pelo vento, o que restringe o número de locais ideais para esta espécie na Serra do Japi, onde as áreas abertas encontram-se basicamente na beira de trilhas e estradas. Estes fatos ajudam a explicar o porquê do alto grau de agregação entre os indivíduos.

CARACTERÍSTICAS FENOTÍPICAS DAS PLANTAS E UTILIZAÇÃO PELOS ENDÓFAGOS

Nenhum dos dois grupos de dípteros endófagos respondeu às diferenças fenotípicas das plantas causadas pelo grau de isolamento entre elas.

Partindo da premissa que os insetos utilizam plantas melhores, e que isto se reflete no tamanho e número de inflorescência, era esperado que os endófagos ocorressem em maior número em plantas esparsas, que foram mais altas e tiveram maior número de inflorescências, mas em nenhum dos dois grupos de herbívoros foi encontrado este padrão.

A utilização diferenciada de plantas com diferentes características fenotípicas foi demonstrada para outros sistemas envolvendo insetos e plantas hospedeiras. Em Trichogoniopsis adenantha (Asteraceae), Almeida (1997) encontrou maior proporção de capítulos atacados por Trupanea em plantas agregadas em relação a isoladas. A autora sugere que o tamanho dos capítulos esteja determinando a taxa de ocupação dos capítulos já que as plantas agregadas possuem capítulos maiores que as isoladas (Almeida 1997). No presente estudo poderia ser esperado que as plantas com agregação intermediária fossem preferidas pelos tefritídeos, entretanto estes insetos alcançaram as menores abundâncias e densidades nesta classe de agregação. Embora não tenha sido investigado o tamanho de capítulos em relação ao isolamento das plantas, dados preliminares sugerem que o tamanho das inflorescências, em P. clematidea, não é afetado pela proximidade de outra planta co-específica (observação pessoal).

O número de inflorescências no estágio adequado ideal para oviposição é um fator importante em sua utilização por alguns tefritídeos (Straw 1991) e lepidópteros (Thompson & Price 1977), e muitas vezes é influenciado pela densidade das plantas (Thompson & Price 1977). Os indivíduos de P. clematidea produzem capítulos constantemente ao longo do período de floração, e as plantas possuem capítulos em diversos estágios e idades.

A forma de obtenção dos dados, coletando todos os capítulos maduros presentes nas plantas, não permite que se avalie se plantas isoladas produzem capítulos em "coortes", ou seja, em um dado momento vários capítulos seriam produzidos ao mesmo tempo; assim haveria vários capítulos em condições de receber grande quantidade de ovos destes dípteros, e plantas agregadas, por sua vez, teriam uma produção constante

que poderia então leva-las a serem menos utilizadas pelos tefritídeos, pela assincronia entre o vôo das fêmeas e a produção dos capítulos.

O padrão de abundância dos dípteros sugere que outros fatores tais como presença de vegetação de fundo, fatores ambientais e diferenças no movimento de procura que podem estar associados ao isolamento entre plantas devem estar determinando a ocupação das plantas hospedeiras pelos dípteros de P. clematidea.

UTILIZAÇÃO DAS PLANTAS E O MOVIMENTO DOS INSETOS

A forma de colonização das plantas por herbívoros endófagos, reflete o comportamento de procura e escolha das hospedeiras por parte das fêmeas. Como o padrão de ocupação dos capítulos foi diferente entre os dois grupos de dípteros foram diferentes, ele pode ser resultado das diferenças nos componentes de movimento de procura e seleção dos recursos, além da densidade de adultos no local.

Alguns herbívoros oligófagos e polífagos podem atacar desproporcionalmente mais plantas isoladas que agrupadas (Courtney & Courtney 1982; Jones 1977; Root & Kareiva 1984), isto pode ser causado se o início do movimento procura se dá de forma randômica (Thomas 1989 e referências) pois os insetos encontrariam maior número de plantas quando elas estão esparsas no ambiente.

A distância de detecção é um resultado da distância do recurso bem como da vegetação circundando este recurso. Esta vegetação de fundo pode mascarar os sinais utilizados pelos fitófagos para encontrar suas hospedeiras (Rausher 1981; Stanton 1983), ou atuar como uma barreira, evitando o abandono de plantas isoladas após estas terem sido encontradas (Bach 1988a,b Kareiva 1985; Whiter & Harris1996).

A escala de isolamento entre plantas (ou moitas de plantas) é, logicamente, dependente do organismo, com a distância de reação dos animais aos recursos sendo um reflexo do ajuste dos mecanismos de detecção dos recursos. Insetos polípagos, geralmente, respondem a estímulos mais frequentes nas plantas enquanto oligófagos a estímulos particulares de suas próprias hospedeiras (Städler 1992).

As espécies de Melanagromyza por serem, talvez, mais restritas na utilização de hospedeiras (Spencer & Stegmaier 1973; M. Lopes em preparação) que os tefritídeos encontrados em P. clematidea, (T.M. Lewinsohn *et. al.* em preparação), devem possuir mecanismos de detecção mais ajustados ao encontro desta planta em particular, devendo percebê-las a uma distância relativamente maior que os tefritídeos, e também devem ser menos confundidos pela vegetação que cerca as hospedeiras.

Queiroz (1996) sugere que a eficiência nos mecanismos de localização das plantas é a causa de Calycomyza, agromizídeos minadores de folhas de Hyptis suaveolens (Lamiaceae), serem eficientes em colonizar plantas tanto em área homogênea como heterogênea na Serra do Japi. Outra espécie de Melanagromyza, endófaga de inflorescências de Trichogoniopsis adenantha, utilizou plantas isoladas e agregadas nas mesmas proporções neste mesmo local (Almeida 1997).

Quando o raio de detecção da hospedeira e o comprimento do movimento de procura do inseto são pequenos, há um aumento da probabilidade de morte dos herbívoros. Simulações mostram que estes fatores atuam tanto em plantas distribuídas uniformemente quanto em plantas agrupadas (Cain 1985), e o aumento do tempo de procura pelo recurso aumenta o risco da fêmea ser predada (Root & Kareiva 1982).

Tendo maior dificuldade de localizar a próxima hospedeira a partir de uma planta isolada, as fêmeas de tefritídeos podem ficar mais tempo expostas ao risco de predação

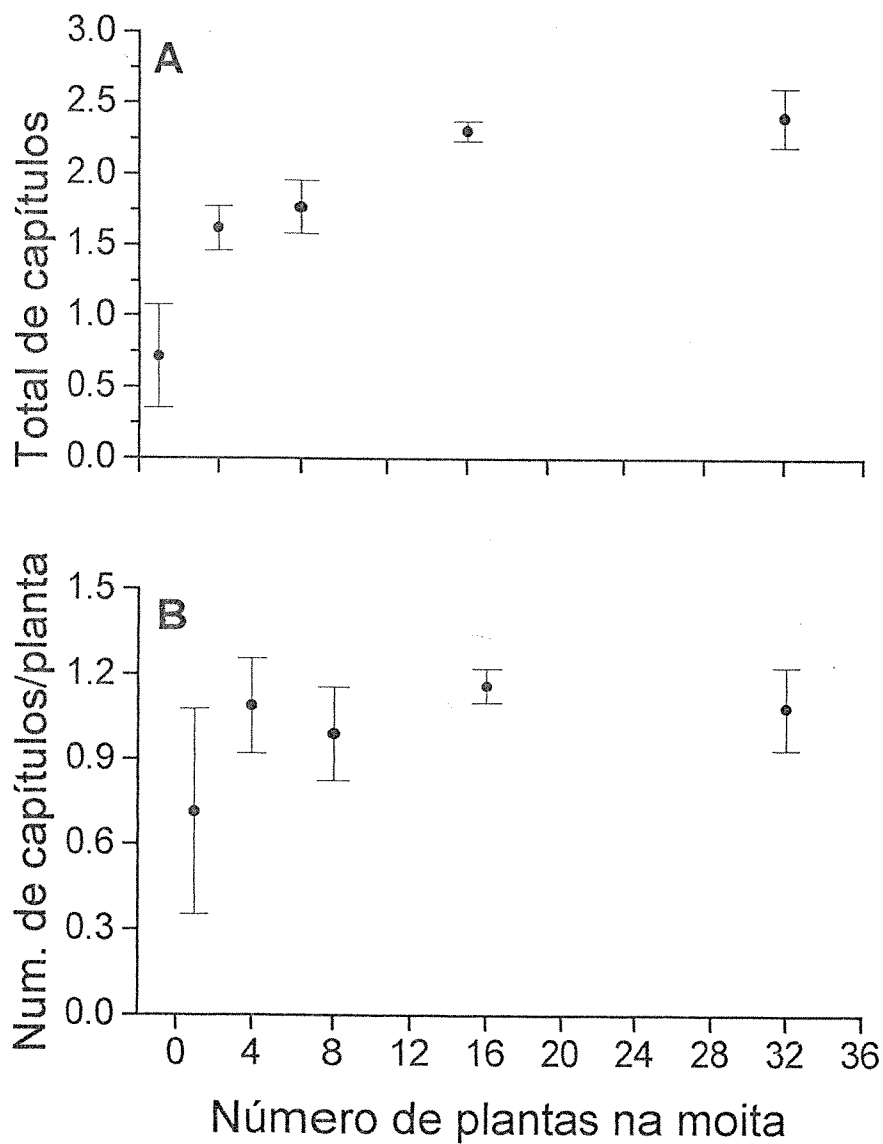


Figura 9: Média $\pm$ erro padrão do Log_{10} (A) Total de capítulos e média por planta no final do experimento para avaliar a influência do tamanho de moitas de *P. clematidea* nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. Para cada tamanho de moita foram confeccionadas três replicatas.

Características das plantas e Tamanho de mancha vs. Insetos endófagos

As plantas utilizadas no experimento apresentaram maior infestação por tefritídeos, ao contrário das coletadas nas estradas onde a grande maioria dos dípteros foram Melanagromyza (Figura 10).

A análise de covariância, utilizada para eliminar o efeito do tamanho da moita na resposta dos herbívoros, mostra que nenhuma das variáveis associadas ao número de plantas nas moitas teve efeito na média da abundância de Melanagromyza por moita (Tabela 4).

Não houve relação positiva entre o número de Melanagromyza e o número de plantas nas moitas (Figura 11a), mas em moitas pequenas houve maior densidade de indivíduos por planta por capítulo (Figura 11b,c).

Nenhuma as variáveis das plantas (altura e total de capítulos) teve efeito significativo para os Tefritídeos, mas o número de plantas nas moitas foi significativa para estes organismos (Tabela 4).

Tefritídeos apresentaram abundância positivamente relacionada com o número de plantas em moitas pequenas e médias (4 e 8 plantas), com uma tendência a alcançar um platô no total de insetos nas moitas maiores (16 e 32 plantas) (Figura 12a). Entretanto a carga de herbivoria sobre as plantas e sobre os capítulos é independente do tamanhos de moita (Figura 12b, c). As moitas com apenas 1 planta não foram colonizadas, mas devido ao pequeno número de replicatas e a baixa taxa de infestação no experimento, não é possível afirmar que estes insetos não utilizam estas plantas.

Tabela 4: Análise de covariância da abundância de dípteros em relação às características das plantas e tamanho de moita. A análise foi feita com as médias do total de dípteros por moita e o número de plantas nas moitas entra no modelo como covariável.

Variável resposta	Variáveis independentes	Soma dos quadrados	G.L.	Quadrado Médio	F
Log₁₀ (Melanagromyza+1)	Altura	0.039	1	0.039	0.4
$r^2=0.341$	Log ₁₀ (N ^o de capítulos)	0.062	1	0.062	0.9
	N ^o de plantas	0.321	4	0.080	0.7
	Erro	0.734	8	0.092	
Log₁₀ (Tefritídeos+1)	Altura	0.017	1	0.017	0.4
$r^2=0.830$	Log ₁₀ (N ^o de capítulos)	0.001	1	0.026	0.3
	N ^o de plantas	1.386	4	0.346	7.7**
	Erro	0.361	8	0.045	

* p<0.05; **p<0.01

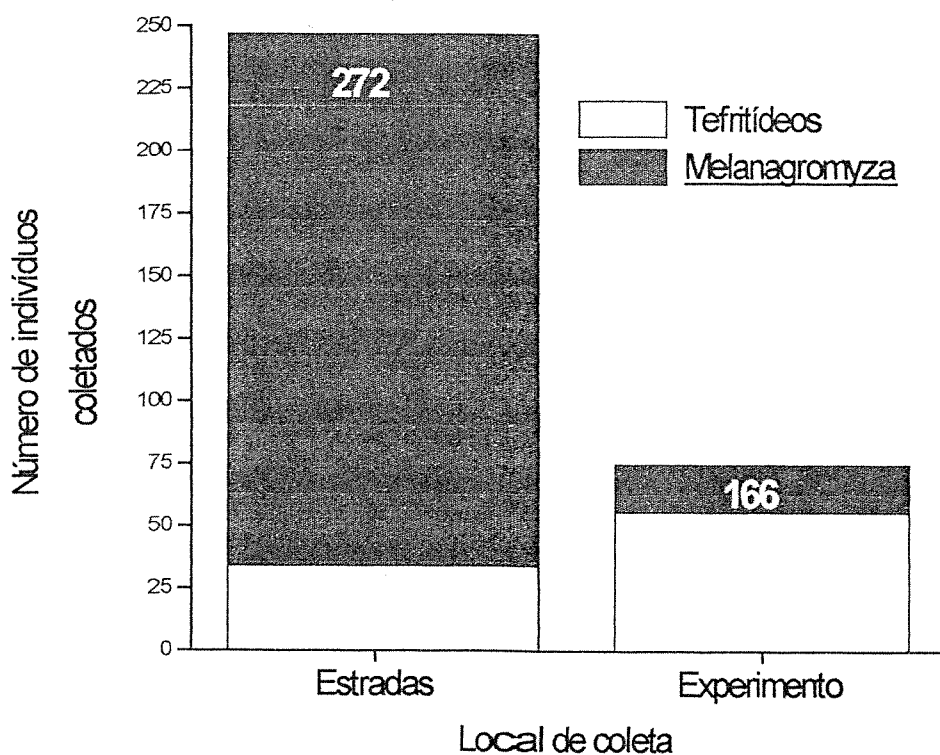


Figura 10: Número de indivíduos de tefritídeos e Melanagromyza encontrados em P. clematidea, na beira das estradas da Serra do Japi e no experimento utilizado para avaliar o papel do tamanho de moita na fauna de díptero endófitos de capítulos. Os números no interior das barras indicam a quantidade de plantas analisadas.

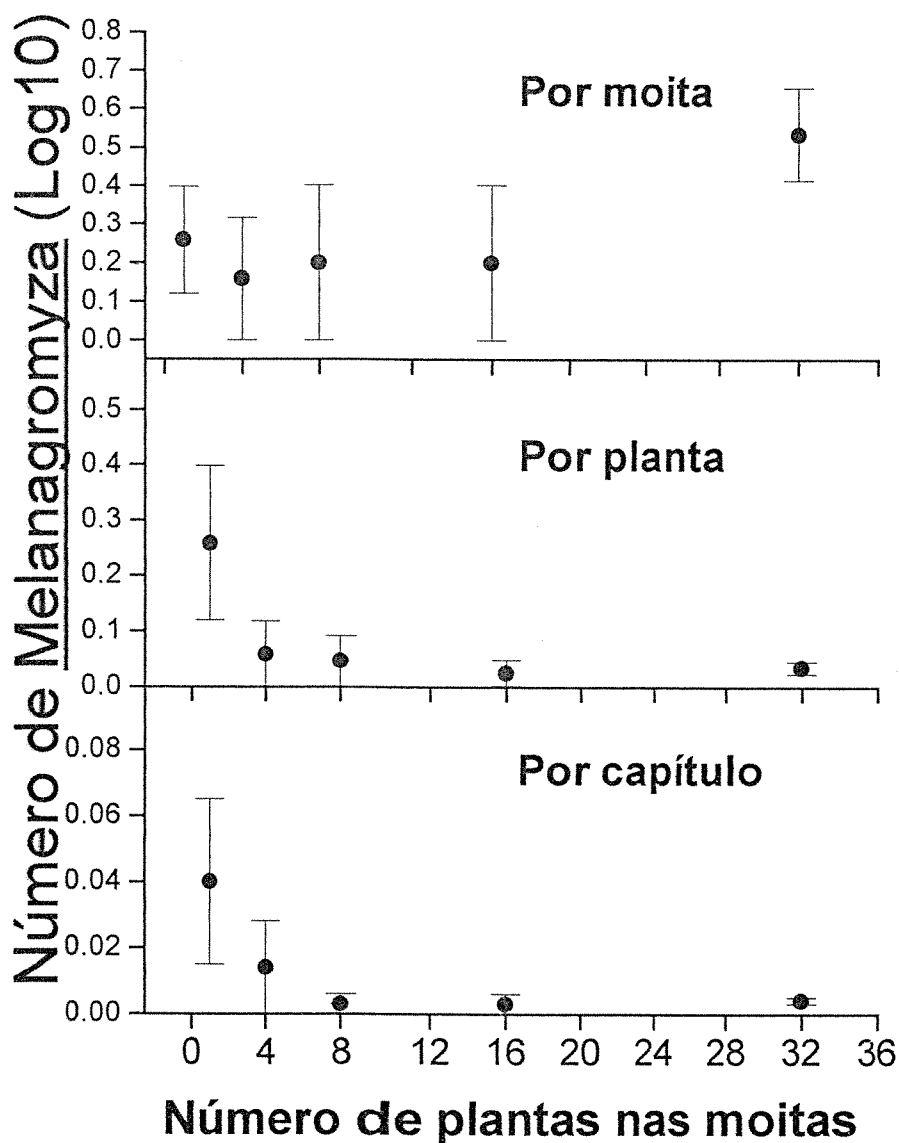


Figura 11: Número de *Melanagromyza* em relação ao número de plantas nas moitas de *P. clematidea* nas plantas experimentais utilizadas para avaliar a influência do tamanho de moitas de *P. clematidea* nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. Cada tamanho de moita têm três replicatas.

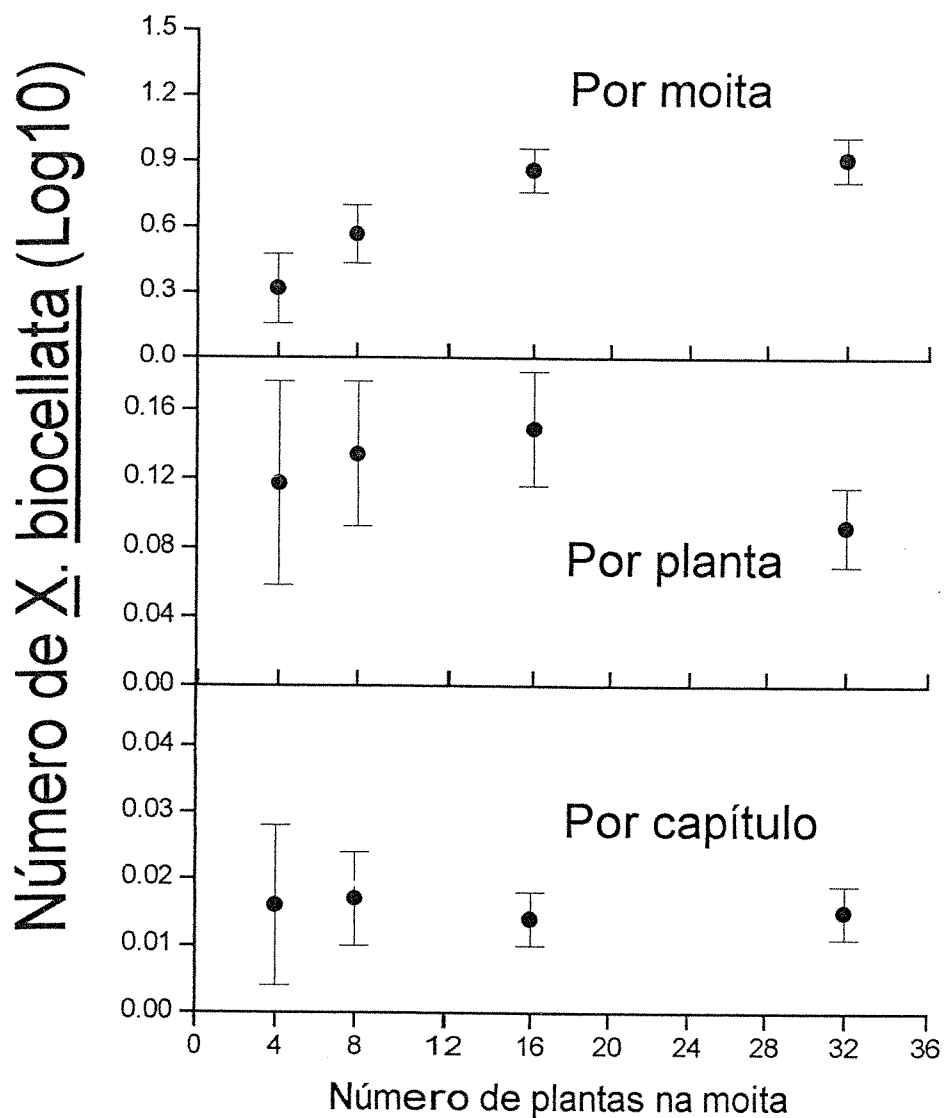


Figura 12: Número de X. biocellata em relação ao número de plantas nas moitas de P. clematidea encontrado nas plantas do experimento feito para avaliar a influência do tamanho de moitas de P. clematidea nos dípteros endófagos realizado na Serra do Japi, Jundiaí S.P. Cada tamanho de moita possuía três replicatas.

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados concordam com aqueles encontrados por outros autores para os quais a resposta dos herbívoros à concentração de recursos e ao isolamento entre estes recursos se dá de forma idiossincrática e específica entre as espécies de herbívoros (ver Kareiva 1983 e Stanton 1983 e referências).

O principal resultado deste trabalho foi que Tefritídeos e Melanagromyza tiveram comportamentos distintos na colonização em plantas com diferentes graus de isolamentos, crescendo em diferentes tamanhos de moitas..

MUDANÇAS FENOTÍPICAS DAS PLANTAS DEVIDAS AO ISOLAMENTO E TAMANHO DE MOITA

Foram encontradas evidências que sugerem interferência entre as plantas mais próximas quando analisadas as relações entre altura e total de capítulos maduros em plantas agrupadas.

Se há interferência entre as plantas vizinhas haverá também uma correlação positiva entre o tamanho dos indivíduos e a distância que os separa (Pielou 1962). Entratanto, o menor tamanho de uma planta também pode ser resultado da ocupação de sítios não ideais para o desenvolvimento (Crawley 1986).

A hipótese de interferência entre as plantas mais próximas é enfraquecida pela correlação positiva, da altura e do número de capítulos, nas plantas mais próximas, embora as plantas com isolamento intermediário tenham tido médias de altura e número de capítulos maiores.

A segunda sugestão, que plantas isoladas estejam crescendo em sítios sub-ótimos e conseqüentemente se desenvolvam menos, não deve estar ocorrendo. A escala de distância utilizada neste estudo para medir a interferência foi muito pequena e

provavelmente não reflete a escala na qual ocorre o mosaico de solos ou ambientes na Serra do Japi.

O experimento com tamanho de moita corrobora a hipótese de que não há interferência significativa entre plantas crescendo agrupadas, pois a produção de capítulos por planta foi constante em todos os tamanhos de moitas.

Plantas com as sementes dispersas em grupos e passivamente (ex. vento) produzem altas densidades locais de sementes e agregação de plantas também pode ser devida a presença de micro-sítios convenientes para a germinação destas sementes (Hutchings 1986)..

O alto grau de agregação em Praxelis clematidea é esperados se considerarmos ela ocorre em áreas abertas e tem suas sementes dispersas pelo vento, o que restringe o número de locais ideais para esta espécie na Serra do Japi, onde as áreas abertas encontram-se basicamente na beira de trilhas e estradas. Estes fatos ajudam a explicar o porquê do alto grau de agregação entre os indivíduos.

CARACTERÍSTICAS FENOTÍPICAS DAS PLANTAS E UTILIZAÇÃO PELOS ENDÓFAGOS

Nenhum dos dois grupos de dípteros endófagos respondeu às diferenças fenotípicas das plantas causadas pelo grau de isolamento entre elas.

Partindo da premissa que os insetos utilizam plantas melhores, e que isto se reflete no tamanho e número de inflorescência, era esperado que os endófagos ocorressem em maior número em plantas esparsas, que foram mais altas e tiveram maior número de inflorescências, mas em nenhum dos dois grupos de herbívoros foi encontrado este padrão.

A utilização diferenciada de plantas com diferentes características fenotípicas foi demonstrada para outros sistemas envolvendo insetos e plantas hospedeiras. Em Trichogoniopsis adenantha (Asteraceae), Almeida (1997) encontrou maior proporção de capítulos atacados por Trupanea em plantas agregadas em relação a isoladas. A autora sugere que o tamanho dos capítulos esteja determinando a taxa de ocupação dos capítulos já que as plantas agregadas possuem capítulos maiores que as isoladas (Almeida 1997). No presente estudo poderia ser esperado que as plantas com agregação intermediária fossem preferidas pelos tefritídeos, entretanto estes insetos alcançaram as menores abundâncias e densidades nesta classe de agregação. Embora não tenha sido investigado o tamanho de capítulos em relação ao isolamento das plantas, dados preliminares sugerem que o tamanho das inflorescências, em P. clematidea, não é afetado pela proximidade de outra planta co-específica (observação pessoal).

O número de inflorescências no estágio adequado ideal para oviposição é um fator importante em sua utilização por alguns tefritídeos (Straw 1991) e lepidópteros (Thompson & Price 1977), e muitas vezes é influenciado pela densidade das plantas (Thompson & Price 1977). Os indivíduos de P. clematidea produzem capítulos constantemente ao longo do período de floração, e as plantas possuem capítulos em diversos estágios e idades.

A forma de obtenção dos dados, coletando todos os capítulos maduros presentes nas plantas, não permite que se avalie se plantas isoladas produzem capítulos em "coortes", ou seja, em um dado momento vários capítulos seriam produzidos ao mesmo tempo; assim haveria vários capítulos em condições de receber grande quantidade de ovos destes dípteros, e plantas agregadas, por sua vez, teriam uma produção constante

que poderia então leva-las a serem menos utilizadas pelos tefritídeos, pela assincronia entre o vôo das fêmeas e a produção dos capítulos.

O padrão de abundância dos dípteros sugere que outros fatores tais como presença de vegetação de fundo, fatores ambientais e diferenças no movimento de procura que podem estar associados ao isolamento entre plantas devem estar determinando a ocupação das plantas hospedeiras pelos dípteros de P. clematidea.

UTILIZAÇÃO DAS PLANTAS E O MOVIMENTO DOS INSETOS

A forma de colonização das plantas por herbívoros endófagos, reflete o comportamento de procura e escolha das hospedeiras por parte das fêmeas. Como o padrão de ocupação dos capítulos foi diferente entre os dois grupos de dípteros foram diferentes, ele pode ser resultado das diferenças nos componentes de movimento de procura e seleção dos recursos, além da densidade de adultos no local.

Alguns herbívoros oligófagos e polífagos podem atacar desproporcionalmente mais plantas isoladas que agrupadas (Courtney & Courtney 1982; Jones 1977; Root & Kareiva 1984), isto pode ser causado se o início do movimento procura se dá de forma randômica (Thomas 1989 e referências) pois os insetos encontrariam maior número de plantas quando elas estão esparsas no ambiente.

A distância de detecção é um resultado da distância do recurso bem como da vegetação circundando este recurso. Esta vegetação de fundo pode mascarar os sinais utilizados pelos fitófagos para encontrar suas hospedeiras (Rausher 1981; Stanton 1983), ou atuar como uma barreira, evitando o abandono de plantas isoladas após estas terem sido encontradas (Bach 1988a,b Kareiva 1985; Whiter & Harris1996).

A escala de isolamento entre plantas (ou moitas de plantas) é, logicamente, dependente do organismo, com a distância de reação dos animais aos recursos sendo um reflexo do ajuste dos mecanismos de detecção dos recursos. Insetos polípagos, geralmente, respondem a estímulos mais frequentes nas plantas enquanto oligófagos a estímulos particulares de suas próprias hospedeiras (Städler 1992).

As espécies de Melanagromyza por serem, talvez, mais restritas na utilização de hospedeiras (Spencer & Stegmaier 1973; M. Lopes em preparação) que os tefritídeos encontrados em P. clematidea, (T.M. Lewinsohn *et. al.* em preparação), devem possuir mecanismos de detecção mais ajustados ao encontro desta planta em particular, devendo percebê-las a uma distância relativamente maior que os tefritídeos, e também devem ser menos confundidos pela vegetação que cerca as hospedeiras.

Queiroz (1996) sugere que a eficiência nos mecanismos de localização das plantas é a causa de Calycomyza, agromizídeos minadores de folhas de Hyptis suaveolens (Lamiaceae), serem eficientes em colonizar plantas tanto em área homogênea como heterogênea na Serra do Japi. Outra espécie de Melanagromyza, endófaga de inflorescências de Trichogoniopsis adenantha, utilizou plantas isoladas e agregadas nas mesmas proporções neste mesmo local (Almeida 1997).

Quando o raio de detecção da hospedeira e o comprimento do movimento de procura do inseto são pequenos, há um aumento da probabilidade de morte dos herbívoros. Simulações mostram que estes fatores atuam tanto em plantas distribuídas uniformemente quanto em plantas agrupadas (Cain 1985), e o aumento do tempo de procura pelo recurso aumenta o risco da fêmea ser predada (Root & Kareiva 1982).

Tendo maior dificuldade de localizar a próxima hospedeira a partir de uma planta isolada, as fêmeas de tefritídeos podem ficar mais tempo expostas ao risco de predação

durante a mudança de planta, o que pode aumentar a resistência em abandonar uma planta isolada. O maior tempo de permanência em plantas que não possuem uma co-específica nas imediações foi encontrado para Mayetiola destructor (cecidomeídeo) em pés de trigo (Whiters & Harris 1996).

O grande risco de predação gerado pela menor capacidade de detecção de outra planta, pode ter causado um maior número de tefritídeos em plantas isoladas de P. clematidea. Se as fêmeas não detectam outra hospedeira nas proximidades, elas podem ter mais resistência em abandonar a planta, já que podem se perder na vegetação de fundo e ficarem mais tempo expostas a predação, só abandonando as plantas isoladas quando não há mais inflorescências ideais para ovipor.

A capacidade de detecção das moitas pelos dípteros reforça a sugestão que tefritídeos precisam de maiores estímulos para encontrar as plantas que Melanagromyza.

Moitas grandes possuem maior número de capítulos que moitas menores, sendo portanto mais conspícuas e os tefritídeos por serem mais atraídos por moitas grandes, têm a abundância total relacionada com o total de capítulos. Melanagromyza, por sua vez, que devem perceber mais facilmente as plantas, mesmo com os estímulos sendo pequenos, tem a abundância total independente do número de capítulos presentes nas moitas.

Apesar dos tefritídeos não terem utilizado moitas com apenas uma planta no experimento, isto não significa, necessariamente, que elas são desprezadas pelos insetos. A ausência de tefritídeos em plantas isoladas provavelmente, se explica pelo reduzido número de replicações combinado com a baixa frequência dos insetos.

neste tamanho de moita pode ser apenas um artefato da simplicidade do desenho experimental utilizado.

Além do raio de detecção, a extensão do movimento de procura pode determinar a forma de ocupação das moitas de plantas (Bell 1991).

Em insetos onde a extensão do voo ao mudar de planta, é maior que a distância entre as moitas, estas moitas não serão percebidas como unidades discretas (Capman *et al.* 1990) e a ocupação das moitas será independente ao número de plantas nas moitas.

Analisando a utilização das moitas experimentais pode-se inferir que os dois grupos de endófagos de P. clematidea diferem, também, neste componente do comportamento de procura.

As fêmeas de X. biocellata, tefritídeo abundante em P. clematidea (Rocha 1992), pulam entre inflorescências examinando-as com a probóscide até escolher uma apropriada para oviposição (Rocha 1992). Em um aglomerado de plantas próximas, como em moitas ou em plantas agregadas, onde os capítulos se sobrepõem a fêmea ao pular de um capítulo para o outro vai mudando de planta sem perceber, desta forma os ovos podem ser distribuídos uniformemente entre todas as plantas da moita resultando em abundâncias menores em plantas agrupadas. Em plantas isoladas a decisão de abandonar uma planta envolve um risco de não encontrar outra e se expor a inimigos naturais pode levar a maior carga de ovos neste tipo de planta. Melanagromyza talvez por ter o comprimento de voo maior que a distância entre moitas, utilizaria moitas independentemente do total de plantas, já que neste caso as moitas não seriam percebidas como unidades discretas e o movimento entre as plantas se daria de forma mais randômica (como sugerido por Capman *et al* 1990).

BIOGEOGRAFIA DE ILHAS

A colonização de uma planta por insetos fitófagos pode ser análoga à descrita por MacArthur & Wilson (1967) para ilhas (Janzen 1968). O número de espécies em uma ilha é determinado pelo balanço entre a taxa de imigração e emigração dos indivíduos, a distância entre ilhas e a presença de outras espécies, desta forma é previsto que ilhas (e analogamente plantas) maiores e mais próximas das fontes colonizadoras tenham maior probabilidade de serem encontradas e ocupadas pelos insetos, alcançando desta forma maior número de espécies (MacArthur & Wilson 1967). Embora o modelo proposto se refira a número de espécies em ilhas, a analogia entre biogeografia de ilhas e plantas pode ser utilizada para a colonização e abundância de insetos em plantas, já que os mesmo fatores que atuam sobre o número de espécies em ilhas podem ser utilizado para o número de indivíduos em uma dada espécie de planta.

No meu sistema de estudo plantas atacadas possuíram em média maior número de capítulos, seguindo o previsto para biogeografia de ilhas que prevê que ilhas maiores possuirão maior abundância de animais por terem maiores taxas de imigração e colonização, entretanto a correlação entre abundância de insetos e total de inflorescências nas plantas só ocorreu para Melanagromyza.

Essa diferença entre os dois endófagos pode ser explicada pela forma e sequência de colonização dos capítulos pelas diferentes espécies de dípteros.

Em P. clematidea a ocorrência de mais de um endófago por capítulos é baixíssima (A.M. Almeida, comunicação pessoal; Observação pessoal), desta forma a ocupação de um capítulo, por uma larva, o torna indisponível a outro indivíduo.

Se Melanagromyza for a primeira espécie a ocupar os capítulos, como demonstrado no sistema de endófagos de inflorescências de Trichogoniopsis adenantha

(Asteraceae) (Almeida 1997; J. Vasconcello-Neto, comunicação pessoal), a utilização das inflorescências, por esta espécie, se dará à medida que os capítulos forem sendo produzidos. Desta forma haverá uma correlação positiva entre a abundância de Melanagromyza e o número de capítulos nas plantas. Os tefritídeos sendo colonizadores mais tardios só terão disponíveis os capítulos que foram desprezados ou que escaparam da oviposição por não terem sido encontrados pelos agromizídeos no estágio ideal, para oviposição. Por este mecanismo explica-se a falta de correlação entre total de insetos e de capítulos desaparece nos tefritídeos.

Neste estudo foram coletadas todas as inflorescências maduras presente nas plantas, o que torna difícil avaliar quantos capítulos estavam disponíveis para a oviposição em um dado momento. Apesar da produção de capítulos de P. clematidea contínua, isto não quer dizer que em qualquer época havia a mesma quantidade de inflorescências no desenvolvimento ideal para a utilização. Plantas com maior número de capítulos podem, em tese, ter mais capítulos deixados livres por Melanagromyza e dessa maneira, mesmo em tefritídeos onde não há correlação positiva entre o número de inflorescências e abundância de insetos, as plantas atacadas possuirão maior número de capítulos que aquelas não atacadas.

É importante salientar que nem todos os capítulos presentes nas plantas são propícios à oviposição apesar de estarem no estágio fenológico adequado. A discussão acima se refere aos capítulos que tenham as características físicas e/ou químicas ideais e são rejeitados somente por causa do estágio de maturação.

Apesar da escala de distância escolhida para esse estudo ter sido pequena, foi suficiente para detectar diferenças nas respostas dos dois grupos de endófagos tanto ao isolamento quanto à concentração de plantas, sugerindo que a pequena escala utilizada

neste trabalho já é suficiente para detectar alguns padrões de movimento nestes grupos em estudos posteriores.

RESPOSTAS DEPENDENTES DO TEMPO

O estado fisiológico das fêmeas reflete-se na quantidade e forma de colocação de ovos ((Minkenberg *et. al.* 1992; Bernays & Chapman 1994). Fêmeas privadas de oviposição, durante algum tempo, podem colocar seus ovos em hospedeiras menos aceitáveis normalmente, devido a grande carga de ovos em seus abdômens (Papaj & Rauscher 1983).

Este fenômeno foi demonstrado para Battus philenor (Papaj & Rauscher 1983) e atua em pequenas escalas de distâncias (menor que 80 cm) para dípteros (Withers & Harris 1996).

Os adultos de X. biocellata estão prontos a copular imediatamente após a eclosão (Rocha 1992) e possuem ciclo de vida curto, pelo menos, em condições de laboratório (V.M. Solferini comunicação pessoal). O tempo de procura sendo maior nestes animais pode levar a um acúmulo de ovos nas fêmeas, ao encontrar uma planta isolada a fêmea deve ter diminuído a seletividade e oviporá proporcionalmente à quantidade de capítulos mesmo utilizando capítulos sub-ótimos. O comportamento de voar entre capítulos das plantas, como exibido pelos tefritídeos (Rocha 1992) pode levar a uma menor carga de ovos em plantas agregadas, mesmo que a fêmea tenha grande quantidade de ovos em seu abdômem. Com este comportamento as fêmeas passam de uma planta para outra sem a necessidade de um voo longo entre estas plantas.

abundâncias em moitas maiores, como previsto pela hipótese de concentração de recursos de Root (1973). aparentemente esta maior abundância se deve a maior atratividade e tipo de comportamento após ao encontro das plantas pelos tefritídeos.

Insetos que utilizam várias hospedeiras apresentam uma hierarquia de aceitabilidade destas (Wilkund 198?). Estudos como o que foi conduzido aqui, onde apenas uma espécie de hospedeira foi monitorada, introduz um ruído na análise do papel do isolamento entre plantas na colonização das inflorescências. O resultado encontrado pode ser tendencioso, pois o grau de aceitação de P. clematidea na dieta dos dois grupos de endófagos ainda não é conhecido.

É possível supor que esta espécie de planta não seja a hospedeira preferencial destes dípteros, pois ela possui menos capítulos que grande parte das outras espécies de Asteraceae que ocorrem na Serra do Japi e que podem ser hospedeiras destes herbívoros. Na época da floração destas espécies a densidade relativa de capítulos de P. clematidea é pequena em relação a outras hospedeiras. Estudos posteriores sobre a relação entre abundância de dípteros e distribuição de P. clematidea devem levar em conta a presença de outras hospedeiras nas imediações. Atualmente já é possível ter um conhecimento básico destas hospedeiras potenciais, pelo menos para alguns locais do Sudeste e Sul do Brasil (T.M. Lewinsohn em preparação).

MICRO HABITAT

As plantas utilizadas no experimento e no campo apresentaram diferentes abundâncias relativas dos endófagos. As plantas experimentais apresentaram maior densidade de tefritídeos e as que cresceram nas beiras das estradas de Melanagromyza.

Os dois locais diferiram na presença de vegetação de fundo e no grau de insolação, com o sítio experimental consistindo em uma área ensolarada e sem a presença de outras plantas entre as plantas focais, e nas estradas da serra tendo grande quantidade de vegetação de fundo e árvores que sombreiam parcialmente os indivíduos de P. clematidea.

A não utilização de algumas plantas como hospedeiras, pelos insetos, pode estar relacionada com barreiras ecológicas formadas por características físicas dos habitats e não a características intrínsecas das plantas. Isso é mostrado para crisomelídeos se alimentando de crucíferas onde, em condições de laboratório, se alimentam de mais espécies de plantas que aquelas utilizadas na natureza (Tahvanainen 1983).

Estendendo o raciocínio para plantas co-específicas, pode-se supor que plantas crescendo em ambientes menos propícios aos herbívoros, serão menos atacadas que àquelas que se encontram em habitats ideais para a sobrevivência dos adultos, como parece estar ocorrendo no meu sistema de estudo com tefritídeos predominando na área experimental e Melanagromyza no campo.

Uma das características de habitat que tem sido apontada como determinante na utilização das plantas pelos herbívoros é o grau de insolação sobre as plantas, que pode restringir a área de vôo de adultos de borboletas (DeVries 1988). Bach (1984) demonstrou que alguns besouros utilizam menos plantas sombreadas artificialmente, tefritídeos associados a Arctium minus atacam mais capítulos em áreas sombreadas (Straw 1991) e a insolação também é determinante na utilização de Senecio jacobea (Asteraceae) por diversos insetos fitófagos (Harrison & Thomas 1983). Para abelhas polinizadoras de Lavandula latifolia (Labiatae) o grau de insolação é mais importante na

taxa de visitas que as próprias características das flores (morfologia, produção de néctar) (Herrera 1995).

A diferença no grau de insolação entre as plantas presentes nas estradas e na área experimental parece ser um dos fatores principais na determinação nas abundâncias relativas de tefritídeos e Melanagromyza em P. clematidea. O estudo de Rocha (1992) fortalece esta sugestão pois em suas coletas de P. clematidea (= Eupatorium clematideum) no campus da Universidade de Campinas (SP), onde predominam áreas abertas, ela encontrou o tefritídeo X. biocellata como a espécie mais abundante (Rocha 1992).

CONCLUSÕES

O principal resultado deste trabalho foi que os dois grupos respondem diferencialmente ao isolamento e tamanho de moitas de plantas.

As hipótese levantadas aqui, devem atuar de forma integrada, e investigações de cada um dos mecanismos sugeridos devem ser feitas para podermos avaliar quais destes mecanismos e quanto cada um deles contribui para a colonização de P. clematidea por dípteros endófagos.

- I. O principal fator sugerido para explicar as diferenças nas abundâncias dos dois grupos de dípteros endófagos de P. clematidea no campo e no experimento é a diferenças no grau de insolação entre plantas crescendo nas estradas e aquelas utilizadas no experimento parece ser responsável pela maior colonização de tefritídeos no experimento (mais ensolarado) e de Melanagromyza no campo (mais sombreado).
- II. O fato dos Tefritídeos terem alcançado maiores abundâncias em plantas isoladas e moitas grandes pode ser causado por: 1) Terem maior resistência em abandonar uma planta isolada, gerada pela menor capacidade de detecção de outras plantas, devido a possuírem mecanismos pouco específico de detecção de P. clematidea, o que diminui a capacidade de encontrar um indivíduo em meio a presença de outras plantas e aumenta o risco de predação da fêmea durante a busca. 2) A melhor distribuição dos ovos em plantas agrupadas, quando as inflorescências se sobrepõem 3) Maior tempo de procura de plantas com o aumento da carga de ovos durante a busca, levando as fêmeas ao encontrar uma planta isolada ser obrigada a descarregar todos os ovos em um única planta. 4) Maior atratividade de moitas maiores resultando

em maior número total de indivíduos mas com densidades iguais entre moitas com 4 ou mais plantas.

- III. Para Melanagromyza que utilizou igualmente plantas agrupadas e isoladas e teve a abundância total independente do tamanho de moita e, densidades por plantas e capítulos diminuindo a medida que as moitas aumentam de tamanho é sugerido que: 1) Por terem mecanismos melhores de detecção de P. clematidea não possuem resistência a abandonar uma planta isolada 2) Com o comprimento do vôo, ao mudar de planta, sendo maior que a distância entre as moitas, as fêmeas não percebem as moitas como unidades discretas 3) Efeito de saturação em moitas grandes por esgotamento da capacidade colonizadora ou pela assincronia entre o estágio ideal dos capítulos para oviposição e fenologia das fêmeas.

LITERATURA CITADA

- Almeida, A.M. 1997. Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de Trichogoniopsis Adenantha (DC) Asteracea. Tese de mestrado. Universidade de Campinas. Camoinas, SP.
- Bach C.E., 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plants factors affecting the movement of a tropical cucurbit specialist (Acalymma innundum). Ecology 65:175-190.
- Bach C.E, 1988a. Effects of host plant patch size on herbivore density: patterns. Ecology 69:1090-1102.
- Bach C.E, 1988b. Effects of host plant patch size on herbivore density: underlying mechanisms. Ecology 69:1103-1117.
- Bell 1991. Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. Chapman and Hall. NY.
- Bernays, E. A & R.F. Chapman 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall. NY.
- Cain. M.L. 1985. Random search by herbivorous insects: a simulation model. Ecology 66:876-888.
- Courtney, S.P. & S. Courtney. 1982. The "edge effect" in butterfly oviposition in Anthocaris cardamines and related species. Ecology of Entomology. 7: 131-137.
- Dempster, J.P, D.A. Atikson & M. C. French. 1995. The spatial population dynamics of insects exploiting a patchy food resources. II. Movements between patches. Oecologia 104: 354-362.

- Denno, R.F. & G.K. Roderick. 1991. Influence of patch size, vegetation texture, and host plant architecture on the diversity, abundance, and life history styles of sap-feeding herbivores. Em. S.S. Bell, E.D. McCay & H.R. Mushinsky (eds.) *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall. London. UK.
- DeVries, P. J. 1983. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in Costa Rica rainforest. *Journal of Research in Lepidoptera* 26: 98-108.
- Garcia, M.A. & M.A. Altieri 1992. Explaining differences in flea beetle Philotreta cruciferae Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 62:201-209.
- Harrison, S. & C. Thomas 1991. Patchiness and spatial pattern in the insect community on ragwort Senecio jacobaea. *Oikos* 62: 5-12.
- Herrera, C.M. 1995. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers. *Ecology* 76:1516-1524.
- Hutchings., M.J. 1986. The structure of plants population. Em M.G. Crawley (Ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publication. Oxford.
- Jaenike, J. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review in Ecology and Systematics*. 21:243-273
- Janzen, D.H. 1968. Host plants as island in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist*. 102: 592-595.
- Jones, R.E. 1977. Movement pattern and egg distribution in cabbage butterflies. *Journal of Animal Ecology*. 46:195-212.

- Kareiva, P. 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: Resources concentration and herbivore movement. p.259-289. Em R.F. Deno & M.S. McClure (eds.). Variable plants and Herbivores in natural and managed systems. Academic Press. New York. USA.
- Kareiva, P. 1985. Finding and loosing host plants by Phyllotreta: patch size and surrounding habitat. Ecology 66: 1809-1816.
- King & Robison 1970. Studies in Eupatorieae (Compositae) XXVIII. The genus Praxelis. Phytologia 20: 193-195.
- Kunin, W. E. 1993. ex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects and seed-set. Ecology. 65: 147-165.
- Leitão-Filho, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. pp. 40-63. Em L.P.C. Morellato (ed). História natural da Serra do Japi. Editora da Unicamp/FAPESP. Campinas-SP.
- Littell, R.C., R.J. Freund & P.C. Spector. 1991. S.A.S. System for linear models. 3^o ed. S.A.S. Institute Inc. Carry, NC.
- Lorenzi, H. 1992. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais. 2ed. Editora Plantarum. Nova Odessa, SP, Brasil.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. NY.
- Maiorana, V.C. 1981. Herbivory in sun and shade. Biological journal of Linnean Society. 15: 151-156
- Minkenbrg, O.P.J.M., M. Tatar & J.A. Rosenheim. 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. Oikos 65:134-142.
- Pielou, E.C. 1962. The use of plant-to-neighbor distances for detection of competition. Journal of Ecology 50:357-367.

- Ohgushi, T. 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. Em M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price (eds.). Effects of resource distribution on animals-plant interactions. Academic Press Inc. NY. pp. 199-241.
- Papaj, D.R. & M.D. Rausher 1983. Individual variation in host locations by phytophagous insects. Em. Herbivorous Insects Host Seeking Behavior and mechanisms. S. Ahmad (ed). pp:77-124. Academic press NY.
- Pinto, H.S. 1992. Clima da serra do Japi. Em L.P. Morellato (org.). História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil. Editora UNICAMP/FAPESP. SP, Brasil.
- Queiroz, J. M. 1996. Interações tritróficas de insetos e plantas. Efeito do tamanho de mancha em Hyptis suaveolens (Lamiaceae) e da complexidade ambiental sobre os agromizídeos minadores de folhas e seus parasitóides. Tese de Mestrado. Universidade de Campinas, Camoínas, SP.
- Rausher, M.D. 1981. The effect of native vegetation on the susceptibility of Aristolochia reticulata (Aristolochiaceae) to herbivore attack. Ecology 62: 1187-1195.
- Rausher, M.D. 1983. Alteration of oviposition behavior by Battus philenor butterflies in response to variation in host-plant density. Ecology 64: 1028-1034.
- Risch, S.J. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. Ecology 62: 1325-1340.
- Rocha, Y.V. 1992. Tephritidae (Diptera) associado a inflorescência de compostas, com ênfase em Eupatorium clematideum Grisebach : Aspectos taxonômicos, bionômicos e ecológicos. Dissertação de Mestrado. UNICAMP.

- Root, R.B. 1973. Organization of plant-arthropod association in simple and diverse habitat: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecological Monograph 43:95-120.
- Root, R.B. & P. Kareiva. 1984. The search for resources by cabbage butterflies: ecological and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. Ecology. 65:147-165.
- Root, R.B. & P. Kareiva. 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. Ecological Monograph 52:261-282.
- Stanton, M.L. 1983. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. pp. 125-157. In S. Ahmad (ed.). Herbivorous insects: Host-seeking behavior and mechanisms. Academic Press Inc. New York. USA.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. Biometry. W.H. Freeman & Co.
- Städler, E. 1992. Behavioral responses of insects to plant secondary compounds. In Herbivorous: their interactions with secondary plant metabolites pp. 45-88. Academic Press, San Diego, California.
- Spencer, K.A. & C.E. Stegmaier 1973. Agromyzidae of Florida: a supplement on species from the Caribbean. Florida Department of Agriculture and Consumer Services. Gainesville, Florida.
- Straw, N.A. 1989. The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly in relation to host-plant development. Ecological Entomology. 14:443-454.
- Straw, N.A., 1991. Resource limitation of tephritid flies on lesser burdock, Arctium minus (Hill) Bernh. (Compositae). Oecologia 86: 492-502.

- Tahvanainen, J. 1983. The Relationship between flea beetles and their cruciferous host plants: The role of plant and habitat characteristics. *Oikos* 40: 433-437.
- Thomas, C. 1989. Predator-herbivores interactions and the escape of isolated plants from phytophagous. *Oikos* 55: 291-298.
- Thompson, J.N. 1983. Selection pressures on phytophagous insects feeding on small hosts plants. *Oikos* 40:438-444.
- Thompson, J.N. & P.W. Price. 1977. Plant plasticity, phenology, and herbivore dispersion: wild parsnip and the parsnip webworm. *Ecology* 58:1112-1119.
- Underwood, A.J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography Marine biology Annual Review* 19: 513-605.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*. 3:385-397.
- Withers, T.M. & M.O. Harris. 1996. Foraging for oviposition sites in the Hessian fly: random and non-random aspects of movement. *Ecological entomology* 21; 382-395.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: The system for statistics. Systat Inc. Evanston, IL.
- Wilkund, C. 1981. Generalist vs. specialist oviposition behavior in Papilio machao (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos* 36: 163-273.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. 3^o ed. Prentice-Hall Inc., New Jersey. NY.