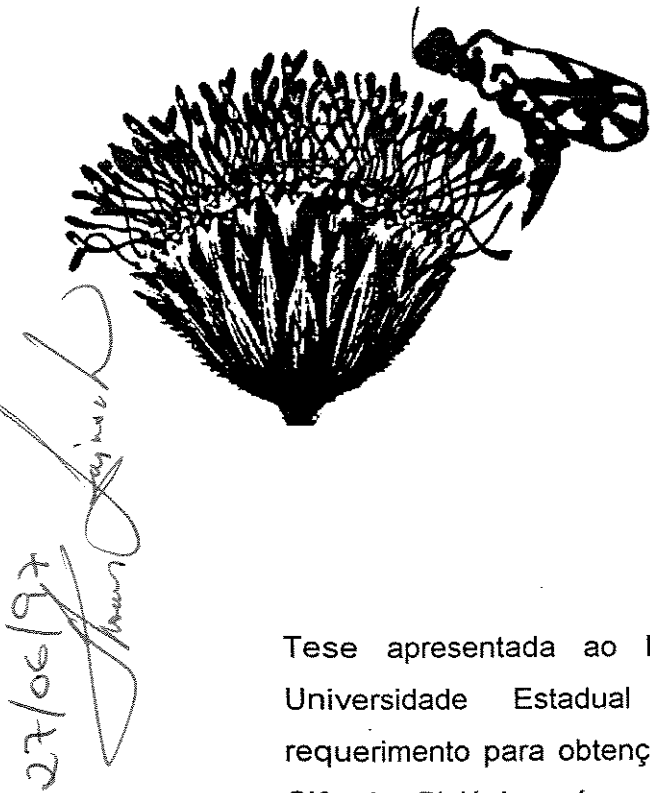




ADRIANA MONTEIRO DE ALMEIDA

PADRÕES DE CO-OCORRÊNCIA EM INSETOS
ENDÓFAGOS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE
TRICHOGONIOPSIS ADENANTHA (DC) (ASTERACEAE)

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Adriana Monteiro de Almeida
e aprovada pela Comissão Julgadora.



Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como
requerimento para obtenção do grau de Mestre em
Ciências Biológicas, área de Ecologia

Orientador: Dr. Thomas Michael Lewinsohn 

Campinas

1997

AL64p
31622/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

UNIDADE	3C
N.º CHAMADA:	FTVNICAMP
	AL64p
V.	Ex.
TIMBO BC/	31622
PROD.	284/97
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	16/09/97
N.º CPD	

CM-00100420-2

Ficha Catalográfica

A64p

Almeida, Adriana Monteiro de

Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) / Adriana Monteiro de Almeida

Campinas, SP: s.n., 1997

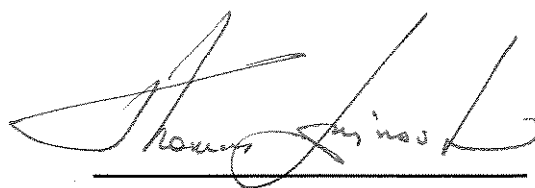
133 f: illus

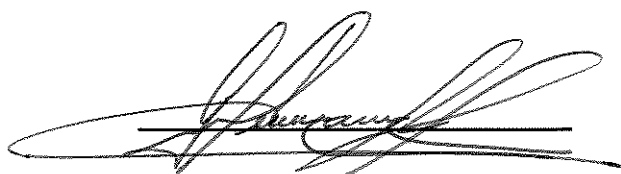
Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

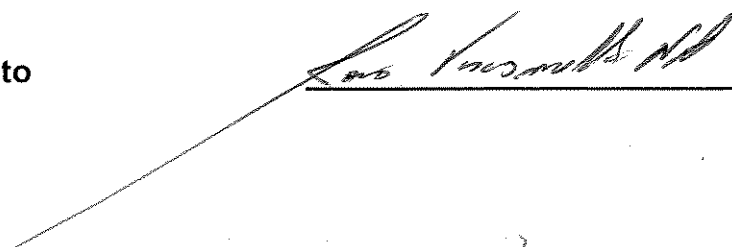
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Interação inseto-planta. 2. Insetos - Ecologia. 3. Diptera.

I. Lewinsohn, Thomas Michael. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Banca Examinadora**Titulares****Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn**

Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Suplente**Prof. Dr. Woodruff W. Benson**

Ao Oacyr
Por tudo,
Sempre .

"All nature is but art, unknown to thee;
All chance, direction which thou canst not see.
All discord, harmony not understood.
All partial evil, universal good"

Tudo que é natureza, é arte que desconheces
Tudo que é acaso é direcionamento que não podes ver;
Tudo que é discordância é harmonia não compreendida
Tudo que é mal parcial é bem universal.

(Pope, 1688 - 1744, Ensaio sobre o homem).

AGRADECIMENTOS

Antes de tudo a Thomas M. Lewinsohn, mais que orientador, um amigo. Por nunca ter recusado sua ajuda e colaboração. Por todos os incômodos que envolvem ser um orientador-amigo.

Ao José Vicente (Zeca) Ortiz, amigo de sempre e companheiro nas viagens ao campo, que muito me ajudou em todo o decorrer do trabalho com discussões enriquecedoras, dicas e idéias.

A todos os companheiros do Laboratório de Interações Inseto-Planta: Paulo Inácio Prado, Alessandra (Danda) Dornelles, Antônio Carlos (Tonico) Macedo, Marcelo (Valinhos) Lopes, Bruno Buys, Vinícius (Romário) Mota, Flávia (inha) Batista, Rodolfo (Gaúcho) Lima, Adriana, Alessandra, Camila, Luísa e Carlos, pela amizade, companhia, e tudo o mais. Ao José Carlos, técnico, que muito me ajudou no campo.

Aos especialistas, pela identificação dos espécimes: Dr. Allen Norbom, Dr. Raymond Gagné e Dr. Vitor O. Beker.

Aos professores de graduação que muito me incentivaram a prestar exame para mestrado: Margarete Valverde Macêdo, Ricardo Monteiro, Antônio Bernardo, Rui Cerqueira, Leila Pessoa.

A todos os professores de pós-graduação que ampliaram meu conhecimento de ciência em geral. Aos professores membros da banca de qualificação, que muito ajudaram na melhora do projeto original: Ângelo Pires do Prado, João Vasconcellos Neto e Maria Alice Garcia. Aos professores membros da pré-banca, responsáveis por uma melhora significativa em todo o corpo desta tese: Woodruff W. Benson, Geraldo Wilson Carneiro e João Vasconcellos Neto.

À minha família. Meus pais Jorge e Maria Júlia, avós maternos Delfim (Pires) e Lúcia e avós paternos Álvaro Augusto (in memoriam) e Elza. Por nunca terem deixado de acreditar em mim e por todo o apoio e incentivo que sempre souberam me dar. Um agradecimento especial ao meu irmão Alexandre, por além de tudo ter me auxiliado na feitura de algumas figuras, inclusive a capa.

Ao Oacyr, por ser quem é.

Ao Carlos, que sempre me incentivou.

Este trabalho foi desenvolvido com bolsa de mestrado cedida pelo CNPq, e bolsa ponte cedida pela Fundação MB.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO

1. Competição e organização de comunidades	1
2. Escalas de interações	4
3. Capítulos de Asteraceae como arenas de competição	6
3.1. Diferenciação de guildas nos capítulos	7
3.2. Capítulos de plantas isoladas e agregadas	10

OBJETIVOS	11
-----------------	----

SISTEMA DE ESTUDO

1. Espécies utilizando capítulos de Asteraceae no Brasil	12
1.1 Diptera	12
1.2. Lepidoptera	14
2. Planta Hospedeira	14
3. Espécies de endófagos	15

ÁREA DE ESTUDO	19
----------------------	----

PROCEDIMENTOS

1.Coleta	22
2.Criação em laboratório	24
2.1.Dissecção de capítulos	29
2.2.Armazenamento e identificação de endófagos adultos	35
3.Análise dos dados	35
3.1. Agrupamento de coletas	35
3.2. Diagrama de dispersão	35

3.3. Plantas em moitas e isoladas	36
3.4. Co-ocorrência	37
3.5. Efeitos da presença e proporção de outras espécies na presença de cada uma	37

RESULTADOS

1. Disponibilidade de recursos	42
2. Observações sobre a história natural dos endófagos de <i>T. adenantha</i>	46
2.1. <i>Trupanea</i>	46
2.2. <i>Melanagromyza</i>	51
2.3. <i>Asphondylia</i>	53
2.4. <i>Xanthaciura</i>	54
2.5. Lepidoptera endófagos	55
3. Plantas em moitas e isoladas	56
3.1. Plantas em moitas	56
3.2. Plantas em moitas X isoladas	59
4. Co-ocorrência de endófagos	65
4.1. <i>Trupanea</i>	69
4.2. <i>Melanagromyza</i>	70
4.3. <i>Asphondylia</i>	73
4.4. <i>Xanthaciura chrysura</i>	74
4.5. Lepidoptera	75

DISCUSSÃO

1. Pool de espécies e a interpretação de variações populacionais	81
2. Efeito da agregação da hospedeira no ataque de endófagos	82
2.1. Tamanho de moita	82
1.2. Plantas em moitas x isoladas	83

3. Guildas de <i>T. adenantha</i>	85
4. Co-ocorrência e competição	86
4.1. Interações entre adultos	86
4.2. Interações entre larvas	89
5. Diferentes processos atuam em diferentes níveis	91
CONCLUSÕES	95
RESUMO	97
ABSTRACT	99
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101
APÊNDICE	110

INTRODUÇÃO

"What a struggle must have gone on during long centuries between the several kinds of trees each annually scattering its seeds by the thousand; what war between insect and insect - between insects, snails and other animals with birds and beasts of prey - all striving to increase, all feeding on each other, or on the trees, their seeds and seedlings, or on other plants which first clothed the ground and thus checked the growth of the trees !"

(C. Darwin, *The Origin of Species*, 1859).

1. COMPETIÇÃO E ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES

Classicamente, define-se competição quando a interação entre dois ou mais indivíduos ou populações afetam adversamente quer o crescimento, sobrevivência, aptidão ou tamanho da população de pelo menos alguns dos indivíduos competidores, notadamente quando há um recurso é limitante (ver Law e Watkinson, 1989 e referências). As interações podem ser diretas através de interferência (quando os indivíduos atuam direta e fisicamente na utilização do recurso), territorialidade, ou produção de compostos químicos que detenham outros indivíduos; ou indireta pela exploração, de um recurso limitante comum. Pode ocorrer entre indivíduos da mesma espécie (intraespecífica) ou entre espécies (interespecífica), e ambos os tipos de interação têm importantes conseqüências na estruturação de comunidades (Giller, 1984; Denno *et al.* 1995).

A competição intraespecífica tende a aumentar a largura de nicho, seja através de um aumento no componente intrafenotípico (flexibilidade comportamental ou fisiológica), seja pelo aumento no componente interfenotípico (diferenças entre indivíduos) (Giller, 1984).

Espécies competidoras podem chegar a excluir-se em certos habitats (de forma a não coexistir) ou podem coexistir utilizando o habitat de maneiras sutilmente diferentes. O princípio da exclusão competitiva (p. ex. Hardin, 1960; Gause, 1934) estabelece que duas

espécies podem coexistir em um ambiente estável, somente se possuírem nichos diferentes. A competição então ocorre quando o nicho realizado (nicho ocupado na presença de outras espécies competidoras) do competidor superior engloba completamente o nicho fundamental (nicho ocupado na ausência de competição interespecífica) do competidor inferior, levando-o à extinção ou exclusão (Gause, 1934; Murray, 1986).

Desde Darwin (1859) muitos autores consideram a competição interespecífica como um processo crucial na organização de comunidades, que provoca diferenciações entre espécies e determina quantas, e quais espécies podem coexistir. Três previsões podem ser feitas para o mecanismo de organização das comunidades através da competição interespecífica (Brown e Wilson, 1956; Begon *et al.*, 1996):

1. Competidores potenciais que coexistem em uma comunidade devem exibir diferenciação de nicho.
2. Tal diferenciação se manifestará freqüentemente na forma de diferenciação morfológica.
3. Em qualquer comunidade, competidores potenciais com pouca ou nenhuma diferenciação de nicho num determinado ambiente provavelmente não coexistirão. Assim, suas distribuições espaciais serão associadas negativamente: uma somente ocorrerá onde a outra é ausente.

A competição é considerada por vários autores como um dos principais fatores na estruturação de comunidades provocando especialização e partilha de recursos (Law e Watkinson, 1983 e referências).

A diferenciação de nicho não é, entretanto, a única forma de reduzir os efeitos deletérios da competição. Duas espécies podem coexistir em um recurso efêmero e distribuído irregularmente, sem apresentar diferenciação de nicho (Atkinson & Shorrocks, 1981; 1984; Rosewell *et al.*, 1990). Para tal, as duas espécies devem apresentar distribuições agregadas e independentes entre si. O competidor superior estará envolvido

principalmente em competição intraespecífica, e estará ausente de muitas “ilhas de recurso”, que são utilizadas pelo competidor inferior. Tal modelo é um exemplo de como a competição pode ser evitada sem necessariamente haver diferenciação de nicho.

Espécies podem ainda mitigar os efeitos da competição, através do desenvolvimento de diferentes habilidades de utilização de recursos em diferentes condições ambientais. Através de inversão de capacidades de utilização de recursos, cada espécie pode ser competitivamente superior em alguns ambientes, ou épocas do ano.

A teoria da competição prevê que espécies com nichos muito semelhantes deveriam se excluir, de forma que suas distribuições sejam distintas do esperado ao acaso. Pode-se testar competição comparando-se os padrões de co-ocorrência entre espécies com o esperado ao acaso. Um excesso de relações negativas poderiam ser consistentes com o papel da competição ao moldar comunidades (Begon *et al.*, 1996). A comprovação de competição apenas em estudos de co-ocorrência entretanto ainda é controversa, devido a problemas em demonstrar causalidade a partir de testes estatísticos de associação ou correlação entre espécies (Hastings, 1980).

Espécies não precisam necessariamente ocupar nichos idênticos para haver competição (Stewart, 1996). Plantas são capazes de responder química e fisiologicamente ao ataque de herbívoros. Os primeiros indivíduos a atacar a planta provocariam uma resposta por parte desta que comprometeria a sua ocupação por outros indivíduos ou espécies (p. ex. West, 1985).

Um grande debate ainda acontece entre ecólogos acerca do papel da competição na estruturação de comunidades em geral (p. ex. Strong *et al.*, 1984; Walter, 1988), e sobretudo na ocorrência de competição entre insetos herbívoros (Hairston *et al.*, 1960; Slobodkin *et al.*, 1967; Strong, Lawton & Southwood, 1984; Stewart, 1996). Walter (1988) contesta a competição como fenômeno freqüente. Segundo este autor, a competição interespecífica poderia levar à extinção apenas populações pequenas, extinções estas que seriam temporárias (devido aos efeitos de migração) e relativamente raras.

O argumento inicial para a não existência de competição entre herbívoros é o fato de aparentemente “sobrarem” recursos vegetais não consumidos (o argumento da “Terra Verde”) (Hairston, Smith e Slobodkin, 1960).

Stewart (1996) argumenta que a competição como fator que influencia a estrutura de comunidades tem sido subestimado, entretanto argumenta que comprovações de competição ainda são falhas. Seus argumentos são: (1) Apenas são estudados sistemas com fortes suspeitas de competição, inviabilizando uma generalização para todos os sistemas; (2) A comprovação de partilha de recursos pode refletir processos competitivos históricos (Connell, 1980) ao invés de atuais; (3) Um curto período de tempo de estudo pode não evidenciar interações importantes que possam estar ocorrendo.

A competição entre fitófagos é possível (Denno *et al.*, 1995), ocorrendo principalmente em sugadores de seiva, brocadores e predadores de frutos e sementes e com menor frequência em folívoros de vida livre. Denno *et al.* (1995), e Stewart (1996) este mais sutilmente, não só defendem a existência de competição, como atestam sua importância na estruturação das comunidades de herbívoros.

2. ESCALAS DE INTERAÇÕES

A estrutura do habitat, tanto espacial quanto temporal, pode influenciar características das histórias de vida e interações biológicas entre organismos de várias formas (Bell *et al.*, 1991). Escalas espaciais variam desde escalas pequenas (p. ex. características de rochas afetando a distribuição espacial das espécies) a amplas (p. ex. barreiras físicas impedindo distribuição espacial das espécies). As escalas espaciais podem ser tanto biogênicas quanto geológicas, e ambas são dinâmicas no tempo (McCoy & Bell, 1991). A definição da escala espacial de estudo é muito importante na definição de um problema em ecologia. O uso de uma escala inadequada pode levar a resultados que são apenas artefatos (Wiens, 1989).

Vários componentes na estrutura de habitat são considerados importantes na variação da abundância, diversidade e história de vida dos herbívoros. A hipótese da “Concentração de Recursos” (Root, 1973) prevê que herbívoros especialistas encontrarão mais facilmente e permanecerão mais facilmente em áreas onde as plantas hospedeiras são concentradas (em áreas puras, amplas e/ou densas). Embora algumas espécies de herbívoros se adequem a esta hipótese, várias espécies não se enquadram nela (Kareiva, 1983, Bach, 1988a).

A textura da vegetação inclui vários atributos: densidade da hospedeira, tamanho da mancha e diversidade da mancha. Plantas em manchas menores obrigatoriamente terão uma maior proporção de vizinhos de outras espécies, que plantas em manchas maiores (Bach, 1988a), o que comprometerá a diversidade da mancha. A ocupação de manchas menores, entretanto, pode ser alta se a vegetação circundante atuar como um “escudo”, impedindo que indivíduos saiam do local (Bach, 1988b). A colonização e ocupação de uma mancha de hospedeira dependerá fortemente das características comportamentais de procura e vôo da espécie de inseto estudada (Bach, 1980a,b, 1984).

Plantas individuais podem também variar na complexidade de sua arquitetura, traduzidas pelo seu tamanho e variedade de estruturas (Denno & Roderick, 1991). Plantas maiores apresentam maior complexidade (na forma de mais refúgios e microclimas) e podem abrigar maior diversidade e abundâncias de herbívoros associados (Lawton e Schröder, 1977, 1978, Strong, Lawton & Southwood, 1984 e referências).

Zwölfer (1979) sugere que para Asteraceae as interações entre herbívoros ocorram em dois níveis diferentes: capítulos (interações entre imaturos) e população da hospedeira (interações entre adultos). Adultos de diferentes espécies possuem diferentes capacidades de encontro da hospedeira, diferentes formas e habilidades de discriminação de sítios de oviposição de distribuição de ovos.

Endófagos apresentam, na maioria das vezes, íntima associação com a planta hospedeira. Espécies endófagas que vivem como larvas dentro de compartimentos (como

capítulos) necessitam de adaptações morfológicas mais estreitas aos hospedeiros (maior especialização), que espécies com hábitos ectófagos (Zwölfer, 1983). Endófagos são muito mais (e na maioria das vezes completamente) dependentes das decisões tomadas pelas fêmeas ao ovipor e têm muito menos oportunidades de evitar competidores que larvas ectófagas de movimento livre.

Uma característica comum em Asteraceae é a distribuição agregada dos indivíduos, que se distribuem por manchas (ou moitas). Diferentes fatores podem influenciar a ocorrência de espécies de endófagos de composta em diferentes escalas da planta hospedeira. Várias escalas da planta hospedeira podem ser ultrapassadas pelo endófago adulto até chegar ao capítulo, que é seu objetivo final: moita, planta e ramo.

3. CAPÍTULOS DE ASTERACEAE COMO ARENAS DE INTERAÇÕES

Insetos endófagos de compostas, não só são predadores de sementes (se alimentam de aquênios) como se alimentam de uma estrutura discreta e limitada no tempo.

Capítulos de compostas constituem “ecossistemas em miniatura”: possuem um fluxo energético mensurável, estrutura razoavelmente diversa, cadeias alimentares bem definidas, com vários níveis tróficos, assim como mostram várias interações entre as espécies de insetos associadas. Além disso, podem ser considerados como compartimentos que conferem um certo grau de proteção, reduzindo entretanto a mobilidade dos fitófagos e aumentando os riscos de competição e exposição a inimigos naturais especializados (Zwölfer, 1979, 1980; Redfern, 1983; Zwölfer e Brandl, 1989).

A característica “insular” de flores ou galhas não deixa possibilidade de escolha às larvas. Podem estar melhor protegidas de fatores climáticos e predadores generalistas,

mas estão mais vulneráveis a predadores e parasitóides especialistas (Zwölfer e Brandl, 1989).

Capítulos constituem um recurso alimentar altamente previsível, freqüentemente se apresentam em grandes densidades e em período bem marcado de floração (Zwölfer, 1979; 1988).

São, desta forma, objetos de pesquisa apropriados para o estudo de competição intra e interespecífica, bem como dos mecanismos que tornam possível a eventual coexistência entre espécies competidoras.

3.1. Diferenciação de guildas nos capítulos

Segundo Zwölfer (1979), um problema fundamental para insetos endófagos de capítulos é evitar competição interespecífica, ou sobreviver na presença dela.

Capítulos de Asteraceae possuem duas fases de desenvolvimento: uma primeira fase de alargamento do receptáculo (pré-ântese), associada ao fluxo de nutrientes para o receptáculo; e uma fase posterior de amadurecimento dos aquênios, associada ao fluxo de nutrientes para estas estruturas. Cada fase oferece condições distintas e diferentes espécies de insetos se desenvolvem em uma ou outra (Straw, 1989a,b). Insetos endófagos de capítulos possuem, então, um pequeno período de tempo no qual o capítulo encontra-se adequado para oviposição ou para o desenvolvimento posterior da larva, permitindo que o desenvolvimento larval se acople ao desenvolvimento floral.

As interações entre os insetos que utilizam capítulos de Asteraceae ocorrem em dois níveis (Zwölfer, 1979):

1. Capítulo - As larvas estão confinadas ao sistema e têm que competir ou compartilhar espaço e alimento.
2. População do hospedeiro e comunidade - Interação entre adultos, que são os responsáveis pelas interações que virão a ocorrer no capítulo.

Entre as interações que podem ocorrer entre adultos em capítulos está o uso de feromônios marcadores de oviposição, já bem descritos para alguns agromizídeos minadores e tefritídeos de frutas (por exemplo Prokopy, Roitberg e Averill, 1984; Boller & Hurter, 1985; Boller, Schöni & Bush, 1987; Roitberg e Prokopy, 1987; Aluja & Boller, 1992) assim como pelo menos uma espécie de tefritídeo de capítulos (Angermann, 1986) e evidências em uma outra espécie (Kinkorová, 1991). Feromônios marcadores são efetivos apenas durante poucos dias, e provocam complexas respostas eletrofisiológicas e comportamentais em tefritídeos de frutas, tais como reduzirão da tendência à oviposição, aumento da taxa de emigração de sítios de oviposição, regulação do tamanho da postura e regulação do número de posturas no recurso (Boller, Schöni & Bush, 1987; Aluja & Boller, 1992). A presença e efeito de feromônios marcadores de oviposição em tefritídeos de capítulos é ainda pouco conhecida, embora haja concordância que seu efeito principal deva ser o de minimizar a competição intraespecífica.

Endófagos de capítulos de Asteraceae podem desenvolver dois tipos de estratégias que, adicionadas aos dois níveis de interação, formam a base da sua coexistência (Zwölfer, 1980):

1. Estratégias de Evasão - reduz a competição interespecífica pela evolução de especializações tróficas, evitando contatos diretos entre espécies nos capítulos.

Este tipo de estratégia pode estar presente em fêmeas ao ovipor, através da seleção de capítulos, sua avaliação e determinação do número de ovos por postura (Freese e Zwölfer, 1996). Espécies coexistindo no mesmo hospedeiro, especialmente se forem espécies congêneras podem evoluir diferenças tanto na seleção de oviposição e sítios de alimentação larval, ou na duração do desenvolvimento larval (Zwölfer, 1975). Esta estratégia pode ser considerada uma variante do demonstrado para a redução de competição através da agregação dos indivíduos, o que diminui a probabilidade de encontro entre espécies (Atkinson & Shorrocks, 1981, 1984; Rosewell et al., 1990).

2. Estratégias de Compensação - compensam uma inferioridade competitiva pela evolução de “contra-estratégias”. Estas “contra-estratégias” podem ocorrer entre fêmeas que não discriminam capítulos ao ovipor, mas ovipõem no maior número possível de capítulos. Pode também ser encontrada entre larvas co-ocorrentes num mesmo capítulo, com a larva da espécie mais agressiva matando os competidores inferiores.

Pode-se ver então que espécies que procuram alimento em um ambiente com alta densidade de competidores têm duas opções: ou modificam seu nicho para evitar competição (Zwölfer, 1983), ou maximizam sua habilidade competitiva (Zwölfer, 1979).

A diferenciação de nichos começa pelos fatores de mortalidade que são diferenciados, principalmente se os endófagos pertencem a diferentes ordens ou famílias (Zwölfer, 1985). A diversificação pode se dar ainda através de diferenças em:

1. estrutura de alimentação larval (receptáculo, ovariolos e aquênios maduros);
2. amplitude de hospedeiros (monófagos ou polífagos);
3. voltinismo (número de gerações);
4. sítios de hibernação (no capítulo ou no solo); etc.

Os fatores 3 e 4 são reconhecidamente importantes para espécies em regiões temperadas.

Vários estudos demonstraram a separação de diferentes guildas entre espécies coexistentes de endófagos de capítulos (p. ex. Zwölfer, 1979, 1980, 1985; Berube, 1980; Sobhian e Zwölfer, 1985; Straw, 1989 a, b; Zwölfer e Brandl, 1989). A separação mais comum encontrada é a que diferencia galhadores de não-galhadores. Galhadores são altamente especializados na seleção de hospedeiros, havendo apenas um pequeno intervalo no desenvolvimento do capítulo onde este se encontra disponível para oviposição, forçando sincronização de desenvolvimento larval e floral. Galhadores podem ajustar a entrada de nutrientes na galha, podendo assim reduzir os efeitos de competição intraespecífica (Zwölfer, 1985).

3.2. Capítulos de plantas isoladas e agregadas

Thomas (1989) enumera seis fatores que podem provocar uma utilização diferencial de plantas isoladas e agrupadas por herbívoros, provocando modificação no modelo proposto por Janzen:

- a. Herbívoros são diluídos pela abundância dos hospedeiros em plantas agregadas;
- b. Plantas em manchas geralmente ocupam microhabitats particularmente adequados, e plantas isoladas freqüentemente terão seu desenvolvimento comprometido;
- c. O ataque de herbívoros pode estar relacionado à distância de diferentes espécies de plantas, com as quais os herbívoros são compartilhados;
- d. Herbívoros podem estar restritos a certos habitats e atacam plantas nestes habitats independentemente da densidade;
- e. Alguns herbívoros colonizam plantas isoladas mais rapidamente que plantas em manchas;
- f. Herbívoros podem ser mais ou menos predados em plantas em manchas ou isoladas.

Algumas combinações de formas de vida (p. ex. alta dispersão) irão favorecer a colonização e persistência em recursos isolados (Denno & Roderick, 1991; Kareiva, 1983).

Cada espécie de herbívoro associada a uma hospedeira pode apresentar diferentes estratégias, utilizando plantas isoladas e agregadas de formas distintas. Esta diferenciação por parte de diferentes espécies no aproveitamento de plantas isoladas e agregadas pode levar a diferentes padrões de co-ocorrência entre espécies em plantas isoladas e agregadas.

OBJETIVOS

Este trabalho teve como objetivo estudar padrões de co-ocorrência em insetos endófagos de capítulos de Asteraceae. O estudo foi formulado para detectar os dois níveis de interação de endófagos de capítulos: um entre fêmeas adultas ao ovipor, e um outro nível entre imaturos no capítulo.

Para este estudo, foi escolhida *Trichogoniopsis adenantha* (DC.) King e Robinson, 1987 (= *Trichogonia gardneri* Gray), por apresentar uma floração extensa (inclusive no inverno), e por possuir alta infestação por herbívoros de capítulos na área de estudo.

As interações entre os adultos foram evidenciadas através de utilização diferencial de recursos nos níveis de moita (ou mancha), planta, ramo e capítulo, enquanto as interações entre imaturos apenas pode ser estudada no nível do capítulo.

O estudo foi desenvolvido de forma a responder às seguintes questões:

- a. A presença de uma espécie de endófago, como ovo ou larva, influencia a presença de outras espécies no mesmo capítulo / ramo / planta?
- b. Diferentes espécies apresentam diferentes graus de agregação em capítulos / ramos / plantas?
- c. Plantas isoladas estão mais sujeitas ao ataque de endófagos que plantas em moitas?
- d. Diferentes espécies de endófagos colonizam plantas isoladas ou em moitas na mesma intensidade ?
- e. A ocorrência de diferentes espécies de endófagos varia sazonalmente, conforme variações climáticas ?

SISTEMA DE ESTUDO

1. ESPÉCIES QUE UTILIZAM CAPÍTULOS DE ASTERACEAE NO BRASIL

No Brasil, estudos anteriores encontraram quatro ordens de insetos endófagos em capítulos de Asteraceae: Diptera, Lepidoptera, Coleoptera e Thysanoptera (Lewinsohn, 1988, 1991; Rocha, 1992; Lewinsohn e Prado, no prelo). A amplitude de hospedeiros varia de monofagia estrita (*Tomoplagia argentiniensis* (Tephritidae), encontrada apenas em *Vernonia scorpioides*), oligofagia (uso de espécies do mesmo gênero ou tribo do hospedeira), até polifagia (hospedeiras de diferentes tribos). Os grupos mais comumente encontrados em capítulos de Asteraceae no Brasil são dípteros e lepidópteros. Embora existam vários registros de coleópteros e himenópteros endófagos em países temperados, no Brasil eles são escassos ou ausentes.

1.1. Diptera

A família Tephritidae é cosmopolita, ocorrendo em regiões temperadas, subtropicais e tropicais (com maior diversidade), com exceção para áreas desérticas ou árticas, onde vida vegetal é escassa ou ausente. Possui 4278 espécies descritas, pertencentes a 527 gêneros (Foote *et al.*, 1993; Thompson *et al.*, 1996). Imaturos de aproximadamente 35% das espécies atacam frutos carnosos, enquanto aproximadamente 40% das espécies se desenvolvem em capítulos de Asteraceae, com o restante das espécies associadas a flores de outras famílias, ou minadoras de folhas, caules ou raízes. Muito poucas espécies não são fitófagas (White & Elson-Harris, 1992).

Zwölfer (1983) separa a família em três grupos ecológicos distintos.

1. Frugívoros Generalistas - Espécies multivoltinas, encontradas em regiões tropicais e subtropicais. Fêmeas produzem um grande número de ovos. As larvas deixam o fruto e

empupam no solo. O tempo de vida dos adultos é grande, podendo exceder 15 meses em algumas espécies. Adultos são muito móveis. Já foram registradas competição tanto intra (p. ex. Malan e Giliomee, 1968; Newell e Haramoto, 1968) quanto interespecífica (p. ex. Christenson e Foote, 1960), devido às altas densidades atingidas pelas larvas.

2. Frugívoros Especialistas - Espécies univoltinas. Pupas no solo hibernam por mais tempo que a vida adulta. Fêmeas produzem menos ovos que o grupo anterior. Alta sincronização da emergência dos adultos com o amadurecimento dos frutos. Presença de feromônios de marcação de oviposição e atração de fêmeas.
3. Não-Frugívoros - Espécies que atacam raízes, caules, botões, folhas, sementes e inflorescências inteiras, sendo este último órgão o mais freqüente. Praticamente toda a vida laral é passada nas plantas hospedeiras (incluindo a pupa). Neste grupo se encaixam os tefritídeos associados a compostas.

Os tefritídeos são muito conhecidos na agricultura. Várias espécies de *Anastrepha*, *Rhagoletis* e *Ceratitis* são consideradas pragas de frutos e plantações. Algumas espécies, por outro lado, se mostraram benéficas no controle de ervas daninhas. Aproximadamente 20 espécies, a maioria da subfamília Tephritinae, foram e estão sendo introduzidas em vários países para controle de ervas daninhas, todas elas compostas (White & Elson-Harris, 1992; Foote *et al.*, 1993).

A família Agromyzidae também é altamente associada a compostas, sendo a principal família a utilizar capítulos (Spencer, 1990; Lewinsohn & Prado, no prelo). O gênero *Melanagromyza* é um dos maiores gêneros da família, com mais de 300 espécies identificadas, sendo particularmente bem representado nos trópicos. As são endófagas, principalmente de caule mas também de capítulos de compostas ou raízes (Spencer & Steyskal, 1986). É o gênero dominante dentre os Agromyzidae endófagos de capítulos no Brasil.

Cecidomyiidae é outra família que também apresenta grande associação com Compostas (Gagné, 1994). Esta família é a mais freqüente e abundante em capítulos de Asteraceae na Serra do Cipó (MG) (Lewinsohn & Prado, no prelo). As espécies podem se apresentar na forma de espécies galhadoras de aquênios, tubos florais e receptáculos, espécies não-galhadoras que se alimentam de diversas flores, e mesmo predadoras (Lewinsohn & Prado, no prelo; presente trabalho).

1.2. Lepidoptera

Embora os lepidópteros que atacam capítulos de Asteraceae sejam considerados endófagos, por se alimentar e empupar dentro dos capítulos, suas lagartas possuem a capacidade de transferir-se entre capítulos próximos dentro de um mesmo ramo floral, quando os recursos no capítulo onde estão se alimentando acabam. Embora sejam basicamente fitófagos, imaturos destes grupos se alimentam comumente de larvas de outros insetos eventualmente presentes nos capítulos (Zwölfer, 1979).

No Brasil são encontradas as seguintes famílias de lepidópteros em capítulos de Asteraceae: Tortricidae, Gelechiidae, Pterophoridae e Pyralidae. Os lepidópteros endófagos de compostas são relativamente polífagos, alimentando-se geralmente de mais de uma tribo de hospedeiros (Lewinsohn, 1988, 1991; Lewinsohn & Prado, no prelo).

2. PLANTA HOSPEDEIRA

O gênero *Trichogoniopsis* (Eupatoriae: Gyptidinae) é constituído de ervas ou arbustos perenes, com poucos ramos. Os capítulos possuem pedicelos moderadamente longos, com 18 a 20 brácteas involucrais eximbricadas, em duas séries, e receptáculo plano ou levemente convexo. Entre 25 e 50 flores podem ser encontradas em um capítulo, cujas corolas são brancas. O gênero foi desdobrado a partir de *Trichogonia*, do

qual difere por ter a corola glabra, pela falta de cristas nítidas no caule e por ter os apêndices das anteras fendidos. Possui quatro espécies descritas, todas elas no Brasil (King & Robinson, 1987).

Trichogoniopsis adenantha (DC) é uma espécie de hábito arbustivo encontrada na Serra do Japi, em áreas com bastante insolação, principalmente nas margens das estradas. Floresce ao longo de todo o ano com um pico no verão e outono e forte redução na floração (embora sempre existam flores) no inverno, principalmente se acompanhado por seca.

O capítulo não possui flores liguladas e amadurece da periferia para o centro. Desta forma, um mesmo capítulo pode conter aquênios maduros na sua periferia e imaturos no seu interior. Este processo, entretanto, se dá muito rapidamente (cada flor individual passa de botão a sementes maduras em menos de 20 dias, observação pessoal).

3. ESPÉCIES DE ENDÓFAGOS

Seis espécies pertencentes a três famílias de Diptera foram encontradas em capítulos de *T. adenantha* na Serra do Japi:

1. **Tephritidae:** *Trupanea* sp. (figura 1), *Xanthaciura chrysura* e *Xanthaciura biocellata*
2. **Agromyzidae:** *Melanagromyza* sp. (figura 2)
3. **Cecidomyiidae:** *Asphondylia* sp. e *Lestodiplosis* sp.

Destas, apenas *Lestodiplosis* sp. não é endófaga, pois apresenta hábito predador, não se alimentando de estruturas da flor. Os dípteros pertencentes às famílias Tephritidae e Agromyzidae utilizam o capítulo de forma muito semelhante, alimentando-se de aquênios imaturos, centrais, enquanto *Asphondylia* sp. (Cecidomyiidae) é galhadora de tubos florais.



FIGURA 1. Indivíduo de *Trupanea* sp. (25 X)

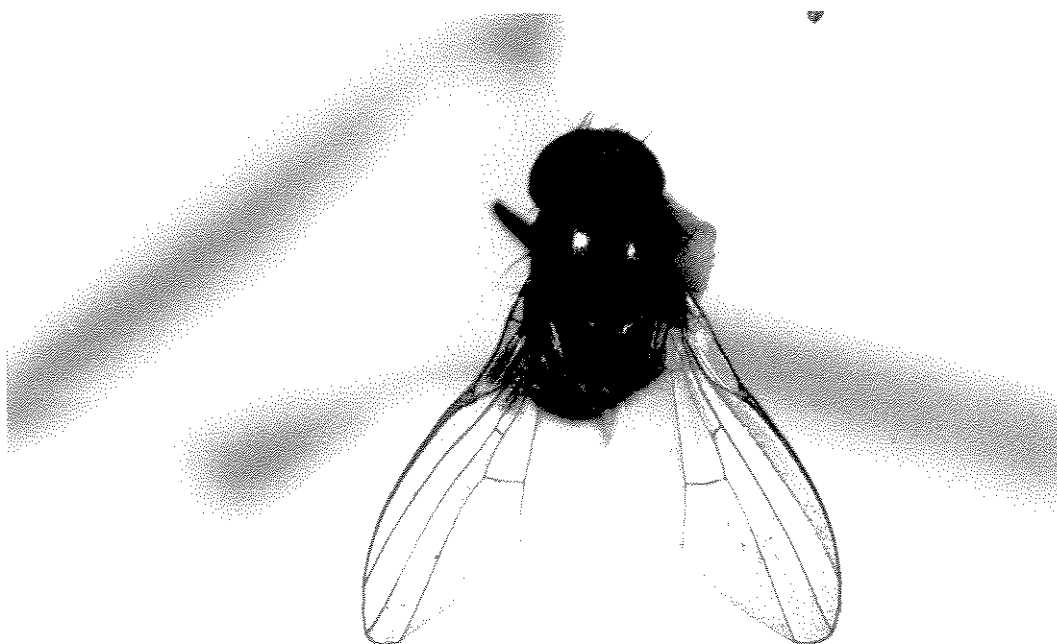


FIGURA 2. Indivíduo de *Melanagromyza* sp. (25 X)

Além dos dípteros, duas espécies pertencentes às duas famílias de Lepidoptera emergiram dos capítulos:

1. Tortricidae: *Phalonidia unguifera*

2. Pterophoridae: *Adaina bipunctata* (figura 3).

As duas espécies de Lepidoptera se alimentam principalmente de flores imaturas, sendo entretanto capazes de consumir todas as estruturas do capítulo, com exceção do pappus, quando o alimento é escasso. Também se distinguem dos dípteros por consumirem mais de um capítulo nas fases larvais.

Um grande número de Hymenoptera parasitóides de Diptera, assim como uma espécie de Tachinidae parasita de Lepidoptera também emergiram dos capítulos.

Alguns exófagos foram encontrados nos capítulos coletados (principalmente larvas de Geometridae). Estes, foram retirados dos capítulos mantidos para emergência de endófagos, para não comprometer seu desenvolvimento, e não foram considerados em nenhuma das análises.

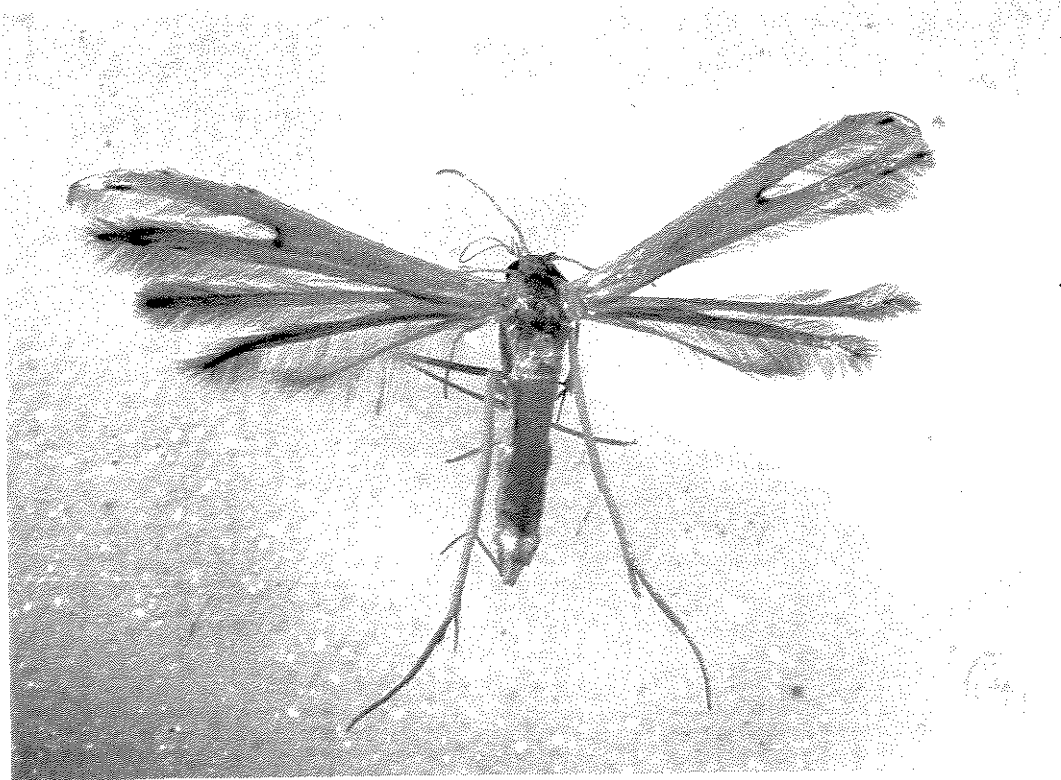


FIGURA 3. Indivíduo de *Adaina bipunctata* (20 X)

ÁREA DE ESTUDO

A Serra do Japi está localizada em Jundiaí (23°11'S e 46°52'W), em uma região densamente povoada do Estado de São Paulo, sofrendo pesada interferência antrópica há pelo menos três séculos (Leitão-Filho, 1992). Tem altitudes entre 700m e 1291m. Apresenta basicamente duas estações: uma fria e seca, em julho-agosto com temperaturas médias entre 11,8°C e 15,3°C e níveis pluviométricos inferiores a 41mm ao mês em Jundiaí; e uma outra estação quente e úmida em dezembro-janeiro, com temperaturas médias entre 18,4°C e 22,2°C de acordo com a altitude e pluviosidade mensal superior a 250mm (Pinto, 1992).

O estudo foi desenvolvido ao longo de aproximadamente 4 km nas margens da estrada entre a Base Ecológica e o Mirante, com altitudes variando entre 1000 e 1170 m. Na área de estudo foram escolhidas inicialmente sete moitas para estudo. Dez indivíduos da planta hospedeira, desenterrados da área de coleta, mostraram apenas um caule saindo de cada raiz. A partir desta observação, cada caule saindo do chão foi considerado um indivíduo da planta hospedeira. Foram consideradas moitas agrupamentos com mais de dez indivíduos da espécie. Foi definida para a coleta sempre a face da estrada com maior número de indivíduos.

Todas as moitas obedeceram uma faixa estreita ao longo da estrada, que não excedeu 2m de largura. Ao longo do período de estudos todas as moitas se mostraram perenes, não havendo diferenciação de tamanho ou densidade perceptíveis durante o período de estudo.

Moita 1 – Sentido 0°N, recebendo sombra pela manhã e sol à tarde e sombra ao entardecer, em abril. Extensão de 150 m². Altitude de aproximadamente 1000 m.

Moita 2 – Sentido 10°N , recebendo sombra pela manhã, à tarde e ao entardecer, em abril.

Extensão de 20 m^2 . Altitude de aproximadamente 1000 m.

Moita 3 – mesmas características da moita 2, distando desta aproximadamente 50m.

Extensão de 10 m^2 . Altitude de aproximadamente 1000 m.

Moita 4 – Sentido -10°N recebendo sol pela e sombra à tarde, em abril. Extensão de aproximadamente 60 m^2 . Altitude de 1100 m.

Moita 5 – Sentido -25°N recebendo sol pela manhã e sombra à tarde, em abril. Extensão de aproximadamente 100 m^2 . Altitude de 1100m. Dista da moita 3 aproximadamente 50m. Esta moita margeia um eucaliptal.

Moitas 6 e 7 – Altitude de 1170m, próximas ao mirante. Foram podadas em 1995 após o início do trabalho, e apenas alguns indivíduos rebrotaram, não mais correspondendo a uma moita como definida aqui. Foram coletadas em agosto de 1995 e novamente em 30/01/96, quando apenas um indivíduo em condições de coleta foi encontrado em cada local.

O período de coleta apresentou dois meses secos (agosto de 1995 e julho de 1996) e uma época quase seca em novembro de 1995. Os períodos setembro-outubro e dezembro-fevereiro apresentaram alta pluviosidade caracterizando uma época úmida. O ano de 1996 apresentou um inverno bem marcado, com baixas temperaturas, o que não aconteceu em 1995 (figura 4).

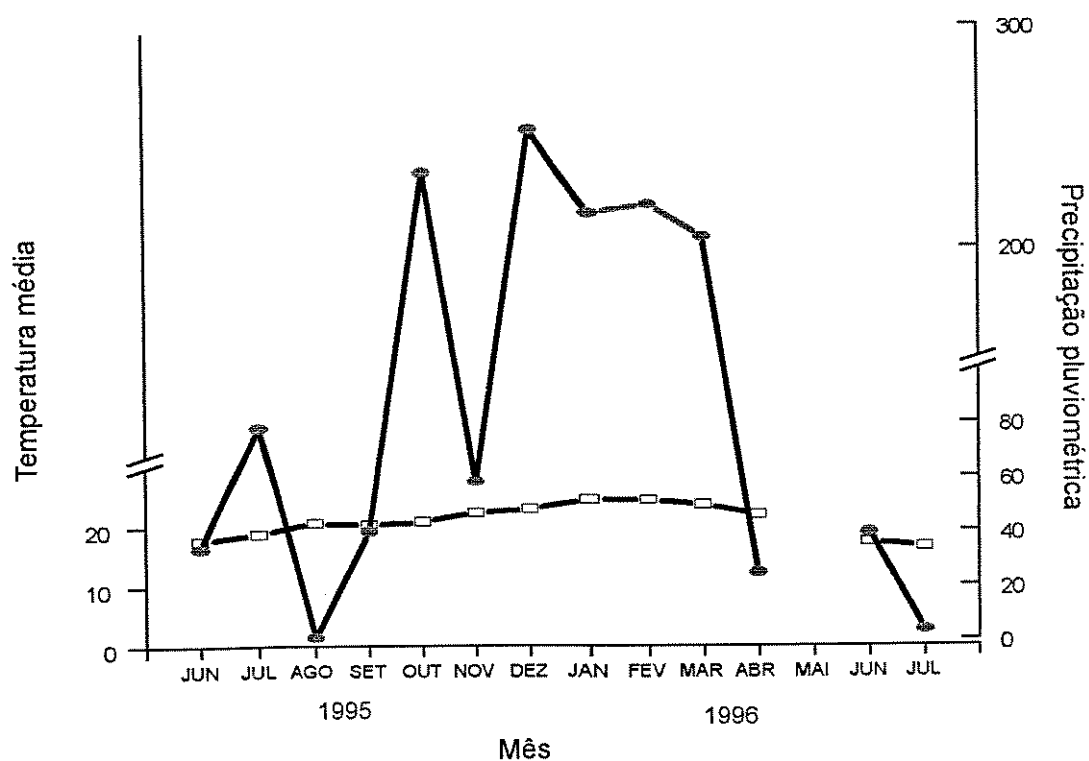


FIGURA 4. Temperatura média mensal (°C) e precipitação pluviométrica (mm) no período de coletas (Junho de 1995 a julho de 1996) em Jundiaí. Dados obtidos no Instituto Agrônomo, estação experimental de Jundiaí, 23°06S 46°55W, 715m de altitude.

PROCEDIMENTOS

1. COLETA

A área de estudo foi percorrida para a coleta de capítulos de *T. adenantha* de julho de 1995 a julho de 1996. No total, 15 coletas foram efetuadas. Não foram feitas coletas nos meses de outubro e novembro de 1995, devido a uma forte seca em agosto, que diminuiu drasticamente a oferta de capítulos na população da Serra do Japi.

A figura 5 mostra os níveis hierárquicos estudados, em ordem descendente: moita, planta, ramo, e capítulo. *Trichogoniopsis adenantha* é uma espécie de hábito arbustivo, o que inviabiliza a coleta de todo o indivíduo. Por isto, foram coletados todos os ramos florais de cada indivíduo, que eram trazidos ao laboratório. Indivíduos (com um mínimo de três capítulos maduros) de *T. adenantha* foram coletados aleatoriamente.

Todas as moitas foram amostradas a cada coleta, com exceção das moitas 6 e 7. Em cada moita, quatro a cinco indivíduos da planta hospedeira tinham todos os ramos florais coletados. Além dos indivíduos presentes em moitas, a cada coleta todos os ramos florais de um mínimo de três indivíduos isolados foram coletados. Foram considerados isolados os indivíduos próximos de no máximo dois indivíduos da mesma espécie, e distantes um mínimo de 50m de qualquer das moitas.

Para cada planta com ramos coletados foram anotadas as seguintes características: altura máxima, número de ramos florais, e número de capítulos em cada estágio por ramo (ver tabela 1 para descrição dos estágios de desenvolvimento). No período de estudo foram coletados 3329 capítulos maduros em 295 plantas, que foram individualizados para obtenção de adultos.

Ao todo foram coletados todos os ramos florais de 38 plantas isoladas e 257 plantas em moitas (agregadas).

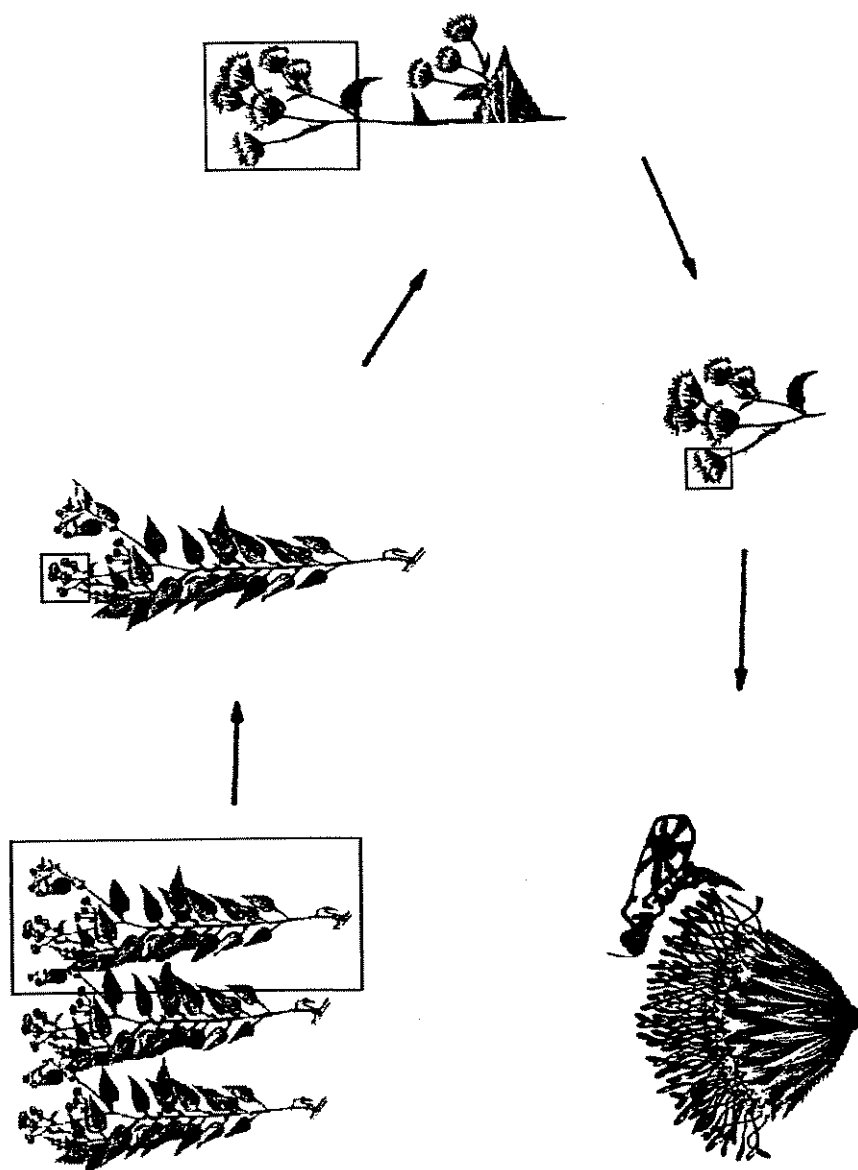


FIGURA 5. Níveis hierárquicos estudados no presente trabalho. Adaptado de Roitberg (1985). *Trichogoniopsis adenantha* retirada de King e Robinson (1987).

Os indivíduos da planta hospedeira que tiveram seus ramos coletados não foram marcados, de forma que o mesmo indivíduo pode ter sido amostrado mais de uma vez. Tal fato, se chegou a ocorrer, não pode ter se dado em coletas sucessivas, já que a planta coletada precisaria de tempo para desenvolver novos ramos florais, e provavelmente foi um evento raro.

Os capítulos presentes em cada inflorescência foram classificados quanto à fase de desenvolvimento em quatro classes (tabela 1). A disponibilidade de sítios de oviposição na data de coleta é refletida pelo número de capítulos fechados e em pré-ântese, assim como o número de capítulos maduros reflete a disponibilidade de capítulos num passado próximo. Ambos os fatores podem influenciar a frequência de ataque por parte dos endófagos.

2. CRIAÇÃO EM LABORATÓRIO

Todos os capítulos maduros receberam um código identificador de moita, planta e ramo de origem e foram pesados em uma balança de precisão Cahn C-30, com precisão entre 1µg a 200 mg. Os valores foram então arredondados para a precisão de 10 µg. Todos os capítulos maduros foram então acondicionados individualmente em tubos de vidro (1 x 4 cm) cobertos com algodão umedecido, por um mês, para a emergência dos adultos de endófagos (figuras 6 e 7). O algodão era re-umedecido a cada 2-3 dias, quando também eram feitas triagens para retirada dos adultos. O período principal de emergência de adultos no laboratório deu-se entre 2 e 26 dias após coleta (figura 8), comprovando o período de um mês como o suficiente para a emergência de todos os adultos. Os endófagos de *T. adenantha* apresentaram entretanto diferentes fases de emergência, sendo *Trupanea* sp. a primeira espécie a emergir, seguida por *Melanagromyza*. As duas espécies de Lepidoptera apresentaram emergência mais freqüente a partir de 10 dias no laboratório.

TABELA 1. Categorias de desenvolvimento de capítulos de *T. adenantha*.

Denominação	Caracterização
Fechado	Botão muito pequeno. Brácteas recobrem completamente os botões florais, que não entram em contato com o exterior.
Pré-ântese	Ainda considerado botão. Flores fechadas visíveis com o início de abertura das brácteas.
Maduro	Todas as flores abertas, ou poucas flores fechadas no centro. Podem haver sementes maduras na periferia do capítulo.
Dispersão	Flores senescentes. Todas as sementes maduras. Dispersão das sementes.



FIGURA 6. Detalhe de tubo de vidro transparente onde capítulos foram mantidos por 1 mês para obtenção de adultos.



FIGURA 7. Manutenção de capítulos em laboratório, mostrando vários tubos contendo um capítulo cada.

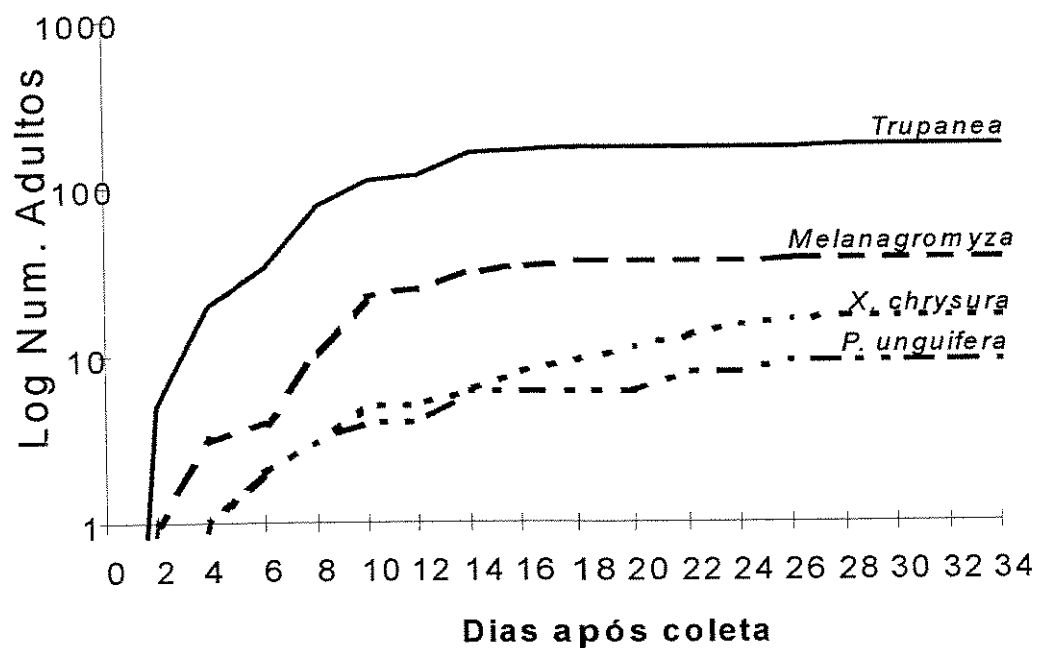


FIGURA 8. Logaritmo do número acumulado de adultos emergentes de capítulos de *T. adenantha*, indicando o período de maior emergência deu-se entre 2 e 26 dias após a coleta dos capítulos.

A individualização dos capítulos permitiu identificar com exatidão o dano causado por cada espécie de endófago, assim como detectar o número de indivíduos de cada espécie de inseto em cada capítulo. Além disso, permitiu verificar o grau de agregação das larvas, detectar se insetos endófagos ocupam capítulos de acordo com seu tamanho (número de aquênios), assim como interações entre indivíduos de diferentes espécies no capítulo. Com estes procedimentos, foi avaliada a frequência de ocorrência de cada espécie de Diptera por capítulo, ramo, planta e moita, assim como sua distribuição temporal ao longo de um ano.

Embora tenham sido escolhidas plantas com um mínimo de três capítulos maduros, algumas plantas coletadas tiveram apenas um ou dois capítulos separados para obtenção de adultos, devido a danos prévios não detectados no campo (p. ex. capítulo utilizado por exófagos (Geometridae), ou capítulos ressecados). Este problema não foi frequente, entretanto, e estes casos foram mantidos nas análises mesmo assim.

Foram feitas tentativas de manutenção de adultos de *Trupanea* e *Melanagromyza* no laboratório, para observações de comportamento. Para tal, adultos foram colocados em um recipiente plástico transparente com 20 cm de altura por 20 cm de diâmetro, com uma abertura de diâmetro de 12 cm coberta por tela fina. Próximo à parede do recipiente, foi colocado um papel de filtro de 10 X 10 cm com uma dieta para tefritídeos composta por hidrolisado de proteínas e glicose. Esta dieta é utilizada com sucesso para outros tefritídeos, principalmente os frugívoros (Vera Solferini, com. pess.). Um vidro de 10 cm de altura contendo um chumaço de algodão molhado também era posto no recipiente como fonte de água. Embora esta técnica seja usada com frequência para tefritídeos de frutas, *Trupanea* e *Xanthaciura* não sobreviveram a mais que três dias, impossibilitando as observações comportamentais. Rocha (1992) conseguiu manter *X. biocellata* por algumas semanas em um recipiente de acetato transparente encaixado em um vaso com a planta hospedeira. O porte arbustivo de *T. adenantha* impossibilitou o uso de tal método.

2.1. Dissecção de capítulos

Com o fim da emergência dos adultos, todos os capítulos criados foram dissecados em um microscópio estereoscópico para a detecção de herbivoria e obtenção de pupários. Este método apenas permitiu identificar o tipo de dano causado pelos herbívoros, assim como pupários no interior dos capítulos, não sendo possível achar eventuais larvas mortas, devido ao adiantado estado de degradação dos capítulos. Quando não houve emergência, a detecção do tipo de dano nos capítulos seguiu alguns critérios (tabela 2, figuras 9 a 13).

A presença de pupários de *Trupanea* e *Melanagromyza*, assim como galhas de *Asphondylia* puderam ser identificados com precisão, e foram considerados nas análises como se os indivíduos tivessem emergido no laboratório. Os pupários de *Xanthaciura* foram atribuídos a *Xanthaciura chrysura*, pois só houve a emergência de um adulto de *X. biocellata* contra 18 adultos de *X. chrysura*.

A cada coleta, trinta capítulos foram escolhidos aleatoriamente para a contagem, sob microscópio estereoscópico, do número de aquênios. Este número variou bastante, de 7 a 65 aquênios (figura 14). A relação do número de aquênios com o peso do capítulo foi testada através de uma regressão linear simples. O peso do capítulo teve correlação baixa com o número de aquênios, embora significativa ($r^2 = 0,40$, $gl=1$, $p<0,001$; $n = 402$; fig. 11). A contagem dos aquênios pode ter sido prejudicada algumas vezes, principalmente quando o capítulo apresentava dano de endófagos, o que pode explicar o baixo valor da correlação. O efeito da planta de origem no tamanho dos capítulos foi testado através do teste ANCOVA, utilizando o número de aquênios como covariável. Este teste mostrou ser o número de aquênios altamente significativo na determinação do peso destes ($F = 35,747$; $gl = 1,400$; $p<0,001$).

TABELA 2. Critérios utilizados durante a dissecação dos capítulos, para atribuir diferentes danos às espécies ocorrentes.

Denominação	Caracterização
Dano por <i>Trupanea</i>	Aquênios imatuross completamente consumidos e outros com marcas de mordedura. Presença de pupário de <i>Trupanea</i> (figuras 9 e 10).
Dano por <i>Melanagromyza</i>	Semelhante ao descrito para <i>Trupanea</i> , com presença de pupários de <i>Melanagromyza</i> (figuras 11 e 12).
Dano por <i>Xanthaciura</i>	Vários aquênios imatuross , centrais, com marcas de herbivoria. Presença de pupário de <i>Xanthaciura</i> sp. no centro do capítulo.
Dano por <i>Asphondylia</i>	Presença de tubos florais com crescimento anormal, característicos da galha da espécie em questão (figura 13).
Dano por Lepidoptera	Vários aquênios consumidos completamente e vários outros, maduross ou não , com marcas de herbivoria. Presença de fezes características de Lepidoptera. Presença ou não de cápsula cefálica . Quando eram encontradas pupas no capítulo, estas foram facilmente distinguíveis entre si.
Dano (sem pupários)	Aquênios imatuross, centrais , danificados, que podem variar de um a vários aquênios. Aquênios individuais variando de completamente consumidos a apenas pequenas marcas de mordedura, formando um pequeno “furo” no aquênio. Estas marcas de herbivoria não chegam a apresentar seu entorno escurecido.

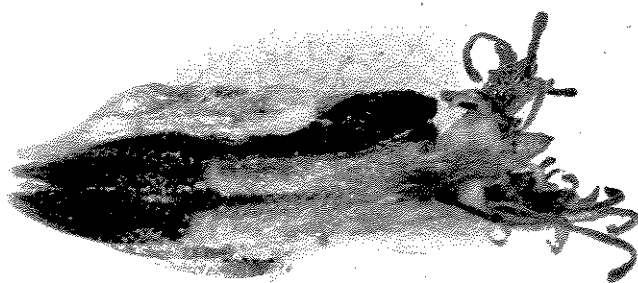


FIGURA 9. Pupário de *Trupanea* sp. inserido em "paliçada" característica formada por cascas de aquênios colados por seiva endurecida e fezes (15 X).

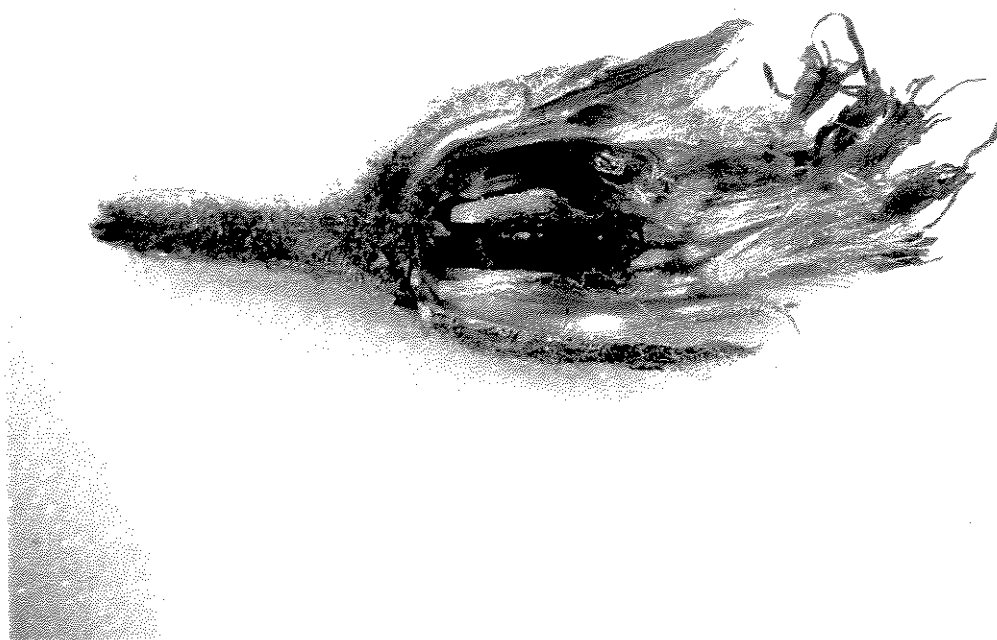


FIGURA 10. Capítulo de *T. adenantha* mostrando sítio de pupação e pupa de *Trupanea* sp. no centro. Notar cor escura do pupário (10 X).

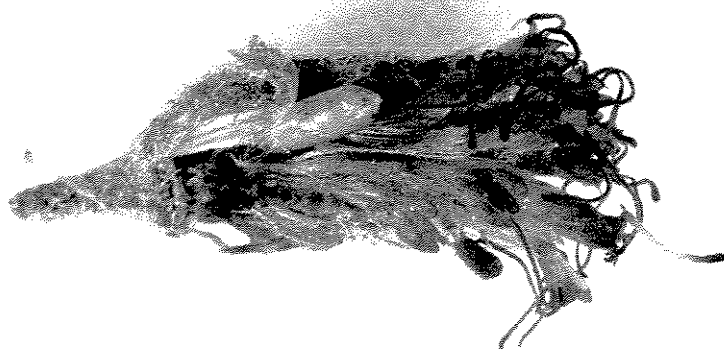


FIGURA 11. Pupário de *Melanagromyza* sp. entre as brácteas e última fileira de aquênios em capítulo de *T. adenantha*. Notar marcas de alimentação no capítulo (10 X).

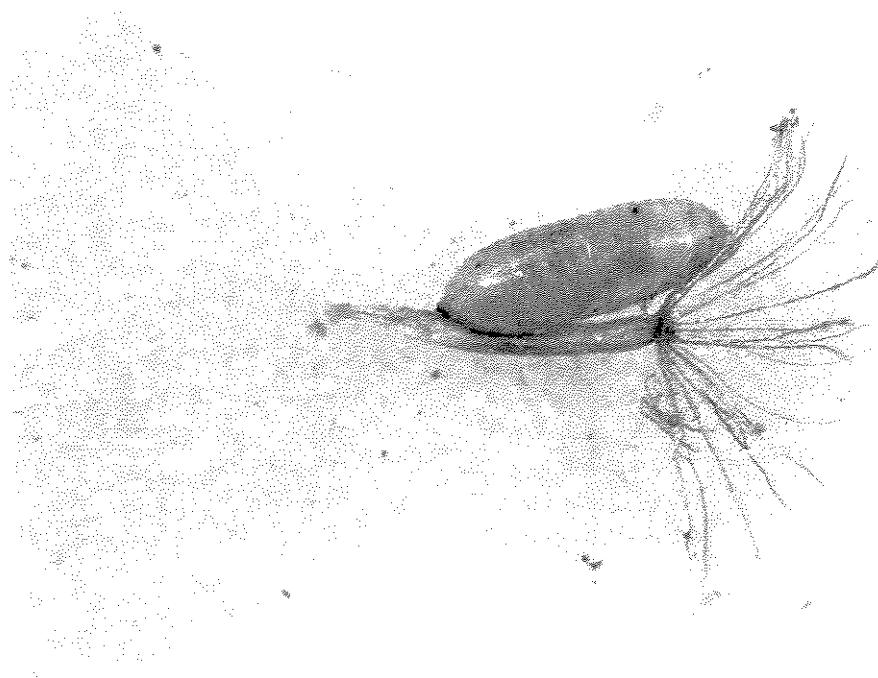


FIGURA 12. Pupário de *Melanagromyza* sp. aderido a apenas um aquênio imaturo de *T. adenantha*. Notar cor clara e presença de cercos, que permitiram fácil distinção dos pupários de *Trupanea* sp.

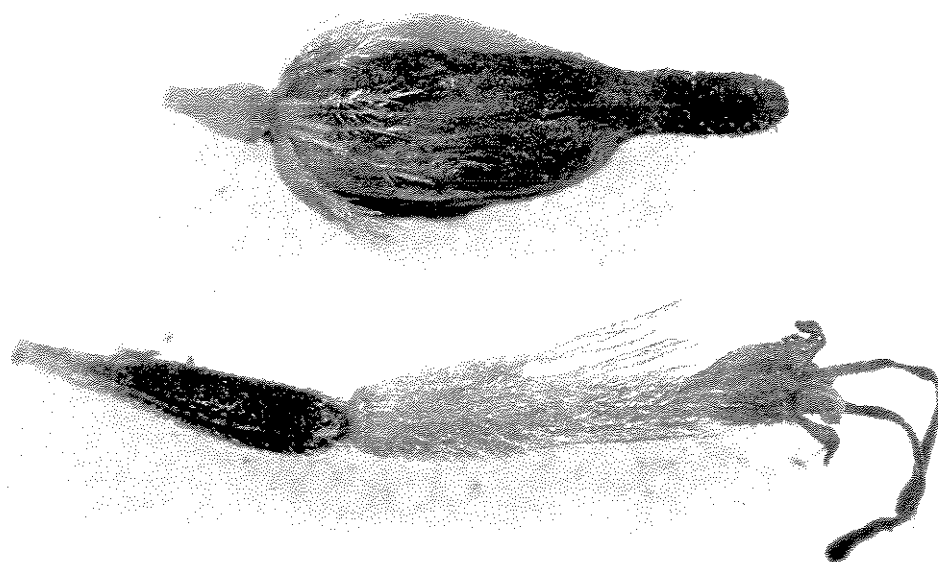


FIGURA 13. Tubo floral de *T. adenantha* com galha de *Asphondylia* (esquerda) e aquênio intacto, maduro (direita). Notar forma abaulada do tubo floral com galhador.

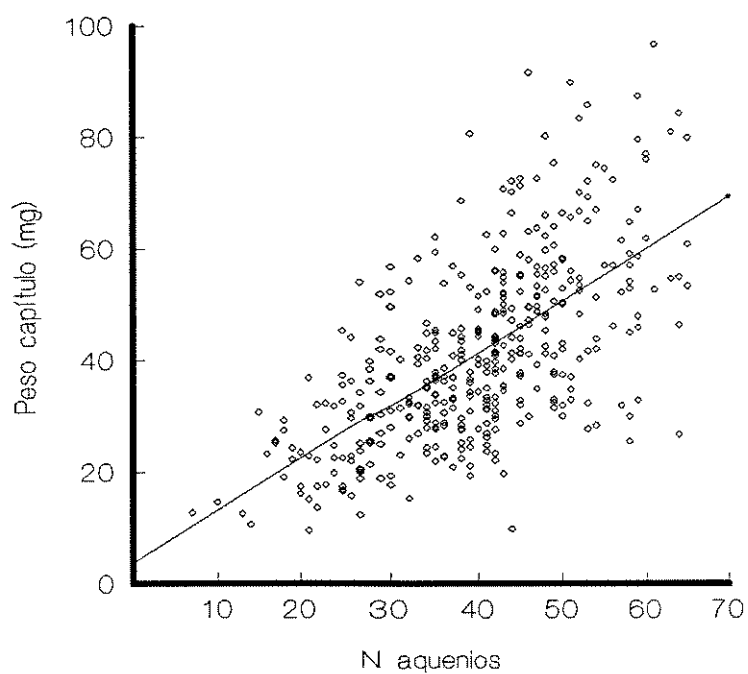


FIGURA 14. Correlação entre peso (fresco) do capítulo (mg) e número de aquênios.

($P_{cap} = 3,84 + 0,94naquen$) ($r^2 = 0,40$; 1gl.; $p < 0,001$; $n = 402$).

2.2. Armazenamento e identificação de endófagos adultos

Todos os adultos obtidos foram montados com microalfinetes e dispostos em montagem dupla, com exceção de *Melanagromyza* sp., que foram colados em triângulos, e de Cecidomyiidae, que foram fixados em álcool 70°. Todos foram enviados a especialistas para identificação, excetuando-se *Melanagromyza* sp. e os Hymenoptera parasitóides: Dr. Allen Norbom (USNM) identificou os Tephritidae, Dr. Raymond Gagné identificou os Cecidomyiidae e Dr. Vitor O. Becker (Embrapa) identificou o Tortricidae. Dr. Thomas M. Lewinsohn identificou o Agromyzidae e Pterophoridae. Séries representativas de cada espécie foram depositadas em uma coleção de referência do Projeto Biodiversidade de Fitófagos de Compostas e no Museu de História Natural da Unicamp (Campinas).

3. ANÁLISE DOS DADOS

3.1. Agrupamento das coletas

Para facilitar a análise dos dados das coletas, estas foram separadas em cinco períodos de coleta, que não correspondem às estações do ano, mas sim a um agrupamento de coletas a cada dois meses. Desta forma, as 15 coletas foram divididas em cinco períodos.

3.2. Diagrama de dispersão

A distribuição espacial agregada pode ser decorrente de competição interespecífica, diminuindo a probabilidade de encontro entre espécies.

Para testar o grau de agregação de cada espécie foi utilizado o índice de dispersão I (Krebs, 1989), que é definido como:

$$I = (\text{variância observada} / \text{média observada}) = (s^2 / \bar{x}).$$

A distribuição randômica de indivíduos é representada pela distribuição de Poisson descreve uma. Nesta distribuição a variância é igual à média. Em uma distribuição teórica

de Poisson, o valor de I será sempre 1. Valores acima de 1 indicam agregação, enquanto valores abaixo de 1 indicam distribuição uniforme.

3.3. Plantas em moitas e isoladas

Plantas presentes em moitas podem mostrar-se distintas das plantas isoladas de várias formas. Para testar o efeito do tamanho da moita na riqueza de espécies de endófagos, foi feita uma análise de regressão linear simples. Nesta análise foram incluídos os tamanhos das moitas 1 a 5 com suas respectivas riquezas. Dois tamanhos de moita foram atribuídos para as plantas isoladas: uma planta excepcionalmente grande foi estimada em 1 m² de área, enquanto às outras plantas isoladas foi atribuída a área de 0,25 m². A riqueza de espécies nestas plantas isoladas foi obtida através da média da riqueza de plantas individuais.

Características estruturais de plantas isoladas e agregadas foram comparadas através do teste t . Este teste compara médias de duas amostras com distribuição normal e variâncias iguais. Zar (1984), entretanto, garante ser este teste robusto o suficiente para suportar desvios significativos destes pré-requisitos, especialmente se o número das duas amostras é semelhante. Antes de iniciar o teste t , foi feito um teste de homogeneidade de variâncias (Bartlett). Quando as variâncias eram iguais entre si foi empregado o valor de t para variâncias em conjunto ("pooled variances"), enquanto do contrário foi empregado o valor de t para variâncias separadas.

As frequências de ataque em capítulos de plantas isoladas e agregadas, assim como a proporção dos capítulos fechados e dispersando sementes foram testadas através do teste de qui-quadrado (tabela de contingência 2 X 2) com a correção de Yates. Para estas análises foram sorteadas uma planta por moita, evitando desta forma que efeitos de agregação em moitas interferissem nas análises. As plantas isoladas foram todas mantidas.

3.4. Co-ocorrência

A teoria da competição prevê que espécies com nichos muito semelhantes deveriam se excluir, de forma que suas distribuições sejam mais distintas que o esperado ao acaso. Begon *et al.* (1996) sugerem avaliar a competição através da comparação dos padrões de co-ocorrência das espécies com o esperado para distribuições ao acaso. Se o número observado for significativamente menor que o esperado, indivíduos das duas espécies não apresentam distribuição randômica independente.

Para testar diferenças entre os valores observados e esperados nos diferentes níveis estruturais de *T. adenantha* (capítulo, ramo, planta), foram feitos testes de qui-quadrado para presença e ausência (tabela de contingência 2 x 2) com correção de Yates das duas espécies mais frequentes: *Trupanea* e *Melanagromyza*.

Para uma análise alternativa, os mesmos testes foram feitos destacando-se um subconjunto dos dados iniciais, utilizando apenas estruturas onde as duas espécies co-ocorreram (ramos na análise de capítulos e plantas na análise de ramos). Esta análise possui maior poder biológico, pois exclui as “duplas ausências”, que podem “mascarar” tendências presentes nos dados.

3.5. Efeitos da presença e proporção de outras espécies na presença de cada uma

A presença de cada uma das sete espécies que emergiram dos capítulos de *T. adenantha*, nos níveis de capítulo, ramo e planta, foi analisada de acordo com a presença e proporção das outras espécies, assim como algumas variáveis ambientais. Como a variável presença/ausência pode ser definida como uma variável binária (ou dicotômica), para tais análises foram utilizadas regressões logísticas (Hosmer & Lemeshow, 1989; Steinberg & Cola, 1991).

Um modelo de regressão logística difere de um modelo de regressão linear por utilizar uma variável de resposta dicotômica (no caso presente presença/ausência), e não contínua, como na regressão linear.

No caso de uma variável categórica ter mais de dois valores, uma série de variáveis “dummy” são utilizadas para codificar os n valores em diversas variáveis dicotômicas. Normalmente se a variável tem n valores são criadas $n-1$ variáveis “dummy”. Variáveis dummy são utilizadas em conjunto nos modelos, sendo sempre incluídas ou excluídas juntas.

Na regressão linear a estimativa de parâmetros normalmente é feita pelo método dos mínimos quadrados, onde são utilizados valores de parâmetros que minimizam a soma dos quadrados dos desvios entre os valores observados e os previstos pelo modelo. Na regressão logística o ajuste é feito através do método da máxima verossimilhança (maximum likelihood), que estima valores para os parâmetros que maximizam a probabilidade de obter-se os dados observados. Desta forma, os valores estimados são os que mais se aproximam dos observados, tendo como critério a maximização do logaritmo natural, sendo chamada de logaritmo da verossimilhança, ou LL (do inglês, “log likelihood”) (Hosmer & Lemeshow, 1989).

Na regressão logística, diferenças entre modelos são obtidas através do teste G. Este teste é calculado como o dobro da diferença entre os valores de LL para um par de modelos, com o número de graus de liberdade igual à diferença do número de parâmetros estimados entre os dois modelos (excluída a constante) (Steinberg & Colla, 1991).

$$G = 2 \cdot (LL_2 - LL_1)$$

O valor da probabilidade para este teste é obtido da tabela de qui-quadrado.

O valor de ρ^2 (Rô de MacFadden) na regressão logística é uma transformação do valor de G calculado para cada modelo entre o modelo estimado e um outro modelo sem os parâmetros, apenas com a constante. Este valor foi projetado de forma a se assemelhar ao r^2 da regressão linear, e está sempre dentro do intervalo 0-1. Um maior valor de ρ^2

significa resultados mais significativos. Este valor não atinge, entretanto, valores tão altos como os valores de r^2 , o que não significa estimativas mais fracas. Valores de p^2 entre 0,20 e 0,40 podem ser considerados muito satisfatórios (Steinberg & Colla, 1991).

Os dados podem ser descritos de forma igualmente satisfatória (sem diferenças significativas através do teste G) por vários modelos diferentes, de forma que mais de um modelo poderia ser considerado apropriado. Para evitar este problema, foi utilizado neste trabalho uma ferramenta adicional na seleção de modelos, o Critério de Informação de Akaike (ou AIC, das iniciais em inglês) (White & Bennetts, 1996). O valor de AIC é calculado por:

$$2 \cdot (LL) + 2 \cdot (\text{número de parâmetros estimados}).$$

Este teste leva em consideração tanto a adequação do modelo (LL), quanto o número de parâmetros neste. Desta forma, menores valores de AIC indicam modelos mais parcimoniosos e portanto melhores (White & Bennetts, 1996).

No presente estudo, foram estimados modelos para a presença de espécies em capítulos, ramos e plantas, em relação à presença de outras espécies e de algumas variáveis ambientais (temperatura média mensal e pluviosidade total mensal). Foram estimados seis modelos para todas as espécies, em capítulos (ver siglas na tabela 3):

Modelo a. espécie = constante + [outras espécies(presença/ausência), uma a uma] + Per

Modelo b. espécie = constante + [outras espécies(presença/ausência), uma a uma] + temp
+ pluv

Modelo c. espécie = constante + [outras espécies(presença/ausência), uma a uma] + templ
+ pluvi

Modelos d-f. Modelos a-c com as variáveis presença/ausência substituídas pela média de indivíduos no ramo.

Em ramos os modelos d-f foram estimados em relação à média das espécies em plantas.

A substituição de período de coleta por temperatura e pluviosidade foi feita como tentativa de verificar se são os componentes climáticos de cada período que determinam a variação de ocorrência. Quando o modelo não melhorou em relação ao modelo com período apenas, isto significa que em vez (ou além) dos fatores climáticos, existem outros fatores não detectados embutidos em período.

A inclusão de análises com temperatura e pluviosidade do mês anterior ao mês de coleta foi incluída como alternativa para detectar quais fatores climáticos melhor explicariam a presença de espécies em capítulos: o clima do mês de coleta ou o clima na época de oviposição pela fêmea.

Nos modelos estimados, foram indicadas variáveis significativas também com $p < 0,010$. Este é um procedimento comum em regressões logísticas, e este valor de probabilidade é mantido em regressões “passo-a-passo” (stepwise) para incluir novas variáveis em um modelo (Hosmer & Lemeshow, 1989; Steinberg & Colla, 1991).

Em capítulos foram feitas as mesmas análises com maior potencial biológico, considerando para as três espécies mais freqüentes (*Trupanea*, *Melanagromyza* e *Asphondylia*) apenas os capítulos pertencentes a ramos onde pelo menos uma das espécies ocorreu (chamados “ramos ocupados”). Estas análises foram efetuadas pois a inclusão de unidades (ramos ou plantas com nenhum fitófago) em uma análise de associação inflaciona as “duplas ausências” podendo afetar os resultados, assim como o já comentado nas análises de qui-quadrado. Nestas análises, o conjunto de dados diminuiu de 3329 entradas para 1895.

Os vários modelos foram comparados entre si através do teste G. Quando os vários modelos estimados não diferiram significativamente entre si, foi escolhido sempre o modelo com o menor AIC. Análises foram feitas através do pacote LOGIT (Steinberg & Colla, 1991), um módulo suplementar ao programa SYSTAT (Wilkinson, 1990).

TABELA 3. Códigos das variáveis utilizadas nos modelos estimados por regressão logística. Variáveis relativas a espécies e Pcap seguidas pela letra *m* significam a média em ramos ou plantas, se os modelos se referem respectivamente a capítulos ou ramos.

Código da Variável	Atribuída a	
Trup	<i>Trupanea</i>	(Diptera: Tephritidae)
Mel	<i>Melanagromyza</i>	(Diptera: Agromyzidae)
Pter	<i>Adaina bipunctata</i>	(Lepidoptera: Pterophoridae)
Tort	<i>Phalonidia unguifera</i>	(Lepidoptera: Tortricidae)
Asp	<i>Asphondylia</i>	(Diptera: Cecidomyiidae)
Lest	<i>Lestodiplosis</i>	(Diptera: Cecidomyiidae)
Xant	<i>Xanthaciura chrysura</i>	(Diptera: Tephritidae)
Pcap	Peso do capítulo (mg)	
Per	Período de coleta (variável dummy, com valores de 2 que significa período 2 em relação a 1; a 5 que significa período 5 em relação a 1).	
Temp	Temperatura média no mês de coleta (°C)	
Pluv	Precipitação pluviométrica no mês de coleta (mm)	
Templ	Temperatura no mês anterior ao mês de coleta	
Pluvl	Pluviosidade no mês anterior ao mês de coleta	

RESULTADOS

1. DISPONIBILIDADE DE RECURSOS

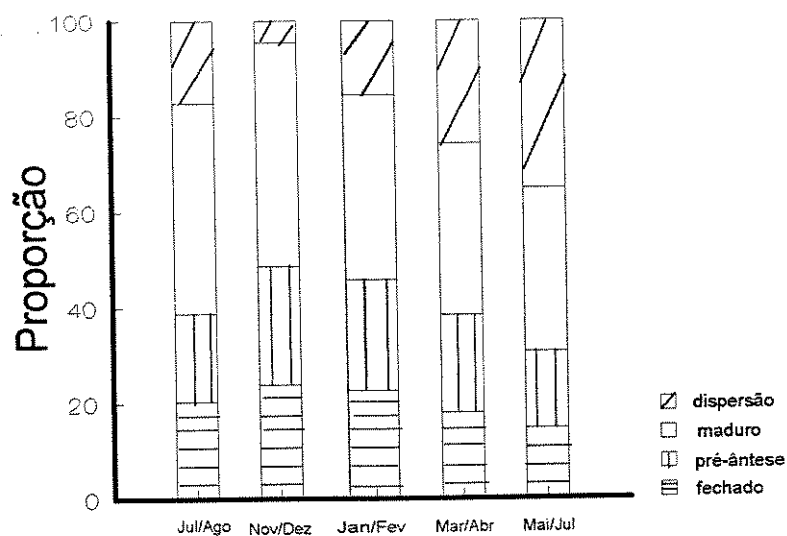
Devido ao fato de as plantas terem sido escolhidas para coleta na população, houve pouca variação no número de capítulos maduros entre coletas e estas não permitiram estimar a variação de fases de floração na população como um todo (tabela 4). Entretanto, como as plantas com ramos florais coletados eram escolhidas somente pela presença de capítulos maduros, a proporção de capítulos imaturos (classes fechado e pré-ântese) e capítulos dispersando sementes (dispersão) variou bastante entre as coletas. A partir de novembro de 1995 (estação chuvosa) até maio/julho de 1996 (estação seca) de 1996, a proporção de capítulos imaturos decresceu, ao passo que a proporção de capítulos dispersando sementes aumentou (figura 15).

Foi detectada uma variação no peso dos capítulos durante o período de estudo. Em 1995 a média de peso dos capítulos foi maior que nas coletas de 1996 ($F = 113,66$; $gl = 4/3324$; $p < 0,001$; $n = 3329$; figura 16a). Já a produção de capítulos maduros por planta nos períodos de estudo não mostraram diferença entre os períodos de coleta nos dois anos de estudo ($F = 4,547$; $gl = 4/290$; $p < 0,001$; $n = 295$; figura 16b).

TABELA 4. Número de plantas, capítulos (todas as fases) por planta ($x \pm d.p.$), capítulos maduros por planta ($x \pm d.p.$), capítulos maduros por coleta, capítulos maduros danificados por coleta, e percentagem de capítulos maduros danificados por coleta, para *T. adenantha*.

PERÍODO	COLETA	PLANTAS	CAPÍTULOS POR PLANTA	CAPÍTULOS MADUROS POR PLANTA	CAPÍTULOS MADUROS TOTAL	CAPÍTULOS MADUROS COM DANO TOTAL	PROPORÇÃO CAPÍTULOS COM DANO
1	06/07	20	$17,2 \pm 9,7$	$8,7 \pm 6,6$	168	103	61,3 %
1	04/08	15	$26,5 \pm 15,7$	$13,1 \pm 7,2$	181	95	52,5 %
1	15/08	33	$36,3 \pm 27,9$	$14,4 \pm 9,7$	457	253	55,4 %
1	24/08	4	$21,7 \pm 17,6$	$10,7 \pm 5,2$	42	25	59,5 %
2	09/11	20	$20,4 \pm 12,3$	$9,8 \pm 6,3$	197	115	58,4 %
2	21/11	20	$19,2 \pm 11,5$	$8,1 \pm 4,2$	161	94	58,4 %
2	21/12	17	$27,0 \pm 17,9$	$13,2 \pm 8,5$	222	95	42,8 %
3	16/01	24	$28,9 \pm 11,0$	$11,5 \pm 5,4$	269	143	53,2 %
3	30/01	20	$19,3 \pm 9,2$	$7,0 \pm 5,4$	141	70	49,6 %
3	29/02	20	$42,1 \pm 33,1$	$16,15 \pm 10,1$	319	106	33,2 %
4	11/03	20	$36,9 \pm 15,3$	$13,7 \pm 6,7$	270	100	37,0 %
4	08/04	21	$48,9 \pm 33,0$	$16,3 \pm 8,9$	349	123	35,2 %
4	30/04	20	$32,6 \pm 16,5$	$11,9 \pm 6,4$	236	97	41,1 %
5	30/05	20	$24,7 \pm 18,0$	$8,2 \pm 5,0$	160	60	37,5 %
5	10/07	21	$24,9 \pm 19,0$	$8,0 \pm 6,6$	157	56	33,1 %

a)



b)

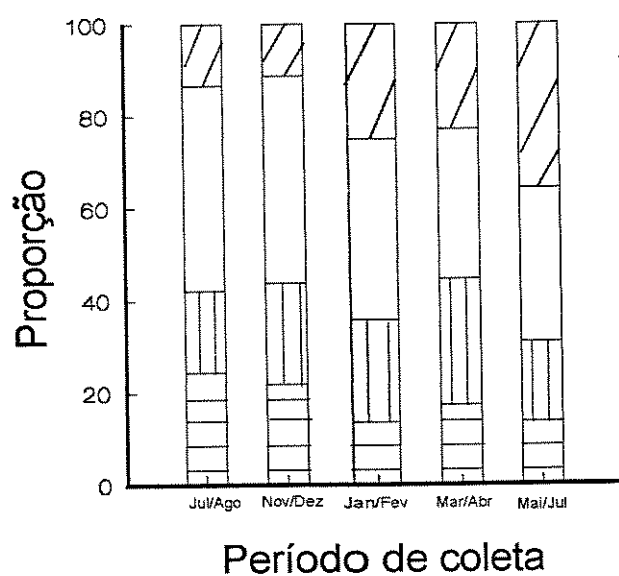
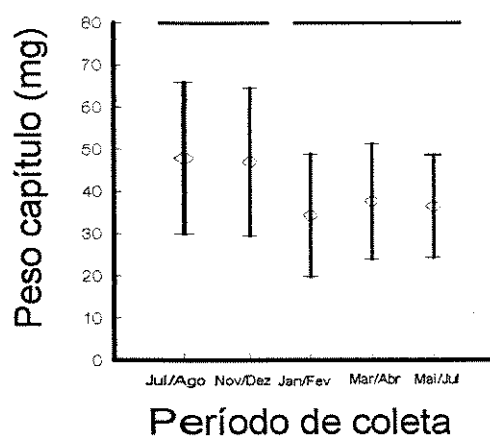


FIGURA 15. Distribuição de capítulos nos diferentes estágios de desenvolvimento, nos vários períodos de coleta e de acordo com a situação do capítulo. a) Plantas em moitas e b) Plantas isoladas.

a)



b)

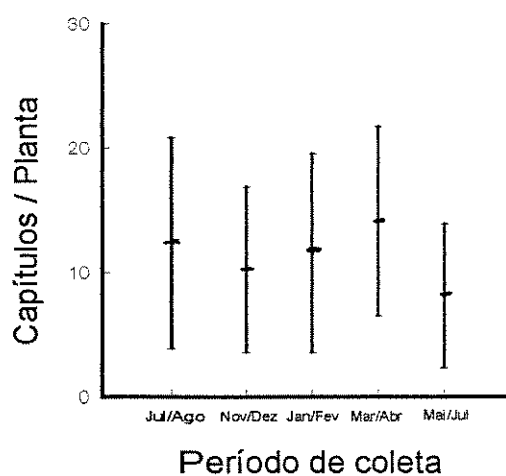


FIGURA 16. Média $\pm$ desvio padrão: a) do peso de capítulos maduros nos 5 períodos de coletas. ($F = 113,664$; $gl = 4/3324$; $p < 0,001$, $n = 3329$)

b) do número de capítulos maduros produzidos por planta nos 5 períodos de coletas. ($F = 4,547$; $gl = 4/290$; $p < 0,001$; $n = 295$)

2. OBSERVAÇÕES SOBRE A HISTÓRIA NATURAL DOS ENDÓFAGOS DE

T. ADENANTHA

As espécies endófagas de *T. adenantha* se alimentam apenas de flores do capítulo, não havendo utilização do receptáculo. A exceção são as espécies de Lepidoptera, que são capazes de se alimentar de receptáculos, brácteas e até de aquênios maduros quando nos últimos estádios, e na falta de outros capítulos. Capítulos extensamente consumidos por endófagos não foram observados no campo durante as coletas, sugerindo que tal comportamento seja raro.

2.1. *Trupanea*

Larvas de *Trupanea* consomem em média $10,28 \pm 2,24$ ($x \pm dp$) ($n = 43$) aquênios durante sua fase larval, contados em capítulos com apenas um pupário. Somente são utilizados aquênios imaturos como alimento. Todos os pupários de *Trupanea* foram encontrados no interior de uma “paliçada” construída no centro do capítulo com cascas de aquênios comidos colados com seiva endurecida e fezes (figura 9), como já descrito para *T. californica* (Goeden, 1991). Foram encontrados até quatro pupários de *Trupanea* por capítulo em *T. adenantha*. Neste caso, a “paliçada” é comum aos quatro pupários.

A distribuição de pupários de *Trupanea* mostrou-se agregada em todos os níveis estudados (capítulo, ramo, planta e moita), com média de 1,3 pupários por capítulo onde ocorreu (tabela 5). O grau de agregação aumentou levemente entre capítulos, ramos e plantas, apresentando um aumento muito considerável em moitas (figura 17a). Este padrão sugere que para *Trupanea* a localização e/ou escolha das moitas seja crítica.

Dos 763 pupários de *Trupanea* detectados na dissecação dos capítulos, 334 apresentaram parasitismo (43,77%), que aumentou de acordo com a quantidade de pupas no capítulo ($r_s = 0,660$; $p < 0,001$; $n = 3329$; tabela 5). Dos 136 capítulos coletados com mais de um pupário, 49 continham apenas um parasitado (36,02%). Nem sempre todos os pupários de *Trupanea* em um capítulo apresentavam parasitismo.

Tentativas de manutenção de adultos de *Trupanea* no laboratório chegaram a um tempo de sobrevivência de no máximo 3 dias. Durante todo o período de campo, apenas foi avistada uma fêmea de *Trupanea* em *T. adenantha*. Esta encontrava-se pousada, imóvel sob uma folha e ficou nesta posição por mais de 40 minutos. Esta observação foi feita aproximadamente às 12:00 horas, e tal comportamento é conhecido para tefritídeos nas horas mais quentes do dia (Malavasi *et al.*, 1983).

Trupanea foi a espécie mais abundante entre julho e agosto e novembro e dezembro de 1995 (períodos 1 e 2 de coleta). Sua densidade (indivíduos por 100 capítulos), entretanto, apresentou queda contínua em todos os períodos de coleta (figura 18a). *Trupanea* foi então a espécie mais abundante justamente nos dois períodos do ano em que os capítulos se mostraram maiores (figura 16), além de o período julho-agosto ter apresentado um inverno fraco, com temperaturas (ver figura 4).

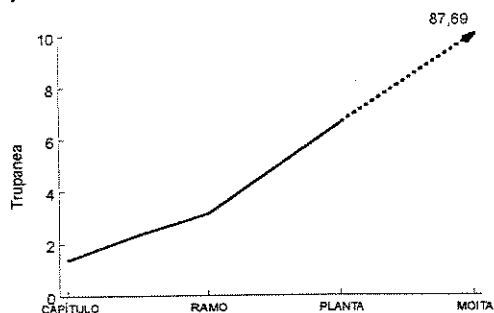
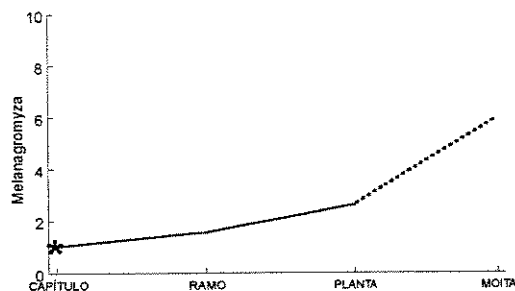
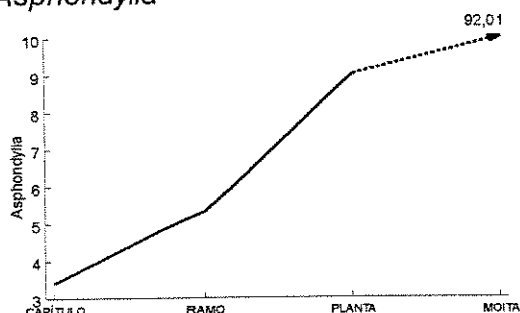
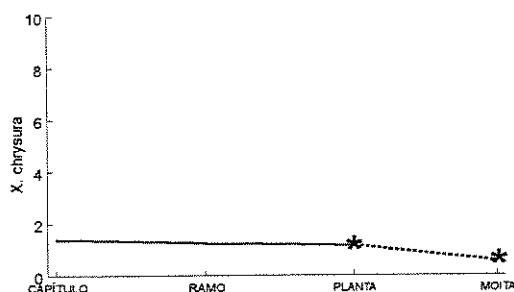
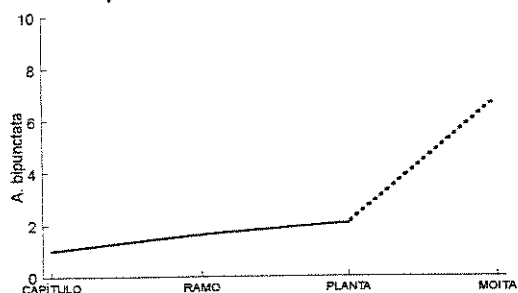
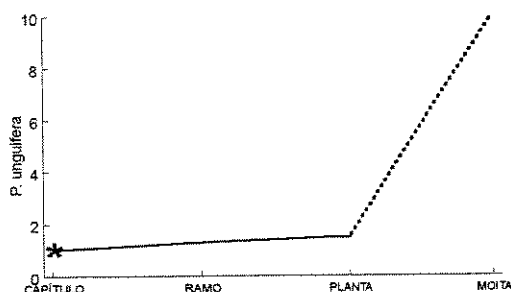
a) *Trupanea*b) *Melanagromyza*c) *Asphondylia*d) *Xanthaciura chrysura*e) *Adaina bipunctata*f) *Phalonidia unguifera*

FIGURA 17. Valores dos índices de dispersão (I) para as seis espécies endófagas de capítulos de *T. adenantha* em diferentes estruturas da planta hospedeira. a) *Trupanea*; b) *Melanagromyza*; c) *Asphondylia*; d) *Xanthaciura chrysura*; e) *Adaina bipunctata*; f) *Phalonidia unguifera*. Valores de $I = 1$ indicam distribuição aleatória. Valores acima de 1 indicam distribuição agregada e abaixo de 1 distribuição uniforme. A linha que representa a dispersão em moitas é tracejada devido ao pequeno número de moitas utilizadas na análise ($n = 5$). Pontos com (*) indicam distribuição aleatória na estrutura em questão.

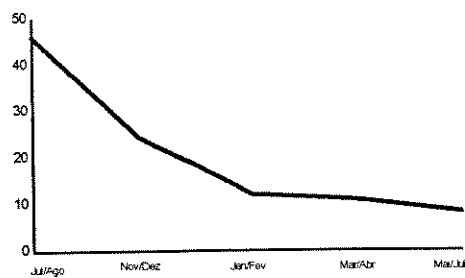
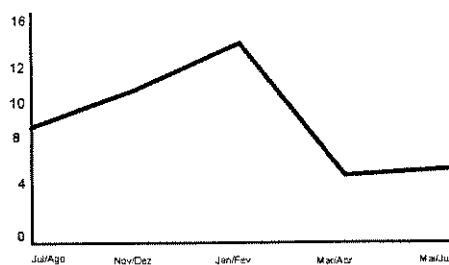
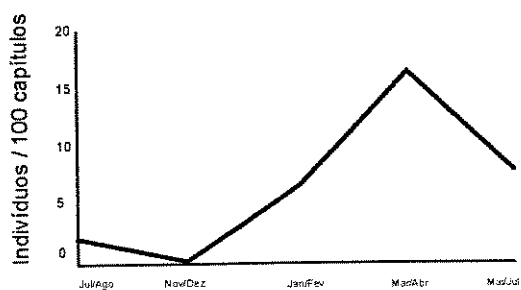
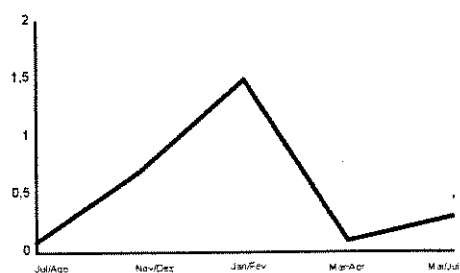
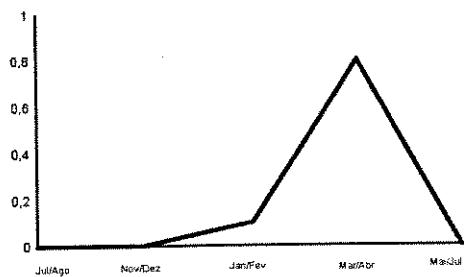
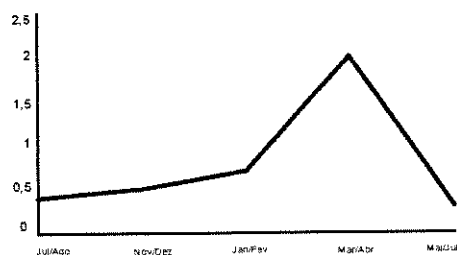
a) *Trupanea*b) *Melanagromyza*c) *Asphondylia*d) *X. chrysura*e) *A. bipunctata*f) *P. unguifera*

FIGURA 18. Número de indivíduos de cada espécie por 100 capitulos, e distribuição nos cinco períodos de estudo. Notar diferentes escalas das ordenadas em cada gráfico.

TABELA 5. Frequência de capítulos contendo insetos endófagos, em 3329 capítulos pertencentes a 295 plantas. Valores para parasitismo são independentes dos valores individuais. Alguns capítulos com um pupário parasitado podem conter mais de um pupário.

Grupo	Espécie	Indivíduos por capítulo								
		1	2	3	4	5	6	8	9	TOTAL
Dip.: Tephritidae	<i>Trupanea</i> sp.	450	103	25	8	0	0	0	0	586
	<i>Trupanea</i> parasitada	224	34	10	3	0	0	0	0	271
Dip.: Tephritidae	<i>Xanthaciura chrysura</i>	14	2	0	0	0	0	0	0	16
	<i>Xanthaciura biocellata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>Xanthaciura</i> parasitada	4	0	0	0	0	0	0	0	4
Dip.: Agromyzidae	<i>Melanagromyza</i> sp.	261	15	1	0	0	0	0	0	277
	<i>Melanagromyza</i> parasitada	155	8	0	0	0	0	0	0	163
Dip.: Cecidomyiidae	<i>Asphondylia</i> sp.	34	18	22	11	6	1	1	1	94
Lep.: Pterophoridae	<i>Adaina bipunctata</i>	9	0	0	0	0	0	0	0	9
Lep.: Tortricidae	<i>Phalonidia unguifera</i>	30	0	0	0	0	0	0	0	30

2.2. *Melanagromyza*

Cada imaturo de *Melanagromyza* consumiu em média $11,73 \pm 2,66$ ($n = 15$) aquênios durante o seu desenvolvimento, consumindo portanto mais aquênios que *Trupanea* ($t = 2,063$; 56 gl; $p=0,044$).

Podem ser encontrados até três pupários de *Melanagromyza* dentro de um capítulo (tabela 5), embora a média seja de 1,1 pupário em capítulos onde ocorreram. Seus pupários, diferentemente dos de *Trupanea* apresentaram distribuição aleatória em capítulos, e agregação em ramos, plantas e moitas (figura 17b).

As larvas de *Melanagromyza* se alimentam, assim como *Trupanea*, de aquênios imaturos, centrais. Apresentam, no entanto, dois sítios distintos de pupação no capítulo. Suas pupas podem ser encontradas no centro do capítulo (31% das ocorrências de pupários), entretanto, sem formarem a “paliçada” característica de *Trupanea*. Contudo, são mais comumente encontradas (69% das vezes), na periferia dos capítulos, entre a última fileira de aquênios e as brácteas, onde se fixam em apenas um aquênio (figura 12). Nesta posição estão altamente vulneráveis a perturbações, como choques ou simples movimento do capítulo pelo vento, que podem facilmente ocasionar sua queda (obs. pess.). Neste estudo, não foi encontrada razão aparente para tal diferenciação comportamental. Não há relação entre o número de larvas de *Melanagromyza* na periferia e presença de *Trupanea* no mesmo capítulo ($\chi^2 = 0,163$; 1 gl.; $p>0,05$; $n = 155$; tabela 6). A presença dos pupários de *Melanagromyza* na periferia dos capítulos também não interfere no parasitismo das pupas ($\chi^2 = 0,256$; 1 gl.; $p>0,05$; $n = 107$; tabela 6).

Dos 294 pupários de *Melanagromyza* coletados nos capítulos, mais da metade estavam parasitados (58,16 %) (tabela 5). O parasitismo, assim como encontrado para *Trupanea*, também foi maior em capítulos com pupas agregadas ($r_s = 0,755$; $p < 0,001$; $n = 3329$). Larvas de *Melanagromyza* também podem escapar de parasitismo em capítulos com ao menos um pupário parasitado. Dos 16 capítulos com mais de um pupário de *Melanaqromyza*, 6 apresentavam apenas um parasitado (37,5%).

TABELA 6. Tabelas de contingência 2X2 para presença de *Melanagromyza* em capítulos de acordo com a presença de *Trupanea* (n=155), ou parasitismo das pupas (n = 107).

Localização	Espécie / Situação		gl	χ^2	p
<i>Melanagromyza</i>	<i>Trupanea</i>		1	0,16	0,69
	Presente	Ausente			
Periferia	9	98			
Centro	5	43			
<i>Melanagromyza</i>	Parasitismo		1	0,26	0,61
	Sim	Não			
Periferia	58	16			
Centro	24	9			

Um indivíduo de *Melanagromyza* foi avistado uma vez no campo, por volta de 10:00 horas da manhã, sobre um botão fechado ainda muito no início de desenvolvimento. O botão foi circundado pelo indivíduo mais de uma vez antes de se retirar. O botão foi então coletado e dissecado, não havendo sinal de ovos. Caso esta observação ter sido de uma fêmea procurando sítios de oviposição, *Melanagromyza* provavelmente será o primeiro grupo a ocupar os capítulos de *T. adenantha*, dado o estágio muito inicial de desenvolvimento do capítulo.

Melanagromyza foi a segunda espécie mais abundante de julho a dezembro de 1995 passando a ser a mais abundante em janeiro e fevereiro de 1996 (figura 18b).

2.3. *Asphondylia*

Cada larva de *Asphondylia* se alimenta de apenas uma flor, onde provoca crescimento anormal do tubo floral, caracterizando a galha. Tal crescimento impede o desenvolvimento normal do aquênio, provavelmente inviabilizando o fruto (figura 13). *Asphondylia* chega a infestar até nove flores em um capítulo (tabela 5), com média de 2,5 galhas por capítulo. Sua distribuição se mostrou agregada em todos os níveis estruturais analisados, especialmente em moitas, com o gráfico de dispersão muito semelhante ao de *Trupanea* (figura 17c).

Asphondylia praticamente apenas ocorreu a partir de janeiro de 1996, no verão. Foi a espécie mais freqüente em março e abril de 1996, apresentando pico de ocorrência no outono (figura 18c).

A dissecção dos capítulos não permitiu identificar parasitismo nestas galhas.

A outra espécie de Cecidomyiidae obtida dos capítulos não produz dano aparente, sendo identificada como *Lestodiplosis* sp., uma espécie predadora. Esta espécie só ocorreu praticamente no último período de coletas.

2.4. *Xanthaciura*

Apenas um indivíduo de *X. biocellata* foi obtido dos capítulos coletados (tabela 5), indicando que tal ocorrência é muito rara na área de estudo, e provavelmente possui outro(s) hospedeiros na área.

O comportamento de alimentação e pupação dos imaturos de *Xanthaciura chrysur* é muito semelhante ao de *Trupanea*, mas não constrói a “paliçada” em torno da pupa. Devido ao pequeno número de indivíduos obtidos de *X. chrysur*, não foi possível comparar o número de aquênios danificados por esta espécie (9 e 10 aquênios, $n = 2$) com *Melanagromyza* ou *Trupanea*.

Foram encontrados até dois pupários desta espécie em capítulos (tabela 5), com média 1,1 pupário por capítulo atacado. Entretanto a distribuição de *X. chrysur* se mostrou muito distinta das outras espécies, apresentando fraca agregação em capítulos e ramos e distribuição aleatória em plantas e moitas (figura 17d). Este resultado sugere ser *X. chrysur* a espécie com maior mobilidade, não apresentando distribuição agregada nas moitas coletadas, como as outras espécies estudadas.

Dos 18 pupários de *Xanthaciura chrysur* obtidos nas coletas (ver métodos para explicação da atribuição dos pupários neste gênero), apenas 4 estavam parasitados (22,22%) (tabela 5). O baixo parasitismo encontrado para esta espécie está provavelmente vinculado à baixa ocorrência desta nas coletas.

X. chrysur praticamente só ocorreu entre novembro de 1995 e fevereiro de 1996, em pleno verão (figura 18d). Esta é uma espécie generalista (Projeto Biodiversidade de Fitófagos de Compostas, dados não publicados), e seu pico de ocorrência em *Trichogoniopsis* está provavelmente condicionado pela floração de outras espécies de Eupatorieae na Serra do Japi.

2.5. Lepidoptera endófagos

As duas espécies de Lepidoptera consomem preferencialmente flores imaturas de mais de um capítulo, podendo também utilizar aquênios maduros, quando nos últimos estádios e quando há falta de flores novas. Suas larvas percorrem vários capítulos num mesmo ramo floral. Suas pupas são encontradas no centro do capítulo, entre os tubos florais, sempre uma pupa por capítulo (tabela 5). O casulo de *Phalonidia unguifera* (Tortricidae) ultrapassa a fileira de flores, “emergindo” e tornando-se bem visível após a emergência do adulto, sendo desta forma facilmente detectável a olho nu. O casulo de *Adaina bipunctata* (Pterophoridae) continua entre as flores após a emergência do adulto, somente sendo detectado com a dissecação do capítulo.

Embora a biologia das duas espécies seja muito semelhante, suas distribuições não o foram. *Adaina bipunctata* apresentou distribuição aleatória em capítulos, mas mostrou-se agregada em ramos, plantas e moitas (figura 17e). Já *P. unguifera* apresentou distribuição aleatória em capítulos, ramos e plantas, mostrando-se agregada somente em moitas (figura 17f).

A ocorrência das duas espécies também se mostrou levemente diferenciada. *Phalonidia unguifera* ocorreu em todos os períodos de coleta, entretanto em densidades muito baixas, apresentando um pico entre março e abril (figura 18f). *Adaina bipunctata* somente ocorreu entre janeiro e abril, com pico de ocorrência entre março e abril, e mesmo assim em densidades ainda muito baixas (figura 18e).

3. PLANTAS EM MOITAS E ISOLADAS

3.1 Plantas em moitas

O tamanho da moita se mostrou um bom previsor da riqueza de espécies de endófagos encontradas em capítulos de *T. adenantha*. A maior moita coletada teve área de 150 m², comportando sete espécies, ao passo que plantas isoladas (moita com 0,25 m²) apresentaram uma média de 1,27 espécies associadas (figura 19). Este resultado, associado aos diagramas de dispersão, sugere que para a maioria das espécies a moita seja um forte fator, influenciando o estabelecimento, tamanho e/ou persistência das populações ocorrentes.

Metade das espécies não colonizaram todas as moitas (tabela 7 e figura 20). O tamanho de moitas se mostrou crítico para algumas espécies. Somente *Trupanea*, *Melanagromyza* e *X. chrysura* ocorreram em todas as moitas. *Asphondylia* somente não ocorreu na moita menor, estando presente em moitas com mais de 20 m². As duas espécies de lepidópteros apenas ocorreram em moitas com mais de 100 m².

A presença de *Asphondylia* e *P. unguifera* em plantas isoladas pode indicar a ocorrência ocasional destas espécies devido à migração, provavelmente não serão capazes de permanecer nestes indivíduos.

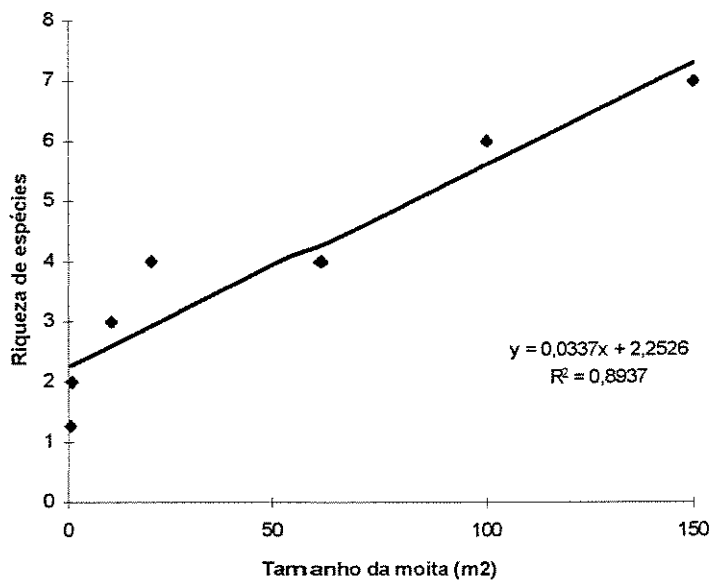


FIGURA 19. Gráfico de regressão entre a área ocupada por uma moita ou planta isolada e sua riqueza em espécies.

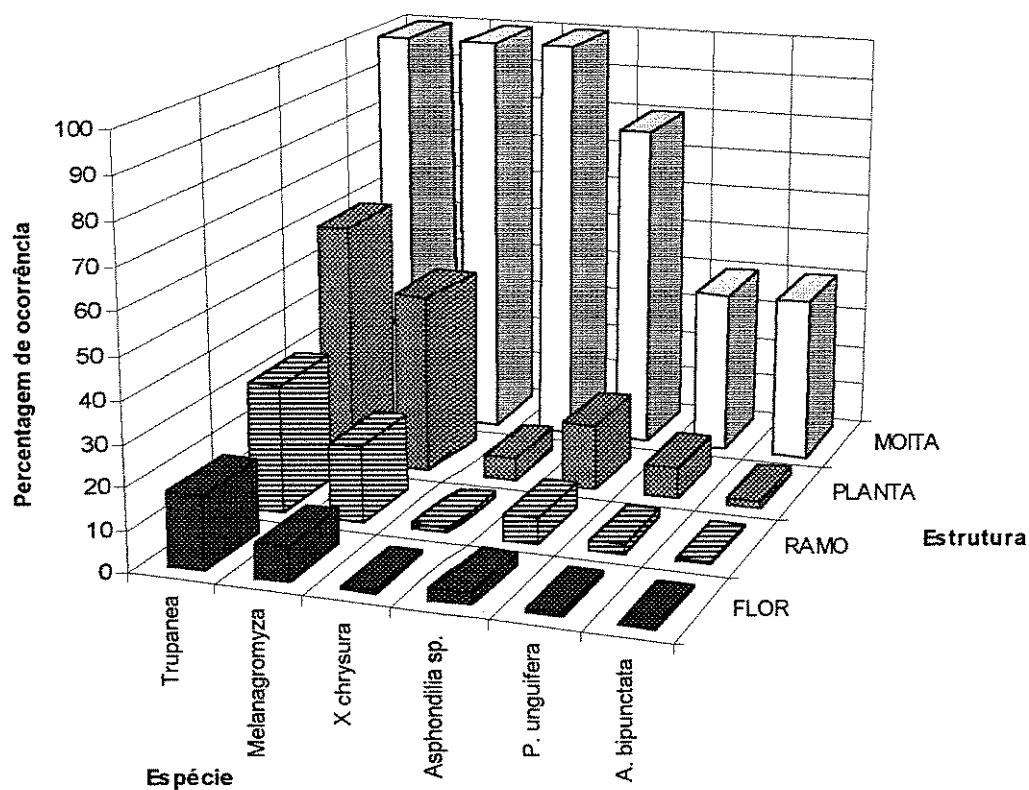


FIGURA 20. Proporção de estruturas, nos diferentes níveis hierárquicos estudados, infestadas pelas várias espécies que emergem de capítulos de *T. adenantha*.

TABELA 7. Número de plantas, capítulos total (incluindo todas as fases), capítulos maduros, insetos emergentes por moita e soma em plantas isoladas. Valores em itálico representam a proporção de indivíduos ou dano por 100 capítulos.

Moita	Tamanho (m ²)	Plantas	Capítulo	CapMad	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	X chry	X bio	Dano
1	150	73	2214	853	315 <i>37,7</i>	73 <i>8,6</i>	8 <i>0,9</i>	15 <i>1,8</i>	151 <i>17,7</i>	3 <i>0,3</i>	1 <i>0,1</i>	513 <i>60,1</i>
2	20	46	1223	501	81 <i>16,2</i>	32 <i>6,4</i>	0	0	5 <i>1,0</i>	2 <i>0,4</i>	0	185 <i>39,9</i>
3	10	25	668	271	40 <i>14,8</i>	36 <i>13,3</i>	0	0	0	2 <i>0,7</i>	0	118 <i>43,5</i>
4	60	53	1503	568	128 <i>22,5</i>	44 <i>7,7</i>	0	0	38 <i>6,7</i>	4 <i>0,7</i>	0	239 <i>42,1</i>
5	100	48	1409	535	93 <i>17,4</i>	39 <i>7,3</i>	1 <i>0,2</i>	7 <i>1,3</i>	18 <i>3,4</i>	5 <i>0,9</i>	0	221 <i>41,3</i>
Isoladas		38	1302	484	56 <i>11,6</i>	56 <i>11,6</i>	0	8 <i>1,6</i>	21 <i>4,3</i>	2 <i>0,4</i>	0	193 <i>39,9</i>
Total		295	8604	3329	763	294	9	30	233	18	1	1537

3.2. Plantas em moitas X isoladas

Plantas isoladas se mostraram mais altas que plantas em moitas, com uma tendência a apresentar um maior número de ramos florais, e maior número total de capítulos (todos os estágios) na planta (tabela 8). Embora plantas agregadas e isoladas não tenham mostrado diferenças quanto ao número de capítulos maduros, plantas em moitas apresentaram capítulos maiores que os coletados de plantas isoladas (tabela 8).

Somando-se todos os períodos de coletas, observa-se que plantas isoladas apresentaram maior proporção de capítulos no último estágio de desenvolvimento (dispersão) ($\chi^2 = 7,68$; 1gl; $p < 0,001$) e menor proporção de capítulos jovens (pré-ântese) ($\chi^2 = 6,06$; 1gl; $p < 0,021$) que plantas agregadas. Pequenas diferenças na proporção de capítulos nas várias fases foram encontradas também nos períodos de coletas individuais, como mostra a figura 15. Estes resultados sugerem que capítulos em moitas têm tempo de desenvolvimento mais lento que capítulos de plantas isoladas.

TABELA 8 . Média e desvio padrão de características de plantas presentes em moitas (agregadas) e isoladas

Atributo	Origem da Planta	
	Moita	Isolada
Altura (m) t = 3,578; 43,1 gl; p = 0,000	94,33 $\pm$ 23,12 n = 219	111,00 $\pm$ 25,97 n = 35
Número de ramos florais t = 1,954; 41,8gl.; p = 0,057	5,00 $\pm$ 3,94 n = 257	6,97 $\pm$ 6,04 n = 38
Número de capítulos t = 1,590; 293 gl; p = 0,057	28,41 $\pm$ 20,85 n = 257	34,26 $\pm$ 23,28 n = 38
No capítulos maduros t = 1,263; 293 gl; p = 0,208	11,34 $\pm$ 7,59 n = 257	13,03 $\pm$ 8,36 n = 38
Peso de capítulos maduros (mg) t = 3,031; 691,4 gl.; p = 0,003	41,42 $\pm$ 16,79 n = 2845	39,09 $\pm$ 15,47 n = 584

Plantas em moitas e isoladas não mostraram diferença na probabilidade de ataque por endófagos, testando-se uma planta por moita ($\chi^2 = 0,410$; 1gl; $p = 0,522$; $n = 43$; tabela 9). Capítulos de plantas em moitas e isoladas também não apresentaram diferenciação de ataque, se consideradas uma planta por moita ($\chi^2 = 1,304$; 1gl; $p = 0,253$; $n = 534$; tabela 10).

Plantas isoladas foram encontradas por endófagos nas mesmas proporções que plantas agregadas, embora os capítulos de plantas isoladas tenham sido menos atacados por endófagos, quando consideradas todas as plantas coletadas (figura 21).

Trupanea foi a espécie com maior diferenciação de ataque entre os dois grupos de plantas (figura 21). Embora suas frequências não tenham mostrado diferenciação nas análises de qui-quadrado, com uma planta por moita, ($\chi^2 = 1,529$; 1gl; $p = 0,216$; $n=43$; tabela 9), um maior número de indivíduos por 100 capítulos foi encontrado ($24,0 \pm 55,5$) em relação a plantas isoladas ($11,6 \pm 39,0$) ($t = 2,05$; $gl = 532$; $p < 0,05$). Também não houve diferenciação no número de capítulos atacados em plantas isoladas e agregadas ($\chi^2 = 2,654$; 1gl; $p = 0,103$; $n = 534$; tabela 10).

Melanagromyza atacou plantas isoladas e agrupadas nas mesmas proporções ($\chi^2 = 0,025$; 1 gl; $p=0,874$; $n=43$; tabela 9), assim como capítulos nestas ($\chi^2=0,080$; 1gl; $p = 0,637$; $n = 534$; tabela 10). Também apresentou densidades semelhantes (ind. / 100 caps.) entre plantas isoladas ($11,2 \pm 38,5$) e em moitas ($12,0 \pm 35,7$) ($t = 0,08$; $gl = 532$; $p = 0,94$). No conjunto total de dados, por outro lado, *Melanagromyza* atacou mais capítulos em plantas isoladas (figura 21).

As outras espécies juntas ocuparam a mesma proporção de capítulos nos dois grupos de hospedeiras (tabelas 11 e 12 e figura 21).

TABELA 9. Tabelas de contingência 2X2 para presença de *Trupanea*, *Melanagromyza* e dano em geral em plantas isoladas (n = 38) e em moitas (n=5).

Espécie/ Situação	Agregação		gl	χ^2	p =
	Moita	Isolada			
<i>Trupanea</i>					
Presente	4	15			
Ausente	1	23	1	1,529	0,216
<i>Melanagromyza</i>					
Presente	2	20			
Ausente	3	18	1	0,025	0,874
<i>Dano</i>					
Presente	5	29			
Ausente	0	9	1	0,410	0,522

Tabela 10. Tabelas de contingência 2X2 para presença de *Trupanea*, *Melanagromyza* e dano em geral em capítulos de plantas isoladas (n = 484) e em moitas (n =50).

Espécie/ Situação	Agregação		gl	χ^2	p
	Moita	Isolada			
<i>Trupanea</i>					
Presente	9	46			
Ausente	41	438	1	2,654	0,103
<i>Melanagromyza</i>					
Presente	5	51			
Ausente	45	433	1	0,080	0,637
<i>Dano</i>					
Presente	18	132			
Ausente	32	352	1	1,304	0,253

TABELA 11. Frequência de capítulos contendo insetos endófagos, em 257 plantas pertencentes a 5 moitas.

	Indivíduos por planta											TOTAL
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	>10	
<i>Trupanea</i> sp.	45	32	24	12	11	5	4	4	3	2	19	161
<i>Xanthaciura chrysur</i>	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14
<i>Melanagromyza</i> sp.	52	22	19	6	8	1	1	1	0	0	0	110
<i>Adaina bipunctata</i>	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Phalonidia unguifera</i>	11	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	16
<i>Asphondylia</i> sp.	10	3	9	4	1	2	2	0	3	3	4	41

TABELA 12. Frequência de capítulos contendo insetos endófagos, em 38 plantas isoladas.

	Indivíduos por planta											TOTAL
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	>10	
<i>Trupanea</i> sp.	6	1	2	2	1	1	1	0	0	0	1	15
<i>Xanthaciura chrysur</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Melanagromyza</i> sp.	9	2	5	2	0	0	1	0	0	0	1	20
<i>Phalonidia unguifera</i>	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Asphondylia</i> sp.	2	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	6

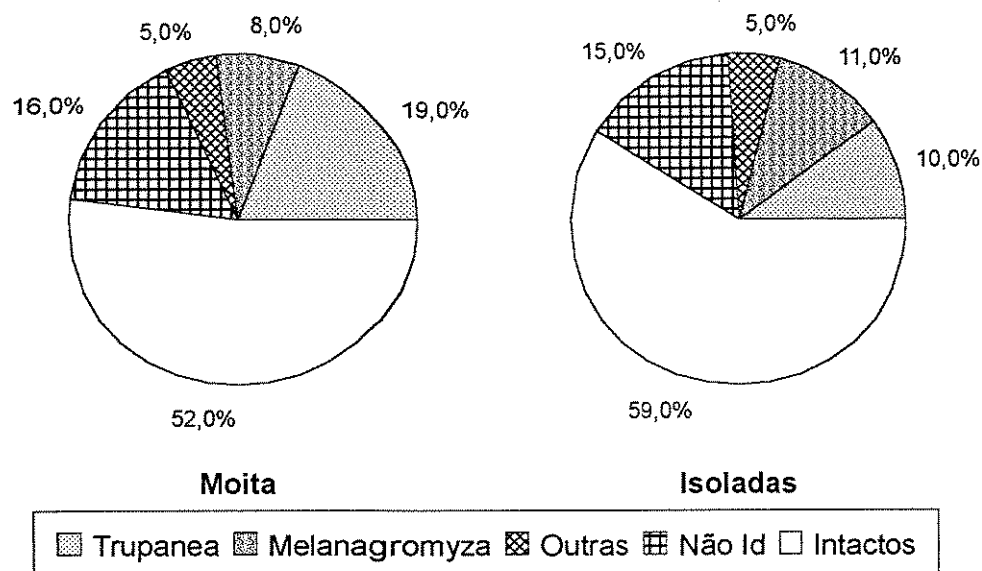


FIGURA 21. Proporção de capítulos de *T. adenantha* com e sem herbivoria coletados de plantas isoladas ($n = 38$) e em moitas ($n = 257$).

4. OCORRÊNCIA DE ENDÓFAGOS

Dos 3329 capítulos analisados, 1535 (46,1%) apresentaram algum tipo de dano. A proporção de capítulos danificados variou entre 33,1% em julho de 1995 e 61,3% em julho de 1996 (tabela 4). A variação de intensidade de dano não acompanhou mudanças na floração (setembro-outubro) e escassez progressiva dos capítulos.

Embora a diferença de peso dos capítulos com dano ($x = 40,45\text{mg} \pm 16,99$; $x \pm dp$; $n = 1537$) e sem dano ($x = 41,63\text{mg} \pm 16,28$; $n = 1792$) tenha sido significativa ($t = 2,058$; $gl = 3327$; $p < 0,05$; figura 22), as médias são muito próximas. As diferenças no tamanho dos capítulos ocupados, para cada espécie será discutido mais à frente.

Foram encontradas até quatro pupários de *Trupanea* sp. e três de *Melanagromyza* sp., assim como até nove galhas de *Asphondylia* por capítulo, mostrando que estas co-ocorrências intraespecíficas e interespecíficas são possíveis, mas pouco freqüentes (tabelas 5 e 13). Na maior parte das vezes, é encontrado apenas um indivíduo por capítulo. A co-ocorrência intraespecífica ocorre mais freqüentemente em *Trupanea* e em *Asphondylia*, devido à sua maior abundância e distribuição agregada.

Já a co-ocorrência em ramos (tabela 14) e plantas (tabelas 15 e 16) se mostrou bem mais freqüente, sugerindo a presença de diferentes processos atuando nestes níveis.

Análises de ocorrência e co-ocorrência em espécies individuais foram feitas principalmente através de regressões logísticas. As tabelas de resultados das regressões apenas apresentam os modelos melhor ajustados segundo os métodos de G, p^2 e AIC, como descrito nos procedimentos. Demais modelos para comparação encontram-se no apêndice.

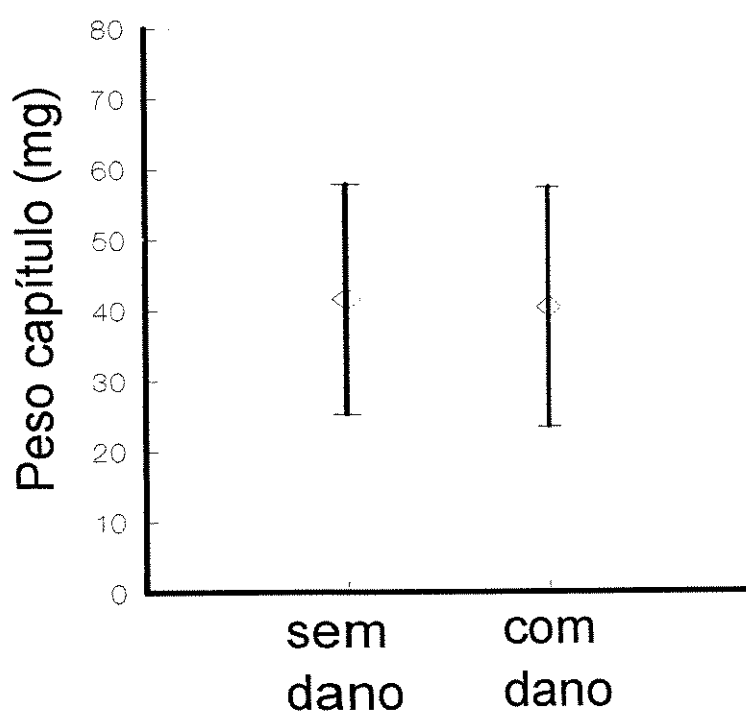


FIGURA 22. Média e desvio padrão do peso (mg) de capítulos intactos e com dano.

Embora os valores sejam semelhantes, as diferenças se mostraram significativas ($t = 2,043$; $gl = 3327$; $p = 0,04$).

TABELA 13. Número de capítulos de *T. adenantha* com co-ocorrências intra (diagonal) e interespecíficas.

	<i>Trupanea</i>	<i>X. chrysura</i>	<i>Melanagromyza</i>	<i>A. bipunctata</i>	<i>P. unguifera</i>	<i>Asphondylia</i>
<i>Trupanea</i>	136					
<i>X. chrysura</i>	1	2				
<i>Melanagromyza</i>	24	1	16			
<i>A. bipunctata</i>	0	0	0	0		
<i>P. unguifera</i>	2	0	1	0	0	
<i>Asphondylia</i> sp.	13	0	4	1	2	60

TABELA 14. Frequência de co-ocorrências em 1110 ramos de 295 plantas. Valores na diagonal indicam co-ocorrências intraespecíficas.

	<i>Trupanea</i>	<i>X. chrysura</i>	<i>Melanagromyza</i>	<i>A. bipunctata</i>	<i>P. unguifera</i>	<i>Asphondylia</i>
<i>Trupanea</i>	166					
<i>X. chrysura</i>	6	2				
<i>Melanagromyza</i>	70	3	62			
<i>A. bipunctata</i>	1	0	0	1		
<i>P. unguifera</i>	8	0	4	0	5	
<i>Asphondylia</i>	20	0	5	2	6	48

TABELA 15. Frequência de co-ocorrências em 257 plantas em moitas. Diagonal indica co-ocorrência intraespecífica. Valores em *itálico* representam a proporção de plantas em cada célula.

	<i>Trupanea</i>	<i>X. chrysur</i>	<i>Melanagromyza</i>	<i>A. bipunctata</i>	<i>P. unguifera</i>	<i>Asphondylia</i>
<i>Trupanea</i>	116 <i>45,1%</i>					
<i>X. chrysur</i>	9 <i>3,5 %</i>	2 <i>0,8%</i>				
<i>Melanagromyza</i>	77 <i>30,0%</i>	9 <i>3,5%</i>	58 <i>22,6%</i>			
<i>A. bipunctata</i>	4 <i>1,6%</i>	0	3 <i>1,2%</i>	3 <i>1,2%</i>		
<i>P. unguifera</i>	8 <i>3,1%</i>	1 <i>0,4%</i>	7 <i>2,7%</i>	1 <i>0,4%</i>	5 <i>1,9%</i>	
<i>Asphondylia</i>	24 <i>9,3%</i>	1 <i>0,4%</i>	16 <i>6,2%</i>	2 <i>0,8%</i>	7 <i>2,7%</i>	31 <i>12,1%</i>

TABELA 16. Frequência de co-ocorrências em 38 plantas isoladas. Diagonal indica co-ocorrências intraespecíficas. Valores em *itálico* representam a proporção de plantas em cada célula.

	<i>Trupanea.</i>	<i>X. chrysur</i>	<i>Melanagromyza</i>	<i>P. unguifera</i>	<i>Asphondylia</i>
<i>Trupanea</i>	9 <i>23,7%</i>				
<i>X. chrysur</i>	1 <i>2,6%</i>	0			
<i>Melanagromyza</i>	8 <i>3,1%</i>	1 <i>2,6%</i>	11 <i>28,9%</i>		
<i>P. unguifera</i>	3 <i>7,9%</i>	0	3 <i>7,9%</i>	2 <i>5,3%</i>	
<i>Asphondylia</i>	4 <i>10,5%</i>	0	2 <i>5,3%</i>	2 <i>5,3%</i>	4 <i>10,5%</i>

4.1. *Trupanea*

Foram encontradas até quatro pupários de *Trupanea* em capítulos de *T. adenantha*. A ocorrência desta espécie mostrou-se relacionada a capítulos maiores, em plantas em moitas (F = 14,039; gl = 4 / 2840; p < 0,001; n = 2845; figura 23a), e apresentou uma tendência em plantas isoladas (F = 2,411; gl = 3 / 480; p < 0,07; n = 484; figura 23b).

Trupanea e *Melanagromyza* (a segunda espécie mais abundante) apresentaram associação negativa em capítulos, quando considerados todos os capítulos coletados ($\chi^2 = 15,979$; 1gl; p < 0,001; tabela 17) e também quando considerados capítulos em ramos onde as duas espécies estavam presentes ($\chi^2 = 18,089$; 1gl; p < 0,001; tabela 18).

Análises de qui-quadrado não demonstraram a manutenção da associação negativa entre *Trupanea* e *Melanagromyza* em ramos, em sua totalidade ($\chi^2 = 0,722$; 1gl; p = 0,395; tabela 17), ou em ramos de plantas onde as duas espécies co-ocorreram ($\chi^2 = 1,201$; 1gl; p = 0,273; tabela 18). Por outro lado, *Trupanea* apresentou uma tendência a utilizar as mesmas plantas que *Melanagromyza* ($\chi^2 = 2,753$; 1gl; p = 0,097; tabela 17) (ver tabelas 12 a 16, para a freqüências de capítulos, ramos e plantas com co-ocorrências intra e interespecíficas).

Modelos de regressão logística para a presença de *Trupanea* em capítulos (tabela 19) foram melhor ajustados no subconjunto de "ramos ocupados" (onde pelo menos uma das três espécies mais freqüentes: *Trupanea*, *Asphondylia* e *Melanagromyza* ocorreram; ver procedimentos). A presença de *Trupanea* em capítulos mostrou associação positiva com peso do capítulo, e peso médio dos capítulos no mesmo ramo. Também mostrou associação negativa com a presença de *Asphondylia* (a terceira espécie em abundância) no mesmo capítulo, e pela abundância média de *Asphondylia* no ramo (tabela 19 cap h e o). Embora a presença de *Melanagromyza* no mesmo capítulo mostre associação negativa com a presença de *Trupanea*, o número médio de *Melanagromyza* no mesmo ramo não apresentou associação significativa (tabela 19 cap o). Indivíduos de *Trupanea*, *Asphondylia*

e *Melanagromyza* co-ocorrem em capítulos com menor frequência que o esperado ao acaso, enquanto a resposta à presença destas espécies em ramos variou. Este resultado pode ter sido devido ao fato de *Asphondylia* ter apresentado forte agregação em capítulos e ramos, enquanto *Melanagromyza* mostrou distribuição praticamente aleatória nestas duas estruturas.

Modelos ajustados por regressões logísticas estimaram temperatura e pluviosidade do mês de coleta como os melhores parâmetros ambientais explicando a ocorrência de *Trupanea* em capítulos, ao invés de período de coleta (tabela 19 cap h e o). Assim, a presença de *Trupanea* em capítulos é associada negativamente à pluviosidade e temperatura (embora esta última não significativa). Já sua presença em ramos e plantas foi melhor explicada pelo período de coleta (tabela 19 ramo e planta), indicando que a distribuição desta espécie não apresentou flutuações irregulares.

4.2. *Melanagromyza*

Melanagromyza sp. foi encontrada em capítulos menores ($35,80 \pm 15,04$ mg; $n = 277$) que os ocupados por *Trupanea* sp. ($46,03 \pm 17,03$; $n = 586$) ($t = 8,219$; $gl = 545,3$; $p < 0,001$; figura 24), apresentando pouca sobreposição do tamanho (peso) do capítulo utilizado entre as duas espécies (fig. 25).

Foram encontrados até três pupários de *Melanagromyza* em capítulos. Esta espécie tende a ocorrer e co-ocorrer em capítulos menores, tanto em moitas ($F = 7,281$; $gl = 2 / 2842$; $p = 0,001$; $n = 2845$; figura 23c), quanto em plantas isoladas ($F = 5,658$; $gl = 3 / 480$; $p = 0,001$; $n = 484$; figura 23d). Este resultado sugere que *Melanagromyza* esteja, de alguma forma, impedindo o desenvolvimento normal do capítulo, fazendo com que este não atinja seu tamanho normal.

TABELA 17. Tabelas de contingência 2X2 para presença de *Trupanea* e *Melanagromyza* em 3329 capítulos, 1110 ramos e 295 plantas. Células com a principal contribuição ao valor de χ^2 : (†) Observado < Esperado. (◇) Observado > Esperado.

Espécie	Espécie		gl	χ^2	p
Capítulos					
	<i>Melanagromyza</i>				
<i>Trupanea</i>	Ausente	Presente			
Presente	2490	253			
Ausente	562	24 †	1	15,979	0,000
Ramos					
	<i>Melanagromyza</i>				
<i>Trupanea</i>	Ausente	Presente			
Presente	627	136			
Ausente	277	70	1	0,722	0,395
Plantas					
	<i>Melanagromyza</i>				
<i>Trupanea</i>	Ausente	Presente			
Presente	74	45			
Ausente	91	85 ◇	1	2,753	0,097

TABELA 18. Tabelas de contingência 2X2 para presença de *Trupanea* e *Melanagromyza* em 313 capítulos de ramos onde as duas espécies co-ocorreram, e 386 ramos de plantas onde as duas espécies co-ocorreram.

Espécie	Espécie		gl	χ^2	p
Capítulos					
	<i>Melanagromyza</i>				
<i>Trupanea</i>	Ausente	Presente			
Presente	104	69			
Ausente	116	24	1	18,089	0,000
Ramos					
	<i>Melanagromyza</i>				
<i>Trupanea</i>	Ausente	Presente			
Presente	138	68			
Ausente	110	70	1	1,201	0,273

Modelos ajustados para a presença de *Trupanea* em ramos e plantas não mostraram influência significativa de nenhuma das outras espécies de endófagos (tabela 19 ramo e planta). Desta forma, fatores que influenciam a oviposição (e presença no capítulo) de *Trupanea* estão diretamente relacionados a fatores relacionados ao capítulo, não apresentando esta espécie interação com outras nos níveis de ramo ou planta.

Modelos de regressão logística para a presença de *Melanagromyza* em capítulos (tabela 20cap p) foram melhor ajustados no subconjunto de “ramos ocupados” para as abundâncias médias. O modelo de presença de *Melanagromyza* em capítulos para a presença/ausência das outras espécies foi melhor estimado através do conjunto total dos dados (ver tabela 20cap b e apêndice).

A presença de *Melanagromyza* em capítulos foi negativamente correlacionada com o peso do capítulo, e peso médio os capítulos no mesmo ramo; e também apresentou associação negativa com a presença de *Trupanea* no mesmo capítulo, ou com abundância média de *Trupanea* no mesmo ramo (tabela 20cap b e p), corroborando o já encontrado para *Trupanea*. *Melanagromyza* também apresentou associação negativa com a abundância média de *Asphondylia* no ramo (tabela 20cap p), embora a presença de *Asphondylia* no mesmo capítulo não tenha mostrado relação significativa (tabela 20cap b). Embora a equação de *Melanagromyza* em ramos tenha mostrado uma relação positiva com alta abundância média de *A. bipunctata*, o número de ocorrências desta espécie foi muito baixo.

Assim como mostrado como tendência pela análise de qui-quadrado para *Trupanea* e *Melanagromyza* em plantas, a regressão logística confirmou uma convergência de utilização de plantas entre estas duas espécies mais freqüentes. Assim, *Trupanea* e *Melanagromyza* co-ocorrem mais freqüentemente que o esperado nas mesmas plantas, enquanto apresentam associação negativa em capítulos (tabela 20planta d).

A presença de *Melanagromyza* em capítulos se mostrou melhor estimada em modelos de regressão logística pelo período de coletas em modelos binários (apenas presença/ausência de espécies) (tabela 20cap b), e por pluviosidade no mês de coleta em modelos com abundância média das espécies (tabela 20cap p). A presença em ramos foi melhor explicada pelo período de coleta (tabela 20ramo b e f), enquanto a presença em plantas foi melhor explicada por maiores níveis pluviométricos (tabela 20planta d). Estes resultados sugerem uma forte interrelação entre clima (temperatura e pluviosidade) do mês de coleta e período de coleta, que estariam influenciando conjuntamente a presença de *Melanagromyza* em capítulos, ramos e plantas (tabela 20).

4.3. *Asphondylia*

Nos modelos logísticos, *Asphondylia* se mostrou associação positiva com o peso do capítulo individual, assim como a média de peso dos capítulos no mesmo ramo e na mesma planta (tabela 21cap f e n), embora a análise de variância não tenha mostrado diferença de peso entre capítulos atacados e não atacados, tanto em moitas ($F = 1,493$; $gl = 8 / 2836$; $p = 0,154$; $n = 2845$; figura 23e); quanto em plantas isoladas ($F = 0,901$; $gl = 5 / 478$; $p = 0,480$; $n = 484$; figura 23f).

Assim como para *Trupanea* e *Melanagromyza*, *Asphondylia* também respondeu negativamente à presença destas espécies no mesmo capítulo (tabela 21cap f) ou sua abundância média no ramo (tabela 21cap n). A presença de *Asphondylia* no mesmo ramo e mesma planta mostrou associação positiva com a presença de *P. unguifera* (tabela 21ramo b e planta), sugerindo que as duas espécies utilizem ramos e plantas semelhantes. A relação positiva em ramos de plantas com alta abundância média de *Trupanea* (tabela 21ramo f) indica que ambas as espécies possuem preferências semelhantes.

Em plantas, a presença de *Asphondylia* se mostrou positivamente associada à presença de todas as outras espécies (embora apenas *P. unguifera* apresentado resultado

significativo). A exclusão das espécies na fórmula fez com que a equação perdesse grande parte de seu poder explicativo (p^2 passa de 0,265 para 0,198, ver apêndice). Provavelmente estão ocorrendo correlações entre todas as espécies, o que confunde os efeitos de cada uma no modelo.

Modelos estimados através de regressão logística para a presença de *Asphondylia* em relação a variáveis ambientais foram melhor explicados pelo clima do mês (ver apêndice). O clima do mês anterior provavelmente influencia a população de adultos, que são os responsáveis pela população observada quando da emergência dos capítulos. O período de coleta, entretanto, se mostrou um melhor estimador em relação ao clima, na estimativa da presença de *Asphondylia* em capítulos, ramos e plantas (tabela 21).

4.4. *Xanthaciura chrysura*

Xanthaciura chrysura não mostrou relação com tamanho dos capítulos em plantas em moitas ($F = 0,364$; $gl = 2 / 2842$; $p = 0,695$; $n = 2845$; figura 23g). Modelos logísticos para *X. chrysura* (tabela 22cap b e f) relacionaram apenas período de coleta com a sua presença em capítulos. Já a sua presença em ramos mostrou influência de todas as outras espécies em conjunto, embora nenhuma tenha apresentado relação significativa individualmente (tabela 22ramo c e g).

Xanthaciura chrysura é uma espécie generalista, e provavelmente não escolhe os sítios de oviposição em *T. adenantha*, exclusivamente por suas características, já que esta provavelmente não é sua hospedeira principal (Projeto Biodiversidade de Fitófagos de Compostas, dados não publicados) na Serra do Japi.

Regressões logísticas indicaram o período de coleta como melhor estimador da presença de *X. chrysura* em capítulos e plantas (tabela 22cap b e f, planta), enquanto a presença em ramos foi melhor explicada por temperatura e pluviosidade (embora nenhum destes fatores tenha se mostrado significativo) (tabela 22ramo c e g). Assim como o

observado para *Melanagromyza*, tanto período de coleta como clima podem estar interrelacionados afetando a presença desta espécie.

4.5. Lepidoptera

Não foram detectadas nas regressões logísticas relações destes grupos com nenhuma das outras espécies (tabelas 23 e 24). *Phalonidia unguifera* utilizou mesmos ramos e plantas que *Asphondylia* em maior frequência que o esperado ao acaso. Como já indicado, esta associação provavelmente demonstra preferências semelhantes de oviposição pelas fêmeas (tabela 24 ramo b e planta b). A presença de *P. unguifera* em ramos foi melhor ajustada (ainda assim com um coeficiente muito baixo) pela média de todas as outras espécies na planta, embora nenhuma tenha se mostrado significativa (tabela 24 ramo g). Como sugerido para *X. chrysura*, isto pode significar a falta de discriminação de ramos com presença de outras espécies fitófagas pelas fêmeas ao ovipor.

Adaina bipunctata apresentou ocorrência muito baixa durante as coletas. Assim como *P. unguifera*, não mostrou associação com nenhuma outra espécie de endófago no mesmo capítulo (tabela 23 cap d e h). Por outro lado, ocorreu preferencialmente em ramos com alta abundância média de *Asphondylia* (tabela 23 ramo f). Sua presença em ramos e plantas foi influenciada pela presença de todas as outras espécies, e como já comentado, provavelmente por nenhuma. Diferentemente de *P. unguifera*, *A. bipunctata* ocorreu em capítulos maiores (tabela 23 cap d, ramo c e f). A presença de *A. bipunctata* em plantas foi o melhor modelo ajustado (dentre todos os calculados para todas as espécies), apresentando valor de ρ^2 de 0,664, ao passo que nenhuma espécie individual apresentou resultado significativo. Novamente, correlações entre espécies podem estar confundindo os efeitos de cada uma.

Modelos de regressão logística para *P. unguifera* foram melhor ajustados para período de coleta em capítulos (tabela 24 cap b) embora em ramos os parâmetros que

melhor estimaram a variação foram temperatura e pluviosidade (não significativos) (tabela 24 ramo g).

A presença de *A. bipunctata* em capítulos, segundo modelos de regressão logística foi melhor ajustada a temperaturas mais altas e menores níveis pluviométricos (tabela 24 cap d e h). Em ramos e plantas o mesmo padrão se repetiu, embora as variáveis climáticas deixaram de ser significativas (tabela 23 ramo c e planta c).

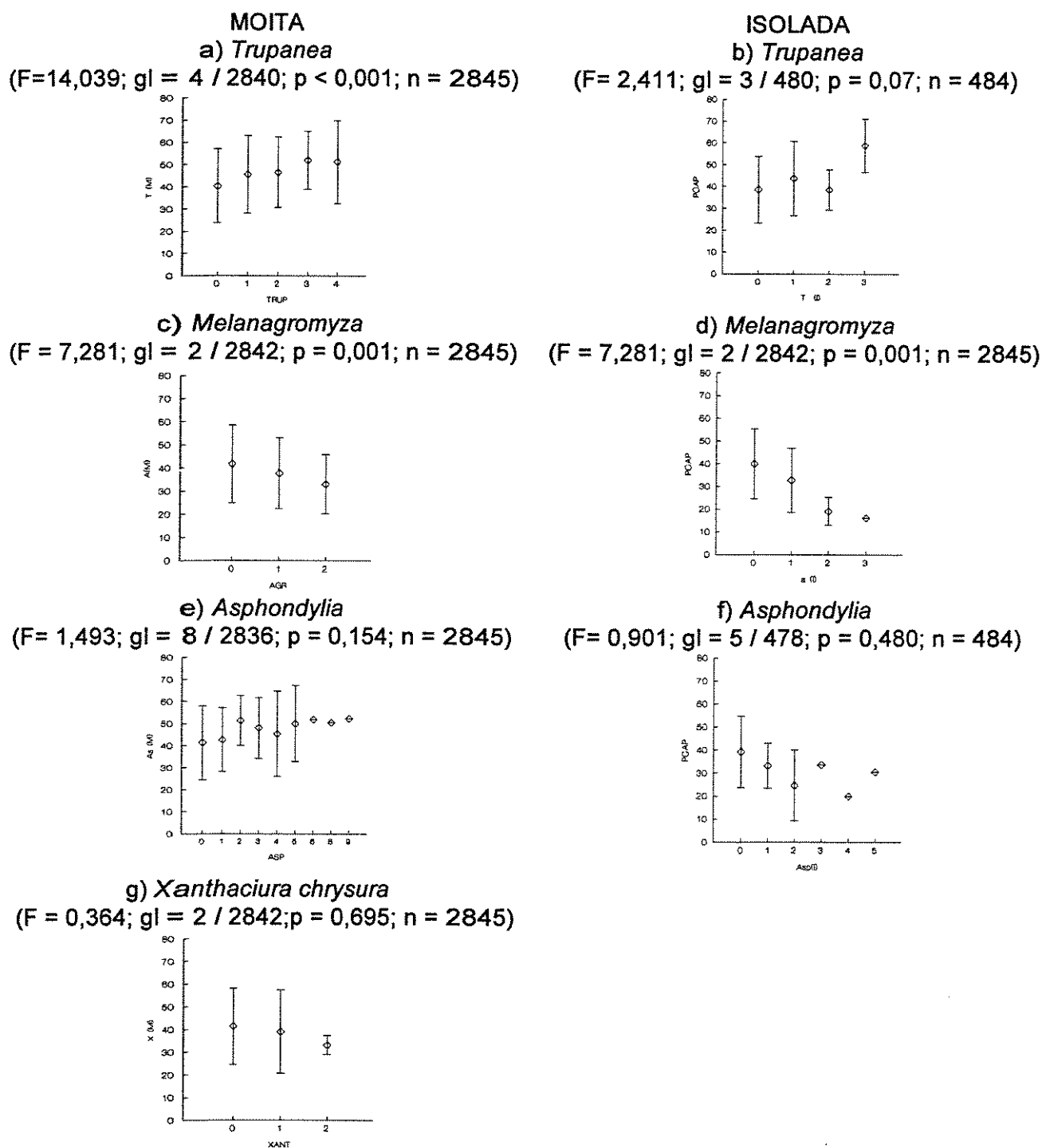


FIGURA 23. Média e desvio padrão de peso (mg) de capítulos com diferentes números de indivíduos das diferentes espécies de Diptera endófagos de *T. adenantha* em moitas e isoladas. a e b) *Trupanea*; c e d) *Melanagromyza*; e e f) *Asphondylia*; g) *X. chrysura*.

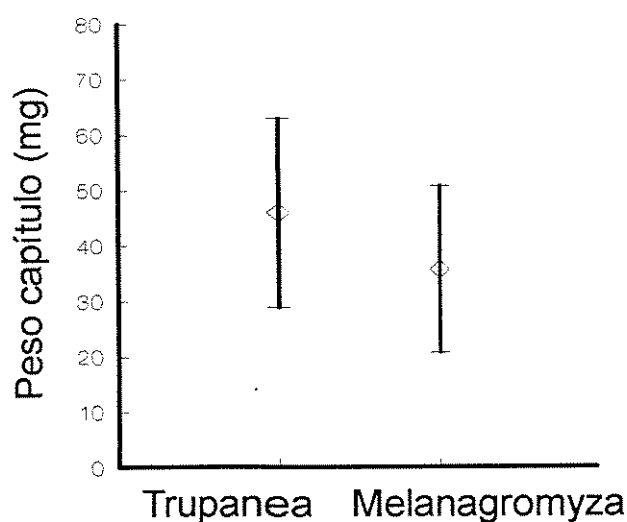


FIGURA 24. Média e erro padrão do peso (mg) de capítulos com *Trupanea* e *Melanagromyza*. Não foram considerados capítulos com co-ocorrências. ($t = 8,8614$; 545,3 gl.; $p = 0,000$; $n = 815$).

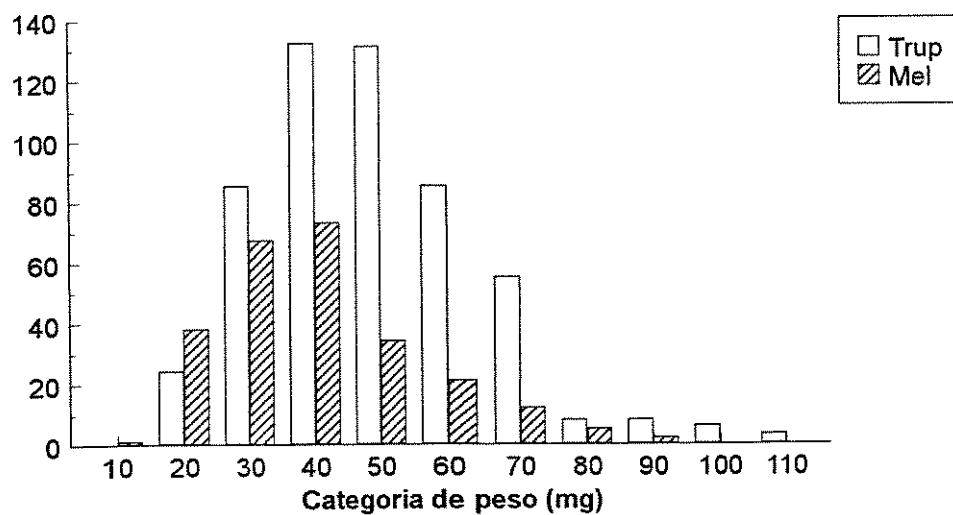


FIGURA 25. Capítulos ocupados por *Trupanea* e *Melanagromyza*, segundo classes de tamanho.

TABELAS 19 a 24. Modelos de regressão logística melhor ajustados para cada espécie individual. Valores em negrito são significativos com $p < 0,050$. Valores seguidos por asterisco (*) são significativos com $p < 0,100$. As letras do modelo remetem ao apêndice.

Observações (oc) ou (tot) em capítulos significam respectivamente o subconjunto de capítulos "ocupados" (onde pelo menos uma das três espécies mais freqüentes ocorreram: *Trupanea*, *Melanagromyza* e *Asphondylia*) e conjunto total de capítulos.

TABELA 19. Modelos de regressão logística para *Trupanea* em *T. adenantha*.

Estrutura	Modelo	Cte	Mel	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	AIC
Cap (oc)	h	-0,507	-1,570			-1,246			+0,006						-0,005	0,078	2170,008
Cap (oc)	o	-0,228	-2,944	+3,395	-0,937	-1,354	+1,286	-0,588	+0,009					-0,010	-0,003	0,102	2123,096
Ramo	b	+0,082				+2,312*			+0,014	-0,895	-2,083	-1,981	-2,427			0,149	1185,546
Ramo	f	+0,093							+0,013	-0,895	-2,077	-1,972	-2,372			0,146	1187,732
Planta	b	+1,946							-1,407	-1,883	-2,044	-2,496				0,105	364,206

TABELA 20. Modelos de regressão logística para *Melanagromyza* em *T. adenantha*.

Estrutura	Modelo	Cte	Trup	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	AIC
Cap (tot)	b	-1,203	-0,917						-0,021	+0,052	+0,045	-1,022	-0,874			0,047	1830,534
Cap (oc)	p	-0,735	-1,829			-4,442			-0,014						+0,002	0,110	1408,932
Ramo	b	-1,267								+0,168	+0,117	-1,555	-0,291			0,050	1019,722
Ramo	f	-1,453	+0,121	+4,129		-0,556				+0,192	+0,329	-1,354	-0,093			0,059	1016,274
Planta	d	-1,121	+0,635												+0,005	0,043	391,338

DISCUSSÃO

1. POOL DE ESPÉCIES E A INTERPRETAÇÃO DE VARIAÇÕES POPULACIONAIS

A fauna de endófagos de compostas na área de estudo não foi avaliada, impedindo maiores generalizações, já que as espécies endófagas poderiam se transferir entre hospedeiras. Esta dinâmica de transferências entre hospedeiras pode ser responsável por parte dos padrões encontrados neste trabalho.

Lewinsohn (1991) e Lewinsohn e Prado (no prelo) detectaram que para endófagos de Asteraceae é muito comum o uso de uma tribo de hospedeiras (considerado monofagia). Esta observação confirma a hipótese de que quanto maior a disponibilidade de espécies de compostas aparentadas, maior influência estas terão na ocorrência e utilização de cada uma das espécies. Este efeito adverso pode ser minimizado se consideradas apenas especialistas na hospedeira em questão (Vitolo e Stiles, 1987; Straw, 1989a; Romstöck-Völkl e Wissel, 1989; Romstöck-Völkl, 1990; Straw, 1991; Freese e Zwölfer, 1996). Outros autores estudaram espécies não-especialistas, mas se detiveram em uma ou poucas espécies de herbívoros (p. ex. Lalonde e Roitberg, 1992 e How, 1993). Por outro lado, outros autores estudaram a fauna associada a apenas uma espécie de hospedeira, e a ausência de dados sobre o pool de espécies na área não interferiu nas conclusões atingidas (Root, 1973; Rigby e Lawton, 1981; Sobhian e Zwölfer, 1985; Freese e Günther, 1991; Root e Cappuccino, 1992; Harrison *et al.*, 1995). A falta de conhecimento do pool de espécies colonizadoras, através da fauna associada a outras espécies na área de estudo, apenas impede que conclusões sejam tomadas sobre a comunidade como um todo, não ameaçando as já atingidas para a população da hospedeira.

2. EFEITO DA AGREGAÇÃO DA HOSPEDEIRA NO ATAQUE DE ENDÓFAGOS

2.1. Tamanho de Moita

Quanto maior a área ocupada por uma moita de *T. adenantha* (ou indivíduo isolado), maior a riqueza de espécies de endófagos associadas aos seus capítulos (figura 19), adequando-se desta forma ao modelo espécie-área. Procurou-se, na medida do possível, empregar o mesmo esforço de amostra nas coletas para as várias moitas, o que, como descrito por Rigby e Lawton (1981), excluiria a hipótese do esforço de amostra e confirmaria o tamanho de moita como um fator importante na manutenção de espécies de herbívoros. A disponibilidade de plantas para coleta não foi entretanto sempre igual em todas as moitas coletadas, o que ocasionou uma tendência à coleta de mais indivíduos em moitas maiores. Das cinco moitas coletadas, entretanto, três (moitas 2, 4 e 5) apresentaram número total de plantas coletadas muito semelhante, somente a moita 5 apresentando mais espécies que as moitas 2 e 4 (ver tabela 7). Pode-se assim considerar que o esforço de amostragem foi então muito semelhante, podendo-se minimizar seus efeitos.

Endófagos de *T. adenantha* apresentaram diferentes capacidades de colonização (proporção de capítulos atacados) de moitas. A porcentagem de capítulos atacados por cada uma das espécies não variou de acordo com o tamanho da moita (ver tabela 7). As mesmas espécies se repetiram em todas as moitas, acrescentando-se mais espécies à medida que o tamanho das moitas aumentou. Enquanto *Trupanea*, *Melanagromyza* e *X. chrysura* estiveram presentes em todas as moitas coletadas, as espécies de microlepidópteros somente ocorreram em plantas isoladas e moitas com mais de 100 m².

Trupanea, *Melanagromyza* e *Xanthaciura chrysura* apresentaram altas taxas de dispersão, encontrando, mas não colonizando todas as moitas da mesma forma. *X. chrysura* apresentou potencial de colonização (proporção de capítulos ocupados) abaixo das espécies supracitadas. Várias hipóteses podem ser levantadas para explicar os padrões de dispersão (presença) e colonização (proporção de capítulos atacados)

encontrados no presente estudo. Moitas da planta hospedeira podem ser consideradas ilhas de recursos, como uma explicação para o efeito espécie-área (Janzen, 1968; 1973; Segara-Carmona e Barbosa, 1992). Esta teoria envolve um equilíbrio dinâmico entre taxas de imigração e extinção, e sustenta que quanto maior a ilha, maior o número de espécies que poderão habitá-la, como encontrado aqui. Além disso, também pode-se dizer que quanto maior o tamanho da moita (ou ilha), maior o número de microhabitats para as espécies colonizadoras (teoria da diversidade de habitats (Williams, 1943; Lewinsohn, 1991 e referências)), assim como maior probabilidade de encontro (Lewinsohn, 1991 e referências). Diamond (1975) definiu o termo “função de incidência” para explicar diferentes capacidades de espécies em colonizar ilhas. Diferentes espécies possuem diferentes capacidades de dispersão, assim como diferentes capacidades de colonização de ilhas dependendo das espécies previamente presentes (Diamond, 1975 e Drake, 1990). Desta forma, algumas espécies com altas taxas de dispersão podem apresentar pouca persistência em ilhas com alta riqueza, enquanto outras espécies somente serão capazes de persistir em grandes ilhas com alta riqueza (Diamond, 1975).

Todas as moitas estudadas apresentaram a mesma proporção de capítulos com marcas de herbivoria (tabela 7). Tanto as moitas, quanto as plantas isoladas analisadas neste estudo foram coletadas em beiras de estrada, apresentando ao menos uma das faces livres de vegetação marginal. Esta característica pode explicar a não observância do padrão encontrado por Bach (1980a, b; 1984), onde grandes populações de herbívoros foram encontradas em moitas pequenas, devido ao “escudo” causado pela vegetação marginal.

2.2. Plantas em Moitas X Isoladas

Plantas isoladas são mais altas e possuem mais ramos florais, assim como mais capítulos maduros que plantas em moitas. Seus capítulos são, entretanto, menores (tabela 8). Plantas isoladas também apresentam menor proporção de capítulos imaturos e maior

proporção de capítulos dispersando sementes (figura 15), o que sugere que capítulos de plantas isoladas têm menor tempo de desenvolvimento.

Duas hipóteses alternativas podem ser levantadas para explicar diferenças em tamanho de plantas isoladas em relação a plantas em moitas:

1. Plantas isoladas estão livres de competição por outras da mesma espécie, podendo se desenvolver mais que plantas em moitas; ou
2. Plantas isoladas são remanescentes ou colonizadores que conseguiram sobreviver em um ambiente adverso. Serão então menos desenvolvidas que plantas em moitas.

Dados deste trabalho refutam a segunda hipótese. Plantas em moitas estão provavelmente enfrentando competição intraespecífica por espaço, mas não por nutrientes, já que seus capítulos são maiores.

A utilização diferencial entre plantas de *T. adenantha* isoladas e agregadas, depende tanto de características dos endófagos ("função de incidência" - Diamond, 1975), quanto de características da hospedeira. Plantas isoladas provavelmente possuem uma "janela de vulnerabilidade à herbivoria" mais estreita que plantas em moitas. Desta forma, capítulos de plantas em moitas possuem um período ótimo para oviposição por endófagos maior que os capítulos de plantas isoladas, estando mais vulneráveis.

Embora plantas isoladas sejam encontradas por endófagos nas mesmas proporções (dispersão) que plantas agregadas, os capítulos de plantas isoladas são menos atacados (colonização) por endófagos. O pequeno número de moitas mantido nas análises não permitiu um teste formal desta hipótese. Para evitar efeitos de pseudo-replicação nos testes de diferenciação entre plantas isoladas e em moitas (todas as espécies com exceção de *Xanthaciura* mostraram distribuição agregada em moitas), estes foram realizados com apenas uma planta por moita. Tal fato entretanto, fez com que o número de plantas analisadas caísse de 245 para 5, o que diminuiu o poder dos testes. Proporcionalmente, entretanto, *Trupanea* é a espécie que apresenta maior diferenciação de ataque entre plantas em moitas e isoladas, utilizando metade dos capítulos de plantas

isoladas em relação a plantas em moitas (figura 21), e ocorrendo em maiores densidades em plantas em moitas. O comportamento de oviposição de *Trupanea*, que discrimina capítulos grandes, pode explicar tal diferenciação de ataque, já que capítulos em plantas isoladas foram significativamente menores. *Melanagromyza* apresentou, por outro lado, tendência a atacar mais capítulos em plantas isoladas (figura 21), embora com as mesmas densidades nestes dois grupos.

3. GUILDAS DE *T. adenantha*

As espécies endófagas de *T. adenantha* podem ser divididas em três guildas:

1. Não-galhadores sésseis - É composta por espécies que se alimentam de aquênios imaturos, e não possuem a capacidade de mudar de capítulo. A esta guilda pertencem as duas espécies mais freqüentes e abundantes durante a coleta: *Trupanea* e *Melanagromyza*, assim como *Xanthaciura chrysura*. Este grupo, embora não galhador, necessita também de estreita sincronização com o hospedeiro, devido ao rápido período de amadurecimento dos aquênios no capítulo.
2. Não-galhadores móveis - É composta por espécies que se alimentam de aquênios imaturos e que consomem aquênios de mais de um capítulo durante seu desenvolvimento. A esta guilda pertencem as duas espécies de microlepidópteros (*Adaina bipunctata* - Pterophoridae e *Phalonidia unguifera* - Tortricidae). As fêmeas destas espécies provavelmente selecionam ramos para ovipor, ao invés de capítulos, já que cada larva precisa se alimentar de vários capítulos. Embora suas larvas sejam capazes de se deslocar entre capítulos num mesmo ramo, acho improvável que haja deslocamento entre ramos.
3. Galhador de tubos florais - A esta guilda pertence *Asphondylia* sp. Apenas uma flor é utilizada durante todo o desenvolvimento larval, havendo o comprometimento de apenas um aquênio por indivíduo.

A composição de guildas de herbívoros endófagos de Asteraceae é determinada por vários tipos de partilha de recurso. Podem ser espaciais (receptáculo, aquênios) ou temporais (Zwölfer, 1980). O receptáculo de *T. adenantha* não é utilizado por nenhuma das espécies de endófagos encontradas na Serra do Japi, o que é incomum em capítulos utilizados por endófagos, já que o receptáculo oferece uma grande fonte de nutrientes (Straw, 1989 a,b). Desta forma, parece haver um “nicho vago” em capítulos de *T. adenantha*.

4. CO-OCORRÊNCIA E COMPETIÇÃO

4.1. Interações entre adultos

Capítulos de Asteraceae podem apresentar desenvolvimento muito rápido. O tempo de desenvolvimento dos capítulos de *T. adenantha* leva de 26 a 50 dias, de botão fechado à dispersão de sementes, dependendo da época do ano (Jorge Rodolfo Lima, em prep.). Desta forma, não só os galhadores necessitam de sincronização de oviposição e desenvolvimento larval com o desenvolvimento floral. O curto período de tempo em que o capítulo está disponível para a oviposição pelas fêmeas, principalmente em plantas isoladas, pode ser uma séria restrição à oviposição para endófagos utilizando esta espécie. Outros trabalhos encontraram resultados semelhantes. A oviposição de *Urophora cardui*, não é limitada somente pelo número de ovos que uma fêmea pode produzir, mas também pelo seu curto período de vida, que nem sempre é suficiente para encontrar capítulos ótimos para oviposição (Freese & Zwölfer, 1996). Da mesma forma, Straw (1991) concluiu que capítulos de *Arctium minus* foram restritos à oviposição de tefritídeos devido à necessidade de sincronização de desenvolvimento larval e floral e à limitação dos adultos em localizar os capítulos.

Tentativas de criação de tefritídeos adultos de *T. adenantha* não apresentaram sucesso por mais de três dias. Embora o tempo de vida destes indivíduos não deva ser tão curto, sua vida no campo também não deve ser muito longa, assim como espécies de Cecidomyiidae, que têm vida adulta de 24 horas (Geraldo Wilson Fernandes, com. pes.). O curto período de vida das fêmeas adultas, adicionado ao rápido desenvolvimento do capítulo, provavelmente impõe fortes restrições às fêmeas. Devido a esta limitação temporal vários capítulos podem “escapar” ao ataque, assim como o descrito nos estudos citados acima, o que não significa que o recurso não seja limitante ou que estejam “sobrando” capítulos. *Trupanea* e *Asphondylia* apresentaram distribuição agregada em todos os níveis estudados, o que sugere que uma fêmea aproveite vários capítulos no mesmo ramo e planta para ovipor (ver figura 17 e tabela 25).

A dificuldade de encontro de sítios de oviposição, entretanto, pode levar à oviposição em sítios sub-ótimos ou levar à superpopulação larval, se o número de larvas eclodidas for maior que a capacidade de suporte do recurso. Tal fato poderá levar à competição larval com um decréscimo no número e/ou aptidão da progênie, como descrito por Romstöck-Volkl e Wissel (1989). Outra consequência da superpopulação larval em capítulos é exemplificada por *Trupanea californica* (Headrick & Goeden, 1991). Esta espécie pode usar eventualmente o receptáculo de sua planta hospedeira, quando mais de duas larvas co-ocorrem no capítulo, sugerindo que “os aquênios não suprem a alimentação de três indivíduos” e que a fêmea nem sempre consegue avaliar corretamente a quantidade de recursos em um capítulo.

O parasitismo larval em *Trupanea*, *Melanagromyza* e *Xanthaciura* foi alto, podendo ser responsável por manter a população de adultos em níveis populacionais baixos. Tais níveis, entretanto, não impedem que exista co-ocorrência intra e interespecífica em capítulos.

A baixa co-ocorrência interespecífica entre endófagos de capítulos de *T. adenantha* parece se dar principalmente por diferenças de oviposição. *Melanagromyza* parece ovipor

em capítulos mais jovens (fechados) que os utilizados para oviposição por *Trupanea* ou *Xanthaciura* (pré-ântese), o que evitaria em muito o encontro interespecífico de adultos em capítulos desta espécie. Outros autores confirmam a oviposição de tefritídeos em capítulos em pré-ântese. Espécies de *Trupanea* da região da Califórnia ovipõem em capítulos com as brácteas estão começando a se abrir, atravessando-as com o ovipositor e depositando os ovos próximos aos botões florais (Goeden, 1985; 1988; Headrick e Goeden, 1991).

Zwölfer (1979) sugere que, entre duas espécies, poderá haver coexistência se uma for capaz de explorar um segmento maior da população de hospedeiros, através da maior capacidade de busca e oviposição adiantada, enquanto a outra pode compensar com um comportamento agressivo no caso de contato larval no capítulo. Este sistema é exemplificado pelos endófagos de *Carduus nutans*. *Urophora solstitialis* (Tephritidae) é uma espécie galhadora e altamente gregária, que provoca a formação de uma galha lignificada e impede que o capítulo seja aproveitado por outras espécies de endófagos. Esta espécie prefere ovipor em capítulos maiores. *Larinus sturnus* (Coleoptera, Curculionidae) prefere ovipor em capítulos menores, evitando assim as galhas do tefritídeo. Uma outra espécie de curculionídeo, *Rinocyllus conicus* (Coleoptera) não escolhe sítios de oviposição e coloca um ovo por capítulo.

Berube (1980) encontrou padrões semelhantes ao encontrado aqui para *Trupanea* e *Melanagromyza*, envolvendo duas espécies de tefritídeos galhadores, *Urophora affinis* e *U. quadrifasciata*, que diferem no tamanho dos capítulos utilizados para oviposição “provavelmente para permitir sincronização de desenvolvimento larval e floral”. A primeira espécie a utilizar o capítulo retarda seu desenvolvimento, atrasando a oferta de capítulos para a segunda espécie. O mesmo padrão também foi encontrado por Kinkorová (1991) para *Terellia serratulae* e *Urophora stylata*, ambos tefritídeos. *U. stylata*, galhadora, é a primeira espécie a ocupar o capítulo (neste caso, entretanto existe uma separação de nichos). Embora a co-ocorrência interespecífica seja possível em capítulos, ela também foi evitada nestes dois casos.

Adultos então devem ser capazes de discriminar sítios já ocupados de sítios não ocupados. Tefritídeos de frutas, assim como alguns agromizídeos minadores, possuem feromônios marcadores de oviposição para sinalizar a presença de ovos em um recurso e evitar competição intraespecífica em um fruto (Roitberg e Prokopy, 1987 e referências). Embora muito pouco estudado para espécies de capítulos, não foi comprovada sua existência para pelo menos uma espécie de *Urophora* (Freese e Zwölfer, 1996). Ainda não se sabe sobre a presença de tais marcadores em tefritídeos e agromizídeos endófagos de capítulos.

4.2. Interações entre larvas

Segundo Denno *et al.* (1995), algumas características do herbívoro (mobilidade ou agregação) e estilos de alimentação (nicho alimentar, amplitude de dieta, forma de crescimento da hospedeira) podem influenciar a probabilidade de competição em insetos fitófagos. Herbívoros estacionários (ou sésseis), com pouca ou nenhuma capacidade de mudar de planta hospedeira apresentam maior probabilidade de competição (Karban, 1989; Denno *et al.*, 1995), que pode ser diminuída através de agregamento larval (Atkinson e Shorrocks, 1981, 1984; Rosewell *et al.*, 1990; Denno *et al.*, 1995).

A principal separação de nichos observada em *T. adenantha* ocorreu entre a única espécie galhadora, *Asphondylia*, que também foi a espécie mais gregária, e as outras espécies não-galhadoras. Herbívoros coexistentes possuem várias possibilidades de partição de seus nichos alimentares, através da seleção de diferentes espécies de hospedeiro, estruturas ou fases de desenvolvimento (Zwölfer & Brandl, 1989). Uma análise comparativa das guildas de tefritídeos associados a capítulos de mais de 50 espécies de Cynareae indicou que espécies da mesma guilda sempre ocupam diferentes subnichos tróficos (Zwölfer, 1985).

Vários autores concordam que a diferenciação de nicho mais importante para endófagos de capítulos é a que separa galhadores de não-galhadores (p. ex. Zwölfer, 1985

e Straw, 1989). Galhadores são altamente especializados na seleção de hospedeiros, e são altamente dependentes de sincronização entre desenvolvimento floral e larval. Estas espécies podem viver gregariamente pois podem aumentar o influxo de nutrientes na galha, diminuindo assim a competição intraespecífica (Zwölfer, 1985; Freese & Zwölfer, 1996).

A interação entre endófagos imaturos em capítulos de *T. adenantha* não é aparentemente influenciada por parasitismo larval. Uma vez parasitada, a larva continua a se alimentar até empupar, quando o parasita emerge. A interação entre larvas é mantida, então, no capítulo, e o parasitismo não interfere nos resultados apresentados neste trabalho.

Melanagromyza ocorre e co-ocorre em capítulos menores, ao contrário das outras espécies de endófagos (figura 23), o que sugere que esta espécie esteja modificando o desenvolvimento do capítulo através de oviposição em capítulos muito jovens, impedindo que estes se desenvolvam naturalmente.

Espécies de endófagos de *T. adenantha* apresentam os dois tipos de estratégia sugerida por Zwölfer (1980) para possibilitar coexistência. *Melanagromyza* apresenta distribuição aleatória e é a primeira espécie a ocupar o capítulo. Não faz diferença se o capítulo utilizado por *Melanagromyza* seja reconhecido por outras espécies no ato da oviposição, ou se a larva de *Melanagromyza* simplesmente consiga matar larvas mais jovens que ela em um mesmo capítulo, esta espécie é um exemplo de estratégia de compensação (ver introdução), como descrito por Zwölfer (1980). Por outro lado, se tefritídeos forem capazes de reconhecer capítulos previamente ocupados por *Melanagromyza*, estes possuiriam estratégias de evasão (*senso* Zwölfer, 1980).

As espécies de tefritídeos (*Trupanea* e *Xanthaciura*) e *Asphondylia* encontrados em capítulos de *T. adenantha* apresentaram agregação larval nos níveis de capítulo e ramo. Estas espécies podem estar reduzindo competição através da agregação larval, como sugerido por Atkinson e Shorrocks (1981, 1984) e Rosewell et al. (1990), deixando ilhas de

recursos livres de indivíduos, que poderiam ser utilizadas por outras espécies. Se esta hipótese for correta, espécies com distribuição agregada têm menor probabilidade de encontro interespecífico, o que será uma variante da estratégia de evasão (Zwölfer, 1980).

Já foi descrito para algumas fêmeas de tefritídeos a capacidade de avaliar o tamanho do capítulo, controlando o número de ovos a serem colocados em cada um e aumentando sua capacidade competitiva; ao passo que espécies ganhadoras podem apresentar distribuição agregada pela ausência (ou diminuição) de competição intraespecífica (Freese & Zwölfer, 1996).

Os capítulos de onde os microlepidópteros emergiram não são os capítulos em que a fêmea ovipôs. Estes grupos apresentam grande mobilidade e se alimentam de praticamente todos os capítulos disponíveis no mesmo ramo.

As duas espécies de Lepidoptera presentes em *T. adenantha* na Serra do Japi apresentam mesmas características. A estas espécies não importa a presença de larvas de Diptera no capítulo, já que são capazes (pelo menos uma das espécies) de matar e se alimentar de outras larvas ou pupas presentes no capítulo. São os grupos que Zwölfer (1983) chamou de “competidores superiores”, podendo matar e se alimentar de imaturos de outras espécies de endófagos co-ocorrentes (obs. pes.). Esta característica as inclui como possuindo estratégias de compensação no capítulo.

5. DIFERENTES PROCESSOS ATUAM EM DIFERENTES NÍVEIS

Moitas e indivíduos isolados de *T. adenantha* na Serra do Japi podem ser encontrados em uma variedade de habitats. Diferentes ramos na mesma planta hospedeira também podem distribuir-se por vários microhabitats distintos, como por exemplo em partes mais ou menos sombreadas.

Além das diferenças de habitat, também podem ocorrer diferenças na concentração de compostos secundários entre indivíduos da planta. Um estudo em andamento (Adriana

Monteiro de Almeida e José Roberto Trigo, em prep.) detectou diferenças, embora não significativas, na concentração do alcalóide licopsamina em diferentes indivíduos de *T. adenantha* coletados de uma mesma população na Fazenda Santa Elisa, Mata dos Amarais, Campinas.

Fitófagos freqüentemente encontram sua hospedeira utilizando estímulos químicos (olfatórios) e visuais (Roitberg, 1985; Bernays e Chapman, 1994). Estímulos químicos da hospedeira podem ser misturados a químicos de outras espécies, fazendo com que o inseto não consiga encontrar sua hospedeira apenas quimicamente. Da mesma forma, somente o estímulo visual tampouco é efetivo, já que a mesmas espécies de plantas podem apresentar várias formas e cores distintas.

O encontro e avaliação de recursos em vários níveis hierárquicos é feita, em tefritídeos de frutas, através de uma conjunção de sinais químicos e visuais. Roitberg (1985) descreveu o encontro de plantas hospedeiras por *Rhagoletis pomonella* (Tephritidae) através de estímulos visuais e químicos. Uma vez na planta, ela utiliza sinais visuais para localizar os ramos com frutos. Dentre os frutos em um ramo, a escolha de um fruto para ovipor é baseada em sinais quimio-táteis, através do tarso, e a fêmea é capaz de avaliar o grau de amadurecimento, vigor, e presença de imaturos da mesma espécie (através de feromônios marcadores de oviposição).

Diferenças em microhabitats também podem afetar o encontro de hospedeiras. Tefritídeos que infestam *Arctium minus* atacaram significativamente mais capítulos em áreas sombreadas (Straw, 1991), assim como *Melanagromyza* atacou menos plantas de *Praxelis clematidea* expostas ao sol na Serra do Japi (José Vicente Ortiz, em prep.).

Em *T. adenantha* na Serra do Japi, foi observado um maior número de interações entre qualquer par de espécies endófagas em capítulos, se comparados a ramos, plantas ou moitas. O fato de as interações envolvendo associações negativas entre espécies estarem restritas principalmente a capítulos está de acordo com o padrão de escolha de

sítios de oviposição por dípteros, que o avaliam a partir de contato tarsal. A decisão de ovipor ou não é tomada então capítulo a capítulo.

O grau de agregação encontrado em ramos e plantas é provavelmente devido à proximidade dos capítulos entre si, assim como semelhanças de habitat e qualidade química nestas estruturas. Estes fatores, juntamente ao curto tempo de vida adulta das fêmeas pode provocar a agregação encontrada nestas estruturas (tabela 27).

Co-ocorrências acima do esperado ao acaso, nos níveis de planta e ramo, nem sempre demonstraram mesmos picos de ocorrência temporal. *Asphondylia* (Cecidomyiidae) e *P. unguifera* (Lep.: Tortricidae) apresentaram associação positiva em plantas e ramos, e apresentaram o mesmo pico de ocorrência em março e abril de 1996 (ver tabelas 21 e 24 e figura 18). Por outro lado, *Melanagromyza* e *X. chrysura* apresentaram pico comum em janeiro e fevereiro de 1996 e não apresentaram associação positiva em qualquer dos níveis estudados. Enquanto isso, *Trupanea* e *Melanagromyza*, as duas espécies mais freqüentes e abundantes, apresentaram associação positiva em plantas e picos de ocorrência muito diferentes ao longo do período de estudo. Estes resultados sugerem que associações positivas em plantas e ramos são devidas principalmente a diferenças químicas ou físicas (estruturais) destas estruturas, que são discriminadas por fêmeas ao ovipor.

Co-ocorrências como as encontradas para *Asphondylia* e as espécies de microlepidópteros em ramos e plantas provavelmente resultaram das mesmas preferências de habitat ou qualidade química da hospedeira, assim como um pico de ocorrência na mesma época.

O fato de *Trupanea* e *Melanagromyza* estarem utilizando as mesmas plantas para oviposição, mas estarem evitando contato em capítulos é o resultado mais interessante deste trabalho. Sugere que competição possa representar um fator importante na estruturação da comunidade de endófagos de *T. adenantha* na Serra do Japi.

TABELA 25. Agregação de cada espécie endófaga de *T. adenantha* nos diferentes níveis estruturais estudados.

Espécie	Capítulo	Ramo	Planta	Moita
<i>Trupanea</i>	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
<i>Xanthaciura chrysur</i>	Agregada	Agregada	Aleatória	Aleatória
<i>Melanagromyza</i>	Aleatória	Agregada	Agregada	Agregada
<i>Asphondylia</i>	Agregada	Agregada	Agregada	Agregada
<i>Adaina bipunctata</i>	Aleatória	Agregada	Agregada	Agregada
<i>Phalonidia unguifera</i>	Aleatória	Agregada	Agregada	Agregada

CONCLUSÕES

1. Os herbívoros endófagos de *T. adenantha* podem ser divididos em três guildas:

① não-galhadores estacionários - se alimentam de aquênios e não trocam de capítulos: *Trupanea* sp. e *Xanthaciura chrysura* (Dip.: Tephritidae) e *Melanagromyza* sp. (Dip.: Agromyzidae);

② não-galhadores móveis - consomem aquênios de mais de um capítulo durante seu desenvolvimento: *Adaina bipunctata* (Lep.: Pterophoridae) e *Phalonidia unguifera* (Lep.: Tortricidae);

③ galhador de tubos florais - provoca galha em uma flor: *Asphondylia* sp. (Dip.: Cecidomyiidae).

2. Diferentes espécies de endófagos apresentam diferentes formas de utilização dos capítulos, a começar pela fase de oviposição. *Melanagromyza* (Agromyzidae), provavelmente é a primeira espécie a ovipor, o que interfere no desenvolvimento normal do capítulo, resultando em capítulos maduros menores. A incidência de *Melanagromyza* em capítulos menores é provavelmente consequência do efeito da larva começar a se alimentar de capítulos muito jovens, e não resultado de preferência por capítulos menores.

3. As duas espécies de Tephritidae, *Trupanea* sp. e *Xanthaciura chrysura*) ocupam o mesmo nicho no capítulo. *Trupanea* é a espécie mais abundante e freqüente, apresentando distribuição agregada em todos os níveis estruturais (capítulo, ramo, planta, moita) estudados. *Xanthaciura chrysura* apresentou distribuição aleatória em plantas e moitas. Esta espécie provavelmente possui mais de um hospedeiro na Serra do Japi, sendo rara em *T. adenantha* e praticamente não interagindo com *Trupanea*.

4. As três espécies mais freqüentes e abundantes, *Trupanea*, *Melanagromyza* e *Asphondylia*, nesta ordem, se excluem quase completamente em capítulos. *Melanagromyza* ocupa capítulos em estágio de desenvolvimento muito inicial, *Asphondylia* é galhadora de tubos

espécies pode estar acontecendo em dois níveis: fêmeas discriminam capítulos ocupados, e/ou larvas de espécies mais agressivas (ou mais velhas) matam outras larvas co-ocorrentes, coespecíficas ou não.

5. Embora o parasitismo larval seja alto para *Trupanea*, *Melanagromyza* e *Xanthaciura*, as larvas continuam a se alimentar até empuparem, quando o parasitóide emerge, matando-as. Portanto, o parasitismo apenas interfere na interação entre fêmeas, reduzindo o número de adultos. As interações entre larvas nos capítulos não são afetadas, aparentemente. Não há evidências que o comportamento de alimentação ou pupação das larvas seja modificado por parasitismo.
6. As duas espécies de Lepidoptera não mostraram relação com a presença de outras espécies. Fêmeas destas espécies provavelmente não discriminam sítios de oviposição, já que as larvas são móveis, e capazes de matar e se alimentar de outras larvas, o que as caracteriza como competidores superiores.
7. Para alguns pares de espécies, *Melanagromyza* e *Trupanea*, *Asphondylia* e *Trupanea*, houve convergência de ramos e plantas utilizados, ao contrário dos capítulos, onde houve divergências. Isto indica que houve significativamente mais ocorrências interespecíficas do que o esperado por acaso nestas estruturas, e que não apenas diferenças nas distribuições sazonais são responsáveis pelas convergências encontradas em algumas estruturas. Tais resultados sugerem que diferentes processos devem atuar em diferentes escalas de interação.
8. As espécies endófagas de *T. adenantha* são capazes de coexistir numa mesma moita (mancha) de planta hospedeira. Vários fatores podem estar envolvidos na manutenção desta co-ocorrência: separação de nichos (galhadores e não-galhadores), separação fenológica e/ou sazonal, maior capacidade competitiva, agregação larval, discriminação de sítios de oviposição, capacidade de dispersão, grau de especialização, dentre outros.

RESUMO

Larvas endófagas encontram-se inseridas em estruturas do hospedeiro, onde estão protegidas, embora tenham de reduzir sua mobilidade, aumentando assim os riscos de competição e exposição a inimigos naturais especializados.

Trichogoniopsis adenantha é encontrada florescendo ao longo de todo o ano na Serra do Japi, com redução no inverno (principalmente se acompanhado por seca). Plantas floridas freqüentemente apresentam alta infestação por endófagos. Tais características contribuíram para a escolha desta hospedeira em um estudo de padrões de co-ocorrência intra e interespecíficas de insetos endófagos. Foram feitas 15 coletas, entre julho de 1995 e julho de 1996. Ao todo, foram coletados 3329 capítulos maduros de 295 indivíduos (alguns poucos podem ter sido re-amostrados). Todos os capítulos maduros foram criados individualmente no laboratório por um mês para obtenção de adultos. Todos os capítulos foram dissecados para identificação de pupários.

Espécies podem apresentar diferentes padrões de co-ocorrência devido a interações competitivas. Tais interações podem se manifestar em diferentes níveis estruturais e espaciais. Foram estudados, além de capítulos, ramo, planta e moita (mancha). O modo e os padrões de utilização dos capítulos pelas espécies estudadas também podem evidenciar partilha de recursos, e por isso também foram avaliados: período de oviposição, número de frutos/flores utilizados, e forma de utilização.

Plantas isoladas podem ser localizadas e utilizadas de formas distintas por diferentes espécies de endófagos, o que pode afetar as co-ocorrências entre espécies. *Trichogoniopsis adenantha* isoladas são mais altas, com mais capítulos maduros que indivíduos em moitas. Por outro lado, seus capítulos amadureceram antes, atingindo tamanhos menores que capítulos de plantas em moitas.

Ao todo, foram obtidas seis espécies de endófagos em capítulos de *T. adenantha*:

Trinanea sp. e *Xanthaciura chrysura* (Dip.: Tephritidae). *Melanaeromyza* sp. (Dip.:

e *Phalonidia unguifera* (Lep.: Tortricidae). Todas as espécies foram encontradas praticamente por todo o ano, entretanto apresentando diferentes picos de ocorrências.

Plantas isoladas foram infestadas por endófagos nas mesmas proporções que plantas agregadas, entretanto seus capítulos foram comparativamente menos atacados. *Trupanea* ataca proporcionalmente menos capítulos em plantas isoladas, talvez devido ao menor tamanho destes capítulos, enquanto o inverso ocorreu com *Melanagromyza*.

Trupanea, *Melanagromyza* e *Asphondylia* (as três espécies mais abundantes) co-ocorreram menos que o esperado ao acaso em capítulos, mostrando, por outro lado tendência a preferir mesmas plantas para utilização, o que sugere que diferentes processos estão influenciando o uso do recurso em diferentes escalas.

ABSTRACT

Immature endophagous insects develop inside host structures which offer them protection but, on the other hand, they have lower mobility, which increase the risks of competition and exposure to specialised natural enemies.

Trichogoniopsis adenantha is an asteraceous herbs that found flowers throughout the year in Serra do Japi, Jundiaí, SP, Brazil. There is a small interval, in which flowers are scarce, especially during the dry winter. The flowers, when available, are frequently infested by endophages. This species was chosen to study the patterns of cooccurrence of endophagous insects in asteraceous flowerheads. For one year, from July 1995 to July 1996, 15 samples were made. I collected 3329 mature flowerheads from 295 host plants. All mature flowerheads were kept in individual vials, until adults emerged, after which all flowers were dissected to identify remaining puparia.

Different species may show different cooccurrence patterns, due to competitive interactions. These interactions can be manifest at different spatial and structural levels. The levels studied were: flowerheads, shoots, plants and patches. The way flowerheads are used by the endophagous species may show how resources are partitioned, so I also noted: number of used flowers or fruits, and the way these structures were used.

Isolated plants may be found and used by endophagous insects in different ways, which can cause changes in the cooccurrence patterns among species. Isolated individuals of *T. adenantha* are taller and bear more mature flowerheads. On the other hand, its flowerheads complete development earlier, and with smaller sizes than flowerheads from host plants in patches.

Six species of endophagous insects were reared from *T. adenantha*: *Trupanea* sp. and *Xanthaciura chrysura* (Dip.: Tephritidae), *Melanagromyza* sp. (Dip.: Agromyzidae), *Asphondylia* sp. (Dip.: Cecidomyiidae); *Adaina bipunctata* (Lep.: Pterophoridae) e *Phalonidia unguifera* (Lep.: Tortricidae). All species were found throughout the year, but in different

Isolated plants were infested by insects in the same proportion of plants in patches, although their flowerheads were comparatively less attacked. *Trupanea* was found in more flowerheads from plants in patches, possibly because this species prefers larger flowerheads. The opposite happened to *Melanagromyza*.

Trupanea, *Melanagromyza* and *Asphondylia* (the three more abundant species) cooccurred in flowerheads less often than expected by chance. These species, on the other hand, cooccurred more often than expected on the same shoots and plants. This result suggests that different processes may be operating at different levels of resource.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALUJA, M. & BOLLER, E. F. 1992. Host marking pheromone of *Rhagoletis cerasi*: foraging behavior in response to synthetic pheromonal isomers. *J. Chem. Ecol.* 18: 1299-1311.
- ANGERMAN, H. J. 1986. Ökologische Differenzierung der Bohrfiegen *Xyphosia milaria* und *Orellia ruficauda* (Diptera: Tephritidae) in der Blütenköpfen der Ackerdistel (*Cirsium arvense*). *Entomol. Gener.* 11: 249-261.
- ATKINSON, W. D. & SHORROCKS, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461-471.
- ATKINSON, W. D. & SHORROCKS, B. 1984. Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *The Am. Mid. Nat.* 124: 336-351.
- BACH, C. E. 1980a. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology* 61: 1515-1530.
- BACH, C. E. 1980b. Effects of plant diversity and time of colonization on an herbivore-plant interaction. *Oecologia (Berlin)* 44: 319-326.
- BACH, C. E. 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology* 65: 175-190.
- BACH, C. E. 1988a. Effects of host plant patch size on herbivore density: patterns. *Ecology* 69: 1090-1102.
- BACH, C. E. 1988b. Effects of host plant patch size on herbivore density: underlying mechanisms. *Ecology* 69: 1103-1117.

- BEGON, M.; HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1996. *Ecology*. 3rd. Edition. Blackwell Sci. Oxford. 1069 pp.
- BELL, S. S.; McCOY, E.D. & MUSHINSKY, H. R. (eds.). 1991. *Habitat structure - The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall. London.
- BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Contemporary Topics in Entomology, vol. 2. Chapman & Hall, New York.
- BERUBE, D. E. 1980. Interspecific competition between *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) for ovipositional sites on diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*: Compositae). *Z. ang. Entomol.* 90: 299-306.
- BOLLER, E. F. & HURTER, J. 1985. Oviposition deterring pheromone in *Rhagoletis cerasi*: behavioral laboratory test to measure pheromone activity. *Entomol. exp. appl.* 39: 163-169.
- BOLLER, E. F.; SCHÖNI, R. & BUSH, G. L. 1987. Oviposition deterring pheromone in *Rhagoletis cerasi*: Biological activity of a pure single compound verified in semi-field test. *Entomol. exp. appl.* 45: 17-22.
- BROWN, W. L. & WILSON, E. O. 1956. Character displacement. *Syst. Zool.* 5: 49-64.
- CHRISTENSON, L. D. & FOOTE, R. H. 1960. Biology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.* 5: 171-192.
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions*. Studies in ecology, vol. 10. Univ. California Press.
- DARWIN, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. 1ª Edição. John Murray, London.
- DENNO, R. F.; McCURE, M. S. & OTT, J. R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 297-331.

- DENNO, R. F. & RODERICK, G. K. 1991. Influence of patch size, vegetation texture, and host plant architecture on the diversity, abundance, and life history styles of sap-feeding herbivores. In: BELL, S. S.; MCCOY, E.D. & MUSHINSKY, H. R. (eds.). *Habitat structure - The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall. London.
- DIAMOND, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (eds.). *Ecology and evolution in communities*. Belknap, Cambridge, M.A.
- DRAKE, J. A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *TREE*. 5: 159-164.
- FOOTE, R. H.; BLANC, F.L. & NORRBOM, A.L. 1993. *Handbook of the Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) of America North of Mexico*. Cornell University Press. New York. 571pp.
- FREESE, A. & GÜNTER, W. 1991. The insect complex associated with *Tripleurospermum perforatum* (Asteraceae: Anthemidae). *Entomol. Gener.* 16(1): 53-68.
- FREESE, G. & ZWÖLFER, H. 1996. The problem of optimal clutch size in a tritrophic system: the oviposition strategy of the thistle gallfly *Urophora cardui* (Diptera, Tephritidae). *Oecologia* 108: 293-302.
- GAGNÉ, R. J. 1989. *The plant-feeding gall midges of North America*. Cornell University Press. New York. 356pp.
- GAGNÉ, R. J. 1994. *The gall midges of the neotropical region*. Cornell University Press. New York. 352pp.
- GAUSE, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Hafner, New York. Reimpresso em 1964 por Williams & Wilkins, Baltimore, M.d.
- GILLER, P. S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall. New York. 176 pp.
- 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. 1988. Life history of *Trupanea imperfecta* (Coquillett) on *Bebbia juncea* (Bentham) Greene in the Colorado desert of southern California (Diptera: Tephritidae). *Pan-Pac. Entomol.* 64: 345-351.
- HAIRSTON, N. G.; SMITH, F. E. & SLOBODKIN, L. B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 44: 421-425.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- HARRISON, S.; THOMAS, C.D. & LEWINSOHN, T. M. 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). *Am. Nat.* 145: 546-562.
- HASTINGS, A. M. 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theor. Pop. Biol.* 18: 363-373.
- HEADRICK, D. H. & GOEDEN, R. D. 1991. Life history of *Trupanea californica* Malloch (Diptera: Tephritidae) on *Gnaphalium* spp. in southern California. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 93: 559-570.
- HOSMER, D. W. & LEMESHOW, S. 1989. *Applied logistic regression*. Wiley, New York. 307 pp.
- HOW, S. T.; ABRAHAMSON, W. G. & CRAIG, T. P. 1993. Role of host plant phenology in host use by *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae) on *Solidago* (Compositae). *Environ. Entomol.* 22(2): 388-396.
- JANZEN, D. H. 1968. Host plants in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 102: 592-595.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1973. Host plants as islands: II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 107: 786-790.
- KARBAN, R. 1989. Community organization of *Erigeron glaucus* folivores: effects of competition, predation and host plant. *Ecology* 70: 1028-1039.

- KAREIVA, P. 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Denno, R. F. & McClure, M. S. (eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press. N.Y.
- KING, R. M. & ROBINSON, H. 1987. *The genera of the Eupatorieae (Asteraceae)*. Monographs in Systematic Botany. Allen Press, Lawrence, Kansas.
- KINKOROVÁ, J. 1991. Life histories of *Terellia serratulae* and *Urophora stylata* (Diptera, Tephritidae) and their co-occurrence on *Cirsium vulgare*. *Acta Entomol. Bohemoslov.* 88:293-298.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York. 654 pp.
- LALONDE, R. G. & ROITBERG, B. D. 1992. Field studies of seed predation in an introduced weedy thistle. *OIKOS* 65: 363-370.
- LAW, R. & WATKINSON, A. R. 1989. Competition. In: CHERRETT, J. M. *Ecological Concepts - The contribution of Ecology to an understanding of the natural world*. Blackwell Sci. Press. Oxford. pp. 243-284.
- LAWTON, J. H. & SCHRÖDER, D. 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.
- LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. (L.P.C. Morellato org.). Editora da Unicamp, Campinas, Brasil. 321 pp.
- LEWINSOHN, T. M. 1988. *Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de Compostas*. Tese de doutoramento. Unicamp. Campinas.
- LEWINSOHN, T. M. 1991. Insects in flowerheads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. and BENSON, W. W. (eds.). *Plant-Animal Interactions*. John Wiley, New York. p. 525-559.

- LEWINSOHN, T. M. & PRADO, P. I. K. L. *no prelo*. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. *In*: FERNANDES, G. W. *Serra do Cipó: ecologia e evolução*.
- MALAN, E. M. & GILIOME, J. H. 1968. Aspects of the bionomics of *Dacus ciliatus*. *J. Entomol. Soc. Afr.* 31: 373-389.
- McCOY, E. D. & BELL, S.S. 1991. Habitat structure : the evolution and diversification of a complex topic. *In*: BELL, S. S.; McCOY, E.D. & MUSHINSKY, H. R. (eds.). *Habitat structure - The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall. London.
- MURRAY, B. G. 1986. The structure of theory, and the role of competition in community dynamics. *Oikos* 46: 145-158.
- NEWEEL, I. M. & HARAMOTO, F. H. 1968. Biotic factors influencing populations of *Dacus dorsalis* in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 20: 81-139.
- PINTO, H. S. 1992. Clima da Serra do Japi. *In*: *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. (L.P.C. Morellato org.). Editora da Unicamp, Campinas, Brasil.
- PROKOPY, R. J.; ROITBERG, B. D. & AVERRIL, A. L. 1984. Resource Partitioning. *In*: Bell, J. & Cardé, R. T. (eds.). *Chemical Ecology of Insects*. Chapman & Hall, Ltd.
- REDFERN, M. 1983. *Insects and thistles*. Naturalists Handbooks, 4. Cambridge University Press. 65 pp.
- RIGBY, C. & LAWTON, J. H. 1981. Species-area relationships of arthropods on host plants: herbivores on bracken. *J. Biogeogr.* 8: 125-133.
- ROCHA, Y. V. 1992. Tephritidae (Diptera) associados a inflorescências de compostas, com ênfase em *Eupatorium clematideum* Grisebach: aspectos taxonômicos, bionômicos e ecológicos. Diss. Mest. Unicamp.
- ROITBERG, B. D. 1985. Serch dynamics in fruit-parasitic insects. *J. Insect Physiol.* 31: 865-872.

- ROITBERG, B. D. & PROKOPY, R. J. 1987. Insects that mark host plants. *BioScience* 37(6): 400 - 406.
- ROOT, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecol. Monog.* 43: 95-124.
- ROOT, R. B. & CAPPUCCINO, N. 1992. Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod. *Ecol. Monog.* 62(3): 393-420.
- ROMSTÖCK-VÖCKL, M. 1990. Population dynamics of *Tephritis conura* Loew (Diptera: Tephritidae): determinants of density from three trophic levels. *J. Animal Ecol.* 59: 251-268.
- ROMSTÖCK-VÖCKL, M. & WISSEL, C. 1989. Spatial and seasonal patterns in the egg distribution of *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae). *Oikos* 55: 165-274.
- ROSEWELL, J., SHORROCKS, B. & EDWARDS, K. 1990. Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *J. Anim. Ecol.* 59: 977-1001.
- SEGARA-CARMONA, A. E. & BARBOSA, P. 1992. Host-plant patches as islands: effects of patch size, patch extinction and seasonality of a herbaceous tropical legume (*Crotalaria pallida* Ait.) on a pod borer (*Etiella zinckenella* (Treit.)) and its parasitoids. *Insect Sci. Applic.* 13: 709-718.
- SLOBODKIN, L. B.; SMITH, F. E. & HAIRSTON, N. G. 1967. Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *Am. Nat.* 101: 109-124.
- SOBHIAN, R. & ZWÖLFER, H. 1985. Phytophagous insect species associated with flowerheads of Yellow Starthistle (*Centaurea solstitialis*). *Z. ang. Ent.* 99: 301-321.
- STEINBERG, D. & COLLA, P. 1991. *Logit: a supplementary module for SYSTAT*. SYSTAT, Evanston, Ill. 225 pp.
- SPENCER, K. A. 1990. *Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- SPENCER, K. A. & STEYSKAL, G. C. 1986. Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States. U.S. Department of Agriculture, *Agriculture Handbook* No. 638, 478 pp.
- STRAW, N. A. 1989a. The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. *Ecological Entomology* 14: 443-454.
- STRAW, N.A. 1989b. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. *Ecological Entomology* 14: 455-462.
- STRAW, N. A. 1991. Resource limitation of tephritid flies on lesser burdock, *Arctium minus* (Hill) Bernh. (Compositae). *Oecologia* 86: 492-502.
- STRONG, D. R.; LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R. 1984. *Insects on plants - Community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge.
- STRONG, D. R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. & THISTLE, A. B. (eds.). 1984. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton, N.J. : Princeton University Press.
- THOMAS, C. D. 1989. Predator-herbivore interactions and the escape of isolated plants from phytophagous insects. *Oikos* 55: 291-298.
- THOMPSON, C. F. *et al.* 1996. *Fruit Fly BioSystematic Information Database and Expert System*.
- VAN DAM, N. M.; VAN DER MEIJDEN, E. & VERPOORTE, E. R. 1993. Induced responses in three alkaloid-containing plant species. *Oecologia* 95: 425-430.
- VAN DAM, N. M.; VRIELING, K. 1994. Genetic variation in constitutive and inducible pyrrolizidine alkaloid levels in *Cynoglossum officinale* L. *Oecologia* 99: 374-378.
- VITOLO, D. B. & STILES, E. W. 1987. The effect of density of *Ambrosia trifida* L. on seed predation *Euaresta festiva* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *J. New York Entomol. Soc.* 95(4): 491-494.
- WALTER, G. H. 1988. Competitive exclusion, coexistence and community structure. *Acta Biotheoretica* 37: 281-313.

- WEST, C. 1985. Factors underlying the late seasonal appearance of the lepidopterous leaf-mining guild on oak. *Ecol. Entomol.* 10: 111-120.
- WHITE, G. C. & BENNETTS, R. E. 1996. Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution. *Ecology* 77: 2549-2557.
- WHITE, I. W. & ELSON-HARRIS, M. M. 1992. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. C.A.B. International. Wallingford, UK. 601pp.
- WHITTAKER, R. H. 1970. The biochemical ecology of higher plants. In: SONDEIMER, E. & SIMEONE, J. B. (eds.). *Chemical ecology*. Academic Press, New York.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Func. Ecol.* 3: 385-397.
- WILKINSON, L. 1990. *SYSTAT: The system for statistics*. SYSTAT, Evanston, Ill.
- WILLIAMS, C.B. 1943. Area and number of species. *Nature* 152: 264-267.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2^a. Edição. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- ZWÖLFER, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flowerheads and plant galls. *Fortschr. Zool.* 25: 331-353.
- ZWÖLFER, H. 1980. Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz and Koexistenz in Phytophagenkomplexen. *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent.* 2: 21-37.
- ZWÖLFER, H. 1983. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. In: CAVALLORO, R. (ed.). *Fruit flies of economic importance*. Proc. CEC/IOBC Int. Sym., Athens, Greece, Nov. 1982. A.A. Balkema, Rotterdam.
- ZWÖLFER, H. 1985. Insects and thistle heads: resource utilization and guild structure. *Agric. Can.* 407-416.
- ZWÖLFER, H. 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 103-112.
- ZWÖLFER, H. & BRANDL, R. 1989. Niches and size relationships in Coleoptera associated with Carduae host plants: adaptations to resource gradients. *Oecologia* 78: 60-68.

TABELA 1. Modelos de regressão logística para *Trupanea* sp. em capítulos de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Mel	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	p ²	LL	AIC
a	-0,845	-0,937	-13,952	-0,877	+0,135	+0,135	-0,902	+0,007	-0,849	-1,490	-1,679	-1,890			0,098	-1397,737	2817,474
b	-0,856	-0,932						+0,007	-0,854	-1,494	-1,687	-1,864			0,096	-1400,726	2813,452
c	-3,045	-0,658	-14,650	-1,046	-0,471	+1,087	-0,838	+0,017					+0,062	-0,006	0,060	-1456,860	2931,720
d	-2,931	-0,641						+0,017					+0,055	-0,006	0,056	-1461,958	2931,916
e	-0,242	-1,659	-14,799	-1,234*	-0,866	+1,445	-1,550	+0,002	-0,508	-0,961	-0,870	-0,778			0,078	-1080,291	2182,582
f	-0,132	-1,663			-0,843				-0,514	-1,010	-0,907	-0,782			0,075	-1083,951	2179,902
g	-0,625	-1,579	-15,131	-1,238*	-1,246	+1,396	-1,039	+0,006					+0,006	-0,005	0,080	-1077,745	2173,490
h	-0,507	-1,570			-1,246			+0,006					-0,005	-0,005	0,078	-1081,004	2170,008
i	-1,068	-0,715	-1,229	-0,256	-0,061	+5,664	0,302	+0,011	-0,845	-1,433	-1,627	-1,869			0,094	-1404,191	2830,382
j	-1,063	-0,704				+5,699		+0,011	-0,846	-1,447	-1,647	-1,875			0,093	-1404,555	2823,110
k	-3,524	-0,154	-2,522	-0,644	-0,425	+3,989	-0,153	+0,025					+0,067	-0,006	0,061	-1454,101	2926,202
l	-3,386				-0,444			+0,025					+0,060	-0,006	0,060	-1456,765	2921,530
m	-0,227	-3,157	+3,025	-0,982	-1,098	+1,625	-1,078	+0,005	-0,404	-0,693	-0,690	-0,491			0,098	-1056,829	2135,658
n	+0,031	-3,181			-1,054				-0,411	-0,777	-0,746	-0,536			0,096	-1118,803	2130,126
o	-0,228	-2,944	+3,395	-0,937	-1,354	+1,286	-0,588	+0,009					-0,010	-0,003	0,102	-1052,548	2123,096
p	-0,922				-1,010			+0,013					-0,005	-0,005	0,059	-1103,343	2212,686

MODELOS	G	GL	p <
a-b	5,978	6	0,500 NS
c-d	246,688	5	0,001 S
a-c	118,246	2	0,001 S
e-f	7,320	5	0,250 NS
g-h	6,518	5	0,250 NS
e-g	5,092	2	0,100 NS
i-j	0,728	4	0,990 NS
k-l	5,328	5	0,500 NS
i-k	99,820	2	0,001 S
m-n	123,948	6	0,001 S
o-p	101,590	6	0,001 S
m-o	8,562	2	0,050 S
b-h	639,444	2	0,001 S
l-p	706,844	1	0,001 S

TABELA 2. Modelos de regressão logística para *Melanagromyza* sp. em capítulos de *T. adenantha*

Modelo	Cte	Trup	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-1,202	-0,919	-13,611	-0,870	-0,289	-13,225	-0,732	-0,021	+0,053	+0,062	-0,988	-0,861			0,049	-907,510	1837,02
b	-1,203	-0,917						-0,021	+0,052	+0,045	-1,022	-0,874			0,047	-909,267	1830,53
c	-1,032	-0,646	-13,849	-1,064	-0,581	-13,569	-0,659	-0,017					-0,045	+0,004	0,034	-921,069	1860,13
d	-1,968	-0,638						-0,017						+0,003	0,031	-921,516	1849,03
e	-0,613	-1,638	-14,038	-1,321	-1,384	-13,847	-1,023	-0,024	+0,323	+0,574	-0,159	+0,213			0,107	-704,195	1430,39
f	-0,574	-1,606						-0,025	+0,326*	+0,503	-0,316	+0,104			0,098	-711,424	1434,84
g	+1,293	-1,563	-13,969	-1,381	-1,425	-13,838	-0,979	-0,026					-0,098	+0,005	0,113	-699,640	1417,28
h	+1,338	-1,551			-1,440			-0,026					-0,101	+0,005	0,110	-701,815	1413,63
Modelo	Cte	Trupm	Pterm	Tortm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
i	-1,904	-2,888	-53,992	+0,737	-1,899	-51,888	-1,343	-0,008	+0,118	+0,352*	-0,699	-0,566			0,034	-921,116	1854,22
j	-2,398				-1,983				+0,181	+0,532	-0,528	-0,400			0,029	-926,395	1862,79
k	-1,699*	+0,031	-54,877	+0,332	-2,257	-53,149	-1,073	-0,006					-0,037	+0,004	0,028	-927,090	1872,18
l	-2,721				-2,277									+0,003	0,024	-930,744	1865,48
m	-0,879	-1,899	-37,105	+0,133	-4,590	-56,734	-2,355	-0,009	+0,172	+0,596	+0,094	+0,466			0,113	-698,916	1419,83
n	-1,309	-1,939			-4,588				+0,176	+0,683	+0,165	+0,502*			0,109	-702,404	1416,80
o	+0,790	-1,802	-36,770	+0,112	-4,475	-56,095	-2,228	-0,016					-0,071	+0,003	0,114	-698,561	1415,12
p	-0,735	-1,829			-4,442			-0,014						+0,002	0,110	-701,466	1408,93

MODELOS	G	GL	p <
a - b	3,514	5	0,750 NS
c - d	0,894	6	0,990 NS
a - c	27,118	2	0,001 S
e - f	14,458	5	0,025 S
g - h	4,350	4	0,500 NS
e - g	9,110	2	0,500 NS
i - j	10,558	5	0,100 NS
k - l	7,308	7	0,500 NS
i - k	11,948	2	0,001 S
m - n	6,976	5	0,250 NS
o - p	5,810	5	0,500 NS
m - o	0,710	2	0,500 NS
a - h	411,390	6	0,001 S
i - p	439,300	8	0,001 S

TABELA 3. Modelos de regressão logística para *Asphondylia* sp. em capítulos de *T. adenantha*

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Templ	Pluvl	p ²	LL	AIC
a	-6,366	+0,169	-0,297	+1,094	+0,418	+2,658	-12,311	+0,033	-11,541	+1,538	+2,303	+1,693			0,120	-376,461	774,92
b	-6,332					+2,715		+0,033	-11,578	+1,486	+2,287	+1,644			0,118	-377,668	767,32
c	-6,618	-0,216	-0,603	+1,337	+0,704	+3,161	-12,789	+0,021					+0,083	+0,003	0,038	-411,600	841,20
d	-6,880					+3,135		+0,021					+0,093	+0,003	0,032	-414,145	836,28
e	-5,272	-0,816	-1,356	+1,863	+0,194	+2,564	-12,923	+0,024	-11,795	+1,735	+2,747	+2,486			0,213	-289,806	601,67
f	-5,303	-0,813	-1,376					+0,025	-11,798	+1,762	+2,771	+2,559			0,206	-292,064	598,12
g	-6,357	-1,043	-1,517	+2,098	+0,428	+3,290	-13,619	+0,013					+0,133	+0,002	0,087	-336,059	690,17
h	-13,492	-0,891	-1,467			+3,537		+0,014					+0,490	+0,003	0,129	-320,663	653,32
Modelo	Cte	Trupm	Mel	Pterm	Tortm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Templ	Pluvl	p ²	LL	AIC
i	-6,178	+0,325	-2,509	+0,471	+1,362	+4,655	-63,251	+0,031	-11,476	+1,630	+2,221	+1,663			0,122	-375,921	773,82
j	-6,050		-2,513					+0,033	-11,590	+1,484	+2,121	+1,569			0,113	-379,478	770,95
k	-5,942	-0,177	-3,252	+1,017	+1,834	+5,705	-66,947	+0,016					+0,067	+0,099*	0,048	-407,219	832,42
l	-4,665		-3,435		+1,948			+0,013*						+0,004	0,036	-412,716	833,42
m	-4,141	-2,300	-7,127	+4,353	+1,065	+2,063	-70,168	+0,024	-11,713	+1,727	+2,252	+2,293			0,284	-263,376	548,72
n	-4,291	-2,292	-7,109					+0,027	-11,745	+1,691	+2,342	+2,378			0,275	-266,930	547,82
o	-3,502	-3,108	-8,590	+6,664	+1,456	+5,053	-77,799	+0,004					+0,068*	+0,002	0,199	-294,636	607,27
p	-3,482	-3,095	-8,731	+6,950									+0,093		0,184	-300,435	608,87

MODELOS	G	GL	p <
a - b	2,414	5	0,900 NS
c - d	5,090	5	0,500 NS
a - c	70,278	2	0,001 S
e - f	4,516	4	0,500 NS
g - h	30,792	3	0,001 S
e - g	92,506	2	0,001 S
i - j	7,114	5	0,250 NS
k - l	10,994	5	0,100 NS
i - k	62,596	2	0,001 S
m - n	7,108	4	0,250 NS
o - p	11,598	5	0,050 S
m - o	62,596	2	0,001 S
b - h	-----		
j - n	225,096	1	0,001 S

TABELA 4. Modelos de regressão logística para *Adaina bipunctata* em capítulos de *T. adenantha*

Modelo	Cte	Trup	Mel	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-13,701	-9,318	-10,077	-10,900	+1,018	-1,205	-10,095	-0,042	-0,306	+9,310	+10,413	-0,919			0,176	-51,228	124,456
b	-----																-----
c	-64,842	-9,827	-10,085	-10,731	+1,120	+0,256	-10,107	-0,043					+2,869	-0,045*	0,172	-51,504	121,008
d	-73,351							+0,041					+3,257	-0,051*	0,131	-51,030	108,060
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Tortm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	-17,906	-0,683	-38,769	-39,181	+0,156	-25,638	-50,201	+0,047*	-0,125	+10,614	+11,362	+0,136			0,186	-50,616	123,232
f	-6,609							+0,016							0,004	-61,971	125,942
g	-90,991*	-1,259	-41,719	-49,879	+0,222	-21,488	-44,018	+0,035					+3,948*	-0,056*	0,169	-51,694	121,388
h	-85,154												+3,738*	-0,056	0,110	-55,339	114,678

MODELOS	G	GL	p <
a - b	-----		
c - d	0,948	6	0,990 NS
a - c	0,396	2	0,900 NS
e - f	22,710	10	0,025 S
g - h	7,290	7	0,500 NS
e - g	2,156	2	0,500 NS

TABELA 5. Modelos de regressão logística para *Phalonidia unguifera* em capítulos de *T. adenantha*

Modelos de regressão logística para a mortalidade angular em captivados de 1. ano de vida																	
Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-4,872	-0,877	-0,866	-12,265	+0,499	-10,683	-11,299	-0,004	-0,016	+0,0176	+1,180	-0,669			0,051	-162,498	346,996
b	-5,352								+0,093	+0,375	+1,455	-0,404			0,040	-164,274	336,548
c	-7,044	-0,859	-1,034	-12,036	+0,701	-11,302	-11,774	-0,001					+0,084	+0,004	0,039	-164,511	347,022
d	-----																-----
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Pterm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	-5,071	-0,379	+0,399	-48,981	+0,291	-39,951	-60,149	-0,003	+0,017	+0,233	+1,278	-0,561			0,049	-162,741	347,482
f	-5,352								+0,093	+0,375	+1,455	-0,404			0,040	-164,274	336,548
g	-7,474	-0,380	+0,017	-47,627	+0,380	-41,367	-60,812	+0,001					+0,097	+0,004	0,037	-164,767	347,534
h	-----																-----

MODELOS	G	GL	p
a - b	3,552	7	0,900 NS
c - d	-----		
a - c	4,026	2	0,250 NS
e - f	3,066	7	0,900 NS
g - h	-----		
e - g	4,052	2	0,250 NS

TABELA 6. Modelos de regressão logística para *Lestodiplosis* sp. em capitulos de *T. adenantha*

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-17,510	+1,487	-8,616	-9,378	-7,349	+2,574	-8,837	+0,010	+0,485	+10,117	+0,255	+11,469			0,282	-17,251	56,502
b	-7,388					+2,885									0,072	-22,315	48,630
c	+8,269	+1,182	-8,786	-8,629	-8,158	+3,124	-8,295	-0,014					-0,838*	+0,020	0,212	-18,935	55,870
d	+0,885					+2,933							-0,401*	+0,017	0,135	-20,797	47,594
Modelo	Cte	Trupm	Melmm	Pterm	Tortmm	Aspmm	Xantmm	Pcapmm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	-15,766	+2,316*	-32,593	-20,970	-28,487	-21,340	-43,039	-0,038	+1,025	+10,267	+0,800	+12,079			0,270	-17,547	57,094
f	-7,120	+0,411													0,002	-23,984	51,968
g	+12,040	+1,689	-45,793	-19,802	-34,928	-21,019	-41,362	-0,062					-0,924*	+0,023	0,201	-19,201	56,402
h	+1,107												-0,393*		0,061	-22,580	49,160

MODELOS	G	GL	p
a - b	10,128	10	0,500
c - d	3,724	6	0,750
a - c	3,368	2	0,250
e - f	12,874	10	0,250
g - h	6,758	7	0,500
e - g	3,308	2	0,250

TABELA 7. Modelos de regressão logística para *Xantaciura chrysura* em capitulos de *T. adenantha*

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Lest	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-6,515	-0,892	-0,662	-10,188	-10,558	-10,573	-10,006	+0,002	+1,360	+2,353	-0,117	+0,822			0,086	-92,654	207,308
b	-6,742								+1,482	+2,465	-0,007	+0,986			0,074	-93,870	195,740
c	-11,447*	-0,789	-0,618	-10,569	-10,994	-10,723	-8,534	-0,003					+0,258	+0,004	0,065	-94,777	207,554
d	-11,062*							-0,004					+0,242	+0,005	0,054	-95,934	197,868
Modelo	Cte	Trupm	Melmm	Pterm	Tortmm	Aspmm	Lestmm	Pcapmm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	-6,360	-0,286	-0,065	-38,654	-55,482	-26,103	-40,605	-0,005	+1,415	+2,357	+0,023	+0,937			0,087	-92,523	207,046
f	-6,742								+1,482	+2,465	-0,007	+0,986			0,074	-93,870	195,740
g	-12,085	-0,234	+0,054	-40,131	-52,863	-27,318	-34,874						+0,281	+0,004	0,067	-94,534	197,068
h	-----														-----		-----

MODELOS	G	GL	p
a - b	2,432	7	0,950
c - d	2,314	6	0,900
a - c	4,246	2	0,250
e - f	2,694	7	0,950
g - h	-----		
e - g	4,022	2	0,250

TABELAS 8 a 14. Resultados da aplicação de regressões logísticas para cada espécie em ramos de *T. adenantha*, com valores estimados para os vários parâmetros, ρ^2 de McFadden, log da semelhança (LL) e o valor do Critério de Informação de Akaike (AIC) para os vários modelos computados. Valores em negrito são significativos com $p < 0,050$; enquanto valores com asterisco são significativos com $p < 0,100$.

Modelos a-d - presença X ausência das espécies, para todos os ramos coletados ($n = 1110$ ramos)

Modelos e-h - presença da espécie X média das outras espécies no ramo, para todos os ramos ($n = 1110$ ramos)

Abaixo, resultados para relações entre modelos, com o valor de G, os graus de liberdade (GL) e a probabilidade de semelhança entre os modelos.

Letras indicadoras do modelo em negrito sublinhadas indicam os modelos melhor ajustados. Nos modelos semelhantes entre si, foi escolhido como melhor ajustado o modelo com menor valor de AIC.

(Ver texto para explicações mais detalhadas).

TABELA 8. Modelos de regressão logística para *Trupanea* sp. em ramos de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Mel	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	+0,055	+0,059	-0,595	+0,228	+0,377	+2,363	+0,771	+0,014	-0,904	-2,125	-2,016	-2,427			0,152	-584,813	1191,626
b	+0,082					+2,312*		+0,014	-0,895	-2,083	-1,981	-2,427			0,149	-586,773	1185,546
c	-4,350	+0,336*	-1,403	+0,078	-0,209	+2,062*	+0,874*	+0,038					+0,118	-0,007	0,079	-635,358	1288,716
d	-4,086	+0,341						+0,037					+0,108	-0,007	0,073	-639,499	1286,998
Modelo	Cte	Melm	Pterm	Tortm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	+0,122	+0,043	+0,503	-0,123	+0,128	+1,730	+0,316	+0,012*	-0,897	-2,116	-2,049	-2,409			0,147	-587,866	1197,732
f	+0,093							+0,013	-0,895	-2,077	-1,972	-2,372			0,146	-588,612	1187,732
g	-4,544	+0,370	-1,743	-0,855	-0,226*	-0,279	+0,528	+0,039					+0,129	-0,007	0,081	-633,887	1285,744
h	-4,352	+0,365			-0,274			+0,038					+0,120	-0,007	0,078	-635,591	1281,182

MODELOS	G	GL	p
a - b	3,920	5	0,750
c - d	8,282	5	0,250
a - c	101,090	2	0,001
e - f	1,492	6	0,950
g - h	3,408	4	0,500
e - g	92,042	2	0,001

TABELA 9. Modelos de regressão logística para *Melanagromyza* sp. em ramos de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	- 0,846	+ 0,052	-13,804	- 0,098	- 0,681	- 14,607	- 0,348	- 0,009	+ 0,154	+ 0,008	- 1,552	- 0,332			0,057	- 502,233	1026,466
b	- 1,267								+ 0,168	+ 0,117	- 1,555	- 0,291			0,050	- 505,861	1019,722
c	- 1,049	+ 0,332*	- 14,368	- 0,079	- 1,011	- 14,970	- 0,311	+ 0,001					- 0,045	+ 0,004	0,030	- 516,649	1051,298
d	- 1,922	+ 0,317*			- 1,061									+ 0,004	0,025	- 518,962	1043,924
Modelo	Cte	Trupm	Pterm	Tortm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	- 0,990	+ 0,136*	+ 4,469	+ 0,494	- 0,522	- 10,695	+ 0,966	- 0,011	+ 0,147	+ 0,235	- 1,460	- 0,084			0,065	- 497,996	1017,992
f	- 1,453	+ 0,121	+ 4,129		- 0,556				+ 0,192	+ 0,329	- 1,354	- 0,093			0,059	- 501,137	1016,274
g	- 0,451	+ 0,279	+ 3,169*	+ 0,417	- 0,743	- 12,777	+ 1,219	- 0,003					- 0,074	+ 0,005	0,047	- 507,700	1033,400
h	- 2,033	+ 0,257			- 0,596									+ 0,004	0,038	- 512,332	1030,664

MODELOS	G	GL	p
a - b	7,256	7	0,500
c - d	4,626	6	0,750
a - c	28,832	2	0,001
e - f	6,282	4	0,250
g - h	9,264	6	0,250
e - g	19,408	2	0,001

TABELA 10. Modelos de regressão logística para *Asphondylia* sp. em ramos de *T. adenanthia*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Lest	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Templ	Pluvl	ρ^2	LL	AIC
a	-6,083	+0,350	-0,707	+0,826	+1,594	-13,511	-12,959	+0,041	-12,205	+1,555	+2,511	+0,976			0,136	-220,974	463,948
b	-6,182				+1,607			+0,046	-12,276	+1,388	+2,511	+0,853			0,124	-223,993	459,986
c	-12,202	+0,303	-0,924	+1,084	+1,514	-13,542	-13,361	+0,027					+0,388	-0,002	0,092	-232,337	482,674
d	-11,165		-0,966	+1,479				+0,032					+0,320		0,082	-234,895	477,790
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Pterm	Tortm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Templ	Pluvl	ρ^2	LL	AIC
e	-6,398	+0,418	-0,798	+1,898	+1,652	-230,710	-1,343	+0,035	-12,110	+2,262	+2,988	+1,640*			0,135	-221,167	464,334
f	-6,920	+0,392						+0,043	-12,049	+2,200	+3,282	+1,658*			0,117	-225,903	463,806
g	-6,193	-0,174	-1,226	+3,946	+1,673*	-226,109	-2,147	+0,014					+0,156	-0,030	0,062	-240,004	498,008
h	-2,566		-1,287	+4,922											0,037	-246,260	496,520

MODELOS	G	GL	p
a - b	6,038	5	0,500
c - d	5,116	5	0,500
a - c	22,726	2	0,001
e - f	9,472	5	0,100
g - h	12,512	7	0,100
e - g	37,674	2	0,001

TABELA 11. Modelos de regressão logística para *Adaina bipunctata*. em ramos de *T. adenanthia*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-21,996	-0,734	-9,992	-11,544	+0,850	-9,677	-9,354	+0,118	+0,104	+11,321	+13,190	+1,149			0,272	-30,896	83,792
b	-7,587							+0,057							0,046	-40,491	82,982
c	-115,504*	-1,139	-10,373	-11,617	+1,089	-7,970	-10,206	+0,100					+4,980	-0,068	0,246	-31,245	80,490
d (= b)	-----														-----		
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Tortm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	-26,005	+0,908	+1,156	+1,539	+0,678*	-109,286	-49,309	+0,117	+0,092	+14,017	+15,937	+4,522			0,312	-29,213	80,426
f	-8,458				+0,990			+0,064							0,138	-36,566	77,132
g	-120,296*	+0,225	+0,243	+1,589	+0,758	-101,124	-57,139	+0,097					+5,159	-0,069	0,263	-31,271	80,542
h (= f)	-----														-----		

MODELOS	G	GL	p
a - b	19,190	10	0,050
c - d	18,492	8	0,025
a - c	0,698	2	0,750
e - f	14,706	9	0,100
g - h	10,590	7	0,250
e - g	4,116	2	0,250

TABELA 12. Modelos de regressão logística para *Phalonidia unguifera* em ramos de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Asp	Lest	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-5,072	+ 0,262	- 0,113	-13,194	+ 1,602	- 12,339	- 12,426	+ 0,010	+ 0,627	+ 0,971	+ 0,553	+ 0,358			0,052	- 113,362	248,724
b	- 3,986				+ 1,651										0,036	- 115,204	234,408
c	- 9,516	+ 0,126	- 0,113	-13,236	+ 1,587	- 11,862	- 12,413	+ 0,009					+ 0,243	- 0,002	0,055	- 112,993	243,986
d (= b)	-----															-----	-----
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Pterm	Aspm	Lestm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	- 5,746	+ 0,285	+ 0,276	+ 0,285	- 0,007	-211,484	- 2,688	+ 0,015	+ 0,619	+ 1,553*	+ 1,417	+ 0,921			0,030	- 115,950	253,900
f	-----															-----	-----
g	- 10,370	+ 0,092	+ 0,245	+ 0,555	+ 0,067	- 208,789	- 3,048	+ 0,009					+ 0,289	- 0,002	0,026	- 116,427	250,854
h	-----															-----	-----

MODELOS	G	GL	p <
a - b	3,684	10	0,975 NS
c - d	4,422	8	0,900 NS
a - c	0,738	2	0,750 NS
e - f	-----		
g - h	-----		
e - g	0,954	2	0,750 NS

TABELA 13. Modelos de regressão logística para *Lestodiplosis* em ramos de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	- 15,486	+ 2,557	- 10,570	- 8,661	- 9,664	- 10,342	- 10,751	- 0,056	+ 0,440	+ 10,645	+ 10,931	+ 12,817			0,241	- 15,740	53,480
b	-----															-----	-----
c	- 13,823	+ 2,442	- 10,591	- 5,678	- 8,686	- 10,198	- 10,414	- 0,081					- 0,976*	+ 0,025	0,268	- 15,180	48,360
d	- 6,636	+ 1,486													0,038	- 19,943	43,886
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Pterm	Tortm	Aspm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	- 15,822	+ 1,012	- 3,353	- 25,353	- 49,904	- 40,681	+ 1,914	- 0,054	+ 0,581	+ 12,089	+ 12,650	+ 14,079			0,190	- 16,790	55,580
f	-----															-----	-----
g	- 11,010	+ 0,107	- 2,930	- 12,059	- 41,350	- 26,647	+ 0,743	- 0,055					- 0,797	+ 0,021	0,190	- 16,788	51,576
h	-----															-----	-----

MODELOS	G	GL	p <
a - b	-----		
c - d	9,526	8	0,500 NS
a - c	1,120	2	0,750 NS
e - f	-----		
g - h	-----		
e - g	0,004	2	0,999 NS

TABELA 14. Modelos de regressão logística para *Xantaciura chrysura* em ramos de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Xant	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-3,913	+ 0,715	- 0,297	- 10,160	-11,558	-11,504	-11,927	- 0,044*	+ 1,641	+ 1,919	- 0,164	-10,648			0,116	- 73,982	53,480
b	-----																-----
c	- 6,058	+ 0,766	- 0,253	- 10,581	-11,543	-11,645	-12,259	- 0,040					+ 0,099	+ 0,007	0,102	- 75,216	48,360
d	-----																-----
Modelo	Cte	Trupm	Melm	Pterm	Tortm	Aspm	Xantm	Pcapm	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
e	-3,786	+ 0,044	+ 0,280	-102,060	- 2,526	- 0,196	+ 5,740	- 0,040	+ 1,466	+ 1,625	- 0,341	-11,106			0,101	- 75,243	55,580
f	-----																-----
g	- 6,950	+ 0,131	+ 0,295	-111,745	- 2,532	- 0,319	+ 3,624	- 0,035					+ 0,141	+ 0,005	0,087	- 76,406	51,576
h	-----																-----

MODELOS	G	GL	p
a - b	-----		
c - d	-----		
a - c	2,468	2	0,500 NS
e - f	-----		
g - h	-----		
e - g	2,326	2	0,500 NS

TABELAS 15 a 21. Resultados da aplicação de regressões logísticas para cada espécie em plantas de *T. adenantha*, com valores estimados para os vários parâmetros, ρ^2 de McFadden, log da semelhança (LL) e o valor do Critério de Informação de Akaike (AIC) para os vários modelos computados. Valores em negrito são significativos com $p < 0,050$; enquanto valores com asterisco são significativos com $p < 0,100$.

Modelos a-d - presença X ausência das espécies, para todos as plantas coletados (n = 3329 capítulos)

Abaixo, resultados para relações entre modelos, com o valor de G, os graus de liberdade (GL) e a probabilidade de semelhança entre os modelos.

Letras indicadoras do modelo em negrito sublinhadas indicam os modelos melhor ajustados. Nos modelos semelhantes entre si, foi escolhido como melhor ajustado o modelo com menor valor de AIC.

(Ver texto para explicações mais detalhadas).

TABELA 15. Modelos de regressão logística para *Trupanea* sp. em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Mel	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	+ 1,706	+0,314	+ 1,157	-0,412	+ 0,510	+ 0,934	+ 0,338	+ 0,002	- 1,378	- 2,008	- 2,194	- 2,548			0,122	- 174,721	371,442
b	+ 1,946								- 1,407	- 1,883	- 2,044	- 2,496			0,105	- 178,103	364,206
c	- 2,256	+ 0,678	+ 0,554	- 0,469	- 0,050	+ 0,583	+ 0,474	+ 0,024					+ 0,098	- 0,007	0,064	- 186,147	390,294
d	- 0,501	+ 0,683						+ 0,022						- 0,005	0,054	- 188,213	382,426

MODELOS	G	GL	p
a - b	6,764	7	0,500 NS
c - d	4,132	6	0,750 NS
a - c	22,852	2	0,001 S

TABELA 16. Modelos de regressão logística para *Melanagromyza* sp. em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	+ 0,822	+ 0,303	+ 1,101	+ 0,211	- 0,153	- 0,331	+ 0,451	- 0,023	- 0,192	+ 0,065	- 0,718*	- 1,198			0,054	- 191,404	404,808
b	+ 1,056*							- 0,022	- 0,233	+ 0,030	- 0,755	- 1,369			0,045	- 193,207	396,414
c	+ 0,524	+ 0,677	+ 1,165	+ 0,159	- 0,331	- 0,802	+ 0,381	- 0,015					- 0,052	+ 0,006	0,055	- 191,198	400,396
d	- 1,121	+ 0,635												+ 0,005	0,043	- 193,669	391,338

MODELOS	G	GL	p
a - b	3,606	6	0,750 NS
c - d	4,942	7	0,750 NS
a - c	0,412	2	0,250 NS

TABELA 17. Modelos de regressão logística para *Asphondylia* em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	- 4,271	+ 0,541	- 0,255	+ 16,756	+ 1,198	+ 1,197	+ 1,197	- 1,017	+ 0,025	- 13,518	+ 1,318*	+ 2,386	+ 1,674			0,265	- 95,124	212,248
b	- 2,664				+ 1,073					- 13,624	+ 0,761	+ 2,100	+ 1,213			0,198	- 103,728	217,456
c	- 9,285	+ 0,350	- 0,397	+ 17,303	+ 1,321	+ 1,733	- 1,539	- 0,001						0,361	- 0,003	0,169	- 107,504	233,008
d	- 8,389				+ 1,231									0,301		0,092	- 117,439	238,878

MODELOS	G	GL	p
a - b	17,208	6	0,010 S
c - d	19,870	7	0,010 S
a - c	24,760	2	0,001 S

TABELA 18. Modelos de regressão logística para *Adaina bipunctata* em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Tort	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	p ²	LL	AIC
a	-37,074	+1,504	+1,703	-1,553	+13,387	-1,789	-9,890	+0,125*	+12,027	+13,731	+15,499	+3,063			0,591	-10,368	42,736
b	-----																
c	-131,416	+1,988	+3,145	-2,812	+15,590	+13,704	-9,475	+0,180*					+4,880	-0,078	0,664	-8,512	35,024
d (=b)	-----																-----

MODELOS	G	GL	p
a - b	-----		
c - d	-----		
a - c	0,250	2	0,750 NS

TABELA 19. Modelos de regressão logística para *Phalonidia unguifera* em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Asp	Lest	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	p ²	LL	AIC
a	-3,635	-0,343	+0,204	-0,344	+1,121	-12,975	+0,181	+0,012	+0,287	+0,320	+1,229	-0,662			0,104	-70,122	162,244
b	-2,895				+1,454										0,055	-73,937	151,874
c	-7,932	-0,399	+0,147	-0,203	+1,405	-13,171	-0,127	+0,009					+0,237	-0,003	0,085	-71,617	161,234
d (=b)	-----																-----

MODELOS	G	GL	p <
a - b	7,630	10	0,750 NS
c - d	4,640	8	0,900 NS
a - c	2,990	2	0,250 NS

TABELA 20. Modelos de regressão logística para *Lestodiplosis* em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	p ²	LL	AIC
a	-15,706	+0,627	-0,118	-9,825	-11,623	+1,406	+2,646	-0,072	+11,038	-0,261	+12,837				0,331	-11,201	44,402
b	-----																
c	+14,664	+0,814	-0,515	-8,763	-11,173	+1,726	+3,198*	-0,071					-1,030	+0,029	0,301	-11,712	41,424
d	+2,507						+3,140						-0,375		0,147	-14,283	32,566

MODELOS	G	GL	p <
a - b	-----		
c - d	5,142	7	0,750 NS
a - c	1,022	2	0,750 NS

TABELA 21. Modelos de regressão logística para *Xantaciura chrysura* em plantas de *T. adenantha*.

Modelo	Cte	Trup	Mel	Pter	Tort	Asp	Xant	Pcap	Per2	Per3	Per4	Per5	Temp	Pluv	ρ^2	LL	AIC
a	-3,096*	+0,314	+0,566	-11,895	+0,422	-0,894	+2,699*	-0,040	+1,466	+2,208	+0,303	+0,186			0,177	-51,165	124,330
b	-2,366						+2,521*	-0,043	+1,413	+2,039*	-0,145	-0,233			0,159	-52,289	116,578
c	-7,226	+0,402	+0,520	-11,944	+0,240	-1,011	+2,992*	-0,040					+0,225	+0,004	0,172	-51,521	121,042
d	-----																

MODELOS	G	GL	p
a - b	2,248	5	0,900
c - d	-----		NS
a - c	0,712	2	0,750
			NS