



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

ANDRÉ TAVARES CORRÊA DIAS

EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE RECURSOS EM UM
SISTEMA COM TRÊS NÍVEIS TRÓFICOS

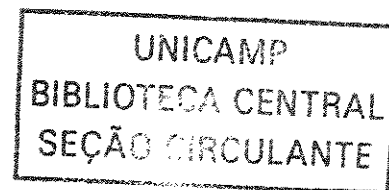
Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
André TAVARES CORRÊA DIAS
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título
de Mestre em Ecologia

ORIENTADOR: PROF. DR. THOMAS MICHAEL LEWINSOHN

CAMPINAS

2003



UNIDADE	BC
Nº CHAMADA	T1/Unicomp
	D 543e
V	EX
TOMBO BC/	55127
PROC.	16-124103
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	07/08/03
Nº CPD	

CM00187297-2

Rebrot 297790

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

D543e

Dias, André Tavares Corrêa

Efeito da disponibilidade de recursos em um sistema com três níveis tróficos/

André Tavares Corrêa Dias. --

Campinas, SP:[s.n.], 2003.

Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.

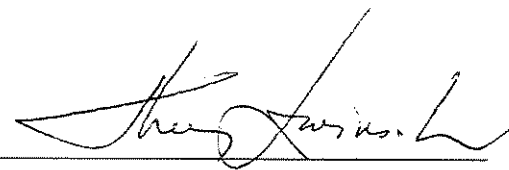
Instituto de Biologia.

1. Ecologia. 2. Interação inseto-planta.. 3. Cerrado. I. Lewinsohn, Thomas Michael. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

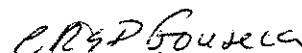
Campinas, 08 de maio de 2003

Banca Examinadora:

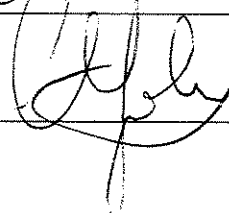
Dr. Thomas Michael Lewinsohn (Orientador)

Handwritten signature of Thomas Michael Lewinsohn in cursive script, written on a horizontal line.

Dr. Carlos Roberto Fonseca

Handwritten signature of Carlos Roberto Fonseca in cursive script, written on a horizontal line.

Dr. Carlos Alfredo Joly

Handwritten signature of Carlos Alfredo Joly in cursive script, written on a horizontal line.

Dr. José Roberto Trigo

A blank horizontal line, intended for a signature.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a meus pais Maria Lúcia T. C. Dias e Artur C. Dias Neto, meu irmão Arthur T. C. Dias, vovó Laura e vovó Neuza que sempre me apoiaram e me incentivaram desde o início de minha formação. Agradeço a Gabriela B. Gibertoni por todo o carinho, companheirismo e apoio mesmo estando tão longe.

Os amigos Flávio N. Ramos, Tiago B. Quental, Luciana Araripe, Carlos R. Fonseca e Gislene Ganade tiveram papel fundamental em minha vinda para Campinas, pela hospitalidade e incentivo à idéia de fazer o mestrado na Unicamp.

Agradeço ao Thomas M. Lewinsohn por apostar nas minhas idéias, pela amizade e pela valiosa orientação durante todas as fases do projeto.

Alguns amigos também tiveram uma importante participação neste trabalho. O meu muito obrigado a Adriana M. Almeida, Mário Almeida-Neto, Rafael G. Raimundo, Soraia Diniz, Umberto Kubota, Marina R. Braun, Silvia M. Futada, Tehra Mendonça e Ricardinho pela ajuda no campo e no laboratório, pelas reflexões e sugestões sobre o trabalho. Não poderia deixar de fazer um agradecimento especial às “meninas superpoderosas”, Marina, Silvinha e Tehra que me ajudaram a dissecar boa parte dos 10950 capítulos florais analisados nesta dissertação.

Agradeço a todos os amigos da turma de mestrado de 2001 em especial ao Paulo Guimarães Jr. (Miúdo), Márcio Uehara-Prado, Jivanildo Miranda, Umberto Kubota, Mário Almeida-Neto e Priscila B. Gomes, pela amizade e troca de “figurinhas”. Agradeço também ao Gustavo Romero pelas dicas e sugestões na finalização da análise dos dados.

Os amigos Lázaro A. Macedo Júnior, Fabiano Micheletto, Alessandra S. Schanoski, Natália O. Leiner, Alexandre de Alencar e Bráulio L. Truite foram grandes companheiros, tornando a vida em república uma experiência divertida, enriquecedora e agradável.

Agradeço aos professores Carlos R. Fonseca, Carlos A. Joly, Fábio R. Scarano, José R. Trigo e Geraldo W. Fernandes pela participação na banca e/ou pré-banca, e cujas críticas e sugestões certamente contribuíram para aumentar a qualidade do trabalho.

Outros professores ajudaram no desenvolvimento deste trabalho. Agradeço ao Paulo Mazzafera pelo empréstimo da câmara de pressão e ao Edson E. Matsura, da faculdade de

Engenharia Agrícola, que estava sempre disposto a conversar sobre métodos de irrigação e medidas de umidade do solo.

Agradeço a Fapesp pela bolsa de estudo que possibilitou o desenvolvimento desta dissertação de mestrado. Esta pesquisa foi financiada pelo projeto *Diversidade de Espécies e Interações* (Fapesp #9805085-2), coordenado pelo Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn, como parte do programa BIOTA-Fapesp.

Dedico este trabalho à
memória de vovó Laura

“I have often said and thought that the process of
scientific discovery was identical with everyday
thought, only with more care.”

Thomas H. Huxley

ÍNDICE

Resumo.....	01
Abstract.....	02
Introdução Geral.....	03
 Capítulo 1 – Garrafas de rega: um método simples e barato para experimentos de manipulação da disponibilidade de água para plantas em ecossistemas naturais	
Introdução.....	08
Materiais e Métodos.....	10
Resultados.....	13
Discussão.....	15
Referências.....	17
 Capítulo 2 – Efeito da disponibilidade de água e nutrientes na comunidade de insetos associados aos capítulos florais de <i>Chromolaena squalida</i>	
Introdução.....	20
Materiais e Métodos.....	24
Resultados.....	30
Discussão.....	44
Tabelas.....	49
Referências.....	58

RESUMO

Em estudos de interação inseto-planta a qualidade da planta hospedeira tem sido destacada com um importante fator que pode influenciar o desempenho e local de oviposição do herbívoro. Este trabalho teve o objetivo de avaliar como a disponibilidade de recursos para a planta pode afetar as interações entre plantas e herbívoros e, indiretamente, entre os herbívoros e seus inimigos naturais. Para isto, foi realizado um experimento fatorial com adição de água e nutrientes em um sistema com três níveis tróficos, compreendendo os insetos endófagos associados aos capítulos florais de *Chromolaena squalida* e seus parasitóides. O teste do método de irrigação utilizado no experimento mostrou que as garrafas de rega foram capazes de aumentar cerca de sete vezes a disponibilidade de água para as plantas, diminuindo o déficit hídrico das mesmas. A adição de fertilizante teve um efeito positivo no processo de desenvolvimento dos capítulos, promovendo um aumento no diâmetro dos capítulos, no número de aquênios com semente e na concentração de nitrogênio. A maioria das espécies mostrou uma tendência a uma maior infestação em plantas fertilizadas, porém *Cecidochara* sp2 foi a única cuja resposta foi estatisticamente significativa. As respostas individuais das espécies também foram capazes de causar efeitos na escala da comunidade, que apresentou uma maior diversidade em plantas com tratamento de fertilização. Isto indica uma convergência no padrão de escolha de sítios para oviposição na comunidade de herbívoros. A maior taxa de infestação de *Cecidochara* sp2 e a maior diversidade de espécies em plantas fertilizadas corroboram a hipótese de vigor, mostrando que endófagos de capítulo respondem a variações no processo de desenvolvimento dos frutos e sementes dos capítulos florais. A diminuição da taxa de ataque de *Xanthaciura chrysura* por parasitóides em plantas fertilizadas indica, neste caso, uma cascata trófica ao nível da espécie. O menor diâmetro dos capítulos com endófagos parasitados mostra que o tamanho dos capítulos pode afetar diretamente o acesso do endófago pelo parasitóide. Este é o primeiro trabalho que mostra uma relação entre tamanho de capítulo e defesa contra parasitóides, o que pode representar mais uma pressão de seleção para a preferência de endófagos por capítulos maiores.

ABSTRACT

Host plant quality has been stressed as an important factor affecting herbivorous insects fitness and oviposition choice. This work evaluated how plant resource availability can influence interactions between plants and herbivorous and, indirectly, between herbivorous and its natural enemies. A factorial experiment with water and nutrient addition were settled on a tri-trophic system, comprising endophagous insects associated with *Chromolaena squalida* flowerheads and its parasitoids. The test of irrigation method used in the experiment showed that *irrigation bottles* enhanced in more than seven times soil water content, diminishing plant water deficit. Fertilization had a positive effect on the process of capitula development, promoting greater capitulum diameter, number of achene with seed and concentration of total nitrogen in capitulum tissue. Majority of species showed a trend for greater infestation rates in plants with fertilization, however only *Cecidochares* sp2 showed a statistic significant response. Individual species responses were able to promote an effect in community level, which showed a great diversity in fertilized plants. This result shows a convergence in herbivore community oviposition choice pattern. The greater infestation rates and species diversity in fertilized plants are expected by vigor hypothesis, showing that endophagos insect responds to variations on flowerheads developmental process. The lower attack of *Xanthaciura chrysura* by parasitoids in fertilized plants indicate, in this case, a species level trophic cascade. The smaller diameter of capitula with parasited herbivores shows that capitulum size can directly influence the accessibility of herbivores by the parasitoids. This is the first work that shows a relationship between capitulum size and defense against parasitoids that can be one more pressure for endophagos preference for larger capitula.

INTRODUÇÃO GERAL

Grande parte da complexidade de comunidades e ecossistemas naturais se deve às interações indiretas, aquelas em que os efeitos de uma espécie sobre outra irão desencadear um efeito em uma terceira espécie. Este tipo de interação pode causar resultados contra-intuitivos ou inesperados em experimentos desenvolvidos em comunidades naturais que investigam apenas duas ou poucas espécies por vez (Sih et al. 1985). Em uma recente revisão sobre o tema, Wootton (2002) mostra que as publicações sobre interações indiretas têm crescido exponencialmente nas últimas décadas, reforçando a importância de se incluir este tipo de interação no estudo do funcionamento de ecossistemas naturais.

Apesar do termo *cascata trófica* ter sido utilizado pela primeira vez por Paine (1980), a idéia de interações indiretas ao longo da cadeia trófica já havia sido explicitado por Hairston, Smith e Slobodkin (1960). Neste trabalho, a explicação de “porque o mundo é verde” parte da simplificação de que os herbívoros são regulados por seus inimigos naturais, permanecendo em densidades populacionais baixas e permitindo as plantas crescerem sem pressão por herbivoria. Posteriormente, estas idéias foram ampliadas para sistemas com variação de um a cinco níveis tróficos, em que a produtividade primária determinaria o número de níveis na cadeia (Oksanen et al. 1981, Fretwell 1987). Em sistemas com um número ímpar de níveis tróficos os herbívoros seriam regulados por seus predadores, enquanto em sistemas com número par de níveis os herbívoros seriam regulados pela limitação de recursos. Isto aconteceria porque em sistemas com número par de níveis tróficos os predadores dos herbívoros seriam regulados pelo nível imediatamente acima, deixando os herbívoros crescerem sem pressão por predação.

Na última década, esta concepção teórica, em que a prevalência de predadores ou limitação de recursos na regulação dos herbívoros envolvia inclusão ou exclusão de um nível trófico inteiro, foi substituída por uma abordagem mais refinada em que predadores e recursos agem conjuntamente e que a importância relativa destes fatores varia de acordo com as condições abióticas (Hunter & Price 1992). Interações indiretas ao longo da cadeia trófica têm se mostrado um processo bem comum em ecossistemas terrestres (Pace et al. 1999), tendo como ponto de partida, tanto efeitos desencadeados por predadores (“top-down”, Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001), quanto efeitos desencadeados pelas

plantas (“bottom-up”, Price 1980, Price 1992, Stiling & Rossi 1996, Moon et al. 2000, Moon & Stiling 2002). Identificar os mecanismos de causa e efeito por trás destas interações ainda é um desafio metodológico. A adoção de uma abordagem experimental em ambientes naturais é fundamental para isolar os diferentes fatores atuantes na cadeia trófica, assim como a utilização de métodos estatísticos que levem em consideração a interação e dependência destes fatores (Dyer & Letourneau 1999).

No primeiro capítulo desta dissertação, avaliei a eficiência da utilização de um método de irrigação desenvolvido pela Bióloga Lygia J. Sánchez em experimentos de campo. Para tal, realizei experimentos utilizando as *garrafas de rega* para aumentar a disponibilidade de água para indivíduos de *Chromolaena squalida* (DC.) R. King & H Rob. (Asteraceae: Eupatoriae) na Reserva Ecológica de Itirapina. Nesta avaliação, procurei quantificar o aumento na disponibilidade de água para as plantas assim como seus efeitos no *status* hídrico das plantas. A opção em manter esta parte do trabalho como um capítulo à parte ao invés de incorporá-la na metodologia do capítulo 2 teve como objetivo uma melhor discussão da eficiência das garrafas de rega e do potencial de sua utilização em outras áreas da ecologia, tais como ecofisiologia vegetal e interações planta-planta.

No segundo capítulo, realizei um experimento fatorial com adição de água e nutrientes para avaliar o efeito da disponibilidade de recursos nas interações diretas e indiretas na cadeia trófica formada pelos insetos associados aos capítulos florais de *Chromolaena squalida* e seus parasitóides. O método de irrigação utilizado foi o de *garrafas de rega*, descritas no primeiro capítulo. Foram avaliados os efeitos da disponibilidade de recursos na química, no tamanho e na formação de sementes dos capítulos, assim como nas taxas de infestação, sobrevivência e parasitismo dos endófagos associados.

REFERÊNCIAS

- Dyer, L. A., and D. K. Letourneau. 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia* 119:265-274.
- Fretwell, S. D. 1987. Food-chain dynamics - the central theory of ecology. *Oikos* 50:291-301.
- Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population Control, and Competition. *American Naturalist* 94:421-425.
- Halaj, J., and D. H. Wise. 2001. Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle? *American Naturalist* 157:262-281.
- Hunter, M. D., and P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders - Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732.
- Moon, D. C., A. M. Rossi, and P. Stiling. 2000. The effects of abiotically induced changes in host plant quality (and morphology) on a salt marsh planthopper and its parasitoid. *Ecological Entomology* 25:325-331.
- Moon, D. C., and P. Stiling. 2002. The effects of salinity and nutrients, on a tritrophic salt-marsh system. *Ecology* 83:2465-2476.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda, and P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118:240-261.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:483-488.
- Paine, R. T. 1980. Food webs - linkage, interaction strength and community infrastructure - the 3rd Tansley Lecture. *Journal of Animal Ecology* 49:667-685.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson, and A. E. Weis. 1980. Interactions among 3 Trophic Levels - Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65.

- Schmitz, O. J., P. A. Hamback, and A. P. Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155:141-153.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka, and K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities - a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:269-311.
- Stiling, P., and A. M. Rossi. 1996. Complex effects of genotype and environment on insect herbivores and their enemies. *Ecology* 77:2212-2218.
- Wootton, J. T. 2002. Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48:157-172.

CAPÍTULO 1

GARRAFAS DE REGA: UM MÉTODO SIMPLES E BARATO PARA EXPERIMENTOS DE MANIPULAÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA PARA PLANTAS EM ECOSSISTEMAS NATURAIS

INTRODUÇÃO

Em ecossistemas naturais a disponibilidade de água afeta a abundância e a distribuição da maioria das espécies. A disponibilidade de recursos é um importante fator que atua sobre a força e direção das interações entre plantas, podendo transforma-las de negativas para positivas e vice versa (Bertness & Callaway 1994). O estudo dos efeitos da baixa disponibilidade de água na evolução, expressão de características fenotípicas, modulação das interações entre plantas e na distribuição espacial das plantas é fundamental para entender os processos de estruturação das comunidades vegetais (Osmond et al. 1987, Schulze et al. 1987, Franco & Nobel 1989, Novoplansky & Goldberg 2001, Scarano et al. 2001).

Abordagens experimentais são essenciais para compreender a resposta das plantas a diferentes regimes de disponibilidade de água, mas a maioria dos métodos de irrigação contínua precisa de um grande investimento em infra-estrutura. Gotejadores comerciais necessitam de, pelo menos, 1kg/cm^2 de pressão e suas taxas de vazão são muito altas para operar continuamente, o que torna necessário a implementação de reservatórios e “timers” aumentando os custos da manipulação da disponibilidade de água em experimentos de campo. Além disto, a implantação de reservatórios, torres e redes elétricas está sujeita a grandes restrições em reservas naturais.

Devido a estas restrições e ao alto custo, a maior parte dos experimentos sobre os efeitos da disponibilidade de água nas interações entre plantas são desenvolvidos em casas de vegetação (Goergen & Daehler 2001, Novoplansky & Goldberg 2001) e seus resultados não são diretamente aplicáveis a populações e comunidades naturais. Experimentos de campo que manipulam a disponibilidade de água têm usado uma abordagem de pulsos de recurso (Briones et al. 1998, Bakker & Wilson 2001, Gebauer et al. 2002), que podem ser bem eficientes para simulação de condições hídricas em ambientes áridos e semi-áridos, mas são inadequados para avaliar efeitos da disponibilidade de recursos em ambientes méxicos.

Neste capítulo da dissertação apresento um método eficiente e de baixo custo para a implementação de experimentos de manipulação da disponibilidade de água em

ecossistemas naturais. Este método é apropriado para irrigar plantas individuais de porte herbáceo e arbustivo ou pequenas parcelas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Para testar a eficiência do método, foi realizado um experimento em uma área de campo cerrado da Reserva Ecológica de Itirapina (22°15'S, 47°49'W). Este teste começou em março de 2002, final da estação chuvosa, e terminou em julho, pico da estação seca que dura de maio a agosto (Figura 1A). Desta forma, o período de realização dos experimentos se estendeu do outono até o meados do inverno. As temperaturas no período foram altas atingindo de 18 a 35°C durante o dia e caindo para 2 a 22°C durante a noite. Apesar de geadas e fogo poderem ocorrer ocasionalmente neste período, nenhum dos dois ocorreu durante a realização do experimento. Durante os meses de abril, junho e julho houve déficit hídrico (Figura 1B).

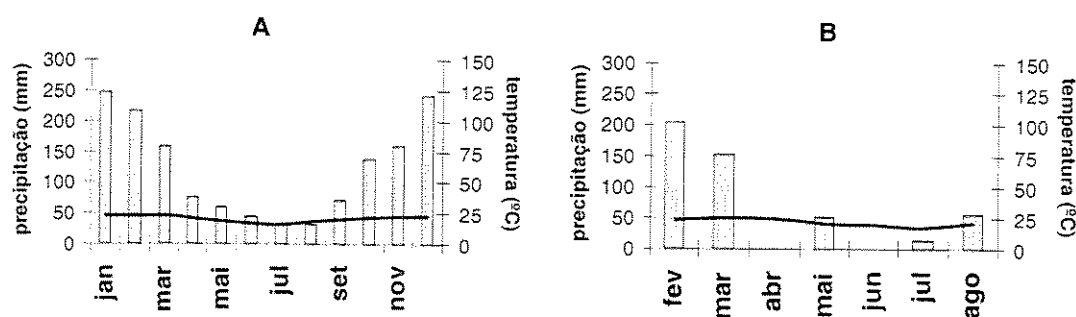


Figura1: Climogramas do município de Itirapina com temperatura média (linhas) e precipitação mensal (colunas). A) Série histórica cedida pela CEPAGRI e B) dados referentes ao período de realização do experimento.

As plantas escolhidas para este experimento foram indivíduos de *Chromolaena squalida* (DC.) R. King & H Rob. (Asteraceae: Eupatoriae). Esta é uma espécie nativa e que apresenta uma alta densidade na área de estudo. Possui porte sub-arbustivo e é considerada invasora, podendo infestar pastos, beira de estradas e terrenos baldios.

O Método

A garrafa de rega consiste em uma garrafa de polietileno tereftalato (PET) de dois litros com um furo de aproximadamente 1mm de diâmetro em sua base. A garrafa é cheia

com água e amarrada a uma estaca, mantendo o furo em contato com o solo. A garrafa deve ser bem fechada, evitando a entrada de ar. Com a saída da água pelo furo é criada uma pressão sub-atmosférica, deformando progressivamente a garrafa e criando uma resistência ao fluxo de água até que o sistema entra em equilíbrio e o fluxo cessa. A água só volta a sair quando o solo resseca, aumentando a sucção matricial do solo (Winter 1974). Este mecanismo de funcionamento permite uma grande economia de água e a manutenção de uma umidade do solo relativamente constante.

Desenho experimental

Para testar a eficiência deste método, cinco garrafas de rega feitas com reaproveitamento de garrafas de refrigerante foram montadas no campo e pareadas com garrafas vazias como controle. As garrafas foram instaladas junto à base de indivíduos de *Chromolaena squalida*. As garrafas de rega foram cheias semanalmente. Antes de encher-las, amostras de solo foram coletadas da base de cada garrafa até uma profundidade de 5cm para estimar o conteúdo de água no solo nos tratamentos de irrigação e controle. O conteúdo de água no solo foi expresso como proporção da capacidade de campo (ver a seguir). Na primeira semana, amostras de solo foram coletadas diariamente para avaliar se o intervalo de uma semana entre as visitas para encher as garrafas seria suficiente para manter o suprimento de água constante. Os intervalos de confiança do conteúdo de água no solo foram calculados utilizando técnicas de “Bootstrap” (Dixon 2001).

A capacidade de campo foi calculada como a porcentagem do volume ocupado por água em amostras de solo saturadas que foram drenadas livremente por gravidade (Moore & Chapman 1986). Para a estimativa da capacidade de campo foram feitas cinco réplicas com amostras de solo (0-5cm) coletadas próximo a cada um dos pares de garrafas. Uma outra amostra de solo (0-5cm) foi enviada para o Instituto Agronômico de Campinas para realização da análise granulométrica, a fim de caracterizar a textura do solo onde foi realizado o experimento. Esta amostra foi composta por cinco sub-amostras tomadas próximas a cada um dos pares de garrafa.

As garrafas de rega foram utilizadas em um experimento fatorial com adição de água e nutrientes a fim de avaliar as respostas dos insetos associados aos capítulos florais de *Chromolaena squalida* à diferenças na qualidade da planta. Detalhes da metodologia e

resultados deste experimento estão descritos no Capítulo 2 (p.19). Nestas mesmas plantas, foram feitas medidas de conteúdos de água nas folhas e do potencial hídrico para avaliar o efeito das garrafas de rega no *status* hídrico das plantas. Devido a não existência de efeito da fertilização nestas variáveis nem interação com o tratamento de irrigação, os testes e gráficos mostram apenas as diferenças entre plantas com e sem tratamento de irrigação. Para estimar o conteúdo de água nas folhas vinte pares de plantas foram escolhidos aleatoriamente e quatro folhas foram coletadas de cada planta. As folhas foram embaladas em filme plástico (PVC) e acondicionadas em sacola térmica para evitar a perda de água. Cada folha foi pesada e seca à 60°C até atingir peso constante. Diferenças entre os tratamentos foram testadas com teste-t (Zar 1999). O Potencial hídrico das plantas foi medido antes do nascer do sol (*predawn*) e ao meio dia em dez pares de plantas selecionadas aleatoriamente utilizando uma câmara de pressão PMS[®]. Estas medidas foram realizadas em 4 de julho, após mais de seis semanas sem chuva. Diferenças entre os tratamentos foram testadas por meio de uma ANOVA fatorial com medidas repetidas (von Ende 2001).

RESULTADOS

A análise de granulometria mostrou que o solo da área de estudo é muito arenoso, contendo 93,2% de areia e 5,7% de argila. A capacidade de campo medida foi de $31,32 \pm 1,00\%$ do volume (média $\pm$ desvio padrão; $n=5$). As garrafas de rega promoveram um aumento médio de 7,61 vezes no conteúdo de água no solo, levando em consideração todo o período de realização do experimento ou um aumento médio de 8,89 vezes se excluirmos as semanas com chuva (e.g., semana de 21 de maio, Figura 2A). Em apenas duas das dezesseis semanas avaliadas não houve diferença significativa entre controle e tratamento com as garrafas de rega. A curva diária de conteúdo de água no solo mostra que em apenas dois dias, após uma forte chuva, não houve diferença entre o tratamento de irrigação e controle. Porém a diferença foi restabelecida no final da semana (Figura 2B).

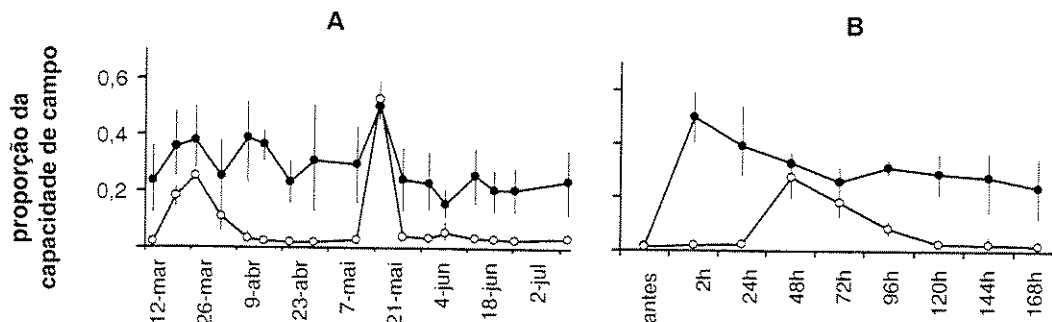


Figura 2: Média e intervalo de confiança a 95% da umidade do solo expressa na proporção da capacidade de campo. Símbolos cheios representam tratamento de irrigação com garrafas de rega e símbolos vazios representam controle ($n=5$). A) Umidade no solo medida semanalmente durante todo o período de realização do experimento do Capítulo 2. B) Curva diária de umidade no solo na primeira semana do experimento.

Não houve diferença significativa do conteúdo de água nas folhas devido ao tratamento de irrigação ($t=1,12$; g.l.=38; $P=0,269$). Porém, como esperado, o potencial hídrico das plantas mostrou um grande declínio nas medidas do meio dia devido ao aumento da demanda evaporativa neste horário. Houve também um efeito significativo das garrafas de rega ($F=11,18$; g.l.=16; $P=0,004$). Nas medidas de *predawn*, plantas irrigadas

tiveram potencial hídrico 0,25 MPa menos negativo do que as plantas do controle e ao meio dia, plantas irrigadas tiveram potencial hídrico 0,48 MPa menos negativos do que as plantas do controle (Tabela 1, Figura 3).

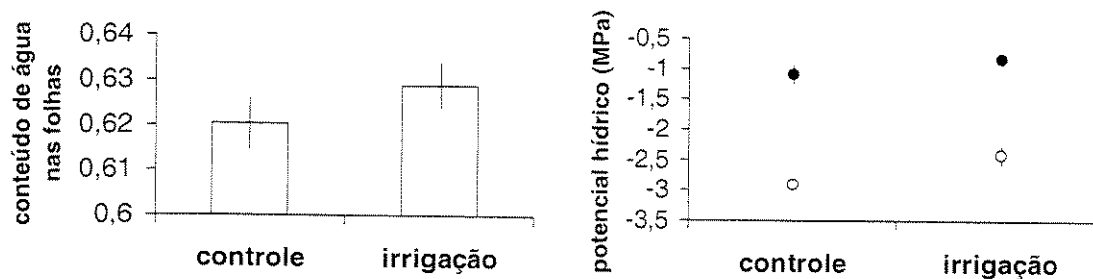


Figura 3: Média e erro padrão do conteúdo de água nas folhas (proporção do peso fresco; n=20) e do potencial hídrico (n=10) para plantas irrigadas com garrafas de rega e controle. No gráfico de potencial hídrico, símbolos cheios representam medidas pela manhã (*predawn*) e símbolos vazios representam medidas ao meio dia.

Tabela 1: Análise de variância fatorial com medidas repetidas do potencial hídrico de *Chromolaena squalida*. Graus de liberdade (g.l.), média dos quadrados (MQ).

	g.l. efeito	MQ efeito	g.l. erro	MQ erro	F	P
Irrigação	1	1,45	16	0,13	11,18	0,004
Horário das mediadas	1	26,57	16	0,16	167,64	<0,001
Irrigação x horário	1	0,21	16	0,16	1,30	0,271

DISCUSSÃO

As garrafas de rega se mostraram um método efetivo para aumentar a disponibilidade de água para as plantas. Nas poucas semanas em que não houve diferença significativa no conteúdo de água no solo entre as garrafas de rega e controle, houve um aumento na umidade do solo devido a chuvas nos dias que precederam a data de coleta das amostras. As médias diárias de conteúdo de água no solo mostraram que o intervalo de uma semana entre as visitas para encher as garrafas foi suficiente para manter um suprimento contínuo de água. As garrafas de rega se mostraram muito econômicas mesmo quando comparadas aos sistemas de gotejamento comerciais, pois só há vazão de água quando o solo está seco. Em apenas dois dias não houve diferença significativa devido ao aumento do conteúdo de água nas amostras controle após uma forte chuva (20mm). O rápido restabelecimento da diferença entre o tratamento de irrigação e controle após a chuva se deve em parte às características do solo. Na área de estudo o solo é muito arenoso, promovendo uma rápida drenagem da água da chuva. Antes de utilizar este método em outras localidades um teste rápido poderá dar informações valiosas sobre a resposta do solo à adição de água (e.g., conteúdo de água no solo, retenção de água no solo).

Em comparação com os métodos de irrigação disponíveis no mercado, as garrafas de rega podem ser consideradas praticamente sem custo. É possível utilizar garrafas PET recicladas e mesmo garrafas de primeiro uso, como foram utilizadas nestes experimentos, são muito baratas. Experimentos utilizando garrafas de rega na Reserva Ecológica de Itirapina foram desenvolvidos por mais de 12 meses e menos de 5% das garrafas tiveram de ser substituídas. Em outros estudos, garrafas de rega também mostraram uma durabilidade de 10 a 14 meses em exposição direta ao sol (L.J. Sánchez, dados não publicados). As garrafas de rega já vêm sendo utilizadas em programas de reflorestamento, aumentando a sobrevivência de mudas de espécies nativas (L.J. Sánchez, dados não publicados).

Apesar de não haver efeito do tratamento de irrigação no conteúdo de água das folhas, a diferença de potencial hídrico entre plantas com tratamento de irrigação e controle mostra que as garrafas de rega foram capazes de reduzir o déficit hídrico das plantas. Isto abre a possibilidade de implantar experimentos de manipulação de disponibilidade de água em locais remotos de ecossistemas naturais dando informações complementares a

experimentos em casa de vegetação. Diferenças do potencial hídrico encontradas entre plantas sob os tratamentos de garrafas de rega e controle são da mesma magnitude das diferenças encontradas entre estação seca e chuvosa em estudos com outras espécies de cerrado (0,1 – 0,25 MPa, Meinzer et al. 1999). Apesar da diferença entre estações seca e chuvosa poder ser mais pronunciada em plantas com raízes superficiais, como é o caso de *Chromolaena squalida*, as garrafas de rega parecem simular bem as condições de disponibilidade de água no solo da estação chuvosa.

Na natureza, é comum encontrarmos interação e interdependência dos fatores que geram estresse as plantas (por exemplo, a assimilação de nutrientes depende da disponibilidade de água) e o *status* fisiológico da planta depende da resposta a vários fatores ambientais. Garrafas de rega têm um grande potencial no estudo de interações inseto-planta, já que a qualidade da planta hospedeira tem sido apontada com um importante fator que influencia na sobrevivência e preferência de oviposição de insetos herbívoros (White 1984, Price 1991, Hemming & Lindroth 1999, Lill & Marquis 2001). Além disto, mudanças na qualidade da planta hospedeira também podem desencadear efeitos ao longo da cadeia trófica, modulando a interação entre herbívoros e seus inimigos naturais (Price et al. 1980, Loader & Damman 1991, Hartvigsen et al. 1995, Forkner & Hunter 2000).

Experimentos em casas de vegetação possuem limitações no estudo de sistemas complexos com várias espécies ou na avaliação da variação natural entre habitats e microhabitats. Desta forma, experimentos em ecossistemas naturais são essenciais para compreender interações complexas. A capacidade de aumentar o conteúdo de água no solo, o baixo custo e a economia de água são as principais vantagens das garrafas de rega. Este método pode se mostrar uma importante ferramenta no estudo de ecofisiologia, interações planta-planta e inseto-planta em populações e comunidades naturais.

REFERÊNCIAS

- Bakker, J., and S. Wilson. 2001. Competitive abilities of introduced and native grasses. *Plant Ecology* 157:117-125.
- Bertness, M. D., and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9:191-193.
- Briones, O., C. Montana, and E. Ezcurra. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* 116:365-372.
- Dixon, P. M. 2001. The Bootstrap and the Jackknife: describing the precision of ecological indices. In Scheiner, S.M. and Gurevitch, J. *Design and analysis of ecological experiments*. Oxford University Press. New York.
- von Ende, C. N. 2001. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In Scheiner, S.M. and Gurevitch, J. *Design and analysis of ecological experiment*. Oxford University Press. New York.
- Forkner, R. E., and M. D. Hunter. 2000. What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81:1588-1600.
- Franco, A. C., and P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of Cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- Gebauer, R. L. E., S. Schwinning, and J. R. Ehleringer. 2002. Interspecific competition and resource pulse utilization in a cold desert community. *Ecology* 83:2602-2616.
- Goergen, E., and C. C. Daehler. 2001. Reproductive ecology of a native Hawaiian grass (*Heteropogon contortus*; Poaceae) versus its invasive alien competitor (*Pennisetum setaceum*; Poaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162:317-326.
- Hartvigsen, G., D. A. Wait, and J. S. Coleman. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: Predator effects on plant performance depend on plant resources. *Oikos* 74:463-468.
- Hemming, J. D. C., and R. L. Lindroth. 1999. Effects of light and nutrient availability on aspen: Growth, phytochemistry, and insect performance. *Journal of Chemical Ecology* 25:1687-1714.
- Lill, J. T., and R. J. Marquis. 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* 126:418-428.

- Loader, C. and H. Damman. 1991. Nitrogen-content of food plants and vulnerability of *Pieris- Rapae* to natural enemies. *Ecology* 72:1586-1590.
- Meinzer, F.C., G. Goldstein, A.C. Franco, M. Bustamante, E. Iglar, P. Jackson, L. Caldas, & P.W. Rundel. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Moore, P.D. and S.B. Chapman. 1986. *Methods in plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Novoplansky, A., and D. E. Goldberg. 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* 12:199-208.
- Osmond, C. B., M. P. Austin, J. A. Berry, W. D. Billings, J. S. Boyer, J. W. H. Dacey, P. S. Nobel, S. D. Smith, and W. E. Winner. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *Bioscience* 37:38-48.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson, and A. E. Weis. 1980. Interactions among 3 trophic levels - Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65.
- Price, P. W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62:244-251.
- Scarano, F. R., H. M. Duarte, K. T. Ribeiro, P. Rodrigues, E. M. B. Barcellos, A. C. Franco, J. Brulfert, E. Deleens, and U. Luttge. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136:345-364.
- Schulze, E. D., R. H. Robichaux, J. Grace, P. W. Rundel, and J. R. Ehleringer. 1987. Plant Water-Balance. *Bioscience* 37:30-37.
- White, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:90-105.
- Winter, E. J. 1974. *Water, soil and the plant*. The Macmillan Press, London.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th edn. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

CAPÍTULO 2

EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA E NUTRIENTES NA COMUNIDADE DE INSETOS ASSOCIADOS AOS CAPÍTULOS FLORAIS DE *CHROMOLAENA SQUALIDA*

INTRODUÇÃO

Em estudos de interação inseto-planta a qualidade da planta hospedeira tem sido destacada como um importante fator que pode influenciar a escolha alimentar e o desempenho do herbívoro (Slansky & Feeny 1977, Mattson 1980, Coley 1983). Existem três fatores principais que podem influenciar a qualidade da planta: idade da planta ou módulo da planta, genótipo e influência do ambiente (Hunter & Price 1992a). A influência destes fatores sobre a qualidade da planta também pode se propagar ao longo da cadeia trófica, afetando a eficiência de parasitóides e predadores. Os efeitos diretos e indiretos da qualidade da planta sobre o desempenho de insetos herbívoros pode ser uma importante pressão para o comportamento de seleção da planta hospedeira, principalmente para insetos endófagos que têm todo o seu desenvolvimento restrito à planta ou sítio de oviposição.

A ocorrência de irrupções populacionais de insetos herbívoros após períodos de condições climáticas atípicas, principalmente seca, levou à formulação da Hipótese do Estresse (White 1984). Esta hipótese supõe que plantas sob condições de estresse seriam um recurso de melhor qualidade para herbívoros devido, entre outros fatores, a um aumento na concentração de aminoácidos decorrente da interrupção da síntese protéica, a um aumento da concentração de açúcares e a uma diminuição do turgor (Mattson & Haack 1987). As respostas fisiológicas de uma planta ao estresse são similares às mudanças que ocorrem na senescência, por isso insetos que se alimentam de tecidos senescentes devem ser mais beneficiados em plantas sob estresse. Por outro lado, insetos que se alimentam de tecido vegetal em crescimento devem ser prejudicados se o estresse causar a diminuição ou interrupção o processo de crescimento. Price (1991) reuniu uma série de evidências de várias espécies de herbívoros que se alimentam preferencialmente de plantas ou módulos de plantas com altas taxas de crescimento (maior vigor), sob o nome de Hipótese do Vigor.

Experimentos de fertilização têm sido utilizados para avaliar a resposta dos herbívoros a variações na qualidade da planta hospedeira, porém a disponibilidade de nutrientes pode não só afetar a qualidade nutricional do tecido vegetal, como também alterar a produção de compostos do metabolismo secundário que, em geral, têm função defensiva contra herbívoros e patógenos. A hipótese de balanço carbono-nutrientes (Bryant et al. 1983) prevê que plantas em ambientes com alta disponibilidade de nutrientes

investiriam mais em compostos secundários baseados em nitrogênio. Esta hipótese tem sido severamente criticada (Hamilton et al. 2001, Koricheva 2002, Nitao et al. 2002) e até mesmo seus defensores concordam que ela explica adequadamente a concentração de apenas algumas classes de compostos do metabolismo secundário (Lerdau & Coley 2002). Teorias que levem em consideração o custo de produção e estocagem das substâncias químicas do metabolismo secundário, assim como seus benefícios com a redução da herbivoria, terão maior potencial de gerar hipóteses integradas em um cenário ecológico e evolutivo (Hamilton et al. 2001, Nitao et al. 2002). Esta abordagem de custo e benefício para entender os padrões de alocação em metabólitos secundários não é uma idéia nova. Por exemplo, Janzen (1974) propôs que plantas em ambientes com maior disponibilidade de recursos poderiam diminuir a produção de defesas, já que os nutrientes e partes das plantas consumidas por herbívoros seriam mais facilmente repostos em comparação com plantas sob estresse nutricional.

Variações na disponibilidade de recursos para a planta hospedeira podem repercutir de forma direta ou indireta na interação entre os herbívoros e seus inimigos naturais. O aumento das taxas de desenvolvimento de herbívoros que se alimentam em recursos de alta qualidade (Slansky & Feeny 1977) pode levar a um maior desempenho devido à diminuição do tempo de exposição aos inimigos naturais ("slow-growth high-mortality hypothesis" Price et al. 1980, Williams 1999). Por outro lado, insetos que se alimentam de tecido vegetal com maiores concentrações de nitrogênio também podem se tornar um recurso de melhor qualidade para seus inimigos naturais. De fato, alguns trabalhos mostram uma preferência de parasitóides por hospedeiros que foram criados em plantas com maiores concentrações de nitrogênio (Loader & Damman 1991, Bentz et al. 1996). Além disto, diferenças na disponibilidade de recursos para as plantas podem promover modificações estruturais, afetando diretamente o acesso aos herbívoros por parasitóides. Um aumento no tamanho de galha e na dureza do tecido vegetal podem prover uma proteção mais eficiente contra parasitóides (Price 1992, Stiling & Rossi 1996, Moon et al. 2000). Devido às várias evidências dos efeitos diretos e indiretos das plantas sobre parasitóides e à escassez de evidências de uma efetiva regulação populacional dos herbívoros por parasitóides em sistemas naturais, Hawkins (1992) sugere que em sistemas planta-herbívoro-parasitóide a

cadeia trófica se estruturaria a partir de uma cascata de efeitos das plantas em direção aos níveis mais altos (ver também Hawkins et al. 1999).

O sistema aqui usado para estudar estes problemas compreende os endófagos de capítulo e parasitóides associados a *Chromolaena squalida* (DC.) R. King & H. Rob. (Eupatoriae: Asteraceae). Grande parte destes endófagos são representados pelas ordens Diptera (principalmente das famílias Tephritidae, Agromyzidae) Coleoptera e Lepidoptera (Lewinsohn 1991, Prado et al. 2002) e seus parasitóides pertencem à ordem Hymenoptera, super-família Chalcidoidea. Os endófagos ovipõem nos capítulos florais destas plantas e suas larvas se desenvolvem alimentando-se dos botões e aquênios em desenvolvimento. A relação positiva do tamanho de capítulo com riqueza de espécies e taxa de infestação de endófagos encontrada em outros trabalhos (Straw 1989, Fondriest & Price 1996, Fenner et al. 2002), sugere que o processo de crescimento dos capítulos é um fator importante para o desempenho dos endófagos. Porém, ainda existem poucos dados sobre o efeito da variação intraespecífica do tamanho de capítulo em populações naturais de endófagos (Fondriest & Price 1996, Fenner et al. 2002) e de como a heterogeneidade da disponibilidade de recurso poderia estar afetando esta característica dos capítulos.

Este trabalho teve o objetivo de avaliar como a disponibilidade de recursos para a planta pode afetar as interações entre plantas e herbívoros e, indiretamente, entre os herbívoros e seus inimigos naturais. Para isto, foram testadas as seguintes hipóteses referentes às respostas à adição de água e nutrientes das plantas, dos herbívoros e dos parasitóides:

Resposta das plantas

- *Hipótese 1:* recursos adicionais promovem um maior desenvolvimento (e.g. número, tamanho, formação de sementes) dos capítulos.
- *Hipótese 2:* recursos adicionais promovem capítulos de maior qualidade nutricional (% de nitrogênio e açúcares).
- *Hipótese 3:* recursos adicionais promovem maior concentração de alcalóides nos capítulos (hipótese de balanço carbono-nutrientes).
- *Hipótese 3':* recursos adicionais promovem menor concentração de alcalóides nos capítulos por ser mais fácil repor os nutrientes e tecidos consumidos pelos herbívoros.

Resposta dos endófagos

- *Hipótese 1*: recursos adicionais aumentam as taxas de infestação e sobrevivência dos endófagos (hipótese de vigor).
- *Hipótese 1'*: recursos adicionais diminuem as taxas de infestação e sobrevivência dos endófagos (hipótese do estresse).

Resposta dos parasitóides

- *Hipótese 1*: recursos adicionais aumentam a taxa de parasitismo dos herbívoros devido a um aumento da qualidade nutricional dos hospedeiros decorrente de um aumento da qualidade do tecido vegetal.
- *Hipótese 1'*: recursos adicionais diminuem a taxa de parasitismo dos herbívoros devido (a) à aceleração das taxas de desenvolvimento dos herbívoros (“slow-growth high-mortality hypothesis”) ou (b) à maior proteção conferida por capítulos de maior tamanho (hipótese da qualidade de abrigo).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Reserva Ecológica de Itirapina (22°15'S, 47°49'W), em uma área de campo cerrado. Esta área compreende uma comunidade rica em Asteráceas, com, pelo menos, duas espécies cogenéricas de *Chromolaena squalida*: *Chromolaena odorata* (L.) R. King & H. Rob. e *Chromolaena pungens* (Gardner) R. King & H. Rob.

Chromolaena squalida foi escolhida para o estudo por ser muito abundante na área e possuir um porte sub-arbustivo, o que facilita a manipulação experimental. Além disso, esta espécie possui insetos associados aos capítulos florais já identificados e registrados na coleção de referência do Laboratório de Interações Inseto-Planta do Depto. de Zoologia da Unicamp.

Desenho experimental

O experimento obedeceu a um desenho fatorial completo em bloco com dois fatores, tendo cada um dos fatores dois níveis. Desta forma, havia quatro tratamentos: adição de água e fertilizante, adição de água, adição de fertilizante e controle. Cada bloco foi montado com quatro plantas, uma para cada tratamento. Para a formação de um bloco foram escolhidos quatro indivíduos da população natural de *Chromolaena squalida* com tamanho e número de ramos semelhantes, distando cerca de 1,5 m entre si. Os tratamentos foram sorteados entre as plantas pertencentes a um mesmo bloco e cada bloco foi montado a uma distância mínima de 15 m entre os demais. Foram montados 20 blocos, totalizando 80 plantas.

Para o tratamento de adição de nutrientes foi incorporado ao solo o fertilizante granulado N-P-K (10:10:10) com micro nutrientes da Murer® em uma proporção de 80g/m² em uma área de 25 cm de raio ao redor das plantas.

Para o tratamento de adição de água foram utilizadas garrafas de rega (ver Capítulo 1). Este método se mostrou eficiente, aumentando em mais de sete vezes a disponibilidade de água do solo e reduzindo o déficit hídrico de indivíduos de *C. squalida*, principalmente ao meio dia que representa o horário de maior demanda evaporativa. Durante o

experimento as garrafas foram cheias uma vez por semana, o que foi suficiente para assegurar o suprimento contínuo de água. Nos tratamentos sem adição de água foram montadas garrafas vazias como controle.

Coleta e dissecação dos capítulos

As plantas foram vistoriadas a cada quinzena sendo todos os capítulos maduros coletados. Os capítulos foram coletados após a fase de antese, com as brácteas já secas, para que não houvesse o risco de ocorrer indução de defesas químicas em função do corte dos capítulos. Além disso, nesta fase fenológica, grande parte dos endófagos já completaram o seu desenvolvimento larval evitando que mudanças na umidade e temperatura devido à coleta dos capítulos prejudicassem o desenvolvimento ou até mesmo as taxas de sobrevivência destes insetos. Os capítulos foram individualizados em cápsulas de gelatina para emergência de herbívoros e parasitóides adultos e para posterior dissecação no laboratório.

Foram ainda coletados capítulos na fase de antese em plantas adjacentes à área de estudo para montar uma coleção de referência dos insetos. Estes capítulos também foram individualizados, possibilitando relacionar os endófagos adultos que emergiram com o tipo de dano e de pupário. Desta forma, foi possível identificar a espécie dos endófagos por meio dos pupários presentes nas amostras coletadas no experimento. A infestação por parasitóides foi determinada através da observação de danos nos pupários dos endófagos. Não foi possível identificar os parasitóides indiretamente.

Quatro datas de coleta tiveram um número suficiente de blocos completos para a realização das análises. Para a determinação das taxas de infestação, sobrevivência e parasitismo foram dissecados até 100 capítulos por planta por data de coleta, totalizando 10.950 capítulos dissecados. Devido à grande variância nas taxas entre as plantas, estas taxas foram calculadas com os dados das quatro datas de coleta em conjunto. As taxas foram calculadas como demonstrado abaixo:

- *Taxa de infestação:* número de endófagos dividido pelo número de capítulos dissecados de cada planta.
- *Taxa de sobrevivência:* proporção de indivíduos de uma dada espécie que completaram o desenvolvimento e emergiram dos capítulos.

- *Taxa de parasitismo*: proporção de indivíduos de uma determinada espécie que apresentaram indícios de ataque por parasitóides.

As diferenças entre os tratamentos foram testadas através de análises de variância (ANOVA) fatoriais em bloco (Zar 1999).

Foram calculados o índice de diversidade de Shannon e a riqueza de espécies para cada uma das plantas. Diferenças entre os tratamentos foram testadas por meio de uma ANCOVA, em que o logaritmo do número de capítulos dissecados em cada planta foi inserido como uma co-variável com o objetivo de controlar o esforço de amostragem (Zar 1999).

Em capítulos infestados foi contado o número de aquênios danificados como uma medida de (a) consumo de tecido vegetal pelos endófagos ou (b) perda de propágulos potenciais. Foram analisados apenas os dados referentes aos endófagos que emergiram no campo, antes da coleta dos capítulos, a fim de evitar variação devido a alterações no processo de desenvolvimento, decorrentes de mudanças nas condições de umidade e temperatura ao coletar os capítulos. Diferenças entre os tratamentos foram analisadas através de uma ANOVA fatorial em bloco (Zar 1999).

Foram sorteados 10 blocos em duas destas datas de coleta, 4 e 30 de maio, para medir o tamanho dos capítulos e para contagem de aquênios. A medida destas variáveis, assim como as análises químicas de metabolismo primário, em duas datas ao longo da floração tiveram como objetivo avaliar uma possível interação entre o efeito dos tratamentos e o período na estação reprodutiva. Estas variáveis foram medidas em uma sub-amostra de até dez capítulos aleatorizados por planta. Os aquênios contados foram separados em duas categorias: com e sem semente. O tamanho dos capítulos foi avaliado por meio de medidas de comprimento, diâmetro e comprimento do conjunto de aquênios. Diferenças entre os tratamentos foram testadas através de ANOVA fatorial com medidas repetidas (von Ende 2001). Os aquênios e invólucro (receptáculo mais brácteas) dos capítulos dissecados referentes à coleta de 30 de maio foram guardados separadamente e pesados em balança analítica para determinação do investimento em biomassa dos capítulos em cada tratamento. As diferenças entre tratamentos foram testadas através de uma ANOVA fatorial em bloco. Para as análises de contagem de aquênios, medida de capítulos

e pesagem de capítulos foram considerados apenas valores referentes a capítulos sem infestação por endófagos.

Análises químicas

Os capítulos dissecados das coletas de 4 e 30 de maio, que não apresentavam infestação por endófagos, foram guardados para análise química de metabolismo primário. Foram determinadas as concentrações de nitrogênio total, açúcares solúveis e açúcares insolúveis.

Para a determinação da concentração de nitrogênio total as amostras foram secas a 60°C constantes e digeridas em solução digestora ácida [Na_2SeO_3 anidro (2g), $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ (4g), Na_2SO_4 (21,4g), H_2SO_4 98% (200ml) e H_2O destilada (175 ml)] a 100°C, aumentando-se paulatinamente a temperatura até 370°C. Em seguida, cada amostra foi destilada com solução alcalina (NaOH 40%) e o condensado foi recolhido em Erlenmeyer 125ml, com 10ml de solução de H_3BO_3 (42g/l) e indicador verde de bromocresol (0,25g), dissolvido em álcool etílico. Durante o aquecimento do destilador, destila-se em torno de 250ml para provas. Após este processo, a amostra é titulada com solução padrão H_2SO_4 0,1. Para cada planta analisada foram feitas três réplicas, e o valor médio foi calculado para o cálculo da concentração de nitrogênio total.

Para determinação de açúcares solúveis, cada amostra foi submetida a três lavagens com 10ml de uma solução 1:1:1 Cloreto de metileno/metanol/água destilada. A fase do Cloreto de metileno foi separada com auxílio de um funil de separação e descartada. Foram coletadas alíquotas de 1ml da solução metanol/água e adicionada uma solução de antrona/ácido sulfúrico (200mg de antrona em 100 ml de ácido sulfúrico concentrado). Após a homogeneização, determinou-se a sua absorbância em Espectrofotômetro UV/Visível (Spectronic Genesys 5 – Milton Roy) a 620nm. O valor da absorbância foi aplicado a uma equação de regressão resultante de uma curva de calibração previamente construída a partir de soluções de concentrações pré-determinadas de sacarose em água destilada. Para cada amostra, foram preparadas três réplicas para leitura da absorbância. Quando não houve diferença significativa entre as leituras das réplicas, calculou-se o valor médio de absorbância o qual foi então utilizado no cálculo do teor de açúcares solúveis.

Para determinação da concentração de açúcares insolúveis, foram feitas as mesmas lavagens como descrito acima. Após a lavagem com solução 1:1:1 Cloreto de metileno/metanol/água destilada, a amostra da planta foi seca e em seguida aquecida a 100°C durante 3 horas em solução a 3% de ácido clorídrico. Após o resfriamento da solução, completou-se o volume com água destilada a 10ml. Foram coletadas alíquotas de 60µl de cada amostra e acrescentou-se água destilada até completar o volume de 1ml. Acrescentou-se a cada amostra 3 ml de solução Antrona/Ácido sulfúrico. Após a homogeneização da amostra, foi feita a leitura da absorbância a 620nm. Foram feitas três réplicas de cada amostra, e foi calculado o valor médio da leitura de absorbância quando não significativamente diferentes entre si. O teor de açúcares insolúveis foi calculado utilizando-se a mesma curva de calibração descrita anteriormente para o cálculo de açúcares solúveis.

Para a determinação da concentração de alcalóides pirrolizidínicos (APs), capítulos em fase de antese, referentes a nove blocos, foram coletados em álcool absoluto. Para a extração de APs das inflorescências, estas foram trituradas e homogeneizadas em etanol (10x volume/peso seco). O homogeneizado foi filtrado a vácuo, e o resíduo restante extraído mais duas vezes como acima. As soluções etanólicas resultantes foram reunidas e evaporadas em pressão reduzida a 40°C. O resíduo etanólico resultante foi recuperado em H₂SO₄ aquoso 1N. A fração aquosa foi extraída três vezes com CHCl₃ em funil de separação para extração de clorofila e outras substâncias mais apolares. As camadas orgânicas foram reunidas, secas com Na₂SO₄ anidro para retirar qualquer vestígio de água e evaporadas em pressão reduzida até a obtenção de uma Fração Neutra, que foi guardada. Como os APs estão presentes majoritariamente como N-óxidos em plantas e insetos (Hartmann & Witte 1995), a camada aquosa ácida foi reduzida com excesso de Zn em pó por 2 horas, mantendo o pH da reação próximo a 1. Esta fase foi filtrada em gravidade para eliminar o excesso de Zn, alcalinizada com um excesso de NH₄OH (25%) para pH 13-14 e extraída três vezes com CHCl₃: MeOH 4:1 em funil de separação. As camadas orgânicas foram reunidas e secas com Na₂SO₄ anidro e evaporadas a pressão reduzida como acima, originando uma fração Alcaloidal Total (alcalóides terciários + N-óxidos).

Cromatografia Gasosa-Espectroscopia de Massa. As amostras da fração alcaloidal foram diluídas em MeOH e analisadas por cromatografia gasosa capilar-espectroscopia de

massa (GC-MS¹) em cromatógrafo gasoso GC Hewlett Packard 6890 acoplado a um detector de massas 6893 e equipado com uma coluna HP5-MS 30m x 0,25mm x 0,25μ. Condições: temperatura de injeção a 150°C; programa de temperatura de 150-300°C, 4°C/min; sem razão de divisão por 1 minuto. Fluxo de He de 1ml/min. Os alcalóides foram identificados de acordo com Trigo et al. (1996). Para a quantificação as amostras alcaloidais de *Chromolaena squalida* foram secas, ressuspensas em 200 μl de uma solução metanólica de monocrotalina (1mg/ml), injetando-se 1μl em um cromatografo gasoso acoplado a um detector de ionização de chamas (GC-FID²), usando-se as mesmas condições acima. As áreas dos picos dos alcalóides e da monocrotalina foram ajustadas por um fator de correção F (Trigo, 1993 – ver abaixo),

$$F = \frac{PM}{C_n.12}, \text{ sendo:}$$

F: fator de correção para a área integração no cromatógrafo de cada substância analisada; PM: massa molecular da substância analisada; C_n: número de carbonos da substância analisada. A quantidade dos alcalóides foi calculada comparando-se as áreas corrigidas dos alcalóides com a da monocrotalina. Estas quantidades foram expressas em concentração de alcalóides totais (μg de alcalóides totais/mg de peso seco do tecido da planta).

Diferenças estatísticas da concentração dos metabólitos primários entre tratamentos e datas de coleta foram testadas com um modelo de ANOVA onde além de água e fertilizante, a data de coleta também foi inserida como um fator independente, pois não blocos diferentes foram analisados em cada uma das datas. Além disto, blocos foram aninhados dentro de data de coleta. Diferenças estatísticas da concentração dos alcalóides entre os tratamentos foram testadas com ANOVA fatorial em bloco.

¹ Gas-chromatography-mass spectrometry

² Gas-chromatography-flame ionization detector

RESULTADOS

Fenologia

O mês de maio foi o período com maior número de capítulos em pós-antese. Além disto, quase todas as plantas possuíam capítulos nesta fase fenológica (Figura 1). A frequência de plantas com capítulos em pós-antese permaneceu alta em 11 de junho, porém ocorreu uma queda considerável no número de capítulos por planta. Desta forma, as datas de 4 e 30 de maio, escolhidas para avaliar possíveis interações entre os tratamentos e diferentes fases do período de floração da população de *Chromolaena squalida*, compreendem a primeira e a última coleta com grandes quantidades de capítulos.

A Figura 1 mostra as curvas do número de capítulos em pós-antese por planta e frequência de plantas com capítulo dos diferentes tratamentos. Não há nenhum padrão claro da influência dos tratamentos nos parâmetros de fenologia. Fatores como tamanho e idade das plantas devem ser mais importantes para explicar variações na produção de capítulos.

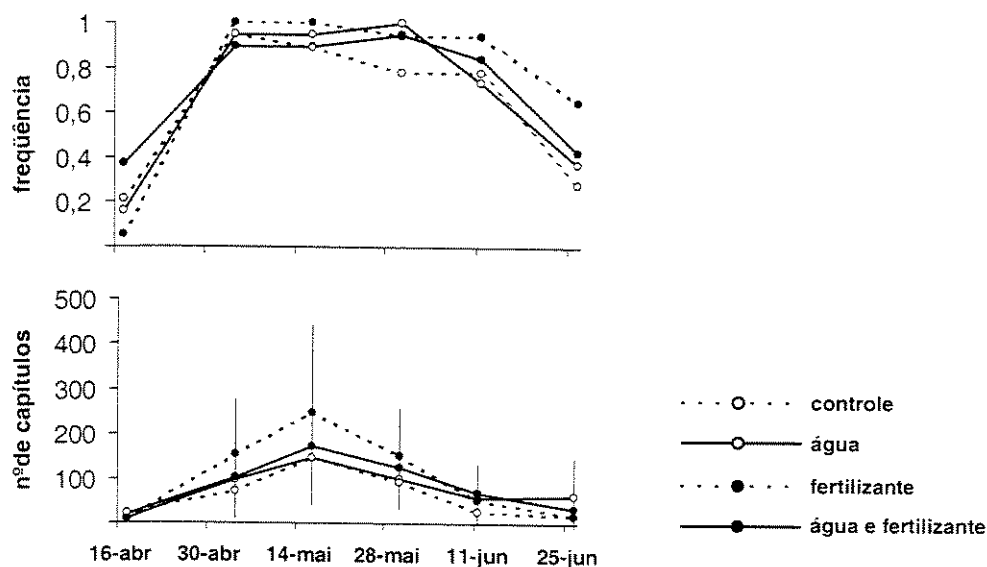


Figura 1: Frequência de plantas com capítulos em pós-antese e média e desvio padrão do número de capítulos em pós-antese por planta para cada um dos tratamentos durante a floração de *Chromolaena squalida* na Reserva Ecológica de Itirapina.

Efeito da disponibilidade de recursos nas características reprodutivas das plantas

A adição de nutrientes teve um efeito positivo no processo de desenvolvimento dos capítulos. Plantas com tratamento de fertilização mostraram um maior diâmetro de capítulo ($F=5,88$; g.l.=23; $P=0,024$), porém não houve diferença entre as datas de coleta. Tanto o comprimento dos capítulos quanto o comprimento do conjunto de aquênios apresentaram valores significativamente menores em 30 de maio ($F=5,35$; g.l.=23; $P=0,030$ e $F=24,76$; g.l.=23; $P<0,001$, respectivamente), porém não houve diferença entre os tratamentos (Figura 2, Tabela 1).

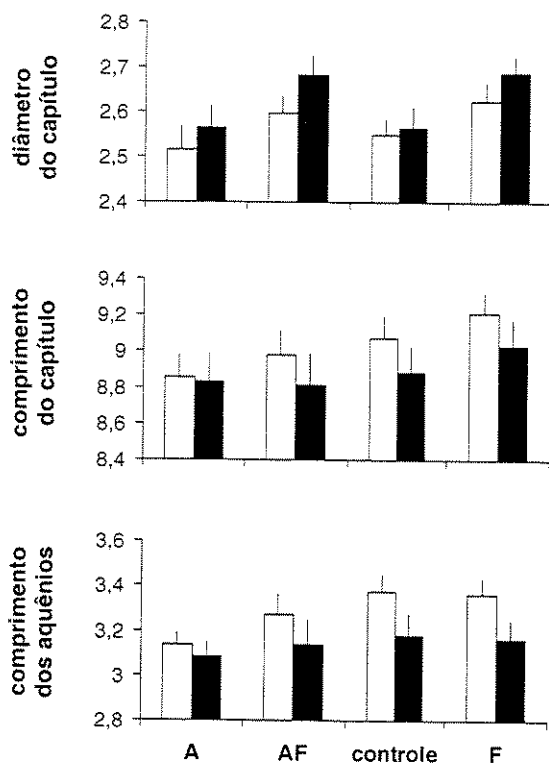


Figura 2: Média e erro padrão das medidas de tamanho (mm) dos capítulos de *Chromolaena squalida* (n=10) para cada uma dos tratamentos: adição de água (A); adição de água e fertilizante (AF); controle e adição de fertilizante (F). Colunas vazias referem-se aos valores da amostra de 4 de maio e colunas cheias aos valores da amostra de 30 de maio.

Houve um aumento significativo no número de aquênios com semente por capítulo em 30 de maio em relação às amostras de 4 de maio ($F=20,74$; g.l.=15; $P<0,001$). A interação entre data de coleta e fertilização ($F=6,03$; g.l.=15; $P=0,027$) indica que este aumento foi proporcionalmente maior em plantas com tratamento de adição de fertilizante, mostrando um efeito da fertilização sobre o processo de formação das sementes. Plantas com adição de fertilizante mostraram uma tendência, porém não significativa, a um menor número total de aquênios por capítulo. Não houve diferença no número total de aquênios entre as datas de coleta (Figura 3, Tabela 2).

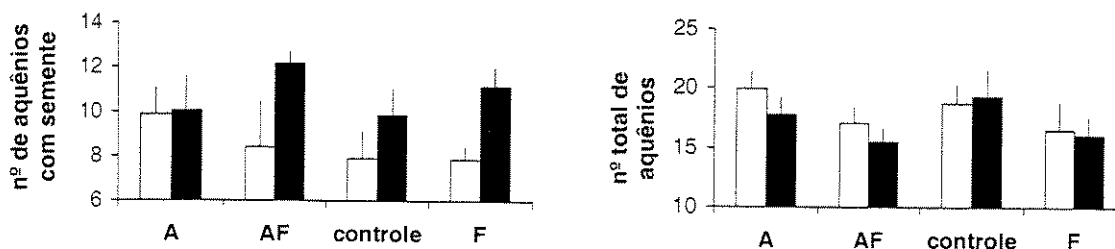


Figura 3: Média e erro padrão do número de aquênios com semente e do número total de aquênios por capítulo de *Chromolaena squalida* ($n=6$) para cada um dos tratamentos: adição de água (A); adição de água e fertilizante (AF); controle e adição de fertilizante (F). Colunas vazias referem-se aos valores da coleta de 4 de maio e colunas cheias aos valores da coleta de 30 de maio.

Não houve diferença entre os tratamentos na biomassa de aquênios ou do invólucro (receptáculo + brácteas), porém houve uma tendência não significativa ($F=2,89$; g.l.= 27; $P=0,101$) a um aumento de biomassa total de capítulos nas plantas com tratamento de adição de fertilizante (Figura 4, Tabela 3).

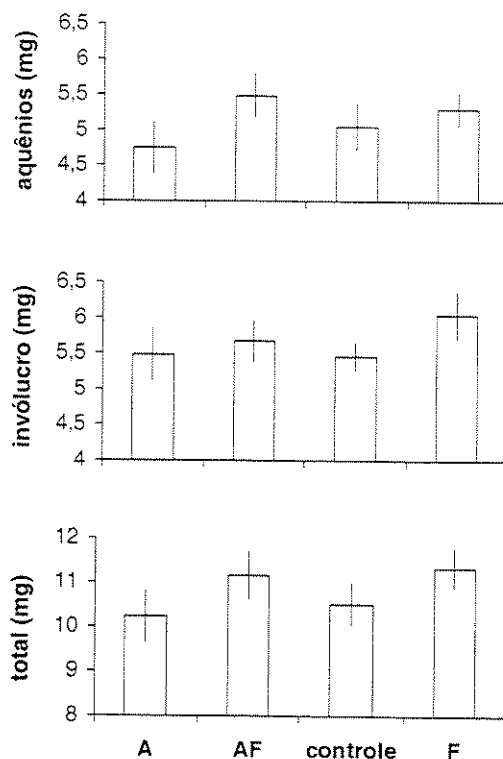


Figura 4: Média e erro padrão do peso seco dos capítulos de *Chromolaena squalida* (n=10) para cada um dos tratamentos: adição de água (A); adição de água e fertilizante (AF); controle e adição de fertilizante (F).

Além de alterar o processo de desenvolvimento dos capítulos, os tratamentos também causaram alterações na composição química do tecido vegetal. A concentração de nitrogênio total foi maior em plantas com tratamento de fertilização ($F=7,32$; g.l.= 24; $P=0,012$). Também houve uma maior concentração de nitrogênio em 30 de maio do que em 4 de maio ($F=22,38$; g.l.=24; $P<0,001$). Por outro lado, não houve diferença na porcentagem de açúcares solúveis entre os tratamentos nem entre as data de coleta, mas os capítulos apresentaram uma maior concentração de açúcares insolúveis em 30 de maio ($F=14,67$; g.l.=22; $P=0,001$, Figura 5, Tabela 4).

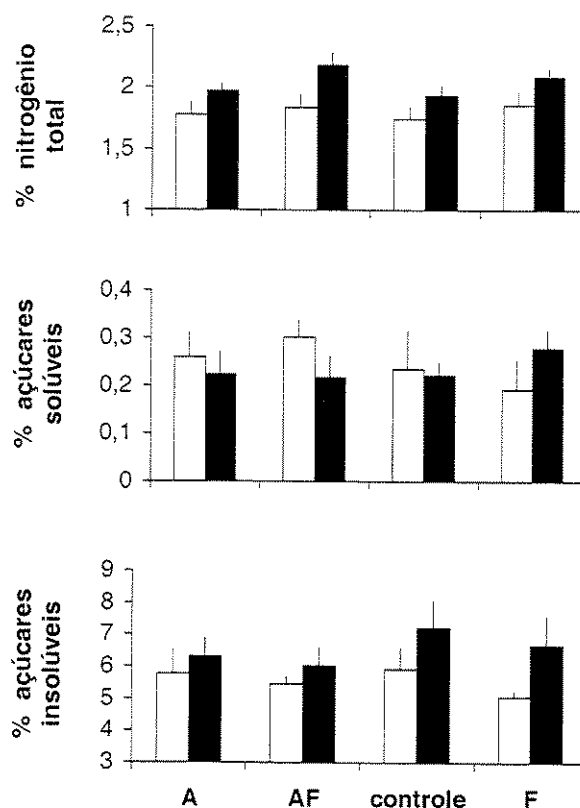


Figura 5: Média e erro padrão da concentração de metabólitos primários dos capítulos de *Chromolaena squalida* (n=5) para cada um dos tratamentos: adição de água (A); adição de água e fertilizante (AF); controle e adição de fertilizante (F). Colunas vazias referem-se aos valores da coleta de 4 de maio e colunas cheias aos valores da coleta de 30 de maio.

Foram identificados quatro alcalóides pirrolizidínicos presentes nos capítulos de *Chromolaena squalida*: supinina, amabilina, intermedina e licopsamina. Estas substâncias são muito semelhantes estruturalmente, diferindo na posição C-7, com a presença (intermedina e licopsamina) ou não (supinina, amabilina) de um grupo hidroxila; além disso, supinina e intermedina diferem da amabilina e licopsamina na estereoquímica absoluta na posição C-3' (Figura 6). Devido à grande semelhança entre estes quatro alcalóides, o efeito dos tratamentos sobre elas foi analisado utilizando a concentração total de alcalóides.

Houve um aumento na concentração de alcalóides totais em plantas com tratamento de adição de água e nutrientes, evidenciado pela interação entre estes dois fatores ($F=5,43$; g.l.=22; $P=0,029$; Figura 6, Tabela 5).

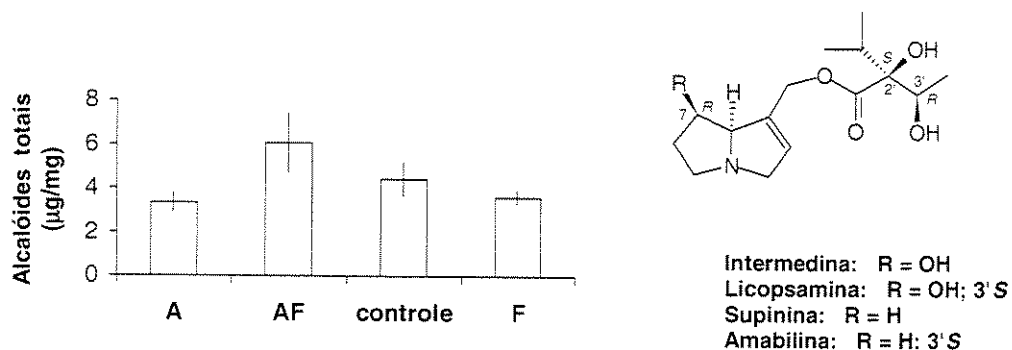


Figura 6: Média e erro padrão (valores não transformados) da concentração de alcalóides pirrolizidínicos encontrados nos capítulos de *Chromolaena squalida* (n=10) para cada um dos tratamentos: adição de água (A); adição de água e fertilizante (AF); controle e adição de fertilizante (F). Para ANOVA os dados foram logaritimizadas para obtenção de homogeneidade das variâncias.

Efeito da disponibilidade de recursos nos endófagos de capítulo

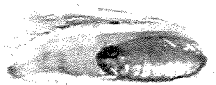
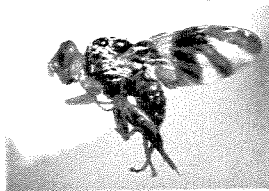
Foram encontradas nove espécies de endófagos de capítulo pertencentes a duas famílias da ordem Diptera e duas famílias da ordem Coleoptera (Tabela 6). As fotos dos adultos com seus respectivos pupários encontram-se na Figura 7. O tefritídeo *Neomyopites* sp foi a espécie mais rara, com apenas 13 ocorrências em 4 plantas, por isso os dados referentes a esta espécie foram utilizados somente nas análises dos parâmetros da comunidade de endófagos. A maioria das espécies possui desenvolvimento restrito a um único capítulo, alimentando-se dos aquênios ou sementes para completar seu desenvolvimento. As exceções são *Cecidochara* sp1, que promove uma galha no receptáculo dos capítulos, e *Anthicidae* sp, que foi encontrada alimentando-se de pupários vazios e provavelmente de tecidos vegetais em decomposição, hábitos alimentares descritos para a família (Stehr 1991). Além disto, as larvas de *Anthicidae* sp podem se deslocar de um capítulo para outro, sendo possível identificar a presença nos capítulos abandonados através das fezes. No entanto, isto impossibilitou calcular a taxa de sobrevivência para esta espécie.

Tabela 6: Espécies de endófagos de capítulos associados a *Chromolaena squalida* no experimento de adição de água e nutrientes realizado na Reserva Ecológica de Itirapina. Frequência nas plantas amostradas e número total de indivíduos registrados (N).

Ordem	Família	Espécie	Frequência (N)
Diptera	Agromyzidae	<i>Melanagromyza</i> sp	0,64 (122)
	Tephritidae	<i>Cecidochara</i> sp1	0,86 (164)
		<i>Cecidochara</i> sp2	0,61 (96)
		<i>Neomyopites</i> sp	0,09 (13)
		<i>Xanthaciura biocellata</i>	0,77 (238)
		<i>Xanthaciura chrysura</i>	0,68 (116)
		<i>Xanthaciura</i> sp	0,59 (69)
Coleoptera	Apionidae		
		<i>Apion</i> sp	0,66 (244)
	Anthicidae	<i>Anthicidae</i> sp	0,91 (405)*

* Para esta espécie o valor entre parênteses representa o número de capítulos infestados.

Cecidochara sp1



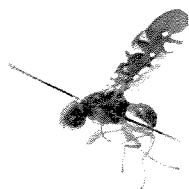
Cecidochara sp2



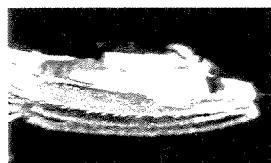
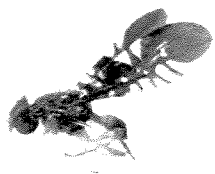
Neomyopites sp



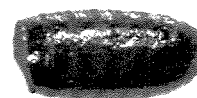
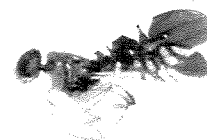
Xanthaciura biocellata



Xanthaciura chrysura



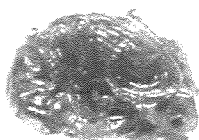
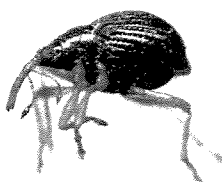
Xanthaciura sp



Melanagromyza sp



Apion sp



Anthicidae sp

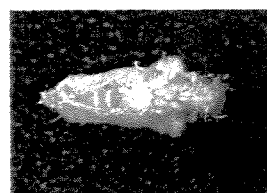


Figura 7: Fotos dos endófagos de capítulos florais de *Chromolaena squalida* na Reserva Ecológica de Itirapina. As fotos mostram os adultos e seus respectivos pupários encontrados durante a dissecação dos capítulos. Para *Apions* sp e *Anthicidae* sp são mostradas as pupas ao invés dos pupários.

De forma geral, os endófagos responderam positivamente ao tratamento de fertilização. *Anthicidae* sp apresentou as maiores taxas de infestação, porém estas taxas elevadas não refletem necessariamente um maior número de indivíduos já que as larvas desta espécie têm a capacidade de se deslocar de um capítulo para outro. A maioria das espécies mostrou uma tendência a uma maior infestação em plantas fertilizadas, porém *Cecidochara* sp2 foi a única cuja resposta foi estatisticamente significativa ($F=7,65$; g.l.=24; $P=0,011$, Figura 8, Tabela 7). Embora não significativo, *Melanagromyza* sp, ao contrário, teve maior abundância nas plantas controle que em qualquer dos tratamentos.

Devido a não homogeneidade dos dados de *Melanagromyza* sp, mesmo após transformação logarítmica, as diferenças entre tratamentos para esta espécie foram testadas com o teste D.O. desenvolvido por Manly e Francis (1999). Este teste consiste em uma ANOVA em que a significância é calculada por reamostragem e que permite inserir a variância de cada tratamento no modelo nulo (ver também Manly 1995). Desta forma, é possível testar diferença entre médias sem que haja normalidade ou homocedasticidade dos dados.

A avaliação do consumo de capítulos foi realizada com três espécies: *Melanagromyza* sp, *Xanthaciura biocellata* e *Xanthaciura chrysura*. Não houve diferença significativa do número de aquênios consumidos para nenhuma das espécies. *X. chrysura* foi a única espécie que mostrou resposta significativa em relação à proporção de aquênios consumidos (Figura 9, Tabela 8), havendo uma menor proporção de aquênios consumidos em capítulos com tratamento de irrigação ($F=6,67$; g.l.=11; $P=0,026$) e uma maior proporção em capítulos sob tratamento de fertilização ($F=4,44$; g.l.=11; $P=0,059$). Estes efeitos provavelmente são decorrentes da diminuição no número de aquênios por capítulo em plantas fertilizadas, já que não houve nenhuma diferença no número de aquênios consumidos. As demais espécies não foram analisadas em relação ao consumo de aquênios por terem outros tipos de hábito alimentar, como galhadores (*Cecidochara* sp1) e detritívoros (*Anthicidae* sp), por consumirem sempre todos os aquênios (*Apion* sp e *Cecidochara* sp2) ou por haver poucos dados para este tipo de análise (*Xanthaciura* sp).

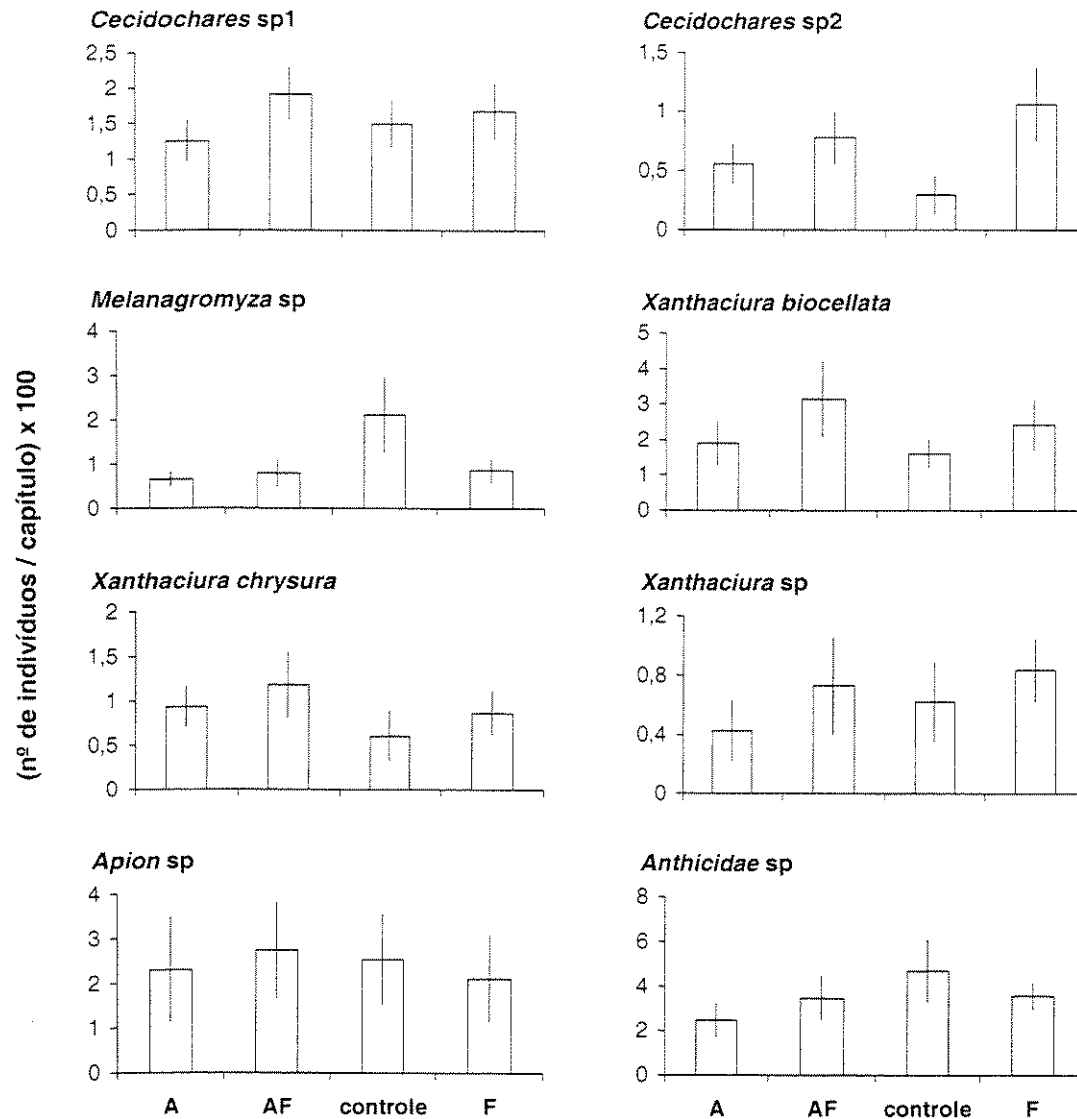


Figura 8: Média e erro padrão da taxa de infestação (valores não transformados) por endófagos dos capítulos de *Chromolaena squalida* em cada um dos tratamentos: adição de água (A), adição de água e fertilizante (AF), controle e adição de fertilizante (F). Os dados de *Xanthaciura biocellata* sofreram transformação logarítmica para obtenção de homogeneidade de variância.

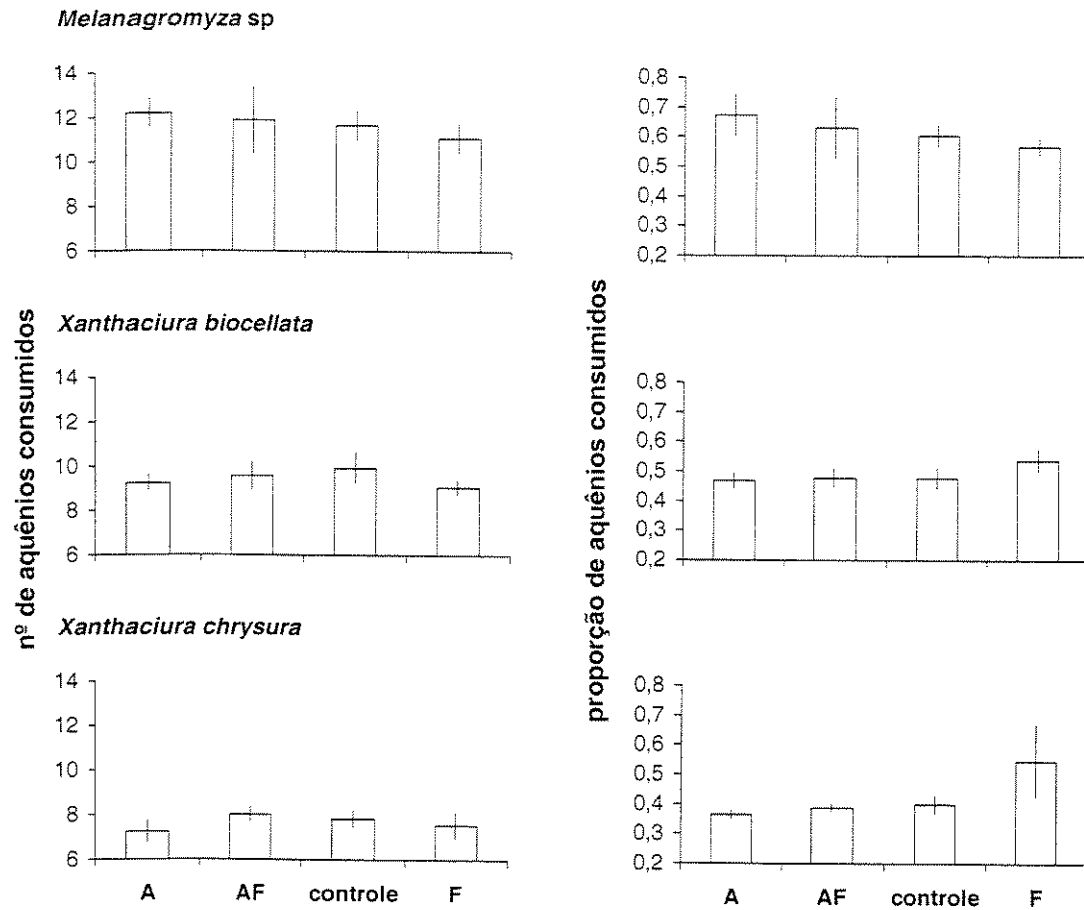


Figura 9: Média e erro padrão (valores não transformados) do número de aquênios consumidos e proporção de aquênios consumidos por três herbívoros de *Chromolaena squalida* em cada um dos tratamentos: adição de água (A), adição de água e fertilizante (AF), controle e adição de fertilizante (F). Os dados de proporção de aquênios consumidos por *X. chrysura* sofreram transformação pela raiz quadrada para obtenção de homogeneidade de variâncias.

Todas as espécies tiveram taxas de sobrevivência muito elevadas, exceto *Cecidochara* sp1. Esta é a única espécie galhadora e também foi encontrada induzindo galhas em ramos, onde talvez tenha um melhor desempenho. Não houve um padrão tão claro da influência dos tratamentos sobre as estimativas de sobrevivência, como pôde ser observado nos dados de taxa de infestação. *Cecidochara* sp1 e *Apion* sp foram as únicas espécies que mostraram uma tendência clara, apesar de não significativa, à uma maior sobrevivência em plantas fertilizadas (Figura 10, Tabela 9).

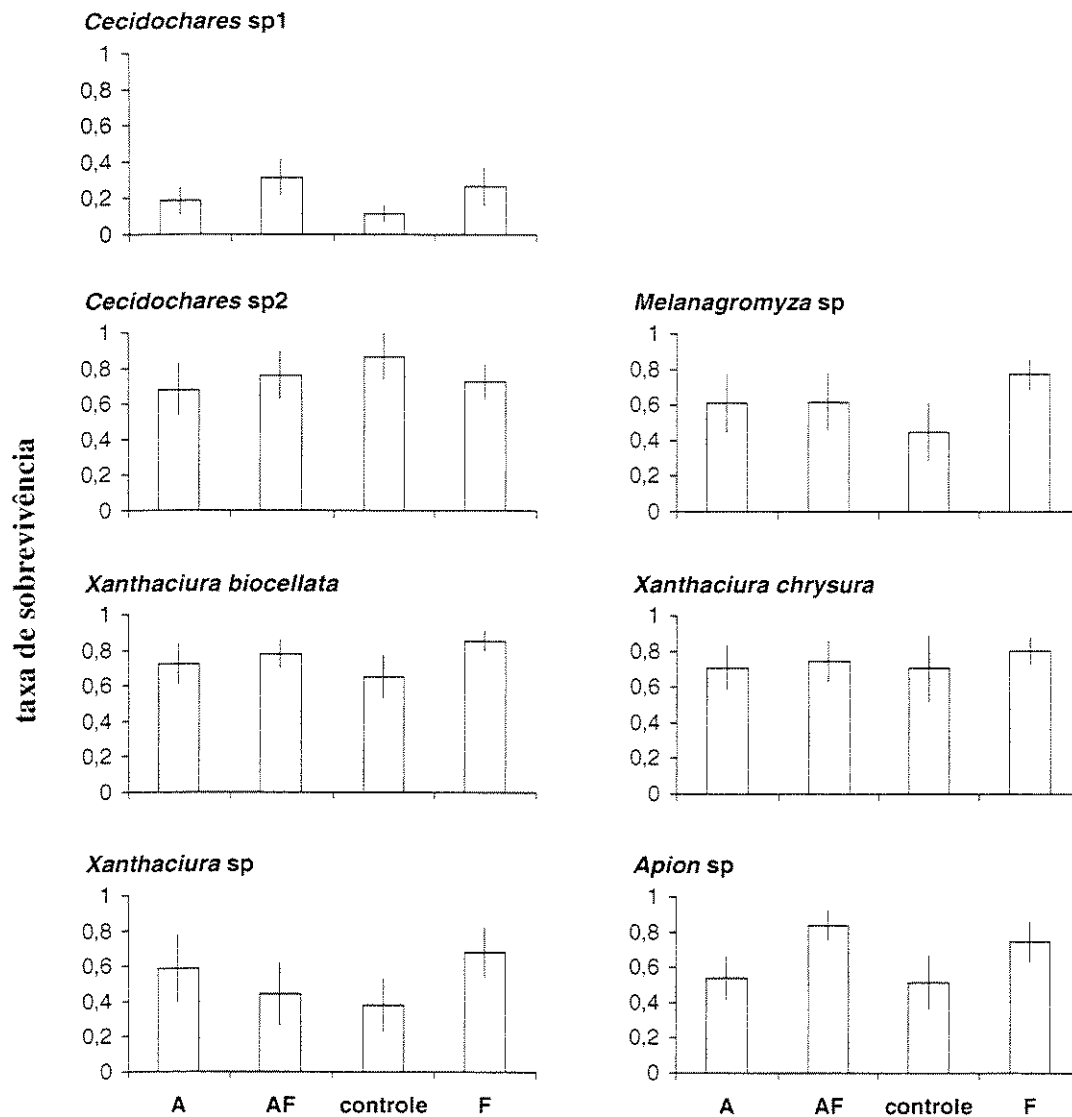


Figura 10: Média e erro padrão da taxa de sobrevivência dos endófitos de capítulo de *Chromolaena squalida* em cada um dos tratamentos: adição de água (A), adição de água e fertilizante (AF), controle e adição de fertilizante (F).

Houve um aumento marginalmente significativo na diversidade de endófagos associados a plantas fertilizadas ($F=3,73$; g.l.=29; $P=0,063$). A riqueza de espécies seguiu o mesmo padrão, porém a abundância total de endófagos (número de indivíduos por capítulo) não mostrou nenhum padrão claro (Figura 11, Tabela 10).

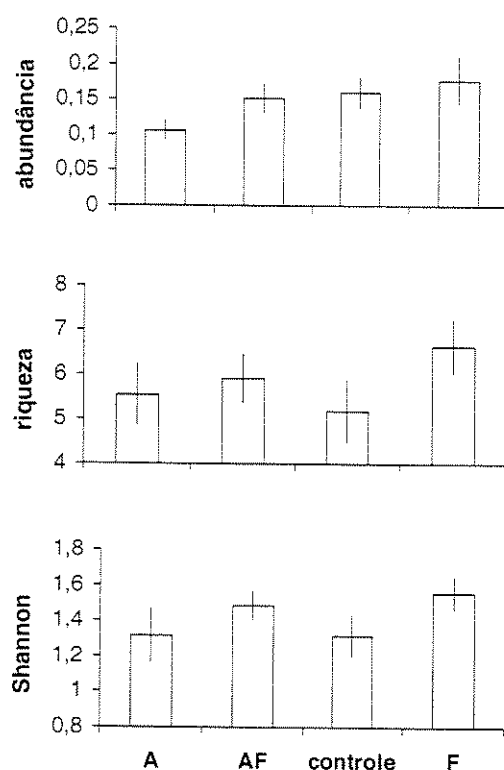


Figura 11: Média e erro padrão do índice de Shannon, riqueza de espécies e abundância total dos endófagos de capítulo associados a *Chromolaena squalida* em cada um dos tratamentos: adição de água (A), adição de água e fertilizante (AF), controle e adição de fertilizante (F).

Parasitismo

Em seis espécies de endófagos houve frequência de parasitismo suficiente para examinar o efeito dos tratamentos sobre as taxas de ataque por parasitóides. *Xanthaciura chrysura* foi a única que apresentou resposta significativa aos tratamentos, sofrendo menor ataque de parasitóides em plantas com tratamento de fertilização (F=4,93; g.l.=11; P=0,048, Figura 12, Tabela 11).

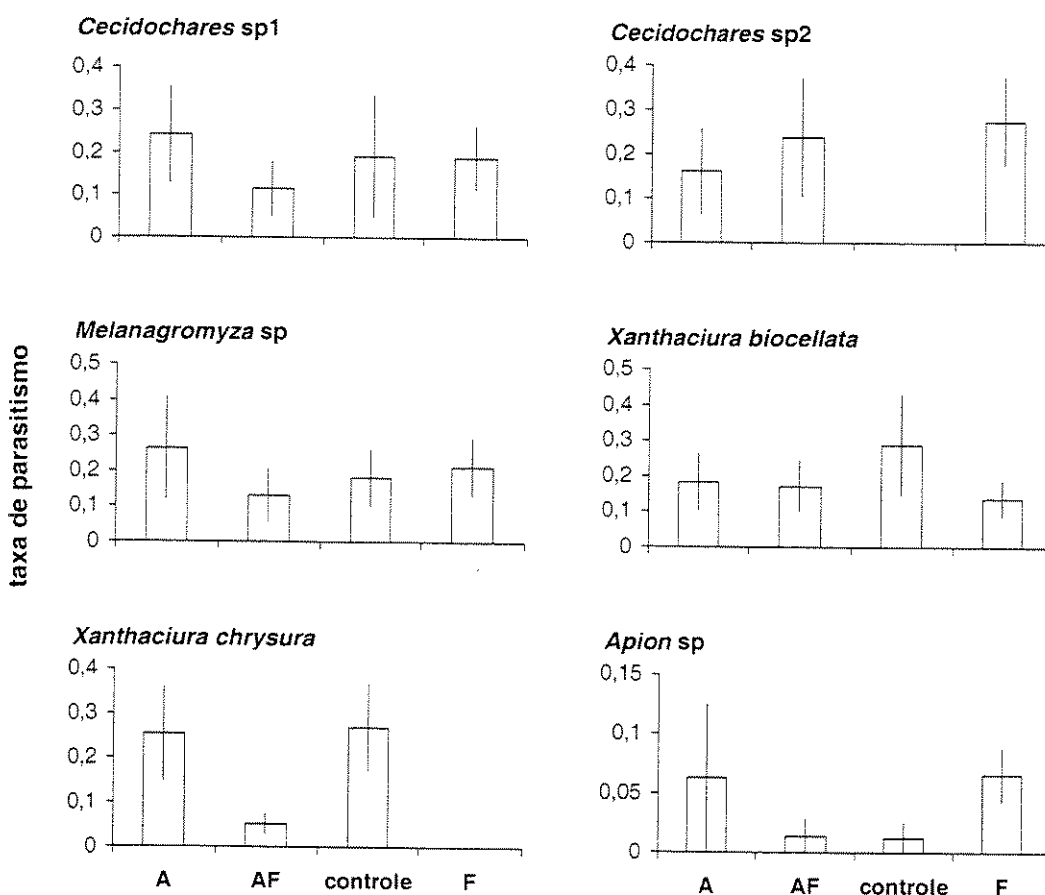


Figura 12: Média e erro padrão da taxa de parasitismo (valores não transformados) dos endófagos de capítulo de *Chromolaena squalida* em cada um dos tratamentos: adição de água (A), adição de água e fertilizante (AF), controle e adição de fertilizante (F). Os dados de *X. chrysura* e *Cecidochara sp2* sofreram transformação arco seno para obtenção de homogeneidade de variância.

Houve diferença de diâmetro dos capítulos infestados por endófagos, com endófagos parasitados e não infestados (ANOVA, $F=11,26$; g.l.=857; $P<0,001$, Figura 13). Capítulos infestados por endófagos parasitados apresentaram um diâmetro médio 0,21mm menor do que capítulos infestados apenas por endófagos e 0,12mm menor do que capítulos não infestados. Quando analisados em conjunto os dados de capítulos infestados por endófagos parasitados e não parasitados, não houve diferença significativa no diâmetro entre capítulos com endófagos e não infestados (teste-t, $t=0,68$; g.l.=858; $P=0,494$). As medidas de capítulos infestados por *Cecidochara* sp1 não foram utilizadas nesta comparação, já que esta espécie é galhadora e promove nítidas modificações no tamanho do capítulo.

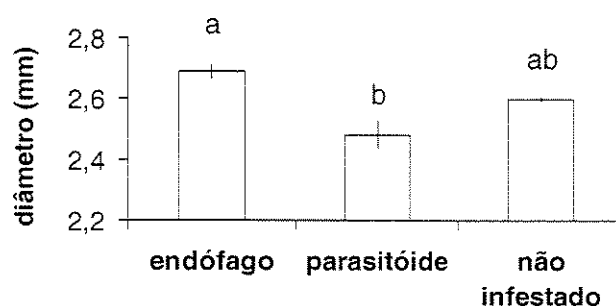


Figura 13: Média e erro padrão do diâmetro dos capítulos florais de *Chromolaena squalida* divididos em três categorias: apenas com endófagos ($n=50$), com endófagos parasitados ($n=27$) e sem endófagos ou parasitóide ($n=783$). Letras diferentes representam diferença significativa ($p<0,05$) no teste Tukey a posteriori.

DISCUSSÃO

Efeito da disponibilidade de recursos nas plantas

Os resultados sugerem que plantas com tratamento de fertilização alocam mais recursos para a reprodução. Além do maior diâmetro de capítulos observado nestas plantas, a tendência, apesar de não significativa, a uma maior biomassa dos capítulos indica que plantas sob tratamento de fertilização investiram mais no crescimento das estruturas reprodutivas. A diferença do número de aquênios com sementes entre as datas de coleta pode representar uma mudança fenológica comum à população. Porém, o aumento proporcionalmente maior do número de aquênios com semente em plantas com tratamento de fertilização (indicado pela interação entre data de coleta e fertilização) sugere que a adição de fertilizante está afetando o processo de formação de sementes. As plantas também poderiam estar sujeitas à restrição de outros fatores (*e.g.*, abundância de polinizadores) na primeira data de coleta, impossibilitando as plantas fertilizadas de alocarem este excedente de recursos no desenvolvimento das sementes.

O aumento da concentração de alcalóides totais em plantas com tratamento de adição de água e fertilizante mostra que estes recursos estão sendo alocados não só no processo de desenvolvimento dos capítulos, mas também na produção de compostos do metabolismo primário. Van Dam et al (1995) mostraram que alcalóides pirrolizidínicos são capazes de reduzir o dano causado por herbívoros generalistas, porém nenhum efeito defensivo contra herbívoros especialistas foi evidenciado. Os alcalóides pirrolizidínicos não devem estar atuando como defesa contra os endófagos de capítulo, já que muitas espécies apresentaram uma tendência a maior infestação em plantas fertilizadas, mesmo havendo uma maior concentração de alcalóides em plantas com tratamento de adição de água e fertilizante. *Chromolaena squalida* possui baixas concentrações de alcalóides quando comparada com outras espécies do mesmo gênero (Brown 1987), sugerindo que estes compostos podem não ser importantes na estratégia de defesa contra herbivoria desta espécie. Estes resultados estão de acordo com o esperado pela hipótese de balanço carbono-nutrientes (Bryant et al. 1983), já que houve uma maior produção de alcalóides em plantas com maior disponibilidade de nitrogênio. Segundo a teoria de defesa ótima (Hamilton et al.

2001), o aumento na produção de compostos de defesa só deveria ocorrer se provocasse uma diminuição na herbivoria que compensasse o custo de produção destes compostos.

A disponibilidade de nutrientes parece ser um fator limitante muito mais importante do que a disponibilidade de água para estas plantas. O único efeito da adição de água foi um aumento na concentração de alcalóides, que deve ter ocorrido em função do aumento na absorção de nutrientes, já que este efeito foi observado apenas em plantas com adição de água e fertilizante. Além disso, a adição de nutrientes alterou o processo de desenvolvimento e a composição química dos capítulos.

Efeito da disponibilidade de recursos nos endófagos de capítulo

A maior infestação de *Cecidochares* sp2 em plantas fertilizadas pode ser interpretada como uma preferência de oviposição das fêmeas, já que os imaturos têm seu desenvolvimento restrito ao capítulo escolhido para oviposição. Outros trabalhos têm achado uma preferência de endófagos por capítulos de tamanho maior (Fondriest & Price 1996, Fenner et al 2002) ou por capítulos com um maior número de aquênios (Rieder et al. 2001). A preferência por capítulos maiores pode estar associada com maior disponibilidade de alimento ou ainda a mudanças na composição química associadas ao crescimento. Desta forma, o aumento no investimento em produção de sementes pode aumentar os riscos destas serem predadas, impondo uma restrição tanto evolutiva (Fenner et al 2002), quanto fenotípica ao tamanho dos capítulos (Fondriest & Price 1996). No presente trabalho, a diminuição do número total de aquênios em plantas fertilizadas fez com que uma maior proporção de aquênios fosse predada em capítulos sob este tratamento, aumentando ainda mais a pressão de predação sobre aquênios de plantas fertilizadas. Porém, esta resposta ocorreu apenas em capítulos infestados por *Xanthaciura chrysura*, responsável por uma pequena proporção dos aquênios predados. Briese (2000) mostrou que existe uma relação inversa entre a proporção de sementes predadas e o tamanho dos capítulos em *Onopordum bracteatum* atacadas por *Larinus latus*, o que nos sugere que a relação entre tamanho de capítulo e proporção de aquênios predados pode variar entre espécies de asteráceas e de endófagos. Além disto, o efeito da fertilização no número de aquênios viáveis (com semente) poderia suplantiar as perdas causadas por um aumento nas taxas de infestação. Portanto, o estudo de restrições evolutivas e ecológicas ao tamanho do capítulo deve levar

em conta não só a atratividade de polinizadores e endófagos (Fenner et al. 2002), mas também outras variáveis relacionadas com o aumento no tamanho, como número de aquênios viáveis e proporção de aquênios predados.

O maior diâmetro dos capítulos e uma maior concentração de nitrogênio em plantas fertilizadas indicam uma relação positiva entre taxa de crescimento dos capítulos e sua qualidade nutricional. Este padrão está de acordo com o esperado pela hipótese de vigor (Price 1991), pois a concentração de nitrogênio pode ser tomada como o melhor descritor de qualidade nutricional da planta hospedeira (Mattson 1980), e o maior diâmetro dos capítulos de plantas fertilizadas pode ser tomado como um indicativo de vigor (*sensu* Price 1991), representando um maior investimento no crescimento destas estruturas. A maior taxa de infestação de *Cecidochares* sp2 e a maior diversidade de espécies em plantas fertilizadas corroboram a hipótese de vigor, indicando que endófagos de capítulo respondem a variações no processo de desenvolvimento dos frutos e sementes dos capítulos florais.

As respostas individuais das espécies foram capazes de causar efeitos na escala da comunidade, que apresentou uma maior diversidade em plantas com tratamento de fertilização. A tendência a uma preferência por plantas fertilizadas pela maioria das espécies fez com que aumentasse a probabilidade de achar um maior número de espécies nestas plantas. Outros trabalhos têm mostrado um aumento na abundância total de insetos em plantas fertilizadas (Siemann 1998, Strauss 1987) o que, por sua vez, pode levar ao aumento da diversidade devido a um aumento da persistência das populações (Siemann 1998). Porém, no presente trabalho, os padrões de abundância das espécies estão refletindo apenas uma preferência de oviposição, já que as plantas foram fertilizadas individualmente em vez da fertilização de parcelas inteiras. Desta forma, plantas de melhor qualidade podem ter uma fauna de insetos mais rica devido a uma convergência no padrão de escolha de sítios para oviposição dentro da comunidade de herbívoros. Apesar do aumento da diversidade de insetos ao focar a comunidade associada a uma espécie de planta, a deposição de nitrogênio em ecossistemas naturais diminui a riqueza de espécies de plantas, mudando a composição da comunidade vegetal para apenas algumas espécies dominantes (Tilman 1987). Esta simplificação da comunidade vegetal acaba acarretando uma simplificação da comunidade de insetos herbívoros associados (Haddad et al. 2000).

Efeito da disponibilidade de recursos na interação entre endófagos e parasitóides

A diminuição da taxa de ataque de *Xanthaciura chrysura* por parasitóides em plantas fertilizadas indica, neste caso, uma cascata trófica ao nível da espécie (*sensu* Polis 1999). Apesar da cascata trófica ao nível da espécie não ser capaz de afetar a distribuição de biomassa entre os diferentes níveis tróficos, seus efeitos podem ter grandes influências no processo evolutivo dos organismos componentes da cadeia. Este experimento não foi desenhado para detectar uma cascata trófica ao nível da comunidade, uma vez que se concentrou em um recorte da comunidade local, definido por uma espécie focal de planta e seus insetos associados.

A diferença na eficiência dos parasitóides de *X. chrysura* entre plantas com e sem fertilização pode estar sendo causada por dois mecanismos, um direto e outro indireto. Diferenças na qualidade nutricional, neste experimento, associadas ao tamanho dos capítulos, podem interferir no tempo de desenvolvimento dos endófagos. Desta forma, indivíduos de *X. chrysura* em plantas fertilizadas poderiam estar se desenvolvendo mais rápido e ficando menos tempo sujeitos ao ataque dos parasitóides (“slow-growth high-mortality hypothesis” Williams 1999). A diminuição das taxas de crescimento devido à baixa qualidade nutricional da planta hospedeira geralmente está associada a um aumento do consumo de tecido vegetal, infligindo um maior dano à planta (Slansky & Feeny 1977, Moran & Hamilton 1980), porém não houve diferença no número de aquênios consumidos entre os tratamentos para nenhuma das espécies. Também não foi possível obter qualquer medida do tempo de desenvolvimento dos endófagos no experimento de campo que pudesse corroborar esta hipótese. Entretanto, o menor diâmetro dos capítulos infestados por endófagos parasitados indica que o tamanho dos capítulos pode afetar diretamente o acesso do endófago pelo parasitóide. A falta de diferença significativa entre capítulos com endófagos e capítulos não infestados não indica necessariamente que endófagos não estejam escolhendo capítulos maiores, pois capítulos grandes podem não ser um fator limitante na escala amostrada, podendo haver capítulos grandes vazios. Já foi demonstrado que galhas maiores oferecem uma maior proteção para herbívoros devido a limitações no tamanho do ovipositor de parasitóides, o que pode afetar as taxas de parasitismo e a composição de espécies da comunidade de parasitóides (Weis et al. 1992, Stiling & Rossi

1996, Dixon et al. 1998). Este é o primeiro trabalho que mostra uma relação entre tamanho de capítulo e defesa contra parasitóides, o que pode representar mais uma pressão de seleção para a preferência de endófagos por capítulos maiores.

A importância dos níveis tróficos mais baixos na organização da cadeia já foi salientada em outros trabalhos (Fox et al. 1990, Hartvigsen et al. 1995, Bentz et al. 1996, Fox et al. 1996), porém muitos avanços teóricos têm focado apenas o papel dos inimigos naturais (Pace et al. 1999, Polis et al. 2000, Schmitz et al. 2000, Halaj & Wise 2001). O resultado deste experimento corrobora a idéia de que diferentes condições ambientais podem desencadear efeitos ao longo da cadeia trófica, no sentido da base para níveis mais altos, modulando a intensidade da interação dos herbívoros com seus inimigos naturais (Hunter & Price 1992b). A primazia do efeito da planta sobre a estruturação da cadeia trófica tem sido evidenciada principalmente em sistemas onde a planta oferece não só alimento para os herbívoros, mas também local de abrigo (Price 1992 a, b). Stiling e Rossi (1996) mostraram que fatores ambientais poderiam afetar a interação entre herbívoros e seus parasitóides por regular o tamanho das galhas. Em outro trabalho, Moon, Rossi e Stiling (2000) mostraram que fertilização e sombreamento causaram um aumento na frequência de ramos verdes em detrimento de ramos lignificados em *Borrchia frutescens*, aumentando o parasitismo dos ovos de *Pissonotus quadripustulatus*, já que este homóptero ovipõe sob a epiderme da planta. Meus dados sugerem que condições abióticas também poderiam estar afetando a taxa de parasitismo de endófagos de capítulo através da regulação do tamanho dos capítulos.

A diminuição da eficiência dos parasitóides em plantas fertilizadas pode levar a um resultado contra-intuitivo em que plantas fertilizadas teriam uma menor performance do que plantas não fertilizadas (Hartvigsen et al. 1995). Porém, no presente experimento, o efeito da qualidade da planta sobre os parasitóides se deu apenas na interação entre os parasitóides e uma das espécies de endófagos, responsável por uma pequena proporção dos aquênios predados. Apesar de algumas espécies de Asterácea possuírem banco de sementes persistente (Roberts & Chancellor 1979, Briese 2000), trabalhos têm demonstrado que a predação pré-dispersão causada por endófagos de capítulo é capaz de diminuir o recrutamento de plântulas (Louda 1982, Louda & Potvin 1995) gerando uma menor densidade de indivíduos reprodutivos na estação seguinte (Louda & Potvin 1995) e com

isto alterando não só a demografia da população, mas também o desempenho dos indivíduos. Desta forma, este trabalho mostra que, potencialmente, a heterogeneidade ambiental natural, assim como a deposição antrópica de nitrogênio, poderia afetar a abundância das espécies de Asteráceas pela preferência de alguns endófagos por capítulos de alta qualidade nutricional e, além disto, pelo efeito da qualidade da planta hospedeira na eficiência dos parasitóides.

TABELAS

Tabela 1: Análises de variância com medidas repetidas para diâmetro e comprimento dos capítulos e comprimento do conjunto de aquênios de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	g.l. do erro	média dos quadrados do erro	F	P
Diâmetro						
Água	1	0,012	23	0,032	0,388	0,539
Fertilizante	1	0,185	23	0,032	5,879	0,024
Data de coleta	1	0,018	23	0,005	2,932	0,097
Água x fertilização	1	<0,001	23	0,032	0,003	0,954
Água x data	1	<0,001	23	0,005	0,0001	0,989
Fertilização x data	1	0,013	23	0,005	2,025	0,165
Água x fertilização x data	1	0,002	23	0,005	0,340	0,564
Bloco	8	0,038	23	0,032	1,215	0,334
Comprimento de capítulo						
Água	1	0,849	23	0,342	2,481	0,129
Fertilizante	1	0,484	23	0,342	1,416	0,246
Data de coleta	1	0,222	23	0,041	5,353	0,030
Água x fertilização	1	0,028	23	0,342	0,084	0,774
Água x data	1	0,010	23	0,041	0,242	0,627
Fertilização x data	1	0,002	23	0,041	0,047	0,831
Água x fertilização x data	1	0,002	23	0,041	0,039	0,844
Bloco	8	0,344	23	0,342	1,000	0,458
Comprimento do conjunto de aquênios						
Água	1	0,311	23	0,106	2,945	0,100
Fertilizante	1	0,083	23	0,106	0,789	0,383
Data de coleta	1	0,271	23	0,011	24,755	<0,001
Água x fertilização	1	0,072	23	0,106	0,679	0,418
Água x data	1	0,023	23	0,011	2,119	0,159
Fertilização x data	1	<0,001	23	0,011	0,083	0,776
Água x fertilização x data	1	<0,001	23	0,011	0,029	0,867
Bloco	8	0,196	23	0,106	1,858	0,117

Tabela 2: Análises de variância com medidas repetidas referentes à contagem de aquênios de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	g.l. do erro	média dos quadrados do erro	F	P
Nº aquênios com semente						
Água	1	10,290	15	15,605	0,659	0,429
Fertilizante	1	2,489	15	15,605	0,160	0,695
Data de coleta	1	63,169	15	3,045	20,744	<0,001
Água x fertilização	1	0,333	15	15,605	0,021	0,886
Água x data	1	1,245	15	3,045	0,409	0,532
Fertilização x data	1	18,361	15	3,045	6,029	0,027
Água x fertilização x data	1	3,880	15	3,045	1,274	0,277
Bloco	5	11,001	15	15,605	0,705	0,629
Nº total de aquênios						
Água	1	0,023	15	27,170	0,001	0,977
Fertilizante	1	85,741	15	27,170	3,156	0,096
Data de coleta	1	9,898	15	6,258	1,582	0,228
Água x fertilização	1	0,037	15	27,170	0,001	0,971
Água x data	1	11,432	15	6,258	1,827	0,197
Fertilização x data	1	0,138	15	6,258	0,022	0,884
Água x fertilização x data	1	1,822	15	6,258	0,291	0,597
Bloco	5	24,699	15	27,170	0,909	0,501

Tabela 3: Análises de variância fatoriais dos pesos secos de componentes dos capítulos de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
Aquênios				
Água	1	0,030	0,033	0,857
fertilização	1	2,438	2,727	0,110
Água x fertilização	1	0,591	0,661	0,423
Bloco	9	1,190	1,331	0,267
Erro	27	0,894		
Invólucro				
Água	1	0,296	0,303	0,586
fertilização	1	1,504	1,542	0,225
Água x fertilização	1	0,378	0,388	0,539
Bloco	9	0,694	0,771	0,694
Erro	27	0,9750		
Total				
Água	1	0,513	0,191	0,666
fertilização	1	7,773	2,889	0,101
Água x fertilização	1	0,024	0,009	0,926
Bloco	9	2,341	0,871	0,561
Erro	27	2,690		

Tabela 4: Análises de variância fatoriais com desenho misto da concentração dos compostos do metabolismo primário dos capítulos de *Chromolaena squalida*. Blocos aninhados em data de coleta.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
Nitrogênio total				
Água	1	0,013	0,524	0,476
Fertilizante	1	0,188	7,317	0,012
Data de coleta	1	0,574	22,383	<0,001
Água x Fertilizante	1	<0,001	0,002	0,961
Água x data	1	0,009	0,346	0,562
Fertilizante x data	1	0,022	0,844	0,367
Água x fertilizante x data	1	0,009	0,337	0,567
Bloco (data)	8	0,092	3,571	0,007
Erro	24	0,026		
Açúcares solúveis				
Água	1	0,001	0,088	0,769
Fertilizante	1	<0,001	0,001	0,975
Data	1	0,004	0,370	0,550
Água x fertilizante	1	<0,001	<0,001	0,996
Água x data	1	0,004	0,345	0,564
Fertilizante x data	1	0,004	0,373	0,549
Água x fertilizante x data	1	0,004	0,346	0,564
Bloco (data)	8	0,020	1,905	0,119
Erro	19	0,010		
Açúcares insolúveis				
Água	1	0,904	1,174	0,290
Fertilizante	1	2,292	2,979	0,098
Data	1	11,288	14,670	0,001
Água x fertilizante	1	0,865	1,124	0,300
Água x data	1	1,774	2,305	0,143
Fertilizante x data	1	0,081	0,105	0,749
Água x fertilizante x data	1	0,001	0,001	0,973
Bloco (data)	8	5,137	6,676	<0,001
Erro	22	0,769		

Tabela 5: Análise de variância fatorial da concentração de alcalóides pirrolizidínicos totais em capítulos de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
Alcalóides totais				
Água	1	0,005	0,223	0,642
Fertilização	1	0,028	1,341	0,259
Água x fertilização	1	0,115	5,429	0,029
Bloco	9	0,043	2,037	0,084
Erro	22	0,021		

Tabela 7: Análises de variância fatoriais das taxas de infestação dos endófagos de capítulo de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
<i>Cecidochares sp1</i>				
Água	1	0,240	0,183	0,672
Fertilizante	1	0,853	0,650	0,426
Água x fertilizante	1	1,648	1,256	0,271
Bloco	10	2,115	1,611	0,151
Erro	30	1,313		
<i>Cecidochares sp2</i>				
Água	1	<0,001	<0,001	0,998
Fertilizante	1	3,466	7,651	0,011
Água x fertilizante	1	1,104	2,437	0,132
Bloco	8	0,708	1,564	0,188
Erro	24	0,453		
<i>Melanagromyza sp</i>				
Água	1	6,422	2,657	0,102*
Fertilizante	1	3,416	1,397	0,230*
Água x fertilizante	1	5,283	2,161	0,122*
Erro	40	2,445		
<i>Xanthaciura biocellata</i>				
Água	1	0,006	0,083	0,776
Fertilizante	1	0,047	0,573	0,456
Água x fertilizante	1	0,031	0,376	0,545
Bloco	9	0,176	2,151	0,060
Erro	27	0,082		
<i>Xanthaciura chrysur</i>				
Água	1	0,393	0,344	0,562
Fertilizante	1	0,175	0,153	0,699
Água x fertilizante	1	0,171	0,150	0,702
Bloco	10	0,737	0,645	0,764
Erro	30	1,143		
<i>Xanthaciura sp</i>				
Água	1	3,814	1,442	0,240
Fertilizante	1	5,286	1,998	0,169
Água x fertilizante	1	1,771	0,669	0,420
Bloco	9	3,332	1,260	0,303
Erro	27	2,646		
<i>Apion sp</i>				
Água	1	13,196	0,471	0,498
Fertilizante	1	18,477	0,660	0,423
Água x fertilizante	1	8,210	0,293	0,706
Bloco	10	36,713	1,311	0,269
Erro	30	27,994		
<i>Anthicidae sp</i>				
Água	1	14,507	2,397	0,132
Fertilizante	1	0,026	0,004	0,948
Água x fertilizante	1	12,503	2,066	0,161
Bloco	10	24,024	3,969	0,002
Erro	30	6,052		

*valores de P referentes ao teste D.O. (Manly & Francis 1999).

Tabela 8: Análises de variância fatoriais do número e proporção de aquênios consumidos por endófagos de capítulo de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	Média dos quadrados	F	P
<i>Melanagromyza</i> sp				
Nº de aquênios consumidos				
Água	1	3,692	0,437	0,530
Fertilizante	1	0,934	0,111	0,749
Água x fertilizante	1	0,044	0,005	0,944
Bloco	11	2,145	0,254	0,979
Erro	7	8,442		
Proporção de aquênios consumidos				
Água	1	0,031	1,220	0,301
Fertilizante	1	0,003	0,102	0,758
Água x fertilizante	1	<0,001	0,018	0,898
Bloco	11	1,894	0,743	0,684
Erro	8	0,026		
<i>X. biocellata</i>				
Nº de aquênios consumidos				
Água	1	0,286	0,129	0,723
Fertilizante	1	0,369	0,167	0,687
Água x fertilizante	1	4,671	2,112	0,162
Bloco	10	2,168	0,980	0,490
Erro	20	2,211		
Proporção de aquênios consumidos				
Água	1	0,024	2,674	0,118
Fertilizante	1	0,007	0,840	0,370
Água x fertilizante	1	0,001	0,155	0,698
Bloco	10	0,011	1,246	0,323
Erro	20	0,009		
<i>X. chrysura</i>				
Nº de aquênios consumidos				
Água	1	0,434	0,319	0,584
Fertilizante	1	1,126	0,829	0,384
Água x fertilizante	1	0,814	0,599	0,457
Bloco	11	0,806	0,593	0,798
Erro	10	1,358		
Proporção de aquênios consumidos				
Água	1	0,040	6,666	0,026
Fertilizante	1	0,026	4,442	0,059
Água x fertilizante	1	0,009	1,551	0,239
Bloco	11	0,008	1,264	0,352
Erro	11	0,006		

Tabela 9: Análises de variância fatoriais das taxas de sobrevivência dos endófagos de capítulo de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
<i>Cecidochares sp1</i>				
Água	1	0,035	0,437	0,515
Fertilizante	1	0,163	2,030	0,167
Água x fertilizante	1	0,006	0,077	0,784
Bloco	11	0,050	0,628	0,788
Erro	24	0,080		
<i>Cecidochares sp2</i>				
Água	1	0,156	1,506	0,239
Fertilizante	1	0,029	0,283	0,603
Água x fertilizante	1	0,085	0,826	0,378
Bloco	8	0,137	1,326	0,303
Erro	15	0,103		
<i>Melanagromyza sp</i>				
Água	1	0,004	0,016	0,901
Fertilizante	1	0,553	2,538	0,132
Água x fertilizante	1	0,259	1,187	0,293
Bloco	11	0,077	0,355	0,955
Erro	15	0,218		
<i>Xanthaciura biocellata</i>				
Água	1	0,003	0,048	0,829
Fertilizante	1	0,070	0,883	0,358
Água x fertilizante	1	0,076	0,965	0,337
Bloco	9	0,053	0,679	0,720
Erro	21	0,079		
<i>Xanthaciura chrysura</i>				
Água	1	0,002	0,019	0,891
Fertilizante	1	0,147	1,660	0,216
Água x fertilizante	1	0,005	0,062	0,806
Bloco	10	0,141	1,601	0,194
Erro	16	0,088		
<i>Xanthaciura sp</i>				
Água	1	0,194	1,630	0,224
Fertilizante	1	0,148	1,243	0,285
Água x fertilizante	1	0,145	1,216	0,290
Bloco	9	0,236	1,978	0,128
Erro	13	0,119		
<i>Apion sp</i>				
Água	1	0,021	0,297	0,594
Fertilizante	1	0,176	2,506	0,134
Água x fertilizante	1	0,018	0,255	0,621
Bloco	12	0,148	2,100	0,088
Erro	15	0,070		

Tabela 10: Análise de covariância do índice de Shannon e Riqueza de espécies e de análise de variância fatorial da abundância total de endófagos de capítulo associados a *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
Índice de Shannon				
Água	1	0,024	0,366	0,550
Fertilizante	1	0,228	3,725	0,063
Água x fertilizante	1	0,021	0,343	0,563
Nº de capítulos triados	1	0,964	15,739	<0,001
Bloco	10	0,127	2,078	0,061
Erro	29	0,061		
Riqueza de espécies				
Água	1	0,677	0,442	0,512
Fertilizante	1	3,186	2,079	0,160
Água x fertilizante	1	0,015	0,010	0,922
Nº de capítulos triados	1	37,828	24,683	<0,001
Bloco	10	2,673	1,744	0,118
Erro	29	1,533		
Abundância de endófagos				
Água	1	171,439	2,572	0,119
Fertilizante	1	110,315	1,655	0,208
Água x fertilizante	1	21,442	0,322	0,575
Bloco	10	37,044	0,556	0,836
Erro	30	66,652		

Tabela 11: Análises de variância fatoriais das taxas de parasitismo dos endófagos de capítulo de *Chromolaena squalida*.

	g.l.	média dos quadrados	F	P
<i>Cecidochares sp1</i>				
Água	1	0,005	0,066	0,800
Fertilizante	1	0,032	0,407	0,532
Água x fertilizante	1	0,021	0,268	0,611
Bloco	7	0,052	0,652	0,708
Erro	17	0,079		
<i>Cecidochares sp2</i>				
Água	1	0,201	1,509	0,238
Fertilizante	1	0,432	3,253	0,091
Água x fertilizante	1	0,037	0,280	0,604
Bloco	7	0,147	1,109	0,407
Erro	15	0,133		
<i>Melanagromyza sp</i>				
Água	1	<0,001	0,002	0,962
Fertilizante	1	0,072	0,896	0,364
Água x fertilizante	1	0,040	0,500	0,494
Bloco	8	0,054	0,667	0,711
Erro	11	0,080		
<i>Xanthaciura biocelatta</i>				
Água	1	0,002	0,034	0,856
Fertilizante	1	0,035	0,507	0,486
Água x fertilizante	1	0,026	0,374	0,549
Bloco	8	0,037	0,529	0,819
Erro	18	0,070		
<i>Xanthaciura chrysura</i>				
Água	1	0,018	0,103	0,754
Fertilizante	1	0,870	4,926	0,048
Água x fertilizante	1	0,042	0,243	0,632
Bloco	8	0,073	0,412	0,891
Erro	11	0,177		
<i>Apion sp</i>				
Água	1	<0,001	<0,001	0,988
Fertilizante	1	<0,001	0,004	0,949
Água x fertilizante	1	0,009	1,863	0,209
Bloco	4	0,004	0,835	0,539
Erro	8	0,005		

REFERÊNCIAS

- Bentz, J. A., J. Reeves, P. Barbosa, & B. Francis. 1996. The effect of nitrogen fertilizer applied to *Euphorbia pulcherrima* on the parasitization of *Bemisia argentifolii* by the parasitoid *Encarsia formosa*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 78:105-110.
- Briese, D. T. 2000. Impact of the *Onopordum capitulum* weevil *Larinus latus* on seed production by its host-plant. *Journal of Applied Ecology* 37:238-246.
- Brown, K. S. 1987. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. *Annals of The Missouri Botanical Garden* 74: 359-97.
- Bryant, J. P., F. S. Chapin, & D. R. Klein. 1983. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40:357-368.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- Dixon, K. A., R. R. Lerma, T. P. Craig & K. A. Hughes. 1998. Gall morphology and community in *Asphondylia floccosa* (Cecidomyiidae) galls on *Atriplex polycarpa* (Chenopodiaceae). *Environmental Entomology* 27: 592-599.
- von Ende, C. N. 2001. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In Scheiner, S.M. & Gurevitch, J. *Design and analysis of ecological experiment*. Oxford University Press. New York.
- Fenner, M., J. E. Cresswell, R. A. Hurley, & T. Baldwin. 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. *Oecologia* 130:72-77.
- Fondriest, S. M., & P. W. Price. 1996. Oviposition site resource quantity and larval establishment for *Orellia occidentalis* (Diptera: Tephritidae) on *Cirsium wheeleri*. *Environmental Entomology* 25:321-326.
- Fox, L. R., D. K. Letourneau, J. Eisenbach, & S. Vannouhuys. 1990. Parasitism rates and sex-ratios of a parasitoid wasp - effects of herbivore and plant-quality. *Oecologia* 83:414-419.

- Fox, L. R., K. M. Kester, & J. Eisenbach. 1996. Direct and indirect responses of parasitoids to plants: Sex ratio, plant quality and herbivore diet breadth. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 80:289-292.
- Haddad, N. M., J. Haarstad, & D. Tilman. 2000. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia* 124:73-84.
- Halaj, J., & D. H. Wise. 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *American Naturalist* 157:262-281.
- Hamilton, J. G., A. R. Zangerl, E. H. DeLucia, & M. R. Berenbaum. 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4:86-95.
- Hartmann, T. & Witte, L. 1995. Chemistry, biology and chemoecology of the pyrrolizidine alkaloids. In *Alkaloids: chemical and biological perspectives* 9 (Pelletier, S. W., ed.), pp. 155-233. Pergamon Press, Oxford.
- Hartvigsen, G., D. A. Wait, & J. S. Coleman. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: Predator effects on plant performance depend on plant resources. *Oikos* 74:463-468.
- Hawkins, B. A. 1992. Parasitoid-host food webs and donor control. *Oikos* 65:159-162.
- Hawkins, B. A., N. J. Mills, M. A. Jervis, & P. W. Price. 1999. Is the biological control of insects a natural phenomenon? *Oikos* 86:493-506.
- Hunter, M. D., & P. W. Price. 1992 a. Natural variability in plants and animals. In Hunter, M. D., T. Ohgushi & P. W. Price. *Effects of resource distribution on animal plant interactions*. Academic Press, San Diego.
- Hunter, M. D., & P. W. Price. 1992 b. Playing chutes and ladders - heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732.
- Janzen D. H. 1974. Tropical blackwater river, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69:103.
- Koricheva, J. 2002. The carbon-nutrient balance hypothesis is dead; long live the carbon-nutrient balance hypothesis? *Oikos* 98:537-539.

- Lerdau, M., & P. D. Coley. 2002. Benefits of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oikos* 98:534-536.
- Lewinsohn, T. M. 1991. Insects on flower heads of asteraceae in Southeastern Brazil: a tropical case studies on species richness. In Price P. W., T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson, eds. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley/Interscience, New York.
- Louda, S. M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower-feeding and seed-feeding Insects. *Journal of Ecology* 70:43-53.
- Louda, S. M., & M. A. Potvin. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76:229-245.
- Manly, B. F. J., & R. Francis. 1999. Analysis of variance by randomization when variances are unequal. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 41:411-429.
- Manly B. F. J. 1995. Randomization test to compare means with unequal variation. *Sankhya* 57B: 200-222.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen-content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161.
- Mattson, W. J., & R. A. Haack. 1987. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Bioscience* 37:110-118.
- Moon, D. C., A. M. Rossi, & P. Stiling. 2000. The effects of abiotically induced changes in host plant quality (and morphology) on a salt marsh planthopper and its parasitoid. *Ecological Entomology* 25:325-331.
- Moran, N., & W. D. Hamilton. 1980. Low nutritive quality as defense against herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 86:247-254.
- Nitao, J. K., A. R. Zangerl, & M. R. Berenbaum. 2002. CNB: requiescat in pace? *Oikos* 98:540-546.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, & J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:483-488.

- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3-15.
- Polis, G. A., A. L. W. Sears, G. R. Huxel, D. R. Strong, & J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution* 15:473-475.
- Prado, P. I., T. M. Lewinsohn, A. M. Almeida, A. L. Norrbom, B. D. Buys, A. C. Macedo, & M. B. Lopes. 2002. The fauna of Tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104:1007-1028.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson, & A. E. Weis. 1980. Interactions among 3 trophic levels - influence of plants on interactions between Insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65.
- Price, P. W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62:244-251.
- Price, P. W. 1992 a. Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics. In Hunter, M. D., T. Ohgushi & P. W. Price. *Effects of resource distribution on animal plant interactions*. Academic Press, San Diego.
- Price, P. W. 1992 b. The resource-based organization of communities. *Biotropica* 24:273-282.
- Rieder, J. P., E. W. Evans, & S. L. Durham. 2001. Distribution of insect attacks in biological control of weeds: Infestation of *Centaurea virgata* flowerheads by a gall fly. *Biological Control* 20:254-260.
- Roberts, H. A., & R. J. Chancellor. 1979. Periodicity of seedling emergence and achene survival in some species of *Carduus*, *Cirsium* and *Onopordum*. *Journal of Applied Ecology* 16:641-647.
- Schmitz, O. J., P. A. Hamback, & A. P. Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155:141-153.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79:2057-2070.

- Slansky, F., & P. Feeny. 1977. Stabilization of rate of nitrogen accumulation by larvae of cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. *Ecological Monographs* 47:209-228.
- Stiling, P., & A. M. Rossi. 1996. Complex effects of genotype and environment on insect herbivores and their enemies. *Ecology* 77:2212-2218.
- Strauss, S. Y. 1987. Direct and indirect effects of host-plant fertilization on an insect community. *Ecology* 68:1670-1678.
- Straw, N. A. 1989. The timing of oviposition and larval growth by 2 tephritid fly species in relation to host-plant development. *Ecological Entomology* 14:443-454.
- Tilman, D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs* 57:189-214.
- Trigo, J.R.; K.S. Brown; JR.; Witte, L.; Hartmann, T.; Ernst, L. & L.E.S. Barata. (1996) Pyrrolizidine alkaloids: different acquisition and use patterns in Apocynaceae and Solanaceae feeding ithomiine butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 58:99-123.
- Van Dam, N. M., L. W. M. Vuister, C. Bergshoeff, H. de Vos & E. V. D. Meijden. 1995. The “raison d’être” of pyrrolizidine alkaloids in *Cynoglossum officinale*: deterrent effects against generalist herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 21:507-523.
- Weis, A. E., W. G. Abrahamson & M. C. Andersen. 1992. Variable selection on *Eurosta*’s gall size, I: the extent and nature of variation in phenotypic selection. *Evolution* 46: 1674-1697.
- White, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:90-105.
- Williams, I. S. 1999. Slow-growth, high-mortality - a general hypothesis, or is it? *Ecological Entomology* 24:490-495.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edn. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.