Este exemplar corresponde a redação final da tese defendida pelo candidato Thomas Michael Lewinsohn e aprovada pela comissão julgadora.
Woodruff W. Benson

SECRETARIA DE PÓS-GRADUAÇÃO

THOMAS MICHAEL LEWINSOHN

COMPOSIÇÃO E TAMANHO DE FAUNAS ASSOCIADAS A CAPÍTULOS DE COMPOSTAS

Orientador: Dr. Woodruff Whitman Benson

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como requerimento parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências (Ecologia)

Campinas

1988

BIBLIOTECA CENTRAL

AGRADECIMENTOS

O trabalho, e mais ainda o autor, devem muito a:

Woodruff W. Benson, pela orientação, a amizade, e sobretudo a paciência

Os amigos que auxiliaram as coletas com muito trabalho, excelente companhia e constante entusiasmo: Rogério Parentoni Martins, Ricardo Monteiro, Carlos Joly, Ricardo Rodrigues, João Vasconcellos, Carlos Sperber

Os que forneceram a retaguarda essencial na triagem e montagem: especialmente Daniela A.S. Oliveira e Maria Antônia C. de Paula, que mantiveram o bonde andando na hora justa; e José Carlos T. Oliveira, Bernhard Epping

Os especialistas, pelo apoio nas identificações: Hermógenes F. Leitão Fº, João Semir, Ângelo P. do Prado, Yara V. Rocha, Victor O. Becker, José Cândido Mello Carvalho, Sérgio Vanin, Celuta Paganelli

Os incentivadores incansáveis: Maria "Alika" Garcia, João Vasconcellos, Hermógenes Freitas, Ricardo Iglesias, Miguel Petrere, Rogério Parentoni, Helena C. Morais, Frederico Lopes, Ivan Sazima e tantos outros

Os que deram impulsos iniciais: Peter Price e John Lawton; e o que deu o último - grande! - empurrão: Helmut Zwoelfer

Colegas docentes, funcionários e alunos no Departamento de Zoologia e no Instituto de Biologia

Otávio R. Coelho, pela recuperação; sobretudo, da confiança

Os do coração: Rachel Lewinsohn, minha mãe, Peter Lewinsohn, meu irmão; e Lillian, Dawid e Nicha, Fayga e Heinz, Anna Bella

As mais queridas, mais próximas e que mais penaram: Gracinha, Alessandra, Ana -- pelo apoio, pelo carinho, pelos adiamentos, por tudo

Este trabalho foi desenvolvido com financiamento da FAPESP (0363-4/85) e apoiado pelo CNPq (auxílio de viagem)

I N D I C E

1. INTRODUÇÃO 1
1.1 Objetivos 15

2. MATERIAL E MÉTODOS 16
2.1 Escolha das espécies de planta 16
2.2 Métodos de Coleta 17
2.3 Criação dos insetos fitófagos 20
2.4 Separação e identificação de espécies 21
2.5 Localidades e plantas amostradas 25
2.6 As tribos e espécies de plantas estudadas 34

3. COMPOSIÇÃO DA FAUNA ASSOCIADA 44
3.1 O padrão geral 44
3.2 Agromizídeos 69
3.3 Tefritídeos 74
3.4 Cecidomiídeos 80
3.5 Tortricóideos 85
3.6 Gelequiídeos 88
3.7 Pteroforídeos 89
3.8 Piralídeos 91
3.9 Geometrídeos 94
3.10 Hemípteros 95
3.11 Outros grupos 97

4. RIQUEZA TOTAL DE ESPÉCIES 99
4.1 Variáveis 99
4.2 Distribuição geográfica e tribos 103
4.3 Análises de regressão 120

5. RIQUEZA LOCAL 135
5.1 Métodos 135
5.2 Curvas de riqueza local 140
5.3 Análise de regressão 158

6. ESPECIALIZAÇÃO TRÓFICA 163
6.1 Padrões gerais 163
6.2 Especialização trófica e área do hospedeiro 168

7. DISCUSSÃO 175

8. CONCLUSÕES 191

9. RESUMO 195

10. SUMMARY 198

11. REFERÊNCIAS CITADAS 201

1. INTRODUÇAO

Nesta tese, pretendo examinar os efeitos de alguns fatores sobre o tamanho e a riqueza de espécies de comunidades em capítulos de Compostas. Estes capítulos representam micro-sistemas já clássicos em estudos de interações, com uma grande variedade de grupos fitófagos associados. Apesar disto, as entomofaunas de Compostas neotropicais são ainda virtualmente desconhecidas. Devido a isto, o projeto teve um caráter essencialmente prospectivo: o objeto central do estudo é a rede de relações entre diferentes espécies fitófagas e diferentes espécies de Compostas.

Para a Ecologia de Comunidades, os processos determinantes da diversidade de espécies constituem o problema fundamental. Avanços substanciais na compreensão da estrutura e organização de comunidades têm sido obtidos em estudos de conjuntos de insetos fitófagos associados a diferentes plantas. Estas comunidades oferecem condições extremamente favoráveis para observar efeitos de diferentes fatores, físicos e bióticos, sobre sua riqueza e composição. Devido a isto, os estudos de interações de insetos e plantas vêm ganhando cada vez mais importância para o desenvolvimento deste campo da Ecologia (Strong et al., 1984a).

A riqueza de espécies é, seguramente, o descritor mais simples de uma comunidade. Esta simplicidade, entretanto, não foi suficiente para que se estabelecesse, até agora, um termo comum satisfatório para a comparação de comunidades distintas. As divergências começam com o próprio conceito de comunidade. Não havendo consenso sobre o que são comunidades é difícil estipular, teorica e operacionalmente, o que pode caracterizá-las e como estas características devem, ou podem, ser medidas. Esta é uma das questões mais debatidas na ecologia

dos anos 70 e 80, tendo sido alvo de sucessivos confrontos e revisões (v. Cody e Diamond, 1975; Diamond e Case, 1986; Strong et al., 1984b; Kikkawa e Anderson, 1986; Roughgarden, 1983 e artigos seguintes em Am.Nat. 122(5)).

Riqueza de insetos fitófagos associados a plantas

Em 1960, Southwood inaugurou uma tradição de estudos sobre o tamanho e composição de faunas de insetos associados a diferentes espécies de plantas. Em seus trabalhos iniciais, utilizou compilações de insetos registrados em diferentes espécies de árvores. Para as árvores do Havaí, Southwood (1960) mostrou uma correlação entre o número de espécies de insetos e a abundância das espécies hospedeiras. Nas árvores da Grã-Bretanha, Southwood (1961) mostra igualmente uma relação da riqueza de insetos conhecidos com a abundância dos hospedeiros; ao incluir o número de registros geológicos recentes destas plantas e comparar suas faunas com a de outras áreas eurasianas, Southwood buscou evidências para a hipótese de que plantas mais abundantes na história geológica recente tinham acumulado faunas maiores.

Strong (1974b), reanalisando os dados de Southwood, contestou suas conclusões, mostrando que a área geográfica contemporânea das árvores britânicas explicava uma maior proporção da variação de riqueza de espécies de insetos do que os registros geológicos. Com isto, sustentou que a acumulação de espécies fitófagas é um processo definido e mais veloz do que Southwood supunha. Através do exame de listas de insetos registrados em diferentes regiões geográficas de cultivo de cacau (Strong, 1974c) e cana (Strong et al., 1977), Strong buscou demonstrar que a colonização de plantas por insetos é principalmente função da extensão geográfica da planta hospedeira. Outros trabalhos, valendo-se igualmente de listas de registros em diferentes espécies de plantas na

Grã-Bretanha, encontraram relações positivas entre o tamanho (hábito, ou porte) das plantas e a riqueza de suas entomofaunas (Lawton e Schroeder, 1977; Strong e Levin, 1979).

Outros trabalhos têm evidenciado relações positivas entre área geográfica de plantas e número de espécies de insetos fitófagos. Ilhas (manchas ou populações locais) maiores de **Juniperus communis** L. contêm mais espécies de insetos (Ward e Lakhani, 1977). O mesmo ocorre em **Chamerion angustifolium** (L.)J. Holub (MacGarvin, 1982), **Helianthemum chamaecistus** Mill. (Cistaceae; Davis e Jones, 1986) e em **Pteridium aquilinum** (L.) Kuhn (Rigby e Lawton, 1981). Neste último caso, o tamanho das plantas - maior em manchas maiores - parece fornecer uma explicação direta para as diferenças em riqueza de insetos.

Outras análises interespecíficas foram feitas com grupos específicos de animais e/ou plantas. Os estudos mais importantes incluem:

- microlepidópteros minadores (Opler, 1974) e himenópteros Cinipídeos cecidógenos (Cornell, 1985a; Cornell e Washburn, 1979) em carvalhos (**Quercus** spp.) nos EUA. Ambos encontraram fortes relações da riqueza de insetos com a extensão geográfica dos hospedeiros.
- a riqueza de cigarrinhas (Homoptera: Typhlocibinae) em árvores e arbustos na Grã-Bretanha também está correlacionada com a extensão geográfica das plantas, embora este fator explique apenas 16% da variação em número de espécies de insetos (Claridge e Wilson, 1981).
- a riqueza de insetos fitófagos em Rosáceas na Grã-Bretanha aumenta com a extensão geográfica e o porte (hábito) das espécies hospedeiras (Leather, 1984).
- Agromizídeos em Umbelíferas britânicas aumentam em riqueza com a extensão geográfica (Lawton e Price, 1979) e com a diversidade de habitats, mas não com a abundância local, de seus hospedeiros (Fowler e Lawton, 1982).

- A riqueza de macrolepidópteros finlandeses aumenta com a frequência, o porte e o número de espécies aparentadas (da mesma ordem) das plantas hospedeiras (Neuvonen e Niemela, 1981); a frequência das plantas tem forte correlação com a extensão geográfica, o que também ocorre no estudo precedente.

Como se poderia esperar, estudos em regiões tropicais são muito escassos. McCoy e Rey (1983) examinam listas de fitófagos em sete plantas tropicais cultivadas em diferentes regiões de todos os continentes. Em todas, encontram um aumento significativo de riqueza de insetos com a extensão de cultura ($r = 0.34$ a 0.70), mas seus dados incluem também regiões extra-tropicais. Moran (1980) examinou a riqueza de espécies de insetos em diferentes espécies de Opuntia no continente americano e descobriu um aumento significativo de riqueza com o aumento em complexidade estrutural destes cactos. Fernandes (1988) recenseou galhas em diferentes ambientes, ao longo de diversos gradientes ecológicos, e não encontrou uma relação significativa da riqueza de galhas com a riqueza das comunidades de plantas, mas seu trabalho, destinado a examinar diretamente a diversidade comunitária, não indica a riqueza em espécies distintas.

Fauna total e fauna local

O estabelecimento de uma relação entre extensão geográfica de plantas hospedeiras e sua fauna associada, em si, é apenas a representação de um fenômeno e não sua explicação (Strong, 1979; Rey et al., 1981).

Há diversas hipóteses propostas para explicar a relação espécie-área, especificamente para comunidades de insetos em plantas (resumidas em Strong et al., 1984a):

(a) plantas mais amplamente distribuídas ocorrem em maior número de ambientes

distintos e portanto estão expostas a diferentes conjuntos de insetos potencialmente colonizadores ("heterogeneidade de habitat");

(b) plantas de maior distribuição são expostas a maior número de fitófagos e têm maior risco de serem colonizadas com sucesso ("frequência de encontro" ou "amostragem passiva"); e

(c) o risco de extinção, para um inseto associado, é menor em plantas mais amplamente distribuídas; com isto, faunas "em equilíbrio" serão mais ricas nestas platas ("equilíbrio biogeográfico").

As três hipóteses não são mutuamente exclusivas. As duas primeiras referem-se a processos da aquisição de fitófagos pelas plantas, a última a um processo de perda. É difícil diferenciar entre a hipótese de heterogeneidade e a de frequência de encontro; embora esta última refira-se apenas à extensão de área, e não sua diversidade, os dois fatores são altamente correlacionados, como descobriram Fowler e Lawton (1982) que tentaram separá-los para as Umbelíferas britânicas. Além disto, insetos originalmente restritos a um dado ambiente, que colonizam um hospedeiro poderão, posteriormente, rastreá-lo em outros ambientes; desaparecendo os limites originais, seria impossível diferenciar as duas hipóteses em questão pelo padrão comunitário obtido.

Uma outra abordagem mostrou-se de maior utilidade, por examinar diretamente a questão da riqueza local. A fauna total conhecida para uma planta dá pouca idéia da organização concreta destas comunidades, pois não se sabe quais insetos efetivamente coexistem, e em que grau. Na terminologia de Whittaker (1972), a diversidade total, ou diversidade gama, é composta pela diversidade local média -- a diversidade alfa -- e pela diversidade entre localidades -- diversidade beta. Uma alta diversidade total pode ser devida exclusivamente a uma alta diversidade alfa, local; à alta diversidade beta, entre localidades; ou a uma combinação entre ambas.

A hipótese de heterogeneidade de habitat prediz que a maior riqueza de fauna em plantas de maior distribuição será devida a diversidade beta; embora, como dito acima, nada impede que, posteriormente, através da expansão da distribuição dos insetos adquiridos pela planta em vários ambientes, a diversidade alfa também venha a ser elevada. Mas a decomposição da riqueza total em diversidade local e diversidade entre localidades é diretamente vinculado a processos de organização das comunidades.

Cornell (1985a,b) explorou formalmente esta questão, verificando a relação entre riqueza local e total (regional, em sua terminologia) de Cinipídeos em diferentes espécies de carvalhos. Formulou como hipótese que, se o número de espécies que compartilham localmente uma planta hospedeira é limitado por interações competitivas, a riqueza local deveria ser independente da riqueza total; e refutou esta hipótese por encontrar uma alta relação linear entre ambas (Cornell, 1985a). Anteriormente, Gilbert e Smiley (1978) haviam considerado a questão da coexistência local de fitófagos associados a espécies de **Passiflora** e não encontraram relação entre a riqueza local e a amplitude de distribuição das plantas, mas não apresentam informação sobre a riqueza total de fitófagos em cada planta, o que impede outras conclusões de seus dados.

A avaliação de riqueza local para estudos de comunidades associadas é reconhecida por Ricklefs (1987) como essencial para compreender os padrões de riqueza e suas implicações. É claro que listas de registros de insetos não se prestam a tais análises. Poucos trabalhos com insetos têm dados sobre o número local de espécies fitófagas. Além dos estudos de Cornell (1985a,b), Opler (1974) realizou censos próprios dos minadores em carvalhos e afirma que sua diversidade local e regional são relacionadas, mas não apresenta os dados ou sua análise.

Em comunidades tropicais, Strong (1977) examinou a riqueza de Hispíneos

enroladores de folhas em **Heliconia** spp.; segundo ele, a riqueza local dos insetos em uma das plantas aumenta assintoticamente com o tamanho do conjunto de Hispíneos em todas as **Heliconia**. Cornell (1985a) cita este resultado como semelhante ao seu, mas de fato Strong não trata diretamente da relação entre riqueza local e global em cada planta. Cytrynowicz (1988) estudou a riqueza local de insetos folívoros em diferentes plantas de uma área de cerrado e, tal como Gilbert e Smiley (1978) não encontrou efeito da distribuição das plantas (como variável binária) sobre esta riqueza.

Estudos mais extensos têm sido feito sobre a fauna de fitófagos em Compostas em regiões temperadas. Baseado em levantamentos próprios, Zwoelfer (1982, 1985, 1987) examinou diretamente as relações entre riqueza local e total de insetos fitófagos, especialmente os associados a capítulos de Compostas européias; em sua análise mais recente, ele documenta a influência do número de localidades amostrado sobre a riqueza total, mas não encontrou um efeito direto da área de distribuição sobre esta riqueza; a riqueza local mostrou alta correlação com a riqueza total (Zwoelfer, 1987). Goeden e Ricker (1986a) apresentam uma análise baseada em seus levantamentos de fitófagos de Compostas na California, na qual indicam efeito significativo da área de distribuição das plantas sobre a riqueza total. Em outro estudo (Goeden e Ricker, 1987b) examinaram a riqueza local de fitófagos associados a outro grupo de Compostas, e encontraram um pequeno efeito do número de amostras, usado para indicar a distribuição das plantas, sobre a riqueza local.

Como se vê, há muito poucos estudos sobre os componentes da riqueza de espécies. Esta tese foi motivada pelo interesse em saber se comunidades fitófagas tropicais divergem substancialmente das comunidades associadas a plantas em regiões temperadas, em sua riqueza ou composição.

Especialização trófica

Uma questão complementar à da riqueza de espécies, na caracterização de suas comunidades, envolve a especialização alimentar dos diferentes fitófagos. Há dois aspectos principais nesta questão. Fitófagos mais especializados em plantas de alimentação têm uma história evolutiva que os vincula entre si. A dinâmica de comunidades formadas por espécies especializadas distingue-se de grupos fitófagos generalistas, cuja vinculação com as plantas de alimentação é mais incidental; tais comunidades podem ter padrões e processos organizadores completamente distintos (Gilbert e Smiley, 1978).

A proporção de espécies especialistas e generalistas, torna-se assim outro parâmetro importante para caracterizar comunidades fitófagas e compreender seu funcionamento (Lawton e Schroeder, 1978). Esta questão também tem reflexos em comparações inter-regionais, dada a maior diversidade de insetos em regiões tropicais. A maior especialização trófica é uma das explicações para esta diversidade, embora sua veracidade tenha sido posta em questão (Price, 1984).

A questão pode ser colocada em dois componentes: primeiro, a riqueza de fitófagos é maior em plantas tropicais que em temperadas? Segundo, fitófagos tropicais são mais especializados que os de regiões temperadas? Ambas são relevantes para elucidar os mecanismos de organização destas comunidades (Strong et al., 1984a).

A terminologia para especialização não é padronizada. "Especialista" e "generalista" são termos vagos, representando extremos de um espectro, que difere entre grupos de organismos. "Monófago" geralmente é entendido como referente a espécies associadas a uma única espécie hospedeira, mas também tem sido empregado para designar espécies que usam "um grupo de plantas estreitamente relacionadas". "Oligófago" e "polífago" tem também sido empregado com acepções

diferentes.

Em estudo de insetos de Compostas, Zwoelfer (1965) firmou uma nomenclatura que tem mantido em seus trabalhos posteriores e que foi adotada por Goeden e Ricker em seus estudos (Goeden e Ricker, 1986 e referências anteriores): **monófagos** usam uma só planta hospedeira, ao menos no âmbito do estudo (quase monófagos usam poucas plantas estreitamente relacionadas); **oligófagos** têm hospedeiros na mesma subtribo (de Compostas); **polífagos** estão associados com hospedeiros de mais de uma tribo, ou de outras famílias.

Para o presente estudo, que abrangeu várias tribos, esta classificação foi alterada, a bem da simplicidade, com as seguintes categorias:

- monófago: uma só planta hospedeira no conjunto de amostras
- estenófago: diversos hospedeiros de um único gênero
- oligófago: todos os hospedeiros de uma só tribo
- polífago: hospedeiros em mais de uma tribo

Estudos da ecologia de insetos em Compostas

Compostas são um grupo requisitado por insetos e, consequentemente, por ecólogos interessados em interações. A riqueza e diversificação dos insetos associados à família são excepcionais. Isto corresponde à também notável diversificação das plantas. Trata-se da maior família de plantas superiores, com um número estimado de 25.000 espécies, distribuídas em todo o mundo e todos os tipos de ambiente terrestre (Barroso, 1986; Jaeger, 1987).

Pela sua abundância, facilidade de coleta e observação e frequentemente alta intensidade de infestação por diversos insetos, Compostas têm fornecido microcosmos para observação e manipulação de comunidades naturais. Varley (1947) realizou seu estudo clássico sobre regulação populacional com o Tefritídeo **Urophora jaceana** em **Senecio jacobaea**. Zwoelfer (1979, 1985, etc.) e cola-

boradores têm estudado intensivamente a estruturação e dinâmica de comunidades associadas em especial a capítulos de **Carduus** spp. Diversos outros estudos têm examinado interações entre insetos fitófagos coocorrentes, como Neuenschwander (1984).

Também são notáveis os estudos de Louda (1982, 1983) sobre as conseqüências populacionais da predação por insetos sobre as plantas hospedeiras, e a variação destes efeitos ao longo de gradientes climáticos e altitudinais. Outros trabalhos que têm examinado os efeitos da fitofagia sobre determinadas Compostas incluem, por exemplo, Inouye (1982).

A formação de galhas envolve processos complexos de manipulação do desenvolvimento das plantas. Um sistema particularmente favorável é o de Tefritídeos cecidógenos em caules de **Solidago** spp. Os aspectos finos desta interação de planta, fitófago e parasitóides têm sido explorados em uma série de trabalhos (p.ex. McCrea et al., 1985) inclusive a nível genético (Weis e Abrahamson, 1986) e suas consequências evolutivas (McCrea e Abrahamson, 1985). O componente genético da resistência aos fitófagos também é investigado experimentalmente em **Solidago** por Maddox e Root (1987), entre outros.

A resistência de plantas a insetos fitófagos tem interesse evidente em plantas cultivadas. Os aspectos químicos da resistência do girassol cultivado em comparação com os **Helianthus** selvagens, ao Piralídeo **Homoeosoma electellum**, praga economicamente importante, vem sendo intensivamente estudados (Rossiter, 1986; Rogers et al., 1987); além de das defesas químicas, também as mecânicas têm sido implicadas na redução de infestação dos capítulos (Rogers, 1978).

Se a resistência de plantas cultivadas a insetos pragas tem sua importância, nas Compostas é muito maior o interesse em insetos potencialmente controladores de plantas invasoras. As Compostas têm o maior número de espécies invasoras a nível mundial (Holm et al., 1977) e o maior esforço de pesquisa de

interações com plantas tem sido feito sobre espécies daninhas. Há invasoras importantes em quase todas as tribos de Compostas, com a prevalência das Cardueae e outras Cynaroideae; Astereae (**Baccharis**) e Heliantheae (**Bidens**, **Xanthium**, **Ambrosia**) são outras tribos com invasoras sérias.

Inicialmente, estas plantas foram objeto de levantamentos de insetos associados e, por isto, a maior parte das informações disponíveis sobre faunas associadas com Compostas é baseada em invasoras. Estes levantamentos serão tratados na próxima seção. Além de inventariar os insetos, têm sido investigado espécies promissoras para controle biológico. Uma das primeiras etapas desta triagem consiste em verificar a especificidade do inseto para a planta, condição essencial para seu emprego como agente controlador (Zwoelfer e Harris, 1971) e isto tem gerado levantamentos de campo em outras plantas aparentadas (p.ex. Batra et al., 1981; Diatloff e Palmer, 1987) e também testes da amplitude de dieta dos insetos (p.ex. McClay, 1987;). Esta via levou também a estudos sobre os mecanismos genéticos, ecológicos e evolutivos envolvidos na seleção de hospedeiros e formação de dieta (Messina e Root, 1980; Zwoelfer e Harris, 1984; Zwoelfer e Romstoeck, 1988).

Um outro papel que tem sido investigado para as plantas é o de reservatório, ou hospedeiro alternativo, para insetos pragas em culturas; por exemplo, **Erigeron** spp. são hospedeiros precursores essenciais ao crescimento populacional de **Lygus lineolaris**, que antecede a infestação maciça de algodão por este Hemíptero (Young, 1986; Fleischer e Gaylor, 1987). Mas, de outro lado, plantas ruderais podem ser importantes acumuladores e reservatórios de insetos predadores e parasitos de pragas (Fontes, 1986; Fontes et al., 1988).

O resumo precedente indica algumas das características que tornam as Compostas e suas entomofaunas uma combinação especialmente adequada para estudos de interações de comunidades fitófagas em plantas. Considerando-se que muitas

das tentativas de controle biológico de plantas tenham sido feitas em Compostas, e que tenham tido uma margem encorajadora de êxito, entende-se que continue havendo um grande estímulo para o estudo continuado destes sistemas e, talvez o mais importante, com uma constante realimentação mútua entre estudos teóricos ou básicos e investigações aplicadas.

Comunidades de insetos em Compostas

Pelas razões já indicadas, um número relativamente elevado de estudos de faunas associadas a plantas tem envolvido espécies de Compostas. A Tabela 1.1 apresenta um resumo de levantamentos publicados; embora representativo, está longe de ser completo. Esta tabela somente lista trabalhos com levantamentos da fauna fitófaga em geral; muitas informações adicionais constam em estudos, ou revisões, de um táxon de insetos em particular (p.ex. os Agromizídeos norte-americanos em Spencer e Steyskal, 1986).

A Tabela 1.1 demonstra claramente que virtualmente todos os levantamentos foram realizados com uma finalidade aplicada definida. **Helianthus annuus** (girassol) e **Parthenium argentatum** (produtora de borracha) foram investigadas pelo seu potencial econômico; mas a maioria das plantas estudadas é de invasoras. Isto, desde o levantamento pioneiro de Cameron (1935) em **Senecio jacobaea** na Inglaterra, devido à preocupação causada por esta planta na América do Norte e Austrália. O grupo mais amplamente representado nestes estudos, as Cynaroideae (que incluem **Carduus**, **Cirsium**, e **Silybum**), contém muitas invasoras economicamente importantes em vários continentes, que provocaram programas de pesquisa de longo prazo.

Trabalhos especialmente interessantes são os que comparam faunas entre a região de origem e regiões onde as plantas são introduzidas; como os estudos de

TABELA 1.1. Principais estudos publicados de fauna associada a espécies de Compostas, excluindo trabalhos específicos sobre um único táxon de insetos.

Planta(s)	Região	Referências	Notas
Senecio jacobaea L.	Inglaterra	Cameron, 1935	
Vernonia interior Small	USA: Kansas	Schwitzgebel e Wilbur, 1942a,b, 1943	
Baccharis pilularis DC.	USA: California	Tilden, 1951a	
Bidens pilosa L.	USA: Florida	Needham, 1948	1
Cynaroideae (59 spp.)	Europa	Zwolfer, 1965	
Chromolaena odorata (L.)K&R	Trinidad; tb. Am.Central, Sul	Cruttwell, 1974	2
Silybum marianum (L.)Gaert.	USA: California	Goeden, 1971	I
Silybum marianum	Itália e Grécia	Goeden, 1976	
Carduus pycnocephalus L.	USA e Europa	Goeden, 1974	I(USA)
Carduus macrocephalus Desf.	Itália	Boldt e Campobasso, 1978	
Carduus spp.	Europa/Am.Norte	Batra et al., 1981	3
Ambrosia spp.	USA: California	Goeden e Ricker, 1974a,b, 1975, 1976a,b,c	
Helianthus annuus L.	Am.Norte	Hilgendorf e Goeden, 1981	3
Xanthium spp.	USA: California	Hilgendorf e Goeden, 1983	I
Hymenoclea salsola Torrey	USA: California	Goeden e Ricker, 1986a	
Cirsium spp.	Inglaterra	Redfern, 1983	
Cirsium spp.	USA: California	Goeden e Ricker, 1986b,c, 1987a,b	I/N
Mikania micrantha HBK	Trinidad; tb. Am.Central, Sul	Cock, 1982	
Parthenium argentatum Gray	USA: Texas	Stone e Fries, 1986	
Baccharis spp.	USA: Sul	Palmer, 1987	
Baccharis neglecta Britton	USA: Texas	Boldt e Robbins, 1987	
Solidago spp.	Florida	Fontes et al., 1988	

I: introduzida, N: nativa. Onde não indicado, as plantas são nativas na área. (1) Somente fauna de capítulos. (2) Indica outras plantas. (3) Compilação de registros publicados

Goeden sobre **Silybum marianum** e **Carduus pycnocephalus** na América do Norte e na Europa, de onde são originárias. Tais estudos, do ponto de vista teórico, servem de experimentos naturais de larga escala e têm sido explorados neste sentido (Strong et al., 1984). Frick (1964) examina a colonização de **Senecio jacobaea**, introduzida, por fitófagos nativos, na América do Norte. As características desta colonização e seu papel na formação de entomofaunas são examinados, por exemplo, nos levantamentos comparados em espécies nativas e exóticas de **Cirsium** por Goeden e Ricker. Sobhian e Zwoelfer (1985), por sua vez, estudam as variações na riqueza e composição de entomofaunas em **Centaurea solstitialis** L. em diferentes localidades progressivamente distanciadas do centro de origem da planta.

Apesar do expressivo número de Compostas invasoras no Brasil (Leitão Fº et al., 1975), suas faunas associadas não têm sido alvo de levantamentos sistematizados. O maior esforço de pesquisa tem envolvido espécies nativas da América do Sul que são invasoras importantes em outras regiões, notadamente a África, o Sudeste da Ásia e a Austrália; é o caso de **Baccharis** spp. e dos estudos de **Mikania micrantha** e **Chromolaena odorata** (Tabela 1.1); estes dois, embora baseados em Trinidad, estendendo-se com coletas também no Brasil, e com observações complementares em outras plantas.

1 OBJETIVOS

1. Inventariar a entomofauna de fitófagos associados a capítulos de espécies de Compostas; caracterizar sua composição taxonômica e examinar diferenças interespecíficas nesta composição:
   - entre tribos e gêneros
   - entre plantas endêmicas e amplamente distribuídas
   - entre regiões geográficas distintas
2. Estimar a riqueza total de espécies fitófagas associadas a diferentes plantas e investigar sua relação com:
   - tamanho de capítulo
   - amplitude de distribuição geográfica
   - número de espécies brasileiras aparentadas (mesmo gênero; mesma tribo)
3. Estimar a riqueza local das faunas associadas e examinar sua relação com os fatores do ítem anterior e também com:
   - riqueza total estimada
   - região geográfica (em comparações intraespecíficas)
4. Examinar padrões de especialização alimentar dos diferentes grupos de fitófagos, em número de espécies e em composição taxonômica do espectro de hospedeiros; verificar relações entre estes padrões e características das plantas hospedeiras, particularmente sua amplitude de distribuição geográfica
5. Contrastar os padrões de tamanho e composição das entomofaunas nas Compostas do Sudeste do Brasil com áreas geográficas de outros continentes, em plantas das mesmas ou de outras tribos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ESCOLHA DAS ESPÉCIES DE PLANTA

Na maioria dos ambientes compreendidos neste trabalho, o número de espécies de Compostas potencialmente aproveitáveis era superior ao que efetivamente poderia ser coletado e processado, o que exigiu o estabelecimento de critérios anteriores para a escolha de espécies.

Um conjunto de espécies escolhido para coleta em uma comunidade não produz necessariamente uma amostra estatisticamente representativa do universo de espécies de Compostas existentes no local. Para que isto se cumprisse, seria necessário sortear as espécies para inclusão na amostra a partir de um censo completo das espécies de Compostas ocorrentes em cada comunidade. O cumprimento deste requisito permitiria fazer comparações estatísticas entre as comunidades estudadas, a partir da amostragem de espécies realizada em cada uma. Por outro lado, além de praticamente muito oneroso de realizar, devido à exigência de um censo completo, haveria necessidade de impor certas restrições como as que de fato foram obedecidas; um exemplo é a evidente necessidade de excluir espécies demasiadamente raras para permitir a obtenção de um número mínimo de indivíduos.

Como o objetivo central deste trabalho não foi a comparação de comunidades de Compostas em relação à suas entomofaunas associadas, e sim a comparação de espécies de Compostas entre si, foram estabelecidos critérios de inclusão de plantas que privilegiassem ao máximo as comparações pretendidas.

a) Espécies nativas: todas as espécies amostradas são nativas da América do Sul, de acordo com a informação disponível. Exceções a este critério, por

desinformação à época das coletas, foram **Emilia sonchifolia**, presumivelmente originária da América Central, e **Ethulia conyzoides**, espécie africana subespontânea no Brasil (Barroso, 1959).

b) Hábito e porte: foram escolhidas preferencialmente espécies herbáceas ou arbustivas. Plantas deste porte permitem maior eficiência na coleta, tornando também possível em muitos casos coletar todos os capítulos produzidos por cada indivíduo. Evitou-se também espécies de hábito reptante ou escandente, devido aos problemas de reconhecer indivíduos distintos para compor as amostras. Exceções foram feitas quando espécies ofereciam interesse particular para uma comparação pretendida, como no caso das **Mikania** spp. escandentes, incluídas para comparação com outras espécies herbáceas deste gênero.

c) Abundância local e frequência: foram escolhidas preferencialmente espécies que fossem suficientemente comuns para permitir o cumprimento de critérios estabelecidos para as amostras, que serão relatados na próxima seção.

2.2 MÉTODOS DE COLETA

Amostragem das plantas

Através de levantamentos preliminares, buscaram-se sempre manchas de maior abundância para realizar as coletas. Em condições ótimas, as 20 plantas para compor uma amostra eram localizadas num âmbito máximo de aproximadamente 100 m; buscou-se também guardar uma distância mínima de 2 m entre as plantas coletadas. O padrão particular de coleta para cada amostra dependeu da distribuição espacial da população. Em populações distribuídas mais ou menos linear-

mente, ao longo de estradas ou em bordas de brejos, as coletas foram realizadas em trechos de maior densidade. Sempre que possível, buscou-se variar as coletas, evitando concentrá-las em uma única mancha compacta.

Devido à impossibilidade prática de realizar uma amostragem efetivamente aleatória em cada população estudada, buscou-se em vez disto abranger ao máximo a variação de sítios de ocorrência de plantas e o seu porte. Quando as plantas diferiam em seu estado fenológico, procurou-se igualmente incluir plantas com diferentes estados de desenvolvimento de flores e frutos. No entanto, foram excluídas plantas cuja maioria ou totalidade de flores estivessem ainda em pré-ântese, ou então que tivessem seus aquênios já inteiramente maduros. Também foram coletadas plantas com diferentes quantidades de capítulos, conforme ocorressem na população, com exceção de plantas com um número muito reduzido de capítulos (conforme a espécie, menos de 5 ou de 10 capítulos).

Cada um destes critérios foi ocasionalmente alterado para atender às características particulares de uma população amostrada. Isto se deu com maior frequência devido à maior raridade local de plantas coletáveis, em espécies obrigatoriamente incluídas no estudo. Assim, algumas coletas se deram em áreas mais concentradas, ou mais estendidas, do que o desejado, para obter o total de 20 indivíduos por amostra; ainda assim, uma pequena parte das amostras ficou abaixo deste número de plantas.

Em espécies de hábito prostrado, escandente ou então de ramificação difusa, as coletas em geral incluíam um indivíduo de cada mancha separada encontrada, garantindo com isto a individualidade dos componentes da amostra. Quando isto não foi possível, devido ao número reduzido de manchas ou à dificuldade de visualizar os indivíduos, guardou-se a distância mínima de 10 passos (cerca de 8 m) entre cada duas "plantas" amostradas.

Coleta dos capítulos

O procedimento de coleta sofreu pequenas alterações ao longo do projeto. Inicialmente, os capítulos eram acondicionados em saquinhos de papel manteiga, sendo transferidos para os frascos de criação após um período de 3 a 5 dias. Com isto, pretendia-se evitar que os capítulos fermentassem ou mofassem nos frascos de coleta. No entanto, isto exigia o tempo para uma operação adicional, aumentando também a possibilidade de erro na identificação do material. Uma vez que os capítulos de cada planta amostrada eram mantidos separados, as coletas eram bastante volumosas. Além disto, em muitas coletas a eclosão dos insetos adultos ocorria até mesmo no próprio dia da coleta. Assim, buscou-se acelerar a transferência dos capítulos para os frascos de criação. Este problema foi resolvido em definitivo com a adoção de rolhas de espuma para fechar estes frascos. Estas rolhas eram fáceis de manipular e ofereciam fechamento bastante seguro, permitindo porém a aeração do material.

Os capítulos eram destacados diretamente das plantas, no campo, e acondicionados nos saquinhos ou frascos de coleta, previamente numerados. A determinação do limite máximo de coleta por meio de pesagem a fresco, inicialmente pretendida, foi descartada por tornar a coleta no campo demasiadamente lenta. Em vez disto, este limite foi estipulado como aproximadamente 50 ml de volume, considerando a capacidade total de 80 ml dos frascos de criação. Até este limite, eram coletados todos os capítulos presentes na planta; acima dele, eram retirados capítulos de diferentes posições, ramos e estados de desenvolvimento.

2.3. CRIAÇÃO DOS INSETOS FITÓFAGOS

A criação de insetos foi feita em laboratório, utilizando frascos de plástico cristal transparente de boca larga (Coletor II, 80 ml, LEC, Campinas). Os frascos foram mantidos à temperatura ambiente. O principal cuidado na criação foi dirigido à condição de umidade dos capítulos. Procurou-se mantê-los moderadamente úmidos, secando gradualmente. Para isto, foram utilizadas espumas de diferentes densidades, desde D19 até D28, cortadas em cilindros de 20 mm de espessura, como tampas. Conforme o tamanho dos capítulos, sua quantidade e seu encharcamento na coleta, regulava-se o arejamento com a densidade da tampa. À medida em que o material ia perdendo umidade, foram sendo substituidas espumas mais densas e finalmente tampas impermeáveis rosqueadas, quando os capítulos já estavam quase secos, o que geralmente ocorria entre 3 e 10 dias após a coleta.

Para obter os insetos fitófagos adultos, as amostras coletadas foram mantidas nos frascos de criação por um mínimo de 2 meses, prazo considerado suficiente para a eclosão de todos os indivíduos ainda vivos. Nas primeiras duas semanas, os frascos eram examinados a cada 2 a 3 dias para retirar os adultos eclodidos. Este intervalo era dilatado até um exame por semana, no período final de criação.

Insetos pequenos (Cecidomyiidae, Aphidae e microhimenópteros) foram fixados e conservados em álcool a 80%. Os demais insetos adultos foram preparados em dupla montagem. Insetos recém-eclodidos eram mantidos vivos por alguns dias até sua quitina endurecer e sua coloração se firmar. Quando havia eclosão de grande número de adultos, estes eram congelados até a montagem. Todos os insetos foram rotulados com o número código identificador da planta individual em que se desenvolveram.

Após o período de eclosão, todas as amostras foram submetidas a uma secagem final em estufa, à temperatura de 80 ºC por um mínimo de 5 horas e em seguida foram pesadas em balança analítica ou semi-analítica. Estes pesos permitem a padronização de comparações intra e interespecíficas sobre ocorrência de insetos em diferentes amostras e coletas. A estimativa de número de capítulos nas amostras foi feita com base no peso seco de capítulos individuais de cada espécie (N = 10), obtido em balança analítica.

2.4. SEPARAÇÃO E IDENTIFICAÇÃO DE ESPÉCIES

Plantas

Em todas as coletas no campo, foram prensados espécimes-testemunho das plantas amostradas, para posterior identificação e referência. Estes espécimes foram em seguida depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas. Este procedimento foi mantido em todo o projeto, excetuando-se apenas espécies muito comuns em que não houvesse nenhuma margem de dúvida quanto a sua identidade.

As espécies de plantas estudadas foram identificadas pelo Dr. Hermógenes de Freitas Leitão Fº, Depto. de Botânica, UNICAMP. Não houve dificuldades quanto à identidade das espécies, exceto na tribo Eupatorieae, uma das mais confusas na família, e que vem sendo extensivamente revista por King e Robinson (v. Robinson e King, 1977). Devido a isto, há dúvidas sobre a validade de alguns nomes estabelecidos e sobre os atuais limites de diversos gêneros desta tribo (H.F.Leitão Fº, com. pess.). No âmbito do presente estudo, isto afeta diversas espécies dos gêneros **Ageratum**, **Trichogonia** e **Alomia**. Segundo King e Robinson, este último somente ocorre ao norte do México e por isto **Alomia** fas-

tigiata aqui é tratada como **Ageratum fastigiatum**.

Lepidópteros

Com exceção de alguns Lycaenidae, os demais são todos microlepidópteros. Estes foram examinados por Victor O. Becker, da EMBRAPA (CPAC, Planaltina, DF), que pôde identificar os Cochylidae e os principais Pyralidae até o nível de espécie. Os demais grupos de Microlepidotera oferecem enormes dificuldades de identificação, notadamente no Brasil, por falta de material de referência em coleções. Todos estes, no entanto, puderam ser separados em morfoespécies sob orientação do Dr. Becker, para efeitos do presente trabalho. Dentre as mariposas não identificadas destacam-se as da família Pterophoridae, que jamais foi estudada em detalhe na Região Neotropical.

Dípteros

As principais famílias representadas neste estudo são Tephritidae, Agromyzidae e Cecidomyiidae. Os Tephritidae foram separados, identificados por gênero e, parcialmente, até espécie por Ângelo P. Prado (Departamento de Parasitologia, UNICAMP) e Yara V. Rocha (Pós-Graduação em Ecologia, UNICAMP).

A sistemática de Tephritidae está relativamente bem desenvolvida, devido em grande parte às moscas de frutas, importantes pragas de frutas, que pertencem à família. A nível de gênero os Tephritidae sul-americanos são revistos em Foote (1980), que acredita que, em conjunto com publicações anteriores, metade a dois terços das espécies conhecidas de Tephritidae do Novo Mundo possam ser identificadas. A separação destes Dípteros em morfoespécies pôde ser feita com um nível razoável de confiança. Em diversos casos duvidosos, a genitália de

machos foi examinada para corroborar as decisões de separação.

A separação dos Agromyzidae também foi orientada por Ângelo P. Prado, que realizou as dissecções de genitália. Devido à grande semelhança externa das espécies, todas as decisões de separação foram baseadas em caracteres do aparelho genital masculino, desenhado em câmara clara (após maceração em KOH 10% a frio e clareamento em fenol, e montagem em óleo de cravo). Para dissecção, foi inicialmente incluído ao menos um espécime de cada planta em cada localidade. Posteriormente, foram examinados espécimes adicionais de outras amostras, de séries muito numerosas ou de grupos mais duvidosos. Ao todo, examinou-se a genitália de mais de 70 machos, de que foram feitos 300 desenhos. Após o grupamento dos machos, foram correlacionados outros caracteres externos, incluindo as fêmeas das mesmas séries. Isto permitiu, com poucas exceções, o enquadramento de séries que só continham fêmeas.

A taxonomia dos Cecidomiídeos envolve caracteres externos (nervação, antenas, tarsos e aparelho genital). Em certos grupos fitófagos, a identificação dos adultos é difícil e a separação de espécies é feita pelas larvas. Não tendo conhecimento disto, e principalmente por não ter dissecado capítulos para extrair formas imaturas, ative-me à separação possível pelos adultos. Estes foram fixados em álcool, clarificados e examinados ao microscópio. Estruturas mais importantes foram desenhadas com câmara clara.

A identificação dos Cecidomiídeos foi baseada na literatura, e o reconhecimento dos gêneros indicados é bastante seguro. Entretanto, variações infragenéricas não puderam ser resolvidas satisfatoriamente. No gênero **Asphondylia**, o mais frequentemente encontrado, foram separadas duas unidades com base no formato das garras tarsais. O número de espécies seguramente é muito maior, mas Mohn (1959, 1960) que descreveu a maioria das espécies neotropicais, separou as espécies que criou de capítulos de Compostas inteiramente com base na

espátula das larvas.

Os Chloropidae foram examinados e parcialmente separados por Celuta Paganelli (São Paulo).

Outras Ordens

Os Coleópteros, particularmente Curculionidae, foram separados em morfoespécies por mim e posteriormente examinados por Sérgio Vanin (Deptº Zoologia, USP); em geral, houve concordância na separação das espécies mas sua identificação até gênero e por vezes mesmo a nível de sub-família, foi impossível; a taxonomia destas espécies pequenas e obscuras é extremamente precária.

Os Hemípteros foram todos triados por José Cândido Mello Carvalho (Museu Nacional, Rio de Janeiro), que identificou os Miridae e, em parte, os Lygaeidae. Identifiquei os Rhopalidae, particularmente do gênero **Harmostes**, com base em Goellner-Scheiding (1978). Antochoridae foram examinados por Jacques Carayon (Mus.National d'Histoire Naturelle, Paris). Johann Becker (Museu Nacional, Rio de Janeiro) auxiliou a separação dos demais Hemípteros.

2.5. LOCALIDADES E PLANTAS AMOSTRADAS

ÁREAS LITORÂNEAS

Na região litorânea, houve dois objetivos: a coleta de espécies comuns a outras regiões para examinar o efeito de macroambientes distintos sobre a entomofauna associada; bem como o estudo de espécies endêmicas a esta região, especialmente em vegetação de restinga. Foram feitas coletas em Maricá (Rio de Janeiro), em Bertioga e nas Ilhas Cardoso e Comprida, no litoral Sul de São Paulo. Portanto, as coletas de ambientes litorâneos abrangeram três localidades num âmbito de aproximadamente 600 km ao longo da costa.

Embora a flora de restingas tenha uma composição bastante distinta de outras comunidades naturais, as Compostas são relativamente escassas e pouco contribuem ao componente endêmico deste tipo de vegetação. Não há estudos precisos sobre a ocorrência de Compostas no litoral paulista. No Estado do Rio de Janeiro, uma compilação de espécies de restingas registra 20 espécies de Compostas, não incluindo aí invasoras cosmopolitas tais como **Bidens pilosa** (Araujo e Henriques, 1984); em sua maioria, as espécies registradas ocorrem em diversos outros ambientes e regiões geográficas. Em cada localidade, levantamentos preliminares mostraram haver pouca diversidade de espécies adequadas, não havendo necessidade de seleção das plantas.

Maricá

As coletas foram realizadas na maior parte na área de restinga **sensu stricto** entre a Lagoa de Maricá e o oceano, que é uma Área de Proteção Ambiental (APA) do Estado do Rio de Janeiro. A área é bastante diversificada e apresenta todos os tipos de vegetação de restinga, desde dunas até mata de res-

tinga, variando também quanto ao grau de perturbação humana.

Coletas adicionais foram feitas em diversos locais periféricos a Maricá, particularmente em áreas recém desmatadas para loteamento, sobre terra argilosa e onde foram encontradas espécies ausentes ou muito raras dos terrenos arenosos, abertos e de poucos metros acima do nível do mar, na restinga propriamente dita. Finalmente, outras coletas foram obtidas na Barra de Jaconé, no acesso de Ponta Negra a Saquarema.

Das 14 espécies coletadas, 12 têm distribuição geográfica extensa. **Trichogonia macrolepis** e **Mikania hoehnei** são conhecidas somente de áreas litorâneas, a primeira no Estado do Rio de Janeiro, e a segunda alcançando Santa Catarina. Assim, estas duas podem ser consideradas espécies restritas a restinga.

Bertioga

De modo geral, nesta localidade as coletas foram realizadas em áreas perturbadas, predominando espécies invasoras ou ruderais. Os locais de coleta incluíram beiras de estrada próximas a dunas ou a matas de restinga; capoeiras em terrenos baldios; áreas recém-desmatadas para loteamentos; e brejos ou áreas temporariamente alagadas.

Devido à extensa ocupação da região, as coletas estenderam-se da periferia da zona urbanizada de Bertioga pelo litoral, ao longo da rodovia BR-101 até Guaratuba, Boracéia e Barra do Una, incluindo também a Estrada Velha de Bertioga em direção a Juqueí, numa extensão de aproximadamente 40 km a partir de Bertioga.

Ilha do Cardoso

As coletas destas localidades concentraram-se nas áreas próximas aos alo-

jamentos e laboratórios do Centro de Pesquisas da Ilha do Cardoso e ao longo do caminho que vai desta sede à usina de força. Este caminho corta uma faixa de aproximadamente 2 km de mata de restinga, em terreno de pequena elevação e arenoso, e que na direção sul vai elevando-se e sofrendo transição para mata pluvial atlântica primária. Em sua maioria, as espécies de Compostas coletadas são ruderais características ora de terrenos alagadiços, ora de solos úmidos e férteis.

Outras espécies foram coletadas mais próximas à praia ou mesmo na faixa de vegetação pioneira sobre as dunas, entre 50 e 100 m do mar. Mesmo nesta condição extrema, no entanto, as espécies de Compostas que foram coletadas são de ampla distribuição em outras regiões e ambientes.

Na Ilha Comprida, foram feitas algumas coletas complementares, ao longo da estrada que vai do embarcadouro da balsa até o litoral leste da ilha. Estas coletas repetiram as principais espécies coletadas na Ilha do Cardoso.

ÁREAS DE ALTITUDE

Ao contrário das áreas litorâneas, o número de espécies de Compostas ocorrentes em regiões de maior altitude é extraordinariamente elevado. Por isto mesmo, esta flora está melhor estudada, particularmente em algumas localidades, do que as Compostas litorâneas. Com base nos estudos de Barroso (1957) para o Itatiaia, e de H.F. Leitão Fº e J. Semir (em prep.) para a Serra do Cipó, foi possível estabelecer um planejamento prévio para as coletas a realizar em áreas serranas. Estas duas áreas têm floras bastante distintas entre si. A lista de Compostas do Itatiaia compreende 163 espécies (Barroso, 1957), e a da Serra do Cipó supera as 170 espécies (H.F. Leitão Fº e J. Semir, em prep.). Apenas 18 destas espécies são comuns às duas localidades e quase todas são plantas de

distribuição muito ampla. Os gêneros mais importantes nas áreas mais elevadas de cada localidade são diferentes, e portanto as plantas endêmicas amostradas foram totalmente distintas entre si.

Além destas, foram incluídas duas localidades adicionais na Serra da Mantiqueira: Passa Quatro, MG e Campos do Jordão, SP. Com isto, abriram-se possibilidades de obter amostras comparativas para algumas das espécies endêmicas a esta formação.

Itatiaia

A região do Itatiaia estende-se desde o vale do Paraíba até a porção mais alta da Serra da Mantiqueira, nas Agulhas Negras. Sua vegetação, muito variada, é descrita por Dusén (1955) e Brade (1956), entre outros. Em sua porção mais baixa, predominam matas pluviais, por vezes secundárias ou bastante perturbadas. À medida em que aumenta a elevação, estas matas modificam substancialmente sua composição florística e finalmente dão lugar a formações campestres que predominam no altiplano, acima de aproximadamente 2000 m. A ocupação humana da região é antiga e aparece mesmo dentro dos limites do Parque Nacional, onde se encontram áreas de diversas fazendas, cujo gado ocasionalmente pasta inclusive nos campos de altitude.

As amostras nesta região abrangeram toda a gama de ambientes aí representados. Devido a isto, as coletas foram separadas em parte baixa e parte alta, por um critério arbitrário de altitude, separadas a cerca de 1500 m.

Na parte mais baixa, as coletas concentraram-se em duas áreas. No acesso à sede do Parque Nacional, principalmente ao longo do caminho que se inicia atrás do Sanatório Militar dirigindo-se à Fazenda Vista Linda, foram coletadas espécies invadindo pastos velhos (como **Ageratum fastigiatum**) ou em encostas úmidas e sombreadas ao longo do caminho. As outras coletas foram realizadas ao

longo da rodovia BR-354, na subida entre a Rodovia Dutra e Registro, onde se inicia a estrada de acesso às Agulhas Negras. Aí foram coletadas espécies consideradas ruderais, em locais geralmente úmidos e parcialmente sombreados.

As plantas amostradas na parte mais alta, de modo geral, são restritas às altitudes mais elevadas e podem ser consideradas endêmicas para a Mantiqueira ou até mesmo à região do Itatiaia. No altiplano, são especialmente importantes os gêneros **Baccharis** e **Senecio**, representados no Itatiaia respectivamente por 31 e 15 espécies (Barroso, 1957). Estes dois gêneros foram amostrados com maior intensidade nesta área. **Baccharis discolor** e **Senecio argyrotrichus** são tidos como endêmicos do Itatiaia (Barroso, 1957), mas tivemos oportunidade de recoletar a primeira em Campos do Jordão, e a segunda no pico do Itaguaré, próximo a Passa Quatro. Assim, é mais apropriado considerá-las como endêmicas para a Mantiqueira. **Senecio itatiaiae** somente é conhecido da Serra de Caparaó, além de Itatiaia. **Baccharis leucopappa** e **Senecio oleosus**, além de ocorrerem na Mantiqueira, estendem sua distribuição ao Sul, respectivamente até o Paraná e Santa Catarina (Barroso, 1957).

Passa Quatro

Passa Quatro dista aproximadamente 50 km em linha reta do Itatiaia, encontrando-se a sudeste das Agulhas Negras. Nesta região encontram-se os picos mais altos da Mantiqueira depois das Agulhas Negras. Entretanto, não se encontram planaltos tão extensos como os do Itatiaia, de modo que os campos de altitude desta área são bastante reduzidos, embora apresentando formações semelhantes às do Itatiaia (Brade, 1949).

Em Passa Quatro foi dada ênfase à busca das plantas já amostradas no Itatiaia, em especial às espécies endêmicas de altitude. Esta busca concentrou-se no Sertão dos Martins, região que se eleva acima de 1500 m, alcançando

a base dos picos Itaguaré e Marins, e que foi descrita por Brade (1949).

Das espécies coletadas na parte alta do Itatiaia, foram encontradas apenas **Ageratum fastigiatum**, **Erigeron maximus** e **Senecio argyrotrichus**. As duas primeiras são de distribuição bastante extensa. A última destas três, como foi mencionado anteriormente, era apenas conhecida do Itatiaia. Nossa coleta no Itaguaré representa o primeiro registro em outra localidade; ainda assim, sua área de distribuição continua sendo uma das menores entre as plantas investigadas.

As demais plantas coletadas são de espécies ruderais ou características de brejos ou bordas de mata. Em sua maioria, trata-se de espécies que foram amostradas também na parte baixa do Itatiaia, ou na região de Campinas. Estas coletas, além do Sertão dos Martins e seu acesso (que inclui a Fazenda São Bento), estenderam-se tanto ao norte, na direção de Itanhandu, como ao sul até a serra de Cruzeiro, no Estado de São Paulo.

Campos do Jordão

Terceira área da Mantiqueira incluída no estudo, em Campos do Jordão as coletas foram baseadas no Horto Florestal, do qual se estenderam até a área de São José dos Alpes, com aproximadamente 2000 m de altitude. Embora profundamente alterada por pastagens e até por loteamentos incipientes, em São José dos Alpes foi possível obter amostras de diversas plantas de altitude. Entre estas, destacam-se **Baccharis discolor**, já coletado no altiplano do Itatiaia, e presumivelmente um novo registro de localidade para a espécie, até agora consignada apenas do Itatiaia (Barroso, 1957). Outra espécie a destacar é **Pseudogynoxis pellucidinervis**, que pertence aos "Senecios" endêmicos das áreas elevadas da Mantiqueira, e que é ainda razoavelmente comum nas bordas das matas de encosta acima de 1900 m.

Em menor altitude, foram obtidas coletas comparativas para espécies amostradas em outras áreas, principalmente **Vernonia petiolaris** e **Baccharis trinervis**. Em visita posterior, foram obtidas diversas amostras de **Senecio brasiliensis**, espécie de grande importância para este estudo por ser a única do gênero considerada invasora, tendo portanto distribuição muito maior que as espécies congenéricas aqui examinadas. Parte destas amostras foi obtida no município de São Bento do Sapucaí, adjacente a Campos do Jordão.

Serra do Cipó

Esta região da Serra do Espinhaço é notável pela riqueza de espécies endêmicas de várias famílias de plantas, inclusive Compostas. Embora a altitude da parte mais elevada situe-se entre 1000 e 1400 m, sua formação geológica e geomorfológica induziu o estabelecimento de extensos campos rupestres, interrompidos por pequenas matas de galeria ou em grotões. Até cerca de 900 m de altitude, a Serra é ocupada por cerrados que formam manchas ainda acima de 1000 m. Isoladamente, espécies de cerrado incorporam-se também aos campos rupestres, cuja composição e estrutura são extremamente diversificadas, com diferenças notáveis até mesmo em áreas muito próximas.

Estas características impuseram um padrão distinto às coletas na região. Embora houvesse facilidade em incluir espécies para uma coleta, na maioria dos casos houve dificuldades em encontrar novas áreas com abundância suficiente para coleta. Em diversos casos foi obtida uma única amostra de 20 indivíduos, ou até menos. Mesmo espécies de distribuição ampla ofereceram dificuldades. Assim, **Erigeron maximus** foi encontrado somente em um local, em um brejo onde havia uma população grande e densa.

Diversas outras espécies amplamente distribuídas ocorrem no Cipó e foram coletadas com relativa facilidade, como por exemplo **Ageratum fastigiatum** e

Vernonia scorpioides. Notavelmente, porém, espécies invasoras agressivas de ocorrência quase universal, como **Bidens pilosa**, são virtualmente ausentes na Serra, ocorrendo quando muito como indivíduos isolados e esparsos, próximos a algumas casas.

Entre os vários grupos de Compostas altamente diversificados no Cipó, destacam-se as Vernonieae e Eupatorieae. Somente o gênero **Vernonia** tem ao menos 30 espécies na região. Por sua vez, **Baccharis** (14 espécies) e **Senecio** (4 espécies) são muito menos importantes do que no Itatiaia.

As coletas da área incluíram um número elevado de espécies de Eupatorieae e Vernonieae. De modo geral, estas espécies são de ocorrência restrita a áreas de montanha. Algumas são endêmicas na Serra do Espinhaço, como **Lychnophora passerina**, ou conhecidas exclusivamente da Serra do Cipó. Neste último caso incluem-se **Mikania cipoensis**, **Trichogonia apparicioi**, **Proteopsis aff. argentea** (provavelmente uma nova espécie; J. Semir, com. pess.) e **Aspilia jolyana**.

Entre as Senecioneae, as coletas incluiram uma amostra de **Senecio adamantinus**, espécie comum à Mantiqueira, onde porém não foi encontrada em flor. Tal como outras invasoras mencionadas, **Senecio brasiliensis** não foi encontrado na região.

A REGIÃO DE CAMPINAS

Todas as plantas coletadas nesta região pertencem a espécies de distribuição ampla, sendo muitas inclusive ruderais ou invasoras bastante agressivas.

As amostras foram obtidas num raio de aproximadamente 60 km de Campinas. As áreas de coleta podem ser separadas, a grosso modo, em duas condições ambientais. Nas Serras do Japi e das Cabras as plantas foram coletadas predomi-

nantemente em bordas de mata ou ao longo de trilhas, em áreas bastante sombreadas e relativamente úmidas. Nestes locais, as áreas de coleta situavam-se entre aproximadamente 800 e 1100 m de altitude. Esta condição física, bem como a estrutura geral da vegetação, aproximam estas áreas das partes mais baixas da Mantiqueira (Itatiaia, Passa Quatro e Campos do Jordão).

As demais amostras são provenientes de áreas habitadas e pastos, principalmente. Foram coletadas num âmbito de 30 km de Campinas, em altitudes que variaram entre aproximadamente 600 e 700 m, geralmente em terrenos planos e abertos. Por estas características podem ser separados do primeiro grupo. De fato, estas diferenças se refletem na frequência de ocorrência das diversas espécies de planta em cada tipo de situação ambiental. Ainda assim, a maioria das plantas ocorre em toda a região, variando apenas sua abundância. Algumas espécies foram inclusive coletadas nos dois tipos de ambiente, como **Bidens pilosa** e **Conyza canadensis**.

Por fim, devem ser incluídas aqui três amostras obtidas em Poços de Caldas. Uma amostra de **Viguiera robusta** e outra de **Ageratum fastigiatum** foram obtidas no Cruzeiro, a cerca de 1350 m de altitude, em campo rupestre. Uma amostra adicional desta última espécie foi ainda obtida no acesso a Poços de Caldas, em um pasto a aproximadamente 1100 m de altitude.

2.6 AS TRIBOS E ESPÉCIES DE PLANTAS ESTUDADAS

A Tabela 2.1 resume o número de espécies de plantas coletadas, por tribo, junto com um perfil aproximado do número de espécies e gêneros destas tribos no Brasil e no mundo, segundo as estimativas disponíveis. As amostras abrangeram todas as tribos com espécies nativas no Brasil, exceto Lactuceae, cuja representação no Brasil é mínima (Barroso, 1986). A grosso modo, a amostragem alcançou 5% das espécies e 15% dos gêneros no Brasil.

A distribuição das 70 espécies amostradas, se não é proporcional ao tamanho das tribos no Brasil, segue seu ordenamento; apenas as Senecioneae estão sobre-representadas, em relação a Astereae, Heliantheae e principalmente Mutisieae. A amostragem privilegiou Vernonieae e Eupatorieae, que têm sua maior diversidade na Região Neotropical. A tribo Heliantheae é mais diversa na América do Norte e nos Andes. As demais tribos amostradas têm regiões de maior diversidade nos continentes americanos, África e Ásia, em distribuições bastante complexas (Jaeger, 1987).

A relação completa das espécies amostradas consta na Tabela 2.2. Esta tabela mostra os valores, para cada espécie, de diversas variáveis empregadas nas análises de riqueza da entomofauna associada:

- peso seco médio dos capítulos individuais
- número de espécies brasileiras do gênero da planta
- número de localidades de coleta
- número total de amostras coletadas
- número total de plantas individuais coletadas
- peso seco total das amostras de capítulos da espécie.

As duas primeiras são medidas de caraterísticas ecologicamente relevantes das espécies em si.

TABELA 2.1. Número de espécies e de gêneros (entre parênteses) de Compostas de diferentes tribos amostradas no presente estudo, comparado com o tamanho de cada tribo, no Brasil e no mundo (em número de espécies e de gêneros). Tamanhos de tribos são arredondados e baseados em Barroso (1986), Jaeger (1987) e H.F. Leitão Fº (não publicado).

Tribo	Número de Espécies (Gêneros)		
	Amostradas	Brasil	Mundo
Astereae	7 (3)	169 (17)	2500 (135)
Eupatorieae	22 (4)	336 (25)	2000 (160)
Heliantheae	6 (5)	271 (42)	4000 (210)
Inuleae	3 (2)	57 (21)	2100 (180)
Mutisieae	4 (3)	116 (28)	1000 (89)
Senecioneae	11 (5)	83 (7)	3000 (100)
Tageteae	1 (1)	15 (3)	250 (18)
Vernonieae	16 (5)	336 (30)	1400 (70)
TOTAL	70 (28)		
Total incl. outras tribos		1400 (180)	23000 (1300)

TAB. 2.2. Espécies de plantas amostradas, por tribo, com o respectivo peso seco de capítulo em mg (Cap); o número de espécies do gênero no Brasil (Gen); o número de localidades (Locs), amostras (Ams), indivíduos (Inds), e o peso seco total (Peso), coletados para a espécie.

Espécie	Cap	Gen	Locs	Ams	Inds	Peso
ASTEREAE						
Baccharis discolor Baker	2.90	110	2	3	117	250.25
Baccharis leucopappa DC.	7.37	110	1	1	40	17.60
Baccharis myriocephala DC.	6.00	110	1	2	80	165.57
Baccharis trinervis DC.	5.96	110	3	4	140	171.35
Conyza bonariensis (L.)Cronq.	6.54	6	3	4	80	78.62
Conyza canadensis (L.)Cronq.	1.98	6	3	8	148	114.35
Erigeron maximus (D.Don.)DC.	43.51	5	6	12	243	179.81
EUPATORIEAE						
Ageratum conyzoides L.	3.33	4	5	10	195	107.82
Ageratum fastigiatum (Gardn.)K&R	4.69	4	6	14	280	216.04
Eupatorium ascendens (Sch.Bip.)Baker	5.68	150	1	2	47	15.90
Eupatorium betonicaeforme (DC.)Baker	4.30	150	4	13	260	226.12
Eupatorium clematideum Griseb.	7.31	150	4	8	160	111.05
Eupatorium costatipes Robinson	3.41	150	1	1	20	32.67
Eupatorium inulaefolium H.B.K.	.85	150	2	2	40	59.71
Eupatorium laetevirens Hook. et Arn.	3.28	150	1	1	20	24.90
Eupatorium laxum Gardn.	11.05	150	1	2	40	50.30
Eupatorium maximilianii Schrad.	15.82	150	2	4	72	145.00
Eupatorium pedale (Sch.Bip.)Baker	11.67	150	1	2	40	73.51
Eupatorium purpurascens Sch.Bip.	6.32	150	3	3	60	61.43
Eupatorium vindex Mart.	10.44	150	1	1	9	5.65
Mikania cipoensis G.M.Barroso	.49	100	1	3	59	39.70
Mikania cordifolia Willd.	2.06	100	1	3	60	74.42
Mikania hoehnei Robinson	2.72	100	2	4	80	87.66
Mikania micrantha H.B.K.	.73	100	2	5	100	65.77
Mikania sessilifolia DC.	.86	100	1	3	60	79.11
Trichogonia apparicioi G.M.Barroso	19.35	14	1	3	52	19.50
Trichogonia gardneri Gray	9.41	14	1	3	60	35.11
Trichogonia macrolepis Baker	22.49	14	1	3	60	44.20
Trichogonia villosa Sch.Bip.	20.91	14	1	2	40	29.10
HELIANTHEAE						
Aspilia jolyana G.M.Barroso	63.40	40	1	4	82	71.30
Aspilia laevissima Baker	63.49	40	1	1	18	4.50
Bidens pilosa L.	12.52	15	4	8	160	117.61
Viguiera robusta Baker	397.47	20	1	1	20	57.83
Wedelia paludosa DC.	32.45	20	3	6	120	88.72
Wulffia baccata (L.f.)Baker	82.35	2	1	2	40	56.10

(cont.)

TABELA 2.2 (cont.) Espécies de planta amostradas.

Espécie	Cap	Gen	Locs	Ams	Inds	Peso
INULEAE						
Gnaphalium cheiranthifolium Lam.	4.82	4	1	2	40	24.40
Pluchea laxiflora Hook. et Arn.	34.29	2	1	1	9	11.57
Pluchea quitoc DC.	15.01	2	3	6	120	153.57
MUTISIEAE						
Chaptalia nutans (L.)Polak.	44.04	12	3	3	60	23.14
Dasyphyllum leptacanthum (Gardn.)Cabr.	772.23	22	1	1	14	21.00
Dasyphyllum reticulatum (DC.)Cabr.	898.57	22	1	1	20	41.71
Gochnatia polymorpha (Less.)Cabr.	11.65	16	1	1	20	31.39
SENECIONEAE						
Emilia sonchifolia DC.	16.59	2	3	7	140	71.18
Erechtites hieracifolia Rafin.	19.39	2	2	4	80	30.42
Erechtites valerianaefolia DC.	8.68	2	5	12	227	138.85
Hoehnephytum imbricatum (Gardn.)Cabr.	18.67	2	1	1	20	23.10
Pseudogynoxis pellucidinervis (Sch.Bip.)Cabr.	14.94	4	1	3	60	108.24
Pseudogynoxis pohlii (Sch.Bip.)Leitão F.	31.47	4	1	2	26	11.50
Senecio adamantinus Bong.	7.81	65	1	1	20	23.81
Senecio argyrotrichus Dus.	29.72	65	2	3	47	32.49
Senecio brasiliensis Less.	27.83	65	3	5	100	197.55
Senecio itatiaiae Dus.	19.33	65	1	2	24	27.80
Senecio oleosus Vell.	28.29	65	1	4	71	38.10
TAGETEAE						
Porophyllum ruderale Cass.	18.61	5	4	9	170	138.36
VERNONIEAE						
Centratherum punctatum Cass.	44.90	2	3	4	80	52.67
Ethulia conyzoides L.	1.63	1	1	3	60	56.58
Lychnophora passerina (Mart. ex DC.)Gardn.	111.12	32	1	1	20	52.42
Proteopsis aff. argentea Mart. et Zucc.	2639.00	3	1	1	23	60.70
Vernonia coriacea Less.	18.99	200	1	1	20	11.20
Vernonia fruticulosa Mart.	11.13	200	1	2	39	32.40
Vernonia glabrata Less.	29.01	200	1	2	40	66.34
Vernonia glanduloso-dentata Hieron.	16.62	200	1	1	20	18.44
Vernonia linearifolia Less.	13.30	200	1	1	10	3.00
Vernonia petiolaris DC.	25.30	200	2	3	60	78.24
Vernonia phaeoneura Toledo	6.50	200	1	4	63	95.00
Vernonia psylophylla DC.	52.22	200	1	1	20	6.50
Vernonia scorpioides (Lam.)Pers.	8.74	200	4	10	176	201.51
Vernonia tomentella Mart.	40.15	200	1	1	20	37.19
Vernonia velutina Hier.	17.28	200	3	4	80	87.87
Vernonia warmingiana Baker	30.11	200	1	1	20	19.13

TABELA 2.3. Distribuição geográfica das plantas estudadas em extensão total (AT, 4 classes), amplitude na região (AR, 3 classes) e amplitude altitudinal (ZA, 3 classes). Para as fontes de informação e os critérios de classificação, ver o texto.

TRIBO / ESPÉCIE	DISTRIBUIÇÃO GEOGRAFICA	AT	AR	ZA	OBSERVAÇÕES
ASTEREAE					
Baccharis discolor	RS a RJ	2	1	1	Campo rupestre
Baccharis leucopappa	RS a RJ	2	1	1	Campo rupestre
Baccharis myriocephala	Reg. Sul a Nordeste	3	3	3	
Baccharis trinervis	RS a MT, BA	4	3	3	
Conyza bonariensis	Argentina a USA	4	3	3	invasora cosmopolita
Conyza canadensis	Argentina a Canada	4	3	3	invasora cosmopolita
Erigeron maximus	RS a RJ, GO, Paraguai	3	3	3	brejo
EUPATORIEAE					
Ageratum conyzoides	Argentina a USA	4	3	3	invasora cosmopolita
Ageratum fastigiatum	SP, RJ, MG, GO	2	2	1	frequente acima de 700 m
Eupatorium ascendens	SC, SP, MG	2	1	1	solo umido em montanha
Eupatorium betonicaeforme	RS ate ES, MG	3	3	3	brejo
Eupatorium clematideum	Brasil inteiro	4	3	3	ruderal, litoral a montanha
Eupatorium costatipes	SP, MG	2	1	1	brejo em montanhas
Eupatorium inulaefolium	Argentina a Guianas, Caribe	4	2	3	
Eupatorium laetevirens	RS a RJ, MG (Mantiqueira)	2	1	1	brejo em montanha
Eupatorium laxum	RJ a BA, MT	3	1	2	solo arenoso, umido; brejo
Eupatorium maximilianii	Argentina a Mexico	4	3	2	prefere meia sombra
Eupatorium pedale	SP, RJ, MG	2	1	1	campo rupestre
Eupatorium purpurascens	SC a MG	2	2	3	brejo
Eupatorium vindex	MG	1	1	1	campo rupestre
Mikania cipoensis	MG: S. Espinhaço (parte)	1	1	1	campo rupestre, solo umido
Mikania cordifolia	Brasil a Am. Central	4	3	3	solo umido; heliofila
Mikania hoehnei	SC a RJ (litoral)	2	1	1	restinga (dunas)
Mikania micrantha	Argentina a Mexico	4	3	3	invasora cosmopolita
Mikania sessilifolia	SC a MT, BA	3	2	2	cerrado ate campo rupestre
Trichogonia apparicioi	MG: S. do Cipo	1	1	1	campo rupestre
Trichogonia gardneri	SP a MT; CE	3	2	2	prefere meia sombra
Trichogonia macrolepis	RJ (litoral)	1	1	1	restinga (dunas)
Trichogonia villosa	MG a ES	2	1	1	campo rupestre
HELIANTHEAE					
Aspilia jolyana	MG: S. Espinhaço; BA	1	1	1	campo rupestre
Aspilia laevissima	SP, MG; GO? MT?	2	1	2	cerrado
Bidens pilosa	Argentina a USA	4	3	3	invasora cosmopolita
Viguiera robusta	SP, MG	2	2	1	
Wedelia paludosa	Uruguai a USA	4	3	3	solo umido; ruderal
Wulffia baccata	Argentina a Panama	4	3	3	

(cont.)

TABELA 2.3 (cont.). Distribuição geográfica das plantas estudadas.

TRIBO / ESPÉCIE	DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA	AT	AR	ZA	OBSERVAÇÕES
INULEAE					
Gnaphalium cheiranthifolium	Argentina a MG	3	1	2	
Pluchea laxiflora	SC, SP	2	1	1	brejo
Pluchea quitoc	Argentina a BA, GO	3	2	2	brejo
MUTISIEAE					
Chaptalia nutans	Brasil	4	3	3	prefere campo, pasto
Dasyphyllum leptacanthum	RJ, MG (Mantiqueira, S. Mar)	2	1	1	campo rupestre
Dasyphyllum reticulatum	MG: S. Espinhaço	1	1	1	campo rupestre
Gochnatia polymorpha	RS a BA, MG, GO	3	3	3	
SENECIONEAE					
Emilia sonchifolia	Brasil a Mexico	4	3	3	invasora cosmopolita
Erechtites hieracifolia	Argentina a Reg. Norte	4	3	3	brejo
Erechtites valerianaefolia	Argentina a Venezuela	4	3	3	solo fertil, meia sombra
Hoehnephytum imbricatum	MG: S. Espinhaço	1	1	1	
Pseudogynoxis pellucidinervis	SP, MG, RJ (Mantiqueira, Bocaina)	2	1	1	campo de altitude
Pseudogynoxis pohlii	RJ, MG, GO	2	1	1	campo rupestre
Senecio adamantinus	SP, MG, ES, DF	2	1	1	terreno umido
Senecio argyrotrichus	RJ (Itatiaia), SP (Bocaina)	1	1	1	campo de altitude
Senecio brasiliensis	Argentina a MG, MT	3	2	2	invasora (pastos, etc.)
Senecio itatiaiae	RJ (Itatiaia), MG (S. Caparao)	1	1	1	campo de altitude
Senecio oleosus	SC a MG	2	1	1	campo de altitude
TAGETEAE					
Porophyllum ruderale	Argentina a Amapa	4	3	3	solo arenoso; heliofila
VERNONIEAE					
Centratherum punctatum	Argentina a Guianas	4	3	3	
Ethulia conyzoides	RJ, ES (litoral)	2	1	1	africana; subespontanea
Lychnophora passerina	MG, BA	1	1	1	campo rupestre
Proteopsis aff. argentea	MG: S. Cipo; GO?	1	1	1	campo rupestre
Vernonia coriacea	SP, MG, GO	2	2	1	cerrado, campo rupestre
Vernonia fruticulosa	RJ a MT, ES; PI	3	2	2	terreno arenoso
Vernonia glabrata	Argentina a SP, MT	3	2	1	
Vernonia glanduloso-dentata	MG: S. Cipo	1	1	1	campo rupestre
Vernonia linearifolia	MG, BA	2	1	2	
Vernonia petiolaris	SP, RJ, MG	2	2	1	
Vernonia phaeoneura	RJ, MG (Mantiqueira)	1	1	1	
Vernonia psylophylla	SC a MG, GO	3	2	2	
Vernonia scorpioides	Argentina a MT, SE, PA	4	3	3	
Vernonia tomentella	SP, MG	2	1	1	campo rupestre
Vernonia velutina	SP, RJ, MG	2	2	1	
Vernonia warmingiana	MG, GO	2	1	1	

O peso seco do capítulo é uma medida da unidade básica de recurso para as larvas dos insetos endófagos. Os valores indicados foram obtidos como explicado na seção 2.3.

O número de espécies brasileiras no gênero da planta é um índice do "isolamento taxonômico" da planta, mais precisamente, o seu inverso; estes valores são estimativas baseadas em compilação feita por H.F. Leitão Fº (não publicado). Foi também utilizado o número de espécies de mesma tribo no Brasil, com os valores indicados na Tabela 2.1; o tamanho mundial de tribo, com os valores indicados na mesma tabela, foi empregado em algumas análises.

As outras quatro variáveis são diretamente relacionadas com o esforço, ou volume, de coleta em cada planta. O número de amostras e o de indivíduos são altamente correlacionados, devido à padronização das amostras em 20 indivíduos, quase sempre mantida. Ambas representam o total agregado coletado, indiferentemente da distribuição espacial ou ecológica das amostras. O peso seco total é outra medida do esforço agregado de coleta, porém expresso em unidades de biomassa, sendo assim indiferente a efeitos devidos à produção de capítulos por indivíduos espacialmente e biologicamente discretos. Por outro lado, o peso seco oferece a vantagem de um termo comum para comparações interespecíficas das plantas.

A variável Número de Localidades distingue-se das demais porque responde à distribuição macroespacial das plantas. Neste sentido, representa menos exatamente o volume de coleta, mas indica a dispersão geográfica das coletas: está, assim, representando uma escala para a diversidade beta (entre locais), para o que as três outras variáveis não se prestam. O Número de Localidades é proporcional à distribuição geográfica das espécies, ou melhor, da frequência das plantas no conjunto de localidades de coleta, porque as espécies de plantas, uma vez incluídas, eram coletadas toda vez que fossem reencontradas em al-

guma área. Este número só não corresponde exatamente à frequência das plantas por dois motivos: algumas plantas somente foram incluídas, cronologicamente, no estudo a partir de um certo ponto e é possível que ocorressem em localidades anteriores; isto, caso tenha ocorrido, terá sido muito ocasional, sem influência forte sobre a correlação. O segundo motivo é a dificuldade de encontrar uma planta em alguma localidade, devido a sua raridade. Isto aconteceu algumas vezes, em que a presença da espécie de planta no local, embora notada, era tão escassa a ponto de não bastar sequer para uma amostra.

Distribuição geográfica das espécies de plantas

Para investigar efeitos da distribuição geográfica das plantas sobre a composição e a riqueza, local ou total, das entomofaunas nos capítulos das plantas, é desejável ter medidas de distribuição, não só exatas, mas independentes da amostragem. O número de localidades de coleta, é um indicador da frequência das plantas estritamente no âmbito dos pontos de coleta; mas este número é demasiado pequeno para, por si só, ser empregado como medida de distribuição.

Não há, evidentemente, informação exata disponível sobre a distribuição geográfica das plantas. Por causa disto, as espécies foram classificadas em categorias, com base em informações compiladas de diversas fontes:

- herbário da Universidade Estadual de Campinas, com informações suplementares de H.F. Leitão Fº e de João Semir.
- herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro; consultado o fichário de registros e examinados os espécimes de coleção no caso das espécies raras ou com dúvidas de identificação e nomenclatura.
- Barroso (1950): **Eupatorium**
- Barroso (1951): **Trichogonia**
- Barroso (1958): **Mikania**
- Barroso (1976): **Baccharis**
- Cabrera (1958): Senecioneae (**Senecio** e **Pseudogynoxis**)

Informações complementares vieram de floras locais, especialmente Dusen

(1955), Barroso (1957 e 1959) e Araujo e Henriques (1948).

A Tabela 2.3 apresenta a distribuição geográfica das plantas, de acordo com esta compilação. Estas informações foram usadas para enquadrar as espécies em escalas ordinais. Foram geradas duas escalas diferentes: a primeira, com a distribuição geográfica "total" da planta no continente (AT, na Tabela 2.3); a segunda, com a distribuição da espécie no âmbito espacial do estudo, que é aproximadamente a Região Sudeste (AR, na tabela).

O número de intervalos de cada escala foi determinado como o maior número possível de classes, mantendo uma margem tolerável de dúvidas de enquadramento. Para este fim, estabeleci um teto de 10% das espécies com incerteza de classificação. Assim, cheguei a uma escala de 4 classes para a distribuição total, e de 3 para a distribuição na região, indo de espécies endêmicas, de pequena extensão geográfica, não necessariamente contínua (classe 1) até espécies amplamente distribuídas na região (AR, classe 3) ou cosmopolitas (AT, classe 4).

A razão para duas escalas distintas foi a incerteza sobre a importância, a priori, da distribuição fora do âmbito do estudo sobre as faunas dentro da região considerada. A classificação das espécies em ambas as escalas é amplamente concordante, naturalmente, mas há discrepâncias: por exemplo, tanto **Baccharis discolor** como **B. leucopappa** são de classe 2 na escala total, por ocorrerem em do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul; no âmbito do estudo, estão ambas restritas à parte mais elevada da Mantiqueira (acima de 1900 m) e são nitidamente enquadrados na classe 1.

Uma terceira escala enquadra as espécies conforme sua amplitude de distribuição altitudinal; nesta escala (Tabela 2.3, ZA) consta o número de zonas altitudinais, de 1 a 3, em que a planta é encontrada. As zonas correspondem a : (1) litoral; (2) planalto e partes baixas da Mantiqueira, até cerca de 1400 m; (3) montanhas acima desta altitude; na Serra do Cipó, acima de 1000 m, a

partir de onde predominam campos de altitude. Plantas de classe 1 são restritas a uma destas faixas; as classificadas como 2 ocorrem do litoral até a zona de planalto, ou desta até montanhas mais elevadas. Esta escala indica a diversidade de ambientes e, consequentemente, de comunidades em que a planta vive, independentemente da extensão absoluta desta distribuição; mas, naturalmente, é correlacionada com as escalas de distribuição geográfica.

A Tabela 2.3 também apresenta restrições ou preferências ecológicas de diversas espécies por ambientes determinados. A umidade, em especial, é uma restrição importante. Espécies de brejo podem ter distribuições amplas, seja geográfica seja altitudinal, mas ainda assim muito mais descontínuas e efetivamente menores do que espécies mais tolerantes com a mesma extensão total de distribuição. Experimentei uma classificação de "restrição de habitat" para este caráter, mas é demasiadamente incerta e envolve uma mistura de diferentes fatores; por isto, foi descartada, não obstante a sua importância potencial para a determinação de faunas associadas.

3. COMPOSIÇÃO DA FAUNA ASSOCIADA

3.1. O PADRÃO GERAL

A Tabela 3.1 resume os principais grupos de insetos encontrados nas amostras de capítulos. Para os objetivos do trabalho, foram considerados exclusivamente insetos fitófagos troficamente associados aos capítulos. Como não observei diretamente o comportamento alimentar dos insetos, foram utilizados diversos critérios baseados ou em indicações indiretas, ou em informações da literatura, para resolver situações ambíguas. A seguir, serão comentados estes casos mais problemáticos, na sequência das notas da Tabela 3.1.

a) Hemiptera: os Pentatomidae foram excluídos por se alimentarem não apenas em capítulos, mas também em órgãos vegetativos das plantas. Este critério não é inteiramente satisfatório, pois outros insetos ectófagos podem igualmente alimentar-se em outros órgãos; no entanto, nos demais Hemiptera considerados para o estudo, julguei que se alimentavam ao menos preferencialmente nos capítulos. Para as famílias mais importantes: Rhopalidae, Miridae e Lygaeidae seja em número de espécies ou na frequência de indivíduos, esta preferência é manifesta.

b) Coleoptera: nesta ordem foram desconsiderados os Curculionidae, Bruchidae e Chrysomelidae. Devido ao tempo de viagem para as coletas fora da região de Campinas, não há segurança em separar adultos eclodidos de larvas endófagas nos capítulos, das numerosas espécies em que apenas os adultos consomem pólem ou partes de flores. O segundo caso aplica-se a muitas espécies de Curculionidae (Baridinae e outras subfamílias) relativamente grandes que eram observados alimentando-se sobre os capítulos de muitas espécies, mas que fre-

quentemente penetravam em capítulos abertos, sem serem vistos durante a coleta; de modo geral, o mesmo deve valer para os Chrysomelidae. Por outro lado, há cerca de 15 espécies diminutas de Curculionidae das subfamílias Baridinae e Erirhininae, cujas larvas provavelmente se desenvolvem nos capítulos; mas, na falta de observações diretas ou de outras indicações que permitissem separar com segurança as espécies efetivamente associadas daquelas mais casuais, preferi excluir todo o conjunto. As mesmas razões levaram à exclusão dos Bruchidae, aliás muito raros nas coletas.

c) Diptera: nesta ordem, além das famílias listadas, ocorreram grandes números de Chloropidae do gênero **Tricimba** (ao menos duas espécies). Este gênero "possui distribuição mundial e a única informação obtida na literatura quanto aos hábitos é de que suas larvas são saprófagas, alimentando-se de tecidos vegetais e de fungos; alguns adultos foram coletados ou emergiram de trigo e aveia" (C. Paganelli, com.pess.). Por outro lado, Cruttwell (1974) registra **Olcella pleuralis** desenvolvendo-se em flores de cinco Eupatorieae e três Heliantheae. Dado o grande número de registros que obtive, observações futuras poderão confirmar a condição de fitófagos genuínos destes Chloropidae, mas, à falta de tal evidência, foram excluídos das análises feitas.

d) A separação dos Cecidomyiidae não alcançou o nível de espécie; foram discriminadas cinco "unidades taxonômicas" que serão discutidas na seção sobre esta família.

e) Houve diversos registros de Homoptera - principalmente Aphidae e Membracidae, raramente Cicadellidae - mas, quase sempre, estes estavam se alimentando também em outros órgãos da planta. Assim, pelas razões já indicadas, não foram contados entre os insetos associados aos capítulos.

Nos demais grupos listados na Tabela 3.1, o hábito fitófago e a associação preferencial ou exclusiva aos capítulos das plantas é bem documentado.

Outros insetos presentes os capítulos incluem três grupos principais:

- adultos visitantes de flores, polenívoros, nectarívoros ou comedores de partes de flores (Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera e Coleoptera, especialmente Curculionidae);

- parasitóides: Hymenoptera (Chalcidoidea, Braconidae e, mais raramente Cynipidae Eucoilinae), ocasionalmente Diptera (Tachinidae). Parasitóides são muito comuns e, por vezes, eclodem em maior número e até maior frequência do que os próprios fitófagos.

- predadores: mais comumente, foram observados Hemiptera Anthocoridae, na maioria do gênero **Orius**, que atacam uma grande variedade de presas e não têm relação mais estreita com Compostas ou outra família de plantas (J. Carayon, com. pess.). Ocasionalmente foram criados Diptera Lauxaniidae e Syrphidae, cujas larvas podem ser presumidas predadoras (Oldroyd, 1966; A.P. Prado, com.pess.). Outros predadores presentes nos capítulos incluem Phymatidae (Hemiptera) e muitos Arachnida, particularmente Thomisidae. Estes últimos dois grupos são frequentes em Compostas, e algumas de suas espécies podem estar particularmente associadas com flores desta família.

O restante deste trabalho considera somente as famílias relacionadas na Tabela 3.1, e que serão tratadas em maior detalhe no restante desta seção.

(texto continua à pag. 69)

TABELA 3.1. Principais taxa de insetos fitófagos obtidos em capítulos de Compostas, com os respectivos totais de famílias, espécies, ocorrências em amostras, e indivíduos adultos considerados neste estudo.

ORDEM / FAMÍLIA	(Fams.)	Espécies	Ocors.	Inds.	Notas
HEMIPTERA	6	21	89	292	a
Coreidae		3	9	15	
Lygaeidae		5	21	73	
Miridae		6	35	146	
Berytidae		1	2	5	
Rhopalidae		6	22	53	
COLEOPTERA	4	-	-	-	b
Apionidae		3	9	103	
LEPIDOPTERA	6	30	277	1685	
Cochylidae		7	63	268	
Tortricidae		5	8	9	
Gelechiidae		3	22	45	
Pterophoridae		6	78	614	
Pyralidae:Phycitinae		4	65	679	
Geometridae		5	41	70	
DIPTERA	5	58	430	6669	c
Drosophilidae		1	6	48	
Cecidomyiidae		5	158	3519	d
Agromyzidae		14	102	1584	
Tephritidae		38	164	1468	
TOTAL	23	112	805	8749	e

(a) Não são considerados Pentatomidae
(b) Não são considerados Curculionidae, Bruchidae, Chrysomelidae
(c) Não são considerados Chloropidae
(d) O nº de espécies é subestimado
(e) Não são considerados Homoptera (Aphidae, Membracidae)

TABELA 3.2. Ocorrências de Agromizídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

AGROMIZIDEO espécie	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	NUMERO inds
Melanagromyza A	A Erigeron maximus	S.Cipó	1	1
Melanagromyza B	M Chaptalia nutans	Bertioga	1	3
		S.Japi	1	52
	T Porophyllum ruderale	Campinas	2	25
		Bertioga	1	1
	(total)		5	81
Melanagromyza C	A Erigeron maximus	P.Quatro	1	1
	H Bidens pilosa	Bertioga	1	12
		Maricá	2	42
		P.Quatro	2	11
		S.Japi	1	3
	H Wedelia paludosa	Bertioga	1	3
		Maricá	3	6
	H Wulffia baccata	Campinas	1	1
	(total)		12	79
Melanagromyza C	? V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	2
Melanagromyza D	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	17
	H Bidens pilosa	Maricá	2	43
	H Wedelia paludosa	Bertioga	1	2
	H Wulffia baccata	Campinas	2	68
	V Lychnophora passerina	S.Cipó	1	2
	V Vernonia glabrata	Campinas	1	1
	V Vernonia glanduloso-dentata	S.Cipó	1	16
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	3
	V Vernonia scorpioides	S.Cipó	3	27
		Cardoso	3	107
		Campinas	1	48
		S.Japi	1	40
	V Vernonia velutina	Itatiaia	2	17
		P.Quatro	1	1
	(total)		21	392
Melanagromyza E	H Viguiera robusta	P.Caldas	1	6

(cont.)

TABELA 3.2 (cont). Ocorrências de Agromizídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

AGROMIZIDEO espécie	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	NUMERO inds
Melanagromyza F	A Baccharis leucopappa M	A.Negras	1	2
	A Erigeron maximus	A.Negras	1	4
		C.Jordão	1	13
	E Eupatorium clematideum	Campinas	2	6
		Maricá	2	7
		P.Quatro	1	1
	E Eupatorium laxum	Maricá	2	117
	E Eupatorium maximilianii	Itatiaia	2	82
	E Eupatorium purpurascens	Martins	1	1
		C.Jordão	1	25
	E Trichogonia appariciοi	S.Cipó	1	1
	E Trichogonia gardneri	S.Cabras	1	47
		S.Japi	2	10
	S Emilia sonchifolia	Campinas	1	4
		Bertioga	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	Cardoso	2	2
		S.Cabras	1	3
		Martins	1	4
	S Pseudogyn. pellucidinervis	C.Jordão	2	55
	S Pseudogynoxis pohlii	S.Cipó	1	1
	S Senecio argyrotrichus	A.Negras	2	124
		Martins	1	48
	S Senecio brasiliensis	S.Bento	2	9
		C.Jordão	2	64
		S.Japi	1	22
	S Senecio itatiaiae	A.Negras	2	203
	S Senecio oleosus	A.Negras	4	92
	(total)		41	948
Melanagromyza G	H Aspilia jolyana	S.Cipó	3	5
	H Aspilia laevissima	S.Cipó	1	1
	(total)		4	6
Melanagromyza H	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	5
Melanagromyza I	A Conyza canadensis	Cardoso	1	2
Melanagromyza J	H Wedelia paludosa	Bertioga	1	1
		Campinas	1	12
	(total)		2	13
Melanagromyza K	E Eupatorium costatipes	S.Cipó	1	1

(cont.)

TABELA 3.2 (cont). Ocorrências de Agromizídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

AGROMIZIDEO espécie	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	NUMERO inds
Liriomyza A	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	1
	A Erigeron maximus	S.Cipó	1	1
		Martins	1	4
	(total)		3	6
Liriomyza B	E Eupatorium laxum	Maricá	1	1
	E Eupatorium maximilianii	Itatiaia	2	10
		Campinas	1	1
	(total)		4	12
Liriomyza C	A Baccharis trinervis F	P.Quatro	2	18
	A Baccharis trinervis M	P.Quatro	2	12
	(total)		4	30
TOTAL DE REGISTROS / INSETOS			102	1584
TOTAL DE ESPECIES			14	

Tribos (abreviações): A - Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

TABELA 3.3. Ocorrências de Tefritídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

TEFRITÍDEO (subfam.:tribo: espécie)	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NÚMERO ams/inds	
MYOPITINAE				
Urophora A	E Eupatorium clematideum	Bertioga	2	15
		Maricá	1	4
	(total)		3	19
Urophora B	E Eupatorium clematideum	Campinas	2	4
Urophora C	E Eupatorium costatipes	S.Cipó	1	5
	E Mikania cipoensis	S.Cipó	1	8
	(total)		2	13
OEDASPININAE				
Cecidochares B	E Eupatorium ascendens	S.Cipó	1	1
	E Trichogonia villosa	S.Cipó	1	1
	(total)		2	2
Cecidochares fluminensis	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	10
		Itatiaia	1	5
	(total)		2	15
TRYPETINAE				
Tomoplagia A	V Centratherum punctatum	Bertioga	1	13
Tomoplagia argentiniensis	V Vernonia scorpioides	Cardoso	5	55
		Comprida	1	6
		S.Japi	1	1
		S.Cabras	1	7
		Itatiaia	1	7
	(total)		9	76
Tomoplagia F	V Vernonia fruticulosa	Maricá	1	1
Tomoplagia G	V Centratherum punctatum	Itatiaia	1	1
Tomoplagia H	V Vernonia scorpioides	S.Cipó	2	2
Tomoplagia I	V Vernonia linearifolia	S.Cipó	1	1
Tomoplagia incompleta	V Vernonia velutina	Itatiaia	1	10
		P.Quatro	1	1
	(total)		2	11
Tomoplagia J	V Vernonia velutina	Itatiaia	1	1

(cont.)

TABELA 3.3 (cont.). Ocorrências de Tefritídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

TEFRITIDEO (subfam.:tribo: espécie)	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Tomoplagia K	V Vernonia scorpioides	Cardoso	3	22
Tomoplagia kelloggi	V Proteopsis argentea	S.Cipó	1	2
Tomoplagia L	V Vernonia scorpioides	S.Cipó	2	8
Tomopl. pseudopenicillata	V Vernonia scorpioides	S.Cabras	1	1
Tomoplagia salesopolitana	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	6
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	4	297
	(total)		5	303
TEPHRITINAE: Aciurini				
Xanthaciura biocellata	A Conyza canadensis	Souzas	1	1
	E Ageratum conyzoides	Bertioga	1	1
		S.Cabras	1	4
	E Ageratum fastigiatum	S.Cipó	2	12
	E Eupatorium betonicaeforme	Bertioga	1	6
		Maricá	2	2
	E Eupatorium clematideum	Bertioga	1	4
		Marica	3	20
		Campinas	2	52
		P.Quatro	1	1
	E Eupatorium costatipes	S.Cipó	1	16
	E Eupatorium laxum	Maricá	1	3
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	7
		Registro	1	1
	E Trichogonia apparicioi	S.Cipó	3	36
	E Trichogonia gardneri	S.Cabras	1	11
	E Trichogonia villosa	S.Cipo	2	127
	H Bidens pilosa	P.Quatro	1	1
	(total)		26	305
Xanthaciura chrysura	E Ageratum conyzoides	Cardoso	1	1
		Bertioga	2	5
		S.Japi	1	2
	E Ageratum fastigiatum	Registro	1	4
		S.Cipó	3	10
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	2	38
		Comprida	1	3
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	2	8
	E Mikania cipoensis	S.Cipó	1	1
	E Mikania cordifolia	Campinas	2	2
	E Trichogonia gardneri	S.Cabras	1	6
	(total)		17	80

(cont.)

TABELA 3.3 (cont.). Ocorrências de Tefritídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

TEFRITIDEO (subfam.:tribo: espécie)	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Xanthaciura D	E Ageratum conyzoides	Cardoso	1	1
		Registro	1	1
		P.Quatro	1	2
	E Ageratum fastigiatum	Registro	1	1
	(total)		4	5
Xanthaciura E	H Aspilia jolyana	S.Cipó	4	36
	H Wedelia paludosa	Bertioga	2	102
		Marica	3	44
		Campinas	1	68
	(total)		10	250
TEPHRITINAE: Ditrichini				
Ditrichini A	V Vernonia coriacea	S.Cipó	1	1
Ditrichini B	V Centratherum punctatum	Itatiaia	1	1
Neorhabdochaeta A	M Dasyphyllum leptacanthum	A.Negras	1	3
TEPHRITINAE: Tephritini				
Acinia A	I Pluchea quitoc	Bertioga	1	1
		Campinas	1	1
	(total)		2	2
Dioxyna A	T Porophyllum ruderale	Campinas	1	8
		Souzas	1	6
	(total)		2	14
Dyseuaresta A	H Aspilia laevissima	S.Cipó	1	1
Dyseuaresta B	H Aspilia jolyana	S.Cipó	3	3
Euarestoides A	M Gochnatia polymorpha	Marica	1	22
Euarestoides B	A Baccharis trinervis F	P.Quatro	1	1
	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	3
		P.Quatro	1	3
	(total)		3	7
Goniurellia A	A Conyza bonariensis	Marica	2	7
	A Conyza canadensis	Bertioga	1	1
		Campinas	2	2
		S.Cabras	1	8
	(total)		6	18

(cont.)

TABELA 3.3 (cont.). Ocorrências de Tefritídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

TEFRITIDEO (subfam.:tribo: espécie)	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Paroxyna B	E Ageratum fastigiatum	P.Quatro	1	1
	E Eupatorium clematideum	P.Quatro	1	1
	H Bidens pilosa	Campinas	1	4
		S.Japi	1	17
		P.Quatro	3	11
	(total)		7	34
Plaumannimyia A	A Baccharis discolor F	C.Jordão	2	7
	A Baccharis discolor M	A.Negras	1	1
		C.Jordão	2	4
	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	1
		S.Bento	1	1
	A Baccharis trinervis M	S.Bento	1	5
	(total)		8	19
Trupanea A	E Eupatorium betonicaeforme	Comprida	1	10
		Campinas	1	1
	E Eupatorium clematideum	Bertioga	1	6
		Campinas	2	12
	E Eupatorium maximilianii	Itatiaia	1	5
	E Trichogonia villosa	S.Cipó	2	41
	(total)		8	75
Trupanea B	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	2	11
		Bertioga	3	15
		Maricá	3	20
	E Eupatorium costatipes	S.Cipó	1	4
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	1
	E Trichogonia gardneri	S.Japi	2	46
		S.Cabras	1	16
	H Viguiera robusta	P.Caldas	1	1
	(total)		14	114
Trupanea C	A Conyza canadensis	Cardoso	1	1
	T Porophyllum ruderale	Bertioga	1	7
		Maricá	2	42
	(total)		4	50
Trupanea D	T Porophyllum ruderale	Cardoso	1	3
		Campinas	2	6
		Souzas	1	10
	(total)		4	19
TOTAL DE REGISTROS / INSETOS			164	1518
TOTAL DE ESPECIES			38	

TABELA 3.4. Ocorrências de Cecidomiídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

CECIDOMIIDEOS grupo de espécies	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	/ inds
Asphondylia gr.F	A Baccharis discolor F	C.Jordão	1	1
	A Baccharis discolor M	C.Jordão	1	1
	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	14
		P.Quatro	2	7
		S.Bento	1	20
	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	3
		P.Quatro	2	5
		S.Bento	1	12
	A Conyza canadensis	Cardoso	2	4
		Bertioga	1	48
		Souzas	1	30
	A Erigeron maximus	S.Japi	1	47
		Itatiaia	1	64
		Registro	1	56
		A.Negras	2	303
		Martins	1	6
		Martins	1	15
		C.Jordão	2	52
	E Ageratum fastigiatum	P.Quatro	1	7
		S.Cipó	4	30
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	1	1
	E Eupatorium clematideum	Campinas	2	8
	E Eupatorium laetevirens	A.Negras	1	2
	E Eupatorium laxum	Maricá	2	2
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	2	13
		Itatiaia	1	1
	E Eupatorium purpurascens	C.Jordão	1	12
	E Mikania cordifolia	Campinas	3	10
	E Trichogonia gardneri	S.Japi	1	1
		S.Cabras	1	2
	E Trichogonia villosa	S.Cipó	1	3
	H Aspilia jolyana	S.Cipó	2	6
	H Wulffia baccata	Campinas	1	9
	M Gochnatia polymorpha	Maricá	1	81
	S Erechtites valerianaefolia	Cardoso	1	11
		Comprida	1	5
		Bertioga	2	22
		Martins	1	3
	S Pseudogynoxis pellucidinervis	C.Jordão	3	35
	S Senecio brasiliensis	S.Japi	1	2
		S.Bento	1	1

(cont.)

TABELA 3.4 (cont.). Ocorrências de Cecidomiídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

CECIDOMIIDEOS grupo de espécies	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	/ inds
Asphondylia gr.F	T Porophyllum ruderale	Cardoso	1	3
		Bertioga	1	29
		Maricá	2	48
		Souzas	1	3
	V Vernonia glanduloso-dentata	S.Cipó	1	5
	V Vernonia petiolaris	S.Bento	2	10
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	2	18
	V Vernonia velutina	P.Quatro	1	1
	V Vernonia warmingiana	S.Cipó	1	2
	(total)		71	1082
Asphondylia gr.G	E Eupatorium laxum	Maricá	1	4
	E Mikania hoehnei	Maricá	1	1
	V Ethulia conyzoides	Maricá	1	1
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	1	4
	(total)		4	10
Neolasioptera spp.	A Baccharis myriocephala M	Cardoso	1	1
	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	134
	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	64
	A Conyza canadensis	Bertioga	1	1
	E Mikania cipoensis	S.Cipó	1	17
	E Mikania cordifolia	Campinas	3	12
	(total)		8	229
Dasineura spp.	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	3
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	3	233
		Comprida	1	29
		Maricá	1	5
	E Eupatorium laxum	Maricá	2	57
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	2	4
		Itatiaia	1	3
	E Mikania hoehnei	Cardoso	1	12
		Maricá	3	3
	E Trichogonia macrolepis	Maricá	3	1176
	M Gochnatia polymorpha	Maricá	1	12
	S Senecio brasiliensis	S.Japi	1	6
	T Porophyllum ruderale	Cardoso	1	1
	V Vernonia glabrata	Souzas	2	246
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	6
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	1	1
	V Vernonia velutina	P.Quatro	1	22
	(total)		25	1819

(cont.)

TABELA 3.4 (cont.). Ocorrências de Cecidomiídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

CECIDOMIIDEOS grupo de espécies	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	/ inds
Clinodiplosis spp.	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	3
	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	2
	A Conyza canadensis	Bertioga	1	15
	A Erigeron maximus	S.Japi	1	4
		Itatiaia	1	3
		A.Negras	2	11
		S.Cipó	1	3
	E Eupatorium betonicaeforme	Bertioga	1	2
		Maricá	2	10
	E Eupatorium clematideum	Campinas	1	1
	E Eupatorium costatipes	S.Cipó	1	1
	E Eupatorium laxum	Maricá	2	90
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	1
		Itatiaia	1	9
	E Mikania hoehnei	Maricá	2	23
	E Trichogonia macrolepis	Maricá	2	23
	H Wedelia paludosa	Bertioga	1	1
		Maricá	1	3
	M Chaptalia nutans	Bertioga	1	3
	M Gochnatia polymorpha	Maricá	1	1
	S Erechtites hieracifolia	Bertioga	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	Cardoso	3	11
		Bertioga	2	2
	S Senecio argyrotrichus	A.Negras	2	4
	S Senecio itatiaiae	A.Negras	1	2
	T Porophyllum ruderale	Cardoso	1	1
	V Centratherum punctatum	Itatiaia	2	2
	V Vernonia fruticulosa	Maricá	2	57
	V Vernonia glabrata	Souzas	1	12
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	2
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	4	53
	V Vernonia scorpioides	Cardoso	2	11
		Itatiaia	1	6
		S.Cipó	1	4
	V Vernonia velutina	Itatiaia	1	2
	(total)		50	379
TOTAL DE REGISTROS / INSETOS (FITOFAGOS)			158	3519

Tribos (abreviações): A -Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

TABELA 3.5. Ocorrências de Tortricoídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE fam.:subfamilia	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
COCHYLIDAE				
Cochylis mimohospes	A Erigeron maximus	S.Japi	1	2
		Martins	1	1
	(total)		2	3
Cochylis securifera	E Eupatorium betonicaeforme	Bertioga	1	1
		Maricá	3	63
	H Bidens pilosa	P.Quatro	2	5
	I Pluchea quitoc	Maricá	1	1
	T Porophyllum ruderale	Cardoso	1	10
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	1	2
	(total)		9	82
Saphenista cordifera	A Baccharis trinervis F	P.Quatro	1	1
	E Ageratum conyzoides	Registro	1	1
	E Ageratum fastigiatum	Itatiaia	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	P.Quatro	1	7
		Martins	1	2
	V Centratherum punctatum	Itatiaia	1	1
	(total)		6	13
Saphenista fusifera	H Aspilia jolyana	S.Cipó	4	13
	S Erechtites hieracifolia	Bertioga	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	Cardoso	1	1
		Bertioga	2	7
		S.Cabras	1	1
	S Pseudogynoxis pohlii	S.Cipó	1	23
	S Senecio brasiliensis	S.Bento	2	2
		C.Jordão	1	1
	V Vernonia coriacea	S.Cipó	1	1
	(total)		14	50
Saphenista naufraga	A Baccharis trinervis F	P.Quatro	1	1
	A Baccharis trinervis M	P.Quatro	1	1
	E Eupatorium inulaefolium	P.Quatro	1	2
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	13
		Itatiaia	1	8
	E Mikania cordifolia	Campinas	1	1
	V Vernonia scorpioides	Itatiaia	1	2
	V Vernonia velutina	P.Quatro	1	2
	(total)		8	30

(cont.)

TABELA 3.5 (cont.). Ocorrências de Tortricoídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE fam.: subfamilia	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
COCHYLIDAE				
Saphenista unguifera	A Baccharis trinervis F	P.Quatro	1	1
	A Erigeron maximus	Martins	2	4
		S.Cipó	1	15
	E Ageratum fastigiatum	A.Negras	1	1
		S.Cipó	3	13
		P.Caldas	2	3
	E Eupatorium purpurascens	P.Quatro	1	1
	E Trichogonia apparicioi	S.Cipó	2	7
	E Trichogonia gardneri	S.Japi	2	4
		S.Cabras	1	3
	E Trichogonia villosa	S.Cipó	2	23
	S Senecio brasiliensis	S.Bento	1	1
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	6
	V Vernonia velutina	P.Quatro	1	4
	(total)		21	86
Mielkeana gelasima	E Ageratum fastigiatum	A.Negras	1	1
	E Eupatorium inulaefolium	P.Quatro	1	1
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	2
	(total)		3	4
TORTRICIDAE: OLETHREUTINAE				
Cydia sp.	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	2
	V Vernonia velutina	Registro	1	1
	(total)		2	3
TORTRICIDAE: TORTRICINAE				
Amorbia sp.	A Erigeron maximus	Martins	1	1
Argyrotaenia sp.	E Eupatorium inulaefolium	P.Quatro	1	1
Clarkeulia dimorpha	A Erigeron maximus	Martins	2	2
	E Eupatorium purpurascens	Martins	1	1
	(total)		3	3
Clarkeulia sp.2	A Erigeron maximus	Registro	1	1
TOTAL DE REGISTROS / INDIVIDUOS			71	277
TOTAL DE ESPECIES			12	

TRIBOS (abreviações): A - Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

TABELA 3.6. Ocorrências de Gelequiídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Recurvaria A	A Baccharis trinervis M	P.Quatro	1	13
	A Erigeron maximus	A.Negras	1	1
	E Ageratum conyzoides	P.Quatro	1	2
	E Ageratum fastigiatum	P.Caldas	1	2
	E Eupatorium inulaefolium	P.Quatro	1	1
	E Eupatorium laxum	Maricá	1	1
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	2	4
		Itatiaia	1	2
	M Gochnatia polymorpha	Maricá	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	P.Quatro	1	1
	V Vernonia fruticulosa	Maricá	2	3
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	2
	V Vernonia scorpioides	Cardoso	2	4
		Comprida	1	1
		Itatiaia	1	2
		S.Cipó	2	4
	(total)		20	42
Recurvaria B	V Vernonia scorpioides	S.Cabras	1	2
Recurvaria C	E Trichogonia apparicioi	S.Cipó	1	1
TOTAL DE REGISTROS / INDIVIDUOS			22	45
TOTAL DE ESPECIES			3	

TRIBOS (abreviações): A - Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

TABELA 3.7. Ocorrências de Pteroforídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Adaina sp.	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	1
	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	21
		S.Bento	1	1
	A Erigeron maximus	A.Negras	1	1
	E Ageratum conyzoides	P.Quatro	2	4
	E Ageratum fastigiatum	P.Quatro	1	4
		S.Cipó	2	3
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	1	1
		Maricá	1	2
		Campinas	1	3
	E Eupatorium clematideum	Bertioga	1	4
		Maricá	3	74
		Campinas	1	8
	E Eupatorium laxum	Maricá	2	48
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	1
	E Eupatorium purpurascens	Martins	1	1
	E Mikania cordifolia	Campinas	1	1
	E Mikania hoehnei	Maricá	2	2
	E Trichogonia apparicioi	S.Cipó	2	11
	E Trichogonia gardneri	S.Japi	1	4
	E Trichogonia macrolepis	Marica	2	5
	E Trichogonia villosa	S.Cipó	2	24
	S Erechtites valerianaefolia	Comprida	1	1
		Bertioga	1	1
		S.Cabras	1	16
		P.Quatro	1	3
		Martins	1	22
	S Senecio brasiliensis	S.Bento	2	11
		C.Jordão	2	20
	(total)		40	298
Pterophoridae B	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	3	9
		Comprida	1	5
		Maricá	2	6
	V Centratherum punctatum	Cardoso	1	2
	(total)		7	22
Pterophoridae C	S Senecio argyrotrichus	A.Negras	1	2
	S Senecio itatiaiae	A.Negras	1	2
	S Senecio oleosus	A.Negras	4	94
	(total)		6	98

(cont.)

TABELA 3.7 (cont.) . Ocorrências de Pteroforídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams	NUMERO inds
Pterophoridae D	V Vernonia velutina	P.Quatro	1	1
Pterophoridae E	A Baccharis discolor F	C.Jordão	2	11
	A Baccharis discolor M	C.Jordão	2	11
	A Baccharis leucopappa F	A.Negras	1	1
	A Baccharis leucopappa M	A.Negras	1	2
	A Baccharis myriocephala F	Cardoso	1	2
	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	1
	A Conyza bonariensis	Bertioga	1	36
		Maricá	2	61
		S.Cabras	1	1
	A Conyza canadensis	Cardoso	1	2
		Bertioga	1	2
		Campinas	3	3
		S.Cabras	1	1
		Souzas	1	1
	A Erigeron maximus	Martins	1	3
		S.Cipó	1	45
	E Ageratum fastigiatum	P.Caldas	1	1
	E Eupatorium betonicaeforme	Maricá	1	1
	(total)		23	185
Pterophoridae F	H Wulffia baccata	Campinas	1	10
TOTAL DE REGISTROS / INDIVIDUOS			78	614
TOTAL DE ESPECIES			6	

TRIBOS (abreviações): A - Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

TABELA 3.8. Ocorrências de Piralídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Phycitinae A	E Mikania hoehnei	Maricá	1	1
Phycitinae B	V Vernonia glabrata	Souzas	1	1
Phycitodes mucidella	A Baccharis trinervis F	P.Quatro	1	1
	A Conyza bonariensis	S.Cabras	1	19
	A Conyza canadensis	S.Cabras	1	2
		Souzas	1	8
	A Erigeron maximus	S.Cipó	1	25
	I Pluchea quitoc	Bertioga	1	1
		Maricá	2	5
	S Emilia sonchifolia	Bertioga	3	73
		Maricá	2	134
		Campinas	2	66
	S Erechtites hieracifolia	Bertioga	1	3
		Campinas	1	4
		Souzas	1	15
	S Erechtites valerianaefolia	Cardoso	3	138
		Comprida	1	31
		Bertioga	2	8
		S.Cabras	1	8
		Martins	1	23
	S Pseudogynoxis pohlii	S.Cipó	1	9
	S Senecio brasiliensis	S.Japi	1	10
		S.Bento	2	14
		C.Jordão	2	2
	T Porophyllum ruderale	Marica	1	1
	(total)		33	600
Unadilla erronella	E Ageratum fastigiatum	Itatiaia	1	1
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	1	1
		Bertioga	1	1
		Campinas	1	2
	E Eupatorium clematideum	Maricá	3	6
		Campinas	1	3
	E Eupatorium laxum	Maricá	2	6
	E Eupatorium maximilianii	Campinas	1	1
	E Mikania hoehnei	Cardoso	1	3
		Maricá	1	1
	E Trichogonia macrolepis	Maricá	3	6

(cont.)

TABELA 3.8 (cont.). Ocorrências de Piralídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Unadilla erronella	H Wedelia paludosa	Maricá	1	1
	I Pluchea laxiflora	Bertioga	1	2
	I Pluchea quitoc	Maricá	1	1
	V Centratherum punctatum	Cardoso	1	3
		Bertioga	1	6
		Itatiaia	1	1
	V Ethulia conyzoides	Maricá	1	3
	V Vernonia fruticulosa	Maricá	2	12
	V Vernonia glabrata	Souzas	1	3
	V Vernonia scorpioides	Cardoso	2	12
		Comprida	1	1
		Itatiaia	1	1
	(total)		30	77
TOTAL DE REGISTROS / INDIVIDUOS			65	679
TOTAL DE ESPECIES			4	

TRIBOS (abreviações): A - Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

TABELA 3.9. Ocorrências de Geometrídeos em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

ESPECIE	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NUMERO ams/inds	
Racheospila expulsata	V Vernonia scorpioides	S.Cipó	2	2
Geometrinae B	E Eupatorium betonicaeforme	Marica	1	1
	H Wedelia paludosa	Campinas	1	1
	(total)		2	2
Geometrinae C	E Ageratum fastigiatum	Registro	1	1
	E Eupatorium betonicaeforme	Marica	1	1
	E Mikania cordifolia	Campinas	1	1
	(total)		3	3
Oenochrominae D	A Erigeron maximus	Itatiaia	1	1
		A.Negras	1	3
		Martins	1	3
		S.Cipó	1	1
	E Ageratum fastigiatum	Itatiaia	1	1
		P.Quatro	1	1
		A.Negras	2	3
		S.Cipo	2	2
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	1	1
		Comprida	1	3
	E Eupatorium laxum	Marica	1	1
	E Mikania hoehnei	Cardoso	1	2
	S Erechtites valerianaefolia	Martins	1	1
	V Centratherum punctatum	Itatiaia	2	8
	V Vernonia glabrata	Souzas	1	3
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	1
	V Vernonia velutina	Registro	1	1
	(total)		20	36
Sterrhinae E	E Ageratum fastigiatum	P.Quatro	1	1
		S.Cipó	1	1
		P.Caldas	1	1
	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	3	10
		Comprida	1	1
		Bertioga	1	1
		Marica	1	2
	E Eupatorium purpurascens	P.Quatro	1	2
	E Trichogonia apparicioi	S.Cipó	1	2
	E Trichogonia gardneri	S.Japi	2	2
	T Porophyllum ruderale	Bertioga	1	4
	(total)		14	27
TOTAL DE REGISTROS / INDIVIDUOS			41	70
TOTAL DE ESPECIES			5	

TABELA 3.10. Ocorrências de Hemípteros em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

HEMIPTERO família: espécie	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NÚMERO ams	 inds
COREIDAE				
Althos cf.pallescens	S Erechtites hieracifolia	Bertioga	1	1
		Campinas	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	Bertioga	1	1
		Cardoso	1	1
		Comprida	1	6
		S.Japi	1	1
		S.Cabras	1	2
	(total)		7	13
Hypselonotus interruptus	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	1
Coreidae indet.	A Baccharis trinervis M	S.Bento	1	1
LYGAEIDAE				
Melanopleurus sp.1	E Trichogonia macrolepis	Maricá	3	18
Melanopleurus sp.2	A Conyza canadensis	Souzas	1	1
Nysius californicus	E Ageratum conyzoides	Bertioga	1	1
		P.Quatro	1	1
		S.Cabras	1	4
	E Ageratum fastigiatum	S.Cipó	1	8
	E Eupatorium clematideum	Bertioga	1	1
		Campinas	2	22
		P.Quatro	1	1
	E Trichogonia gardneri	S.Cabras	1	4
	(total)		9	42
Nysius sp.1	E Ageratum conyzoides	P.Quatro	1	1
	E Eupatorium betonicaeforme	Bertioga	2	3
		Comprida	1	2
		Maricá	1	2
	E Eupatorium clematideum	Campinas	1	2
	(total)		6	10
Nysius sp.2	A Baccharis trinervis M	P.Quatro	1	1
	V Vernonia petiolaris	S.Japi	1	1
	(total)		2	2

(cont.)

TABELA 3.10 (cont). Ocorrências de Hemípteros em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

HEMÍPTERO família: espécie	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NÚMERO ams	 inds
MIRIDAE				
Ellenia cuneata	A Erigeron maximus	A.Negras	1	1
Macrolophus aragarçanus	E Trichogonia gardneri	S.Japi	1	2
Proba vittiscutis	A Baccharis discolor F	A.Negras	1	1
	A Baccharis trinervis M	P.Quatro	1	5
	A Erigeron maximus	Martins	1	1
	E Eupatorium laxum	Maricá	1	1
	E Eupatorium maximilianii	Registro	1	2
	S Erechtites valerianaefolia	Martins	1	5
	V Vernonia petiolaris	S.Bento	1	3
	V Vernonia phaeoneura	A.Negras	1	2
	(total)		8	20
Rhinacloa clavicornis	S Erechtites valerianaefolia	Cardoso	1	1
Taylorilygus pallidulus	A Baccharis discolor M	C.Jordão	1	1
	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	1
		S.Bento	1	1
	A Baccharis trinervis M	Campinas	1	1
	A Conyza bonariensis	Maricá	2	5
		S.Cabras	1	2
	A Conyza canadensis	Cardoso	1	2
		Campinas	2	4
		S.Cabras	1	1
	A Erigeron maximus	A.Negras	3	4
		Itatiaia	1	1
		Registro	1	1
	E Ageratum fastigiatum	P.Caldas	1	1
	E Eupatorium betonicaeforme	Campinas	1	1
	V Centratherum punctatum	Itatiaia	1	1
	V Vernonia scorpioides	S.Cipó	1	1
	(total)		20	28
Dicyphus curcubitaceus	S Senecio oleosus	A.Negras	4	94
BERYTIDAE				
Jalysus cf.sobrinus	E Eupatorium betonicaeforme	Cardoso	2	5

(cont.)

TABELA 3.10 (cont). Ocorrências de Hemípteros em diferentes plantas hospedeiras e localidades, com o número de amostras e indivíduos obtidos.

HEMÍPTERO família: espécie	PLANTAS HOSPEDEIRAS tribo: espécie	LOCALIDADE	NÚMERO ams	 inds
RHOPALIDAE				
Corizus sp.1	A Baccharis leucopappa M	A.Negras	1	1
	E Mikania hoehnei	Maricá	1	1
	(total)		2	2
Harmostes apicatus	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	16
	A Conyza bonariensis	Bertioga	1	1
		Maricá	1	1
	A Conyza canadensis	Campinas	2	2
		Souzas	1	4
	I Pluchea quitoc	Bertioga	1	13
	(total)		7	37
Harmostes gravidator	E Ageratum conyzoides	S.Japi	1	1
Harmostes petulans	A Baccharis trinervis F	Campinas	1	1
		P.Quatro	1	1
	A Conyza canadensis	Cardoso	1	1
	A Erigeron maximus	S.Japi	1	1
	(total)		4	4
Harmostes prolixus	H Bidens pilosa	P.Quatro	1	1
	T Porophyllum ruderale	Campinas	1	1
	(total)		2	2
Harmostes serratus	A Conyza canadensis	Campinas	1	1
	E Ageratum fastigiatum	S.Cipó	1	1
	E Eupatorium clematideum	Campinas	1	1
	S Erechtites valerianaefolia	Bertioga	1	2
		Cardoso	1	1
	S Senecio brasiliensis	S.Bento	1	1
	(total)		6	7
TOTAL DE REGISTROS / INSETOS			89	292
TOTAL DE ESPÉCIES				21

Tribos (abreviações): A - Astereae; E - Eupatorieae; H - Heliantheae; I - Inuleae; M - Mutisieae; S - Senecioneae; T - Tageteae; V - Vernonieae.

3.2. AGROMIZÍDEOS

A taxonomia contemporânea do grupo é quase toda devida a K.A. Spencer. Para os Agromízideos norte-americanos, há substanciais revisões recentes (Spencer e Stegmaier, 1973; Spencer e Steyskal, 1986), apoiadas em extensos registros de hospedeiros dos respectivos co-autores.

Para a América do Sul, o conhecimento do grupo é muito mais precário. Spencer (1963) apresenta uma sinopse; espécies adicionais são descritas em trabalhos posteriores (v. Spencer, 1973, e o apêndice de Spencer e Stegmaier, 1973). De modo geral, as espécies descritas são baseadas em poucos espécimes e há pouca informação sobre biologia e hospedeiros.

Entre as espécies com biologia conhecida desta família, todas fitófagas, predominam minadores de folhas, seguidos de brocadores (caule / raiz) e, por fim, comedores de flores ou frutos. A prevalência de minadores pode ser um artefato, devido à conspicuidade das minas perante os outros hábitos. De maneira geral, os comedores de flores/frutos são menos estudados e conhecidos do que os demais Agromizídeos.

As espécies americanas conhecidas como comedoras de flores/frutos de Compostas pertencem todas ao gênero **Melanagromyza**. Este gênero tem mais de 300 espécies descritas. Na América do Norte, Spencer e Steyskal (1986) registram 59 espécies; das 32 espécies com algum hospedeiro conhecido, a maioria é brocadora de caule ou raiz, sendo 15 delas associadas a Compostas.

Na Região Neotropical, há ao menos 65 espécies de **Melanagromyza** registradas (chave de Spencer e Stegmaier, 1973; Spencer, 1973). Para esta região, os registros de hospedeiros referentes a comedores de flor/fruto de Compostas são todos provenientes do Caribe, ou extrapolados da Florida.

As 10 espécies de **Melanagromyza** reconhecidas como comedoras de capítulos

de Compostas por Spencer e Steyskal (1986) pertencem a um grupo de espécies pequenas muito semelhantes. Embora haja correspondência estreita das espécies mais comuns do presente estudo com algumas das espécies descritas (Spencer, 1963; Spencer e Stegmaier, 1973), esta correspondência não é considerada suficiente para estabelecer a identidade das espécies encontradas. Isto, devido a dois motivos: primeiro, as figuras de genitália apresentadas por Spencer, essenciais à identificação devido às descrições escritas serem muito sumárias, não permitem verificar caracteres aparentemente importantes. Segundo, Spencer não relaciona, em seus trabalhos, um único Agromizídeo proveniente da América do Sul, comprovadamente emergido de capítulos de uma Composta identificada. Deste modo, não parece razoável extrapolar relações baseadas em registros de hospedeiros obtidos na Florida e no Caribe.

A Tabela 3.2 apresenta a relação dos Agromizídeos encontrados. São reconhecidas 14 espécies ao todo, 11 das quais pertencentes ao gênero **Melanagromyza** e 3 a **Liriomyza**.

Pelas características externas e principalmente pela genitália masculina, as espécies de **Melanagromyza** encontradas são semelhantes ao grupo de espécies comedoras de Compostas anteriormente conhecidas, principalmente da Florida. As 4 espécies mais comuns no presente estudo têm seus correspondentes estreitos entre as espécies já descritas.

Melanagromyza sp.B é estreitamente afim de **M. chaptaliae**, conhecida apenas da Florida, onde foi obtida de **Chaptalia dentata** (Spencer e Stegmaier, 1973). Isto concorda com sua ocorrência, aqui, em **Chaptalia nutans**, tendo sido criada, também, em **Porophyllum ruderale**.

Melanagromyza sp.C, como a anterior, apresenta as esquamas claras e tem semelhanças com **M. floris**, outra espécie registrada da Venezuela até a Florida. Das oito amostras em que **Melanagromyza** sp.C ocorreu, quatro são de **Bidens pilo-**

sa, que é o principal hospedeiro conhecido para **M. floris**; esta última conta também com um registro (mal documentado) em **Calendula** sp. (Calendulae) nos Estados Unidos. Aqui, **Melanagromyza** sp.C ocorreu em **Wulffia** e **Wedelia**, Heliantheae como **Bidens**. Um indivíduo foi obtido de **Erigeron maximus** (Astereae) em Passa Quatro. Há um nono registro, de **Vernonia petiolaris**, cuja identidade é duvidosa, por conter apenas duas fêmeas que podem pertencer a uma espécie distinta.

Melanagromyza sp.D é, quase certamente, **M. minimoides**, a julgar pela genitália do macho. Trata-se da segunda espécie mais frequente neste estudo, tendo ampla distribuição. Seis dos dez hospedeiros em que foi reconhecida são Vernonieae e três outros são Heliantheae; por último, consta um **Baccharis** (Astereae). Em contraste, **M. minimoides** é consignada de sete hospedeiros nos Estados Unidos, seis dos quais são Heliantheae e um Astereae. Não há na literatura registro algum de **Melanagromyza** em capítulos de Vernonieae. Spencer (1973) encontrou **M. minimoides** na Venezuela, mas não descobriu seus hospedeiros nesta região.

Se **Melanagromyza** sp.D for, de fato, **M. minimoides**, pode ser uma espécie polífaga cujo espectro de hospedeiros desloca sua preferência entre tribos de Compostas, ao longo de sua distribuição geográfica. Por outro lado, os registros de Vernonieae podem corresponder a uma espécie distinta deste complexo críptico. Esta questão não pode ser resolvida sem coletas e registros adicionais de hospedeiros no restante da América do Sul.

Um problema semelhante é oferecido por **Melanagromyza** sp.F, a mais comum e abundante nos Agromizídeos encontrados. Como mostra a Tabela 3.2, esta espécie foi registrada em 16 plantas hospedeiras, com predominância de Senecioneae e Eupatorieae (oito e seis espécies, respectivamente). Pequenas diferenças na genitália de indivíduos obtidos de plantas destas duas tribos podem indicar que

a morfoespécie F compreende duas espécies distintas. Estas diferenças, no entanto, não se mostram suficientemente nítidas e consistentes para justificar uma separação.

Melanagromyza sp.F é muito próxima, ou coespecífica, com **M. erechtitidis**, de acordo com a descrição em Spencer e Stegmaier (1973); a espécie foi descrita a partir de duas pequenas séries criadas de capítulos de **Erechtites hieracifolia** no Sul da Florida. Caso trate-se da mesma espécie, deve-se notar que **Melanagromyza** sp.F não apareceu nas amostras de **E. hieracifolia**, tendo porém sido registrada em **E. valerianaefolia**, em três localidades. Nesta espécie, chama também a atenção as extraordinárias densidades de infestação, notadamente em espécies de **Senecio** e **Pseudogynoxis**, em localidades de maior altitude, na Mantiqueira.

As demais espécies de **Melanagromyza** apareceram em baixa frequência e abundância, mas apresentam claras diferenças morfológicas para as demais; também não coincidem com espécies já descritas para o gênero. **Melanagromyza** sp.J tem semelhanças com **M. minima**, principalmente pelo ovipositor notavelmente alongado; ambas utilizam **Wedelia paludosa** como hospedeiro (a identificação dos espécimes de Cruttwell, 1974, obtidos de **Eupatorium** spp. em Trinidad, deve ser conferida, porque Spencer alterou sua acepção da espécie em diferentes trabalhos, desde 1963). Diferem entre si, no entanto, na cor das esquamas, caráter diagnóstico para Spencer.

A única morfoespécie de **Melanagromyza** representada por um só indivíduo é **Melanagromyza** sp.K, claramente distinguível das demais pelos halteres inteiramente brancos; diverge também das três espécies com halteres claros já descritas (Spencer, 1973). Além desta, as espécies **A** e **G**, igualmente encontradas apenas na Serra do Cipó, são provavelmente espécies novas, por divergirem substancialmente de todas as espécies de **Melanagromyza** americanas já descritas.

Melanagromyza sp.I (registrada uma única vez em **Conyza canadensis** na Ilha do Cardoso) representa um caso extremo, uma vez que, pela forma de seu edeago e do nono esternito, é completamente distinta das demais, podendo nem mesmo pertencer ao mesmo gênero. Este registro pode representar uma infestação fortuita (um "erro de hospedeiro") por uma espécie associada a hospedeiros, Compostas ou não, fora do presente estudo; esta possibilidade deve ser considerada devido à ausência deste Agromizídeo nas outras amostras de **C. canadensis** e também nas de **C. bonariensis**.

As três espécies de **Liriomyza** encontradas (Tabela 3.2) apareceram esparsamente. As espécies **A** e **C** apareceram somente em Astereae, enquanto a espécie **B** foi encontrada em **Eupatorium** spp. Apesar de ocasionais, cada uma delas foi encontrada em três ou quatro amostras. São virtualmente idênticas em sua morfologia externa; a separação foi baseada na forma e armação do surstylus. Pela forma do distifalo, estas espécies aproximam-se de **L. virginica** Spencer, 1986, de hábitos e hospedeiros desconhecidos.

Liriomyza é, possivelmente, o maior gênero dos Agromizídeos neotropicais (Spencer 1963, 1973) e a maioria das espécies com hospedeiros conhecidos está associada com Compostas (Spencer e Steyskal, 1986). Entretanto, com exceção de uma espécie minadora de caule (sic), as demais espécies americanas de hábito conhecido são todas minadoras de folhas. Apenas na Europa são citadas algumas espécies, incluindo a espécie-tipo **L. urophorina**, como comedoras de sementes, sem menção de hospedeiro (Spencer e Steyskal, 1986). Os registros aqui apresentados são, então, a primeira documentação deste hábito para espécies americanas do gênero.

3.3. TEFRITIDEOS

Este é o maior e mais diversificado grupo de fitófagos ocorrente em capítulos de Compostas. Os espécimes criados foram separados em 38 morfoespécies (Tabela 3.3). Todas foram classificadas a nível de gênero, exceto duas espécies da tribo Ditrichini; a classificação seguiu Foote (1980). Entretanto, está claro que os limites entre alguns gêneros são tênues ou questionáveis, como no complexo **Paroxyna - Dioxyna**, e a própria divisão de subfamílias e tribos tem pontos duvidosos.

Três subfamílias contribuem, cada uma, com um gênero apenas: Myopitinae (**Urophora**), Oedaspininae (**Cecidochares**) e Trypetinae (**Tomoplagia**). A subfamília Tephritinae contribui com o maior número de gêneros (11), mas nenhum concorre com tantas espécies quanto as 13 de **Tomoplagia**. Os 14 gêneros representados, dentre 88 gêneros reconhecidos "ao sul dos Estados Unidos" por Foote (1980), devem corresponder à maior parte dos que têm associação com capítulos de Compostas; outros gêneros, também ocorrentes na família, incidem em outros órgãos das plantas, especialmente em caules, onde muitas espécies são brocas ou provocam galhas (Christenson e Foote, 1960).

Apesar do enorme volume de pesquisa em Tefritídeos, este se concentra quase totalmente nos grupos que contêm as pragas de frutos carnosos nas subfamílias Dacinae (**Dacus**) e Trypetinae (**Anastrepha**, **Ceratitis**, **Rhagoletis**) (Christenson e Foote, 1960). O restante da família permanece pouco estudado, fora da Europa e a maior parte das espécies não tem biologia conhecida sequer na América do Norte. A maioria das plantas "de coleta" listadas por Foote e Blanc (1963) para a California corresponde a adultos coletados sobre as flores ou outra parte das plantas, e esta informação não é claramente indicada. Há uma relação de hospedeiros mais completa (Waldbauer, 1972), a que não tive aces-

so. Nos comentários seguintes, atenho-me a registros aparentemente mais seguros, provenientes principalmente das fontes indicadas na Introdução. No Brasil, os registros são extremamente fragmentados (Silva et al., 1968).

Urophora é o único gênero da subfamília Myopitinae reconhecido no Novo Mundo (Foote, 1980). O espectro conhecido de hospedeiros na Região Paleártica compreende principalmente Cardueae e também inclui Centaureae, Anthemideae, Inuleae e **Senecio** (Batra et al., 1981; White e Clement, 1987). Na California, há registros confirmados em cinco gêneros, todos na subtribo Solidagininae de Astereae (Foote e Blanc, 1963; Goeden, 1987). Com base na completa disjunção das plantas hospedeiras, há dúvidas se as espécies americanas pertencem realmente a este gênero (Goeden, 1987; H. Zwoelfer, com.pess.).

A associação de **Urophora** com Eupatorieae no presente estudo (Tabela 3.3) está fora de ambos os espectros e parece ser inédita; este gênero não foi encontrado em levantamentos intensivos em insetos de Eupatorieae na região do Caribe e América Central (Cruttwell, 1974; Cock, 1982). Por outro lado, aqui não encontrei **Urophora** em Astereae e Inuleae, o que completa a exclusão mútua dos hospedeiros de outras áreas, especialmente da América do Norte.

O gênero **Cecidochares**, único representante de Oedaspininae, está representado por duas espécies, encontradas exclusivamente em Eupatorieae (Tab.3.3). O gênero é inteiramente neotropical (Foote, 1980) e as quatro plantas hospedeiras anteriormente conhecidas são todas desta tribo (Silva et al.,1968; Cruttwell, 1974) o que indica uma associação bem definida entre estes táxons.

O gênero **Tomoplagia** é predominantemente tropical e subtropical. A maior parte das espécies foi descrita por Aczél, que publicou sua última revisão (Aczél, 1955). Os critérios deste autor são problemáticos, uma vez que diferenciou espécies baseando-se em características como a disposição de manchas na asa e em tergitos abdominais, observadas às vêzes num único indivíduo, mas que

em séries maiores revelam-se muito variáveis; a genitália não foi levada em consideração. Devido a isto, das 13 espécies reconhecidas no presente estudo por Yara V. Rocha, apenas 4 são identificadas; as demais somente poderão ser determinadas, ou estabelecidas como novas, em confronto com os tipos de Aczél.

Tomoplagia é fortemente associado com Vernonieae. No presente estudo, todos os registros são nesta tribo (Tabela 3.3). Apenas **T. salesopolitana** é encontrada em duas espécies de **Vernonia**; as demais foram encontradas em um único hospedeiro, mas, devido a sua raridade, não é seguro que sejam monófagas, com exceção de **T. argentiniensis**, registrada exclusivamente em **V. scorpioides** em cinco localidades que vão do litoral até áreas de montanha.

Os poucos registros de hospedeiro, na literatura, também referem **Vernonia** spp. como hospedeiros, inclusive nos Estados Unidos, mas há duas exceções: na California, **T. cressoni** foi criada de **Perezia** (Mutisieae, Foote e Blanc, 1963; estes não confirmam a ocorrência de larvas em **Prunus** citada por Aczél, 1955, para a região). Na Argentina, Hayward criou três espécies de **Tomoplagia** em frutos de **Citrus sinensis** e de **Psidium guajava** (citado por Aczél, 1955). Se confirmados, este gênero combinaria um número de espécies especializadas em Vernonieae com outras, polífagas e que deram um prodigioso salto de hospedeiro não só para famílias inteiramente diversas -- Rutaceae e Myrtaceae -- mas, também, mudaram de substrato, desde capítulos e galhas caulinares, para frutos carnosos.

Entre os Tefritídeos encontrados, as espécies do gênero **Xanthaciura** têm nitidamente maior número de hospedeiras. **X. chrysura** e **X.** sp.D são exclusivos de Eupatorieae. **X. biocellata**, o Tefritídeo com maior número de hospedeiras deste estudo, também está amplamente associado a Eupatorieae (10 espécies); de 305 indivíduos, apenas 2 provêm de outras tribos. Somente **Xanthaciura** sp.E foge deste padrão, estando estreitamente associada ao complexo **Aspilia / Wedelia**,

das Heliantheae.

Xanthaciura é um gênero do Novo Mundo, com 13 espécies neotropicais (Foote, 1980). **X. chrysura** foi criada de **Mikania** na Florida (Blanc e Foote, 1987). **Zinnia** (Heliantheae) é registrado para **X. unipuncta**, que pode ser a espécie **E** do presente estudo. Diversos registros fazem referência a **X. insecta**, em espécies seja de Heliantheae -- **Bidens pilosa** (Florida; Needham, 1948), **Wedelia caracasana** (Trinidad, Cruttwell, 1974); ou de Eupatorieae -- **Chromolaena odorata** (Trinidad, Bolivia), **Ageratum conyzoides**, **Eupatorium microstemon**, **Mikania micrantha** (Trinidad; Cruttwell, 1974; Cock, 1982). Estes registros provêm, possivelmente, de duas ou mais espécies próximas, assim como **Xanthaciura** spp.D e **E**, restritas, respectivamente, a Eupatorieae e Heliantheae, e que somente foram diferenciadas com base na genitália masculina por Ângelo P. Prado. De toda forma, está claro, pelos registros existentes, que **Xanthaciura** expandiu suas associações amplamente no âmbito das duas tribos indicadas, desde a Florida até o Brasil; caso os registros citados para **X. insecta** sejam efetivamente de uma só espécie, esta, embora polífaga, terá ficado restrita às duas tribos hospedeiras de seus congêneres.

As três espécies da tribo Ditrichini (Tab.3.3) são todas extremamente raras nas amostras, e não há como avaliar suas relações de hospedeiro. **Neorhabdochaeta**, criado de **Dasyphyllum leptacanthum** (Mutisieae) no Itatiaia, é um gênero muito obscuro, próximo a **Paracantha** (Foote, 1980), gênero cujas espécies na California ocorrem em **Helianthus** spp. (Heliantheae) e **Cirsium** spp. (Cardueae), (Foote e Blanc, 1963; Goeden e Ricker, 1987), incluindo a espécie introduzida **Cirsium vulgare** (Savi)Tenore (Goeden e Ricker, 1986). Apesar de serem de tribos diferentes, todas estas plantas têm capítulos grandes; é possível que nestes Tefritídeos, dos maiores do Novo Mundo, este caráter tenha sido -- e seja ainda -- parcialmente determinante para a colonização de outras hos-

pedeiras.

Os Tephritini (Tab.3.3) podem ser agregados em dois núcleos: o primeiro formado pelos gêneros **Dioxyna**, **Paroxyna** e **Plaumannimyia**; o segundo, representado por **Trupanea**, **Euarestoides** e **Goniurellia**. **Dioxyna** e **Paroxyna** são gêneros tão próximos a ponto de haver dificuldade em diferenciar as espécies do Novo Mundo (Foote, 1980); isto explica porque nos registros publicados os dois gêneros parecem estar misturados. No presente estudo, **Dioxyna** foi encontrada apenas em **Porophyllum**; **Paroxyna**, em **Bidens pilosa** e em duas Eupatorieae; **Plaumannimyia**, por sua vez, é especializado em **Baccharis** spp.

Dioxyna picciola foi criada de várias Heliantheae na California (Goeden e Blanc, 1986) e de **Bidens pilosa** na Florida (como **Paroxyna picciola**; Needham, 1949); outros registros publicados de **Dioxyna** são ambíguos. **Paroxyna** tem maior número de espécies norte-americanas, uma das quais ocorre em **Agoseris** (Lactueceae); a espécie mais interessante é **P. genalis**, que confirmadamente utiliza ao menos 12 espécies na California, incluindo Heliantheae, Astereae (mas não **Baccharis**) e Senecioneae.

Do outro complexo, **Trupanea** é sem dúvida o gênero mais importante; as quatro morfoespécies separadas têm afinidades claras, duas com Eupatorieae e duas outras com **Porophyllum ruderale**; mas, em dois casos, há também indivíduos isolados criados em plantas de outras tribos (Tab. 3.3). O gênero é grande, quase cosmopolita e é difícil enquadrar suas associações com hospedeiras. Não constam registros anteriores em Eupatorieae. Goeden (1985) discute os espectros de hospedeiros de 9 espécies da California, baseado em seus próprios registros: elas variam desde a monofagia estrita , passando por espécies oligófagas (em Inuleae ou Heliantheae) até cinco espécies polífagas, como **T. jonesi** (41 plantas de 29 gêneros em 6 tribos). Entre as espécies monófagas, interessa **T. pseudovicina**, cujo único hospedeiro é **Porophyllum gracile** -- conferindo com

a hospedeira principal de duas **Trupanea** brasileiras. Espécies chilenas deste gênero são associadas ou a Astereae ou Heliantheae (Frías, 1985).

Goniurellia e **Euarestoides**, aqui, mostram-se associadas a gêneros distintos de Astereae e Mutisieae. Ambos são gêneros panamericanos, mas suas relações com hospedeiros não são claras. Adultos de **Euarestoides arnaudi**, coletados diversas vezes sobre **Baccharis pillularis** DC. podem indicar que esta espécie, como uma de suas congêneres brasileiras, ocorre neste gênero (Foote e Blanc, 1963). **Euarestoides acutangulus**, por outro lado, é amplamente distribuída na América do Norte e indubitavelmente polífaga: tem muitos hospedeiros pelo menos em Heliantheae, Senecioneae e Astereae (Foote e Blanc, 1963; Stone e Fries, 1986).

Ainda há a notar que a espécie de **Acinia** ocorrente em **Pluchea quitoc** (Tab.3.3) condiz com **A. fucata**, única espécie norte-americana, que ocorre em três espécies de **Pluchea** (Foote e Blanc, 1963).

Para sumarizar, os Tefritídeos encontrados no presente estudo mostram uma gama de tipos de relação com plantas, que vão da monofagia estrita à polifagia. Nenhuma das espécies brasileiras mostrou-se, porém, tão exuberantemente polífaga como algumas de suas congêneres norte-americanas, notadamente **Euarestoides acutangulus**, **Paroxyna genalis** e **Trupanea** spp.; nota-se que duas das quatro espécies aqui encontradas em plantas de mais de uma tribo, pertencem a este último gênero, e uma a **Paroxyna**. Assim, há indicações de que a polifagia mais extensa é "canalizada" ou "predisposta" em alguns gêneros.

A maioria das espécies aqui encontradas são monófagas ou oligófagas, e suas relações com hospedeiras podem mostrar semelhanças estreitas com Tefritídeos congêneres de outras partes do Novo Mundo, como é o caso da combinação **Acinia** / **Pluchea**, **Cecidochares** / Eupatorieae e **Tomoplagia** / Vernonieae. Em outros casos, as relações não são tão claras, mas mostram limites definidos:

isto vale para o complexo de espécies de **Xanthaciura** em suas associações com Eupatorieae e Heliantheae.

A ausência de associações pode ser também esclarecedora. Assim, para apreender a divergência das **Urophora** do presente estudo em relação a outros continentes, importa não apenas sua associação, aqui, com Eupatorieae, mas igualmente o fato de não ter sido encontrada em Astereae ou Inuleae, em que espécies norte-americanas e européias têm hospedeiras.

Em termos de ausência de registro, o fenômeno mais marcante foi a absoluta falta de Tefritídeos nas Senecioneae aqui amostradas, tanto mais que estas compreenderam 11 espécies em diversas localidades e ambientes. Na California, espécies de **Senecio** abrigam, comprovadamente, espécies de **Tephritis**, **Trupanea** e **Paroxyna** (Foote e Blanc, 1963) e, na Europa, **Urophora stylata** (Batra et al., 1981). Mesmo **Senecio jacobaea** L., introduzida nos Estados Unidos, foi colonizada por **Paroxyna genalis**, cujo extenso espectro de hospedeiras nativas já incluía seis espécies do mesmo gênero (Frick, 1964; Goeden e Blanc, 1986). Assim, a falta de Tefritídeos nas amostras de Senecioneae do presente estudo não se explica pela ausência de grupos capazes de colonizar a tribo; esta falta representa a principal lacuna nas configurações de fauna encontradas.

Este é o primeiro caso de uma tribo inteira, numa região razoavelmente grande, que aparentemente não tem Tefritídeos associados. Isto é inesperado, dada a estreita e bem-sucedida associação evolutiva deste grupo fitófago com as Compostas (Christenson e Foote, 1960; Zwoelfer, 1982).

3.4. CECIDOMIÍDEOS

Esta família tem participação importante nas faunas de capítulos, mas tanto sua taxonomia quanto a biologia oferecem dificuldades. Os principais gê-

neros podem ser reconhecidos pelas descrições, mas a separação de espécies não foi possível. Há, além disto, o problema de separar os Cecidomiídeos por seu hábito, já que nem todos são fitófagos. Estes obstáculos são maiores para os Cecidomiídeos neotropicais, mas em absoluto não se restringem a eles; outros estudos de fauna em capítulos de Compostas têm se deparado com as mesmas dificuldades (e.g. Zwoelfer, 1985).

Os Cecidomiídeos ocorreram em um grande número de plantas e localidades (Tabela 3.4) e, ao contrário dos demais táxons fitófagos, serão tratados apenas a este nível. Todos os Cecidomiídeos encontrados pertencem à subfamília Cecidomyiinae, mas sua divisão em supertribos e tribos tem mudado de conceito (Gagné, 1968, 1973, 1986). Os gêneros encontrados podem ser enquadrados da seguinte forma:

Supertribo Cecidomyiidi
    Tribo Asphondyliini: **Asphondylia**
    Tribo Clinodiplosini: **Clinodiplosis**
Supertribo Lasiopteridi:
    Tribo Alycaulini: **Neolasioptera**
    Tribo Dasineurini: **Dasineura**

Vê-se, assim, que o conjunto de Cecidomiídeos associados com Compostas é polifilético. Os gêneros acima, junto com alguns gêneros próximos, não ocorrentes neste estudo, representam os principais Cecidomiídeos infestadores de capítulos. Entretanto, o uso de capítulos é relativamente restrito na família; um número muito maior de espécies está associado com estruturas vegetativas, em que geralmente provocam galhas, de uma extensa lista de hospedeiras, em que as Cecidomiídeos figuram com destaque (Gagné, 1968).

O gênero **Asphondylia** está associado com ao menos 28 espécies das 70 amostradas neste estudo (Tabela 3.4). Para melhor interpretar este extraordinário número de associações, seria imprescindível o reconhecimento das espécies de **Asphondylia**. Variações em diversos caracteres sugerem que um número elevado de espécies está presente nas amostras, mas sua discriminação não é clara. De fa-

to, Moehn (1959, 1960) que descreveu a maioria das espécies neotropicais conhecidas, engloba todas as espécies que obteve de capítulos de Compostas em El Salvador num único grupamento de espécies crípticas, diagnosticadas quase exclusivamente por características das larvas, especialmente o formato da espátula; estas espécies são também muito semelhantes a outras, cecidógenas em meristemas apicais, caules e folhas de Compostas.

A julgar pelos estudos de Moehn, pode-se esperar que as **Asphondylia** aqui encontradas representem de fato um conjunto de muitas espécies crípticas e, presumivelmente, de alta especialização trófica. Um grupo de espécimes (**Asphondylia** gr.G) foi separado com base em suas garras tarsais, mas mesmo este grupo poderá se revelar como combinação de diversas espécies.

Nos trabalhos de Moehn (1959, 1960) há sempre um só hospedeiro registrado para cada **Asphondylia** de capítulo, o que indica a prevalência de espécies monófagas, mas pode também ser devido à hiper-separação ("splitting") por este taxonomista. Os hospedeiros por ele registrados incluem espécies de **Vernonia**, **Eupatorium**, **Calea**, **Hymenostephium** e **Zexmenia** (os três últimos nas Heliantheae). Outros registros publicados referem-se a Heliantheae (Rogers et al., 1979; Goeden e Ricker, 1986a), inclusive **Bidens pilosa** (Needham, 1948) que no presente estudo não apresentou Cecidomiídeos. Cruttwell (1974) indica diversas Eupatorieae (**Eupatorium** sensu lato) como hospedeiras de **A. corbulae**, mas Cock (1982), ao contrário do presente estudo, não encontrou nenhum Cecidomiídeo do gênero em **Mikania**.

Tavares (1917) descreveu **Oxasphondylia ituensis**, espécie cecidógena em capítulos de **Porophyllum ruderale**, que muito possivelmente corresponde à **Asphondylia** que encontrei nesta planta, em várias localidades (Tab.3.4). **Oxasphondylia** Felt é sinônimo de **Zalepidota** Rubsaamen, mas Gagné (1968) considera a situação da espécie de Tavares incerta.

O outro gênero fitófago destacado por sua extensa associação com Compostas no Novo Mundo é **Neolasioptera**. No presente estudo ocorreu em **Baccharis trinervis** e **Conyza canadensis** (Astereae) e em duas espécies de **Mikania**. Pode-se presumir que se trate de ao menos duas espécies.

Na Argentina foram descritas duas espécies de **Neolasioptera** formadoras de galhas em diversos órgãos, inclusive inflorescências, de Astereae, uma das quais **Baccharis salicifolia** (Kieffer e Jorgensen, 1910). Há diversos outros registros de associações de **Neolasioptera** spp. com **Baccharis** e com outras Astereae incluindo **Conyza canadensis** (Moehn, 1964b; Gagné, 1968, 1971) mas são todos de espécies cecidógenas em caules.

Em capítulos de **Mikania micrantha** de Trinidad, Cock (1982) encontrou uma espécie não identificada de **Neolasioptera**; outras Eupatorieae têm capítulos infestados por espécies deste gênero, na região do Caribe e América Central (Moehn, 1964b; Cruttwell, 1974; Gagné, 1977).

A associação de **Neolasioptera** com as tribos Astereae e Eupatorieae, verificada no Brasil, repete-se assim em outras áreas da América do Sul e Central. De outro lado, a falta de ocorrências em Heliantheae no presente estudo contrasta com a América do Norte, onde há diversas **Neolasioptera** com hospedeiros nessa tribo, particularmente **Helianthus**; uma delas chega a infestar 32 espécies deste gênero (Rogers et al., 1979; Goeden e Ricker, 1986a).

Dasineura contribui também, presumivelmente com um grupo de espécies, para a fauna de praticamente todas as tribos examinadas (Tab.3.4). Duas espécies do gênero foram descritas por Kieffer e Herbst (1909,1911) na Argentina formando galhas apicais, "entre flores", em **Baccharis** spp.. **Dasineura corollae** foi descrita a partir de **Chromolaena odorata** em Trinidad, mas não foi encontrada em outras Eupatorieae (Cruttwell, 1974; Gagné, 1977).

Não obtive nenhuma **Dasineura** em Heliantheae. Walker (1936), relata uma

espécie não-identificada em **Helianthus annuus**, mas não há outro registro publicado nesta planta (Hilgendorf e Goeden, 1981) nem mesmo no extenso levantamento de Rogers et al. (1979) em 35 espécies de **Helianthus**. É possível que Walker confundisse uma espécie do gênero próximo **Mayetiola**. Nos minuciosos levantamentos de Goeden e colaboradores em Heliantheae da California (Tab.1.1) também não o encontraram, de modo que parece razoável presumir que este gênero de Cecidomiídeo não tem associações na tribo. Na Europa, **Dasineura** é comum em diversas Cynaroideae, inclusive **Cirsium** spp. (Zwoelfer, 1965; Redfern, 1983) mas, no mesmo gênero, nem as espécies nativas nem as introduzidas parecem ser utilizadas na América do Norte (Goeden e Ricker, 1986b,c, 1987a,b).

Clinodiplosis (spp.?) foram encontrados em 25 espécies de planta, rivalizando com **Asphondylia** (Tab.3.4). Há que notar, no entanto, que o hábito fitófago destes Cecidomiídeos, ao contrário dos precedentes, não é assegurado: na Região Paleártica em geral são fungívoros e apenas algumas espécies "alimentam-se e matam gemas de plantas"; mas na Região Neotropical, "muitas espécies formam galhas complexas e são específicas de hospedeiro" (Gagné, 1986). Duas espécies de **Clinodiplosis**, ambas gemívoras, foram encontradas em Eupatorieae em Trinidad (Cruttwell, 1974); há outras espécies afins, algumas cecidógenas em folhas, nesta tribo (Gagné, 1977). Com base nestas informações, os registros de **Clinodiplosis** no presente estudo são incluídos entre os fitófagos, observando a necessidade de confirmação posterior através de estudos bionômicos.

A fungivoria é tida como hábito primitivo nos Cecidomiídeos e pode ser mantida entre **Clinodiplosis** associados a Compostas não só na Região Paleártica (Zwoelfer, 1985) mas no Novo Mundo; uma espécie ocorrente em **Baccharis pilularis** é fungívora (Tilden, 1951). Gagné (1986) afirma que as **Asphondylia** readquiriram secundariamente este hábito, alimentando-se de fungos que revestem in-

teriormente suas galhas.

Além das ocorrências arroladas na Tabela 3.4, foram ainda obtidos diversas séries do gênero **Lestodiplosis**, em 15 plantas de cinco tribos. Este gênero é predador de outros insetos (Gagné, 1977) e por isto foi excluído deste estudo.

3.5. TORTRICÓIDEOS

Os Coquilídeos sul-americanos são pouco conhecidos. Sua taxonomia vem sendo revisada recentemente (Razowski e Becker, 1983); sua biologia, entretanto, permanece praticamente desconhecida. Existem, até agora, apenas dois registros de plantas hospedeiras para as espécies brasileiras da família: **Saphenista mystica**, criada de **Parthenium hysterophorus** (Razowski & Becker, 1983) e **S. praefasciata**, encontrada brocando axilas foliares de **Senecio megaphyllus** (V.O. Becker, com. pess.), ambas não representadas em minhas amostras. Os registros do presente estudo oferecem a primeira oportunidade para apreciar mais amplamente suas relações com plantas hospedeiras.

Com 12 espécies, os Tortricóideos representam o mais diversificado grupo de mariposas nestas amostras, com a primazia dos Coquilídeos (Tabela 3.5). Sua abundância, entretanto, é geralmente reduzida. Das espécies encontradas, apenas **Cochylis securifera** e **Saphenista unquifera** apareceram com abundância maior em algumas amostras.

De início, depreende-se que estas mariposas são predominantemente polífagas. Das sete espécies encontradas em mais de uma amostra, seis apresentaram três ou mais plantas hospedeiras diferentes, pertencentes a pelo menos duas tribos distintas. Com exceção de Mutisieae, as outras sete tribos coletadas apresentaram ao menos uma ocorrência de Coquilídeos.

Não há indicação de especialização efetiva, mesmo a nível supraespecífico das plantas, com a exceção de **Cochylis mimohospes**, obtido só em **Erigeron maximus**. **Saphenista fusifera** sugere uma tendência de associação preferencial com Senecioneae, mas ocorreu também em duas plantas de outras tribos. As demais espécies combinam plantas de tribos diferentes, sem qualquer padrão evidente. O caso mais extremo registrado é o de **Cochylis securifera** cujas cinco plantas hospedeiras, aqui registradas, pertencem a cinco tribos distintas.

Em sua quase totalidade, as plantas hospedeiras dos Coquilídeos que encontramos são espécies de distribuição geográfica ampla (Tabela 3.5). As exceções provêm marcadamente da Serra do Cipó: **Aspilia jolyana**, **Pseudogynoxis pohlii** e **Trichogonia** spp. endêmicas na região do Espinhaço. Muitas das demais plantas são invasoras ou ruderais. Sendo ou não representativas para os demais Coquilídeos, as espécies encontradas sugerem assim uma relação entre polifagia e amplitude de distribuição de suas plantas hospedeiras. Esta questão será retomada no Capítulo 6.

A distribuição geográfica dos Coquilídeos, embora ampla, é bastante concentrada em áreas mais frias, de maior altitude. De fato, quase todas as ocorrências que encontramos provêm de localidades a mais de 800 m de altitude (Tabela 3.5). Há duas exceções claras: **Saphenista fusifera** e **Cochylis securifera**, encontradas em duas e três localidades litorâneas, respectivamente. Um indivíduo, aparentemente de **Saphenista unguifera**, criado de **Eupatorium laxum** em Maricá está em mau estado e não assegura a ocorrência também dessa espécie no litoral. Esta ocorrência preferencial em áreas mais elevadas coincide com os demais registros brasileiros deste grupo (Razowski e Becker, 1983), provenientes quase todos dos estados do Paraná e Santa Catarina, em áreas acima de 500 m de altitude.

Em Trinidad, uma única espécie de Coquilídeo, **Phalonidia multistrigata**,

foi criada de flores de **Chromolaena odorata** e de **Mikania micrantha** (Cruttwell, 1974; Cock, 1982). Na Florida, **Bidens pilosa** é atacada por três espécies de **Phalonia** e uma de **Lorita** (Needham, 1948); outra **Phalonia** infesta capítulos e caules de **Ambrosia chamissonis** (Lessing)Greene na California, porém em outras plantas do gênero foi encontrada apenas brocando caule (Goeden e Ricker, 1974b, 1975) Outros Coquilídeos americanos são esparsamente registrados em Compostas, sempre como brocadores ou folívoros. Na Europa, no entanto, há grande número de espécies em Compostas, sendo em geral endófagos, seja em flores, caule ou raízes. Na maioria, as espécies em capítulos têm hospedeiros de uma só tribo, mas há exceções; estão associadas a todas as tribos da região Paleártica (Zwoelfer, 1965; Bradley et al., 1973). Na compilação de Powell (1980) na Região Holártica, 40% dos hospedeiros conhecidos de Coquilídeos são Compostas.

Sobre os Tortricídeos (Tortricinae e Olethreutinae) brasileiros, há poucas informações disponíveis, tanto neste estudo como na literatura. Em revisão das 35 espécies brasileiras de **Clarkeulia**, Razowski e Becker (1984) não consignam hospedeiros, se bem que *C.* **dimorpha**, que foi obtida em capítulos de **Erigeron maximus** e de **Eupatorium purpurascens** no Sertão dos Martins, tenha sido criado no Paraná de capítulos de **Mikania hirsutissima** (V.O. Becker, com.pess.). Silva et al. (1968) reproduzem informação de que **Eulia (=Clarkeulia) dimorpha** ataca folhas novas, órgãos florais e frutos de **Citrus** spp. além de abacateiro, jaboticabeira e diversas plantas ornamentais; mas a identificação do inseto deveria ser confirmada. Restringindo-se ou não a Compostas, a polifagia da espécie está comprovada.

Cruttwell (1974) encontrou duas espécies de **Amorbia** em Eupatorieae; ambas são enroladoras de folhas e é possível que o único indivíduo, deste gênero, que obtive em **Erigeron maximus** seja uma ocorrência acidental. Outro Tortricídeo encontrado por Crutwell, **Sparganothis restitutana**, desenvolve-se em capítulos e

é polífago, com hospedeiros nas Heliantheae e Eupatorieae. Needham (1948) criou duas outras espécies do mesmo gênero em capítulos de **Bidens pilosa** na Florida. Há poucas associações adicionais com Compostas no Novo Mundo, incluindo espécies com lagartas ectófagas ou costuradoras de folhas (Tilden, 1951b). **Argyrotaenia citrana**, espécie amplamente polífaga, com 40 hospedeiros em diferentes famílias, ataca diversas Senecioneae norte-americanas, inclusive **S. jacobaea**, exótica; esta mariposa enfeixa capítulos e alimenta-se entre eles (Frick, 1964) e alguma de suas congêneres brasileiras poderá ter hábito semelhante.

Tal como os Coquilídeos, os Tortricídeos de ambas subfamílias ocorrem em áreas de altitudes médias até elevadas.

3.6. GELEQUIÍDEOS

Os Gelequiídeos foram de presença ocasional nas amostras, mas a espécie mais comumente encontrada, **Recurvaria** sp. A, mostrou-se claramente polífaga, estando associada a 12 espécies hospedeiras de cinco tribos distintas (Tabela 3.6). Estes hospedeiros são todos de distribuição ampla, com a exceção parcial de **Eupatorium laxum**. Esta mariposa ocorre em todas as condições ambientais que foram examinadas, desde o litoral até acima de 1500 m de altitude, no acesso às Agulhas Negras. Por outro lado, foi bastante rara em cada uma destas localidades e apareceu em uma única amostra de várias plantas hospedeiras (**Ageratum fastigiatum, Erigeron maximus** e **Erechtites valerianaefolia**) que foram extensamente coletadas em outras áreas, incluindo algumas onde a mariposa foi encontrada em outros hospedeiros. Devido a sua raridade nas amostras onde apareceu, não se pode dizer se esta mariposa utiliza diferencialmente as plantas em loca-

lidades distintas, sendo um "especialista local" no sentido de Fox e Morrow (1981), ou se estas diferenças são somente um efeito da amostragem, o que em princípio parece mais plausível.

Espécies não identificadas de **Recurvaria** comem flores e frutos de Eupatorieae em Trinidad (Cruttwell, 1974; Cock, 1982); lá, os hospedeiros incluem **Mikania micrantha**, enquanto que no presente estudo nenhuma **Mikania** foi infestada (Tabela 3.6). Outros Gelequilídeos, associados a Compostas em áreas temperadas, são minadores ou costuradores de folhas ou mesmo inquilinos facultativos de galhas (Tilden, 1951b), mas não parecem incluir comedores de capítulos (Batra et al., 1981).

3.7. PTEROFORÍDEOS

Junto com os Piralídeos, os Pteroforídeos são predominantes, em número de indivíduos, entre os Lepidópteros associados a capítulos de Compostas, sendo no entanto representados por seis espécies (Tabela 3.7), das quais duas com apenas um indivíduo; somente **Adaina** sp. e a espécie E apareceram por vezes em números bastante elevados.

Os Pteroforídeos têm muitas plantas hospedeiras: **Adaina** sp. apresenta 17 hospedeiros diferentes, e a espécie **E** está associada a pelo menos oito espécies de plantas. No entanto, o grupamento taxonômico destes hospedeiros é bem mais definido do que nos Coquilídeos. Os hospedeiros dos dois Pteroforídeos mais comuns distribuem-se, respectivamente, em três e duas tribos de Compostas, com muito menor diversificação do que os Coquilídeos. Mais importante, porém, é que cada Pteroforídeo demonstra uma nítida associação preferencial a uma tribo particular. O Pteroforídeo **E** é claramente associado às Astereae e só não é exclusivo desta tribo devido a duas ocorrências isoladas em Eupatorieae. As sete

Astereae em que esta mariposa foi encontrada incluem tanto espécies amplamente distribuídas, como os **Erigeron** spp. e **Baccharis trinervis**, quanto espécies restritas a áreas de maior altitude da Mantiqueira, como **Baccharis discolor** e **B. leucopappa**.

Adaina sp., a mais comum desta família, está principalmente associada com Eupatorieae, embora tenha também hospedeiros em outras tribos. Como na espécie precedente, estas exceções são todas plantas de distribuição geográfica extensa, dentre as Astereae (**Erigeron maximus**, **Baccharis trinervis**) e Senecioneae (**Erechtites valerianaefolia**, **Senecio brasiliensis**) abrangidas neste estudo; nas Eupatorieae, ao contrário, as plantas hospedeiras incluem também espécies de distribuição geográfica restrita, como **Mikania hoehnei**, de restinga, e **Trichogonia apparicioi**, endêmica da Serra do Cipó.

O Pteroforídeo **C**, terceiro em abundância, foi obtida exclusivamente nas três espécies de **Senecio** coletadas nas Agulhas Negras, acima de 2000 m de altitude, com maior densidade em **S. oleosus**. Parece portanto ser mais especializado que os demais, uma vez que não ocorreu em nenhuma amostra de outras plantas mais ou menos amplamente distribuídas desta tribo, nem mesmo de **S. brasiliensis**, mas esta restrição pode ser decorrente de sua distribuição geográfica restrita.

Os Pteroforídeos distinguem-se dos Coquilídeos também quanto à distribuição geográfica. Ao contrário destes últimos, as espécies mais abundantes, **Adaina** sp. e Pteroforídeo **E** ocorreram com igual frequência em toda a gama de ambientes estudados, desde o litoral até altitudes acima de 2000 m.

Os Pteroforídeos têm uma estreita ligação com as Compostas, talvez maior que os Coquilídeos, mas a maioria das espécies alimenta-se externamente de folhas ou flores, e as espécies endófagas são geralmente brocas de caule (Meyrick, 1910). O gênero mais comumente citado em Compostas norte-americanas

é **Oidaematophorus**, com espécies brocadoras em **Ambrosia** spp. (Goeden e Ricker, 1976c e anteriores), **Solidago** spp. (Fontes et al., 1988), **Baccharis** spp. (Tilden, 1950; Boldt e Robbins, 1987; Palmer, 1987) ou folívoras em **Vernonia interior** (Schwitzgebel e Wilbur, 1942b). Outro gênero comum, **Platyptilia**, tem duas espécies comedoras de capítulos, uma das quais encontrada em Senecioneae (talvez outras tribos também; Frick, 1964); a outra, associada a muitas espécies da tribo Cardueae, é facultativa em capítulos pois também broca caules ou folhas (Goeden e Ricker, 1986b,c, 1987a; Turner et al., 1987).

Adaina ambrosiae é comum em **Ambrosia** spp. na California, mas é ectófaga e exclusivamente folívora (Goeden e Ricker, 1976c e refs. anteriores). Somente em registros neotropicais aparece uma espécie, **A. bipunctata**, endófaga somente em capítulos de **Eupatorium** (sensu lato) e **Mikania micrantha** (Cruttwell, 1974; Cock, 1982), com uma referência adicional desta espécie em **Pluchea purpurascus** (sic). Por outro lado, é notável que a única espécie centro-européia **Adaina microdactyla**, tenha como hospedeiro exclusivo **Eupatorium cannabinum** L. (Hannemann, 1977), única espécie nativa do gênero na Europa (Robinson e King, 1977).

A constância de associação dos Pteroforídeos com as Compostas é ainda mais evidente se consideramos que os gêneros **Oidaematophorus** e **Platyptilia** são, aparentemente, os principais associados de Compostas de várias tribos, não só na América do Norte como na Europa continental (Hannemann, 1977) e no Japão (Yano, 1963).

3.8. PIRALÍDEOS

A Tabela 3.8 apresenta os hospedeiros e localidades de ocorrência dos Piralídeos (Phycitinae). Duas das quatro espécies desta subfamília ocorreram

em grande número de plantas diferentes, distribuídas por cinco tribos de Compostas. Embora tendo 15 e 11 espécies hospedeiras distintas, respectivamente, nota-se que estas plantas são quase inteiramente diferentes para as mariposas, inclusive com tribos distintas: **Phycitodes mucidella** ocorre amplamente em Astereae e Senecioneae, com registros adicionais em Inuleae e Tageteae; **Unadilla erronella** infesta um grande número de Eupatorieae e Vernonieae, também sendo registrada sobre Inuleae e Heliantheae. Apenas **Pluchea quitoc** sobrepõe, marginalmente, os espectros de hospedeiros das duas mariposas.

Ambas as espécies ocorreram em muitas localidades, mas são quase ausentes em maiores elevações. **P. mucidella** ocorreu em somente duas localidades a cerca de 1600 m (4% dos espécimes) e nenhuma vez acima desta altitude. Desta forma, embora tenha 5 Senecioneae entre suas hospedeiras, os **Senecio** da parte culminante da Mantiqueira parecem estar fora de seu alcance. **Unadilla erronella** é ainda mais limitada, não tendo sido encontrada acima de aproximadamente 900 m.

Tanto **Unadilla** como **Phycitodes** são gêneros cosmopolitas. No Havaí, há duas espécies de **Unadilla**, ambas associadas a Compostas (Zimmerman, 1978). Uma delas, endêmica, forma galhas caulinares em **Bidens cosmoides**; a outra, talvez exótica, utiliza Heliantheae (**Bidens, Dahlia**) bem como Tageteae (**Tagetes**) e Eupatorieae (**Ageratum conyzoides**) como hospedeiros. Heinrich (1956), na descrição de **Unadilla floridensis**, nos Estados Unidos, menciona **Pulchea** (sic) **odorata** e **Melanthera radiata** (Heliantheae) como plantas hospedeiras.

O gênero **Phycitodes** pertence ao grupo de **Homoeosoma**. Heinrich (1956) coloca a espécie sul-americana **H. olivaceella** Ragonot como subespécie de **Rotruda mucidella** (Ragonot). Esta, por sua vez, é referida como subespécie de **Phycitodes albatella** (Ragonot) por Hodges et al.(1983), que não cita **olivaceella**. Assim, a situação exata da espécie do presente estudo é ainda incerta. Para **Rotruda mucidella mucidella** e **R. mucidella reliquella**, Heinrich

(1956) cita espécies de Astereae (**Aster**), Cynareae e Lactuceae como plantas hospedeiras.

Em **Homoeosoma**, há outras espécies associadas a Compostas, a mais conhecida sendo **H. electellum**, que nos Estados Unidos é praga de girassol (Walker, 1936) e tem plantas hospedeiras principalmente em outras Heliantheae, mas também em Astereae e Anthemideae, além de ter sido criada em flores de **Opuntia** e algodão e em laranjas (Heinrich, 1956). Frick (1964) comenta uma possível tentativa de colonização de **Senecio jacobaea** por esta espécie.

No Uruguai, Biezanko et al. (1957) registram **Homoeosoma nebulellum** em capítulos de girassol. No Havaí, Zimmerman (1978) encontrou uma espécie provavelmente endêmica de **Homoeosoma** em **Wilkesia** (Heliantheae). Na Europa, outras espécies deste gênero são associadas com várias espécies de Cynaroideae (Zwoelfer, 1965) e de outras tribos (Batra et al., 1981). Cameron (1935) refere três espécies ocorrentes em **S. jacobaea** na Inglaterra.

Parece se desenhar um padrão para estas associações. O grupo **Homoeosoma / Phycitodes** tem associação prevalente com Heliantheae nos Estados Unidos e outras áreas. Em regiões diferentes, associa-se mais com Cynaroideae, Senecioneae, Astereae e Anthemideae. Estas tribos são originárias ou têm maior distribuição em regiões temperadas (Jaeger, 1987) e a relação mostrada é bastante consistente com a espécie do presente estudo, com a estranha exceção de sua ausência exatamente em Heliantheae.

Com **Unadilla** a situação é ainda mais clara. Seus hospedeiros prevalentes, aqui, são de tribos acentuadamente tropicais, Eupatorieae e Vernonieae; os registros secundários em Heliantheae e Inuleae sobrepõem-se perfeitamente aos hospedeiros de outras espécies do gênero, mantendo uma distribuição tropical e subtropical.

3.9. GEOMETRIDEOS

Os Geometridae distinguem-se dos demais Lepidópteros comentados pela maior mobilidade de suas larvas na planta, tendo inclusive a capacidade de mudar para outra planta, se necessário. Não sendo endofíticas como as demais, dificilmente se esperaria que sua especialização em hospedeiro fosse mais estrita que a de outras famílias. De fato, embora não tivessem frequência muito alta nas coletas, as três espécies encontradas em três ou mais amostras utilizaram mais de um hospedeiro (Tabela 3.9). Mesmo tendo plantas hospedeiras em seis tribos distintas, parece haver uma certa predileção por Eupatorieae, que concentra as plantas de alimentação de dois Geometrídeos. Guardada sua condição polífaga, estas espécies são relativamente restritas em plantas de alimentação em comparação com a espécie D (Oenochrominae), cujos hospedeiros pertencem a quatro tribos, contando várias espécies de Eupatorieae e Vernonieae. Os Geometrídeos também sugerem uma maior concentração em espécies de plantas de distribuição ampla, mas há exceções como **Mikania hoehnei** e **Trichogonia apparicioi**.

Geometrídeos ocorrem com alguma frequência em Compostas de outras regiões. Needham (1948) encontrou duas espécies em **Bidens pilosa**, dos gêneros **Synchlora** e **Eupithecia**; estes, junto com **Racheospila** e **Chloropteryx** têm espécies em **Chromolaena odorata** (Cruttwell, 1974). Várias espécies de **Eupithecia** ocorrem em Senecioneae e outras plantas na América do Norte (Frick, 1964) e em **Senecio jacobaea** na Inglaterra (Cameron, 1935).

Outras famílias de Lepidópteros, além das citadas, apareceram muito esporadicamente. Entre elas destacam-se os Lycaenidae (?**Thecla** sp.), cujas lagartas são às vezes encontradas sobre os capítulos, chamando a atenção sua notável semelhança, especialmente de cor, com as inflorescências de que se alimentam.

3.10 HEMÍPTEROS

Este grupo está representado por um número relativamente elevado de espécies (Tabela 3.10), porém em grande parte polífagas, com hospedeiros em diversas famílias além de Compostas. Isto é esperado em decorrência de serem ectófagos, com a mobilidade não só dos adultos (que, em contraste com endófagos, se alimentam nas plantas assim como os imaturos) mas, potencialmente, também das ninfas.

Mesmo no caso das espécies polífagas comuns, há algumas surpresas. Assim, **Nysius californicus** é tido ocorrente em diversos hospedeiros inclusive milho e algodão (Silva et al., 1968). Mas, como mostra a Tabela 3.10, esta espécie, como outra do mesmo gênero, ocorreu exclusivamente em Eupatorieae, desde o litoral até a Serra do Cipó. A identificação de **N. californicus** precisa ainda confirmação; mas, ainda assim, não se espera de um inseto eminentemente polífago que, no âmbito de uma das famílias que ataque, esteja restrito a uma tribo em particular. Além de eventuais erros de identificação nos registros publicados, é possível que muitas plantas, especialmente as cultivadas, sejam usadas oportunisticamente por adultos; as Eupatorieae, em contrapartida, podem ser bons candidatos às plantas de desenvolvimento das ninfas das duas espécies de **Nysius**.

O Mirídeo **Taylorilygus pallidulus** ocorre até a América do Norte. No presente estudo, ocorreu em três tribos, mas 80% destas ocorrências são em 5 espécies de Astereae, indicando uma associação preferencial. Boldt e Robbins (1987) citam a coleta deste Mirídeo por Bennett, no Brasil. Nos Estados Unidos, ocorre em **Baccharis** spp. (Palmer, 1987; Boldt e Robbins, 1987) e **Solidago** spp. (Fontes, 1988), ambos gêneros de Astereae; ocorre também ocasionalmente, na

California, em **Hymenoclea** (Goeden e Ricker, 1986a) mas esta é o único registro em Heliantheae ou em qualquer tribo fora Astereae, nas fontes consultadas (Tabela 1.1). Este é, portanto, outro caso de uma espécie polífaga cujas preferências por uma tribo hospedeira se mantêm ao longo de uma extensão geográfica apreciável.

Merece também destaque o gênero **Harmostes**, exclusivamente americano, com maioria de suas 25 espécies na América do Sul (Goellner-Scheiding, 1978); cinco destas foram coletadas nas Compostas estudadas (Tabela 3.10), mas apenas uma é oligófaga em Astereae, e outra sugere preferência pela mesma tribo. Embora também sejam ocorrentes em outras famílias (Silva et al., 1968), a grande maioria dos registros é em Compostas; ainda assim, ao contrário das espécies anteriormente comentadas, não há preferência definida nos hospedeiros, nem nos registros deste estudo, nem nas espécies norte-americanas, que igualmente combinam plantas de diferentes tribos em sua dieta.

O caso mais intrigante, entre os Hemípteros, é o de **Dicyphus cucurbitaceus** (Spinola) identificado por J.C.M. Carvalho, após supor inicialmente tratar-se de um **Cyrtopeltis**; os gêneros são difíceis de diferenciar (J.C.M. Carvalho, com.pess.). Esta espécie é encontrada "em cucurbitáceas e fumo" (Carvalho, citado em Silva et al., 1968) e quase todos os registros dos dois gêneros acima são em Solanáceas (Silva et al., 1968). Assim, torna-se difícil entender como este Mirídeo surge como uma das mais especializadas dentre as espécies fitófagas observadas. Seu único aparecimento é no alto do Itatiaia, acima de 2200 m, onde muitos adultos e ninfas foram coletados em **Senecio oleosus**, mas nenhum indivíduo apareceu nas duas outras espécies de **Senecio**, sintópicas e razoavelmente abundantes.

3.11. OUTROS GRUPOS

Drosofilídeos

Apareceram raras vezes. Um espécime foi criado de **Vernonia velutina**, no Itatiaia. Os demais, aparentemente de outra espécie, obtidos de **Baccharis trinervis** (Passa Quatro, 1; São Bento, 26) e de **B. discolor** (Agulhas Negras, 1; Campos do Jordão, 19); notavelmente, todos emergiram de capítulos masculinos. Este é o único caso de discriminação clara por sexo de capítulos, entre os insetos associados a **Baccharis**. Nos levantamentos de entomofaunas verificados (Tabela 1.1) não há referência a **Drosophila**, mas Hunter (1978) descreve espécies criadas na Colômbia em flores, respectivamente, de **Espeletia** spp., **Montanoa ovalifolia** e um **Chrysanthemum** cultivado (todas Heliantheae). Segundo Hunter, estas espécies pertencem a um grupo antófilo definido, dentro do subgênero **Phloridosa**.

Apionídeos

Apionídeos ocorreram em três plantas: **Vernonia velutina** (Itatiaia e Passa Quatro; 3 amostras, 23 espécimes), **Mikania cordifolia** (Campinas; 3 amostras, 39 espécimes) e **Mikania hoehnei** (Maricá; 3 amostras, 41 espécimes). Embora semelhantes, trata-se claramente de três espécies distintas, uma em cada planta. Isto, junto com sua frequência e abundância razoavelmente elevadas, nas plantas hospedeiras, e a completa ausência em outras plantas sintópicas, indica que o grupo está entre os mais especializados dos fitófagos do presente estudo.

Cruttwell (1974) criou **Apion brunneonigrum** em capítulos de **Eupatorium** spp. (s.l.), únicos hospedeiros conhecidos par esta espécie sul-americana. Cock (1982) obteve **A. luteirostre** em capítulos de **Mikania micrantha** e **M. vitifolia**, mas não de **M. cordifolia**, em diversos países da América do Sul.

Trata-se certamente de uma espécie próxima às duas que obtive em **Mikania** spp., mas é curioso que, ao contrário exato de Cock, em minhas amostras **M. cordifolia** seja utilizada e **M. micrantha**, não.

4. RIQUEZA TOTAL DE ESPÉCIES

4.1. VARIÁVEIS

O número de espécies fitófagas ocorrentes em diferentes plantas foi examinado por diversos métodos, em parte originais. Nos trabalhos publicados emprega-se correntemente o total de espécies catalogadas como estimador do total "real" de espécies associadas à planta no universo geográfico considerado (p.ex. Lawton e Price, 1979; Kennedy e Southwood, 1984; Southwood, 1960). Nos estudos, mais escassos, baseados em observações originais, as análises pressupõem igualmente que os censos realizados são completos, de modo que o total de espécies de insetos encontrado pode ser tomado como estimador da riqueza total (v. Zwoelfer, 1985). Alguns poucos estudos aferem diretamente o "esgotamento" da riqueza nos censos analisados; isto, evidentemente, só é possível em estudos de entomofaunas restritas e exaustivamente estudadas (Cynipidae cecidógenos em **Quercus**, Cornell, 1985a; entomofauna de **Pteridium**, Lawton, 1984).

No presente estudo, não é possível utilizar o total bruto de espécies de insetos registrados para cada planta como estimador da riqueza total, uma vez que, na maioria das plantas, os censos não dão mostra de saturação no âmbito das coletas obtidas. Para superar este problema, primeiramente foi considerada a estrutura global dos dados (Tabela 4.1).

As variáveis tratadas nas análises seguintes podem ser divididas em três grupos:

a) "variáveis de esforço":

nº de localidades de coleta, nº de amostras, nº de indivíduos (plantas) amostradas, e peso seco total das amostras. Estas variáveis foram caracteriza-

TABELA 4.1. Matriz de correlações simples de riqueza total de especies. Para maior clareza, são apresentados separadamente apenas os segmentos mais relevantes da matriz. (a) Variáveis de esforço de coleta. Acima da diagonal, correlações de log (valores); abaixo da diagonal, valores não transformados. (b) Correlações entre variáveis descritoras das espécies de plantas. (c, d) Correlações entre descritores das plantas (colunas) e de esforço de coleta (c) e riqueza de insetos (d). (e) Correlações entre riqueza de espécies de insetos e descritores de esforço de coleta; entre parenteses, correlações entre valores log-transformados, log(x+1) para riqueza e log(x) para esforço. Número de espécies = 70, g.l. = 68.

(a)		NLOCS	NAMS	NIND	PESAM		
	NLOCS		.837	.810	.633		
	NAMS	.911		.958	.739		
	NIND	.911	.980		.816		
	PESAM	.690	.734	.806			
(b)		CAP	GENB	TRBR	ATO	ARE	ZA
	GENB	-.192					
	TRBR	.013	.556				
	ATO	-.246	-.136	-.091			
	ARE	-.170	-.142	-.060	.859		
	ZA	-.181	-.181	-.112	.344	.380	
(c)	NLOCS	-.140	-.208	-.312	.571	.650	.573
	NAMS	-.174	-.221	-.105	.515	.594	.508
	NIND	-.174	-.210	-.066	.535	.613	.525
	PESAM	-.082	-.039	-.075	.409	.485	.370
(d)	TEF	-.042	.062	.301	.344	.380	.257
	AGR	-.112	-.069	-.077	.263	.332	.264
	TORT	-.122	.006	.043	.265	.363	.269
	DIPT	-.147	.117	.174	.374	.464	.327
	LEP	-.179	-.044	.008	.424	.486	.389
	ENDO	-.179	.060	.122	.435	.521	.386
	FITO	-.174	.023	.092	.449	.534	.408

(e)	NLOCS	NAMS	NIND	PESAM
TEF	.447(.390)	.510(.424)	.497(.409)	.441(.332)
AGR	.340(.316)	.271(.302)	.290(.302)	.271(.263)
TORT	.617(.583)	.514(.532)	.534(.513)	.489(.434)
DIPT	.486(.490)	.511(.564)	.526(.567)	.535(.515)
LEP	.721(.670)	.680(.694)	.705(.678)	.642(.575)
ENDO	.644(.604)	.640(.661)	.661(.654)	.640(.575)
FITO	.705(.644)	.711(.698)	.742(.697)	.684(.601)

AGR: no. de Agromizideos. ARE: classe de distribuição na região Sudeste. ATO: classe de distribuição geográfica total. CAP: peso seco do capítulo. DIPT: no. de Dipteros. ENDO: no. de endófagos. FITO: no. de fitófagos. GENB: no. de espécies do gênero no Brasil. LEP: no. de Lepidópteros. NAMS: no. de amostras. NINDS: no. de indivíduos coletados. NLOCS: no. de localidades amostradas. PESAM: peso seco total de amostras. TEF: no. de Tefritídeos. TORT: no. de Tortricoídeos. TRBR: no. de espécies da tribo no Brasil. ZA: no. de zonas altitudinais.

das na seção de Métodos. Cada uma pode representar o do volume total de coleta de cada espécie de planta. Como a Tabela 4.1(a) mostra, todas são fortemente correlacionadas entre si. No entanto, há nuances que as diferenciam. Os números de amostras e de indivíduos são quase equivalente, pela padronização das amostras em 20 indivíduos; ambas representam o volume "agregado" de coleta da planta, indiferente à escala de espaço das plantas coletadas. Já o número de localidades de coleta reflete uma distância da ordem de dezenas de quilômetros, entre quaisquer duas unidades, de modo que os incrementos de espécies verificados neste caso estarão mais diretamente associados à diversidade beta, em contraste com as duas variáveis anteriores. Por fim, também o peso total de amostras indica o esfoço total de coleta mas, neste caso, "normalizado" para biomassa ao invés de número de plantas.

b) "variáveis bionômicas":

tamanho (peso seco) de capítulo da espécie (PECAP); isolamento taxonômico -- número de espécies brasileiras no gênero (GENB) e na tribo (TRBR) da planta; distribuição geográfica, respectivamente em classes de amplitude total (ATO), amplitude na região do estudo (ARE), e amplitude altitudinal (ZA) de ocorrência da planta.

c) "variáveis resposta":

o número de espécies de insetos registrado na espécie de planta. Para as análises de riqueza total, foram considerdos os seguintes grupamentos: número de espécies (St) de Tephritidae (TEF), Agromyzidae (AGR), Tortricoidea (TORT); Diptera total (DIPT), Lepidoptera total (LEP); endófagos total (ENDO) e fitófagos total (FITO). As razões e os critérios para estes grupamentos foram apresentados anteriormente.

O principal objetivo destas análises é a detecção de eventuais relações entre as variáveis resposta e as bionômicas, ou seja, relações entre caracte-

rísticas ecológicas das diferentes espécies de plantas e o número de espécies de insetos que as utilizam. Para evidenciar tais relações em amostras limitadas, entretanto, é necessário ponderar o esforço de coleta que produziu a informação para as diferentes espécies de plantas.

A Tabela 4.1 mostra que, de modo geral, os St são muito mais altamente correlacionados com as variáveis de esforço (e) do que com as bionômicas (d). A Tabela 4.1(e) também contrasta os coeficientes de correlação entre as variáveis não-transformadas, com os seus correspondentes, entre parênteses, após transformação log-log (log(St+1) para os St e log (N) para as variáveis esforço). Na maioria dos casos, a transformação log-log produziu correlações menores ou marginalmente maiores que os valores não-transformados; correlações de St não-transformados com log(esforço) foram sempre inferiores às alternativas apresentadas na tabela, o que confere com a tendência geral das relações espécies-área já investigadas (Connor e McCoy, 1979; Sugihara, 1981). Apesar destas transformações serem empregadas quase universalmente, o exame grosseiro dos coeficientes de correlação, no presente estudo, não indica que produzam um ajuste sensivelmente melhor. A bem da consistência e comparabilidade das séries de contrastes examinados, todas as análises desta seção foram feitas com valores não-transformados.

Havia a expectativa, a priori, de encontrar um ajuste mais estreito dos St com o peso seco do que com o número de plantas coletado, por representar uma unidade comum mais adequada para comparações interespecíficas de "densidade de espécies" (sensu Zwoelfer, 1982, 1984). No entanto, como se vê na Tabela 4.1(e), apenas o St de Diptera apresenta correlação mais alta com o peso seco (PESAM); as demais categorias de insetos mostram correlação mais elevada com as demais variáveis de esforço, que se alternam no ranking relativo de associação.

A associação dos St com as classes de distribuição geográfica, embora razoavelmente alta e supostamente significativa em diversas combinações (Tabela 4.1(d)), é muito afetada pelas altas correlações das variáveis de distribuição com as medidas de esforço (Tabela 4.1(b)). Esta questão será tratada adiante. Antes, cabe notar que, dos três critérios de caracterização da distribuição, o altitudinal está sempre mais fracamente correlacionado com os St -- com uma exceção trivial (Tabela 4.1(d)). Entre os critérios de distribuição "horizontal", a amplitude de distribuição na região (ARE), conforme o esperado, é uniformemente mais correlata com os St (e, inevitavelmente, com as variáveis de esforço!), do que a amplitude de distribuição geográfica total (ATO). Por isto, nas análises que incluíam apenas um destes critérios foi sempre utilizada a Amplitude Regional.

Além das variáveis já indicadas, era necessário verificar se as correlações relativamente baixas entre as variáveis bionômicas e os St não poderiam ser devidos a heterogeneidade no conjunto de plantas. Consequentemente, algumas análises incluiram comparações entre tribos, para examinar sua contribuição à variação nos St.

É importante ressaltar que estas análises, como as dos próximos dois capítulos, devido à estrutura dos dados, têm um caráter exploratório, privilegiando adetecção relações entre fatores, mais do que o teste estatístico das hipóteses em si.

4.2. DISTRIBUIÇÃO GEOGRAFICA E TRIBOS

A distribuição geográfica é, isoladamente, o parâmetro de maior interesse na proposta inicial do trabalho. Devido às restrições para análises multivariadas referentes a St, esta variável foi destacada para ser examinada à parte.

Como já indicado, a variável mais apropriada era a de Amplitude na Região (ARE); por se tratar de uma classificação em três níveis, embora ordinal, não é apropriado tratá-la como variável escalar em análises de regressão (embora isto tenha ocasionalmente sido feito em trabalhos semelhantes; cf. a variável "forma de folha" empregada por Lawton e Price, 1979, e Fowler e Lawton, 1982).

O efeito de área de distribuição sobre os **St** foi examinado através de análises de covariância (Ancova); devido ao evidente efeito do esforço de coleta, uma das variáveis representantes do esforço foi incluída como covariável. Como fator adicional, foi incluído Tribo, por ser a mais importante fonte potencial de heterogeneidade adicional entre espécies de plantas.

A sequência utilizada para estas análises, tomando como variáves resposta os diferentes grupamentos de insetos associados, foi a seguinte:

1) Análises de covariância unifatorial separadas para fatores **Área** e **Tribo**, com a covariável **Nº Localidades**. Foram incluídas as cinco tribos com no mínimo seis espécies (Astereae, Eupatorieae, Heliantheae, Senecioneae e Vernonieae).

2) Verificação da homogeneidade de regressões de cada Ancova. Para isto, foi descontado do resíduo total da Ancova a soma dos resíduos das regressões individuais de **St** sobre cada classe dos fatores, indicado como resíduo "comum" nas tabelas. Esta diferença é o resíduo correspondente à heterogeneidade "entre regressões" das diferentes classes (**tribos** ou **classes de área**, respectivamente) e sua significância é testada através de um teste **F** do seu Quadrado Médio com o Q.M. do resíduo "comum" como denominador (Huitema, 1983).

3a) Caso a heterogeneidade entre regressões de uma (ou ambas) das Ancovas seja significativa a 5%, a respectiva Ancova é imprópria para testar diferenças entre as classes do fator evidenciado. Neste caso, a análise da relação entre o **St** e o fator em questão foi concluída com a inspeção dos coeficientes de regressão simples sobre Nº de localidades (b), cuja significância foi verificada

com o teste t usual (unicaudal, neste caso, pois a hipótese nula é de que o coeficiente é igual ou menor que zero).

3b) Quando a Ancova não foi descartada devido a heterogeneidade entre regressões, seu resultado testa para diferenças entre classes do fator, após ajuste para o esforço de coleta.

3c) Para os St em que nenhuma das Ancovas unifatoriais foi rejeitada por heterogeneidade entre regressões, foi realizada uma Ancova bifatorial, que permitiu também testar para interação entre os fatores Tribo e Área. Para a validação destas Ancovas, seria desejável testar a homogeneidade das regressões de cada combinação entre classes dos dois fatores (Huitema, 1983), ou seja, Astereae de Área 1, Astereae de área 2 ... até Vernonieae de área 3. Nos dados considerados, isto não é possível pois diversas combinações têm apenas 1 caso (uma espécie de planta). Como melhor aproximação, foi tomada a homogeneidade, previamente estabelecida, das regressões sobre cada fator, mantendo a atenção à significância da interação entre fatores.

Os resultados das análises segundo este procedimento são apresentados nas Tabelas 4.2 até 4.8, referentes aos diferentes grupamentos de insetos associados.

Tefritídeos

Nesta família (Tabela 4.2), a Ancova de Tribos exclui Senecioneae, nas quais estes insetos estão inteiramente ausentes; mesmo entre as outras quatro, a heterogeneidade entre regressões é significativa ($p<.05$). Os coeficientes de regressão das Astereae e Heliantheae não são significativamente diferentes de zero; o baixo número de espécies amostrado nestas duas tribos sugere que a heterogeneidade entre regressões é afetado pelo tamanho amostral. No entanto, a taxa de acumulação de Tefritídeos com localidades é duas vezes maior em

TABELA 4.2. Análises de Covariância do número total de espécies de Tefritídeos por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

TEFRITÍDEOS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	29.592	1	29.592	17.833	.000
Tribos	6.225	3	2.075	1.250	.302
Resíduo	76.332	46	1.659		
entre regrs.	12.845	3	4.282	2.900	<.05
comum	63.487	43	1.476		

Regressões por tribo, sobre Nlocs

TRIBO	b	gl	t	p
Astereae	.057	5	.190	>.25
Eupatorieae	.631	20	2.781	<.01
Heliantheae	.245	4	.961	>.10
Vernonieae	1.286	14	8.167	<.001

TEFRITÍDEOS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	12.365	1	12.365	7.761	.008
Áreas	7.675	2	3.838	2.409	.099
Resíduo	74.882	47	1.593		
entre regrs.	7.624	2	3.812	2.551	<.10
comum	67.258	45	1.495		

MÉDIAS POR ÁREA	SIMPLES	AJUSTADA
1	.78	1.14
2	1.00	.86
3	2.33	1.91

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

TABELA 4.3. Análises de Covariância do número total de espécies de Agromizídeos por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

AGROMIZÍDEOS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	3.811	1	3.811	5.843	.018
Tribos	8.968	4	2.242	3.437	.014
Resíduo	36.525	56	.652		
entre regrs.	7.881	4	1.970	3.577	<.025
comum	28.643	52	.551		

Regressões - tribos sobre n.locs.

TRIBO	b	gl	t	p
Astereae	.721	5	2.669	<.05
Eupatorieae	-.033	20	.275	>.25
Heliantheae	.415	4	1.833	>.05
Senecioneae	.151	9	.889	>.25
Vernonieae	.250	14	1.555	>.05

AGROMIZÍDEOS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	2.101	1	2.101	2.704	.102
Áreas	.413	2	.207	.266	.770
Resíduo	45.080	58	.777		
entre regrs.	1.826	2	.913	1.182	>.10
comum	43.254	56	.772		

MÉDIAS POR ÁREA	SIMPLES	AJUSTADA
1	.47	.61
2	.86	.79
3	1.00	.82

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

TABELA 4.4. Análises de Covariância do número total de espécies de Tortricoídeos por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

TORTRICOÍDEOS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	24.387	1	24.387	33.447	.000
Tribos	.915	4	.229	.314	.868
Resíduo	40.832	56	.729		
entre regrs.	6.754	4	1.688	2.576	<.05
comum	34.078	52	.655		

Regressões por tribo, sobre Nlocs

TRIBO	b	gl	t	p
Astereae	.992	5	3.337	<.025
Eupatorieae	.335	20	2.642	<.01
Heliantheae	.415	4	1.833	>.05
Senecioneae	.446	9	3.003	<.01
Vernonieae	.607	14	3.265	<.01

TORTRICOÍDEOS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	17.368	1	17.368	32.143	.000
Áreas	10.408	2	5.204	9.631	.000
Resíduo	31.339	58	.540		
entre regrs.	6.662	2	3.331	7.559	<.01
comum	24.677	56	.441		

Regressões por área, sobre Nloc

CLASSE DE ÁREA	b	gl	t	p
1	-.185	28	.797	>.10
2	.752	12	5.764	<.001
3	.177	16	1.051	>.10

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

TABELA 4.5. Análises de Covariância do número total de espécies de Dípteros por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

DÍPTEROS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	83.171	1	83.171	16.005	.000
Tribos	28.000	4	7.000	1.347	.263
Resíduo	291.003	56	5.196		
entre regrs.	24.055	4	6.014	1.171	>.25
comum	266.948	52	5.134		
MÉDIAS POR TRIBO	SIMPLES		AJUSTADA		
Astereae	4.00		3.28		
Eupatorieae	3.27		3.23		
Heliantheae	3.33		3.40		
Senecioneae	1.45		1.45		
Vernonieae	2.63		2.99		

DÍPTEROS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	33.625	1	33.625	6.345	.014
Áreas	11.650	2	5.825	1.099	.341
Resíduo	307.353	58	5.299		
entre regrs.	.490	2	.245	.045	>.25
comum	306.862	56	5.480		
MÉDIAS POR AREA	SIMPLES		AJUSTADA		
1	1.90		2.45		
2	3.00		2.74		
3	4.39		3.67		

DÍPTEROS	ANCOVA: TRIBOS x ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	34.222	1	34.222	6.268	.015
Tribos	16.353	4	4.088	.749	.566
Áreas	4.419	2	2.210	.405	.675
Tribos x Areas	30.265	8	3.783	.693	.697
Resíduo	251.146	46	5.460		

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

TABELA 4.6. Análises de Covariância do número total de espécies de Lepidópteros por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

LEPIDÓPTEROS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	114.983	1	114.983	65.228	.000
Tribos	10.537	4	2.634	1.494	.215
Resíduo	98.716	56	1.763		
entre regrs.	14.473	4	3.618	2.233	>.10
comum	84.243	52	1.620		

MÉDIAS POR TRIBO	SIMPLES	AJUSTADA
Astereae	3.29	2.43
Eupatorieae	2.05	1.99
Heliantheae	.67	.74
Senecioneae	1.64	1.63
Vernonieae	1.31	1.73

LEPIDÓPTEROS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	77.153	1	77.153	44.909	.000
Áreas	9.611	2	4.806	2.797	.068
Resíduo	99.642	58	1.718		
entre regrs.	11.275	2	5.637	3.572	<.05
comum	88.368	56	1.587		

Regressões por área, sobre Nloc

CLASSE DE ÁREA	b	gl	t	p
1	1.037	28	1.805	<.05
2	1.377	12	9.039	<.001
3	.544	16	1.567	>.25

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

TABELA 4.7. Análises de Covariância do número total de espécies de Endófagos por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

ENDÓFAGOS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	396.041	1	396.041	38.264	.000
Tribos	45.803	4	11.451	1.106	.363
Resíduo	579.615	56	10.350		
entre regrs.	64.467	4	16.117	1.627	>.10
comum	515.147	52	9.907		
MÉDIAS POR TRIBO	SIMPLES		AJUSTADA		
Astereae	7.29		5.70		
Eupatorieae	5.41		5.31		
Heliantheae	4.00		4.14		
Senecioneae	3.09		3.08		
Vernonieae	4.00		4.79		

ENDÓFAGOS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	211.500	1	211.500	20.145	.000
Áreas	16.474	2	8.237	.785	.465
Resíduo	608.944	58	10.499		
entre regrs.	18.749	2	9.375	.889	>.25
comum	590.195	56	10.539		
MÉDIAS POR AREA	SIMPLES		AJUSTADA		
1	2.67		4.06		
2	6.00		5.34		
3	7.11		5.31		

ENDÓFAGOS	ANCOVA: TRIBOS x ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	133.721	1	133.721	12.035	.001
Tribos	24.933	4	6.233	.561	.695
Áreas	10.884	2	5.442	.490	.621
Tribos x Areas	56.210	8	7.026	.632	.748
Resíduo	511.101	46	11.111		

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

TABELA 4.8. Análises de Covariância do número total de espécies de Fitófagos por espécie de planta, entre Tribos e Classes de Área na região. Para explicações veja o texto.

FITÓFAGOS	ANCOVA: TRIBOS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	851.604	1	851.604	54.898	.000
Tribos	103.684	4	25.921	1.671	.169
Resíduo	868.693	56	15.512		
entre regrs.	68.853	4	17.213	1.119	>.25
comum	799.840	52	15.382		
MÉDIAS POR TRIBO	SIMPLES		AJUSTADA		
Astereae	10.43		8.11		
Eupatorieae	6.77		6.63		
Heliantheae	4.33		4.53		
Senecioneae	3.82		3.80		
Vernonieae	4.63		5.78		

FITÓFAGOS	ANCOVA: ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	515.147	1	515.147	31.269	.000
Áreas	16.851	2	8.453	.511	.608
Resíduo	955.526	58	16.475		
entre regrs.	16.315	2	8.158	.486	>.25
comum	939.211	56	16.772		
MÉDIAS POR AREA	SIMPLES		AJUSTADA		
1	3.03		5.20		
2	7.43		6.39		
3	9.39		6.57		

FITÓFAGOS	ANCOVA: TRIBOS x ÁREAS				
EFEITO	SQ	gl	QM	F	p
Covar.(Nlocs)	356.433	1	356.433	20.911	.000
Tribos	56.755	4	14.189	.832	.513
Áreas	5.396	2	2.698	.158	.852
Tribos x Areas	71.649	8	8.956	.525	.832
Resíduo	784.073	46	17.045		

b: coeficiente de regressão; gl: graus de liberdade; p: probabilidade; QM: quadrado médio (variância); SQ: soma de quadrados

Vernonieae que em Eupatorieae, o que seguramente é devido à proliferação das espécies de **Tomoplagia** na primeira destas tribos.

Por sua vez, na Ancova entre Áreas (classe de distribuição das plants), a homogeneidade de regressões é admissível, embora com baixa probabilidade ($p<.10$). Por esta análise, não há diferença significativa entre plantas com diferentes áreas de distribuição, após ajuste para o número de localidades; no entanto, como cada classe de área engloba um "pool" de plantas de diferentes tribos -- heterogêneas entre si -- diferenças entre elas podem estar mascaradas. Esta hipótese adicional foi testada através de Ancovas para o fator Área, também com covariável Nº de Localidades, nas espécies de Eupatorieae e Vernonieae, separadamente. Estas Ancovas, não apresentadas em tabela, acompanham os resultados da Ancova entre Áreas para as cinco tribos. Considerando apenas Eupatorieae, o efeito da covariável é não-significativo por uma pequena margem ($F(1,18)=3.48$, $p=.07$), e o efeito de Classe de Área é não significativo ($F(1,18)=1.15$, $p=.34$); nas Vernonieae, a covariável Nlocs tem efeito significativo ($F(1,12)=10.08$, $p<.01$) mas o fator Área não ($F(2,12)=1.99$, $p=.18$). Além disto, as médias de espécies de Tefritídeo por espécie hospedeira, isoladas para estas duas tribos, acompanham a tendência das médias ajustadas das cinco tribos em conjunto (Tabela 4.2).

Em suma, a St de Tefritídeos mostra diferenças significativas de taxas de acumulação entre tribos, mas não entre plantas de classe de área de distribuição diferentes. Tampouco existe diferença significativa entre os St médios, após ajuste para Nloc. A falta de diferenças não parece ser devida a heterogeneidade entre tribos, ao menos conforme Ancovas separadas para as duas tribos com maior número de espécies coletado. Embora sem diferença significativa, as médias ajustadas mostram uma tendência de $St(3) > St(2) = St(1)$.

Análises de St de Tefritídeos, substituindo Nº de Amostras ou Nº de

Indivíduos como covariável de esforço, produziram resultados essencialmente semelhantes; apenas, com NAm não houve heterogeneidade signficativa das regressões entre tribos, mas com um valor muito próximo a p=.05 (F(3,43)=2.26, <p<.10). Assim, o resultado anterior não é devido à escolha da covariável de esforço.

Agromizídeos

As análises de St de Agromizídeos (Tabela 4.3) acompanharam os Tefritídeos em mostrar heterogeneidade entre regressões de Tribos sobre Nlocs, mas não entre Áreas sobre a mesma covariável de esforço. No entanto, há diferença substancial entre os padrões de acumulação das tribos. Para os Agromizídeos, a única tribo com um coeficiente de regressão significativamente maior que zero são as Astereae; nas demais, este coeficiente não é significativo. Assim, o número de espécies de Agromizídeos não aumenta significativamente com o número de localidades amostradas para diferentes plantas da mesma tribo, exceto em Astereae, mas incluindo as três tribos com maior número de espécies amostradas, de modo que não há como considerar a ausência de relação como efeito de limitações de amostragem.

Em relação ao efeito de Área, os Agromizídeos, tal como os Tefritídeos, têm regressões homogêneas entre classes deste fator (p>.10 para heterogeneidade), validando a respectiva Ancova; mas esta não evidencia diferença entre classes de área (p=.77), conforme se constata pela média de espécies desta família por espécie hospedeira, após ajuste para número de localidades de coleta. Aliás, é de se notar que, nesta Ancova, a covariável não tem efeito significativo sobre o St (p=.10), não devendo por isto contribuir maior eficiência ao teste de diferenças entre classes de Área. Uma Análise de Variância simples entre Classes de Área tampouco é significativa (F(2,59)=2.25, p>.10).

As médias de St de Agromizídeos por planta de classes de área diferentes na Tabela 4.3, mostram que são muito próximas, especialmente após correção para número de localidades; ainda que seu ordenamento acompanhe a ordem crescente de distribuição das plantas.

Tortricóideos

Ao contrário das duas famílias de Dípteros, as Ancovas nesta superfamília mostraram heterogeneidade significativa entre regressões tanto de Tribos como de Áreas (Tabela 4.4). Outras diferenças são aparentes em relação aos Dípteros. Os coeficientes de regressão que representam as taxas de acumulação, por tribo, de espécies de Tortricóideos com o número de localidades amostradas são significativamente diferentes de zero, com exceção de Heliantheae, e mesmo esta exceção parece ser atribuível ao pequeno número de espécies examinados nesta tribo. O ordenamento destes coeficientes mais uma vez difere dos anteriores.

A Ancova para Áreas geográficas das plantas aponta para heterogeneidade altamente significativa ($p<.01$) entre regressões das diversas classes. Os coeficientes destas regressões são intrigantes: as regressões de espécies hospedeiras das classes extremas de distribuição, mais endêmicas (1) e mais ubíquas (3), não são significativamente diferentes de zero ($p>.10$), ao passo que o coeficiente da classe intermediária é significativamente positivo ($b=.75$, $t(12)=5.8$, $p<.001$); a heterogeneidade entre regressões evidentemente é devida à diferença desta classe para as outras duas. Assim, a distribuição geográfica das plantas geográficas, conforme representada pelas categorias estabelecidas para este estudo, não fornece uma explicação simples para este padrão de riqueza de espécies de Tortricoidea.

Dípteros e Lepidópteros

Com estes dois grupamentos passamos a uma categoria hierárquica superior às três inicialmente examinadas. Consequentemente, as análises seguem uma progressão em que as variáveis-resposta, ou seja, os diferentes **St** considerados, incorporam cada vez maior número de grupos distintos de fitófagos. As eventuais consequências desta progressão serão consideradas mais à frente. Note-se, porém, que as duas ordens consideradas nesta seção divergem bastante quanto ao peso, em sua composição, das famílias que foram examinadas separadamente. Nos Dípteros, os Agromizídeos e Tefritídeos correspondem ao maior volume de registros de associação; apenas os Cecidomiídeos têm uma contribuição equivalente para esta ordem. Por outro lado, nos Lepidópteros a participação dos Tortricóideos, embora prevalente em número de espécies, é relativamente menor perante as outras famílias, notadamente os Piralídeos e Pteroforídeos. Assim, há mais oportunidade de divergência entre os padrões de Lepidópteros versus Tortricóideos do que nos Dípteros, onde a combinação das duas famílias já examinadas deve ter maior influência.

Nos Dípteros, as Ancovas para efeito de Tribo e de Área das espécies hospedeiras não acusam heterogeneidade entre regressões (Tabela 4.5). A Ancova bifatorial, porém, não atesta efeito significativo de nenhum dos fatores, nem interação significativa entre ambos. Com a ausência de interação entre eles, resta apenas inspecionar os padrões das classes de cada fator.

As médias de espécies de Dípteros por espécie hospedeira são quase idênticas, após ajuste para o número de localidades; a exceção é Senecioneae, cuja média (1.45) está abaixo da metade das demais, cuja média varia entre 3.0 e 3.4. Mais uma vez, isto corresponde à ausência Tefritídeos na tribo destacada. Duas possíveis conclusões emergem deste fato: primeiro, a contribuição dos Tefritídeos na composição, ao menos da Dipterofauna fitófaga, parece ser da or-

dem de 50%, a julgar pela diferença entre as quatro tribos, altamente uniformes, e as Senecioneae, em que estão ausentes; em segundo lugar, esta "vaga" não é compensada por outros Dípteros.

O ordenamento de riqueza de espécies de Dípteros acompanha a distribuição geográfica das plantas hospedeiras, embora sem diferença significativa entre as classes, após descontar o efeito de localidades de coleta com o ajustamento das médias.

Os Lepidópteros, em conjunto, não são heterogêneos para regressões de tribos (Tabela 4.6). Mais uma vez, o ajuste para número de localidades comprime a amplitude das médias de St e não há diferença significativa entre tribos (p=.22); mas, ao contrário dos Dípteros, estas médias são bastante divergentes. Eupatorieae, Senecioneae e Vernonieae são bastante próximas (x=1.6 até 2.0); Astereae são um pouco mais ricas em Lepidópteros (x=2.4) e Heliantheae notavelmente mais pobres (x=0.7). A falta de concordância na riqueza de Dípteros e de Lepidópteros nestas tribos é bem exemplificado pelas Heliantheae, que têm a mais alta média dos primeiros e a mais baixa dos últimos; os ordenamentos das tribos por riqueza das duas ordens de fitófagos não são correlacionados (Coeficiente tau de Kendall=0.2, gl=3, p=.41).

O efeito de Área das hospedeiras sobre a riqueza de Lepidópteros é tão obscuro quanto o dos Tortricóideos. Há heterogeneidade signficativa entre regressões das diferentes classes. A classe 2, tal como nos Tortricóideos, apresenta taxa de acumulação de espécies (coeficiente de regressão) do que as plantas com distribuições mais extremas. Assim, a combinação com as demais famílias não alterou o padrão verificado naquela superfamília, embora contribuísse para homogeneizar as regressões entre tribos.

Endófagos e Fitófagos Totais

Em ambos os níveis mais inclusivos de grupamento, as Ancovas de efeito de Tribo e de Área não são significativamente heterogêneas entre regressões sobre número de localidades (Tabelas 4.7 e 4.8). Conforme o procedimento estipulado, foram feitas Ancovas bifatoriais para testar conjuntamente o efeito destes fatores. O resultado é coincidente para ambos grupamentos: não há diferença significativa entre Tribos ou entre conjuntos de plantas de diferente distribuição; nem há interação significativa de ambos os fatores.

Uma vez que os endófagos formam a massa dos fitófagos "totais" registrados nos capítulos, a coincidência dos resultados principais destas análises é esperada. Pouca diferença há também nos padrões das médias de riqueza por tribo e por classe de área.

A riqueza média por espécie hospedeira, após ajuste para o número de localidades coletadas, tem pouca amplitude de variação entre tribos; esta amplitude aumenta um pouco ao se acrescentarem os Geometrídeos e Hemípteros para compor o conjunto total de fitófagos. Em ambos os níveis, o ordenamento das tribos por riqueza média é idêntico -- Astereae, Eupatorieae, Vernonieae, Heliantheae e Senecioneae. Esta ordem é também igual à de St média de Lepidópteros, a não ser pela inversão das duas últimas tribos. A menor riqueza de espécies endófagas e fitófagas totais das Senecioneae parece ser devida exclusivamente à não ocorrência de Tefritídeos; nos outros táxons, esta tribo iguala-se às demais. Em todo caso, estas diferenças são apenas tendências, uma vez que conforme a respectiva Ancova, não são significativas.

As classes de distribuição são homogêneas, tanto nas taxas de acumulaão de espécies (coeficientes de regressão) como em suas médias, descontado o efeito de número de localidades de coleta. A diferença residual das médias, nas três classes, é de fato inexpressiva; nos endófagos, as classes 2 e 3 têm média

idêntica, refletindo ainda a "inversão" destas médias nos Lepidópteros. Com o acréscimo dos ectófagos, esta influência se dilui um pouco, de sorte que nos fitófagos totais a ordenação das médias de espécies associadas acompanha -- fracamente -- a ordem de grandeza da distribuição das plantas hospedeiras.

Para melhor apreender estes resultados, é útil contrastar o efeito da omissão do ajuste ao esforço de coleta, que em todas as análises precedentes foi efetuado através da inclusão da covariável Nº de localidades. Uma análise de variância bifatorial -- sem covariável -- dos St de endófagos, com Tribo e Área como fatores, não mostrou diferença entre tribos ($F(4,47)=1.31$, $p=.28$), mas apontou diferenças altamente significativas entre classes de área ($F(2,47)=6.9$, $p=.003$), sem interação entre os fatores ($F(8,47)=1.05$, $p=.42$). A mesma análise para fitófagos totais tem resultado semelhante: ausência de diferença entre tribos ($F(4,47)=1.97$, $p=.11$) e de interação entre fatores ($F(8,47)=.85$, $p=.57$), porém efeito altamente significativo do fator área ($F(2,47)=7.22$, $p=.002$).

O contraste entre as análises com e sem desconto do efeito de esforço de coleta mostra claramente que, no segundo caso, aparece um forte efeito da distribuição geográfica das plantas sobre o tamanho total da fauna associada. Nas análises de covariância, este efeito é creditado formalmente à covariável, e em nenhum nível de grupamento o fator área explica uma fração significativa da variação restante. A conclusão aparente é de que as diferenças atribuídas ao efeito da área de distribuição das hospedeiras são um artefato de amostragem, conforme é demonstrado pela inclusão de uma variável que representa diretamente esta amostragem. Esta conclusão, porém é contingente do próprio modelo de análise, em que o efeito da covariável é "descontado" antes da avaliação do efeito dos fatores. Biologicamente, a variação da fauna de uma planta entre localidades é um dos componentes -- diversidade beta -- que estabelecem o tamanho da fauna total. O que estas análises indicam, portanto, é que não existe um efei-

to de área de distribuição **per se**, aditivo à diversidade beta.

4.3. ANÁLISES DE REGRESSÃO

A riqueza total de espécies associadas foi também abordada através de análises de regressão múltipla. Estas análises não visam, como as precedentes, detectar se há diferenças entre as espécies de plantas separadas em diferentes categorias; o objetivo principal é verificar quais fatores contribuem, e em que proporção, para determinar o tamanho da fauna associada a cada planta.

Nestas regressões foram consideradas as variáveis apresentadas na Tabela 4.1, modificando porém a variável representativa da distribuição geográfica das hospedeiras, que foi reduzida a uma variável binária (0 para espécies menos e 1 para as mais amplamente distribuídas). Deste modo, evitam-se vícios potenciais devido à arbitrariedade da escala de 4 e 3 pontos, respectivamente, nas variáveis Área Total e Área na Região, e a nova variável (ARB -- Área Binária) pode entrar como variável independente "dummy" nas análises. O ônus desta transformação é a considerável perda de resolução ao representar em apenas dois níveis, ou estados, uma variável que, na realidade, é contínua.

As análises seguiram a rotina de regressões por passo ("stepwise regression"), em que a cada passo, testa-se as variáveis fora do modelo para inclusão e, em seguida, verifica-se se as já incluídas continuam contribuindo significativamente para o modelo (Draper e Smith, 1981). A regressão é interrompida segundo um critério pré-estabelecido de significância mínima para inclusão.

Todas as variáveis de esforço e bionômicas eram candidatas potenciais a variáveis independentes, mas em cada análise foram pré-selecionadas as variáveis a considerar. Devido à forte multicolinearidade entre as variáveis de esforço (Tabela 4.1) qualquer modelo incluiu apenas uma deste grupo; as análises

apresentadas mostram sempre o Nº de localidades, por ser associável à diversidade beta, mas as demais foram também experimentadas. Além de evitar os problemas decorrentes da multicolinearidade (Draper e Smith, 1981), a finalidade maior destas análises não era a descrição mais precisa possível da variação, e sim examinar a contribuição das variáveis bionômicas à determinação de St.

Nas análises de regressão, o coeficiente de determinação (R^2) indica a fração da variância da variável resposta que é "explicada" pela relação com as variáveis independentes. A significância da regressão total é aferida pela estatística F para a regressão; as tabelas também apresentam os valores de F para cada variável incluída no modelo, mas estes "F parciais" somente correspondem à distribuição téorica de F sob condições restritas (Draper e Smith, 1981) e as probabilidades referentes a estes valores de F servem apenas para indicar o peso de cada variável, não para testar sua significância individual.

As análises de regressão são apresentadas nas Tabelas 4.9 a 4.11, com todas as espécies de plantas; nas Tabelas 4.12 a 4.16, são mostradas análises separadas para as cinco tribos com maior número de espécies estudadas. Em todas as análises foram examinados: tamanho (=peso) de capítulo da espécie; isolamento taxonômico, através de tamanho de gênero (GEN) e de tribo (TRB) no Brasil; distribuição geográfica na região (ARB), e distribuição em zonas altitudinais (ZA).

Regressões com todas as espécies de plantas

As regressões para as três famílias de maior número de espécies (Tabela 4.9) são completamente distintas entre si. O número de localidades entra como principal variável em Tefritídeos e Tortricóideos, mas em Agromizídeos somente é significativo isolado (como já indicado pelas Ancovas). Em Tefritídeos e

(texto segue à pag. 130)

TABELA 4.9. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos a nível de família. Os números indicam a incorporação progressiva de fatores adicionais. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
St: TEFRITÍDEOS						
1) 0.47 NLO + 0.14	.447	.200		16.97	1,68	<.001
2) 0.51 NLO + 0.004 TRB - 1.00	.567	.322		15.89	2,67	<.001
			NLO	22.86	1,67	<.001
			TRB	12.05	1,67	<.001
3) 0.46 NLO + 0.004 TRB + 0.20 ARB - 0.99	.570	.325		10.58	3,66	<.001
			NLO	10.90	1,66	<.01
			TRB	11.47	1,66	<.01
			ARB	.30	1,66	>.10
St: AGROMIZÍDEOS						
1) 0.23 NLO + 0.23	.340	.116		8.90	1,68	<.01
2) 0.18 NLO + 0.19 ARB + 0.22	.351	.123		4.70	2,67	<.05
			NLO	3.32	1,67	>.05
			ARB	.56	1,67	>.10
St: TORTRICOÍDEOS						
1) 0.47 NLO - 0.28	.617	.380		41.74	1,68	<.001
2a) 0.49 NLO + 0.002 GEN - 0.47	.632	.399		22.27	2,67	<.001
			NLO	44.53	1,67	<.001
			GEN	2.12	1,67	>.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero. TRB: número de espécies brasileiras na tribo.

TABELA 4.10. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos a nível de ordem. Os números indicam a incorporação progressiva de fatores adicionais. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
St: DIPTEROS						
1) 0.94 NLO + 0.97	.486	.236		20.99	1,68	<.001
2) 0.99 NLO + 0.005 TRB - 0.40	.536	.287		13.49	2,67	<.001
			NLO	24.13	1,67	<.001
			TRB	4.81	1,67	<.05
3) 0.75 NLO + .005 TRB + 0.98 ARB - 0.35	.556	.308		9.81	3,66	<.001
			NLO	8.35	1,66	<.01
			TRB	4.28	1,66	<.05
			ARB	2.04	1,66	>.10
St: LEPIDÓPTEROS						
1) 1.04 NLO - 0.30	.721	.519		73.51	1,68	<.001
2) 0.88 NLO + 0.67 ARB - 0.32	.733	.538		38.94	2,67	<.001
			NLO	32.10	1,67	<.001
			ARB	2.62	1,67	>.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero. TRB: número de espécies brasileiras na tribo.

TABELA 4.11. Regressões múltiplas de riqueza total de insetos endófagos e de fitófagos totais. Os números indicam a incorporação progressiva de fatores. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
St: ENDÓFAGOS						
1) 1.99 NLO + 0.70	.644	.415		48.22	1,68	<.001
2a) 2.12 NLO + 0.011 GEN - 0.44	.674	.454		27.90	2,67	<.001
			NLO	55.34	1,67	<.001
			GEN	4.84	1,67	<.05
2b) 1.55 NLO + 1.82 ARB + 0.65	.667	.445		26.81	2,67	<.001
			NLO	18.14	1,67	<.001
			ARB	3.57	1,67	>.05
3) 1.73 NLO + 0.01 GEN + 1.58 ARB - 0.38	.690	.476		20.02	3,66	<.001
			NLO	22.15	1,66	<.001
			GEN	4.02	1,66	<.05
			ARB	1.67	1,66	>.10
St: TODOS FITÓFAGOS						
1) 2.93 NLO - 0.019	.705	.497		67.06	1,68	<.001
2a) 2.50 NLO + 1.80 ARB - 0.07	.716	.512		35.21	2,67	<.001
			NLO	29.54	1,67	<.001
			ARB	2.19	1,67	>.10
2b) 3.09 NLO + .013 GEN - 1.36	.726	.527		37.27	2,67	<.001
			NLO	74.46	1,67	<.001
			GEN	4.26	1,67	<.05
3) 2.71 NLO + .012 GEN + 1.52 GEN - 1.31	.733	.538		25.60	3,66	<.001
			NLO	34.02	1,66	<.001
			GEN	3.61	1,66	>.05
			ARB	1.59	1,66	>.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação;
gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero.
TRB: número de espécies brasileiras na tribo.

TABELA 4.12. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos em espécies de Astereae. São mostradas apenas as melhores regressõoes para cada nivel de grupamento dos fitófagos, na mesma sequência das análises precedentes. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
ASTEREAE						
Tefritídeos						
0.94 NLO - 0.25 CAP - 0.21	.923	.852		11.53	2,4	<.05
			NLO	17.26	1,4	<.05
			CAP	22.86	1,4	<.01
Agromizídeos						
1.15 NLO + 0.02 GEN - 3.02	.900	.810		7.52	2,4	<.05
			NLO	14.07	1,4	<.05
			GEN	3.85	1,4	>.10
Tortricoídeos						
1.58 NLO + 0.03 GEN - 4.78	.963	.927		25.32	2,4	<.01
			NLO	47.36	1,4	<.01
			GEN	12.96	1,4	<.05
Dípteros						
1.15 NLO + 0.89	.536	.287		2.01	1,5	>.10
Lepidópteros						
2.47 NLO - 0.04 GEN - 5.73	.946	.896		17.19	2,4	<.05
			NLO	30.89	1,4	<.01
			GEN	6.90	1,4	<.10
Endófagos						
2.79 NLO - 0.28	.737	.543		5.93	1,5	<.10
Fitófagos						
3.78 NLO + 0.17	.725	.525		5.53	1,5	<.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de area. GEN: número de espécies brasileiras no gênero.

TABELA 4.13. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos em espécies de Eupatorieae. São mostradas apenas as melhores regressõoes para cada nível de grupamento dos fitófagos, na mesma sequência das análises precedentes. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
EUPATORIEAE						
Tefritídeos						
0.63 NLO + 0.40	.528	.279		7.73	1,20	<.05
Agromizídeos						
0.08 CAP + 0.006 GEN + 0.63 ARB - 1.11	.620	.385		3.75	3,18	<.05
			CAP	9.37	1,18	<.01
			GEN	5.66	1,18	<.05
			ARB	3.79	1,18	<.10
Tortricoídeos						
1.09 ARB + 0.18	.567	.321		9.47	1,20	<.01
Dípteros						
1.04 NLO + 0.21 CAP + 0.016 GEN - 1.94	.540	.292		2.47	3,18	<.10
			NLO	5.70	1,18	<.05
			CAP	4.28	1,18	<.10
			GEN	2.00	1,18	>.10
Lepidópteros						
1.02 NLO + 0.08 CAP - 0.58	.734	.539		11.12	2,19	<.001
			NLO	21.92	1,19	<.001
			CAP	3.08	1,19	<.10
Endófagos						
1.82 NLO + 0.22 CAP + 0.20	.614	.377		5.75	2,19	<.05
			NLO	10.60	1,19	<.01
			CAP	3.12	1,19	<.10
Fitófagos						
2.89 NLO + 0.25 CAP - 0.79	.707	.500		9.52	2,19	<.01
			NLO	18.65	1,19	<.001
			CAP	2.93	1,19	>.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero.

TABELA 4.14. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos em espécies de Heliantheae. São mostradas apenas as melhores regressõoes para cada nivel de grupamento dos fitófagos, na mesma sequência das análises precedentes. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
HELIANTHEAE						
Tefritídeos						
0.37 NLO + 0.04 GEN - 0.36	.823	.677		3.14	2,3	>.10
			NLO	3.58	1,3	>.10
			GEN	4.54	1,3	>.10
Agromizídeos						
1.33 ARB + 1.00	.894	.800		16.00	1,4	<.05
Tortricoídeos						
0.15 NLO + 0.06	.389	.151		.71	1,4	>.25
Dípteros						
0.07 GEN + 2.83 ARB + 0.29	.818	.668		3.02	2,3	>.10
			GEN	2.76	1,3	>.10
			ARB	5.92	1,3	<.10
Lepidópteros						
0.67 ARB + 0.33	.707	.500		4.00	1,4	>.10
Endófagos						
0.09 GEN + 3.82 ARB + 0.12	.814	.663		2.96	2,3	>.25
			GEN	2.09	1,3	>.10
			ARB	5.55	1,3	<.10
Fitófagos						
0.11 GEN + 4.97 ARB - 67	.866	.749		4.48	2,3	>.10
			GEN	2.98	1,3	>.10
			ARB	8.32	1,3	<.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero.

TABELA 4.15. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos em espécies de Senecioneae. São mostradas apenas as melhores regressõoes para cada nível de grupamento dos fitófagos, na mesma sequência das análises precedentes. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
SENECIONEAE						
Agromizídeos						
0.15 NLO + 0.029 CAP - 0.15	.564	.318		1.87	2,8	>.10
			NLO	1.97	1,8	>.10
			CAP	2.79	1,8	>.10
Tortricoídeos						
0.45 NLO - 0.31	.707	.500		9.02	1,9	<.05
Dípteros						
0.50 NLO + 0.50	.628	.394		5.85	1,9	<.05
Lepidópteros						
1.04 NLO - 0.35	.803	.644		16.31	1,9	<.01
Endófagos						
1.72 NLO + 0.10 CAP - 2.16	.857	.734		11.05	2,8	<.01
			NLO	21.94	1,8	<.01
			CAP	2.83	1,8	>.10
Fitófagos						
2.47 NLO - 0.90	.855	.730		24.36	1,9	<.01

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero.

TABELA 4.16. Regressões múltiplas de riqueza total de fitófagos em espécies de Vernonieae. São mostradas apenas as melhores regressõoes para cada nível de grupamento dos fitófagos, na mesma sequência das análises precedentes. As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
VERNONIEAE						
Tefritídeos						
1.28 NLO - 0.93	.909	.827		66.71	1,14	<.001
Agromizídeos						
0.49 ARB + 0.22	.400	.161		2.68	1,14	>.10
Tortricoídeos						
0.61 NLO - 0.35	.658	.432		10.66	1,14	<.01
Dípteros						
2.00 NLO - 0.38	.799	.638		24.69	1,14	<.001
Lepidópteros						
0.82 NLO + 1.55 ARB - 0.60	.954	.911		66.16	2,13	<.001
			NLO	26.05	1,13	<.001
			ARB	26.08	1,13	<.001
Endófagos						
2.58 NLO + 2.63 ARB - 1.02	.885	.784		23.60	2,13	<.001
			NLO	15.31	1,13	<.01
			ARB	4.50	1,13	<.10
Fitófagos						
3.11 NLO + 3.20 ARB - 1.45	.887	.787		24.04	2,13	<.001
			NLO	15.52	1,13	<.01
			ARB	4.63	1,13	<.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação; gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
NLO: número de localidades de coleta. CAP: peso do capítulo. ARB: classe de distribuição de área. GEN: número de espécies brasileiras no gênero.

Tortricóideos, a segunda variável incorporada refere-se a isolamento taxonômico, tamanho de tribo no primeiro caso e de gênero no segundo; mas, nos Tortricóideos a inclusão desta variável não aumenta significativamente a variância de **St** explicada.

A inclusão de Área (eq.3 de Tefritídeos e eq.2 de Agromizídeos) virtualmente não contribui para explicar a variância de **St**. Portanto, a nível de família, além do número de localidades somente o tamanho de táxon melhora o ajuste do modelo (significativamente, nos Tefritídeos). Os coeficientes de determinação mostram que as regressões explicam entre 30 e 40% da variação de **St** de famílias, exceto nos Agromizídeos onde a variação explicada mal ultrapassa os 10%.

Na Tabela 4.10, são examinados os modelos de regressão de riqueza total do insetos grupados a nível de ordem. Pouco acrescentam em relação às regressões a nível de família. Os Dípteros, devido sem dúvida ao forte peso dos Agromizídeos, alcançam um coeficiente de determinação apenas da ordem de 30%, com a contribuição significativa de Nº de localidades e Tamanho de Tribo.

Nos Lepidópteros a variação explicada é maior, atingindo os 50%, mas isto se deve exclusivamente a Nº de localidades. A próxima variável, em ambas as ordens, é Área de distribuição, mas sua contribuição é insignificante.

Os agrupamentos mais completos da fauna associada são examinados na Tabela 4.11. O padrão geral é o mesmo encontrado a nível de ordem e família: o Nº de localidades é a variável mais importante e, isoladamente, responde sempre por mais de 90% da variação explicada. Segue-se o tamanho de táxon das plantas, só que a variável prevalente é o Tamanho de Gênero e não o de Tribo; sua inclusão contribui em explicar de 3 a 4% da variação total de **St** a estes níveis.

A variável Área, também nos conjuntos completos, pouco acrescenta à va-

riação explicada; sua inclusão, no modelo de St de endófagos, apenas explica 2% da variação total e, nos fitófagos totais, ainda menos. A Tabela 4.11 apresenta ainda equações alternativas em que Área é incluída como segunda variável, apenas com Nº de localidades; mesmo nesta combinação, sua contribuição é reduzida e sensivelmente menor que a de Gênero. Em nenhum nível de grupamento, as demais variáveis, especialmente o tamanho de capítulo, tiveram qualquer contribuição expressiva.

Os melhores modelos de regressão para a riqueza de espécies endófagas ou fitófagas totais explicam apenas 45 e 52%, respectivamente, de sua variação. Nestes modelos lineares, a grosso modo, cada localidade adicional acrescenta cerca de 2 espécies aos endófagos, e 3 aos fitófagos totais; por diferença, portanto, 1 espécie ectófaga a mais. Note-se que estes modelos são construídos para comparações interespecíficas tendo sido ajustados sempre aos valores totais para cada espécie hospedeira. Por isto, as taxas precedentes não se aplicam à amostragem de uma só planta.

Por estes modelos, plantas de gêneros maiores devem ter mais espécies associadas, na proporção de 1 espécie endófaga a cada 100 espécies brasileiras no gênero. Como o coeficiente de regressão parcial é praticamente idêntico nos fitófagos totais (0.013) e nos endófagos (0.011), não parece haver incremento substancial nos ectófagos em plantas de gêneros maiores.

Regressões separadas por tribos de plantas

Estas análises são limitadas principalmente pelo pequeno número de casos, ou seja, espécies em cada tribo. Draper e Smith (1981) recomendam que, grosso modo, para cada variável independente incluída no modelo, haja dez casos. Caso est regra fosse seguida à risca, apenas nas Eupatorieae (n=22) seriam admissíveis duas variáveis independentes. As análises seguintes não se prestam, por-

tanto, a previsões -- o que não é sua finalidade. O principal objetivo destas regressões é verificar se há padrões especiais em relação a determinadas tribos, que não aparecessem nas análises da seção anterior, onde as plantas de todas as tribos foram analisadas em **pool**.

As Tabelas 4.12 a 4.16 apresentam as regressões para cada tribo. São mostrados os modelos para as sete subdivisões da entomofauna, de modo que há um total de 35 combinações entre grupos de fitófagos e tribos nestas tabelas. Em cada combinação, porém, somente é mostrada a melhor equação obtida.

Muitos dos modelos não são significativos. Isto é bastante influenciado pelo reduzido número de casos. Das sete subdivisões de fitófagos, somente os Agromizídeos resultam numa regressão significativa sobre as Heliantheae (n = 6). Mesmo assim, nas Astereae, também com poucas espécies (n = 7) quatro regressões são significativas.

Duas questões se colocam perante este conjunto de modelos: existem padrões constantes para as diferentes divisões da entomofauna associada? Ou, por outro lado, predominam padrões para cada subdivisão da fauna, independentemente das tribos de plantas? Caso o segundo caso seja verdadeiro, deveriam apenas repetir-se os padrões vistos nas análises da seção anterior.

A primeira vista, há diferenças entre as regressões em tribos separadas em relação ao total. Além do Nº de localidades, que como sempre predomina como variável independente, três outras são incluídas nas regressões: Tamanho de Gênero, Tamanho de Capítulo e Classe de Área da hospedeira. Esta última quase nunca tem uma contribuição forte; a exceção está em Vernonieae, onde esta variável contribui significativamente para a equação de Lepidópteros e, seguramente por influência desta ordem, nos endófagos e fitófagos totais. Nas Heliantheae é possível que a Área também seja importante, mas as regressões atuais são fracas.

O tamanho de táxon -- somente gênero, no caso destas análises intra-tribo -- da planta tem relação com a St de Tortricóideos e, talvez por isto, de Lepidópteros com as Astereae. A relação em Heliantheae é apenas sugerida, dado o pequeno número de casos desta tribo.

A principal novidade destas análises é a presença do Tamanho de Capítulo em alguns modelos. Tem relação significativa com os Tefritídeos em Astereae e os Agromizídeos em Eupatorieae; aparece também na equação de Agromizídeos em Senecioneae. Para os Lepidópteros, apenas em Eupatorieae é potencialmente influente e em nenhum dos grupamentos inclusivos aparece como fator claramente importante, embora participe dos modelos de Endófagos em Eupatorieae e Senecioneae.

Tornando às questões colocadas acima: dificilmente, haverá fatores distintos entre tribos de plantas afetando uniformemente os grupos independentes de fitófagos associados a cada tribo. Isto não se aplica a subdivisões de insetos que, por estarem incluídas em outras, não são independentes. Por outro lado, espera-se que as associações de determinados grupos fitófagos com plantas de diferentes tribos sejam afetadas por fatores comuns; mas nenhum padrão emerge claramente das regressões expostas.

Em resumo, as análises de regressão de riqueza total de insetos associados indicam que:

a) dentre os fatores considerados, apenas o Nº de localidades amostradas tem influência significativa para quase todos os conjuntos de fitófagos ou plantas, em suas diferentes combinações;

b) o tamanho de capítulo possivelmente afeta a St de famílias de Dípteros em determinadas tribos, mas não conjuntos maiores de insetos e / ou plantas;

c) o tamanho do táxon das plantas hospedeiras tem efeitos diferenciados; o tamanho de gênero está relacionado com o número de Tortricóideos em Astereae e

pode afetar outras combinações. Por sua vez, as plantas de tribos maiores acumulam maior número de espécies de Dípteros, especialmente de Tefritídeos;

d) a Área de distribuição das plantas, na forma como foi testada, não contribui substancialmente para explicar diferenças em riqueza de espécies.

5. RIQUEZA LOCAL

5.1 METODOS

Os métodos empregados para estimar e avaliar a riqueza local de espécies (Sl) são bastante diferentes dos usados para lidar com a riqueza total. A nível local, cada planta foi amostrada, quando possível, em três séries ("amostras") de 20 plantas cada. Com este número de indivíduos, as curvas de coleta de muitas espécies hospedeiras tendem a nivelar-se, indicando uma aproximação ao total "real" de espécies fitófagas localmente associadas com a planta.

Nesta situação, modelos lineares simples são inadequados. Por isto, foram experimentados outros modelos, com o objetivo principal de buscar um estimador direto da riqueza local. Em toda esta seção, o único valor de Sl que será considerado é o de fitófagos totais (exceto Hemípteros), por ser o de interesse principal para as perguntas aqui abordadas.

O modelo proposto para estas análises foi desenvolvido em duas etapas: a primeira, destinada a equiparar os dados de diferentes plantas / localidades; o segundo, visando estimar o Sl real das diferentes plantas.

Curvas de rarefação

Para comparar a riqueza de espécies há diferentes procedimentos propostos. Uma grande variedade de índices sintéticos de diversidade têm sido empregados com esta finalidade, mas, sob exame detalhado, têm revelado problemas, entre os quais a vinculação com uma determinada distribuição de abundâncias das espécies componentes; ou então, sua sensibilidade a desigualdades nos tamanhos

de amostra das comunidades comparadas (Hurlbert, 1971; Wolda, 1981).

Estes dois problemas são potencialmente comprometedores para as comparações aqui pretendidas. A distribuição de abundâncias das espécies componentes de cada fauna associada não é pré-determinada teoricamente, nem há razões a priori para considerar que haja uma distribuição comum às faunas associadas a diferentes populações de plantas. Mais imediatamente, há o problema do tamanho desigual de amostra: embora, a princípio, este tamanho fosse padronizado em três (sub-)amostras de 20 plantas por localidade, as plantas se incumbiram de derrubar esta padronização, de modo que coletas locais variaram de 14 a 100 indivíduos.

A comparação de amostras comunitárias através de curvas de rarefação evita estes problemas. Este procedimento, inicialmente proposto por Sanders (1968), com correções posteriores (Hurlbert, 1971; Heck, van Belle e Simberloff, 1975) é usado para estimar o número esperado de espécies em frações do conjunto amostral original. Com isto, obtêm-se dois resultados importantes: a possibilidade de padronizar um tamanho amostral no qual as diferentes amostras são comparadas, e o traçado da curva de acumulação de espécies, através da "rarefação" do conjunto total de cada área ou localidade.

As curvas de rarefação têm sido sempre propostas e aplicadas sobre conjuntos de indivíduos registrados em uma amostra; isto é, a unidade das amostras a rarefazer ou comparar, é o número de indivíduos em cada amostra (Sanders, 1968; Hurlbert, 1971), de sorte que não há unidades "vazias", nem pertencentes a mais do que uma espécie. No presente estudo, no entanto, este método é modificado para frequências de ocorrência: a unidade da amostra é o número de plantas coletadas, e não o número de indivíduos (insetos) encontrados; em cada unidade, i.e., planta, pode ocorrer nenhuma, uma ou mais de uma espécie de inseto.

Esta alteração do método usual de rarefação tem uma vantagem para este estudo. A distribuição de **indivíduos** de insetos em plantas (não em capítulos isolados) provavelmente é agrupada; empregando indivíduos (insetos) como unidade, a distribuição gerada será sensível a fatores tais como diferenças em tamanho de desova -- por exemplo, Cecidomiídeos ocorrem muitas vezes em grandes números nas plantas infestadas, ao contrário de Tefritídeos; tais diferenças em abundância podem ser inadequados para representar a presença relativa de diferentes espécies associadas. Plantas individuais não são unidades amostrais arbitrárias e sim entidades biológicas reais e, geralmente, discretas. A **frequência** das espécies fitófagas em plantas hospedeiras, assim, ao invés de uma escala adimensional de representação de abundâncias relativas, corresponde a uma escala "ecológica", de interesse para avaliação de coocorrências interespecíficas.

A principal razão para o emprego de frequências, em vez de abundâncias numéricas, das espécies fitófagas, é a possibilidade de traduzir as estimativas em termos concretos. Assim, curvas de rarefação geradas com frequências em plantas, ao invés de distribuições de abundância, podem ser usadas para prever o número de espécies fitófagas esperado para um dado número de plantas coletadas.

A substituição da contagem de indivíduos pela frequência simples em sub-unidades da amostra, supostamente resulta em menor precisão, e parece restrita a determinadas tradições de levantamento fitossociológico (Greig-Smith, 1983). Entretanto, Kuno (1986) mostra que, em situações usuais de campo, estimativas de densidade populacional a partir de dados de frequência têm precisão equivalente à obtida com contagens de indivíduos.

Para geração das curvas de rarefação com dados de frequências, utilizei

a fórmula proposta por Shinozaki (1963),

$$\bar{S}(q) = S - \sum_{i=1}^{S} \binom{Q - ai}{q} \Big/ \binom{Q}{q}$$

em que **Q** é o número de unidades amostrais (neste caso, plantas); **S** é o número total de espécies registradas no conjunto Q; **ai** é o número de unidades em que a i-gésima espécie ocorre, ou seja, a frequência absoluta desta espécie em Q; e **S(q)** é o número médio de espécies esperado em q unidades (plantas). Uma equação semelhante é derivada por Holthe (1975).

Kobayashi (1982) examina a relação desta fórmula com as fórmulas usuais de rarefação para número de indivíduos e mostra que a equação original de Sanders (1968) supõe distribuição espacial uniforme dos indivíduos de cada espécie, ao passo que a correção de Hurlbert (1971) pressupõe distribuição aleatória; por sua vez, a equação de Shinozaki (1963) fornece ajustes melhores quando a distribuição de indivíduos é agrupada. Como espécies fitófagas frequentemente têm distribuição agrupada em plantas, esta é uma razão adicional para o emprego da equação citada. Isto não significa, porém, que esta equação só é válida caso as espécies tenham distribuição agrupada; para as finalidades pretendidas, o único pressuposto deste modelo de rarefação é que as distribuições das espécies associadas sejam independentes entre si. Isto não é necessariamente verdadeiro (Lewinsohn, 1988), mas pode ser presumido até ser explicitamente refutado pelos dados.

Modelos e análise

A equação de Shinozaki foi empregada para gerar curvas de rarefação de **81** para cada espécie hospedeira em cada localidade, a partir das frequências absolutas de ocorrência de cada espécie fitófaga. Estas curvas, por sua vez, foram utilizadas de três modos: (a) comparação direta, (b) ajuste a modelos assintóticos, (c) comparações com tamanho amostral padronizado.

A comparação visual das curvas permite inferências sobre diferenças em taxas de acumulação de espécies, bem como sua possível saturação. Estes aspectos serão tratados em relação às Figuras 5.1 a 5.28.

O ajuste das curvas de rarefação a um modelo analítico visa reduzi-las a parâmetros que reflitam as características biologicamente essenciais, possibilitando também a análise estatística dos valores ajustados. Na literatura corrente, têm se empregado sempre modelos logarítmicos ou exponenciais que, na verdade, linearizam a relação entre a variável independente (geralmente, área ou tamanho de amostra) e o número de espécies, através de sua transformação (Connor e McCoy, 1979; McGuinness, 1985). No presente estudo, experimentei um modelo efetivamente curvilinear, o modelo assintótico (Snedecor e Cochran, 1967; Ratkowsky, 1983), cujos parâmetros incluiriam a estimativa assintótica de S1, que evidentemente é muito desejável para comparações entre comunidades. No entanto, este modelo mostrou-se instável, especialmente perante a inclusão da origem entre os valores ajustados; não tendo segurança sobre seu comportamento, os resultados das análises com ajuste ao modelo assintótico não serão empregados aqui. Os modelos linearizáveis, logarítmico e exponencial, foram descartados por não incluirem um parâmetro adequado para a estimativa do S1 real.

A terceira alternativa foi a comparação com tamanhos de amostra fixados em 40 plantas / localidade, para comparações entre localidades, espécies ou categorias de espécies de plantas; em espécies cuja amostragem local excedeu este padrão, o S1 foi estimado através do ponto correspodente a 40 plantas na curva de rarefação.

5.2 CURVAS DE RIQUEZA LOCAL

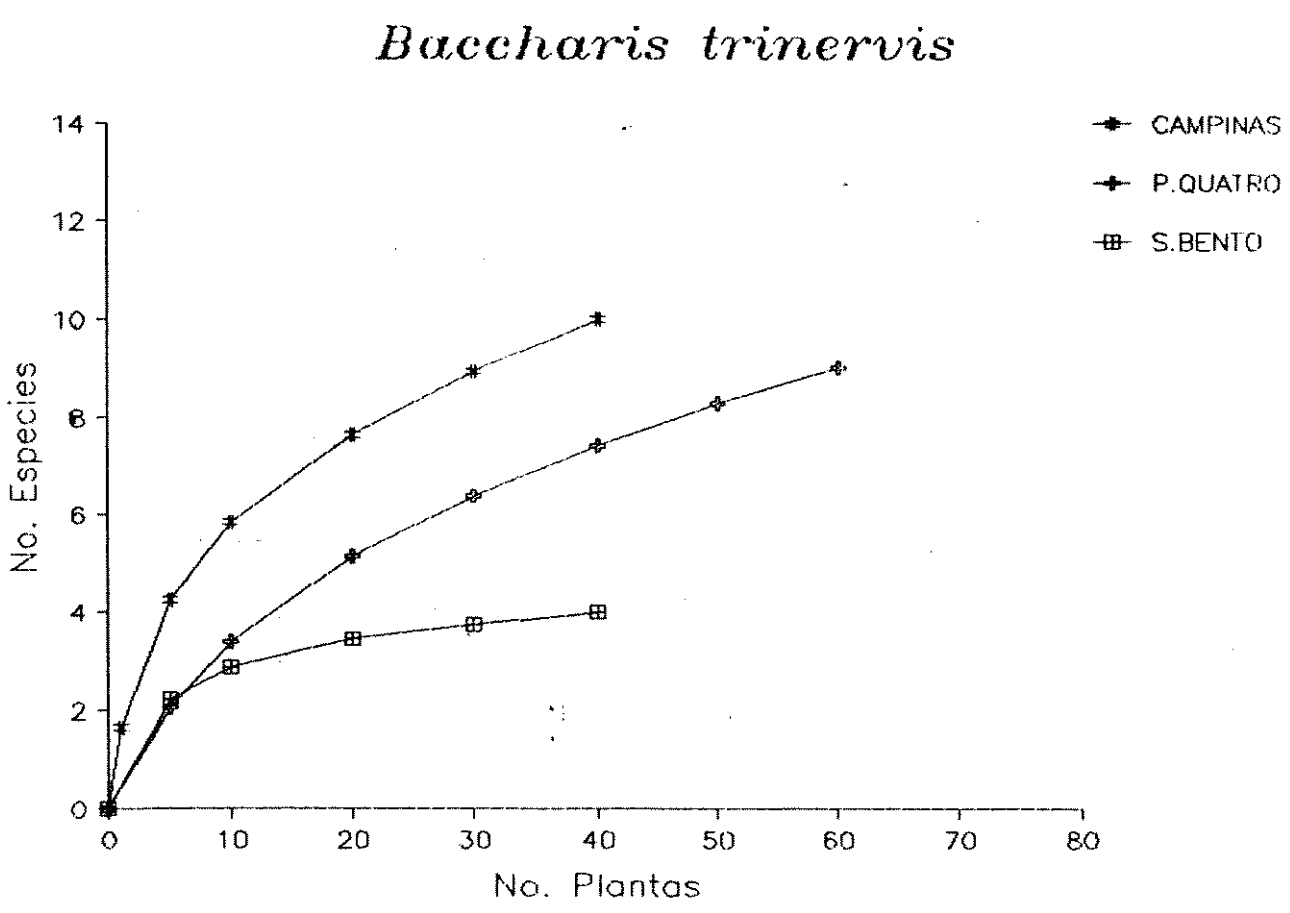
As Figuras 5.1 a 5.28 mostram as curvas de rarefação obtidas para cada planta / localidade, excetuando poucas espécies coletadas em uma única localidade e com um ou nenhum inseto registrado. Plantas observadas em diversas localidades são apresentadas em separado (há duas exceções); espécies congenéricas com uma única localidade são grupadas na mesma figura. A colocação dos símbolos ao longo das curvas é arbitrária e destina-se apenas a facilitar seu seguimento.

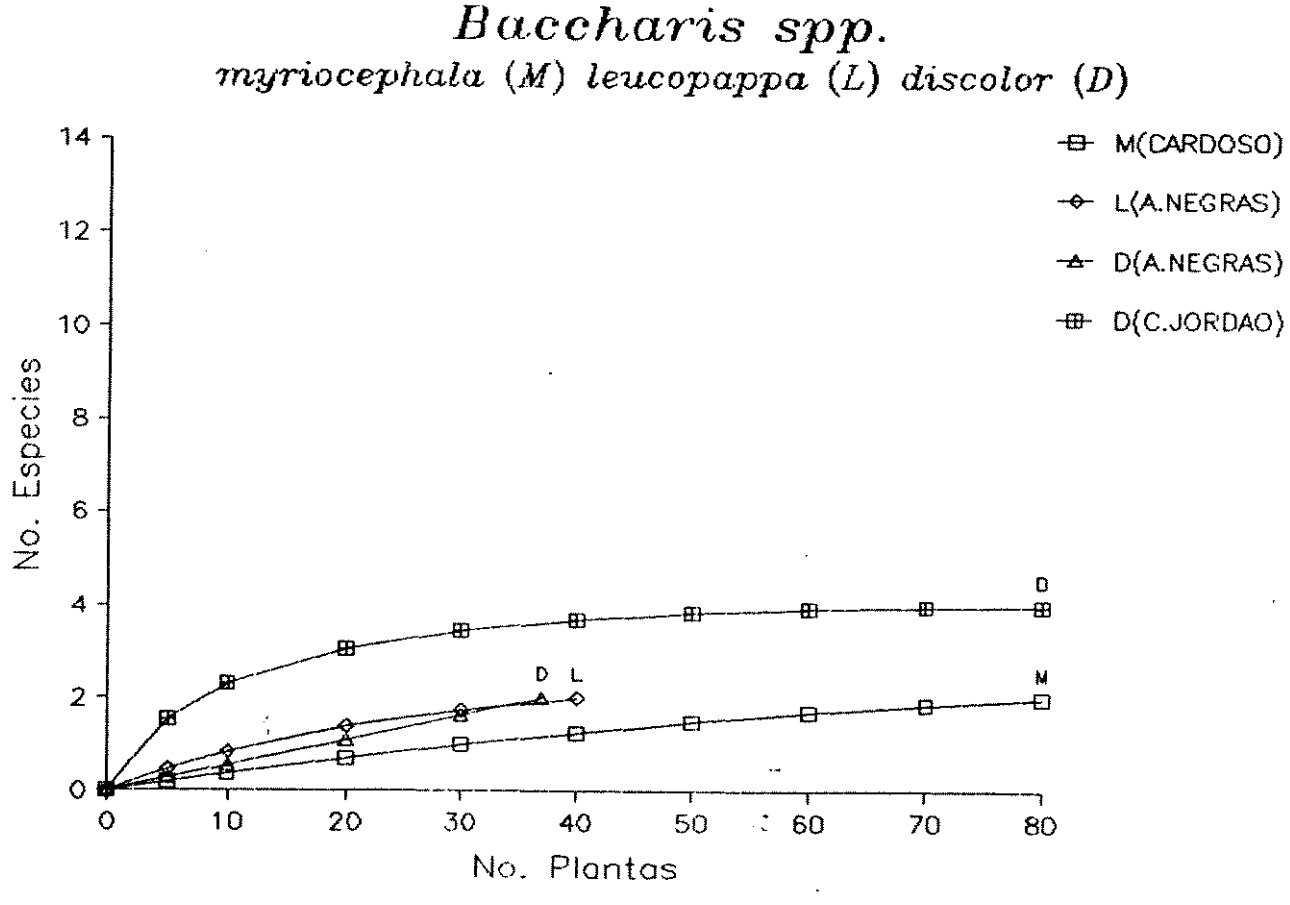
Em quase todos os traçados observa-se um segmento de acumulação inicial, cuja curvatura é dada pela distribuição de frequência das espécies predominantes. Segue-se geralmente um segmento reto que, quando inclinado, corresponde à acumulação das espécies mais raras, registradas em uma só planta da amostra local (frequência = 1). A parte as coletas sem qualquer registro de insetos associados, as duas situações mais extremas são:

a) populações em que somente apareceram espécies muito comuns, cuja curva de acumulação se fixa rapidamente; p.ex., **Pseudogynoxis pellucidinervis**, cujas 2 espécies associadas encontradas em Campos do Jordão aparecem nas "primeiras" 20 plantas (lembrando que esta é a expectativa retrocalculada por rarefação);

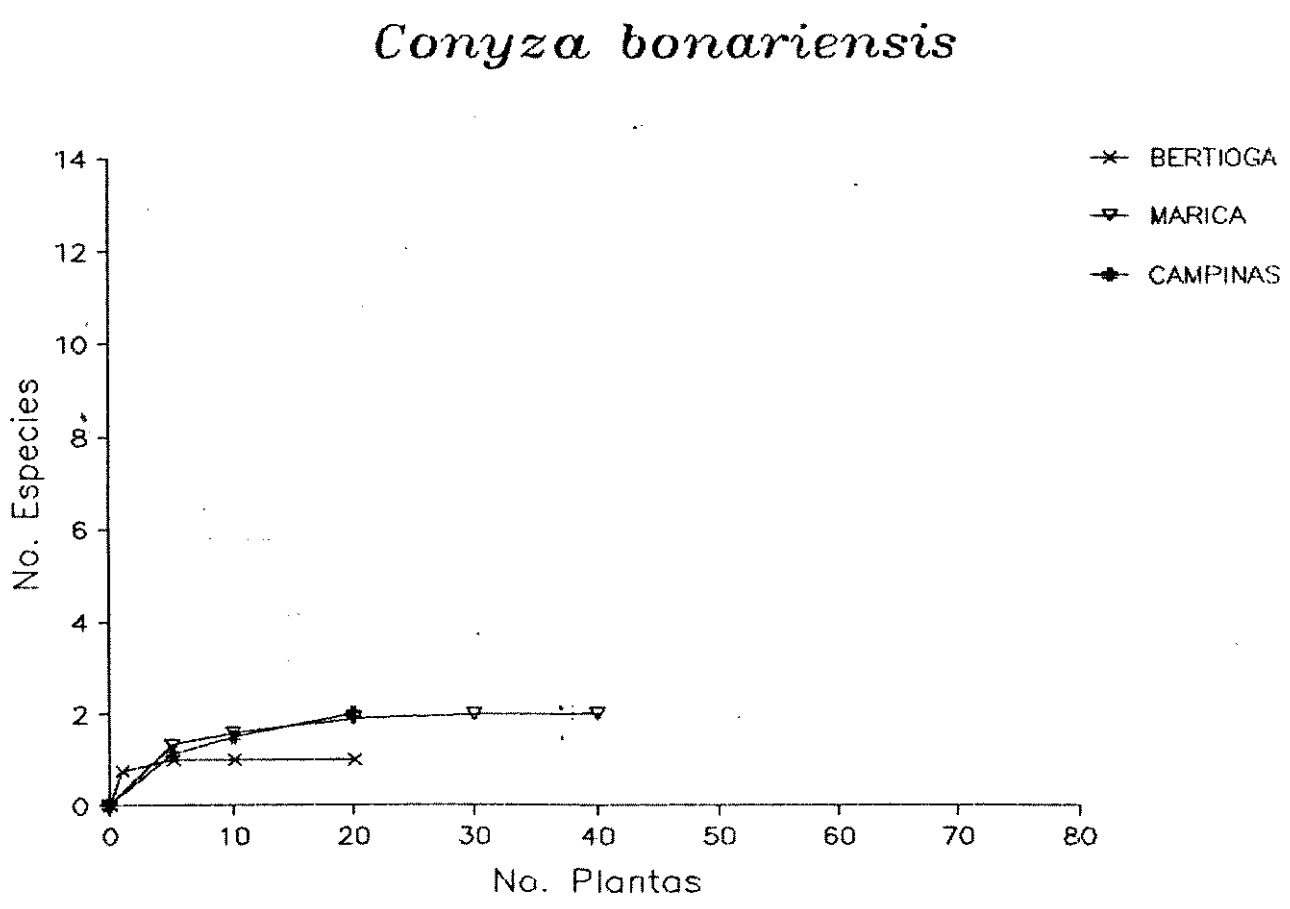
b) populações cujos insetos associados são todos maximamente raros nas amostras, isto é, aparecem com frequência 1 na amostra; é o caso das três curvas de **Pluchea quitoc**; para estas curvas, não há maneira de estimar uma assíntota.

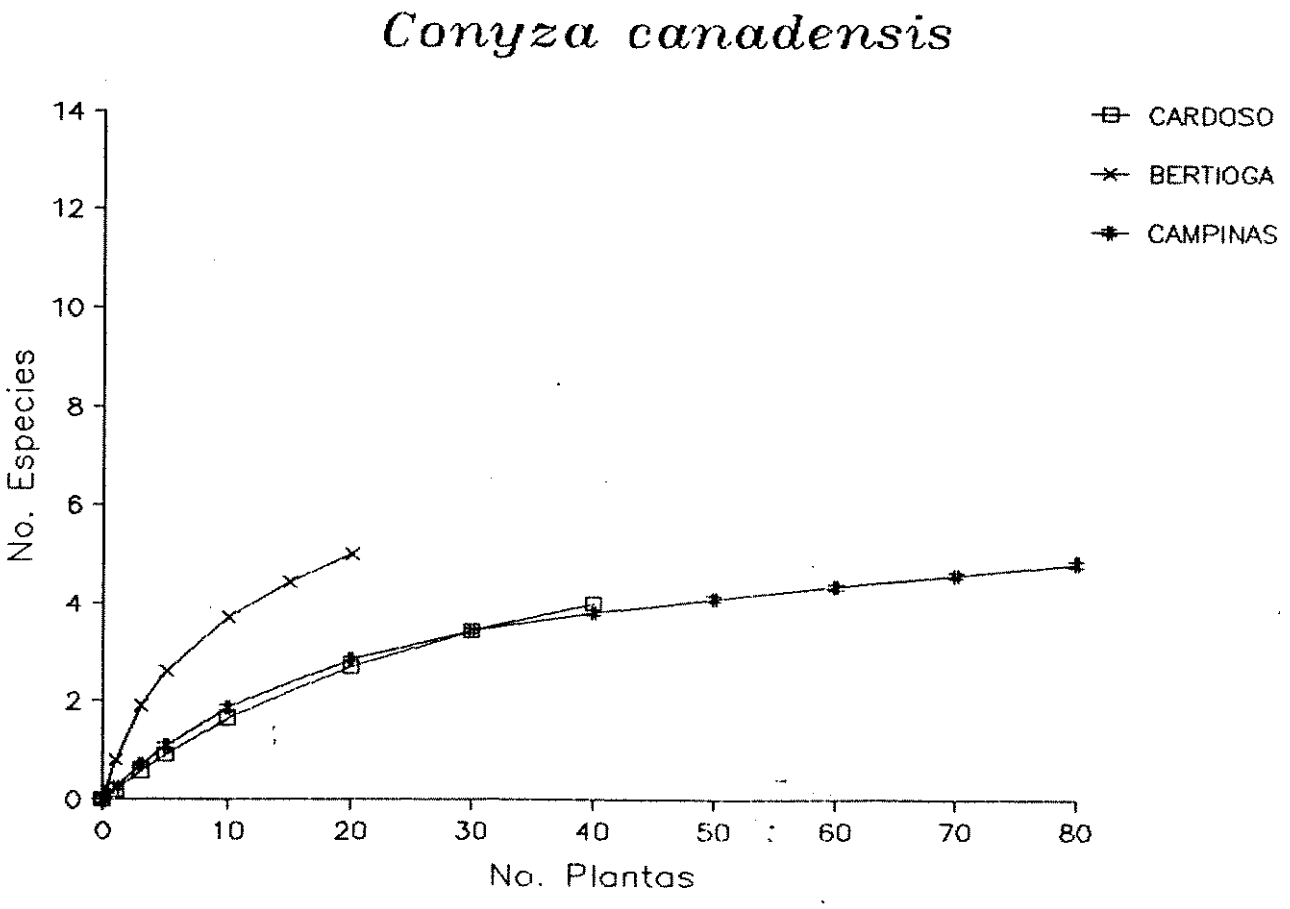
(texto segue à pág. 155)



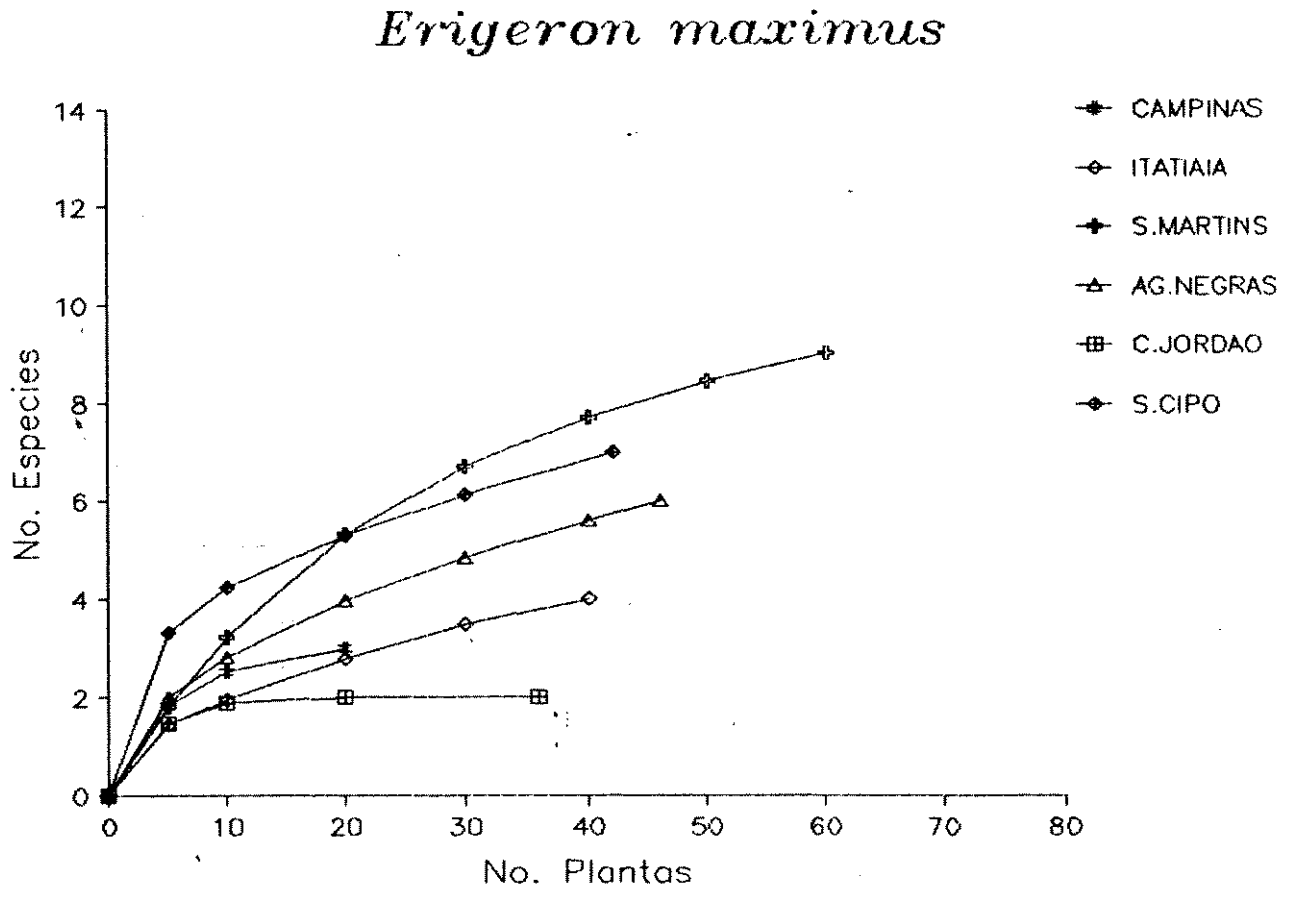


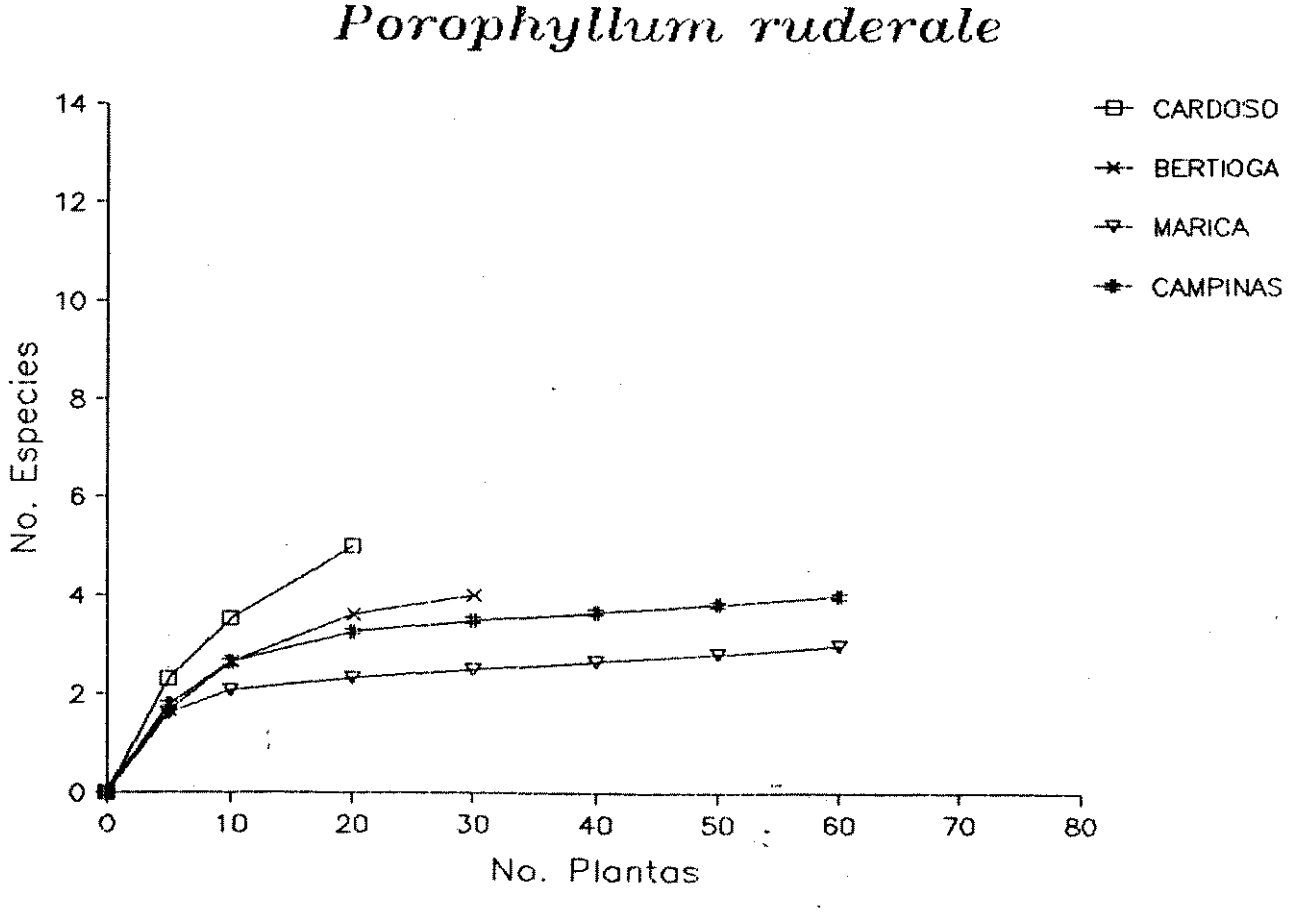
FIGURAS 5.1 e 5.2. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.



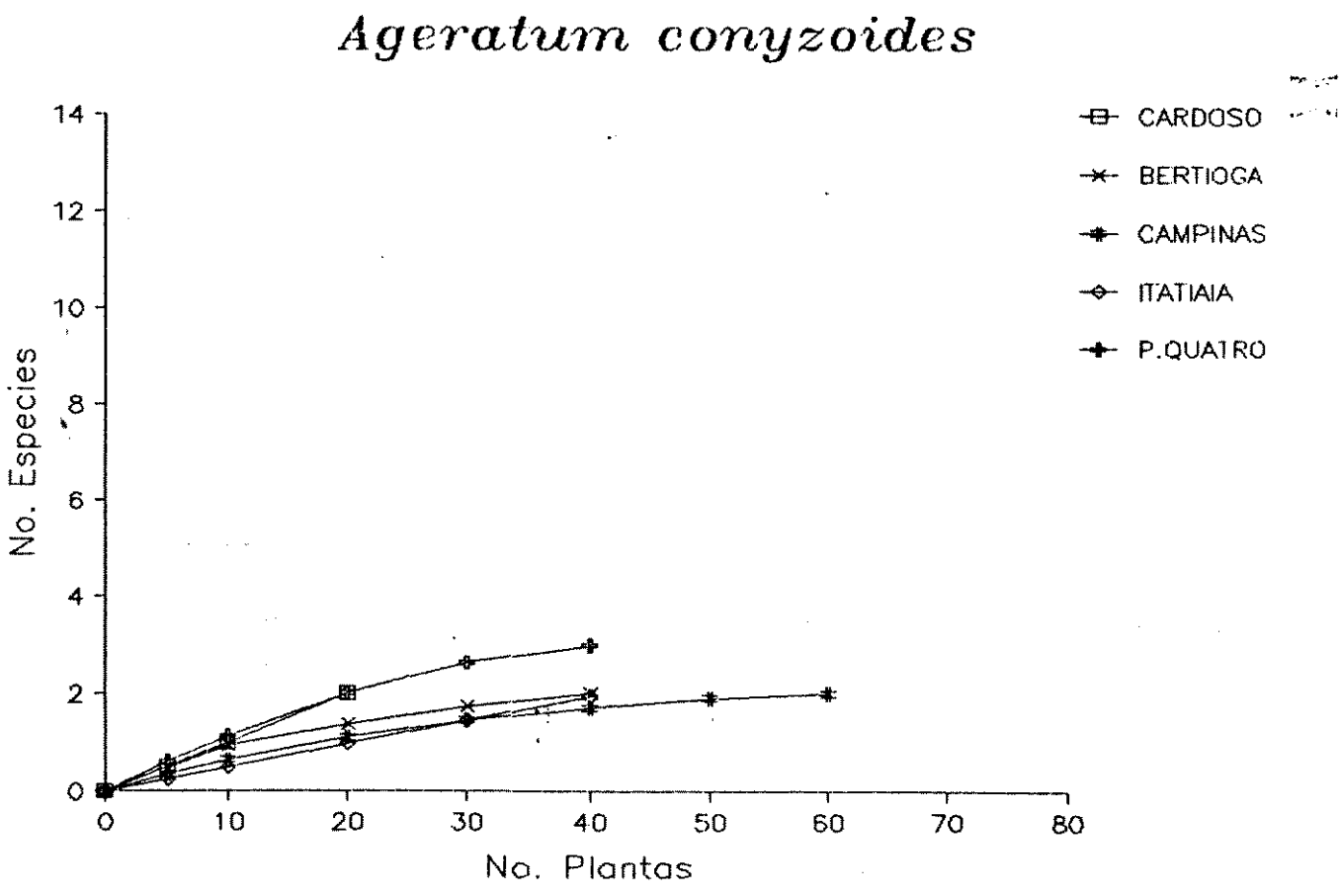


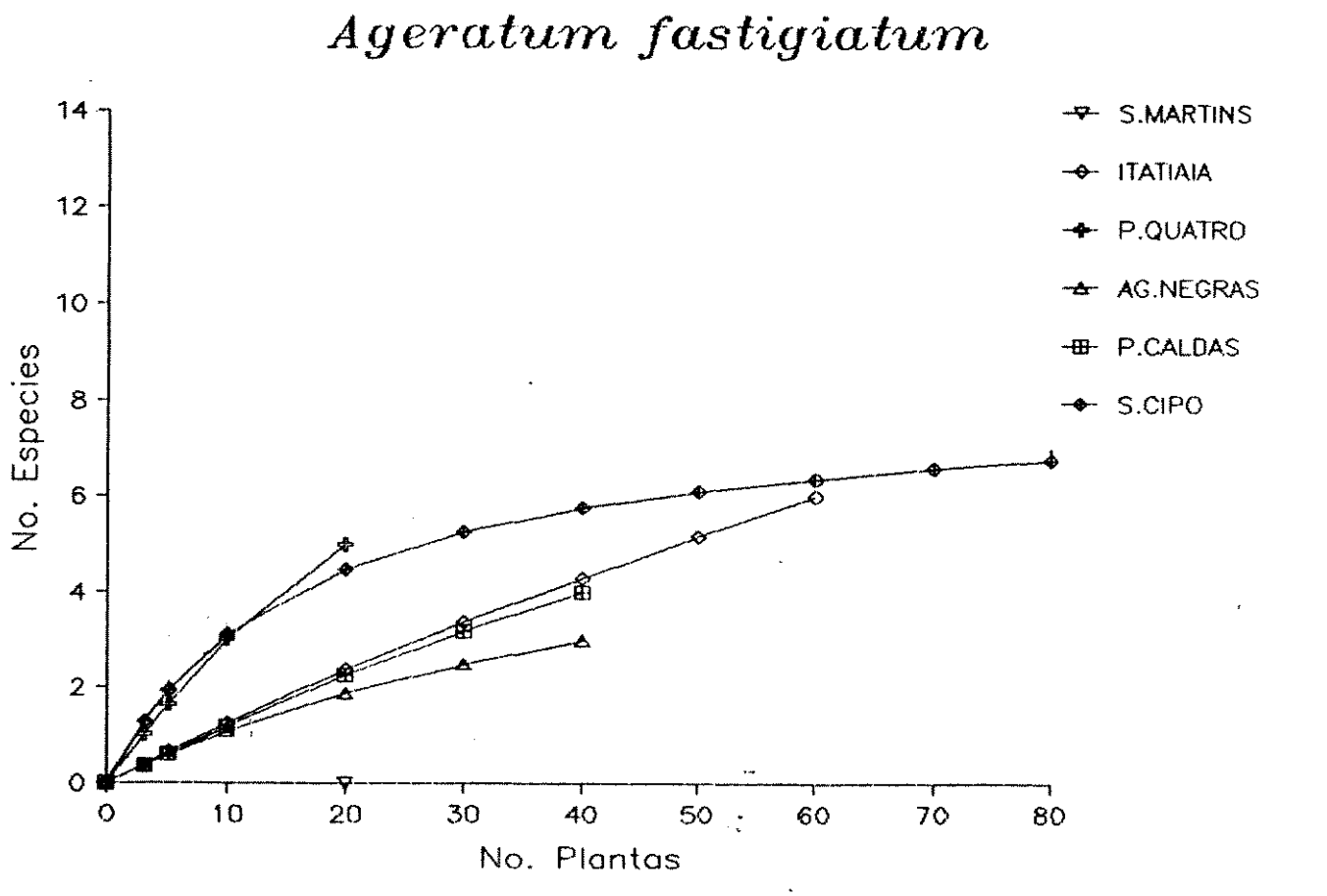
FIGURAS 5.3 e 5.4. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.





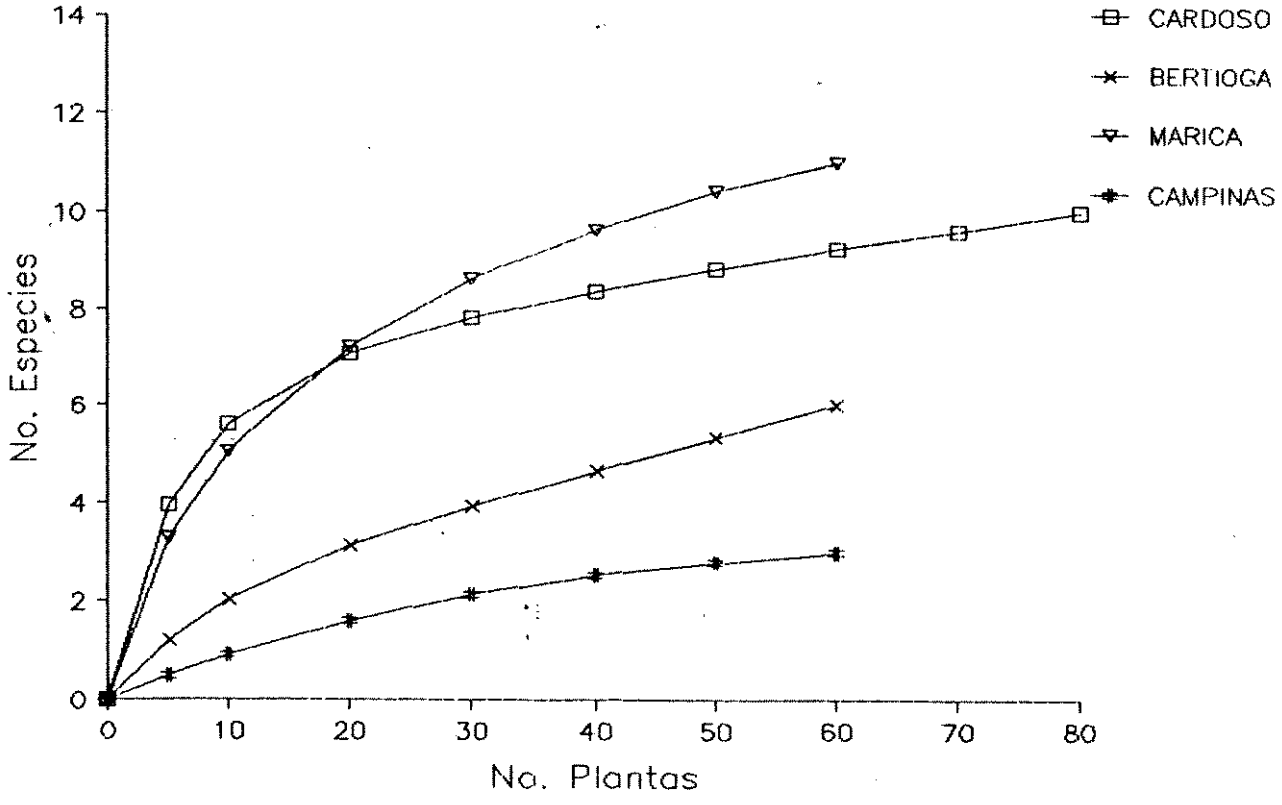
FIGURAS 5.5 e 5.6. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.



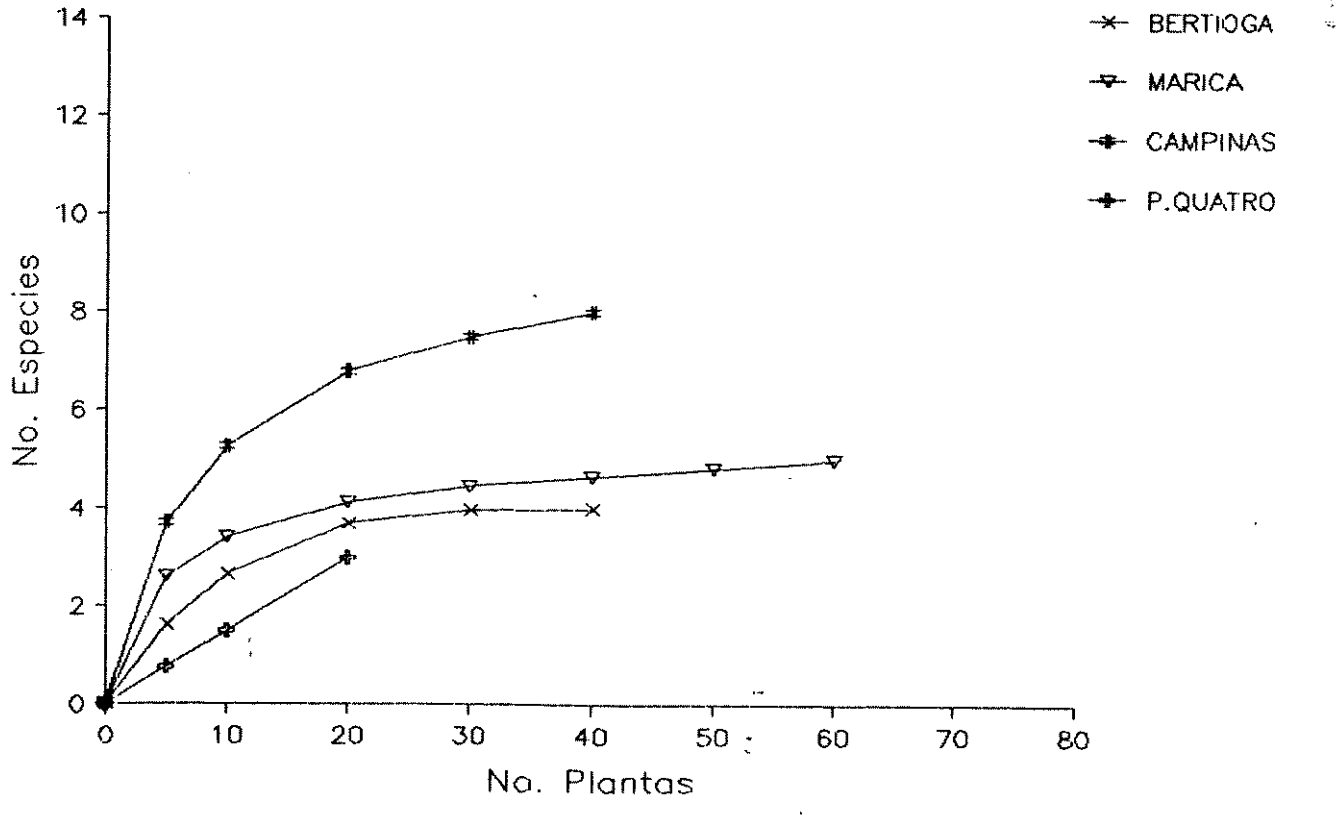


FIGURAS 5.7 e 5.8. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.

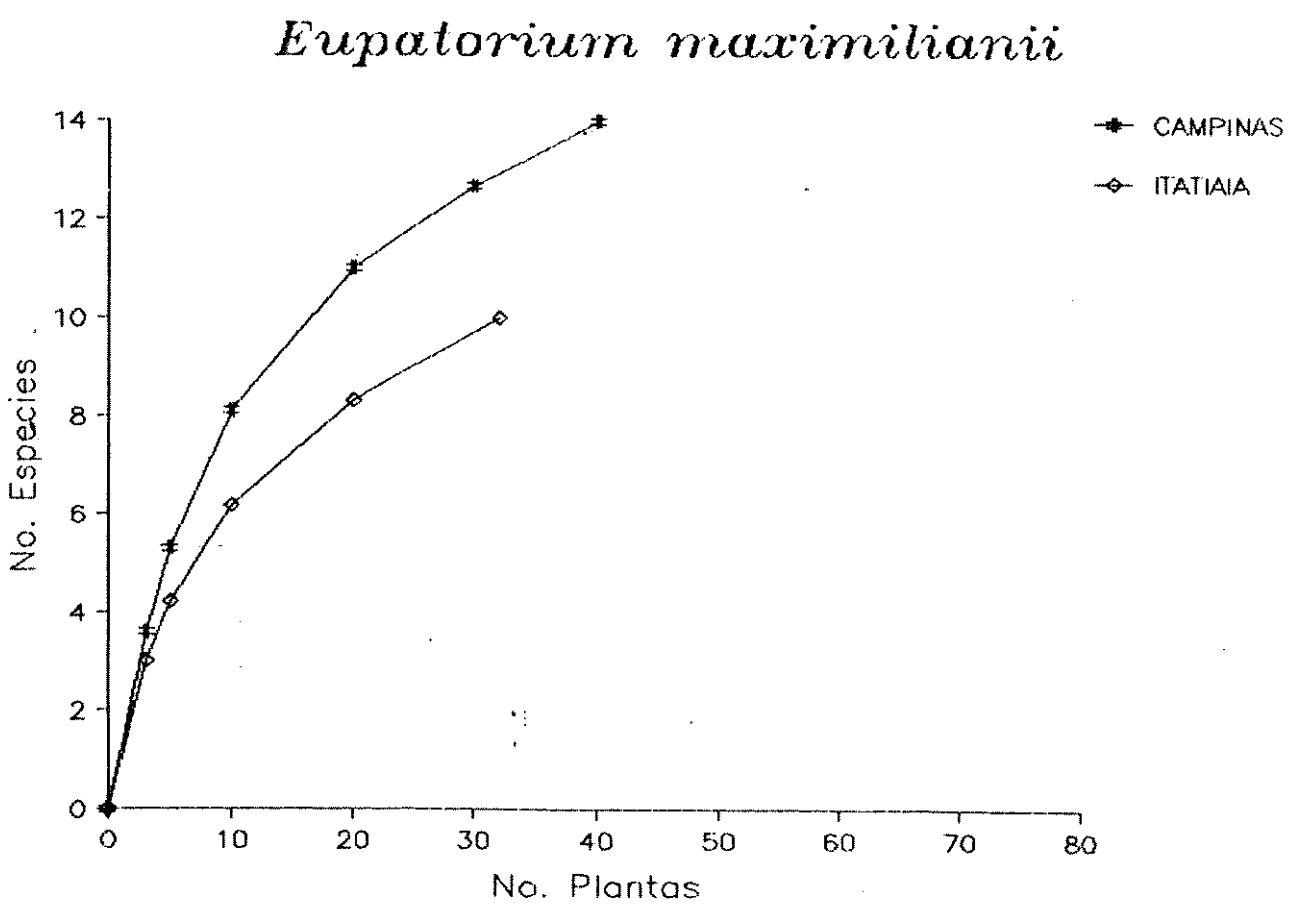
Eupatorium betonicaeforme

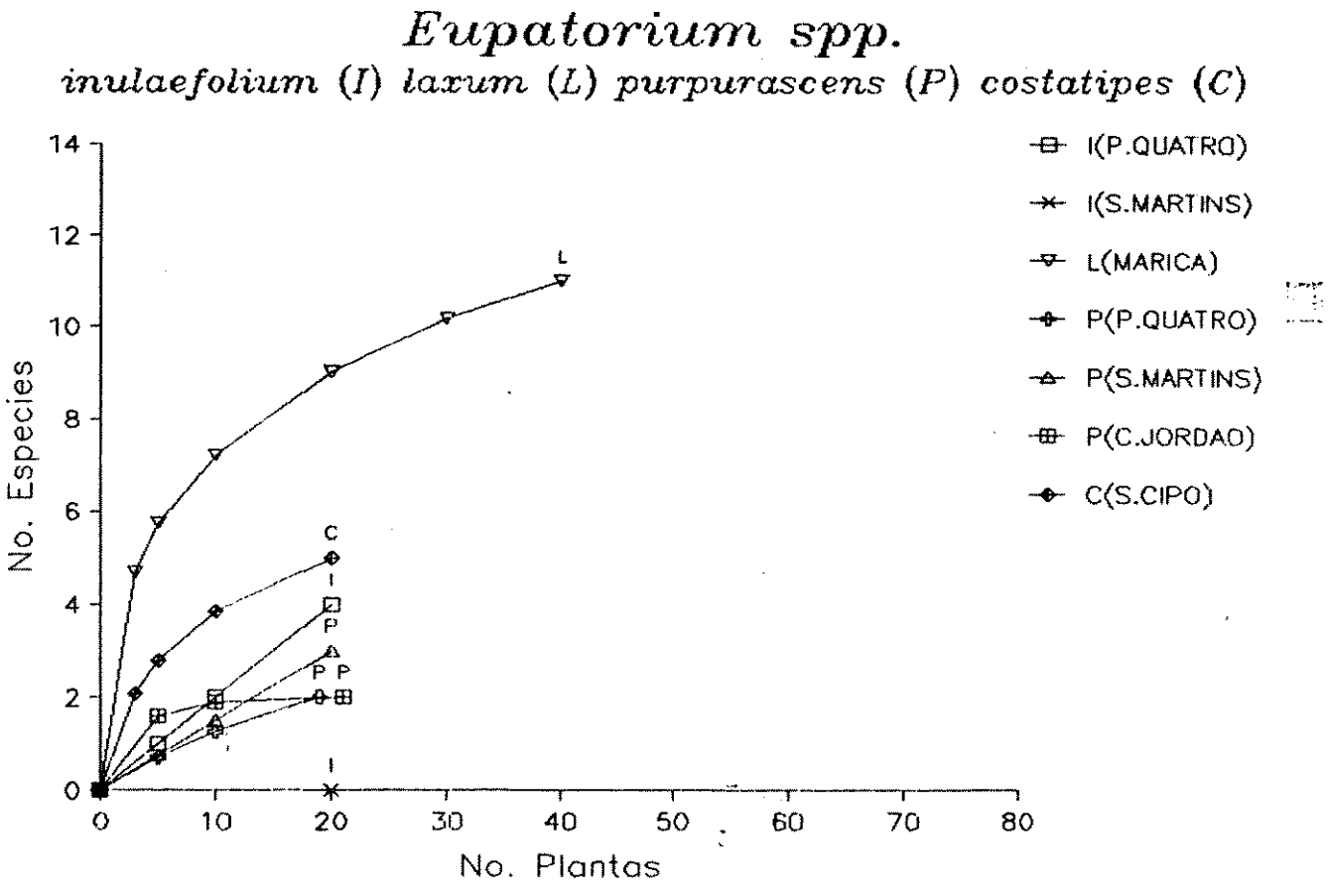


Eupatorium clematideum

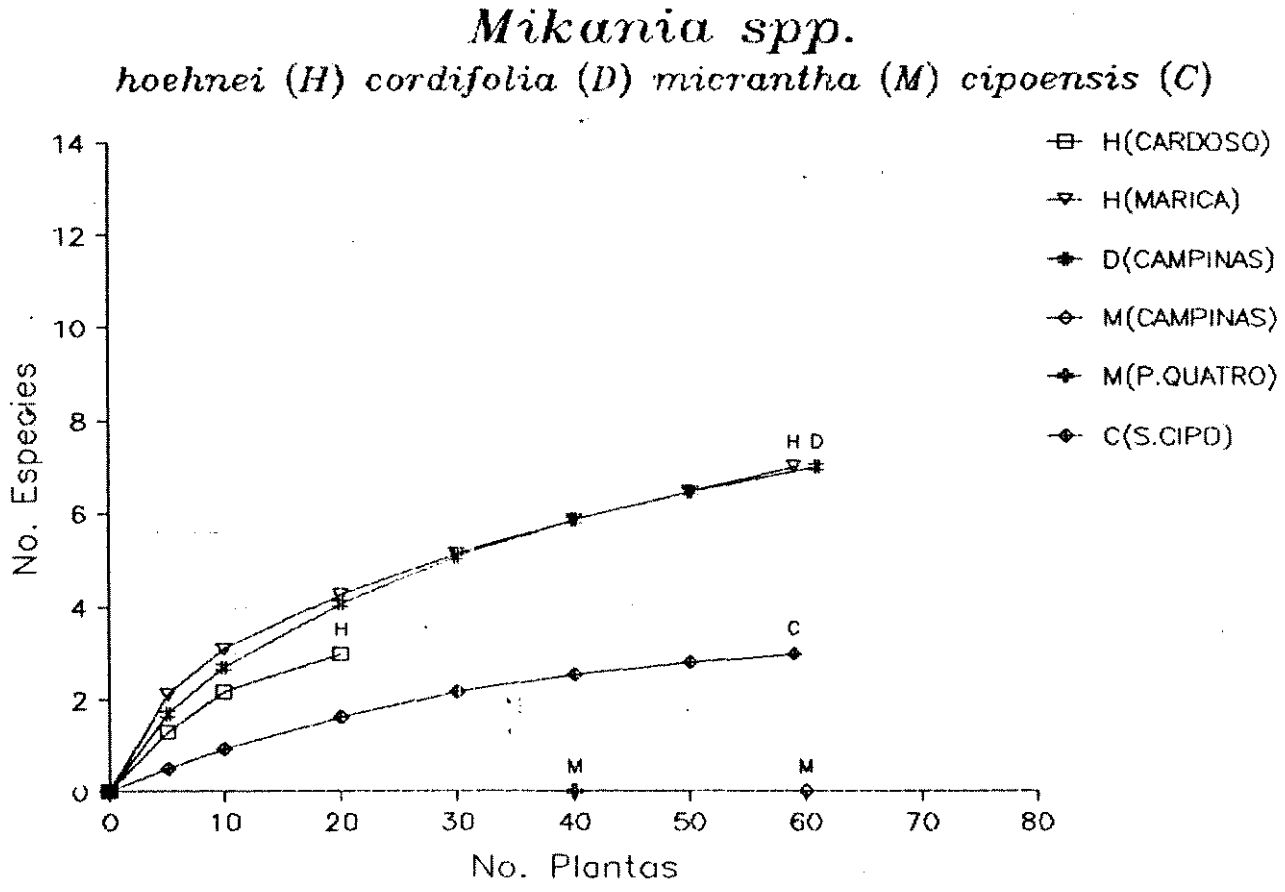


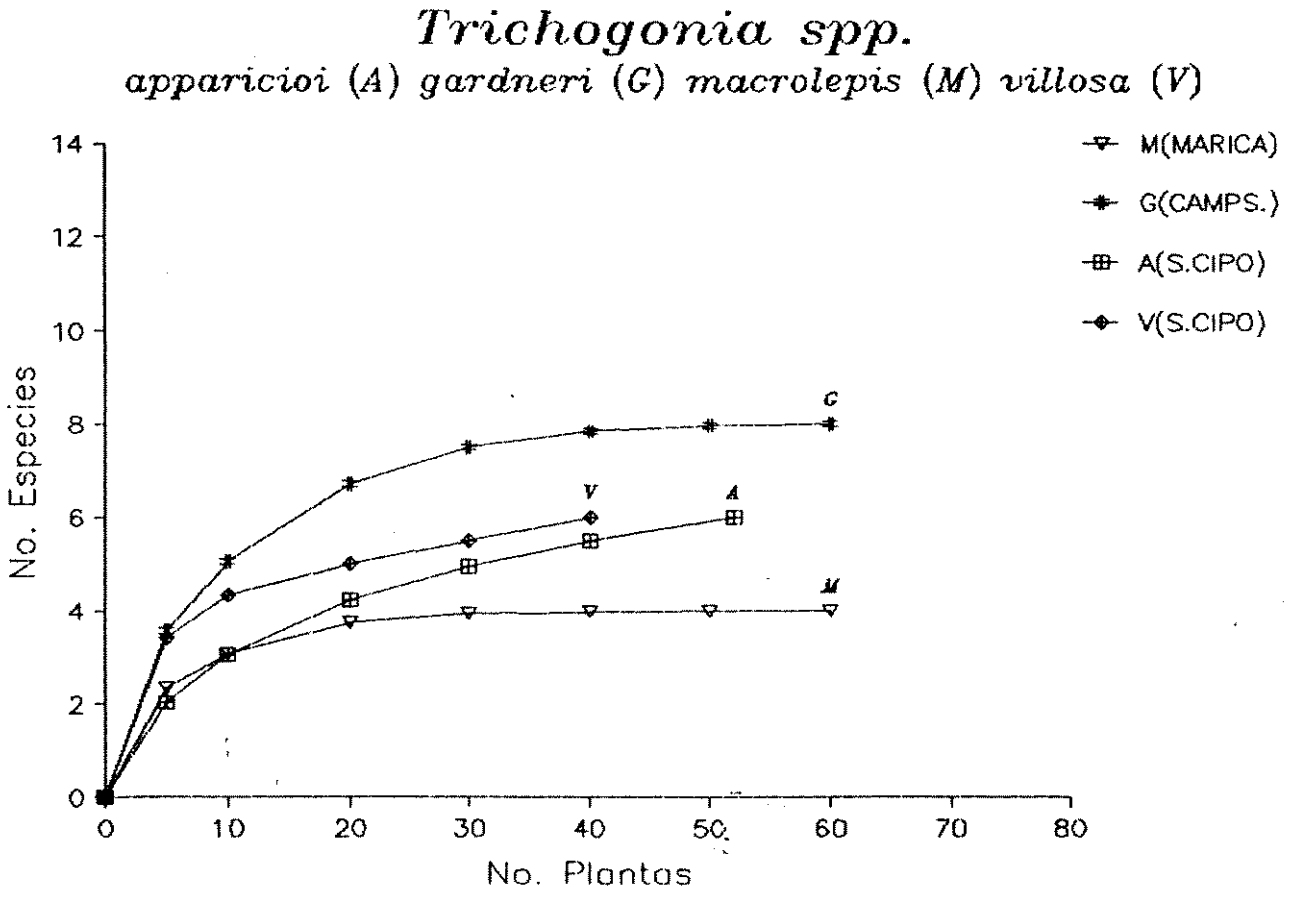
FIGURAS 5.9 e 5.10. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.



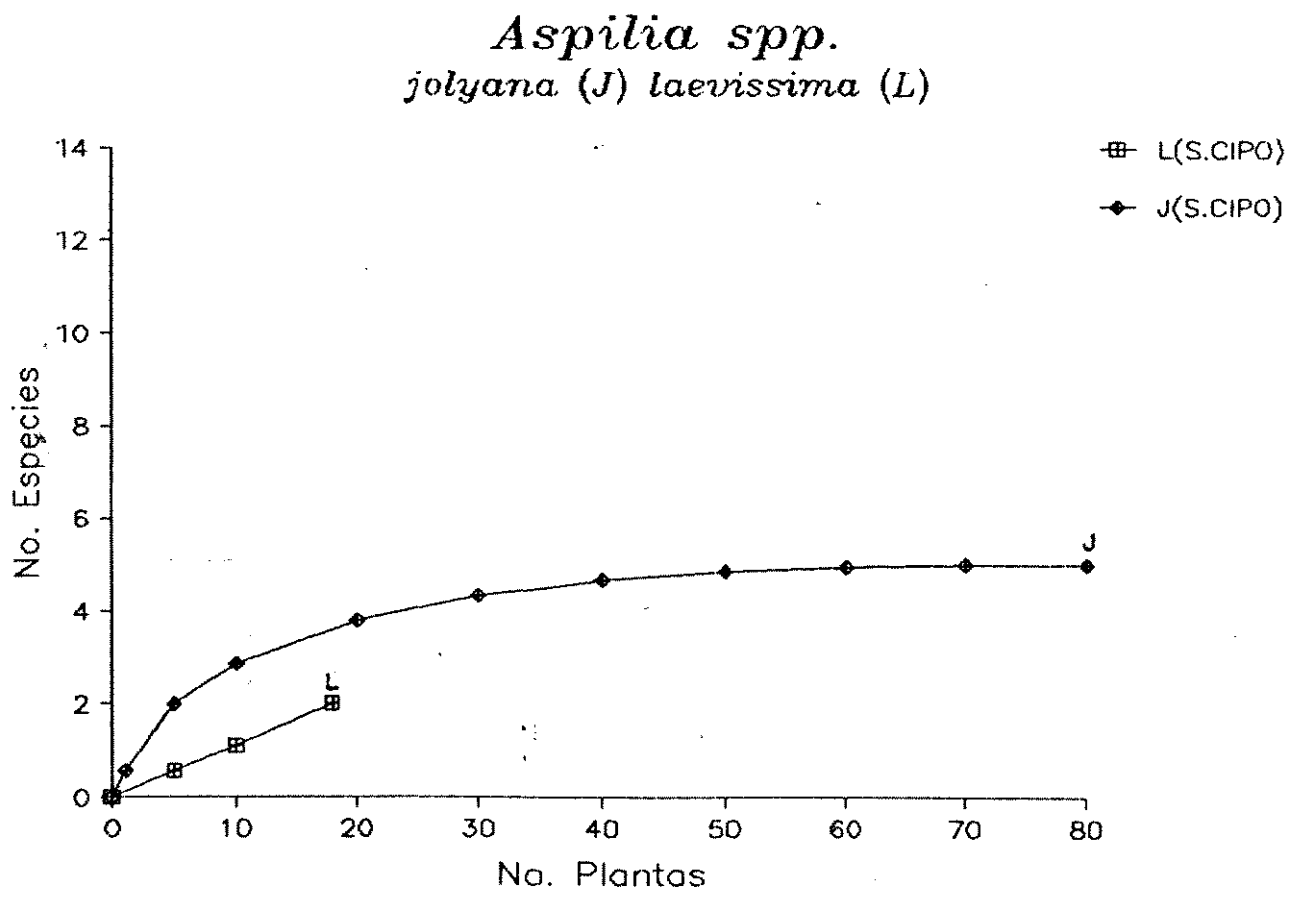


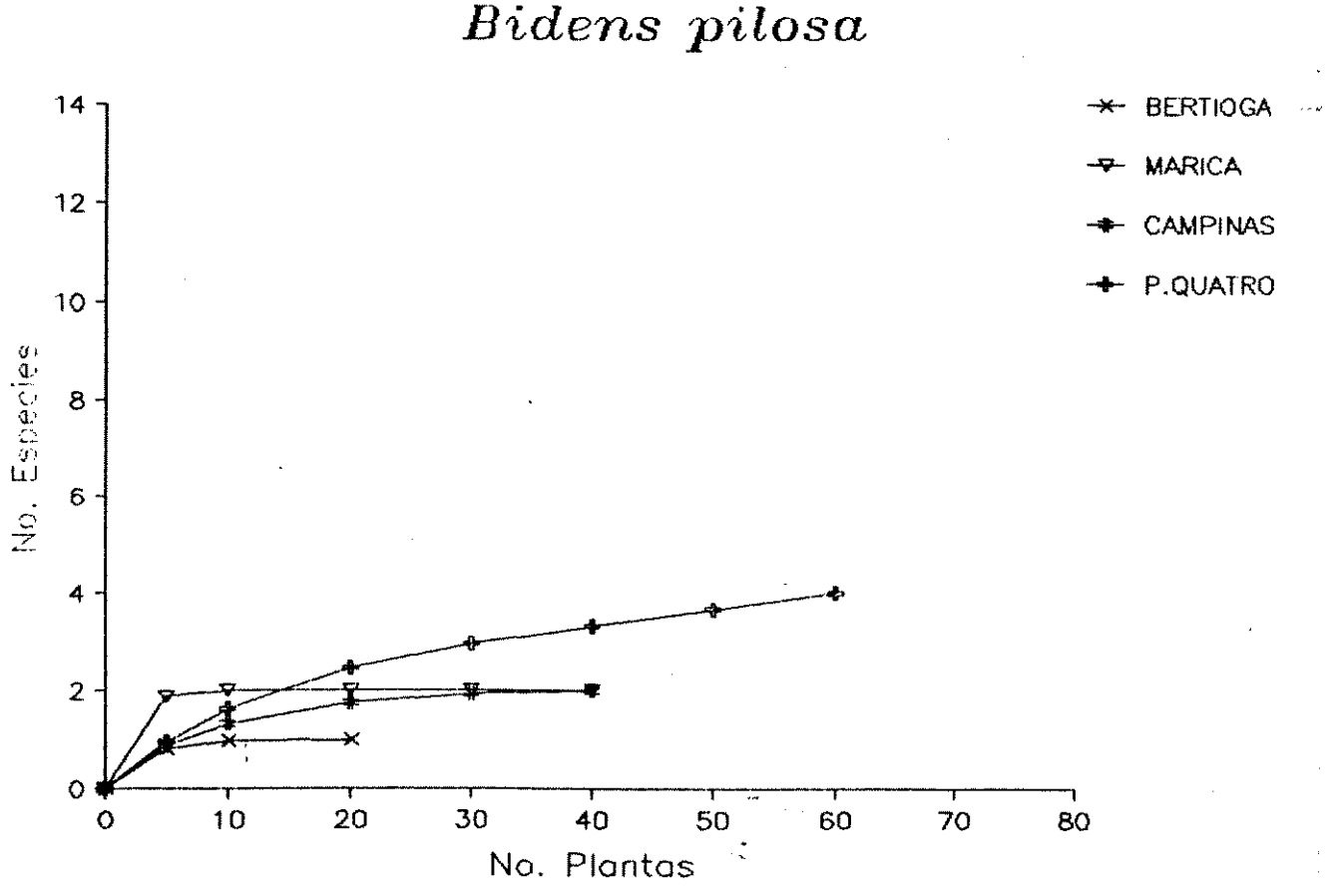
FIGURAS 5.11 e 5.12. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.



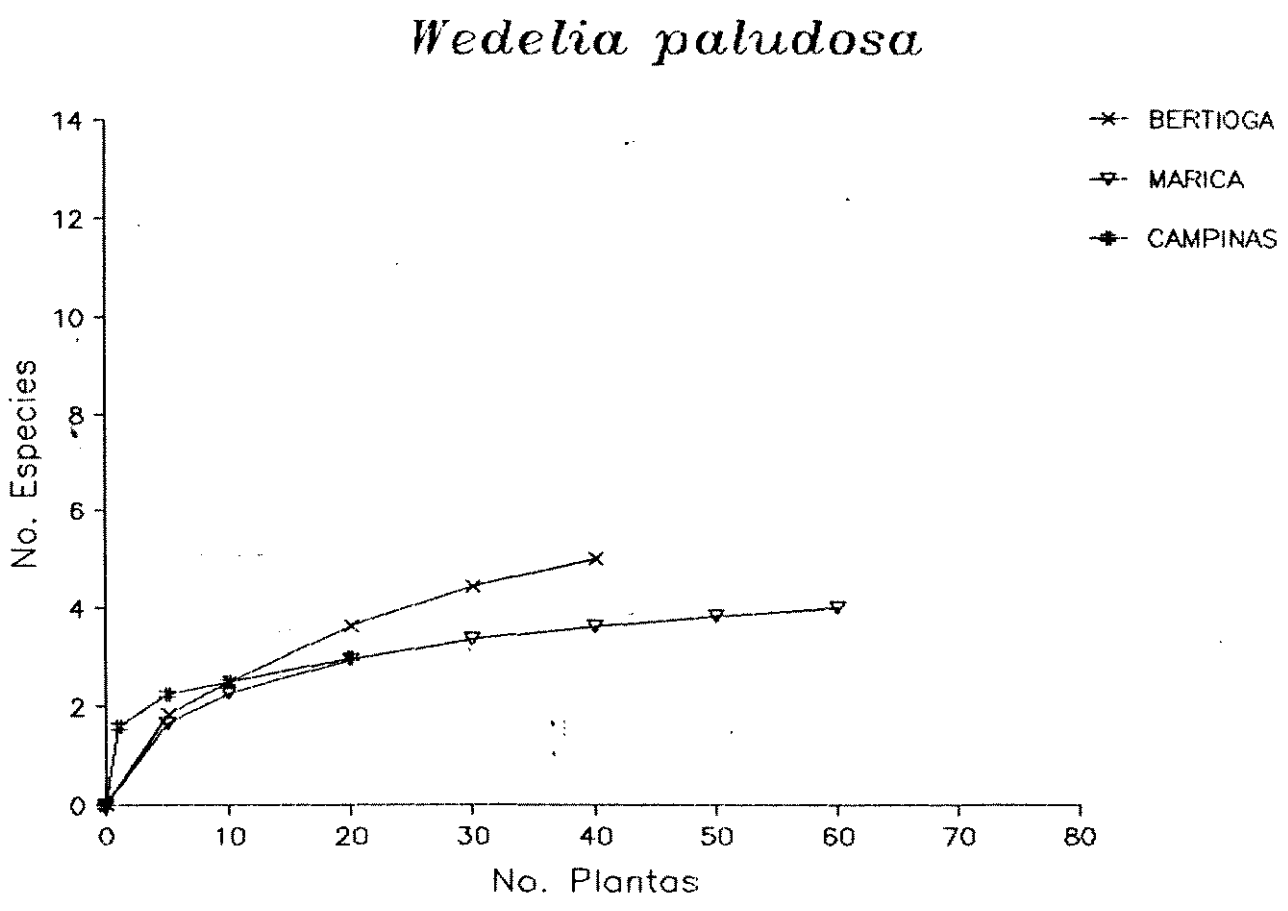


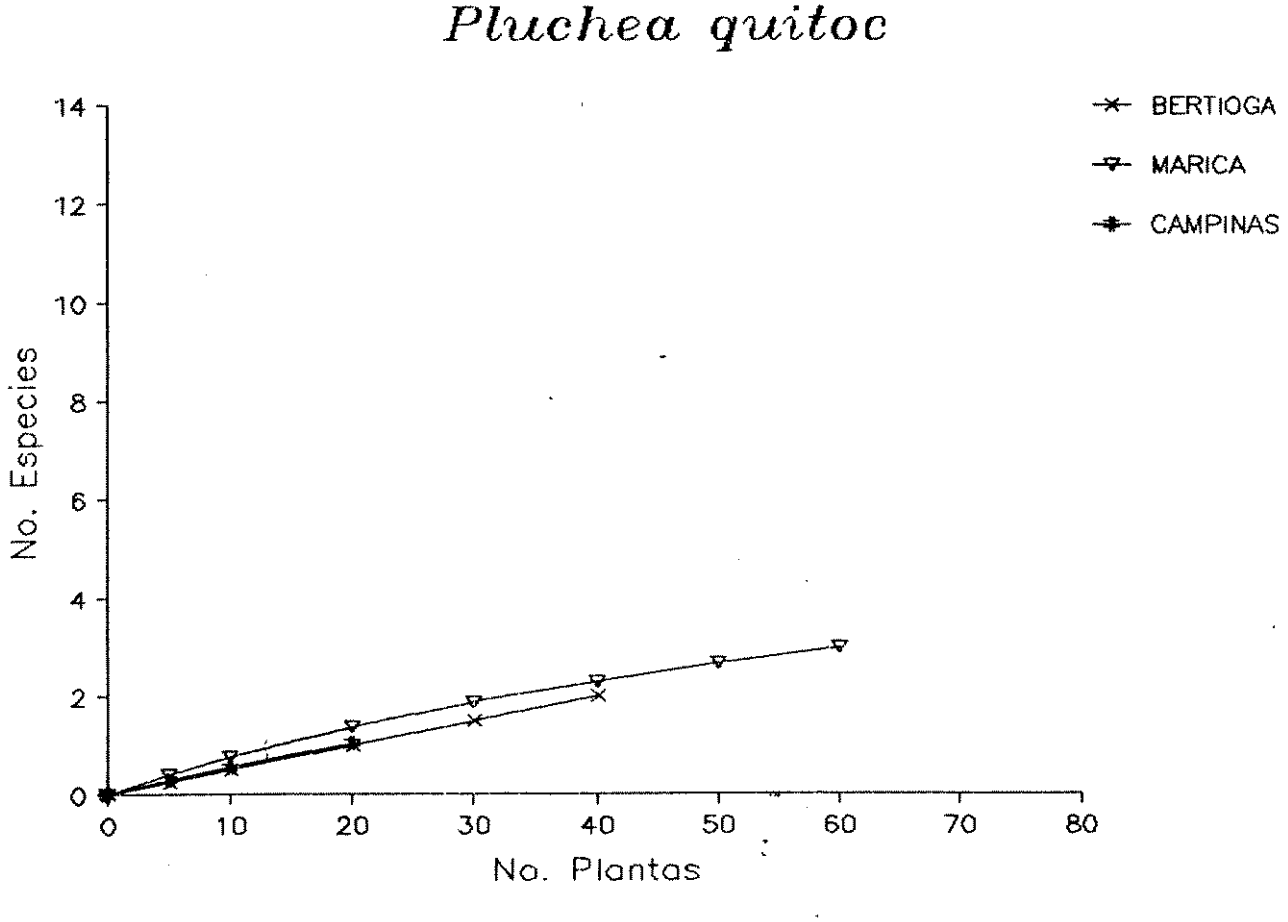
FIGURAS 5.13 e 5.14. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.





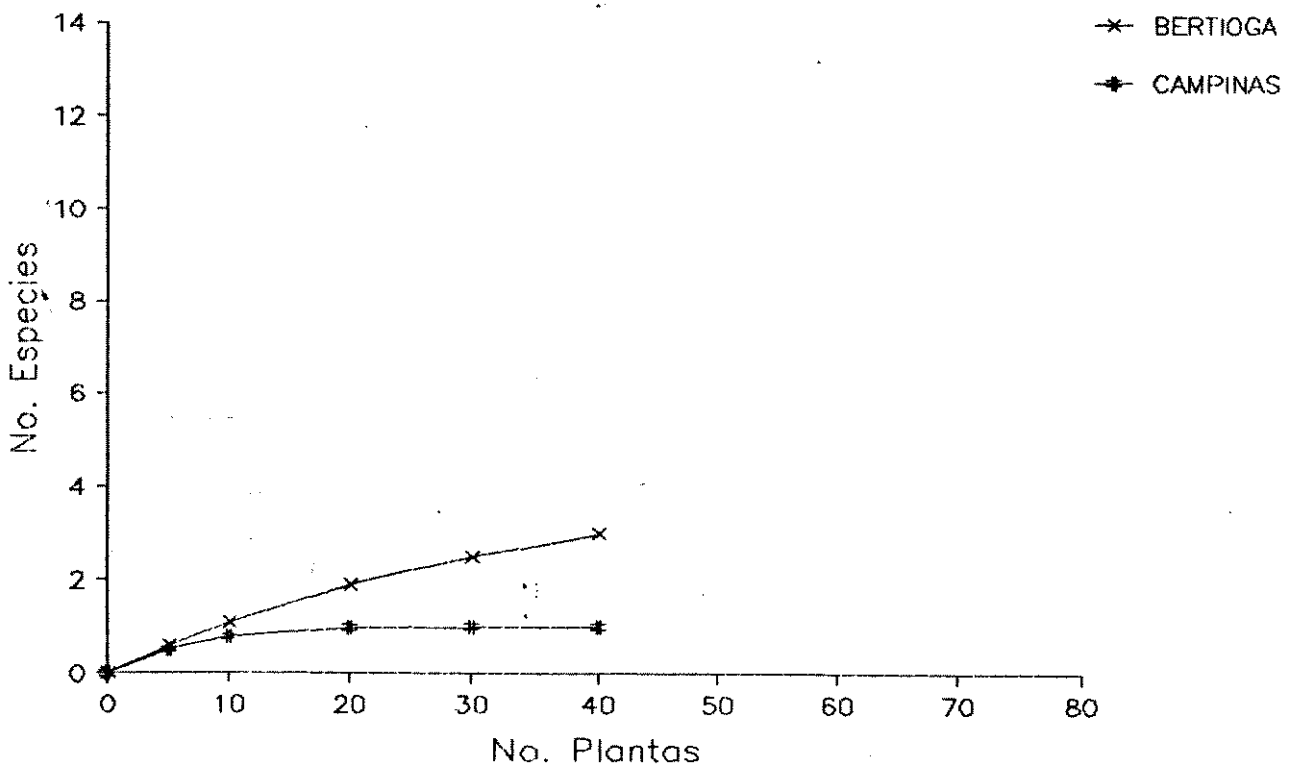
FIGURAS 5.15 e 5.16. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.



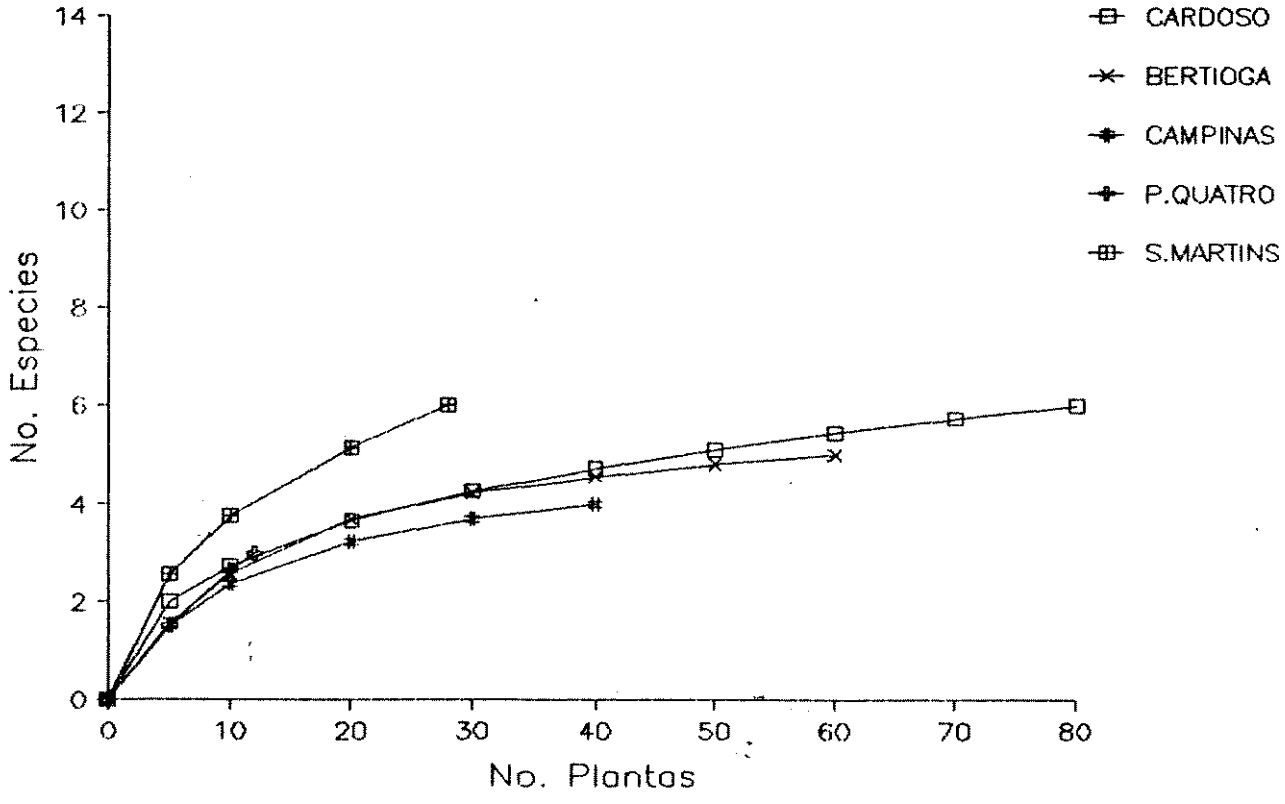


FIGURAS 5.17 e 5.18. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.

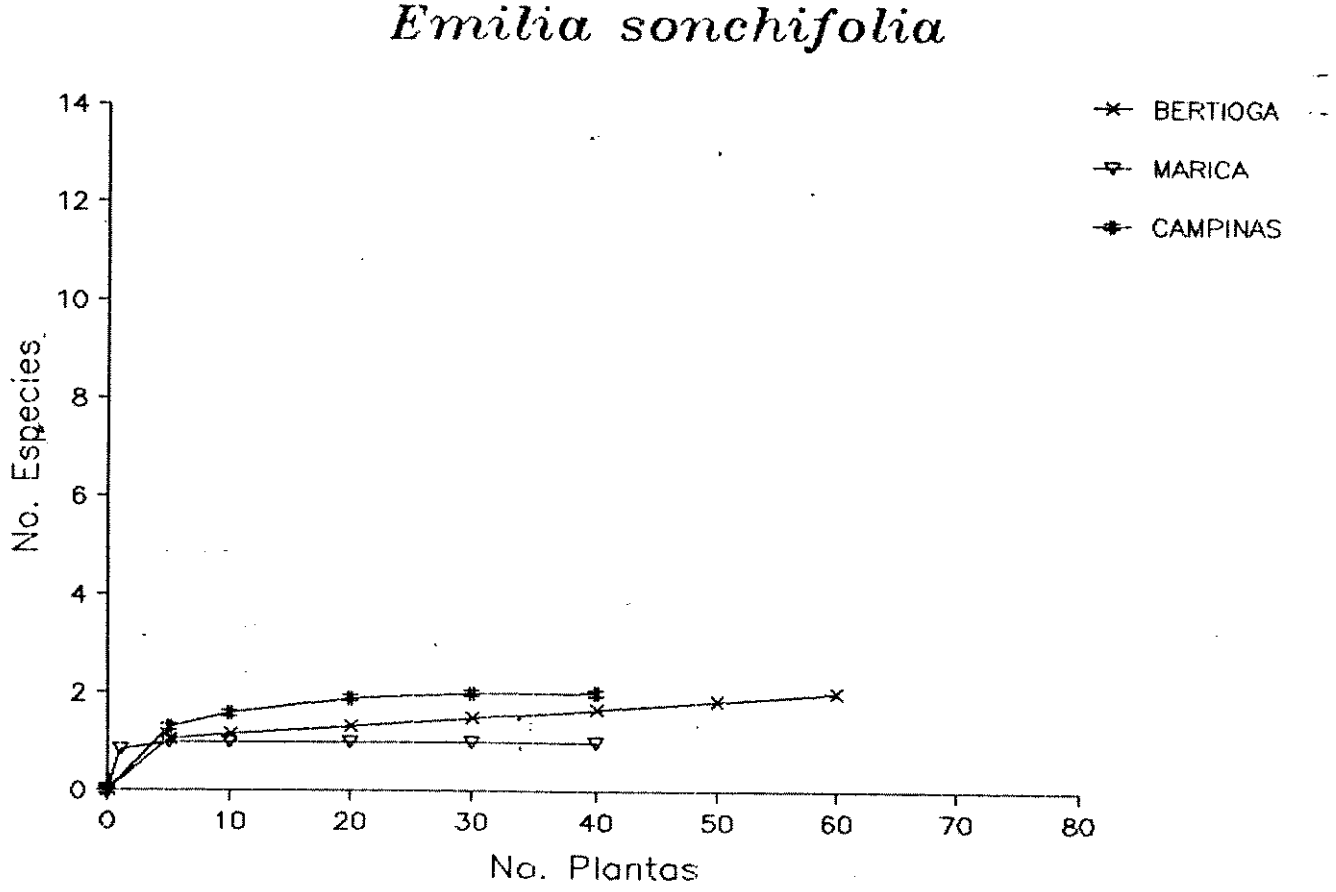
Erechtites hieracifolia

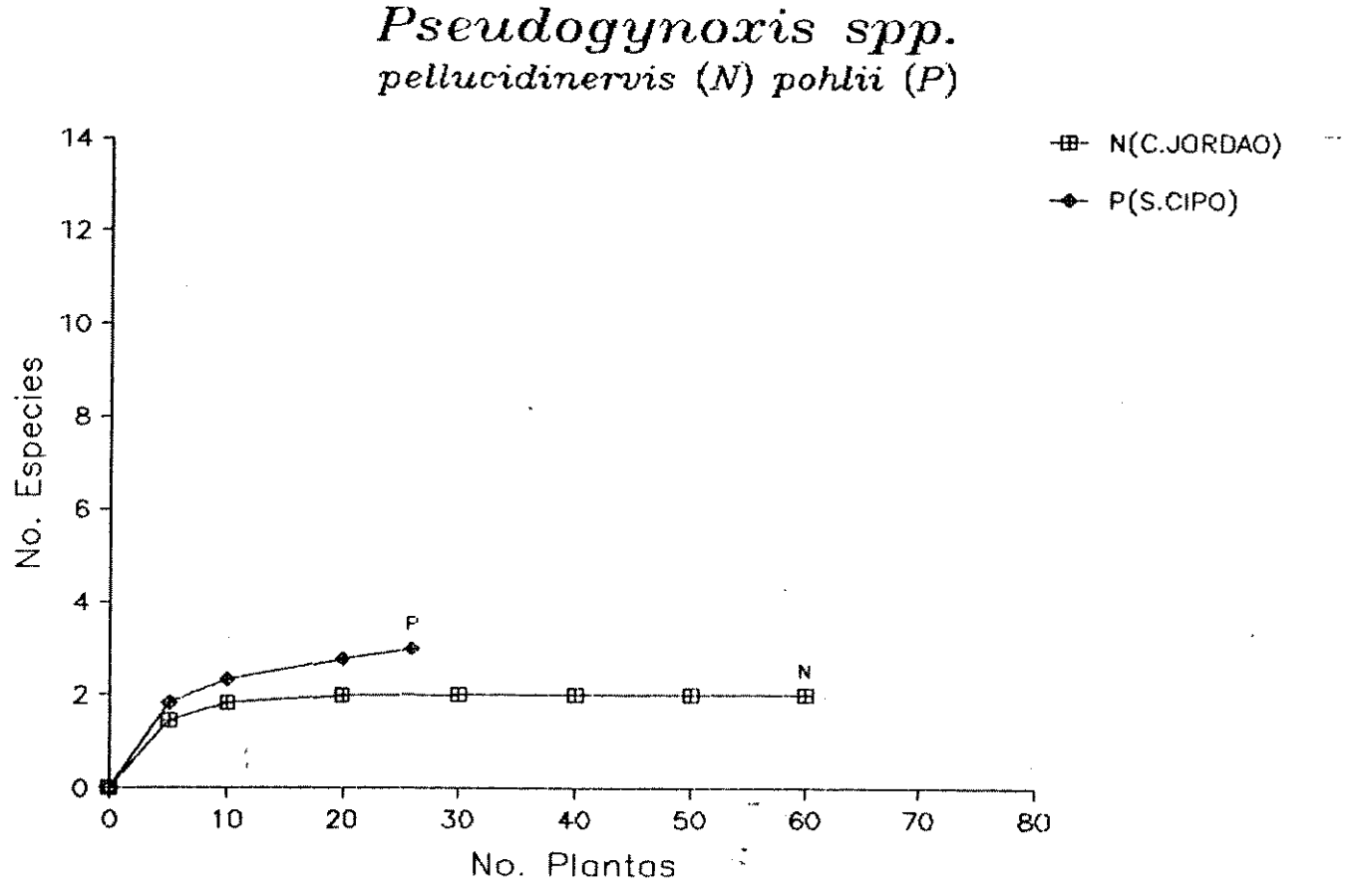


Erechtites valerianaefolia

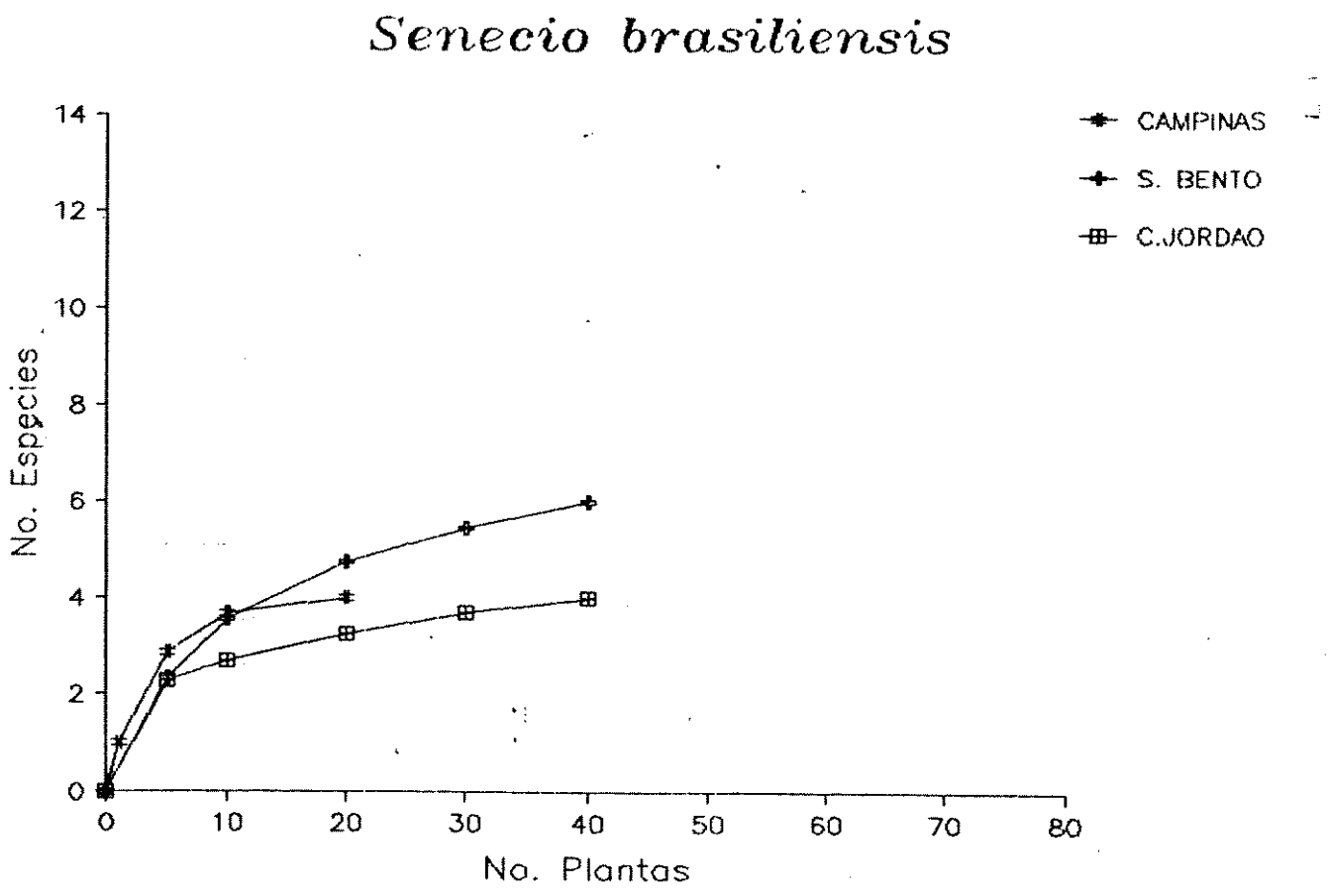


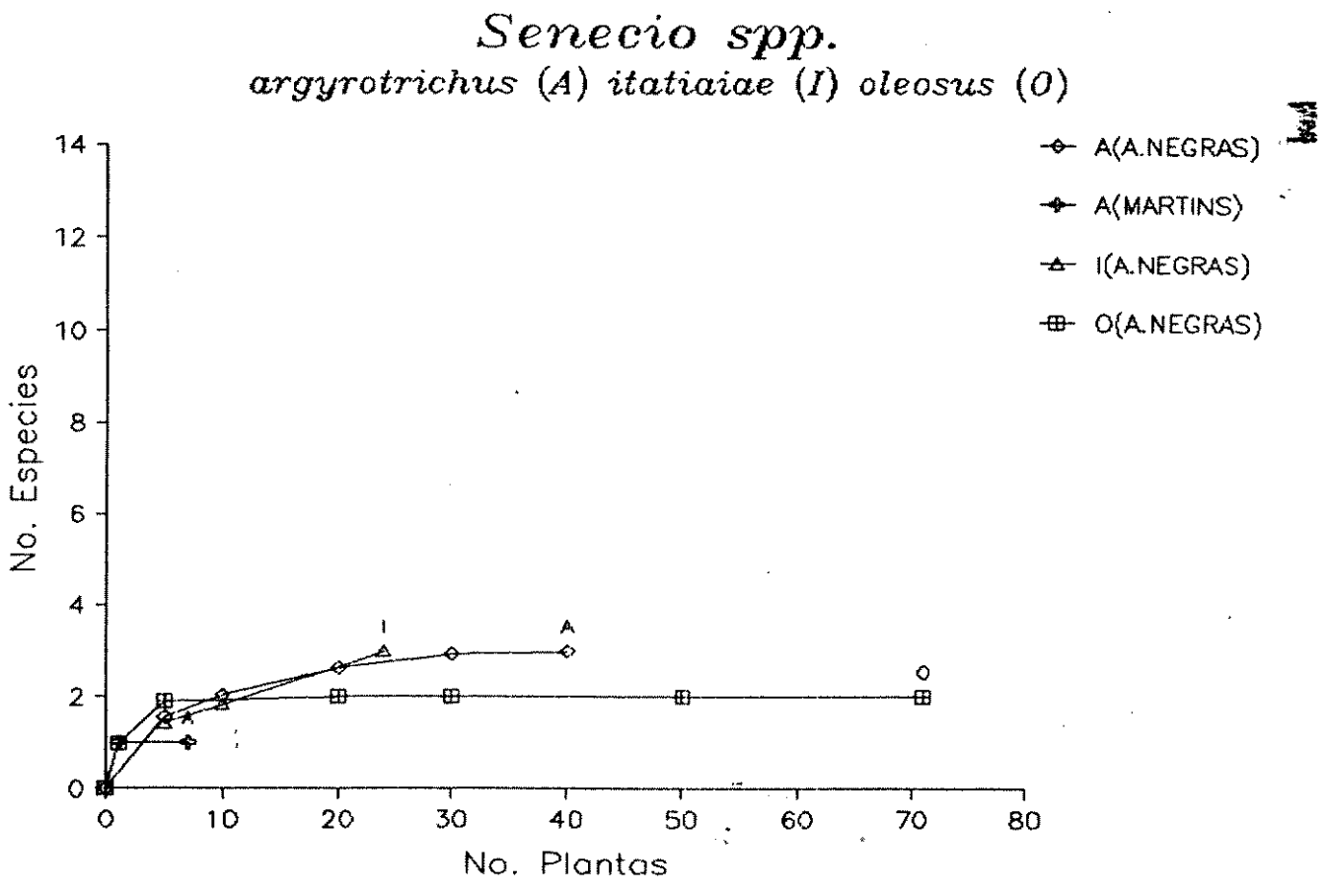
FIGURAS 5.19 e 5.20. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.





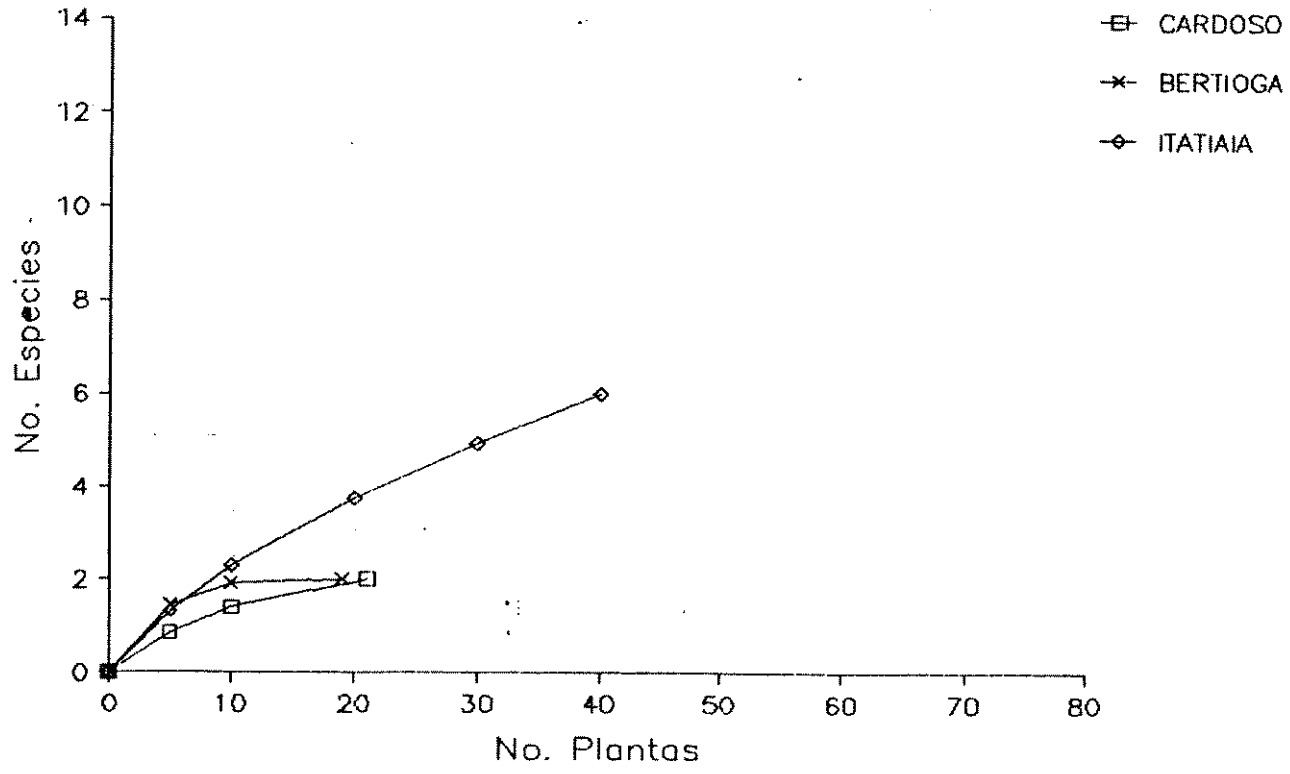
FIGURAS 5.21 e 5.22. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.



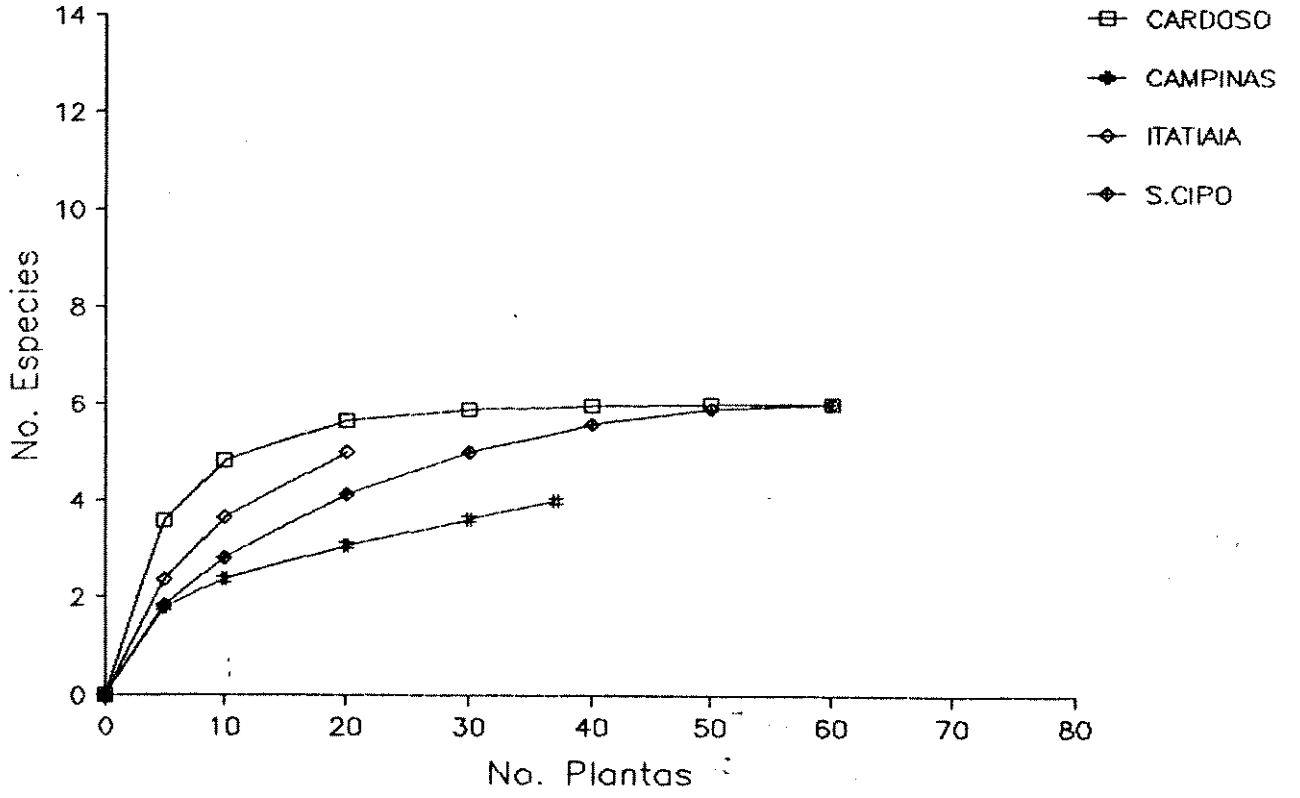


FIGURAS 5.23 e 5.24. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.

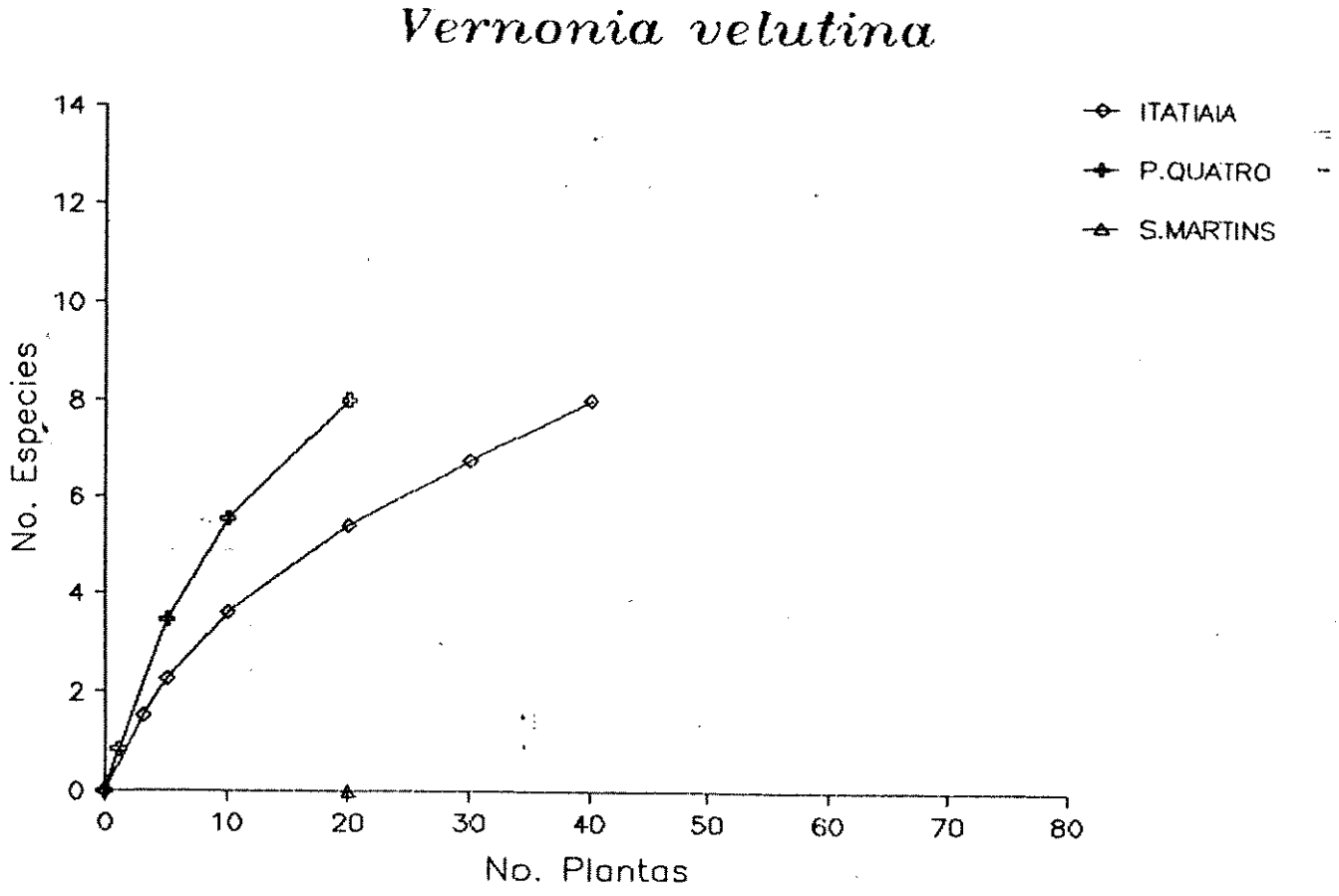
Centratherum punctatum

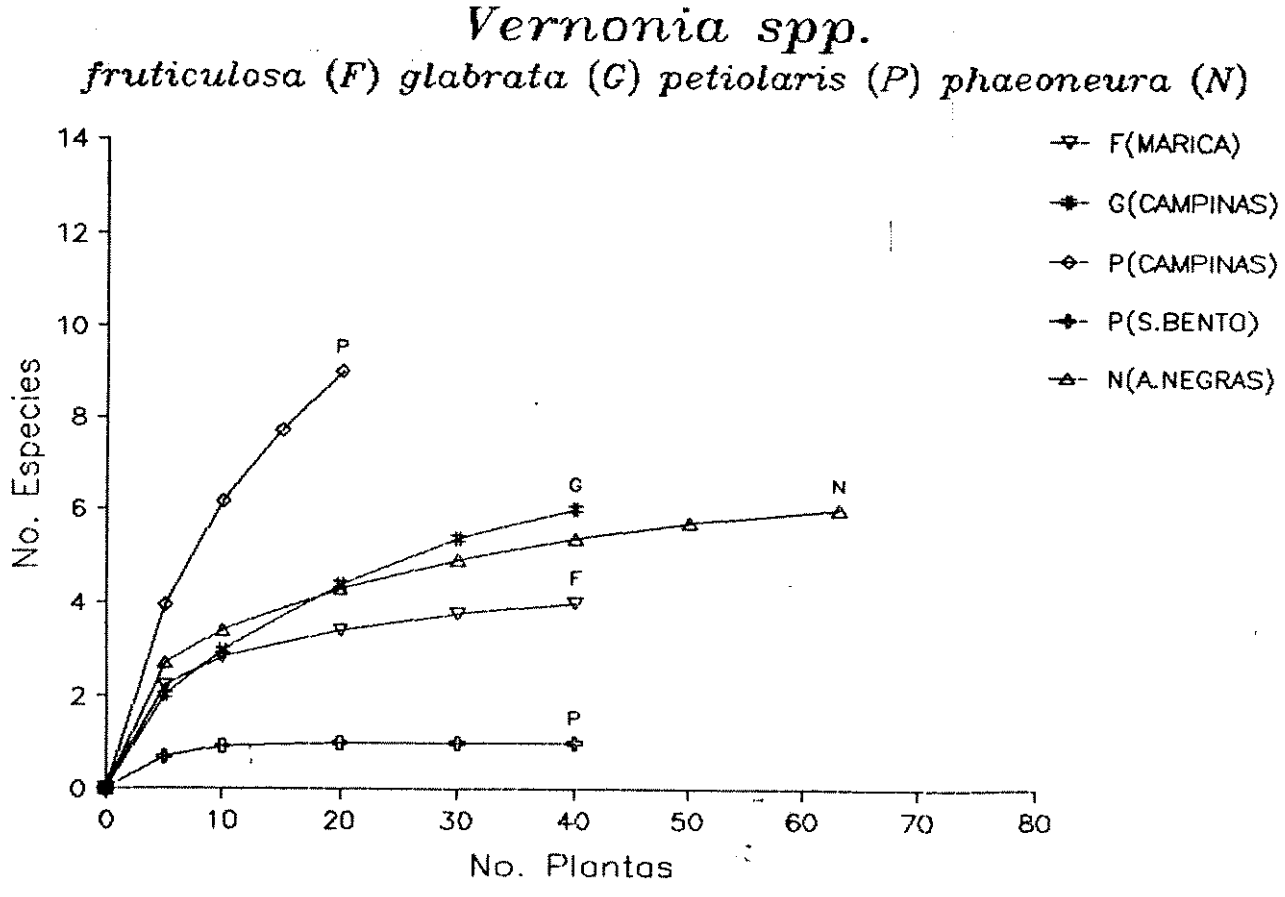


Vernonia scorpioides



FIGURAS 5.25 e 5.26. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.





FIGURAS 5.27 e 5.28. Curvas de rarefação de riqueza local de fitófagos.

Variação intraespecífica

Diversas plantas são bastante consistentes entre localidades distintas. Com uma ou outra divergência de traçado, este grupo inclui **Conyza bonariensis, C. canadensis, Ageratum conyzoides, Wedelia paludosa, Pluchea quitoc, Erechtites valerianaefolia, Emilia sonchifolia** e **Porophyllum ruderale. Vernonia scorpioides** tem diferentes curvaturas iniciais mas suas diferentes curvas podem todas convergir para uma assíntota comum.

Outras espécies divergem mais fortemente. Casos mais extremos são: **Erigeron maximus**, cujas curvas formam um leque de curvaturas e inclinações variadas; **Eupatorium betonicaeforme**; **Vernonia petiolaris** e, principalmente, **Vernonia velutina** em que, das populações locais examinadas, duas são ricas em espécies associadas e na terceira não foi registrado nenhum inseto.

Não há indicação de maior uniformidade intraespecífica de alguma tribo em relação às demais, como atestam as listas acima.

Regiões altitudinais

Para comparar a riqueza de espécies de diferentes localidades, particularmente de diferentes regiões de altitude, é possível fazer uma análise com todas as amostras locais, ignorando as espécies hospedeiras. Esta análise não foi considerada porque sabidamente os casos não são independentes e há diferenças acentuadas nas características das plantas amostradas em diferentes regiões.

Outra maneira, mais conservadora, de verificar se a riqueza de espécies difere entre regiões altitudinais é restringir a análise a comparações intraespecíficas. Isto foi feito para todas as plantas amostradas em mais de uma região altitudinal, comparando os valores de riqueza, padronizados por rarefação para 20 plantas. Em cada espécie de planta, foram computados todos os contras-

tes entre amostras locais de região altitudinal, considerado apenas o sentido da diferença, não sua magnitude. Comparações pareadas foram grupadas nas três combinações entre regiões. Em duas destas combinações há empate de frequências: entre planalto e montanha, em 24 comparações, cada região tem maior riqueza em 12; em comparações de litoral e montanha a frequência de maior riqueza também é 2:2. Apenas nas regiões de litoral e planalto, há alguma diferença: em 35 comparações intraespecíficas, 18 têm maior riqueza na população litorânea e 12 na de planalto (há 5 empates). Esta diferença foi examinada com um teste binomial bicaudal (Zar, 1984) e não se mostrou significativa ($p = 0.36$). Portanto, não há qualquer indicação de diferenças entre as macro-regiões altitudinais consideradas, quanto à riqueza local das faunas associadas.

Localidades podem também ter diferenças consistentes quanto a riqueza local, isto é, pode haver tendências a plantas terem faunas mais ricas em determinadas localidades, independentemente da região altitudinal. Uma análise formal para responder a esta possibilidade é dificultada porque cada planta, praticamente, foi encontrada em uma combinação de localidades distinta das demais. No entanto, a comparação da série de gráficos fornece vários exemplos contrários. Em **Eupatorium betonicaeforme** a riqueza local diminui acentuadamente na sequência de Maricá, Bertioga e Campinas; populações de **E. clematideum** têm maior riqueza em Campinas que nas duas localidades litorâneas, semelhantes entre si.

Outras comparações

Algumas tendências, a nível de gênero e tribo, são aparentes nos gráficos de rarefação. Como é de se esperar, em gêneros muito grandes ocorrem diferenças claras entre espécies. Dentre eles, há grandes variações interespecíficas no formato e tendência aparente das curvas de rarefação, especialmente em

Vernonia (Fig. 5.26 a 5.28) e em **Baccharis** (Fig. 5.1 e 5.2).

Em **Eupatorium** (Fig. 5.9 a 5.12), se desconsideramos as espécies com uma única coleta, as demais mostram faunas locais ricas com acumulação rápida, devido à alta frequência de muitas espécies. Já em **Mikania**, outro grande gênero de Eupatorieae (Fig. 5.13) a acumulação é muito lenta, mostrando que nenhuma de suas espécies tem muitos associados comuns. Outro gênero bastante consistente, na mesma tribo, é **Trichogonia** (Fig. 5.14), cujos padrões de rarefação aproximam-no bastante de **Eupatorium**.

Distribuição geográfica

A influência da distribuição geográfica das hospedeiras sobre a fauna local pode ser examinada em alguns casos particulares. As curvas de rarefação são especialmente úteis para comparações intragenéricas. Os diferentes padrões encontrados são discutidos a seguir.

a) Maior distribuição, maior riqueza: o melhor caso é o de **Senecio**, onde **S. brasiliensis** (Fig. 5.23), de ampla distribuição, supera a riqueza de suas três congêneres (Fig. 5.24) cuja distribuição é restrita ao topo da Mantiqueira; bem como a das duas espécies, restritas, de **Pseudogynoxis**, gênero muito próximo a **Senecio**. Outro caso é o de **Trichogonia** (Fig. 5.14): **T. gardneri**, mais extensamente distribuída, supera **T. macrolepis**, restrita às restingas fluminenses, e **T. villosa** e **T. apparicioi**, endêmicas de áreas do maciço do Espinhaço; mas as diferenças em riqueza não são muito definidas.

b) Maior distribuição, riqueza menor ou igual: isto ocorreu mais comumente que o caso precedente. É o caso de **Baccharis myriocephala**, cuja fauna local é menor que as de **B. discolor** e **B. leucopappa**, ambas restritas ao topo da Mantiqueira, na região Sudeste (Fig. 5.2), embora **B. trinervis** de distribuição geográfica intermediária, supere a todas elas (Fig. 5.1).

Em **Mikania** (Fig. 5.13), contrastam-se, uma espécie amplamente distribuí-

da, **M. cordifolia**, iguala-se a **M. hoehnei**, restrita a restingas; **M. micrantha**, de maior distribuição entre as estudadas, não apresentou nenhum inseto associado. Esta última espécie, estudada intensivamente em Trinidad e outras áreas das Américas do Sul e Central, tem uma entomofauna associada razoável (Cock, 1982), mas não há informações sobre riqueza local.

O gênero **Ageratum** foi estudado em duas espécies, **A. conyzoides** e **A. fastigiatum** (Fig. 5.7 e 5.8). Esta última ocorre em montanhas da Mantiqueira e Espinhaço, onde é localmente abundante, e suas faunas locais são nitidamente maiores que as de **A. conyzoides**, planta cosmopolita e mais amplamente distribuída também no Brasil e na área de estudo.

Nas Senecioneae, **Erechtites hieracifolia** tem distribuição ao menos igual e possivelmente maior que **E. valerianaefolia**, cuja riqueza local lhe é superior (Fig. 5.19 e 5.20).

Em alguns casos, portanto, a distribuição geográfica das hospedeiros pode correlacionar-se positivamente com a riqueza local de insetos associados; mas a tendência maior é pela independência ou mesmo pela relação inversa destas variáveis. Concluindo, pode-se notar que as plantas incluídas entre as principais invasoras a nível mundial (Holm et al., 1977) e nativas da América do Sul têm faunas locais relativamente pobres: **Bidens pilosa**, **Ageratum conyzoides** e **Mikania micrantha**.

5.3. ANALISE DE REGRESSÃO

Como outra maneira de investigar a determinação de riqueza local da entomofauna associada, foi feita uma série de análises de regressão múltipla. A variável resposta, para estas análises, foi calculada a partir das riqueza locais de cada hospedeira, normalizadas para um tamanho de 40 plantas. Conforme

explicado na seção 5.1, estes valores foram obtidos através da equação de Shinozaki, tendo como entrada a distribuição de frequências das espécies de insetos nas amostras locais. Para a análise de regressão, em cada planta hospedeira foi usada a média dos valores de riqueza para todas as localidades em que foram amostradas mais de 40 plantas. Em 26 espécies, o requisito de ao menos uma amostra local com 40 plantas não foi atingido, mesmo que a espécie tenha sido amostrada em diversas localidades, como **Eupatorium purpurascens**. O total de espécies de plantas para estas análises é de 44.

As análises contaram com as mesmas variáveis independentes consideradas nas análises de riqueza total (seção 4.1), com exceção das variáveis de esforço, que dizem respeito ao volume total de amostragem em todas as localidades; quanto ao "esforço local", como a unidade preferida foi o número de plantas, este não entrou como variável independente por já ser padronizado através da rarefação.

Como variável adicional, entretanto, entra a própria riqueza total. Ao contrário das demais variáveis preditivas, esta não é independente da riqueza local, uma vez que é obtida sobre o conjunto de amostras locais de cada planta; por outro lado, a riqueza total não é a soma simples do número de espécies encontradas em cada localidade, pois insetos se repetem entre locais.

Para obter um quadro mais completo destas interrelações, foram feitas sequências de análises de regressão por passo, (I) sem considerar a riqueza total das espécies de planta, (II) incluindo a riqueza total bruta de endófagos da espécie, (III) incluindo a taxa simples de acumulação de endófagos entre localidades, que é a razão entre o nº de endófagos e o nº de localidades de amostra para a espécie.

Estas análises são apresentadas na Tabela 5.1. Excluindo a riqueza total, (I), a única variável a contribuir significativamente para o modelo de re-

TABELA 5.1. Regressões múltiplas de riqueza local de fitófagos (média de espécies por localidade, uniformizada para 40 plantas por rarefação).
As analises foram feitas por passo, não incluindo riqueza total como fator (I); incluindo a riqueza total de endófagos (II), ou a taxa de acumulação de espécies endófagas por localidade (III). Os números indicam a incorporação progressiva de fatores adicionais.
As probabilidades para os fatores individuais são somente indicativas.

Equação	R	R^2	Fator	F	gl	p
I. Sem riqueza total						
1a) 0.009 TRB + 1.92	.371	.138		6.70	1,42	<.05
1b) 0.58 ARB - 0.37	.174	.030		1.31	1,42	>.10
2) 0.009 TRB + 0.31 ARB + 1.72	.375	.141		3.36	2,41	<.05
			TRB	6.60	1,41	<.05
			ARB	.15	1,41	>.25
II. Com riqueza total						
1) 0.44 RQE + 1.48	.705	.497		41.45	1,42	<.001
2) 0.42 RQE + 0.007 TRB + 0.05	.753	.567		26.86	2,41	<.001
			RQE	40.69	1,41	<.001
			TRB	6.67	1,41	<.05
3) 0.49 RQE + 0.006 TRB - 1.45 ARB + 0.70	.789	.623		22.03	3,40	<.001
			RQE	51.18	1,40	<.001
			TRB	6.27	1,40	<.05
			ARB	5.90	1,40	<.05
III. Incluindo taxa de acumulação total						
1) 0.98 TXE + 1.15	.805	.648		77.41	1,42	<.001
2) 0.99 TXE + 0.58 ARB + 0.76	.811	.659		39.61	2,41	<.001
			TXE	78.93	1,41	<.001
			ARB	1.28	1,41	>.10

R: coeficiente múltiplo de regressão; R^2: coeficiente de determinação;
gl: grau de liberdade; p: probabilidade.
RQE: riqueza total de espécies endófagas. TXE: razão de acumulação de espécies endófagas por localidade (RQE / NLO).
ARB: classe de distribuição de área. TRB: número de espécies brasileiras na tribo.

gressão de riqueza local é o Tamanho de Tribo, que explica 14% da variação desta riqueza (eq. 1a). A próxima variável, em ordem de importância, é Área de distribuição, mas, sozinha ou em combinação com Tribo, sua contribuição é insignificante.

A incorporação da riqueza total, como nº bruto (II) altera fortemente o modelo. Isolada, a riqueza total tem um coeficiente de determinação de 50%. Ainda assim, o Tamanho de Tribo contribui significativamente, aumentando a variação explicada para 57%, e em combinação com estas duas variáveis mesmo a Área é incorporada; o melhor modelo, com as três variáveis, cobre 62% da variação de riqueza local média por espécie hospedeira.

Com a substituição da riqueza total bruta pela razão de riqueza de endófagos/nº de localidades (III), a variação explicada aumenta ainda, mas a variável Tamanho de Tribo é expulsa do modelo; isto se deve apenas a sua maior colinearidade com a nova variável ($r = 0.41$, g.l. =42)) que com a riqueza de endófagos ($r = 0.15$, g.l. = 42). A taxa de incremento da riqueza total determina, sozinha, 65% da variação da riqueza total; a próxima variável candidata não chega a ser incorporada devido a sua contribuição insignificante.

Estes resultados não são tão óbvios como poderia parecer. A alta correlação da riqueza bruta com a riqueza local é esperada, visto ela ser composta de um conjunto de amostras locais. Mas não é claro que o aumento de fauna entre localidades devesse, necessariamente, estar correlacionado com maiores faunas locais, como mostra a Equação III. Isto significa que a maior riqueza total seria gerada através do aumento tanto de diversidade alfa como de diversidade beta.

Também não é esperado que o tamanho de tribo tenha relação com a riqueza local das plantas, especialmente como esta variável não foi incorporada no modelo de regressão de riqueza total de endófagos (Tabela 4.11). Para dar conta

destes dois modelos de regressão -- de riqueza total e local -- a melhor explicação parece ser que tribos maiores não acumulam maior nº de espécies; mas, possivelmente, tribos maiores tendem a ter maior representação em floras locais, o que então facilitaria a manutenção e o intercâmbio de insetos oligófagos nas populações locais destas tribos.

6. ESPECIALIZAÇÃO TRÓFICA

6.1. PADRÕES GERAIS

O grau de especialização trófica dos insetos associados aos capítulos das Compostas foi investigado no âmbito dos dados obtidos. Não havendo informações sistemáticas de outras fontes, o espectro de hospedeiros potenciais ficou limitado às plantas coletadas, de forma que insetos "polífagos" são associados a plantas de diferentes tribos, dentre as estudadas. Devido a isto, insetos encontrados exclusivamente em tribos ou gêneros menos amostrados são categorizados com menor precisão do que os ocorrentes em táxons melhor representados. Espécies registradas apenas uma vez, em uma planta individual, foram tratadas como "raras" e não enquadradas. Várias destas espécies provavelmente devem sua escassez nas amostras à associação com plantas menos coletadas.

A Figura 6.1 compara as proporções de espécies nestas categorias de especialização, para quatro conjuntos de fitófagos. Há uma clara diferenciação entre os Dípteros e os Lepidópteros. As duas famílias de Dípteros se assemelham na prevalência de espécies monófagas, mas, proporcionalmente, há mais Agromizídeos que Tefritídeos polífagos. Espécies oligófagas, com hospedeiros na mesma tribo, são comuns entre os Tefritídeos mas raros nos demais grupos. Nos Lepidópteros predominam claramente as espécies polífagas.

Este quadro geral é examinado em mais detalhe na Figura 6.2, que representa o espectro de hospedeiros, por tribo, de cada fitófago, em gráficos separados por família.

Os Tefritídeos (Fig.6.2a) mostram dois fatos. As espécies polífagas tendem a combinar hospedeiros de Eupatorieae com Heliantheae, mas há uma forte

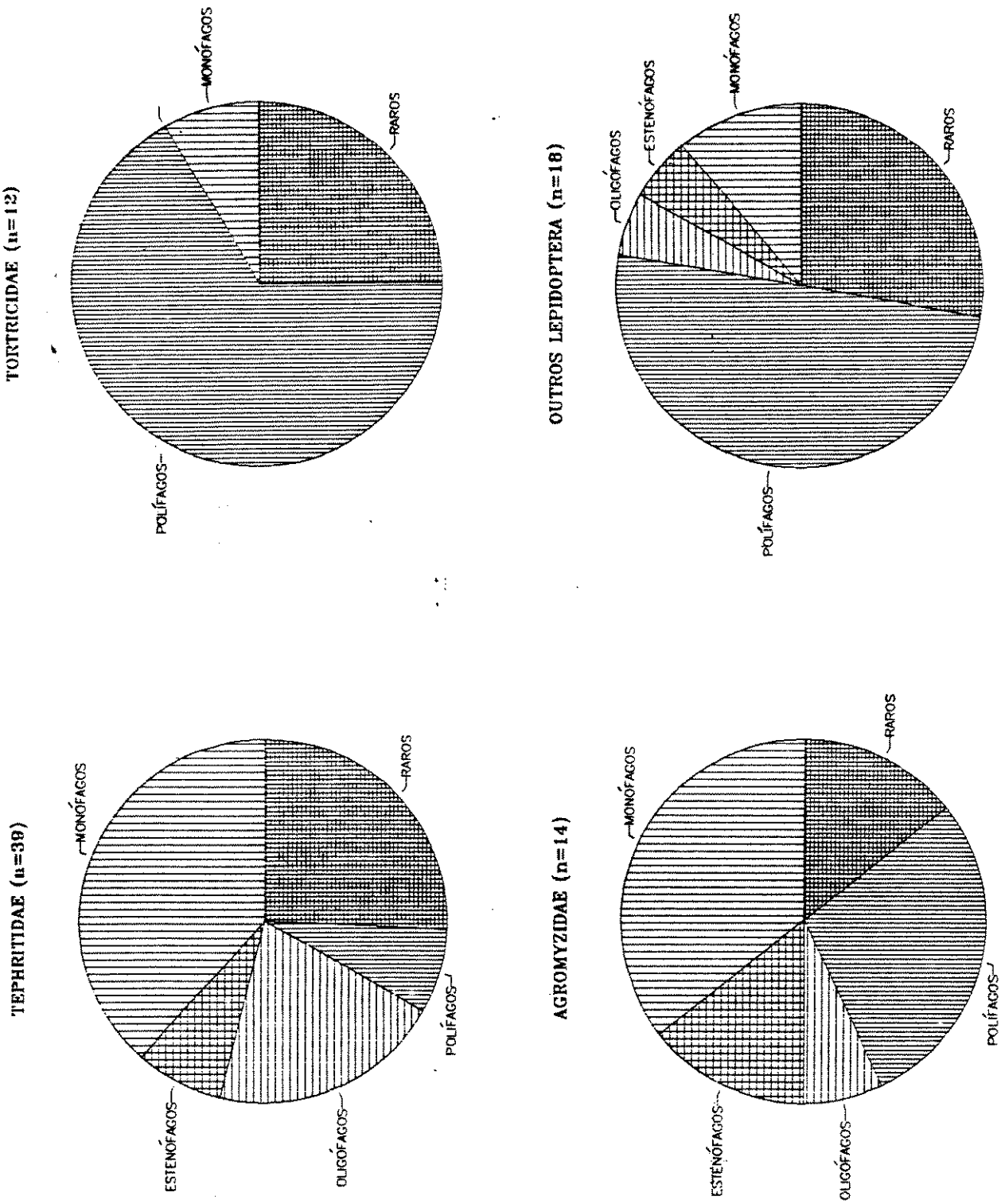


FIGURA 6.1. Distribuições de espécies com diferentes graus de especialização trófica, nos principais táxons de endófagos em capítulos.

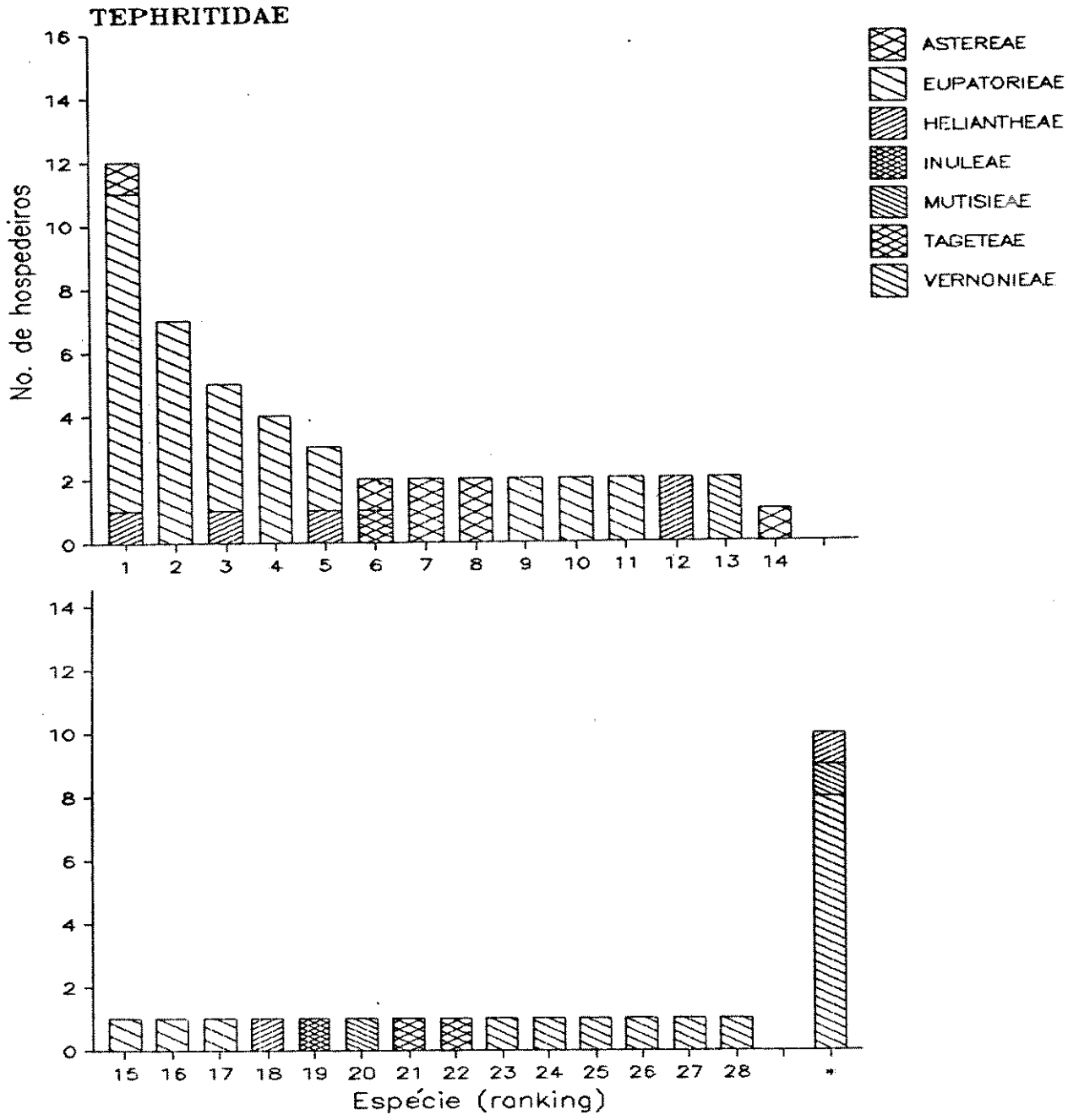
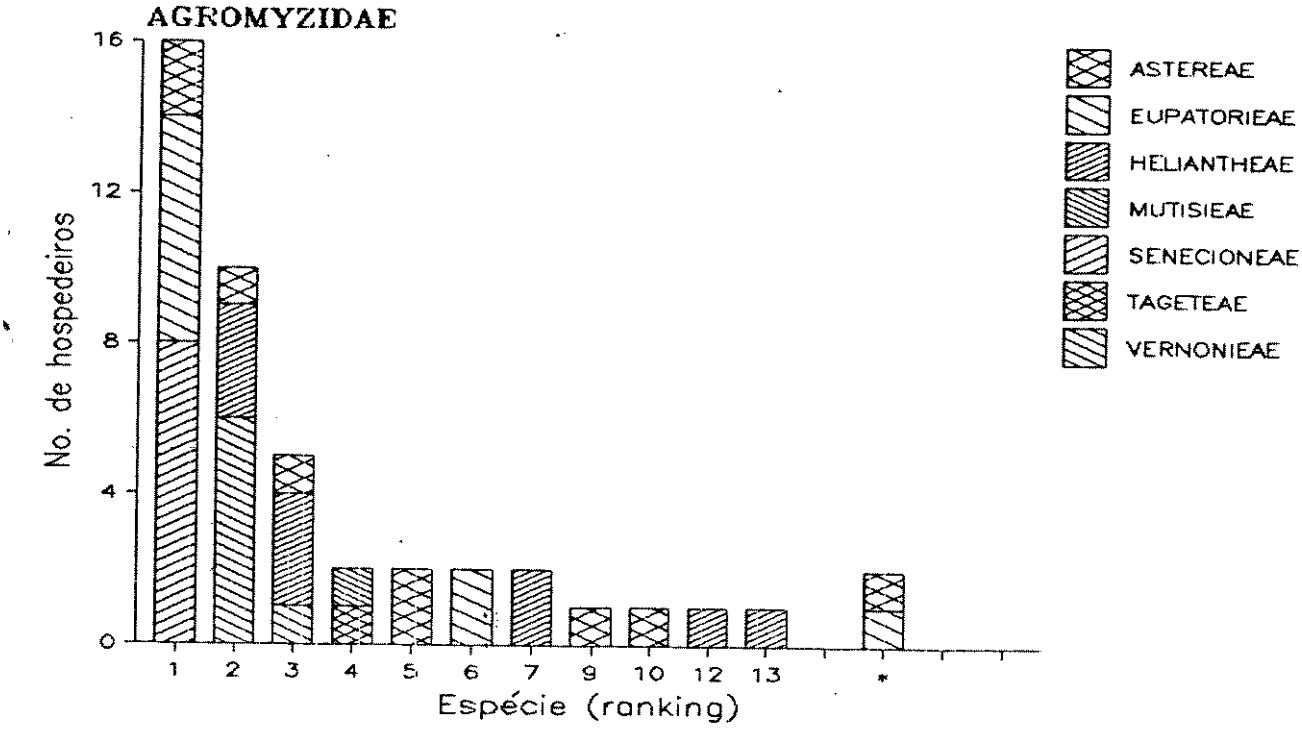


FIGURA 6.2 (a). Espectros de hospedeiros de espécies de Tefritídeos, em ordem decrescente de número de plantas hospedeiras. A coluna com o asterisco representa o conjunto de espécies raras (registradas em uma só amostra).



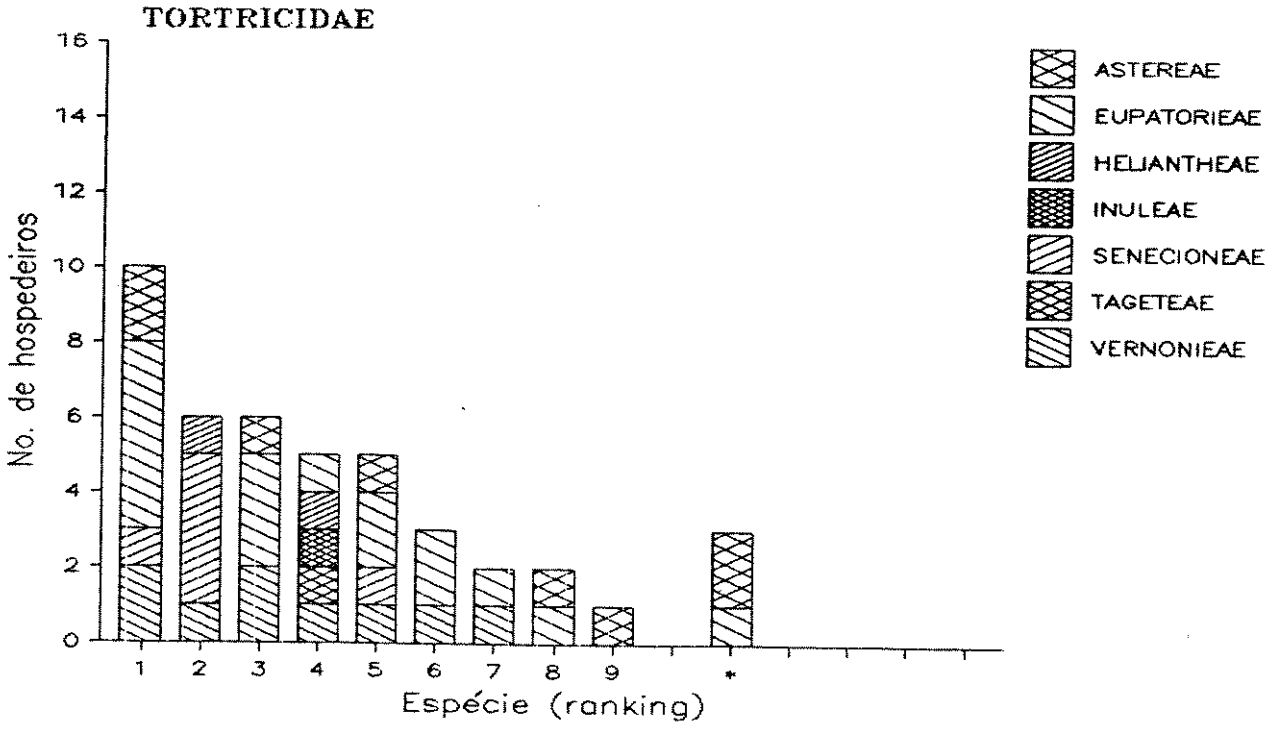


FIGURA 6.2 (b) e (c). Espectros de hospedeiros de espécies de Agromizídeos e de Tortricóideos, em ordem decrescente de número de plantas hospedeiras. A coluna com o asterisco representa o conjunto de espécies raras (registradas em uma só amostra).

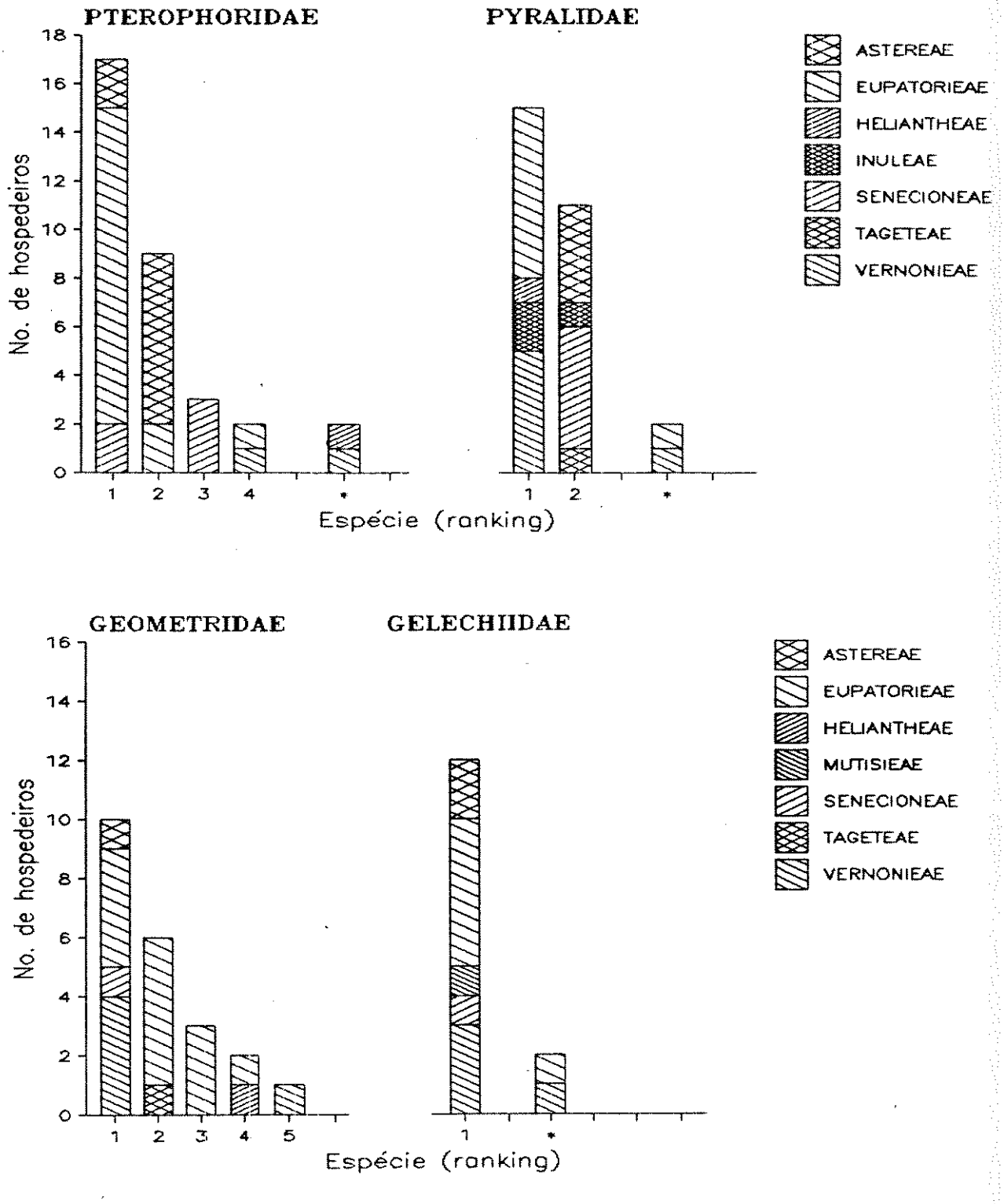


FIGURA 6.2 (d) a (g). Espectros de hospedeiros de espécies de diferentes famílias de Lepidópteros, em ordem decrescente de número de plantas hospedeiras. A coluna com o asterisco representa o conjunto de espécies raras (registradas em uma só amostra).

predominância de Eupatorieae; de fato, os registros de outras tribos baseiam-se em um só indivíduo e estão fora da norma de preferência das espécies. As Eupatorieae representam um polo de utilização pelos Tefritídeos, particularmente os de maior nº de hospedeiros (não só os polífagos): das 13 espécies com mais de um hospedeiro, 8 são exclusiva ou preferencialmente associadas com esta tribo. As Vernonieae representam um outro extremo -- com uma exceção, todos os Tefritídeos que as utilizam (na maioria, do gênero **Tomoplagia**) são monófagas, e é provável que a maioria das espécies "raras" (na coluna com o asterisco), associadas com Vernonieae, também sejam monófagas. A figura mostra também que, com a exceção das Senecioneae, há Tefritídeos associados com plantas de todas as tribos.

Nos demais grupos, as espécies polífagas parecem, genuinamente, combinar hospedeiros de diferentes tribos. Não há indicação de afinidades ou combinações de tribos que ocorram mais frequentemente nos espectros de hospedeiros dos insetos.

6.2. ESPECIALIZAÇÃO TRÓFICA E ÁREA DO HOSPEDEIRO

Na composição da fauna associada, espécies generalistas e especialistas podem entrar com pesos diferentes. Plantas de diferentes áreas de distribuição podem acumular, diferencialmente, polífagos ou monófagos. Para verificar esta possibilidade, realizei uma série de análises de contingência, apresentadas nas Tabelas 6.1 a 6.4.

Cada tabela contém uma série de análises, em que são cruzados os dados de especialização trófica (nas colunas) com a classe de área de distribuição das plantas hospedeiras (nas linhas). Há três tabelas em cada análise:

associações: combinações entre **espécies** de fitófagos e de plantas; cada combi-

TABELA 6.1. Relação entre classes de área de distribuição geográfica das plantas e amplitude de dieta de TEFRITÍDEOS. Frequências observadas e esperadas (entre parênteses) conforme distribuição de amostras (ASSOCIAÇÕES e REGISTROS) ou de indivíduos (FREQUÊNCIAS) nas classes das plantas, com testes G para ajuste.

Classes de área	Amplitude de Dieta											
	Raros	Mono	Est	Mono+Esteno		Oligófagos		Polífagos		Total		
ASSOCIAÇÕES												
1	1	1	1	2	(2.3)	3	(2.5)	1	(1.9)	6	(6.7)	
2	5	1	2	3	(5)	7	(5.5)	4	(4.1)	14	(14.5)	
3	1	3	0	3	(4.4)	5	(4.9)	3	(3.6)	11	(12.9)	
4	3	10	3	13	(9.3)	8	(10.2)	9	(7.5)	30	(26.9)	
Total	10	15	6	21		23		17		61		
G				2.78	ns	0.78	ns	0.71	ns	0.73	ns	
REGISTROS												
1		3	4	7	(5.8)	6	(6.1)	3	(4)	16	(16)	
2		2	4	6	(12.6)	11	(13.3)	6	(8.8)	23	(34.8)	
3		5	0	5	(11.2)	17	(11.8)	5	(7.8)	27	(30.8)	
4		27	8	35	(23.4)	22	(24.7)	23	(16.3)	80	(64.4)	
Total		37	16	53		56		37		146		
G				13.85	**	2.94	ns	5.07	ns	8.55	*	
FREQUÊNCIAS												
1		3	49	52	(17.3)	28	(24.7)	15	(14.3)	95	(56.3)	
2		5	15	20	(43.5)	30	(61.9)	33	(35.9)	83	(141.3)	
3		8	0	8	(39)	87	(55.4)	13	(32.2)	108	(126.6)	
4		83	15	98	(78.1)	108	(111.1)	86	(64.5)	292	(253.7)	
Total		99	79	178		253		147		578		
G				102.5	**	35.98	**	21.77	**	58.87	**	
ESPÉCIES	10	15	3	18		8		3		39		

Mono: monófagos; Est: estenófagos
Probabilidades (X2): * p<.05; ** p<.01. Todos os testes GL=3.

TABELA 6.2. Relação entre classes de área de distribuição geográfica das plantas e amplitude de dieta de AGROMIZÍDEOS. Frequências observadas e esperadas (entre parênteses) conforme distribuição de amostras (ASSOCIAÇÕES e REGISTROS) ou de indivíduos (FREQUÊNCIAS) nas classes das plantas, com testes G para ajuste.

Classes de área	Amplitude de Dieta									
	Raros	Mono	Est	Mono+Esteno		Oligófagos	Polífagos		Total	
ASSOCIAÇÕES										
1	1		1	1	(1)	0	5	(3.6)	6	(4.8)
2		1	1	2	(2.1)	0	8	(7.9)	10	(10.5)
3	1		1	1	(1.9)	1	6	(7)	8	(9.3)
4		4	1	5	(4)	1	14	(14.6)	20	(19.4)
Total	2	5	4	9		2	33		44	
G				0.75 ns			0.46 ns		0.51 ns	
REGISTROS										
1			3	3	(1.4)	0	8	(8.4)	11	(10.2)
2		1	1	2	(3.1)	0	14	(18.3)	16	(22.2)
3			1	1	(2.7)	2	12	(16.2)	15	(19.6)
4		4	3	7	(5.7)	1	43	(34)	51	(41.1)
Total		5	8	13		3	77		93	
G				3.71 ns			4.71 ns		5.17 ns	
FREQUÊNCIAS										
1			4	4	(4)	0	53	(40.5)	57	(45.0)
2		5	1	6	(10)	0	72	(101.7)	78	(113)
3			1	1	(9)	4	93	(91.1)	98	(101.2)
4		23	7	30	(18)	1	198	(182.6)	229	(202.8)
Total		28	13	41		5	416		462	
G				20.13 **			14.68 **		18.47 **	
ESPÉCIES	2	5	2	7		1	4		12	

Mono: monófagos; Est: estenófagos
Probabilidades (X2): * p<.05; ** p<.01. Todos os testes GL=3.
Testes não foram feitos quando qualquer frequência esperada é menor que 1.

TABELA 6.3. Relação entre classes de área de distribuição geográfica das plantas e amplitude de dieta de TORTRICÍDEOS. Frequências observadas e esperadas (entre parênteses) conforme distribuição de amostras (ASSOCIAÇÕES e REGISTROS) ou de indivíduos (FREQUÊNCIAS) nas classes das plantas, com testes G para ajuste.

Classes de área	Amplitude de Dieta								
	TORTRICÍDEOS				PTEROFORÍDEOS			
	Raros	Mono	Polífagos	Total	Raros	M+E	Polífagos	Total
ASSOCIAÇÕES								
1			3 (4.3)	3 (4.4)		2	2 (3.1)	4 (3.5)
2			10 (9.3)	10 (9.5)	1	1	5 (6.7)	6 (7.6)
3	2	1	10 (8.2)	11 (8.4)		1	11 (5.9)	12 (6.8)
4	1		16 (17.2)	16 (17.7)			10 (12.4)	10 (14.1)
Total	3	1	39	40	1	4	28	32
G			0.94 ns	1.43 ns			4.72 ns	4.99 ns
REGISTROS								
1			7 (7.1)	7 (7.3)		2	4 (7.2)	6 (8)
2			11 (15.5)	11 (16)		4	8 (15.7)	12 (17.4)
3		2	25 (13.7)	27 (14.1)		1	25 (13.9)	26 (15.4)
4			22 (28.7)	22 (29.6)			29 (29.1)	29 (32.2)
Total		2	65	67		7	66	73
G			10.6 *	13.19 **			13.66 **	8.79 *
FREQUÊNCIAS								
1			19 (16.8)	19 (17.1)		3	10 (25.9)	13 (30.6)
2			33 (42.1)	33 (42.8)		44	31 (65)	75 (76.8)
3		3	63 (37.7)	66 (38.3)		1	99 (58.3)	100 (68.8)
4			57 (75.5)	57 (76.8)			126 (116.8)	126 (137.8)
Total		3	172	175		48	266	314
G			21.3 **	24.69 **			59.01 **	26.42 **
ESPÉCIES	3	1	8	12	1	2	3	6

Mono: monófagos; M+E: monófagos + estenófagos
Probabilidades (X2): * p<.05; ** p<.01. Todos os testes GL=3.
Testes não foram feitos quando qualquer frequência esperada é menor que 1.

TABELA 6.4. Relação entre classes de área de distribuição geográfica das plantas e amplitude de dieta de LEPIDÓPTEROS. Frequências observadas e esperadas (entre parênteses) conforme distribuição de amostras (ASSOCIAÇÕES e REGISTROS) ou de indivíduos (FREQUÊNCIAS) nas classes das plantas, com testes G para ajuste.

Classes de área	Amplitude de Dieta					
	PIRALÍDEOS		GEOMETRÍDEOS			
	Raros	Polífagos	Mono	Oligófagos	Polífagos	Total
ASSOCIAÇÕES						
1		1 (2.8)			1 (2)	1 (2.4)
2	1	4 (6.2)			4 (4.3)	4 (5.2)
3	1	9 (5.5)		2	9 (3.8)	11 (4.6)
4		12 (11.5)	1	1	4 (7.9)	6 (9.7)
Total	2	27	1	3	18	22
G		4.32 ns			8.11 *	9.57 *
REGISTROS						
1		3 (6.9)			1 (3.8)	1 (4.4)
2		5 (15)			4 (8.3)	4 (9.5)
3		19 (13.3)		2	25 (7.4)	27 (8.4)
4		36 (27.8)	2	1	5 (15.4)	8 (17.7)
Total		63	2	3	35	40
G		16.18 **			41.11 **	40.46 **
FREQUÊNCIAS						
1		5 (25.5)			2 (5.5)	2 (5.9)
2		12 (64.1)			5 (13.7)	5 (14.9)
3		56 (57.4)		2	38 (12.3)	40 (13.4)
4		189 (115)	2	1	11 (24.6)	14 (26.8)
Total		262			56	61
G		128.5 **			53.89 **	54.06 **
ESPÉCIES	2	2	1	2	3	6

Mono: monófagos
Probabilidades (X2): * p<.05; ** p<.01. Todos os testes GL=3.
Testes não foram feitos quando qualquer frequência esperada é menor que 1.

nação entra uma só vez, independentemente de ocorrências múltiplas;

registros: combinações inseto X hospedeiro, a nível de **amostra**; cada amostra de planta onde o inseto ocorreu gera uma entrada na tabela;

frequências: tabela em que a frequência de ocorrência do inseto em indivíduos da planta.

As frequências destas tabelas foram confrontadas com a distribuição de frequências das plantas de cada classe de área, no conjunto de plantas coletadas. A hipótese nula é de que, não havendo associação estatística entre a amplitude de dieta dos insetos e a área das plantas, as observações devem acompanhar a distribuição geral das plantas coletadas nas quatro classes de área consideradas. O desvio entre as distribuições esperada e observada foi submetido ao teste **G** para ajuste, toda vez que as frequências esperadas (entre parênteses) o permitiam (Sokal e Rohlf, 1981). Para efeitos deste teste, insetos monófagos e estenófagos foram agrupados numa classe única.

Em nenhum grupo de insetos o nº de associações entre espécies é condicionado pela área das plantas. No entanto, insetos de diferentes graus de especialização respondem diferencialmente a plantas de várias classes de distribuição, pela frequência de certas combinações em amostras ("registros") como em plantas individuais ("frequências"). Mas as combinações preferenciais não seguem uma tendência monotônica: por exemplo, os Tefritídeos especialistas são registrados mais do que o esperado em amostras de plantas de classe 4, e menos nas de classe 2 e 3. Para este mesmo grupo de insetos, há maior frequência do que o esperado em plantas das classes 1 e 4, e menos nas plantas de área intermediária.

Estes testes são especialmente destinados a verificar as respostas de insetos polífagos a hospedeiros de diferente área. A hipótese alternativa é que este grupo de insetos deve acumular-se preferencialmente em plantas de maior

área. Esta hipótese não é sustentada pelos Tefritídeos nem pelos Agromizídeos. N as famílias predominantemente polífagas, a expectativa é apoiada nos Pteroforídeos e Piralídeos -- por ocorrências em amostras e em plantas individuais; mas em Tortricóideos e em Geometrídeos, embora haja também diferença significativa entre frequências observadas e esperadas, há inversões dos desvios em relação à previsão da hipótese alternativa. Não há, por estes testes, comprovação formal de que, em conjunto, insetos polífagos respondam diferencialmente a plantas de acordo com sua área de distribuição.

As listas de hospedeiros separados para os fitófagos (Capítulo 3) confirmam o resultado das análises de contingência para Piralídeos e Pteroforídeos, indicando que mesmo a nível de associação, tendem a ter proporcionalmente mais hospedeiros de distribuição ampla. O resultado não-significativo da análise de contingência para associação, nestas duas famílias, pode ser atribuído ao pequeno número de casos. Alguns Coquilídeos, ao contrário, têm diversas espécies de distribuição reduzida entre seus hospedeiros (Tabela 3.5), o que corresponde aos resultados obtidos com as análises de contingência.

7. DISCUSSÃO

A avaliação da riqueza total e o efeito da área de distribuição

As análises e riqueza de fitófagos geralmente têm sido feitas sobre listas de espécies publicadas, muitas vezes, por diversos autores. Este procedimento tem sido bastante debatido. Kuris et al. (1980) criticaram estudos de Strong, Lawton e outros por lançarem mão destas listas; houve várias respostas, como Lawton et al. (1981), que contra-argumentam com o exemplo de **Pteridium aquilinum** na Inglaterra, em que estudos intensivos pouco aumentaram a lista de insetos previamente conhecida. No entanto, Niemela e Neuvonen (1983) mostram que em hospedeiros raros (que têm extensão geográfica pequena) os registros de herbívoros polífagos são incompletos, mesmo na Finlândia, onde, como na Inglaterra, a entomologia florestal está bem desenvolvida. Por tais problemas os estudos mais recentes que usam tais listas (como Kennedy e Southwood, 1984) têm buscado modos adicionais de padronizar os dados.

O presente estudo foi desenvolvido com grande atenção à consistência dos dados faunísticos, seja na coleta, seja na separação de espécies. Neste sentido, cumpre vários dos requisitos desejáveis ou necessários segundo Kuris et al. (1980) e Niemela e Neuvonen (1983). Por outro lado, surgem dificuldades com a estimação da riqueza total. Pela quase total inexistência de informação anterior, de qualquer qualidade, a riqueza de fauna associada teve que ser estimada direta e exclusivamente com os próprios dados empíricos do trabalho.

De modo geral, os números de espécies ocorrentes em cada planta não indicam estar caminhando para a saturação no limite das coletas realizadas, de modo que os totais encontrados não são bons estimadores para a riqueza total. Como alternativas, foram empregados procedimentos que ponderavam o número de espé-

cies registradas pelo volume de observações sobre a planta hospedeira, mensurada de várias maneiras. A dificuldade está, exatamente, em que estes fatores entram nas análises explicitamente como correções, ou ajustes, para diferenças de amostragem entre plantas; no entanto, estes fatores estão eles próprios interligados com os mecanismos biológicos cujo efeito se deseja detectar.

Este mesmo problema aparece mais agudamente em relação ao número de localidades de coleta da planta. Nas análises de riqueza total em que foi utilizada, esta variável quase sempre mostrou uma relação muito forte com a riqueza de espécies total na planta. Nas mesmas análises, a área de distribuição das plantas raramente contribuiu para os modelos, e nunca em níveis expressivos.

Conclui-se, daí, que a distribuição das plantas não tem influência significativa na riqueza de espécies. Esta conclusão não é segura: há uma alta correlação entre o número de localidades amostradas e a distribuição geográfica da planta, e isto dificilmente poderia ser evitado. Por outro lado, o aumento da riqueza de espécies com o número de localidades é função direta da diversidade beta, tomada exatamente como o incremento da riqueza total devida ao "turnover" de fauna entre localidades.

Lawton e Schroeder (1978) utilizam os dados de Zwoelfer (1965) sobre entomofaunas de Compostas do grupo Cynareae na Europa, para verificar a influência da distribuição geográfica das hospedeiras sobre o tamanho das entomofaunas associadas. Encontram uma relação altamente significativa mas, como "as áreas geográficas verdadeiras ocupadas por cada uma das plantas no Continente europeu não são conhecidas com precisão", eles empregam o número de localidades de coleta como estimador da distribuição geográfica das plantas (!), embora reconhecendo a necessidade de cautela. Entretanto, Lawton e Schroeder, fazendo referência a May (1975), sugerem que, sozinho, o esforço de amostragem deve levar a uma relação do tipo $S \sim \ln (A)$ enquanto que o efeito de área deveria tender para

a forma ln (S)$\sim$ln (A). Com os dados de Zwoelfer, eles obtêm um ajuste melhor para este segundo modelo (r^2 = 0.74) que para o primeiro (r^2 = 0.40) e interpretam isto como apoio a que "... as plantas mais amplamente distribuídas parecem ter mais espécies de insetos (...) não apenas por terem sido amostradas mais intensivamente, mas [de fato] porque têm distribuição mais ampla" (Lawton e Schroeder, 1978:60).

Como se vê, nesta análise, o esforço "geográfico" de coleta é tomado como estimador de amplitude de distribuição. A correlação entre ambas é indubitável, mas sua combinação dificulta a interpretação dos resultados. Quanto ao critério diferenciador, de melhor ajuste ao modelo log-log, ele pressupõe, por sua vez, um determinado modelo de biogeografia de ilhas (May, 1975), mas relações espécie-área não estão forçosamente atreladas a este modelo (McGuiness, 1984). Assim, a conclusão de Lawton e Schroeder de que a relação encontrada é um efeito de área "genuíno" pode ser questionada.

A dificuldade encontrada em desacoplar o efeito de amostragem, enquanto problema técnico, do efeito de área, que é o fenômeno de interesse, apresenta-se portanto em qualquer trabalho empírico que não disponha de um censo completo, independente e confiável, para estimar a riqueza total. Mas a distribuição geográfica das plantas pode, ao menos, ser estimada por processos independentes. É o que fiz, com a classificação das espécies em categorias de distribuição baseado em registros de herbário, de literatura, e em observações próprias. Este fator contribuiu apenas marginalmente para o melhor ajuste dos diferentes modelos de regressão e de covariância utilizados, uma vez que o nº de localidades era incorporado; ressalta-se, entretanto, que nos modelos de regressão os fatores são supostos independentes e com efeitos aditivos, o que não é verdadeiro para a intensidade de amostragem e a distribuição das plantas.

Zwoelfer (1987) reanalisou dados sobre riqueza de espécies em capítulos

de Cynareae na Europa, incluindo registros adicionais aos de Zwoelfer (1965). Deparando-se também com o problema da distribuição das plantas, inclui-a como fator sob a forma do nº de países europeus em que cada planta é registrada. Analisando os efeitos sobre riqueza total pelo método de **path analysis**, uma extensão de métodos de regressão múltipla, Zwoelfer não encontrou qualquer efeito direto de área do hospedeiro sobre a riqueza das faunas, ao passo que o número de regiões amostradas foi um dos principais fatores encontrados. Este resultado, ao contrário da análise precedente de Lawton e Schroeder, está em completa conformidade com os resultados do presente estudo.

Goeden e Ricker (1986a), resumindo seus estudos anteriores sobre as faunas associadas de Heliantheae na California, investigam o efeito de área de hospedeiros na riqueza de espécies de insetos associados. Sua medida de distribuição é a soma das áreas dos municípios em que as plantas ocorrem. Com 12 espécies dos gêneros **Ambrosia**, **Hymenoclea** e **Xanthium** (estas, exóticas na região), encontram uma relação log-log satisfatória (r = 0.79), mas não consideram qualquer fator de amostragem, altamente intensiva em seus estudos. Reanalisando seus dados, encontrei que o nº de localidades amostradas mostra uma relação também significativa (r = 0.72) e, com o nº de amostras, a riqueza tem relação ainda mais elevada (r = 0.81). Assim, os fatores de amostragem e distribuição não podem ser isolados neste estudo.

Um outro componente da questão merece atenção neste trabalho. Goeden e Ricker estabelecem a relação riqueza x área incluindo todas as espécies fitófagas registradas nas plantas inteiras. Através do reexame de suas listas de ocorrências (Goeden e Ricker, 1974a,b, 1975, 1976a,b,c, 1986a; Hilgendorf e Goeden, 1983) é possível separar os insetos associados a capítulos, classificando-os também em endófagos e fitófagos "totais", como no presente estudo. Fazendo isto, enconrei que para os fitófagos totais em capítulos, isoladamente

o fator área tem relação mais estreita ($r = 0.81$, $p<.001$) que o nº de amostras ($r = 0.68$, $p<.01$) ou de localidades ($r = 0.54$, $p<.05$). Com os insetos endófagos, o padrão é bem distinto: há relação significativa com o nº de amostras ($r = 0.58$, $p<.05$) mas não com o nº de localidades ($r= 0.28$, $p>.10$), nem com a área das hospedeiras ($r = 0.37$, $p>.10$). Note-se que a análise de Lawton e Schroeder (1978) citada acima usa todos os insetos associados, ao passo que Zwoelfer (1987) emprega os endófagos em capítulos.

O grau de relação com a área das hospedeiras pode, então, depender também da composição funcional da fauna considerada; isto, porém não deve valer para a relação com o esforço de amostragem, que deve seguir apenas as distribuições de abundância das espécies, independentemente de serem só endófagos ou não. No caso, interessa notar que o efeito de área parece ser menor para os insetos endófagos, em média mais estreitamente associados e especializados nas plantas, que considerando as entomofaunas completas. Kennedy e Southwood (1984) examinam este problema sob outro ângulo, propondo que existe um limite teórico para a correlação entre riqueza e área das plantas, função da fração da fauna total cuja riqueza é analisada.

O resultado, recorrente neste como em outros trabalhos, de que a riqueza total de insetos é estreitamente relacionada com o número de localidades amostradas, pode ser entendido como indicador da importância da diversidade beta na formação destas faunas. Para compreender melhor esta questão, é necessário considerar diretamente também a questão da diversidade local.

Riqueza local e riqueza total

Nas análises de riqueza local, não há igualmente evidência para qualquer influência forte da área de distribuição geográfica das plantas sobre o tamanho

de faunas associadas locais. A confiabilidade dste resultado pode ser posta em questão, devido à pouca informação na forma binária de representar os dados de área. Entretanto, o resultado é concordante com o de Zwoelfer (1987): nas faunas locais de Cynareae, a área de hospedeiras não tem qualquer peso ($r = -0.22$, $p>.10$).

Que fatores influenciam então o tamanho e a composição da fauna local? No presente estudo, o tamanho do táxon da hospedeira correlaciona-se positivamente com a riqueza de endófagos associados. Isto poderia apenas refletir uma maior acumulação de fitófagos em plantas das tribos mais comuns, por serem um alvo de colonização mais "conspícuo". Mas o efeito de tamanho de táxon na riqueza total não é muito expressivo, de modo que a relação encontrada a nível local pode ser devida a um processo autônomo. Em comunidades locais, há maior número de espécies de plantas das tribos de maior tamanho no Brasil. Isto pode promover o intercâmbio de espécies oligófagas, uma vez que o conjunto de plantas de mesma tribo (ou gênero, conforme o caso) funcionaria como "pool", aumentando o volume de recursos para estes insetos e, também, alternando-se como hospedeiras de acordo com sua disponibilidae; este último fator é especialmente importante para faunas de capítulos, completamente dependentes da fenologia reprodutiva das plantas.

Zwoelfer (1987:p.316) ao discutir esta relação, interpreta-a diretamente como decorrente de processos evolutivos: "... taxa de Cardueae serviram de plataformas para radiações adaptativas de insetos fitófagos, e [que] processos de especiação de fitófagos foram facilitados pelo intercâmbio de faunas entre espécies de plantas relacionadas". Este mecanismo não é reciprocamente excludente com o sugerido no parágrafo anterior, mas, ao contrário daquele, está necessariamente vinculado a uma relação de riqueza total com o tamanho de táxon das plantas.

A própria riqueza total é claramente um fator de grande importância potencial para a determinação da riqueza local. Esta posição é advogada por Ricklefs (1987) ao discutir o que ele chama de "fatores históricos" (decorrentes da evolução, em processos de nível regional) confrontados com o "determinismo local", que privilegia explicações baseadas na dinâmica comunitária local, especialmente através de mecanismos de competição interespecífica. O ponto central desta discussão é o grau de autonomia da comunidade local em relação a fatores de escala temporal e espacial mais extensa.

Cornell (1985a,b) realizou uma investigação pioneira da relação entre riqueza total (regional, em sua terminologia) e riqueza local. Analisando conjuntos de censos locais de Cinipídeos cecidógenos em carvalhos, encontrou uma relação linear altamente significativa entre riquezas local e global. Sua conclusão é que, para estes insetos, faunas locais não tem dinâmica própria expressiva; seu tamanho decorre do tamanho da fauna total associada à espécie, que representa um **pool** do qual cada comunidade local é uma amostra, afetada apenas por características tais como a arquitetura das árvores (Cornell, 1986).

Zwoelfer (1979) demonstrou, diretamente, que competição é um fator importante na estruturação de comunidades locais de insetos endófagos em capítulos de Compostas, afetando diretamente a evolução e dinâmica das espécies que as compõem (Zwoelfer, 1982, 1988). Sua visão, portanto, é exatamente inversa à de Cornell, a ponto de não reconhecer que a riqueza total possa ser incluída entre fatores determinantes de riqueza local: "Como a riqueza de espécies não é fator causal para a diversidade alfa, foi omitida da regressão múltipla" (Zwoelfer, 1987 p.310).

O problema crucial não é, assim, demonstrar se existe uma relação estatística entre riqueza local e regional, mas em interpretá-la quanto aos mecanismos causais, e às suas consequências. Este problema não pode ser resolvido

satisfatoriamente reduzindo-o à condição de uma discussão sobre precedência do tipo ovo-ou-galinha.

Um outro fator envolvido na determinação de riqueza local é a densidade da planta hospedeira -- a concentração de recursos de Root (1973). Este fator não foi medido no presente trabalho, nem nos estudos de Zwoelfer ou de Goeden. Não há, portanto, como analisar seu efeito nas entomofaunas de capítulos. Em outros sistemas, este efeito foi verificado, mesmo que fracamente; embora a escala espacial considerada geralmente fosse pequena (Rigby e Lawton, 1981; MacGarvin, 1982). Para tornar a questão mais complexa, há, reconhecidamente, uma relação entre área de distribuição geográfica e abundância local: espécies mais amplamente distribuídas tendem a ser localmente abundantes, embora isto não se aplique a espécies especialistas em habitats particulares (Rabinowitz, 1986). Adicionalmente, populações mais centrais tendem a ser mais densas que as mais periféricas na distribuição geográfica da espécie (Hanski, 1982; Brown, 1984).

Se estas relações valem para as Compostas, sua densidade local pode ser correlata com sua amplitude de distribuição, ou então com a posição da população na área de distribuição da espécie. Tais padrões de abundância podem afetar não só o tamanho mas a composição da fauna associada; espécies oligófagas ou polífagas poderão ocorrer na planta condicionalmente a sua abundância absoluta, ou a sua abundância relativa no conjunto de espécies hospedeiras potenciais. Assim, a especialização trófica das espécies fitófagas aparece como outro componente capaz de determinar o tamanho e a configuração de faunas locais.

Especialização trófica

A classificação de insetos fitófagos em "especialistas" e "generalistas",

embora possa ser adequada para determinados estudos empíricos, é demasiadamente simplificadora para abranger as diferentes modalidades de composição de dieta de uma população ou espécie (Strong et al., 1984a). A dicotomia polariza as opções entre a especialização enquanto comprometimento evolutivo com um único recurso, que se mantém invariante não importa as contingências particulares de uma população; e, por outro lado, o generalista cuja dieta é ajustada a condições imediatas de disponibilidade de recursos, e é alterada a qualquer mudança destas condições.

Estes dois perfis, sendo extremos, são pouco realistas. A maioria dos fitófagos encontrados no presente estudo não se enquadra neles. Mas, a questão não é resolvida colocando um eixo linear entre ambos, ao longo do qual cada espécie pode ser situada intermediariamente. Até certo ponto, isto é sugerido por classificações como a adotada no presente estudo, que vai da monofagia à polifagia, como uma mera ampliação progressiva do espectro de hospedeiros. Esta ampliação pode se dar de várias maneiras e envolver características e restrições bastante distintas.

A confiabilidade da classificação de um fitófago como especializado numa espécie depende do número de vezes em que é encontrado. Em estudos sobre coleções finitas há, inevitavelmente, um grande número de espécies representadas por um único, ou muito poucos, espécimes. No presente estudo, de 109 espécies fitófagas reconhecidas (excluindo os Cecidomiídeos), 20% têm um só espécime e 12% foram encontrados em apenas uma amostra. Estas espécies são incógnitas, e podem corresponder a pelo menos três casos distintos:

- raridade do próprio fitófago, ao menos na área de coleta;
- especialização num hospedeiro raro, ou pouco representado no estudo;
- associação secundária ou fortuita com a(s) planta(s) no estudo; hospedeiros principais fora do universo estudado.

Pode-se supor, por exemplo, que dois Tefritídeos associados a Mutisiae, **Neorhabdochaeta sp.A** e **Euarestoides sp.A** (Tabela 3.3), devam sua aparente raridade ao fato de que só foi obtida uma amostra de cada um de seus hospedeiros; presume-se que coletas adicionais produziriam mais espécimes, mas é impossível predizer se são monófagas ou se ocorrem em outras Mutisieae; pode-se apenas considerar improvável que suas dietas incluam as espécies e tribos melhor representadas nas amostras.

Não havendo possibilidade de decidir entre as alternativas apontadas sem dados adicionais, a atenção concentra-se sobre os outros -- no presente estudo, 68% -- dos fitófagos, cuja frequência permite inferências adicionais. Um contingente razoável de espécies é monófago no âmbito das amostras examinadas. Foram mais frequentes em Tefritídeos, e, dentre estes, em determinados gêneros, como **Tomoplagia**; mas há espécies monófagas ou estenófagas nas demais famílias e, inversamente, há espécies polífagas em famílias de maior especialização.

Para os objetivos deste estudo, há maior interesse em examinar os fitófagos com maior número de hospedeiros. No caso dos Coquilídeos (Tabela 3.5), não aparece nenhum critério, de afinidade taxonômica, ou outro, que determine um padrão para as combinações de hospedeiros das diferentes espécies. Esta família é a que mais se aproxima de um grupo de generalistas "genuínos". Os dois Piralídeos mais comuns são também extensamente polífagos, e esta categoria inclui igualmente os dois Pteroforídeos mais comuns.

Na suposição de que estas espécies são capazes de utilizar um grande número de espécies hospedeiras, interessa em seguida verificar se esta utilização se dá indiscriminadamente, ou se segue determinados padrões. A utilização indiscriminada significa ocorrer em diferentes plantas na proporção de sua abundância na comunidade; logo, esta é a hipótese nula para testar padrões alternativos, como a ocorrência preferencial em plantas de área geográfica ampla.

A preferência por plantas amplamente distribuídas, por espécies polífagas, caso exista, pode envolver dois mecanismos: (a) plantas amplamente distribuídas terão maior contato com colonizadores potenciais, ou seja, de estarem ao alcance de espécies polífagas; (b) pela correlação entre distribuição e abundância local; plantas amplamente distribuídas tendem a ser localmente mais abundantes (Brown, 1984) e plantas localmente abundantes tendem a ser utilizadas por espécies polífagas. A segunda explicação supõe que espécies polífagas ajustem sua dieta localmente, conforme as abundâncias das plantas, como "generalistas genuínos", ao passo que a explicação (a) envolve um componente de fixação genética, ao menos parcial, dos limites do espectro de hospedeiros; consequentemente, neste caso não haveria diferença qualitativa em relação à colonização por especialistas, mas apenas uma diferença de grau de especialização.

O teste da hipótese de associação entre a distribuição de plantas e a utilização preferencial por insetos polífagos (Capítulo 6) não teve um resultado simples, mas dois dos grupos mais polífagos -- Pteroforídeos e Piralídeos -- ocorreram significativamente mais do que o esperado em amostras e em indivíduos de plantas de distribuição mais ampla. Mesmo a nível de associação com espécies, nas listas de hospedeiros de ambas as famlias, prevalecem plantas mais distribuídas.

Estarão então estes insetos respondendo diretamente à amplitude de distribuição das plantas de modo que sua dieta é composta das plantas localmente mais abundantes, conforme a explicação (b)? As listas de hospedeiros mostram que, embora plantas mais amplamente distribuídas sejam preferencialmente utilizadas, outros efeitos são igualmente constatáveis. Nos Piralídeos, há indicações de que a história evolutiva dos insetos também delimita parcialmente sua dieta, com o contraste entre **Phycitodes**, que pertence a um complexo temperado e

está claramente associado às tribos mais diversificadas em regiões temperadas; e **Unadilla**, gênero tropical, cujo espectro de hospedeiros tem maior proporção de tribos primordialmente tropicais. Isto indica a consolidação genética de preferências por plantas mais abundantes nas regiões em que estes grupos evoluíram (cf. Zwoelfer, 1988).

O exemplo do gênero **Adaina** é ainda mais sugestivo; estes Pteroforídeos s ão extensamente polífagos no presente estudo, com predominância de Eupatorieae; na Europa, onde há apenas uma espécie da tribo, a mariposa deste gênero é monófaga, mesmo com uma extensa oferta alternativa de plantas de outras tribos. Assim, há de fato limites histórico-evolutivos também para a dieta de espécies polífagas. Estes limites podem advir da própria origem dos insetos: no caso dos Pteroforídeos, Meyrick (1910), indica que esta é uma família recente, com gêneros bastante constantes em todo o mundo, mostrando que à época de sua maior dispersão geográfica, estes já estavam diferenciados, e sugere que suas relações com as Compostas já estavam também estabelecidas.

Especialização em estruturas das plantas

Outro processo importante na história das relações de insetos e plantas é a transferência de órgãos; a proliferação de espécies de Cinipídeos em carvalhos (Cornell, 1984) e a de Tentredinídeos em salgueiros (Price, 1984) envolvem não só deslocamentos entre espécies hospedeiras, mas também transferências entre estruturas da planta. Isto é bem evidente nestes grupos de modo de vida altamente especializado.

A transferência de órgãos é um dos três mecanismos básicos de formação de novos biótipos proposto por Zwoelfer e Romstoeck (1988); por exemplo, Cinipídeos do gênero **Isocolus** evoluíram basicamente pela adaptação a outras estruturas da mesma planta hospedeira. Em pelo menos dois grupos de insetos,

transferências deste tipo podem explicar os padrões de associação encontrados no presente estudo. Os Pteroforídeos apresentam numerosas espécies brocadoras de caule ou folívoras em Compostas. Algumas destas, transferiram-se para capítulos; isto é documentado por espécies que, ainda agora, utilizam facultativamente folhas, caule, ou capítulos (Turner et al., 1987) e por outras que mudam de estrutura ao longo de seu ciclo de desenvolvimento (Hannemann, 1977).

As espécies de **Melanagromyza** de capítulos parecem também ser derivadas de ancestrais minadores ou brocadores, através de transferência de órgão. Esta transferência deve ter se dado no Novo Mundo, onde este grupo tornou-se componente importante da entomofauna de capítulos. Sua história, no entanto, difere dos Pteroforídeos porque esta transferência parece ter sido fixada; não conheço registro de qualquer Agromizídeo que utilize alternativamente capítulos e outras estruturas das plantas. Após a transferência de órgão, os Agromizídeos parecem ter irradiado secundariamente para outras Compostas, fomando eventualmente novas raças de hospedeiros e espécies novas.

Um exemplo importante de transferência é descrito por Shorthouse e Lalonde (1986). O Tefritídeo **Urophora cardui** é o único do gênero que forma galhas de caule em vez de infestar capítulos. Em condições naturais, esta espécie não foi jamais encontrada em capítulos, mas, em estufa, os autores encontraram seis galhas formadas em capítulos. Assim, mesmo num grupo de alta especialização trófica é possível observar transferência de órgãos.

Afinidades morfológicas ou químicas entre plantas taxonomicamente distantes podem prover ligações para transferências de hospedeiros, sem serem óbvias para o observador (Strong el., 1984a). Em relação à entomofauna de capítulos, a própria morfologia e arquitetura destas estruturas deve ter um importante papel em transferências de hospedeiros. Frick (1964) sugere que a ausência de infestação de **Senecio sylvaticus** L. por **Paroxyna genalis**, ao passo que outras

plantas congêneres e coocorrentes sofreram ataques fortes, pode ser devido a que aquela espécie não tem flores liguladas, não sendo então reconhecida ou aceita pelo Tefritídeo. Zwoelfer (1988) cita que as cerdas em brácteas são marcadores de reconhecimento de hospedeiros para outra espécie de Tefritídeo.

Nas Compostas, a complexidade e plasticidade das inflorescências é um fator que certamente contribuiu para seu sucesso evolutivo, e é de se esperar que os fitófagos que as utilizam devam ter respondido, evolutivamente, com um leque de respostas adaptativas a esta diversificação esturutural, e que os exemplos do parágrafo precedente não sejam casos isolados.

Síntese: configurações e fatores determinantes de riqueza de espécies

Faunas associadas a capítulos têm composição definida: não são sortimentos de espécies que se acumulam em plantas como função de um único fator. As Compostas estudadas, na Região Sudeste do Brasil, apresentam diferenças e semelhanças de composição bastante nítidas em relação às de outras regiões geográficas. Os grandes táxons em cada continente, e seu peso na composição das faunas de cada planta, mostram diferenças que parecem antes ser devidas à história biogeográfica de cada região e à história evolutiva de cada grupo, do que a fatores ecológicos mais imediatos. Não há razões ecológicas aparentes para a importante ausência de Tefritídeos nas Senecioneae brasileiras; nem, por outro lado, para a maior diversificação dos Agromízideos de capítulos na América do Sul do que na Europa ou América do Norte.

Tal como a história evolutiva dos insetos, a história das plantas está ligada à formação das faunas associadas. Há muitas evidências de entomofaunas maiores nas regiões de origem das espécies de planta (Sobhian e Zwoelfer, 1985; Goeden, 1974; Goeden e Ricker, 1986b,c) e, ao que parece, também das tribos to-

madas em conjunto. Isto contradiz a "acumulação assintótica rápida" de fitófagos em plantas introduzidas, constatada especialmente em espécies cultivadas em diferentes regiões do mundo (Strong, 1974a,b,c; Strong et al., 1977). Diversos estudos mostraram que o aumento rápido de riqueza de fitófagos, após a expansão da área geográfica das plantas, ou de sua introdução em novas áreas, envolve quase totalmente insetos polífagos, sugadores ou mastigadores, que aterrisam em qualquer planta verde (MacGarvin, 1982), e muitos destes são registrados sem sequer estarem se alimentando das plantas.

Assim, a acumulação rápida de fitófagos, onde ocorre, é produzida por insetos inespecíficos; para grupos mais diferenciados, como os insetos endófagos em capítulos, mudanças genéticas geralmente estão implicadas no estabelecimento de uma nova associação, o que já os coloca em outra escala de tempo. Entretanto, o maior número de fitófagos em regiões de origem das plantas não é uma mera questão de tempo. Outros fatores estão diretamente correlacionados com a origem das plantas, notadamente sua abundância local e o número de espécies aparentadas.

Todas as entomofaunas em capítulos de Compostas analisadas, no presente estudo, nos trabalhos de Goeden e Ricker na América do Norte, e nos de Zwoelfer na Europa, mostram que a riqueza local, ou diversidade alfa, das faunas é independente da distribuição geográfica das plantas, mas tem relação significativa com o tamanho de táxon. O intercâmbio de fitófagos entre espécies similares pode se dar, concomitantemente, em dois níveis: como processo ecológico, envolvendo fitófagos menos especializados, que encontram um pool maior de plantas hospedeiras (concentração de recursos) e mais estável (por exemplo, por alternância fenológica); e, como processo evolutivo, pela facilitação de saltos de hospedeiros em espécies mais especializadas, podendo dar origem a biótipos diferenciados ou novas espécies (Zwoelfer e Romstoeck, 1988).

Os mesmos trabalhos apontam para a maior riqueza total da fauna, com o maior número de localidades amostradas. O efeito de área, então, estará mais concentrado na diversidade beta; isto implica em heterogeneidade das faunas entre localidades, fator já destacado por Williams (1964) em seu ensaio pioneiro sobre "padrões no equilíbrio da natureza".

8. CONCLUSÕES

1. A entomofauna de capítulos de Compostas na Região Sudeste do Brasil é constituída por Dípteros, Lepidópteros, Hemípteros e Coleópteros. Entre os insetos endófagos nos capítulos, predominaram as famílias Tephritidae, Agromyzidae, Cecidomyiidae (Diptera) e Cochylidae, Pterophoridae e Pyralidae (Lepidoptera).

2. As famílias mais ricas em espécies foram Tephritidae, Agromyzidae e Cochylidae; as duas primeiras são também abundantes e frequentes nas amostras, enquanto que os Cochylidae são pouco abundantes. Por outro lado, Pyralidae e Pterophoridae, com relativamente poucas espécies, são muito abundantes e frequentes nos capítulos.

3. De modo geral, todos os grupos fitófagos têm espécies associadas a plantas de todas as tribos estudadas. A principal exceção é a falta de associação de Tefritídeos com Senecioneae. Plantas desta tribo são amplamente utilizadas por Tefritídeos em outros continentes; em outras Compostas, encontram-se Tefritídeos de três gêneros que possuem espécies associadas a Senecioneae em outros continentes.

4. Diferentes processos evolutivos são indicados pelos padrões de associação encontrados. Os Tefritídeos sugerem uma ampla radiação adaptativa para diferentes hospedeiros, resultando em um elevado número de gêneros e espécies geralmente monófagas ou oligófagas.

5. Agromizídeos associados a capítulos parecem ter se originado por transferência de estrutura da planta, a partir de brocadores ou minadores. Apenas são representado dois gêneros; a ocorrência de **Liriomyza** em capítulos parece ser o primeiro registro no Novo Mundo, e está circunscrita a poucos hos-

pedeiros.

6. Pteroforídeos de capítulos são estreitamente aparentados com espécies folívoras ou brocadoras de caule, das quais podem também ter se derivado por transferência de estrutura.

7. A maioria das espécies polífagas associadas com Compostas tem preferências mais restritas. Estas preferências podem ser constantes até mesmo em continentes diferentes. As causas destas restrições não são claras; nos Piralídeos, suas associações preferenciais sugerem a conservação de afinidades estabelecidas, no passado, com grupos de plantas mais abundantes e diversificados nas regiões de origem dos insetos.

8. A polifagia aparentemente indiscriminada é mais rara, ocorrendo em alguns Tortricóideos e Gelequiídeos. De modo geral, insetos ectófagos (Geometrídeos e Hemípteros) são polífagos, mas em geral têm preferências definidas a nível de tribo de planta.

9. A riqueza de espécies fitófagas, de todos os grupos exceto Agromizídeos, aumenta significativamente com o número de localidades amostradas, indicando que a diversidade beta contribui substancialmente para a composição da riqueza total de fitófagos associados a cada planta.

10. A amplitude de distribuição das plantas, isoladamente, também está positivamente correlacionada com a riqueza de especies associadas. Após ajuste para o número de localidades amostradas, não há diferença significativa na riqueza de qualquer grupo de fitófagos entre plantas de diferente amplitude de distribuição. Este resultado coincide com o de comunidades de fitófagos em capítulos de Compostas européias (Zwoelfer, 1985, 1987).

11. A riqueza média de insetos por espécie de planta apresenta diferenças entre tribos, dependendo do grupo fitófago considerado. Para os Dípteros, não há diferença entre tribos exceto as Senecioneae, cuja riqueza é inferior às de-

mais. Isto corresponde à ausência de Tefritídeos na tribo, que não é compensada por outros Dípteros. A riqueza média de Lepidópteros em espécies de Heliantheae é menor do que a das demais tribos. A riqueza de endófagos é maior em Astereae, seguidas de Eupatorieae, Vernonieae, Heliantheae e Senecioneae.

12. Plantas de tribos maiores (em número de espécies brasileiras) têm mais espécies de Dípteros e, em especial, de Tefritídeos associados. O número de espécies aparentadas às plantas hospedeiras também contribui significativamente para a riqueza total de endófagos, mas a variável mais influente é o tamanho do gênero da planta.

13. Em análises das plantas de todas as tribos em conjunto, o tamanho do capítulo não influencia a riqueza de insetos associados. Para certos grupos fitófagos em plantas de determinadas tribos, este fator influencia a riqueza de espécies associadas. A agregação de diferentes grupos fitófagos e / ou de táxons de plantas, para análise conjunta, obscurece efeitos de fatores restritos a associações de determinados grupos.

14. Em algumas plantas, diferentes populações de localidades diferentes têm riqueza semelhante; em outras, há considerável variação entre localidades. Em comparações intraespecíficas, não há tendência a maior riqueza em localidades de uma região altitudinal sobre as demais.

15. Há uma relação positiva e significativa entre a riqueza local média e a riqueza total de diferentes plantas; a riquza local também é significativamente influenciada pelo número de espécies de mesma tribo, o que pode se dever, seja à acumulação evolutiva de mais espécies, seja à maior possibilidade de intercâmbio ecológico de insetos oligófagos.

16. Para faunas associadas de nível relativamente alto de especialização, a contribuição de espécies polífagas indiscriminantes é pequena frente a espécies mais especializadas. Nestas faunas, espécies oligófagas parecem ter o

maior peso, e os fatores determinantes de suas escolhas de hospedeiro, a nível genético ou comportamental, podem influenciar diretamente a riqueza de espécies fitófagas das plantas.

17. Diferenças na composição e riqueza de faunas associadas a capítulos em diferentes continentes parecem estar tão ligadas à história evolutiva das plantas e fitófagos em cada região, quanto a fatores ecológicos mais imediatos.

9. RESUMO

Para estudar a composição e riqueza de insetos fitófagos associados a capítulos de Compostas, foram coletadas amostras de 70 espécies de plantas, principalmente das tribos Astereae, Eupatorieae, Heliantheae, Senecioneae e Vernonieae. As espécies amostradas incluíram desde espécies endêmicas de uma região até espécies de ampla distribuição geográfica.

Para investigar o efeito de macroambientes sobre as características da fauna associada, as coletas incluíram localidades em regiões litorâneas, de planalto e de montanhas, até o limite de 2300 m de altitude. O estudo abrangeu localidades nos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais. Foram coletadas 266 amostras, com um total de 5100 plantas.

Capítulos de plantas foram mantidos em frascos de criação para obter insetos adultos, que foram separados em morfoespécies e identificados, quase todos até gênero. Ao todo, dos grupos fitófagos incluídos no estudo, foram separados 8700 indivíduos em 112 espécies e, correspondentemente, cerca de 800 registros destes fitófagos em diferentes plantas. A maioria destes registros é inédita.

Os principais grupos de fitófagos ocorrentes nos capítulos foram Tephritidae, Agromyzidae e Cecidomyiidae, nos Diptera; Cochylidae, Pterophoridae e Pyralidae (Phycitinae), nos Lepidoptera; Lygaeidae, Miridae e Rhopalidae, nos Hemiptera. Nos Dípteros, Tephritidae e Agromyzidae apresentaram os maiores números de espécies. Os Cecidomyiidae devem ser igualmente ricos em espécies, mas não foi possível separá-las plenamente. As três famílias foram também as mais abundantes. Nos Lepidópteros, os Tortricoidea, especialmente os Cochylidae, foram mais ricos em espécies, mas os Pterophoridae e Pyralidae, com

duas espécies mais comuns em cada família, foram os mais abundantes.

Padrões de riqueza de espécies foram analisados separadamente a nível de família e superfamília (Tephritidae, Agromyzidae e Tortricoidea); ordem (Diptera e Lepidoptera); endófagos em conjunto, e fitófagos em conjunto. O efeito dos seguintes fatores sobre a riqueza total de espécies associadas a espécies de plantas foi investigado: (a) tribo da planta; (b) número de localidades de coleta; (c) extensão geográfica das plantas, grupadas em 3 classes de distribuição; (d) tamanho do capítulo, expresso como peso seco; (e) número de espécies aparentadas à planta no Brasil, a nível de gênero ou de tribo. O número de localidades de coleta foi o principal fator associado a riqueza de espécies dos diferentes agrupamentos de fitófagos. A extensão de distribuição das plantas, isoladamente, também mostrou relação significativa com o número de espécies fitófagas; mas, combinada com o número de localidades, não contribuiu significativamente para explicar a variação na riqueza de espécies. Isto é interpretado como indicador de que a diversidade beta, entre localidades, é um importante fator de determinação da riqueza total de espécies fitófagas.

Outros fatores contribuíram pouco para explicar a variação de riqueza em diferentes espécies de plantas consideradas em conjunto, mas em grupos separados de fitófagos e em algumas tribos o tamanho de capítulo esteve significativamente associado à riqueza de espécies.

O número de espécies do mesmo gênero ou da mesma tribo, no Brasil, também contribuiu para explicar a variação, tanto da riqueza total como da local, de fitófagos por espécie de planta. A interpretação desta relação é complexa devido à correlação estatística e funcional entre fatores que envolvem mecanismos distintos: as tribos mais ricas em espécies têm também distribuição ecológica mais ampla e geralmente têm um maior número de espécies por localidade. A riqueza local média está correlacionada com a riqueza total das espécies, mas não

com o número de localidades de coleta. Plantas mais amplamente distribuídas não tendem a ter faunas locais mais ricas.

Espécies polífagas e oligófagas não utilizam hospedeiros indiscriminadamente. Afinidades e preferências por determinados grupos de plantas parecem ter origem na história evolutiva dos insetos, condicionadas pelas plantas em sua região de origem e diversificação; tais preferências se mantêm mesmo em condições ecológicas e geográficas distintas.

A estrutura das comunidades de insetos em capítulos de Compostas da região do Sudeste do Brasil é semelhante às de Compostas de outras regiões, e apresenta as mesmas relações com fatores potencialmente determinantes. As diferenças entre comunidades de regiões temperadas e as da região tropical do presente estudo são, principalmente, históricas, sem aparentemente envolver processos ecológicos distintos.

10. SUMMARY

Composition and species richness of phytophagous insects associated with flowerheads of Compositae were investigated in samples of 70 plant species, most of them in the Astereae, Eupatorieae, Heliantheae, Senecioneae and Vernonieae. Sampled plants ranged from highly endemic species to widespread ones.

To investigate the effect of macrohabitat on the associated faunas, collections included a range of localities in coastal upland and highland sites (up to 2300 m elevation) in Southeast Brazil, in the States of São Paulo, Rio de Janeiro and Minas Gerais. In all, 266 samples with a total of 5100 plants were collected.

Samples of flowerheads were kept in jars to rear adult insects, These were sorted into morphospecies and identified, almost all to genus. Approximately 8700 individuals were sorted into 112 species, for which more than 800 different host records were obtained in all. These are mostly new records; some represent first records of the insects. **Liriomyza** spp. (Agromyzidae) are recorded for the first time in flowerheads in the Western Hemisphere.

The main phytophagous groups in flowerheads were Tephritidae, Agromyzidae and Cecidomyiidae (Diptera), Cochylidae, Pterophoridae and Pyralidae (Lepidoptera) and Lygaeidae, Miridae and Rhopalidae (Hemiptera); a large number of Curculionidae were collected on flowerheads, but most were only adults feeding externally on the flowers; of the Coleoptera, only Apionidae were included in the analyses. Among Diptera, Tephritidae and Agromyzidae had high species numbers. Cecidomyiidae are probably equally species-rich but could not

be sorted into species; the three families were the most abundant in flowerheads. Among Lepidoptera the Tortricoidea, especially the Cochylidae, were richest in species but Pterophoridae and Pyralidae (Phycitinae), with only two common species each, were the most abundant.

Patterns of species richness were analysed separately for the most important families (Tephritidae, Agromyzidae and Tortricoidea), orders (Diptera and Lepidoptera), total endophages and total phytophages. Several factors were included in analyses of total species richness per host species: (a) plant tribe; (b) number of sampling localities; (c) host plant geographical range, grouped in three classes; (d) flowerhead size (dry weight); (e) taxonomic isolation - number of Brazilian species in the same genus or tribe. The number of localities was the main factor affecting total richness of all insect groupings. Geographical range, alone, was also significantly related to species richnes but, combined with number of localities, did not contribute significantly to explain variation in total richness. This indicates that beta diversity is a major constituent of total species richness in these phytophagous communities.

Other factors contributed little to explain variation in phytophagous richness of all host species, but some insects on plants in some tribes were significantly affected by flowerhead size.

The number of related species, at the genus or the tribe level, also is correlated both with total and local species richness per host species. This relationship is difficult to interpret because it involves several distinct factors which however are functionally and statistically correlated: larger tribes also have a wider ecological range and usually have also more species per locality. Higher species richness on larger tribes may be an evolutionary response to larger "evolutionary platforms" (Zwoelfer, 1988) but may equally

well depend on the dynamic host interchange at a more immediate ecological level.

Mean local richness is correlated with total richness but not with the number of sampling localities. Plant range shows no significant effect on local phytophagous species richness.

Polyphagous and oligophagous species do not use hosts indiscriminately. Affinities and preferences for certain plant groups seem to have an evolutionary historical basis, involving associations with common plants in the center of origin of the insects; these preferences seem to be conserved even in highly different ecological and geographical conditions.

The community structure of phytophagous insects in asteraceous flowerheads in southeastern Brazil is very similar to that of Composites of other geographical regions and shows similar relationships with potential determining factors. Differences between communities of temperate and tropical regions are mostly historical and apparently not due to diverging ecological processes.

11. REFERÊNCIAS CITADAS

Aczél, M.L. 1955. Fruit flies of the genus Tomoplagia Coquillet (Diptera, Tephritidae). Proc. U.S. Nat. Mus. 104:321-411.

Araujo, D.S.D. de e R.P.B. Henriques 1984. Análise floristica das restingas do Estado do Rio de Janeiro. pp.159-193 em Lacerda, L.D. de, D.S.D. Araujo, R. Cerqueira e B. Turcq (org.) Restingas: Origem, Estrutura, Processos. CEUFF, Niterói.

Barroso, G.M. 1950. Considerações sobre o genero Eupatorium. Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 10:13-116.

Barroso, G.M. 1951. Estudo das especies brasileiras de Trichogonia. Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 11:7-18.

Barroso, G.M. 1957. Flora do Itatiaia - I. Compositae. Rodriguesia 20:175-241.

Barroso, G.M. 1958. Mikaniae do Brasil. Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 18:239-333.

Barroso, G.M. 1959. Flora da cidade do Rio de Janeiro - Compositae. Rodriguesia 21/22:69-155.

Barroso, G.M. 1976. Compositae - subtribo Baccharidinae Hoffm. - estudo das espécies ocorrentes no Brasil. Rodriguesia 28:7-273.

Barroso, G.M. 1986. Sistemática de Angiospermas do Brasil. Vol.3. Imprensa Universitária, Univ. Fed. Viçosa, Viçosa.

Batra, S.W., J.R. Coulson, P.H. Dunn e P.E. Boldt 1981. Insects and fungi associated with Carduus thistles (Compositae). USDA Tech. Bull. 1616:1-100.

Biezanko, C.M., A. Ruffinelli e C.S. Carbonell 1957. Lepidoptera del Uruguay. Lista anotada de especies. Rev. Fac. Agron. Montevideo 46:1-152.

Blanc, F.L. e R.H. Foote 1987. Taxonomic observations on United States Tephritidae (Diptera), with descriptions of new species. Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:425-439.

Boldt, P.E. e G. Campobasso 1978. Phytophagous insects on Carduus macrocephalus in Italy. Environ. Entomol. 7:904-909.

Boldt, P.E. e T.O. Robbins 1987. Phytophagous and pollinating insect fauna of Baccharis neglecta (Compositae) in Texas. Environ. Entomol. 16:887-895.

Brade, A.C. 1949. Relatorio de uma excursão ao municipio de Passa Quatro, Estado de Minas Gerais. Rodriguesia 22/23:133-142.

Brade, A.C. 1956. A flora do Parque Nacional do Itatiaia. Bol. Parque Nac. Itatiaia 5:1-85.

Bradley, J.D., W.G. Tremewan e A. Smith 1973. British Tortricoid moths. Ray Society & E.W. Classey, London.

Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. Am. Nat. 124:255-279.

Cabrera, A.L. 1958. El genero Senecio en Brasil, Paraguay y Uruguay. Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 15:163-269.

Cameron, E. 1935. A study of the natural control of ragwort (Senecio jacobaea L.). J. Ecol. 23:265-322.

Christenson, L.D. e R.H. Foote 1960. Biology of fruit flies. Ann. Rev. Entomol. 5:171-192.

Claridge, M.F. e M.R. Wilson 1981. Host plant associations, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding leafhoppers of trees and shrubs in Britain. Ecol. Entomol. 6:217-238.

Cock, M.J.W. 1982. Potential biological control agents for Mikania micrantha HBK from the neotropical region. Trop. Pest Manag. 28:242-254.

Cody, M.L. e J.M. Diamond (orgs.) 1975. Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press, Cambridge, Mass..

Connor, E.F. e E.D. McCoy 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. Am. Nat. 113:791-833.

Cornell, H.V. 1984. Geographic texture of herbivore richness patterns on host plants. Bull. Entomol. Soc. Am. 30:6-15.

Cornell, H.V. 1985a. Local and regional species richness of cynipine gall wasps on California oaks. Ecology 66:1247-1260.

Cornell, H.V. 1985b. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated. Am. Nat. 126:565-569.

Cornell, H.V. 1986. Oak species attributes and host size influence cynipine wasp species richness. Ecology 67:1582-1592.

Cornell, H.V. e J.O. Washburn 1979. Evolution of the richness-area correlation for cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas. Evolution 33:257-274.

Cruttwell, R.E. 1974. Insects and mites attacking Eupatorium odoratum in the Neotropics 4. An annotated list of the insects and mites recorded from Eupatorium odoratum L., with a key to the types of damage found in Trinidad. Tech. Bull. Commmonw. Inst. Biol. Control 17:87-125.

Cytrynowicz, M. 1988. Características das plantas e riqueza de herbívoros em uma área de cerrado subtropical: amostragem passiva em ambientes imprevisíveis. An. Simp. Int. Ecol. Evol. Herbívoros Tropicais, UNICAMP, Campinas, 83-85.

Davis, B.N.K. e P.E. Jones 1986. Insects on isolated colonies of common rock-rose Helianthemum chamaecistus. Ecol. Entom. 11:267-281.

Diamond, J.M. e T.J. Case (orgs.) 1986. Community Ecology. Harper & Row, New York.

Diatloff, G. e W.A. Palmer 1987. The host specificity of Neolasioptera lathami Gagne (Diptera: Cecidomyiidae) with notes on its biology and phenology. Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:122-125.

Draper, N.R. e H. Smith 1981. Applied Regression Analysis. 2nd ed. John Wiley, New York.

Dusen, P.K.H. 1955. Contribuições para a Flora do Itatiaia. Bol. Parque Nac. Itatiaia 4:1-91.

Fernandes, G.W. 1988. Processos evolutivos e mecanismos ecológicos que influenciam a riqueza de insetos herbívoros tropicais e temperados. An. Simp. Int. Ecol. Evol. Herbívoros Tropicais, UNICAMP, Campinas, 98-100.

Fleischer, S.J. e M.J. Gaylor 1987. Seasonal abundance of Lygus linaeolaris (Heteroptera: Miridae) and selected predators in early season uncultivated hosts: implications for managing movement into cotton. Environ. Entomol. 16:379-389.

Fontes, E.M.G. 1986. Ervas daninhas como reguladoras das populações de inimigos naturais das pragas de culturas: o exemplo da erva-lanceta. Ciência e Cultura 38:1709-1713.

Fontes, E.M.G., D.H. Habeck e F. Slansky, Jr. 1988. Arthropod community structure of goldenrods (Solidago spp.) in Gainesville, Florida. Ann. Entomol. Soc. Am. (no prelo).

Foote, R.H. 1980. Fruit fly genera south of the United States (Diptera: Tephritidae). USDA Tech. Bull., 1600:1-79. USDA, Washington.

Foote, R.H. e F.L. Blanc 1963. The fruit flies or Tephritidae of California. Bull. Calif. Insect Surv. 7:1-115.

Fowler, S.V. e J.H. Lawton 1982. The effects of host-plant distribution and local abundance on the species richness of agromyzid flies attacking British Umbelliferae. Ecol. Entomol. 7:257-265.

Fox, L.R. e P.A. Morrow 1981. Specialization: species property or local phenomenon?. Science 211:887-893.

Frías, D. 1985. Cuatro nuevas especies chilenas del genero Trupanea Shrank (Diptera, Tephritidae). Rev. Bras. Zool. 2:363-381.

Frick, K.E. 1964. Some endemic insects that feed upon introduced tansy ragwort (Senecio iacobaea) in western United States. Ann. Entomol. Soc. Am. 57:707-710.

Gagné, R.J. 1968. Family Cecidomyiidae. A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States, 23:1-62. Depto. Zoologia, Secr. Agricultura, S.Paulo.

Gagné, R.J. 1971. Two new species of North American Neolasioptera from Baccharis (Diptera: Cecidomyiidae - Compositae). Proc. Ent. Soc. Wash. 73:153-157.

Gagné, R.J. 1973. A generic synopsis of the Nearctic Cecidomyiidi (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiinae). Ann. Ent. Soc. Am. 66:857-889.

Gagné, R.J. 1977. The Cecidomyiidae (Diptera) associated with Chromolaena odorata (L.)K.&R. (Compositae) in the Neotropical region. Brenesia 12/13:113-131.

Gagne, R.J. 1986. The transition from fungus-feeding to plant-feeding in Cecidomyiidae (Diptera). Proc. Entomol. Soc. Wash. 88:381-384.

Gilbert, L.E. e J.T. Smiley 1978. Deteminants of local diversity in phytophagous insects: host specialists in tropical environments. pp.89-104 em Mound, L.A. e N. Waloff (org.) Diversity of Insect Faunas. Blackwell, Oxford.

Goeden, R.D. 1971. The phytophagous insect fauna of milk thistle in southern California. J. Econ. Entomol. 64:1101-1104.

Goeden, R.D. 1974. Comparative survey of the phytophagous insect faunas of the Italian thistle, Carduus pycnocephalus, in southern California and southern Europe relative to biological weed control. Environ. Entomol. 3:464-474.

Goeden, R.D. 1976. The palearctic insect fauna of milk thistle, Silybum marianum, as a source of biological control agents for California. Environ. Entomol. 5:345-353.

Goeden, R.D. 1985. Host-plant relations of Trupanea spp. (Diptera:Tephritidae) in Southern California. Proc. Entomol. Soc. Wash. 87:564-571.

Goeden, R.D. 1987. Host-plant relations of native Urophora spp. (Diptera:Tephritidae) in Southern California. Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:269-274.

Goeden, R.D. e F.L. Blanc 1986. New synonymy, host, and California records in the genera Dioxyna and Paroxyna (Diptera:Tephritidae). Pan-Pacific Entomologist 62:88-90.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1974a. The phytophagous insect fauna of the ragweed, Ambrosia acanthicarpa, in southern California. Environ. Entomol. 3:827-834.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1974b. The phytophagous insect fauna of the ragweed, Ambrosia chamissonis, in southern California. Environ. Entomol. 3:835-839.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1975. The phytophagous insect fauna of the ragweed, Ambrosia confertiflora, in southern California. Environ. Entomol. 4:301-306.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1976a. The phytophagous insect fauna of the ragweed, Ambrosia dumosa, in southern California. Environ. Entomol. 5:45-50.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1976b. The phytophagous insect fauna of the ragweed, Ambrosia psilostachya, in southern California. Environ. Entomol. 5:1169-1177.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1976c. The phytophagous insect faunas of the ragweeds, Ambrosia chenopodiifolia, A. eriocentra, and A. ilicifolia, in southern California. Environ. Entomol. 5:923-930.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1986a. Phytophagous insect fauna of the desert shrub Hymenocles salsola in Southern California. Ann. Entomol. Soc. Am. 79:39-47.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1986b. Phytophagous insect faunas of the two most common native Cirsium thistles, C. californicum and C. proteanum, in southern California. Ann. Entomol. Soc. Am. 79:953-962.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1986c. Phytophagous insect faunas of two introduced Cirsium thistles, C. ochrocentrum and C. vulgare, in southern California. Ann. Entomol. Soc. Am. 79:945-952.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1987a. Phytophagous insect faunas of the native thistles, Cirsium brevistylum, Cirsium congdonii, Cirsium occidentale, and Cirsium tioganum, in Southern California. Ann. Entomol. Soc. Am. 80:152-160.

Goeden, R.D. e D.W. Ricker 1987b. Phytophagous insect faunas of native Cirsium thistles, C. mohavense, C. neomexicanum, and C. nidulum, in Southern California. Ann. Entomol. Soc. Am. 80:161-175.

Goellner-Scheiding, U. 1978. Revision der Gattung Harmostes Burm., 1835 (Heteroptera, Rhopalidae) und einige Bemerkungen zu den Rhopalinae. Mitt. Zool. Mus. Berlin 54:257-311.

Greig-Smith, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. 3rd. edn. Blackwell, Oxford.

Hannemann, H.J. 1977. Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera III. Federmotten (Pterophoridae) Gespinstmotten (Yponomeutidae) Echte Motten (Tineidae). Die Tierwelt Deutschlands, 63:1-259. Gustav Fischer, Jena.

Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos 38:210-221.

Heck, K.L.,Jr., G. Van Belle e D.S. Simberloff 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. Ecology 56:1459-1461.

Heinrich, C. 1956. American moths of the subfamily Phycitinae. U.S. Nat. Mus. Bull. 207:1-581.

Hilgendorf, J.H. e R.D. Goeden 1981. Phytophagous insects reported from cultivated and weedy varieties of the sunflower, Helianthus annuus L., in North America. Bull. Entomol. Soc. Am. 27:102-108.

Hilgendorf, J.H. e R.D. Goeden 1983. Phytophagous insect faunas of spiny clotbur, Xanthium spinosum, and cocklebur, Xanthium strumarium, in Southern California. Environ. Entomol. 12:404-411.

Hodges, R.W. (org) 1983. Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico. E.W.Classey & Curwen Press, London.

Holm, L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho e J.P. Herberger 1977. The World's Worst Weeds. Distribution and Biology. Hawaii Univ. Press, Honolulu.

Holthe, T. 1975. A method for the calculation of ordinate values of the cumulative species-area curve. J. Cons. Int. Explor. Mer 36:183-184.

Huitema, B.E. 1983. The Analysis of Covariance and Alternatives. John Wiley, New York.

Hunter, A.S. 1979. New anthophilic Drosophila of Colombia. Ann. Entomol. Soc. Am. 72:372-383.

Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology 52:577-586.

Inouye, D.W. 1982. The consequences of herbivory: a mixed blessing for Jurinea mollis (Asteraceae). Oikos 39:269-272.

Jaeger, E.J. 1987. Arealkarten der Asteraceen-Tribus als Grundlage der oekogeographischen Sippencharakteristik. Bot. Jahrb. Syst. 108:481-497.

Kennedy, C.E.J. e T.R.E. Southwood 1984. The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. J. Anim. Ecol. 53:455-478.

Kieffer, J.J. e P. Herbst 1909. Ueber einige neue Gallen und Gallenerzeuger aus Chile. Centralbl. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskr. 23:119-126.

Kieffer, J.J. e P. Herbst 1911. Ueber Gallen und Gallentiere aus Chile. Centralbl. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskr. 29:696-704.

Kieffer, J.J. e P. Jorgensen 1910. Gallen und Gallentiere aus Argentinien. Centralbl. Bakteriol. Parasitenk. und Infektionskr. 27:362-444.

Kikkawa, J. e D.J. Anderson (orgs.) 1986. Community ecology: pattern and process. Blackwell, Oxford.

Kobayashi, S. 1982. The rarefaction diversity measurement and the spatial distribution of individuals. Jap.J.Ecol. 32:255-258.

Krylov, V.V. 1977. Utility of the species diversity index. Oceanology 16:513-514.

Kuno, E. 1986. Evaluation of statistical precision and design of efficient sampling for the population estimation based on frequency of occurrence. Res. Popul. Ecol. 28:305-319.

Kuris, A.M., A.R. Blaustein e J.J. Alio 1980. Hosts as islands. Am. Nat. 116:570-586.

Lawton, J.H. 1984. Herbivore community organization: general models and specific tests with phytophagous insects. pp.329-352 em Price, P.W., C.N. Slobodchikoff e W.S. Gaud (org.) A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems. Wiley, New York.

Lawton, J.H., H. Cornell, W. Dritschilo e S.D. Hendrix 1981. Species as islands: comments on a paper by Kuris et al.. Am. Nat. 117:623-627.

Lawton, J.H. e P.W. Price 1979. Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. J. Anim. Ecol. 48:619-637.

Lawton, J.H. e D. Schroeder 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. Nature 265:137-140.

Lawton, J.H. e D. Schroeder 1978. Some observations on the structure of phytophagous insect communities: the implications for biological control. Proc. 4th int. Symp. Biol. Control of Weeds, Gainesville, Florida, 57-73.

Leather, S.R. 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. J. Anim. Ecol. 55:841-860.

Leitão Filho, H.F., C. Aranha e O. Bacchi 1975. Plantas invasoras de culturas no Estado de São Paulo. Vol.II. Hucitec, S.Paulo.

Lewinsohn, T.M. 1988. Evidence for competition in herbivorous guilds -- a reappraisal of Rathcke's stem borer study. (submetido a Ecology).

Louda, S.M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. Ecol. Mon. 52:25-41.

Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, Haplopappus venetus (Asteraceae), along a climatic gradient. Ecology 64:511-521.

MacGarvin, M. 1982. Species-area relationships of insects on host plants: herbivores on rosebay willowherb. J. Anim. Ecol. 51:207-223.

Maddox, G.D. e R.B. Root 1987. Resistance to 16 diverse species of herbivorous insects within s population of goldenrod, Solidago altissima: genetic variation and heritability. Oecologia 72:8-14.

May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and distribution. pp.81-120 em Cody, M.L. e J.M. Diamond (org.) Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press, Cambridge, Mass.

McClay, A.S. 1987. Observations on the biology and host specificity of Epiblema strenuana (Lepidoptera, Tortricidae), a potential biocontrol agent for Parthenium hysterophorus (Compositae). Entomophaga 32:23-34.

McCoy, E.D. e J.R. Rey 1983. The biogeography of herbivorous arthropods: species accrual on tropical crops. Ecol. Entomol. 8:305-313.

McCrea, K.D. e W.G. Abrahamson 1985. Evolutionary impacts of the goldenrod ball gallmaker on Solidago altissima clones. Oecologia 68:20-22.

McCrea, K.D., W.G. Abrahamson e A.E. Weis 1985. Goldenrod ball gall effects on Solidago altissima: 14C Translocation and growth. Ecology 66:1902-1907.

McGuiness, K.A. 1984. Equations and explanations in the study of species-area curves. Biol. Rev. 59:423-440.

Messina, F.J. e R.B. Root 1980. Association between leaf beetles and meadow goldenrods (Solidago spp.) in central New York. Ann. Entomol. Soc. Am. 73:641-646.

Meyrick, E. 1910. Lepidoptera Heterocera. Fam. Pterophoridae. Genera Insectorum 100:1-22.

Moehn, E. 1959. Gallmuecken (Diptera, Itonididae) aus El Salvador. 1.Teil. Senck. Biol. 40:297-368.

Moehn, E. 1960. Gallmuecken (Diptera, Itonididae) aus El Salvador. 2.Teil. Senck. Biol. 41:197-240.

Moehn, E. 1964. Gallmuecken (Diptera, Itonididae) aus El Salvador. 7.Teil: Lasiopteridi. Beitr. Entomol. 14:553-600.

Moran, V.C. 1980. Interactions between phytophagous insects and their Opuntia hosts. Ecol. Entomol. 5:153-164.

Needham, J.G. 1948. Ecological notes on the insect population of the flowerheads of Bidens pilosa. Ecol. Monog. 18:431-446.

Neuenschwander, P. 1984. Observations on the biology of two species of fruit flies (Diptera: Tephritidae) and their competition with a moth larva. Israel J. Entomol. 18:95-97.

Neuvonen, S. e P. Niemela 1981. Species richness of Macrolepidoptera on Finnish deciduous trees and shrubs. Oecologia 51:364-370.

Niemela, P. e S. Neuvonen 1983. Species richness of herbivores on hosts: how robust are patterns revealed by analysing published host plant lists?. Ann. Ent. Fenn. 49:95-99.

Oldroyd, H. 1966. The Natural History of Flies. W.W.Norton, New York.

Opler, P.A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. Amer. Sci. 62:67-73.

Palmer, W.A. 1987. The phytophagous insect fauna associated with Baccharis halimifolia L. and B. neglecta Britton in Texas, Louisiana, and northern Mexico. Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:185-199.

Powell, J.A. 1980. Evolution of larval food preferences in Microlepidoptera. Ann. Rev. Entomol. 25:133-159.

Price, P.W. 1984. Alternative paradigms in community ecology. pp.353-383 em Price, P.W., C.N. Slobodchikoff e W.S. Gaud (org.) A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems. Wiley, New York.

Price, P.W. 1988. Padrões nas comunidades ao longo de gradientes tropicais. An. Simp. Int. Ecol. Evol. Herbivoros Tropicais, UNICAMP, Campinas, 141-142.

Prokopy, R.J. 1977. Stimuli influencing trophic relations in Tephritidae. Colloq. int. CNRS 265:305-336.

Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. pp.205-217 em Synge, H. (org.) The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. John Wiley, New York.

Ratkowsky, D. 1983. Nonlinear regression modeling: a unified practical approach. Marcel Dekker, New York.

Razowski, J. e V.O. Becker 1983. Brazilian Cochyliidi (Lepidoptera, Tortricidae). Acta Zool. Cracov. 26:421-464.

Razowski, J. e V.O. Becker 1984. Brazilian species of Clarkeulia Razowski (Lepidoptera: Tortricidae). Acta Zool. Cracov. 27:245-268.

Redfern, M. 1983. Insects and thistles. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Rey, J.R., E.D. McCoy e D.R. Strong,Jr. 1981. Herbivore pests, habitat islands, and the species-area relation. Am. Nat. 117:611-622.

Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235:167-171.

Rigby, C. e J.H. Lawton 1981. Species-area relationships of arthropods on host plants: herbivores on bracken. J. Biogeogr. 8:125-133.

Robinson, H. e R.M. King 1977. Eupatorieae -- systematic review. pp.437-486 em Heywood, V.H., J.B. Harborne e B.L. Turner (org.) The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol.I. Academic Press, London.

Rogers, C.E. 1978. Sunflower moth: feeding behavior of the larva. Environ. Entomol. 7:763-765.

Rogers, C.E., J. Gershenzon, N. Ohno, J. Mabry, R.D. Stipanovic e G.L. Kreitner 1987. Terpenes of wild sunflowers (Helianthus): an effective mechanism against seed predation by larvae of the sunflower moth, Homoesoma electellum (Lepidoptera: Pyralidae). Environ. Entomol. 16:586-592.

Rogers, C.E., T.E. Thompson e R.J. Gagne 1979. Cecidomyiidae of Helianthus: taxonomy, hosts and distribution. Ann. Entomol. Soc. Am. 72:109-113.

Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecol. Monog. 43:95-124.

Rossiter, M., J. Gershenzon e T.J. Mabry 1987. Behavioral and growth responses of specialist herbivore, Homoesoma electellum, to major terpenoid of its host, Helianthus spp. J. Chem. Ecol. 12:1505-1521.

Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. Am. Nat. 122:583-601.

Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. Am.Nat. 102:243-282.

Schwitzgebel, R.B. e D.A. Wilbur 1942a. Coleoptera associated with ironweed, Vernonia inferior Small in Kansas. J. Kansas Entomol. Soc. 15:37-44.

Schwitzgebel, R.B. e D.A. Wilbur 1942b. Lepidoptera, Hemiptera and Homoptera associated with ironweed, Vernonia interior Small in Kansas. Transact. Kansas Acad. Sci. 45:195-202.

Schwitzgebel, R.B. e D.A. Wilbur 1943. Diptera associated with ironweed, Vernonia interior, in Kansas.. J. Kansas Entomol. Soc. 16:4-13.

Shinozaki, K. 1963. Note on the species-area curve. Proc. 10th Annual Meeting, Ecol.Soc.Japan, Tokyo, 5.

Shorthouse, J.D. e R.G. Lalonde 1986. Formation of flowerhead galls by the Canada thistle gall-fly, Urophora cardui (Diptera: Tephritidae), under cage conditions. Can. Ent. 118:1199-1203.

Silva, A.G.A., C.R. Gonçalves, D.M. Galvão, A.J.L. Gonçalves, J. Gomes, M.N. Silva e L. Simoni 1968. Quarto catalogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil. 2 partes, 4 tomos. Min. Agricultura, Rio de Janeiro.

Snedecor, G.W. e W.G. Cochran 1967. Statistical Methods. 6th ed. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, USA.

Sobhian, R. e H. Zwoelfer 1985. Phytophagous insect species associated with flower heads of yellow starthistle (Centaurea solstitialis L.). Z. ang. Ent. 99:301-321.

Sokal, R.R. e F.J. Rohlf 1981. Biometry. 2nd. ed. W.H. Freeman, San Francisco.

Southwood, T.R.E. 1960. The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species. Proc. Hawaiian Entomol. Soc. 17:299-303.

Southwood, T.R.E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. J. Anim. Ecol. 30:1-8.

Spencer, K.A. 1963. A synopsis of the neotropical Agromyzidae (Diptera). Trans. R. Ent. Soc. London 115:291-389.

Spencer, K.A. 1973. The Agromyzidae (Diptera) of Venezuela. Rev. Fac. Agron. Maracay 7:5-107.

Spencer, K.A. e C.E. Stegmaier 1973. Agromyzidae of Florida, with a Supplement on Species from the Caribbean. Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas, 7:1-205. Florida Dept. of Agriculture, Gainesville.

Spencer, K.A. e G.C. Steyskal 1986. Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States. USDA, Washington.

Stone, J.D. e J.N. Fries 1986. Insect fauna of cultivated guayule, Parthenium argentatum Gray (Campanulatae: Compositae). J. Kansas Entomol. Soc. 59:49-58.

Strong, D.R.,Jr. 1974a. Nonasymptotic species richness models and the insects of British trees. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71:2766-2769.

Strong, D.R.,Jr. 1974b. The insects of British trees: community equilibration in ecological time. Ann. Missouri Bot. Gard. 61:692-701.

Strong, D.R.,Jr. 1974c. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pest of cacao. Science 185:1064-1066.

Strong, D.R.,Jr. 1977. Insect species richness: hispine beetles of Heliconia lathispatha. Ecology 58:573-582.

Strong, D.R.,Jr. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. Ann. Rev. Entomol. 24:89-119.

Strong, D.R.,Jr., J.H. Lawton e T.R.E. Southwood 1984a. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Blackwell, Oxford.

Strong, D.R.,Jr. e D.A. Levin 1979. Species richness of plant parasites and growth forms of their hosts. Am. Nat. 114:1-22.

Strong, D.R.,Jr., E.D. McCoy e J.R. Rey 1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. Ecology 58:167-175.

Strong, D.R.,Jr., D.S. Simberloff, L.G. Abele e A.B. Thistle (orgs.) 1984b. Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton Univ. Press, Princeton.

Sugihara, G. 1981. S=CA^Z, z = 1/4: a reply to Connor and McCoy. Am. Nat. 117:790-793.

Tavares, J.S. 1917. Cecidias brazileiras que se criam em plantas das familias das Compositae, Rubiaceae, Tiliaceae, Lythraceae e Artocarpaceae. Broteria (Zool.) 15:113-181.

Tilden, J.W. 1950. Microlepidoptera associated with Baccharis pilularis.I. Pterophoridae. Wasmann J. Biol. 8:81-88.

Tilden, J.W. 1951a. The insect associates of Baccharis pilularis De Candolle. Microentomol. 6:149-188.

Tilden, J.W. 1951b. Microlepidoptera associated with Baccharis pilularis.II. Tortricidae, Phaloniidae, Gelechiidae. Wasmann J. Biol. 9:239-254.

Turner, C.E., R.W. Pemberton e S.S. Rosenthal 1987. Host range and new host records for the plume moth Platyptilia carduidactyla (Lepidoptera: Pterophoridae) from California thistles (Asteraceae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:132-136.

Varley, G.C. 1947. The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (Urophora jaceana). J. Anim. Ecol. 16:139-187.

Walker, F.H.,Jr 1936. Observations on sunflower insects in Kansas. J. Kansas Entomol. Soc. 9:16-25.

Ward, L.K. 1977. The conservation of juniper: the associated fauna with special reference to southern England. J. appl. Ecol. 14:81-120.

Ward, L.K. e K.H. Lakhani 1977. The conservation of juniper: the fauna of food-plant island sites in southern England. J. appl. Ecol. 14:121-135.

Wasbauer, M.W. 1972. An annotated host catalog of the fruit flies of America north of Mexico (Diptera: Tephritidae). Calif. Dep. Agric. Bur. Entomol. Occas. Pap. 19:1-172.

Weis, A.E. e W.G. Abrahamson 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall makers: ecological and genetic factors in the Solidago-Eurosta system. Am. Nat. 127:681-695.

White, I.M. e S.L. Clement 1987. Systematic notes on Urophora (Diptera, Tephritidae) species associated with Centaurea solstitialis (Asteraceae, Cardueae) and other palaearctic weeds adventive in North America. Proc. Entomol. Soc. Wash. 89:571-580.

Whittaker, R.H. 1975. Communities and Ecosystems. 2nd. ed. Macmillan, New York.

Wiklund, C. 1982. Generalist versus specialist utilization of host plants among butterflies. Proc. 5th int. Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen, 181-191.

Williams, C.B. 1964. Patterns in the Balance of Nature. Academic Press, New York.

Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. Oecologia 50:296-302.

Yano, K. 1963. Taxonomic and biological studies of Pterophoridae of Japan (Lepidoptera). Pacif. Ins. 5:65-200.

Young, O.P. 1986. The role of Erigeron (Compositae) and cotton in the temporal patterns of tarnished plant bug (Lygus linaeolaris) population structure and density. Proc. IV Int. Congr. Ecol., 362.

Zar, J.H. 1984. Biostatisical Analysis. 2nd edn. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.Jersey.

Zimmerman, E.C. 1958. Lepidoptera: Pyraloidea. Insects of Hawaii, 8:Univ. of Hawaii Press, Honolulu.

Zwoelfer, H. 1965. Preliminary list of phytophagous insects attacking wild Cynareae (Compositae) in Europe. Tech. Bull. Commonw. Inst. Biol. Contr. 6:81-154.

Zwoelfer, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. Forschr. Zool. 25:331-353.

Zwoelfer, H. 1982. Patterns and driving forces in the evolution of plant-insect systems. Proc. 5th int. Symp. Insect-Plant Relationships, Wageningen, 287-296.

Zwoelfer, H. 1985. Insects and thistle heads: resource utilization and guild structure. Proc. VI Int. Symp. Biol. Contr. Weeds, Vancouver, 407-416.

Zwoelfer, H. 1987. Species richness, species packing, and evolution in insect-plant systems. Ecological Studies 61:301-319.

Zwoelfer, H. 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. Ann. Rev. Entomol. 33:103-122.

Zwoelfer, H. e P. Harris 1971. Host specificity determination of insects for biological control of weeds. Ann. Rev. Entomol. 16:159-178.

Zwoelfer, H. e P. Harris 1984. Biology and host specificity of Rhinocyllus conicus (Froel.) (Col., Curculionidae), a successful agent for biocontrol of the thistle, Carduus nutans L.. Z. Ang. Ent. 97:36-62.

Zwoelfer, H. e M. Romstoeck 1988. Biotipos e evolução em insetos fitófagos: especiação e formação de guildas. An. Simp. Int. Ecol. Evol. Herbívoros Tropicais, UNICAMP, Campinas, SP, 157-158.