



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

ANTÔNIO CARLOS CRUZ MACEDO

VARIAÇÃO ESPACIAL NA DENSIDADE, RIQUEZA E
COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES DE INSETOS
ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE
SENECIO BRASILIENSIS (ASTERACEAE)

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a) Antonio Carlos Cruz Macedo e aprovada pela Comissão Julgadora.

Orientador: Dr. Thomas Michael Lewinsohn

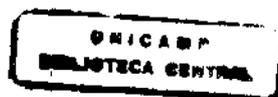
Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

000018375

Campinas

2000

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE



UNIDADE	Be
N.º CHAMADA:	I/UNICAMP
	M151v
V.	Ex
TOMBO BC/	43147
PROC.	16-278/00
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREC.º	R\$ 11,00
DATA	02/12/00
N.º CPD	

CM-00147224-9

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

M151v

Macedo, Antônio Carlos Cruz

Varição espacial na densidade, riqueza e composição de espécies de insetos associados a capítulos de *Senecio brasiliensis* (Asteraceae)/ Antônio Carlos Cruz Macedo. -- Campinas, SP:[s.n.], 2000.

97f. ilus.

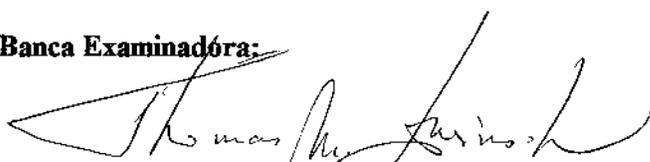
Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

Dissertação(mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

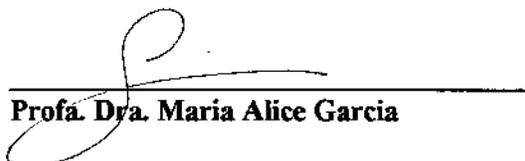
Compositas
1. Asteraceae. 2. *Senecio*. 3. Insetos - Ecologia.
I. Lewinsohn, Thomas Michael. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da defesa: 6/10/2000

Banca Examinadora:



Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn (Orientador)



Profa. Dra. Maria Alice Garcia



Dr. Carlos Roberto Sørensen Dutra da Fonseca

Dr. André Víctor Lucci Freitas

Flor que não dura
Mais do que a sombra dum momento
Tua frescura
Persiste no meu pensamento.
Não te perdi
No que sou eu,
Só nunca mais, ó flor, te vi
Onde não sou senão a terra e o céu.
Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Thomas Lewinsohn, pela orientação, pela idéia inicial da tese e por proporcionar um universo que vai bastante além no mundo acadêmico.

Aos membros da pré-banca e da banca examinadora: Maria Alice Garcia e Carlos Fonseca, e da pré-banca e suplência: André Victor Freitas (Baku), que contribuíram na melhora substancial de diferentes aspectos desta tese.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp. A todos os colegas do Curso de Pós-graduação em Ecologia e de outros cursos do IB, pelas diversas atividades acadêmicas e não acadêmicas compartilhadas.

Ao amigo Marcelo (Valinhos), que, apesar de distante, é um dos responsáveis pelo desenvolvimento deste trabalho. À amiga Adrianinha, pelos diversos apoios, bate-papos e bandejões, desde antes do início da tese. Ao Paulo Inácio, por ajudar a montar o desenho amostral da tese e ter participado da viagem para definição das áreas de coleta.

Ao Zé Carlos, pelo grande apoio em todas as viagens de coleta. Às ex-estagiárias do LIIP (Laboratório de Interações Inseto-Planta): Adriana, Alessandra e Camila pela ajuda na dissecação dos capítulos.

À CAPES, pelo suporte financeiro.

À galera “velha” do Projeto Insetos de Compostas: Adrianinha, Danda, Gabrielle, Flavinha, Bruno, Vinícius, Zeca, Paulo Inácio, Valinhos. À galera “nova” do Projeto Insetos de Compostas: Soraia, Gislene, Érika, Kubota, Mário.

Àqueles amigos com quem dividi a casa P1 da Moradia Estudantil: Adriano, Rodolfo, Janduí, Silvério, Alan, Alexandre Cabelo e, mais tarde, o apartamento: Adriano, Vanderide, Flávia. Aos amigos que, além de todo o carinho, me deram abrigo em suas casas: Carlos BZ e Vanderide, Alexander e Márcia, Adrianinha, Flávia.

Aos amigos que não se enquadram nas demais categorias: Luíza Delfino, Malu, Seu Toninho e Antony, Monahyr e Heitor.

Pelo apoio fraternal e computacional em São Paulo: Rogênia e Zé Fernando, Adriana e Flávio (irmãs e cunhados). À Adriana Macedo pela revisão do texto.

Aos meus pais, Francisco e Irene, os verdadeiros Doutores.

À Patrícia, tão pouco tempo, mas que sempre fez parte.

ÍNDICE

RESUMO DA TESE	01
ABSTRACT	02
INTRODUÇÃO GERAL	03
CAPÍTULO I VARIÇÃO ESPACIAL NA DENSIDADE DOS INSETOS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE <i>SENECIO BRASILIENSIS</i>	06
RESUMO	06
ABSTRACT	07
INTRODUÇÃO	08
Objetivos	10
MATERIAL E MÉTODOS	11
Sistema de estudo	11
Delimitação da região de estudo	12
Desenho amostral	12
Critérios para a escolha das populações amostradas de <i>Senecio brasiliensis</i>	15
Metodologia de coleta	16
Triagens em laboratório	17
Identificação das espécies	17
Análise dos dados	18
RESULTADOS	21
Características e medidas das manchas e das plantas amostradas	21
Fauna dos capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i> dissecados	25
Fatores que influenciam a densidade de insetos de capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i>	28
Relação entre densidade e frequência de ocorrência dos insetos	36
DISCUSSÃO	39
Fatores que influenciam a densidade de insetos de capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i>	39
Relação entre densidade e frequência de ocorrência dos insetos	48
Considerações finais	52
CAPÍTULO II VARIÇÃO ESPACIAL NA RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES DE INSETOS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE <i>SENECIO BRASILIENSIS</i>	54
RESUMO	54

ABSTRACT	55
INTRODUÇÃO.....	56
Objetivos	58
MATERIAL E MÉTODOS.....	59
Análise dos dados	59
RESULTADOS.....	63
Fatores que influenciam a riqueza de insetos de capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i>	63
Variação geográfica na composição das espécies de insetos associados a capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i>	68
DISCUSSÃO.....	75
Fatores que influenciam a riqueza de insetos de capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i>	75
Variação geográfica na composição das espécies de insetos associados a capítulos de <i>Senecio brasiliensis</i>	77
Consideração finais	79
CONCLUSÃO GERAL	80
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	83

RESUMO DA TESE

Esta tese foi dividida em dois capítulos. No capítulo I, foram analisados os fatores responsáveis pela variação da densidade de insetos por planta nas populações de *Senecio brasiliensis* (Asteraceae), bem como a relação entre densidade local dos insetos e sua distribuição geográfica (frequência de ocorrência nas populações de plantas). No capítulo II, foram analisados os fatores responsáveis pela variação da riqueza de insetos por planta. Estudou-se também o efeito da distância entre populações de plantas e do tamanho das populações de hospedeiras sobre a similaridade na composição de insetos.

O trabalho foi realizado em duas regiões no Sudeste do Brasil. Na região denominada Norte (Estado de Minas Gerais), foram amostradas 4 localidades e na região denominada Sul (Estados de São Paulo e Paraná), 5 localidades. Em cada localidade, foi amostrado um par de manchas (populações discretas) de *Senecio brasiliensis*, sendo uma grande e uma pequena. Em cada mancha, foram amostradas 30 plantas e, de cada uma destas, 30 capítulos, que foram dissecados.

Foram encontradas dez espécies de insetos, sendo oito endófitos, um galhador e um predador. As espécies pertencem às famílias Cecidomyiidae, Agromyzidae (Diptera), Pyralidae, Tortricidae e Pterophoridae (Lepidoptera).

A variação da densidade e riqueza de insetos por planta foi estudada em relação às variáveis região, localidade, complexidade da vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha, densidade de plantas na mancha e tamanho das plantas.

Os fatores mais importantes na variação da densidade de insetos foram a complexidade da vegetação no entorno das manchas e a variável localidade, que reflete particularidades históricas e ecológicas de cada área. As variáveis que medem a concentração de recursos das plantas (tamanho da mancha, densidade de plantas e tamanho das plantas) não afetaram as densidades da maioria das espécies, possivelmente devido ao hábito generalista destas e à saturação da capacidade reprodutiva. Somente *Melanagromyza erechitidis* (Agromyzidae), o inseto mais especialista encontrado, sofreu efeito significativo da densidade e do tamanho das plantas. Foi observada uma relação positiva e significativa entre a densidade média de insetos por planta, por mancha, e a frequência de ocorrência por manchas de cada espécie de inseto.

A riqueza de insetos por planta também sofreu efeito significativo das variáveis vegetação no entorno e localidade. Existe uma maior riqueza de espécies em plantas com maior complexidade de vegetação ao seu redor. Este resultado pode estar relacionado ao hábito generalista das espécies. A variável localidade reflete variações em particularidades e no histórico de colonização de cada área. As variáveis que medem a concentração de recursos das plantas também não afetaram a riqueza de insetos por planta. Foi encontrado um efeito significativo da distância entre manchas sobre a similaridade faunística destas, mostrando que manchas mais distantes apresentavam menor similaridade. Manchas de tamanhos semelhantes apresentaram maior similaridade faunística do que manchas de diferentes tamanhos.

Os resultados mostram que, tanto variáveis locais das manchas, quanto fatores de grande escala, relacionados à distribuição espacial da planta hospedeira e dos insetos, são importantes na determinação da densidade local, da riqueza e da composição de espécies de insetos de capítulos nas manchas de *Senecio brasiliensis*.

ABSTRACT

This thesis was divided in two chapters. In chapter I, I investigated the factors responsible for the variation of insects density per plant in *Senecio brasiliensis* populations. I also related the insects local density and its geographic distribution. In chapter II, I analyzed the factors responsible for the variation of insect richness per plant. I also investigated the effect of the distance among patches and the patches size on the similarity of the insects composition.

The field work was carried out in two regions in Southern Brazil. I sampled four sites in the region named North (Minas Gerais state), and five in the region named South (São Paulo and Paraná states). In each locality I sampled a pair of patches (discrete populations) of *Senecio brasiliensis*, one large and one small. In each patch I sampled 30 plants and from each one 30 flowerheads were dissected.

Ten species of insects were obtained: eight endophagous, one galler and one predator species. The species belong to the families Cecidomyiidae, Agromyzidae (Diptera), Pyralidae, Tortricidae and Pterophoridae (Lepidoptera).

I analyzed the variation of insect density and richness per plant in relation to region, locality, vegetation complexity surrounding the patch, patch size, plant density in the patches, and plant size.

The two main factors explaining the insects density variability were the complexity of the vegetation surrounding the patches and locality, which reflects characteristics of each area. The variables that estimate the plant resource concentration (patch size, plant density and plant size) did not interfere in most of the insect species densities, probably because of their generalist habit and the saturation on the reproductive capacity. Only *Melanagromyza erechitidis* (Agromyzidae), the most specialist insect species, was significantly influenced by plants density and size. I detected a significant positive relationship between the average density of insects per plant, per patch and its geographic distribution (number of localities in which they occurred) for each insect species.

Both the complexity of vegetation surrounding the patches and locality also presented a significant effect on the insects richness per plant. There is a higher insect richness in plants surrounded by more complex vegetation. This result may be related to the generalist habit of these species. The locality variable reflects, for each area, its particularities variations and colonization history. The variables reflecting resource concentration in the host plant (patch size, plant density and plant size) did not interfere with the insects richness per plant. I found a significant effect of the distance among patches on their faunistic similarity, with more distant patches showing less similarity. Similar sized patches showed a higher faunistic similarity than different sized patches.

The results show that both plants local characteristics and large scale factors related to the spatial distribution of the host plant and insects are important in determining the local density, richness and composition of insects inhabiting *Senecio brasiliensis* flowerheads.

INTRODUÇÃO GERAL

O estudo da associação entre insetos fitófagos e suas plantas hospedeiras é um dos temas mais explorados em Ecologia (Strong *et al.*, 1984). Além da importância econômica dos insetos na agricultura, este é um assunto bastante estudado para a compreensão dos mecanismos ecológicos relacionados à abundância (ou densidade) e diversidade de organismos.

O efeito da variação da disponibilidade dos recursos alimentares das plantas sobre a densidade das populações de insetos tem sido objeto de vários estudos. Root (1973) elaborou a hipótese da concentração de recursos, considerando que os insetos especialistas apresentam maiores densidades em áreas onde as populações de plantas hospedeiras são maiores, mais densas, ou mais puras. Desde então, muitos estudos apresentaram resultados que confirmam ou discordam desta teoria (Kareiva, 1983). O tamanho das populações de plantas (manchas) apresenta efeitos positivos (Raupp e Denno, 1979; Johannesen e Loeschke, 1996; Matter, 1997), negativos (Kareiva, 1985; Capman *et al.*, 1990; Cappucino e Root, 1992) ou nulos (Raupp e Denno, 1979; Bach, 1988a; Grez e Gonzáles, 1995) sobre a densidade de insetos. A densidade de plantas, muitas vezes, apresenta uma relação negativa com a densidade de insetos, ou seja, quanto maior a densidade de plantas, menor a densidade de insetos (Kareiva, 1983; Kunim, 1999). Monoculturas geralmente apresentam maiores densidades de insetos fitófagos do que policulturas (Bach, 1980; Kareiva, 1983; Altieri, 1991). Tais trabalhos mostram que não há um padrão geral na resposta dos insetos, devendo ser consideradas as particularidades de cada sistema.

A densidade de insetos nas plantas hospedeiras pode estar ligada também a fatores que dizem respeito às distribuições geográficas dos insetos e das plantas hospedeiras. Existem vários exemplos de correlação positiva entre a distribuição geográfica de espécies de insetos e as suas densidades em populações locais de plantas hospedeiras (Brown, 1984; Gaston *et al.*, 1997).

A diversidade de insetos fitófagos também é um assunto de profundo interesse, pois este grupo compõe uma porção muito importante da biodiversidade do planeta (Strong *et al.*, 1984). Após a

elaboração da teoria da biogeografia de ilhas por MacArthur e Wilson (1967), Janzen (1968) propôs que a riqueza de insetos nas plantas fosse estudada sobre esta perspectiva. Espécies de plantas com maiores distribuições geográficas apresentam uma maior riqueza de espécies de insetos fitófagos associados do que plantas com distribuições mais restritas (Strong, 1979; Cornell e Washburn, 1979; Leather, 1986; Lawton *et al.*, 1993).

A riqueza total de insetos pode ser dividida em um componente local (diversidade alfa) e em um componente entre localidades (diversidade beta) (Whittaker, 1960). Muitos autores encontraram uma correlação positiva entre a diversidade local e regional de insetos, analisando espécies de plantas de um mesmo táxon, mostrando que a diversidade regional é responsável pela determinação da diversidade local (Cornell, 1985, 1993; Compton *et al.*, 1989; Hawkins e Compton, 1992; Lawton *et al.*, 1993). Outros autores, entretanto, mostraram que a diversidade local também pode contribuir para a diversidade total (Stevens, 1986; Zwölfer, 1987; Lewinsohn, 1991).

A riqueza local de insetos é influenciada pelo tamanho das populações das plantas hospedeiras. Vários autores mostraram que quanto maior a área local de uma população de planta, maior a riqueza de insetos (Ward e Lakhani, 1977; Rigby e Lawton, 1981; MacGarvin, 1982; Davis e Jones, 1986; Zabel e Tschantke, 1998). Outros fatores que também influenciam a riqueza de insetos, tais como a densidade e o tamanho das plantas, a produtividade e a qualidade nutricional podem variar juntamente com o tamanho das populações das plantas.

O número de espécies de insetos em uma população local de planta hospedeira depende de como estas espécies chegaram a esta população. Populações isoladas de uma planta hospedeira, mesmo sendo grandes, podem ter poucas espécies de insetos devido à distância de outras populações que possuam colonizadores potenciais (Dubbart *et al.*, 1998). Populações locais de hospedeiras podem ter mais espécies de insetos associadas se estiverem mais próximas ao centro de dispersão da espécie da planta (Sobhian e Zwölfer, 1985; Zwölfer e Romstöck-Volkl, 1991). Devido a fatores como estes, espera-se que quanto mais distantes forem duas populações de plantas hospedeiras, menos espécies de insetos tenham em comum.

Esta tese está dividida em dois capítulos. O Capítulo I trata dos fatores responsáveis pela variação da densidade dos insetos que vivem no tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis* (Asteraceae: Senecioneae). Foi analisada a influência do tamanho das manchas, da densidade e tamanho das plantas, da complexidade da vegetação no entorno das manchas, além da diferença entre localidades e regiões. Também foi analisada a relação entre a densidade local de cada espécie de inseto e a sua distribuição geográfica, considerada como o número de populações de plantas em que ocorreram.

O Capítulo II estuda a influência das mesmas variáveis das populações de plantas (tamanho das populações, densidade de plantas, tamanho das plantas, complexidade da vegetação no entorno das manchas, localidades e regiões) na variação da riqueza de insetos de capítulos em populações de *Senecio brasiliensis*. Este capítulo estuda também a relação entre a distância entre as populações de plantas e a sua similaridade faunística.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

CAPÍTULO I

VARIAÇÃO ESPACIAL NA DENSIDADE DOS INSETOS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE *SENECIO BRASILIENSIS*

RESUMO

Foram estudados os fatores responsáveis pela variação da densidade de insetos que vivem no tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis*. As variáveis analisadas foram tamanho das populações (manchas) de hospedeiras, densidade de plantas, tamanho das plantas, complexidade da vegetação no entorno das manchas e diferentes localidades e regiões. O trabalho foi realizado em duas regiões no Sudeste do Brasil. Na região denominada Norte (Estado de Minas Gerais), foram amostradas 4 localidades e na região denominada Sul (Estados de São Paulo e Paraná), 5 localidades. Em cada localidade, foi amostrado um par de manchas (populações discretas) de *Senecio brasiliensis*, sendo uma grande e uma pequena. Em cada mancha, foram amostradas 30 plantas e, de cada uma destas, 30 capítulos, que foram dissecados.

Foram encontradas dez espécies de insetos, sendo oito endófitos, um galhador e um predador. As espécies pertencem às famílias Cecidomyiidae, Agromyzidae (Diptera), Pyralidae, Tortricidae e Pterophoridae (Lepidoptera). Duas das espécies (Pterophoridae sp. 2 e 3) não foram analisadas quantitativamente, por serem muito raras.

Os fatores mais importantes na variação da densidade de insetos foram a complexidade da vegetação no entorno das manchas e a variável localidade, que reflete particularidades históricas e ecológicas de cada área. As variáveis que medem a concentração de recursos das plantas (tamanho da mancha, densidade de plantas e tamanho das plantas) não afetaram as densidades da maioria das espécies, possivelmente devido ao hábito generalista destas e à saturação da capacidade reprodutiva. Somente o agromizídeo *Melanagromyza erectitidis*, o inseto mais especialista encontrado, sofreu efeito significativo da densidade e do tamanho das plantas.

Estudou-se também a relação interespecífica entre a densidade populacional média dos insetos e a distribuição geográfica (número de localidades em que ocorreram) de cada espécie de inseto, encontrando-se uma relação positiva e significativa.

Os resultados mostram que diferentes espécies respondem de maneiras diferentes às variáveis das populações de hospedeiras e que, tanto variáveis locais das manchas, quanto fatores de grande escala, relacionados à distribuição espacial da planta hospedeira e dos insetos, são importantes na determinação da densidade local dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*.

ABSTRACT

The present study investigated the factors responsible for the density variation of insects inhabiting the inner tissues of *Senecio brasiliensis* flowerheads. I analyzed the following variables: host populations (patches) size, plant density, plant size, vegetation complexity surrounding the patches, and different localities and regions. The field work was carried out in two regions in Southern Brazil. I sampled four sites in the region named North (Minas Gerais state), and five in the region named South (São Paulo and Paraná states). In each locality I sampled a pair of patches (discrete populations) of *Senecio brasiliensis*, one large and one small. In each patch I sampled 30 plants and dissected 30 flowerheads from each plant.

Ten species of insects were obtained: eight endophagous, one galler and one predator species. The species belong to the families Cecidomyiidae, Agromyzidae (Diptera), Pyralidae, Tortricidae and Pterophoridae (Lepidoptera). Two species (Pterophoridae sp. 2 and 3) were not analyzed for being very scarce.

The two main factors explaining the insects density variability were the vegetation surrounding the patches and locality, which reflects characteristics of each area. The variables that estimate plants resource concentration (patch size, plant density and plant size) did not interfere in most of the insect species densities, probably because of their generalist habit and the saturation on the reproductive capacity. Only *Melanagromyza erechitidis* (Agromyzidae), the most specialist insect species, was significantly influenced by plants density and size.

I also investigated for each insect species, the relation between the average density of insects per plant, per patch and its geographic distribution (number of localities in which they occurred) for each insect species, and found a positive and significant relation.

The results pointed out that different insect species show different responses to host population characteristics. Both patches local characteristics and large-scale factors related to the host plant and insects spatial distribution, are important to determine the insects local density in *Senecio brasiliensis* endophagous species.

INTRODUÇÃO

A densidade de insetos herbívoros sofre importante influência da distribuição e disponibilidade dos seus recursos alimentares. Root (1973) formulou a “teoria da concentração de recursos”, que propõe que os insetos especialistas apresentam maiores densidades onde há mais recursos disponíveis ou onde estes se encontram mais concentrados. Deste modo, populações maiores e mais densas de plantas apresentariam uma maior densidade de insetos por planta do que populações menores ou menos densas. O tamanho da área das populações de plantas hospedeiras influencia a migração, o tempo de residência e a taxa de reprodução de insetos (Kareiva, 1983). Manchas maiores podem ter uma maior densidade de herbívoros porque estes migrariam, preferencialmente, de manchas pequenas para grandes, permaneceriam mais tempo nas manchas grandes e teriam uma maior taxa de reprodução em tais manchas. Matter (1997), estudando a variação da densidade do cerambicídio *Tetraopes tetraophthalmus* em manchas de *Asclepias syriaca*, constatou que a maior densidade em manchas grandes foi devido à maior taxa de reprodução e tempo de residência nas manchas grandes, relacionados à maior disponibilidade de alimento em tais manchas.

Os herbívoros, entretanto, apresentam diferentes respostas à variação do tamanho da área local ocupada por suas plantas hospedeiras, podendo ser mais densos em manchas maiores, em manchas menores, ou não sofrerem influência de tamanho (Kareiva, 1983, 1985; Bach, 1984, 1988a; Capman *et al.*, 1990; Grez e Gonzáles, 1995; Johannesen e Loeschcke, 1996; Dubbert *et. al.* 1998). Fatores que variam com o tamanho da área podem explicar parte dos seus diferentes efeitos sobre a densidade de insetos. A qualidade ou quantidade de recursos (como o tamanho das plantas) podem se modificar com a área (Bach, 1988b; Tschardtke, 1992). O impacto dos inimigos naturais sobre os herbívoros pode aumentar ou diminuir com o aumento do tamanho das manchas (Kareiva, 1987; Krues e Tschardtke, 1994; Dubbert *et. al.*, 1998).

A variação na densidade de plantas também influencia a densidade de insetos, alterando a distribuição espacial dos recursos. O número de herbívoros por planta geralmente diminui com o aumento

da densidade das hospedeiras (Bach, 1980; Kareiva, 1983), contrariando a teoria da concentração de recursos. O problema é que uma mudança na densidade de plantas também altera outras variáveis destas, como tamanho ou qualidade nutricional. É comum as plantas de áreas mais densas serem menores. Deste modo, uma diminuição na densidade de herbívoros em áreas de maiores densidades de plantas poderia significar uma densidade constante de herbívoros por unidade de biomassa (Kareiva, 1983). Entretanto, há exemplos da densidade de plantas por si própria influenciando negativamente a densidade de herbívoros (Kunin, 1999).

A complexidade da vegetação na área das populações de hospedeiras pode influenciar a densidade das espécies de herbívoros. A densidade dos insetos em monoculturas geralmente é maior do que em policulturas (Bach, 1980, 1984; Kareiva, 1983; Altieri, 1991; Jonsen e Fahrig, 1997). Segundo Russel (1989), tal tendência pode ser explicada, em parte, pela teoria da concentração de recursos e, em parte, pela “teoria dos inimigos”, que prediz que os predadores e parasitóides são mais diversos e abundantes em áreas de maior diversidade de vegetação.

Diferentes localidades podem apresentar diferenças na densidade das espécies de herbívoros devido a particularidades locais. O histórico de perturbação da área, incluindo atividades antrópicas, como queimadas e utilização de inseticidas, pode influenciar nas densidades das espécies de herbívoros (Harrison e Thomas, 1991). Também a disponibilidade de insetos colonizadores, relacionada à proximidade de outras populações da plantas hospedeiras, pode exercer um papel importante nestas interações (Harrison *et al.*, 1995). Deve-se, ainda, levar em conta características regionais, tais como temperatura média e umidade, que podem influenciar a densidade de herbívoros quando são comparadas diferentes regiões.

A densidade local de herbívoros também pode estar associada às suas distribuições espaciais. Existe uma correlação positiva entre a abundância ou a densidade local e a extensão da distribuição geográfica das espécies de insetos, com exemplos para diversos grupos animais (Hanski, 1982; Brown, 1984). Esta correlação faz uma ligação entre uma medida ecológica estritamente local e uma medida de grande escala, mostrando que o que está gerando um padrão local, pode também afetar a distribuição total

de uma espécie, ou vice-versa. As explicações sobre esta relação vão desde questões metodológicas, como um simples artefato estatístico (Wright, 1991), até a disponibilidade e distribuição de recursos alimentares e a dinâmica de metapopulações (Gaston *et. al.* 1997).

Neste trabalho, serão analisados os fatores responsáveis pela variação da densidade dos insetos que vivem no tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis*, comparando-se várias populações do Sudeste do Brasil. Este é o primeiro estudo sobre insetos associados a uma espécie da tribo Senecioneae (Asteraceae) neotropical, grupo já bem estudado em regiões temperadas.

Objetivos

Este trabalho visa estudar os fatores que afetam as densidades locais de populações dos insetos de capítulos da Asteraceae *Senecio brasiliensis*, com o objetivo de responder às seguintes questões:

1. Como a variação (1) no tamanho da área das manchas, (2) na densidade de plantas, (3) no tamanho das plantas, (4) na vegetação no entorno das manchas, (5) entre localidades e (6) entre regiões influenciam a variação da densidade por planta dos insetos de capítulos em populações de *Senecio brasiliensis*?

2. Existe relação entre o número de manchas de *Senecio brasiliensis* em que cada espécie de inseto ocorreu (frequência de ocorrência) e a densidade local destas espécies?

MATERIAL E MÉTODOS

Sistema de estudo

Senecio (Senecioneae) é o maior gênero da família Asteraceae, com cerca de 1250 espécies, das quais, aproximadamente, 500 ocorrem na América do Sul (Bremer, 1994). No Brasil, o gênero conta com cerca de 85 espécies (Cabrera e Klein, 1975), principalmente distribuídas na Região Sul, ocupando predominantemente ambientes alagados.

Senecio brasiliensis (Spreng.) Less. é nativa da América do Sul, ocorrendo no Paraguai, Uruguai, nordeste da Argentina e centro-sul do Brasil, desde o estado de Minas Gerais até o Rio Grande do Sul (Cabrera e Klein, 1975). Nos estados centrais, ocorre principalmente em locais de maiores altitudes, mas, nos estados do Sul, pode ser encontrada em todas as regiões e elevações (Kissmann e Groth, 1992). É uma espécie comum em áreas abertas, como campos de planalto, roças abandonadas, capoeiras em estágios iniciais de sucessão, beiras de estradas, clareiras das matas e terrenos baldios. É uma erva perene, com talos eretos, medindo de 1 a 2 metros de altura, muito ramificada, com capítulos numerosos, dispostos em corimbo. Floresce preferencialmente nos meses de outubro e novembro (Cabrera e Klein, 1975). Em um levantamento prévio do material depositado no Herbário da UNICAMP (HUEC), foram encontrados exemplares floridos desde o mês de junho até novembro, com 42% das exsicatas floridas em outubro (n=24). Por estar abundantemente florida na época de finados, *Senecio brasiliensis* é popularmente conhecida por “flor das almas”.

Esta espécie foi escolhida entre as asteráceas por ser extremamente abundante, ter uma ampla distribuição, ocorrer em populações discretas (manchas) e ter sua fauna já parcialmente conhecida no Brasil (Lewinsohn, 1988, 1998).

Este sistema pode permitir comparações com uma espécie congênica do hemisfério Norte: *Senecio jacobaea*, já bem estudada. A associação de *Senecio jacobaea* com seus herbívoros, notadamente a mariposa *Tyria jacobaea*, é um sistema modelo no estudo das relações espaciais entre herbívoros e

plantas hospedeiras (Harrison e Thomas, 1991) e de efeitos de introdução de herbívoros para controle de ervas daninhas (McEvoy *et al.*, 1993). A possível estrutura de metapopulações dos herbívoros em manchas de *Senecio jacobaea* foi investigada por Harrison *et al.* (1995). Kunin (1999) estudou as respostas das espécies de herbívoros à variação na densidade de populações de *Senecio jacobaea*.

Delimitação da região de estudo

As coletas foram realizadas em duas regiões serranas: Serra da Mantiqueira, no sul do estado de Minas Gerais (a partir de agora denominada Região Norte) e porção ocidental da Serra de Paranapiacaba, no leste dos estados de São Paulo e Paraná (denominada Região Sul). Ambas as regiões eram originalmente ocupadas por Mata Atlântica, nas áreas de menor altitude, e por campos, nas altitudes maiores.

As coletas estenderam-se desde Espírito Santo do Dourado (Minas Gerais) até Pirai do Sul (Paraná). A figura 1 mostra o mapa com a localização geográfica das localidades. A tabela 1 mostra as coordenadas geográficas e a altitude de cada mancha, que foram registradas com GPS. As altitudes não foram utilizadas nas análises devido aos grandes limites de confiança das medidas. Todas as coletas foram realizadas em seis semanas, compreendendo os meses de outubro e novembro de 1997, período de maior floração de *Senecio brasiliensis*.

Desenho amostral

O desenho amostral, elaborado para avaliar o efeito das variáveis das populações de *Senecio brasiliensis* sobre a densidade de insetos (figura 2), mostra uma estrutura hierarquizada, com duas regiões, localidades dentro de regiões, manchas de dois tamanhos diferentes dentro de localidades, plantas dentro de manchas e capítulos dentro de plantas.

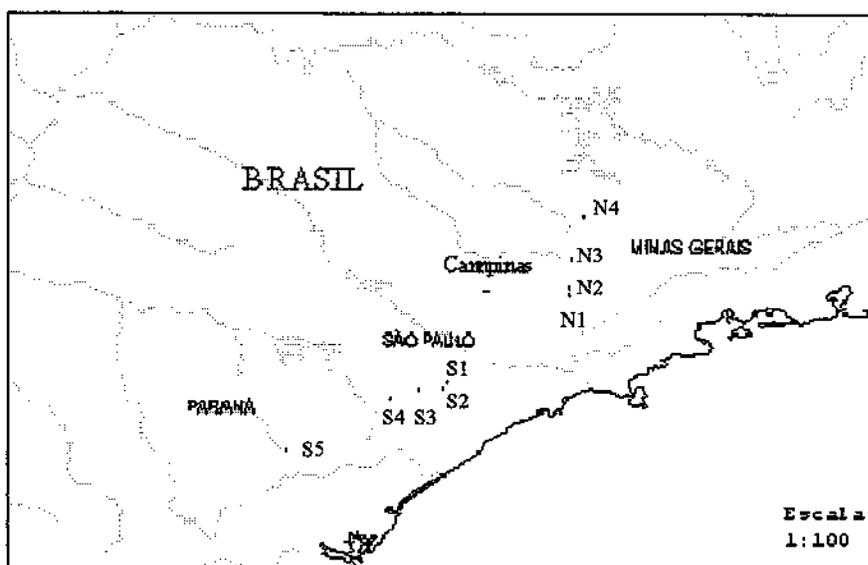


Figura 1. Localização geográfica das localidades de coleta das amostras de capítulos de *Senecio brasiliensis*. N= Norte (Estado de Minas Gerais). N4: Espírito Santo do Dourado, N3: Cambuí, N2: Camanducaia, N1: Monte Verde. S= Sul (Estados de São Paulo (SP) e Paraná (PR)). S1: Piedade 1 (SP), S2: Piedade 2 (SP), S3: Pilar do Sul (SP); S4: Capão Bonito (SP), S5: Piraí do Sul (PR).

Tabela 1. Localização das manchas de *Senecio brasiliensis* amostradas. Códigos das amostras: N = Norte (Minas Gerais), S = Sul (São Paulo e Paraná); g = mancha grande, p = mancha pequena. As altitudes foram arredondadas até 50 m, mas a precisão pode ser menor ainda.

Mancha	Data da coleta	Local de coleta	Latitude (Sul)	Longitude (Oeste)	Altitude (m)
N4g	03/11/1997	Acesso por terra à estr. E.S.Dourado - Pouso Alegre (MG)	22° 04,59'	45° 57,30'	950
N4p	03/11/1997	Espírito Santo do Dourado - entrada da cidade (MG)	22° 02,48'	45° 57,09'	900
N3g	27/10/1997	Estrada Cambuí - Consolação (perto de Consolação) (MG)	22° 32,96'	45° 56,49'	950
N3p	27/10/1997	Estr. Cambuí - Consolação (perto de Cambuí) (MG)	22° 36,40'	46° 02,21'	900
N2g	08/10/1997	Estr. Camanducaia - Monte Verde (perto Camand.) (MG)	22° 46,69'	46° 09,41'	900
N2p	20/10/1997	Estr. Camanducaia - Mte Verde (perto Camand.) (MG)	22° 46,95'	46° 09,19'	900
N1g	08/10/1997	Estr. Camanducaia -Mte Verde (perto Mte Verde) (MG)	22° 50,15'	46° 06,91'	1500
N1p	20/10/1997	Estr. Camanducaia -Mte Verde (perto Mte Verde) (MG)	22° 50,69'	46° 07,60'	1300
S1g	13/11/1997	Estr. Piedade - Pilar do Sul, Km 106,5 (SP)	23° 45,75'	47° 26,84'	1050
S1p	17/11/1997	Estr. Piedade - Pilar do Sul, Km 106 (SP)	23° 45,64'	47° 26,57'	1050
S2g	11/11/1997	Estr. Piedade - Pilar do Sul, Km 114 (SP)	23° 47,18'	47° 32,71'	1200
S2p	17/11/1997	Estr. Piedade - Pilar do Sul, Km 119 (SP)	23° 47,20'	47° 32,73'	1300
S3g	13/11/1997	Estr. Piedade - Pilar do Sul, Km 126 (SP)	23° 49,09'	47° 35,62'	750
S3p	17/11/1997	Estr. Piedade - Pilar do Sul, Km 133 (SP)	23° 48,72'	47° 38,42'	850
S4g	11/11/1997	Estr. São Miguel - Capão Bonito, Km 193 (SP)	23° 52,74'	48° 07,02'	600
S4p	11/11/1997	Estr. São Miguel - Capão Bonito, Km 209 (SP)	23° 52,73'	48° 07,01'	600
S5g	20/11/1997	Estr. Piraí do Sul - Abapá (PR)	24° 35,87'	49° 55,38'	1200
S5p	21/11/1997	Estr. Piraí do Sul - Abapá (PR)	24° 36,50'	49° 54,80'	1150

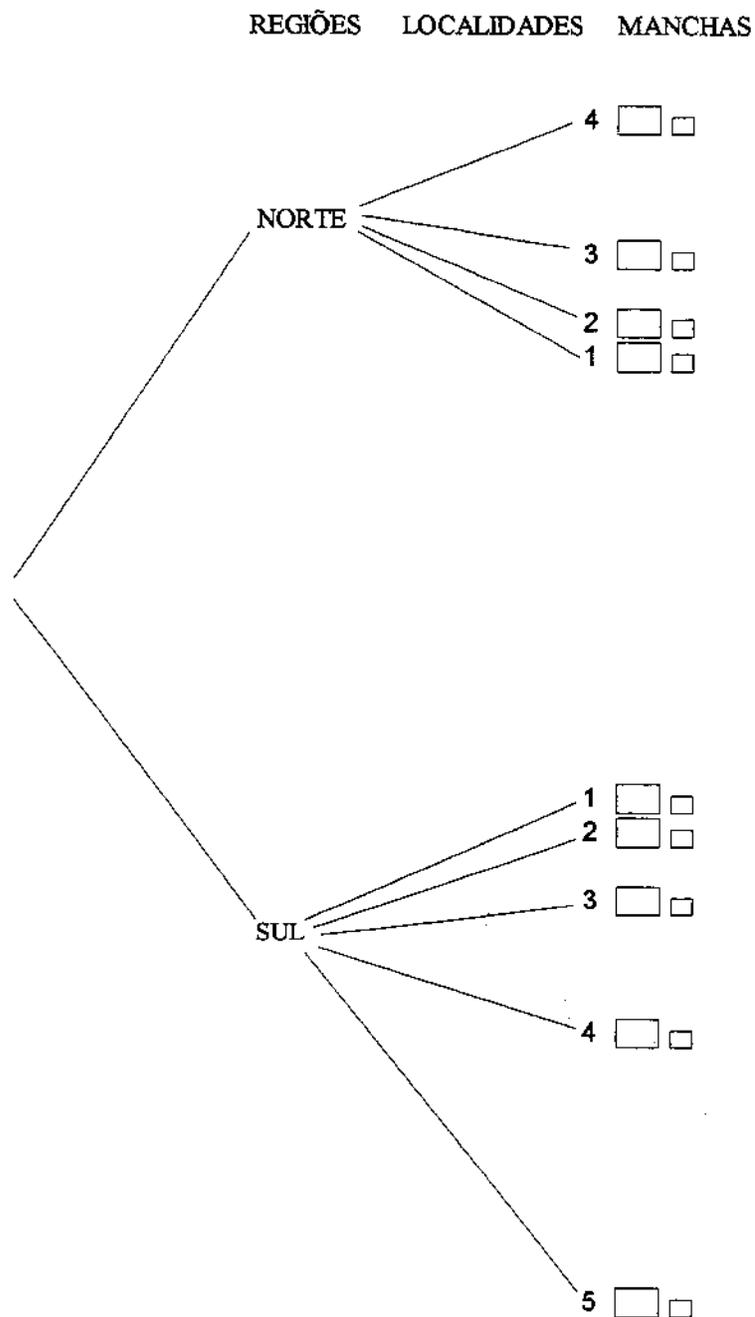


Figura 2. Desenho amostral das coletas de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*. Foram realizadas coletas em duas regiões. Dentro de cada região, foram amostradas várias localidades (4 ou 5), com aumento progressivo das distâncias entre elas. Dentro de cada localidade, foram amostradas uma mancha grande e uma mancha pequena de *Senecio brasiliensis*. Dentro de cada mancha, foram amostradas 30 plantas, ou todas, no caso da mancha ter menos de 30 plantas floridas. Dentro de cada planta, foram amostrados 30 capítulos para serem dissecados.

Cr terios para a escolha das popula es amostradas de *Senecio brasiliensis*

A partir do desenho amostral, foram estabelecidos os seguintes cr terios para definir que popula es de *Senecio brasiliensis* seriam amostradas:

1. *Dist ncia entre as localidades*. Foi planejado um aumento exponencial nas dist ncias entre as localidades, a partir da localidade inicial. Segundo o plano inicial, as dist ncias, partindo do primeiro ponto de coleta de cada regi o, seriam: 9; 27; 81 e 243 km. Estas dist ncias foram definidas, principalmente, em vista do ponto extremo de coleta, que deveria ser uma dist ncia que permitisse um r pido deslocamento para o processamento em laborat rio do material coletado.

Este desenho amostral inicial foi adaptado   disponibilidade das popula es no campo. Considerando as dist ncias entre as manchas grandes, as popula es das localidades distaram, em quil metros, em rela o   primeira mancha:

Regi o Norte: 5; 32 e 93.

Regi o Sul: 8; 35; 74 e 265

2. *Manchas discretas*. Popula es ocupando  reas onde   poss vel uma delimita o e mensura o das suas dimens es. Desta forma, torna-se poss vel comparar manchas de diferentes tamanhos.

3. *Isolamento das manchas*. Cada mancha de *Senecio brasiliensis* amostrada deveria estar distante no m nimo 0,5 km de outra mancha.

4. *Exist ncia, em cada localidade, de um par de manchas, sendo uma grande e outra pequena*. A categoriza o de mancha grande (maior que 1000 m²) e pequena (menor que 300 m²) foi definida somente no decorrer das coletas porque dependia das condi es encontradas no campo. Procurou-se manchas pequenas distantes, no m ximo, 5,0 km da mancha grande correspondente. Entretanto, em tr s localidades, isto n o foi poss vel. Nestas, as dist ncias foram 5,5 km (S2), 7,0 km (S3) e 16,0 km (S4).

5. *Manchas com plantas floridas*.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SE O CIRCULANT 

Metodologia de coleta

Em cada mancha, foram coletados capítulos maduros de 30 plantas. No caso das manchas pequenas, com menos de 30 indivíduos floridos, todos os indivíduos foram coletados. Capítulos foram coletados de partes diferentes das plantas e, em seguida, colocados em sacos de papel. Este material era guardado em congelador ao final do dia, onde permanecia até a dissecação dos capítulos. Para algumas plantas, foi coletada uma amostra adicional de capítulos, que foram acondicionados em recipientes plásticos para criação de imaturos e obtenção de adultos.

Para cada planta amostrada, foram medidos altura e diâmetro maior da copa, com trena (precisão de 5,0 cm) e diâmetro do caule a 10 cm da base da planta, com paquímetro (precisão de 0,1 cm).

As manchas, geralmente, eram bem delimitadas e o comprimento (c) e a largura (l) das manchas foram tomados de forma a se obter uma medida aproximada da área ($c \times l$).

Nas manchas pequenas, o número total de plantas floridas foi contado diretamente. Nas manchas grandes, a densidade (número de indivíduos por área) foi estimada a partir de 5 parcelas de 5 m x 5 m, dispostas aleatoriamente.

Escolha dos indivíduos. Foram amostradas as plantas maiores de cada mancha. Plantas menores são utilizadas por um subconjunto da fauna encontrada nas plantas maiores (Lewinsohn, não publicado). Desta forma, coletar plantas maiores aumenta a eficiência de amostragem dos insetos associados. Entretanto, por este motivo, o tamanho das plantas nas manchas e as frequências de insetos nestas populações não podem ser estimados.

As plantas foram amostradas ao longo de toda a extensão das manchas, evitando-se coletar material de plantas vizinhas, de modo que as coletas fossem representativas das manchas.

Triagens em laboratório

Criação de capítulos para obtenção de adultos

Os recipientes plásticos com capítulos coletados foram mantidos em laboratório, em temperatura ambiente, até não serem mais obtidos adultos (cerca de um mês). Diariamente, os adultos recém-emergidos eram retirados e montados em alfinete entomológico (com exceção dos cecidomiídeos, que eram fixados em álcool a 70%).

Dissecção dos capítulos

As amostras de capítulos de cada planta eram descongeladas e 30 capítulos eram retirados de cada uma delas. Procurou-se padronizar sempre o mesmo tipo de capítulos a serem dissecados: capítulos maduros, com todos os aquênios abertos. Nestes, os insetos já estão mais desenvolvidos do que nos jovens, mas, provavelmente, ainda não estão maduros o suficiente para emergirem, como seria o caso em capítulos velhos. Em alguns casos, de amostras de manchas pequenas, onde não havia capítulos maduros, foram utilizados capítulos jovens, com alguns ou todos os aquênios fechados, ou velhos, já com formação dos frutos. Em plantas muito pequenas, com menos de 30 capítulos, todas as inflorescências disponíveis foram dissecadas.

Os capítulos foram dissecados com auxílio de uma lupa (40x). Com a utilização de uma pinça e de um estilete, cada capítulo foi aberto e cada aquênio removido cuidadosamente. As larvas ou pupas encontradas entre os aquênios ou dentro deles foram removidas e fixadas em álcool 70%, com a identificação da amostra de procedência. Os ovos foram desprezados devido à dificuldade de identificação.

Identificação das espécies

Para a identificação dos adultos provenientes dos potes de criação, foram utilizadas a bibliografia e as coleções de insetos associados a Asteraceae do Laboratório de Interações Insetos-Plantas, Departamento de Zoologia, UNICAMP, Campinas, SP.

Na separação das larvas de cecidomiídeos, foram utilizadas as chaves de Mamaev e Krivosheina (1993). Devido ao pequeno conhecimento taxonômico de cecidomiídeos neotropicais (Gagné, 1994), estes foram identificados somente até gênero.

Os imaturos de Agromyzidae foram identificados com base na morfologia dos espiráculos e os adultos com base na morfologia externa da genitália masculina pelo biólogo Marcelo A.B. Lopes.

As larvas de Lepidoptera encontradas nas dissecções foram separadas por família ou gênero, com a utilização das chaves de identificação de Stehr (1987). Em seguida, foram relacionadas aos adultos identificados até espécie.

Parasitóides não foram identificados, nem utilizados nas análises, pois eram raros e a identidade dos hospedeiros não podia ser obtida com segurança. Indivíduos da ordem Thysanoptera também não foram identificados, nem considerados nas análises porque seus representantes não eram encontrados no tecido interno dos capítulos, mas nos tubos florais, onde se alimentam de pólen ou são predadores.

Análise dos dados

As relações entre as densidades das espécies de insetos foram testadas através de correlações de Pearson, com correção de Bonferroni para testes múltiplos.

A relação entre as três variáveis estruturais das plantas (diâmetro do caule, diâmetro da copa e altura) também foi avaliada através de correlações de Pearson, com correção de Bonferroni. As variáveis estruturais são altamente correlacionadas, o que representa um problema potencial de colinearidade em análises estatísticas. Para superar isto, as três medidas das plantas foram convertidas numa única, através de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Os valores do eixo 1 foram usados como a variável estrutural combinada, retendo a variabilidade das três medidas. Este procedimento é preferível a escolher uma das variáveis originais, desprezando as demais (Phillipi, 1993). Esta variável combinada será denominada, a partir de agora, “índice de tamanho das plantas”.

A relação entre área e densidade de plantas nas manchas foi testada através de uma regressão linear simples, com os valores transformados em logaritmo.

A influência das variáveis região, localidade, vegetação no entorno das manchas, tamanho das manchas, densidade de plantas nas manchas e índice de tamanho das plantas sobre a densidade de insetos por planta foi estimada através de Análises de Covariância (ANCOVA). Esta análise é apropriada para um sistema que apresenta variáveis categóricas e contínuas, correspondendo à combinação da Análise de Variância com a Regressão Múltipla (Wilkinson *et al.*, 1996). As densidades de insetos por planta foram transformados em logaritmo ($x' = \log(x+1)$), transformação indicada para distribuições com variâncias maiores que as médias (Zar, 1996).

Algumas espécies, entretanto, apresentaram densidades muito baixas, com menos de um indivíduo por planta. Nestes casos, os dados são mais adequadamente analisados num sistema binário, considerando presença ou ausência das espécies de insetos por planta. A influência das variáveis causais sobre a presença ou ausência das espécies raras de insetos por planta foi avaliada em Regressões Logísticas. Diferentemente da regressão linear, a regressão logística utiliza variáveis categóricas como variáveis resposta. Caso haja mais de duas categorias para uma variável independente, como é o caso das nove localidades e três categorias de vegetação no entorno das manchas, são criadas $n-1$ variáveis *dummy*, que são utilizadas em conjunto na análise (Hosmer e Lemeshow, 1989). O valor de ρ^2 é o equivalente ao R^2 numa regressão linear, mas valores entre 0,2 e 0,4 são considerados bastante satisfatórios (Steinberg e Colla, 1991).

As relações entre o número de manchas em que as espécies de insetos ocorreram e sua densidade (indivíduos por planta, por mancha) foi testada com correlações de Pearson. Outro teste de correlação de Pearson foi realizado para verificar a relação entre o número de manchas em que as espécies de insetos ocorreram com a frequência de plantas atacadas por cada espécie de inseto.

As análises foram realizadas utilizando-se o programa Systat for Windows, versão 7.0 (1997, SPSS Inc.), com exceção da PCA das variáveis estruturais, que foi calculada através do programa PC-ORD for Windows, versão 3.20 (McCune e Mefford, 1997).

RESULTADOS

Características e medidas das manchas e das plantas amostradas

As populações de *Senecio brasiliensis* ocorreram em pastos ou terras agrícolas fora de uso. As manchas foram agrupadas em três categorias, no que diz respeito à vegetação predominante em seus entornos: 1) cultura roçada, 2) pasto ou campo, 3) vegetação herbácea. A tabela 2 mostra os tipos de vegetação no entorno de cada mancha.

As manchas grandes e pequenas diferiram de uma a duas ordens de grandeza (tabela 2), com as manchas pequenas variando de 12,80 m² a 307,00 m² ($\bar{x} = 156,65 \pm 95,83$ m² de desvio padrão) e as grandes de 1.408 m² a 31.968 m² ($\bar{x} = 11.420,44 \pm 9.789,61$ m²). O logaritmo da densidade de plantas por mancha está relacionado com o logaritmo da área das manchas (figura 3). As manchas maiores devem suportar uma maior densidade de indivíduos por serem provavelmente melhor estabelecidas e mais antigas que as manchas menores e/ou por se encontrarem em sítios com melhores condições para o desenvolvimento de *Senecio brasiliensis*.

As medidas das plantas variaram dentro e entre populações (figura 4) e estão correlacionadas entre si (tabela 3). Supondo que o diâmetro do caule seja um indicador de idade da planta, indivíduos mais velhos teriam maiores diâmetros de copa e maior altura do que indivíduos mais novos.

Tabela 2. Características das manchas de *Senecio brasiliensis*, tamanhos amostrais e medidas das plantas amostradas. Categorias da vegetação no entorno das manchas: 1) cultura roçada, 2) pasto ou campo, 3) vegetação herbácea.

Mancha	Vegetação no entorno	Área da mancha (m ²)	Densidade (plantas/m ²)	Plantas coletadas	Altura média(m)	Diâmetro médio da copa (m)	Diâmetro médio do caule (cm)	Capítulos dissecados
N4g	3	5152,00	1,68	30	1,53	0,76	1,61	900
N4p	2	307,00	0,26	30	1,17	0,48	1,25	900
N3g	1	5120,00	7,84	30	1,89	1,15	2,22	900
N3p	2	84,00	0,83	30	2,03	1,36	2,96	900
N2g	1	9728,00	1,88	30	1,49	1,09	3,16	900
N2p	2	133,12	0,32	30	2,14	1,27	1,79	900
N1g	1	6080,00	2,36	30	1,60	1,17	3,28	900
N1p	3	101,76	0,50	30	1,84	0,92	1,43	900
S1g	3	7168,00	0,92	30	1,37	0,79	1,81	900
S1p	2	249,60	0,07	16	1,05	0,44	0,96	455
S2g	3	1408,00	1,20	30	0,97	0,55	1,87	900
S2p	2	12,80	0,31	4	1,33	1,10	2,03	120
S3g	3	21760,00	0,76	30	1,42	0,95	1,78	900
S3p	2	89,60	0,20	18	0,57	0,41	1,28	495
S4g	2	31968,00	1,40	30	1,11	0,83	2,81	900
S4p	2	192,00	0,23	23	1,40	0,77	1,50	603
S5g	2	14400,00	1,46	30	1,96	1,39	3,20	886
S5p	2	240,00	0,23	30	1,18	0,64	1,24	882

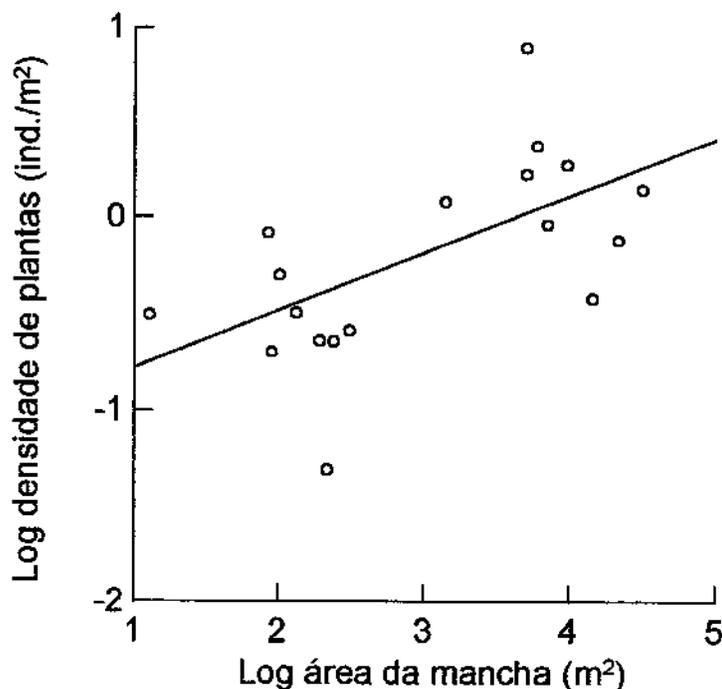


Figura 3. Regressão entre o logaritmo da área e o logaritmo da densidade de indivíduos de *Senecio brasiliensis* por mancha.

$$y = -2,487 + 0,375x; R^2 = 0,375; p = 0,007; n = 18 \text{ manchas.}$$

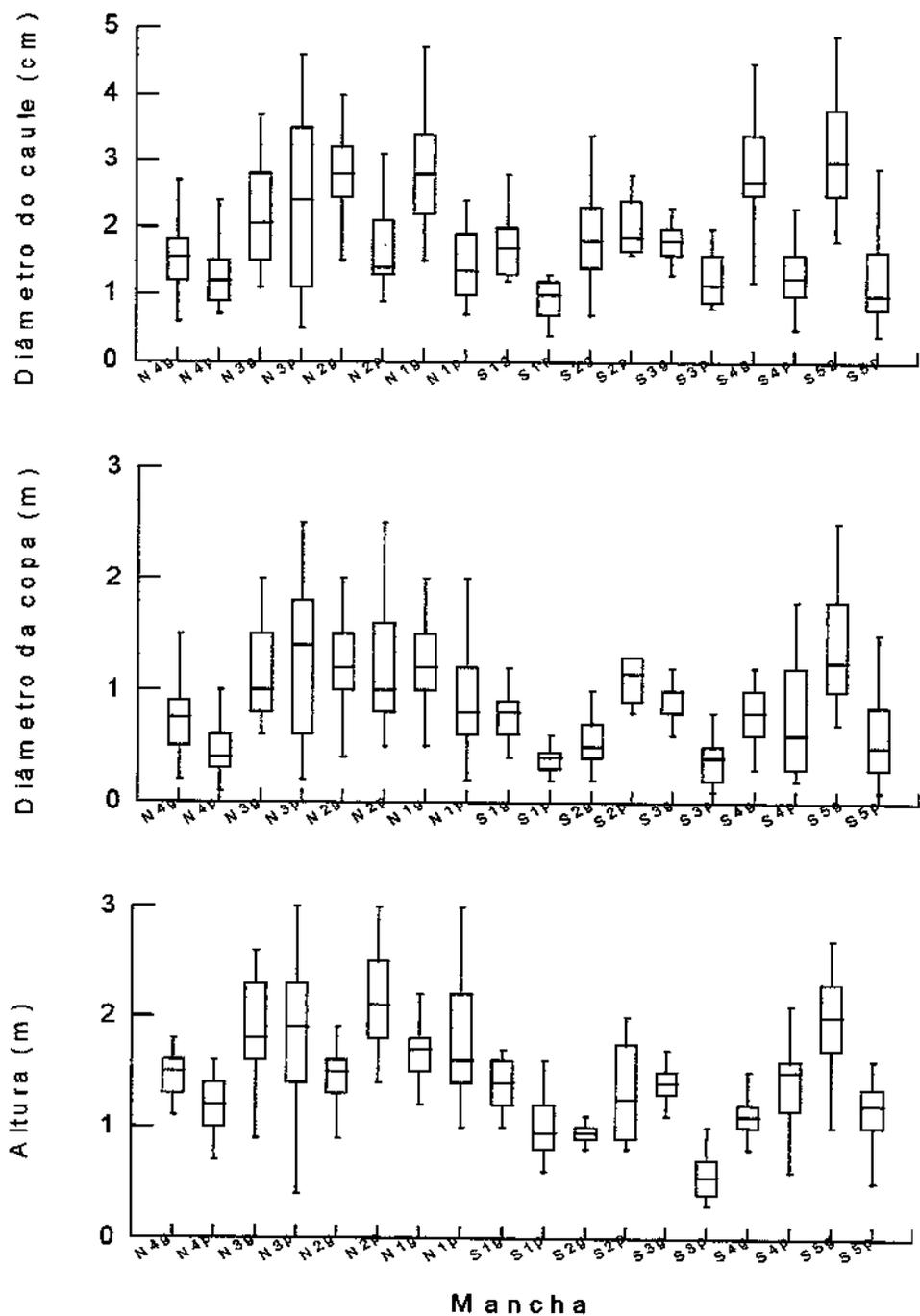


Figura 4. *Box plots* do diâmetro do caule, diâmetro da copa e altura das amostras de *Senecio brasiliensis*. O traço central indica a mediana, o retângulo delimita os 2º e 3º quartis. As linhas verticais indicam a extensão dos valores. As manchas estão ordenadas conforme as latitudes das localidades.

Tabela 3. Matriz de correlações de Pearson (valores de r) entre os valores médios das variáveis estruturais das plantas, com correção de Bonferroni para comparações múltiplas simultâneas. n=479 plantas.

	Diâmetro do Caule	Diâmetro da Copa
Diâmetro da Copa	0,515 ***	
Altura	0,340 ***	0,713 ***

***p<0,001

Por serem altamente correlacionadas, as três medidas das plantas foram convertidas em apenas uma para as análises posteriores. Isto foi feito através de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Desta análise, foram extraídos os valores do Eixo 1, que foram usados como o índice de tamanho das plantas. O eixo 1 da PCA representou 69% da variabilidade destas três medidas das plantas (tabela 4). A tabela 5 mostra as correlações destas três variáveis com o eixo 1. As relações numéricas das variáveis estruturais com a área das manchas ou com a densidade de plantas não puderam ser testadas porque as plantas não foram coletadas de maneira aleatória, já que foram selecionados os indivíduos maiores em cada mancha de *Senecio brasiliensis*.

Tabela 4. Variância extraída dos três primeiros eixos da Análise de Componentes Principais das variáveis estruturais (altura média, diâmetro médio da copa e diâmetro médio do caule) dos indivíduos de *Senecio brasiliensis* amostrados.

Eixo	Auto-valor	% da variância	% cumulativa
1	2,066	68,854	68,854
2	0,681	22,714	91,568
3	0,253	8,432	100,000

Tabela 5. Matriz de correlações (valores de r) entre as três variáveis estruturais das plantas e o Eixo 1 da PCA.

Medida	Eixo 1
Altura	0,590
Diâmetro da copa	0,637
Diâmetro do caule	0,497

Fauna dos capítulos de *Senecio brasiliensis* dissecados

Foram encontradas dez espécies de insetos associados ao tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis* nas dissecções, pertencentes a duas famílias de Diptera e três famílias de Lepidoptera (tabela

6). Estas espécies incluem oito endófagos, um galhador de ovários e um predador.

Tabela 6. Espécies de insetos de capítulos encontradas em *Senecio brasiliensis*.

Espécie	Família	Ordem	Hábito
<i>Dasineura sp.</i>	Cecidomyiidae	Diptera	endófago
<i>Asphondylia sp.</i>	Cecidomyiidae	Diptera	galhador de ovário
<i>Lestodiplosis sp.</i>	Cecidomyiidae	Diptera	predador
<i>Melanagromyza erechthitidis</i>	Agromyzidae	Diptera	endófago
<i>Rotruda mucidella</i>	Pyralidae	Lepidoptera	endófago
<i>Platphalonidia fusifera</i>	Tortricidae	Lepidoptera	endófago
<i>Phalonidia unguifera</i>	Tortricidae	Lepidoptera	endófago
Pterophoridae sp. 1	Pterophoridae	Lepidoptera	endófago
Pterophoridae sp. 2	Pterophoridae	Lepidoptera	endófago
Pterophoridae sp. 3	Pterophoridae	Lepidoptera	endófago

Diptera: Cecidomyiidae

Esta foi a família mais abundante nos capítulos de *Senecio brasiliensis*, representada por três espécies, cada qual pertencente a um gênero.

Dasineura sp.: O gênero *Dasineura* é bem conhecido em áreas temperadas do hemisfério Norte, com centenas de espécies descritas (Gagné, 1989). Para a região neotropical, existe a descrição de somente 7 espécies (Gagné, 1994). As larvas e as pupas de *Dasineura sp.* foram encontradas principalmente na região inferior dos capítulos, entre os ovários das flores.

Asphondylia sp.: O gênero *Asphondylia* é melhor conhecido, com um total de 82 espécies descritas para os neotrópicos (13 em Asteraceae), dentro de um total de 260 espécies em todo o mundo (Gagné, 1994). Entretanto, ainda não há registros na literatura de *Asphondylia* utilizando *Senecio* como planta hospedeira. A maior parte das espécies deste gênero são galhadoras. Cada larva de *Asphondylia sp.*

desenvolve uma galha em um único ovário, tornando este ovário extremamente alargado. Foram encontrados capítulos com até cinco galhas. *Asphondylia sp.* foi encontrada exclusivamente nas amostras do Sul.

Lestodiplosis sp.: O gênero *Lestodiplosis* é constituído predominantemente por predadores. Possui 160 espécies descritas, das quais somente cinco para a Região Neotropical (Gagné, 1994). As larvas de *Lestodiplosis sp.*, bastante ativas, foram encontradas entre as flores dos capítulos.

Diptera: Agromyzidae

A maioria das espécies de Agromyzidae tem hábito minador ou brocador de caule (Spencer, 1990), mas um número relativamente pequeno de espécies é de endófagos de capítulos de Asteraceae.

Melanagromyza erechitidis foi a única espécie de Agromyzidae encontrada em *Senecio brasiliensis*. As larvas dos estádios iniciais foram encontradas dentro do ovário de uma única flor, onde comiam todo o tecido deste. Larvas maiores perfuravam horizontalmente os ovários de várias flores, formando galerias dentro do capítulo. As pupas se desenvolveram sobre o receptáculo, entre as bases dos aquênios. Esta espécie restringe-se a hospedeiras da tribo Senecionae, ocorrendo, segundo os dados de Lewinsohn (1998), em pelo menos oito espécies (tabela 7).

Lepidoptera

As espécies de Lepidoptera encontradas durante as dissecções apresentaram comportamento semelhante dentro dos capítulos. Larvas de estádios iniciais se posicionavam verticalmente sobre um ovário. Larvas de estádios intermediários se comportavam de maneira semelhante aos agromizídeos, perfurando horizontalmente os ovários, formando galerias, até comerem praticamente todos os ovários do capítulo. As larvas de último estágio eram encontradas sob um amontoado de tecido que restou dentro dos capítulos, constituído pelas pétalas. Pupas raramente eram encontradas no interior dos capítulos, sugerindo que a maior parte dos indivíduos empupam no solo ou em outra parte da planta.

Os capítulos ocupados tinham, geralmente, uma só lagarta de mariposa. Quando eram encontradas mais de uma larva, estas pertenciam aos estádios mais jovens. Larvas de último estágio eram sempre encontradas sozinhas. Existe a possibilidade das larvas trocarem de capítulo, uma vez esgotados os recursos do capítulo que ocupam, como sugerido por Almeida (1997) ou então de canibalizarem outras larvas (Sobhian e Zwölfer, 1985).

As mariposas foram separadas em seis espécies, dentro de três famílias:

Lepidoptera: Pyralidae

Rotruda mucidella foi o único Pyralidae encontrado. É uma espécie generalista para a família Asteraceae, tendo sido registrada em 54 hospedeiras, de 8 tribos (tabela 7).

Lepidoptera: Tortricidae

Dois espécies de Tortricidae foram encontradas nos capítulos dissecados de *Senecio brasiliensis*: *Platphalonidia fusifera* e *Phalonidia unguifera*. A primeira já foi registrada em 14 espécies de hospedeiras, dentro de 5 tribos de Asteraceae. *Phalonidia unguifera* é mais generalista, tendo sido encontrada em 68 espécies, pertencentes a 9 tribos de Asteraceae (tabela 7).

Lepidoptera: Pterophoridae

Três espécies de Pterophoridae ocorreram em *Senecio brasiliensis*. Não foi possível relacionar diretamente as larvas com os adultos criados, a ponto de identificá-los. Entretanto, pela abundância, é possível que Pterophoridae sp. 1 seja *Adaina bipunctata*, única espécie de adulto encontrada nos potes de criação. As espécies Pterophoridae sp. 2 e 3 são muito raras, com, respectivamente, 5 e 2 indivíduos encontrados entre mais de 14000 capítulos dissecados. *Adaina bipunctata* é uma espécie generalista dentro de Asteraceae, ocorrendo em pelo menos 55 espécies de plantas, pertencentes a 5 tribos (tabela 7).

Salienta-se que o termo generalista é relativo, dependendo do sistema que se está discutindo. Pode-se considerar generalistas, por exemplo, espécies de insetos que utilizam hospedeiras de várias famílias e, especialistas, espécies que utilizam uma só família de planta. Neste trabalho, considera-se os insetos apenas dentro da família Asteraceae. A maioria das espécies de insetos encontradas, por ocorrerem em

várias espécies de hospedeiras, pertencentes a várias tribos de Asteraceae, são consideradas generalistas dentro da família. Apenas *Melanogromyza erechitidis* é classificada aqui como especialista, por ocorrer em somente uma tribo de Asteraceae.

Tabela 7. Espectro de hospedeiros de espécies de endófagos de *Senecio brasiliensis*. Dados de Lewinsohn (1998).

Espécie de endófago	Número de hospedeiras conhecidas no Brasil		
	Espécies	Subtribos	Tribos
<i>Phalonidia unguifera</i> (Tortricidae)	68	16	9
<i>Adaina bipunctata</i> (Pterophoridae)	55	16	6
<i>Rotruda mucidella</i> (Pyralidae)	54	15	8
<i>Platphalonidia fusifera</i> (Tortricidae)	14	7	5
<i>Melanogromyza erechitidis</i> (Agromyzidae)	8	1	1

Fatores que influenciam a densidade de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*

A tabela 8 mostra as densidades médias por planta de cada espécie de inseto de capítulos de *Senecio brasiliensis*. *Dasineura sp.* destaca-se pela densidade bastante superior às demais espécies. Verifica-se também que os dípteros (exceto *Lestodiplosis sp.*) apresentam maiores densidades que os lepidópteros. Algumas espécies de mariposas, principalmente os pteroforídeos, ocorreram em poucas manchas e apresentaram baixíssimas densidades de indivíduos por planta.

A tabela 9 apresenta a matriz de correlações das densidades de insetos por planta. Não foram analisadas as densidades das espécies Pterophoridae sp. 2 e 3, por serem espécies muito raras. A maioria das correlações entre as espécies não foi significativa. *Dasineura sp.*, *Asphondylia sp.* e *Platphalonidia fusifera* foram as espécies com maior número de correlações significativas com as demais.

Tabela 8. Média de insetos por planta (\pm desvio padrão) das espécies de insetos encontrados em cada mancha de *Seneio brasiliensis*. Em cada planta, foram amostrados 30 capítulos. N- Norte; S- Sul; g- manchas grandes; p- manchas pequenas. As manchas estão ordenadas pela latitude das localidades.

Mancha	<i>Dastineura</i> sp.	<i>Asphonelytra</i> sp.	<i>Lesiodiplosis</i> sp.	<i>Melanogromyza</i> <i>erechthidis</i>	<i>Rostruda</i> <i>muclidella</i>	<i>Platphalonitida</i> <i>fascifera</i>	<i>Phalonitida</i> <i>unguifera</i>	Pterophoridae sp. 1	Pterophoridae sp. 2	Pterophoridae sp. 3
N4g	27,57 \pm 18,06	0,00	1,03 \pm 1,30	0,50 \pm 0,63	1,70 \pm 1,88	0,10 \pm 0,40	0,20 \pm 0,41	0,03 \pm 0,18	0,00	0,00
N4p	96,07 \pm 54,36	0,00	0,13 \pm 0,73	0,43 \pm 0,77	6,00 \pm 5,92	0,50 \pm 0,86	0,27 \pm 0,64	0,13 \pm 0,35	0,03 \pm 0,18	0,00
N3g	33,60 \pm 23,65	0,00	0,27 \pm 0,79	0,83 \pm 0,87	0,17 \pm 0,46	0,03 \pm 0,18	0,10 \pm 0,31	0,00	0,00	0,00
N3p	4,53 \pm 7,21	0,00	0,03 \pm 0,18	1,83 \pm 2,69	0,20 \pm 0,48	0,33 \pm 1,12	0,00	0,03 \pm 0,18	0,03 \pm 0,18	0,00
N2g	4,03 \pm 4,82	0,00	0,03 \pm 0,18	1,10 \pm 1,35	0,03 \pm 0,18	0,00	0,00	0,07 \pm 0,25	0,00	0,00
N2p	9,13 \pm 9,75	0,00	0,17 \pm 0,46	0,43 \pm 0,57	0,10 \pm 0,40	0,00	0,03 \pm 0,18	0,07 \pm 0,25	0,00	0,00
N1g	6,77 \pm 10,96	0,00	0,00	0,33 \pm 0,71	0,07 \pm 0,37	0,00	0,03 \pm 0,18	0,10 \pm 0,31	0,00	0,00
N1p	1,23 \pm 2,30	0,00	0,07 \pm 0,25	0,13 \pm 0,57	0,07 \pm 0,25	0,00	0,60 \pm 1,13	0,90 \pm 0,89	0,03 \pm 0,18	0,00
S1g	20,73 \pm 16,36	3,47 \pm 5,87	0,97 \pm 1,30	2,17 \pm 2,26	1,30 \pm 1,56	0,20 \pm 0,41	0,07 \pm 0,25	0,00	0,13 \pm 0,34	0,00
S1p	35,81 \pm 24,90	4,56 \pm 5,64	0,06 \pm 0,25	6,31 \pm 9,85	0,50 \pm 0,89	0,63 \pm 0,89	0,00	0,00	0,03 \pm 0,18	0,00
S2g	45,47 \pm 20,05	4,30 \pm 3,99	2,87 \pm 2,66	1,60 \pm 1,85	1,03 \pm 1,38	0,47 \pm 0,86	0,03 \pm 0,18	0,00	0,00	0,00
S2p	24,00 \pm 8,04	0,25 \pm 0,50	0,50 \pm 1,00	6,00 \pm 2,00	0,75 \pm 0,96	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
S3g	5,70 \pm 7,34	0,17 \pm 0,75	0,60 \pm 1,25	3,00 \pm 2,67	1,03 \pm 1,27	0,10 \pm 0,31	0,03 \pm 0,18	0,00	0,00	0,00
S3p	9,22 \pm 8,28	0,28 \pm 0,96	0,00	2,06 \pm 2,16	0,83 \pm 1,15	0,39 \pm 0,70	0,11 \pm 0,32	0,06 \pm 0,27	0,00	0,00
S4g	5,63 \pm 6,18	0,00	0,23 \pm 0,50	2,00 \pm 1,88	1,53 \pm 1,28	0,13 \pm 0,35	0,03 \pm 0,18	0,00	0,00	0,00
S4p	18,74 \pm 21,20	0,00	0,78 \pm 1,17	3,96 \pm 4,50	0,57 \pm 0,73	0,30 \pm 0,64	0,00	0,04 \pm 0,21	0,00	0,00
S5g	8,57 \pm 11,74	1,50 \pm 1,89	0,10 \pm 0,31	2,30 \pm 3,58	1,53 \pm 2,13	0,10 \pm 0,31	0,07 \pm 0,25	0,00	0,00	0,00
S5p	2,77 \pm 3,19	2,40 \pm 4,34	0,00	4,07 \pm 5,62	0,20 \pm 0,48	0,03 \pm 0,18	0,00	0,00	0,03 \pm 0,18	0,07 0,25

Tabela 9. Matriz de correlações de Pearson (valores de r) entre as densidades por planta dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*. Os asteriscos indicam relações significativas, com a correção de Bonferroni para testes múltiplos. Das: *Dasineura sp.*, Asp: *Asphondylia sp.*, Les: *Lestodiplosis sp.*, Mel: *Melanagromyza erechitidis*, Rot: *Rotruda mucidella*, Pla: *Platphalonidia fusifera*, Pha: *Phalonidia unguifera*, Pt1: Pterophoridae sp.1.

	Das	Asp	Les	Mel	Rot	Pla	Pha	Pt1
Das	-							
Asp	0,078	-						
Les	0,224***	0,189***	-					
Mel	0,004	0,118 *	-0,008	-				
Rot	0,473***	-0,014	0,034	0,001	-			
Pla	0,255***	0,117*	0,100	0,075	0,210***	-		
Pha	0,066	-0,057	0,001	-0,070	0,042	0,000	-	
Pt1	-0,028	-0,082	-0,093	-0,089	-0,053	-0,029	0,363*	-

*** p<0,001; * p<0,05

As variáveis região, localidade, vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha, densidade de plantas por mancha e índice de tamanho das plantas foram utilizadas em Análises de Covariância (ANCOVA), com os logaritmos das densidades de *Dasineura sp.*, *Asphondylia sp.*, *Melanagromyza erechitidis* e *Rotruda mucidella*, como variáveis dependentes, em análises separadas. A variável localidade é hierarquizada no modelo à variável região, pois cada localidade ocorre em somente uma das regiões.

As espécies *Lestodiplosis sp.*, *Platphalonidia fusifera*, *Phalonidia unguifera* e Pterophoridae sp. 1, por apresentarem baixas densidades médias (menos de um indivíduo por planta), são melhor analisadas num modelo binário, considerando ausência e presença de cada espécie por planta. Para estes sistemas, as mesmas variáveis independentes foram analisadas em Regressões Logísticas. Neste caso, entretanto, não é possível um modelo hierarquizado. As espécies Pterophoridae sp. 1 e sp. 2, por serem raríssimas, não foram analisadas.

A variável categórica “região” (Norte e Sul) foi considerada no modelo para verificar se as densidades das diferentes espécies diferem entre as regiões Norte e Sul, podendo refletir fatores regionais ou climáticos que variam com a latitude. A variável categórica “localidade”, agrupando pares de manchas, procura avaliar a influência de particularidades relacionadas ao histórico de cada mancha. A “vegetação no

entorno da mancha” mostra a resposta dos insetos a diferentes complexidades de vegetação, desde um sistema mais simples, como a cultura roçada, até um sistema mais complexo, com a presença de vegetação herbácea, que inclui outras espécies de asteráceas (vegetativas). “Tamanho da mancha” e “densidade de plantas por mancha” testam a hipótese de concentração de recursos de Root (1973). Segundo esta hipótese, os insetos seriam mais densos em manchas maiores e com maior densidade de plantas. Nas análises, o tamanho da mancha foi tratado como variável categórica (manchas grandes e pequenas). Pode-se verificar na tabela 2 que as manchas pertencem a duas ordens de grandeza definidas e sem sobreposição. A densidade está relacionada positivamente ao tamanho da mancha (figura 3). Deste modo, poderia ser excluída da análise para evitar problemas de colinearidade. Entretanto, optou-se por mantê-la na análise porque pode ser importante na explicação de parte da variação das densidades dos insetos. O índice de tamanho das plantas também está relacionado à teoria da concentração de recursos que prediz que, quanto maiores as plantas, ou seja, o recurso, maiores as densidades de insetos nestas plantas. As espécies responderam de maneiras diferentes às variáveis das manchas (tabelas 10 e 11).

Tabela 10. Análises de covariância hierarquizadas (ANCOVA) das densidades de espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* por planta em relação às variáveis região, localidade, vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha e índice de tamanho das plantas. Variáveis categóricas: região (Norte ou Sul); localidade (1 a 9); vegetação no entorno da mancha (1 a 3); tamanho (manchas pequenas ou grandes). Cada localidade compreende um par de manchas (uma grande e uma pequena). A variável localidade é subordinada à região porque cada localidade ocorre somente em uma das regiões. Na tabela, estão representados os valores de “F” para cada variável.

Variável	<i>Dasineura sp.</i>	<i>Asphondylia sp.</i> ^a	<i>M. erechititidis</i>	<i>R. mucidella</i>
Região	0,073	-	2,729	0,001
Localidade	61,842 ***	20,297 ***	3,915 ***	16,435 ***
Vegetação no entorno	18,535 ***	3,994 *	7,597 ***	5,567 **
Tamanho mancha	0,081	0,349	0,704	4,060 *
Densidade de plantas	0,001	0,008	6,752 **	0,032
Índice de tamanho das plantas	3,593	0,275	4,425 *	0,023
R ²	0,506	0,270	0,265	0,350

*** p<0,001; **p<0,01; *p<0,05.

^a A variável região não entrou no modelo, pois *Asphondylia sp.* só ocorreu no Sul.

Tabela 11. Regressões logísticas das densidades de espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* por planta em relação às variáveis região, localidade, vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha e índice de tamanho das plantas. Variáveis categóricas: região (Norte ou Sul); localidade (1 a 9); vegetação no entorno da mancha (1 a 3) e tamanho da mancha (manchas pequenas ou grandes). Cada localidade compreende um par de manchas (uma grande e uma pequena). Vegetação no entorno e localidade, por possuírem mais de duas categorias, são variáveis *dummy*. Na tabela, estão representados os valores de “t” para cada variável.

Variável	<i>Lestodiplosis sp.</i>	<i>P. fusifera</i>	<i>Ph. unguifera</i>	Pteroph. sp. 1
Constante	0,297	-5,098 ***	-3,135 **	-2,510
Região	-1,304	1,393	0,882	1,271
Localidade 1	2,925 **	0,041	-0,137	-0,670
Localidade 2	3,302 *	-	-1,273	-0,058
Localidade 3	2,909 **	não ocorreu	-1,768	-0,970
Localidade 4	-	não ocorreu	-	-
Localidade 5	-0,600	2,706 **	0,138	-0,458
Localidade 6	1,262	3,118 **	-0,540	não ocorreu
Localidade 7	-1,397	2,080 *	0,407	-0,391
Localidade 8	2,969 **	1,599	-0,866	não ocorreu
Vegetação no entorno 1	-3,846 ***	-0,815	-1,518	1,060
Vegetação no entorno 2	-4,257 ***	1,414	0,100	-1,897
Tamanho mancha	-1,036	-0,706	0,797	0,184
Densidade de plantas	-1,513	-0,694	0,840	-0,781
Índice de tamanho das plantas	1,111	-0,576	-0,173	-0,976
ρ^2	0,296	0,094	0,137	0,321
n	479	359	479	387

*** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Dasineura sp. sofreu efeito significativo somente das variáveis localidade e vegetação no entorno das manchas (tabela 10), apresentando maiores densidades por planta nas manchas com cultura roçada e menores densidades nas manchas com vegetação herbácea (Figura 5).

Asphondylia sp., do mesmo modo que *Dasineura sp.*, sofreu efeitos significativos das variáveis localidade e vegetação no entorno das manchas (tabela 10). Entretanto, mostrou maiores densidades por planta nas áreas com vegetação herbácea e campo ou pasto e baixas densidades nas áreas de cultura roçada. (figura 5).

Melanagromyza erechitidis sofreu efeito significativo das variáveis localidade, vegetação no entorno das manchas, densidade de plantas na mancha e índice de tamanho das plantas (tabela 10). Esta espécie apresentou maiores densidades por planta em manchas com cultura roçada no seu entorno e menores densidades em áreas com campo ou pasto (figura 5). Apresentou também maiores densidades nas

manchas com menores densidades de plantas e em plantas menores (figura 6). Esta foi a espécie que sofreu efeito significativo de uma maior número de fatores, entre os insetos estudados.

O piralídeo *Rotruda mucidella* sofreu efeito significativo das variáveis localidade, vegetação no entorno da mancha e foi a única espécie a sofrer efeito significativo do tamanho da mancha (tabela 10). Esta espécie apresentou maiores densidades por planta em manchas grandes e em manchas com vegetação no entorno constituída por campo ou pasto (figura 5).

A espécie predadora *Lestodiplosis sp.* apresentou resposta significativa às variáveis localidade e vegetação no entorno das manchas (tabela 11), com maiores densidades quando o entorno da manchas era constituído por vegetação herbácea e menores densidades nas áreas de campo ou pasto e cultura roçada (figura 7).

O tortricídeo *Platphalonidia fusifera* sofreu efeito significativo somente da variável localidade (tabela 11). Deve-se levar em consideração que, na regressão logística, localidade, que é uma variável *dummy*, é tratada como oito variáveis e estas são comparadas com a nona localidade. Desta forma, algumas localidades apresentam diferença significativa em relação à nona localidade, enquanto outras não. O outro tortricídeo, *Phalonidia fusifera*, juntamente com Pterophoridae sp. 1 não sofreram efeitos significativos de nenhuma das variáveis analisadas (tabela 11).

As variáveis mais importantes para explicar a variação das densidades dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* foram localidade e vegetação no entorno das manchas. Estas variáveis não exerceram efeito somente sobre as espécies de insetos que apresentaram densidades muito baixas nas plantas.

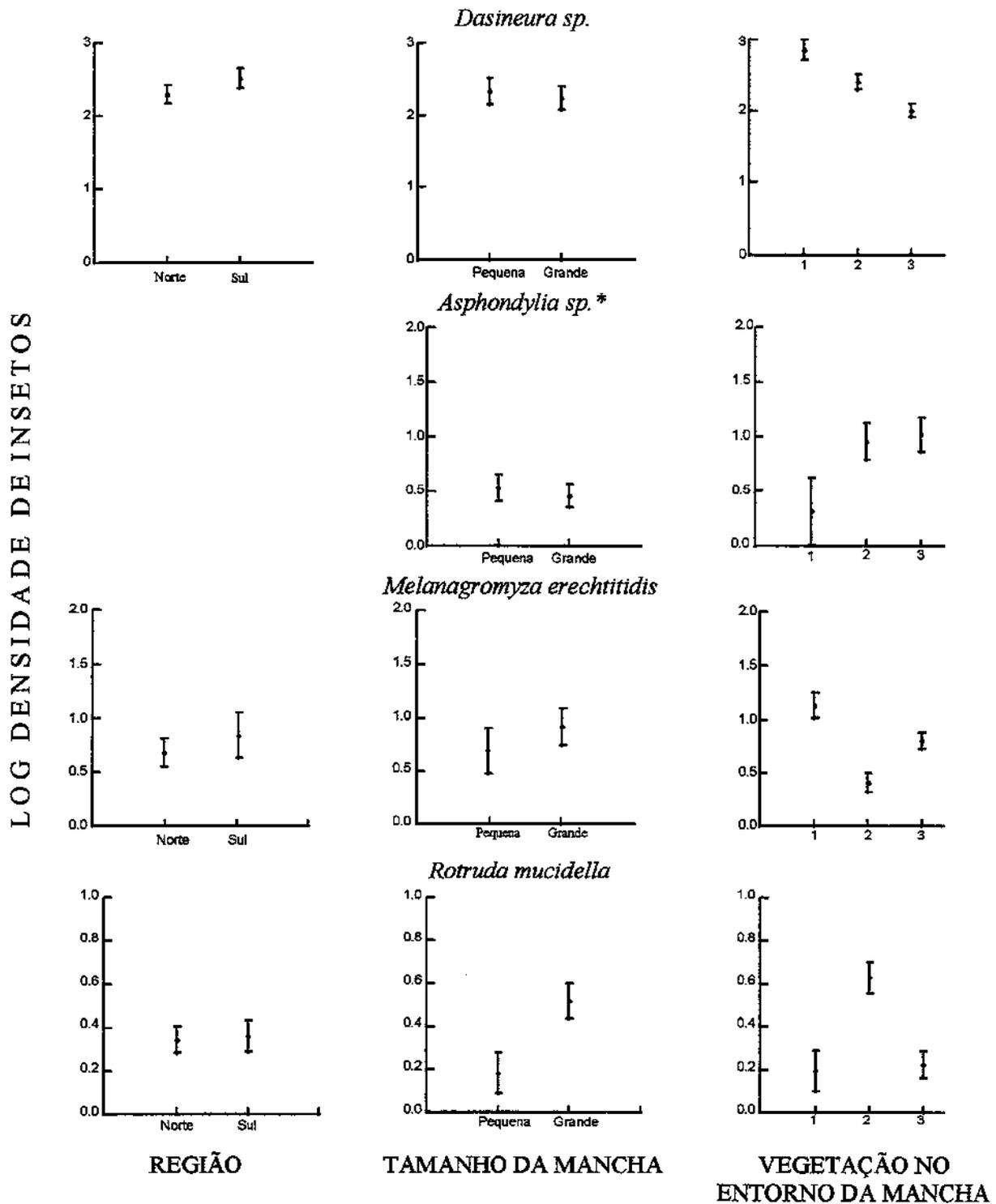


Figura 5. Densidade dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* em relação às diferentes regiões, tamanhos de mancha e tipos vegetação no entorno das manchas. Cada gráfico representa os valores das médias dos quadrados mínimos da densidade de insetos (\pm erro padrão) em relação a cada variável categórica, descontados os efeitos das demais variáveis independentes da ANCOVA. Categorias da variável vegetação no entorno da mancha: 1) cultura roçada, 2) campo ou pasto, 3) vegetação herbácea. *A variável região não entrou no modelo, pois *Asphondylia sp.* só ocorreu no Sul.

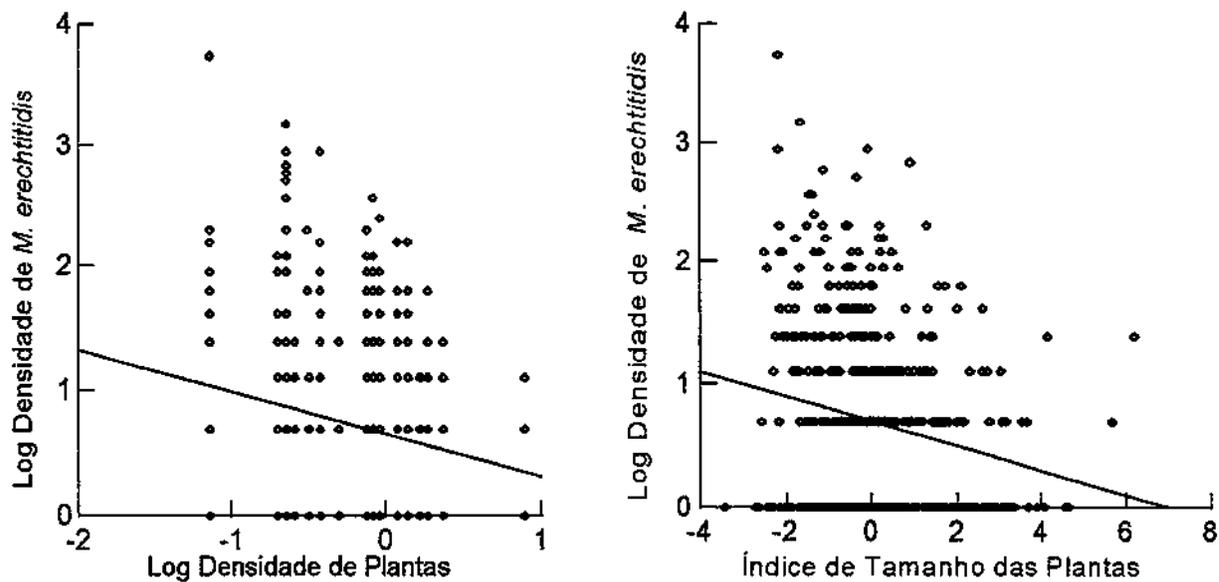


Figura 6. Variação da densidade de *Melanagromyza erechitidis* em relação ao tamanho das plantas e à densidade de plantas por mancha.

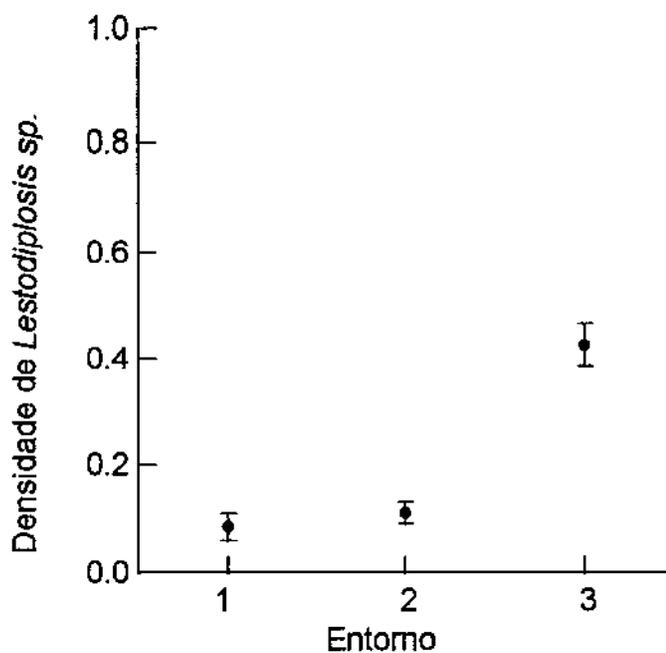


Figura 7. Densidade média de *Lestodiplosis* sp. (\pm erro padrão) em relação aos diferentes tipos de vegetação no entorno das manchas. 1) cultura roçada, 2) campo ou pasto, 3) vegetação herbácea.

Relação entre densidade e frequência de ocorrência dos insetos

O número de manchas em que cada espécie ocorreu (frequência de ocorrência por manchas) foi utilizado como medida de distribuição geográfica. Testou-se, primeiramente, a relação entre a frequência de ocorrência dos insetos por manchas e o logaritmo da densidade média de cada espécie de inseto por planta, por mancha. Encontrou-se uma relação significativa e positiva entre densidade e frequência de ocorrência (figura 8).

Testou-se também a relação entre a frequência de ocorrência dos insetos por manchas e a incidência dos insetos nas plantas (frequência de ocorrência dos insetos por plantas). Foi encontrada novamente uma relação significativa e positiva (figura 9). Espécies que ocorrem em mais localidades apresentam, localmente, uma maior frequência de ocorrência nas plantas.

Nota-se, porém, que usando seja a densidade média (figura 8), seja a incidência (figura 9) como medida de densidade local, os resíduos em relação ao modelo ajustado são positivos nos valores extremos e negativos nos centrais. Isto indica que há, ainda, uma tendência não explicada pelo modelo linear empregado.

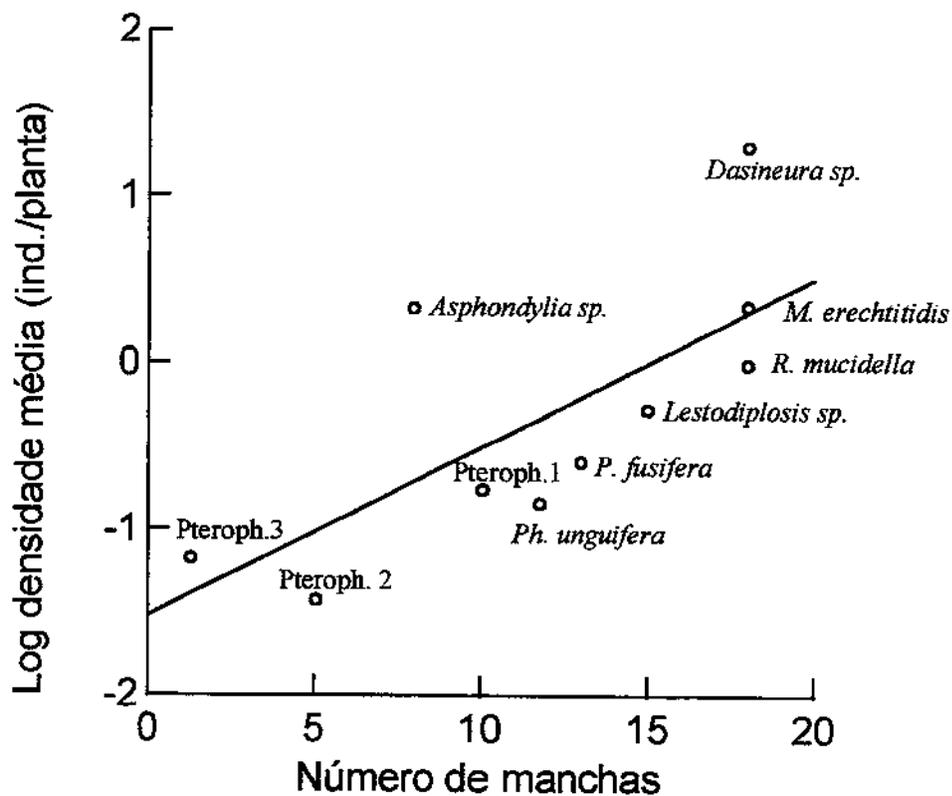


Figura 8. Correlação entre o número de manchas em que ocorreram (frequência de ocorrência por manchas) e o logaritmo da densidade média de cada espécie de inseto de capítulos de *Senecio brasiliensis*. A densidade média foi calculada somando-se as médias de indivíduos por planta em cada mancha e dividindo-se este valor pelo número de manchas em que cada espécie ocorreu. Cada ponto representa uma espécie. Correlação de Pearson: $r=0,712$; $p=0,021$; $n=10$.

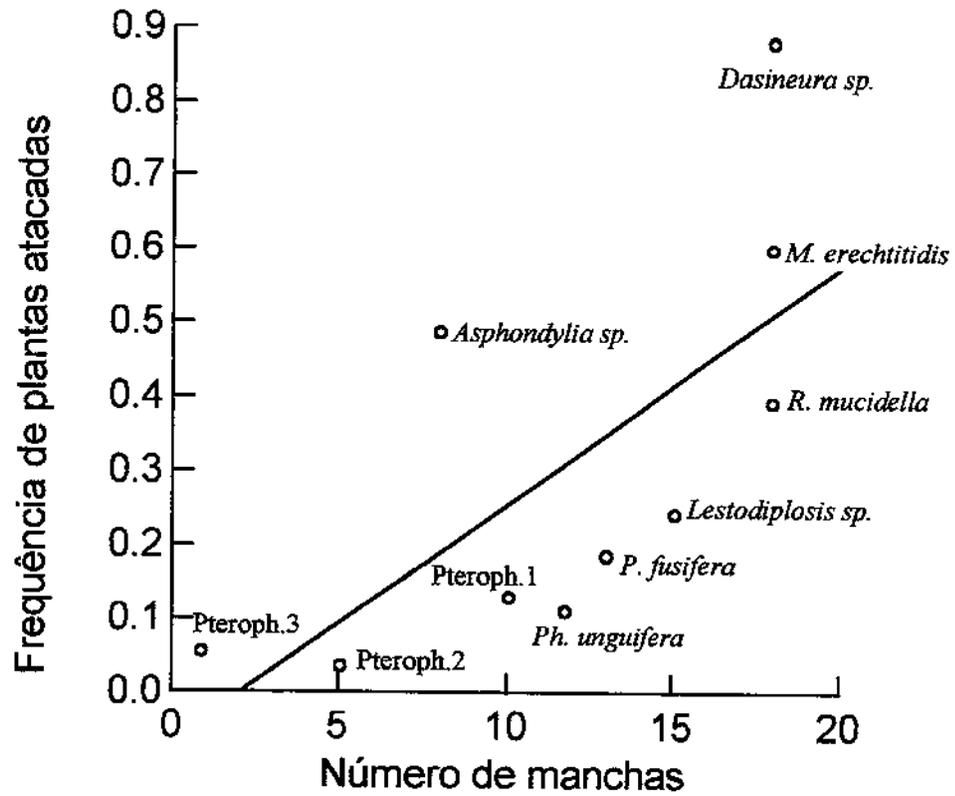


Figura 9. Correlação entre o número de manchas em que ocorreram (frequência de ocorrência por manchas) e o número de plantas atacadas por mancha (frequência de ocorrência por plantas) pelos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*. Cada ponto representa uma espécie. Correlação de Pearson: $r=0,672$, $p=0,033$; $n=10$.

DISCUSSÃO

Fatores que influenciam a densidade de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*

Tamanho da mancha

Sete das oito espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* analisadas não sofreram efeito do tamanho das manchas sobre suas densidades de indivíduos por planta. O piralídeo *Rotruda mucidella* foi a única espécie que sofreu efeito significativo do tamanho da mancha, com maiores densidades em manchas grandes. Kareiva (1983) apresentou, para 19 sistemas herbívoro - planta hospedeira, nove exemplos de efeito positivo, dois de efeito negativo e oito de efeito nulo do tamanho das manchas sobre a densidade de herbívoros. A tabela 12 resume estudos posteriores (ou não citados) que, somados aos da revisão de Kareiva, resultam em vinte e dois exemplos de resposta positiva, nove de resposta negativa e vinte com resposta nula. Verifica-se, portanto, que respostas nulas são comuns em diversos outros grupos de insetos.

Diversos fatores foram sugeridos para explicar a ausência de relação entre tamanho da mancha e densidade de insetos.

Raupp e Denno (1979) observaram que os insetos associados a *Spartina pattens* apresentavam pequena taxa de dispersão entre as manchas. Entretanto, determinadas espécies, que vivem nos extratos superiores das plantas, podem ser removidas pela ação de inundações, comuns no verão, e a probabilidade de remoção é maior nas manchas menores. Espécies com altas taxas de remoção apresentaram maiores densidades em manchas maiores, enquanto as espécies que sofriam menor influência das inundações, permaneceram com densidades semelhantes em manchas grandes e pequenas. Para *Senecio brasiliensis*, a explicação de que algum fator externo remova diferencialmente insetos em manchas de diferentes tamanhos não se aplica, visto que os insetos vivem protegidos no tecido interno dos capítulos.

Tabela 12. Efeito do aumento do tamanho das manchas das plantas hospedeiras sobre a densidade dos herbívoros. (+) aumento da densidade, (-) diminuição da densidade, (0) ausência do efeito do tamanho.

Herbívoro	Planta Hospedeira	Tamanho	Resposta	Referência
<i>Delphacodes detecta</i>	<i>Spartina patens</i>	20; 14; 3 e 1 ha	+	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Delphacidae	Gramineae	(6 meses consecutivos)		
<i>Destria bisignata</i>	<i>Spartina patens</i>	''	+	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Cicadellidae	Gramineae	''		
<i>Amplipcephalus simplex</i>	<i>Spartina patens</i>	''	+	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Cicadellidae	Gramineae	''		
<i>Megamelus lobatus</i>	<i>Spartina patens</i>	''	+	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Issidae	Gramineae	''		
<i>Aphelomena simplex</i>	<i>Spartina patens</i>	''	+	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Issidae	Gramineae	''		
<i>Tumidagena minuta</i>	<i>Spartina patens</i>	''	0	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Delphacidae	Gramineae	''		
<i>Neomegamelus dorsalis</i>	<i>Spartina patens</i>	''	0	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Delphacidae	Gramineae	''		
<i>Odonaspis sp.</i>	<i>Spartina patens</i>	''	0	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Diaspididae	Gramineae	''		
<i>Eriococcus sp.</i>	<i>Spartina patens</i>	''	0	Raupp e Denno, 1979
Hemiptera: Eriococcidae	Gramineae	''		
<i>Acalymma innubum</i>	<i>Cayaponia americana</i>	0,2 a 24,5 m ²	+	Bach, 1984
Coleoptera: Chrysomelidae	Curcubitaceae	n=28		
<i>Phylotreta cruciferae</i>	<i>Brassica oleraceae</i>	1, 4, 8 e 16 plantas	-	Kareiva, 1985
Coleoptera: Chrysomelidae	Cruciferae	''		
<i>Phylotreta striolata</i>	<i>Brassica oleraceae</i>	''	-	Kareiva, 1985
Coleoptera: Chrysomelidae	Cruciferae	''		
<i>Acalymma vittatum</i>	<i>Curcubita maxima</i>	1 a 144 plantas	-	Bach, 1988a
Coleoptera: Chrysomelidae	Curcubitaceae	''		
<i>Diabrotica undecimpunctata</i>	<i>Curcubita maxima</i>	''	0	Bach, 1988a
Coleoptera: Chrysomelidae	Curcubitaceae	''		
<i>Diabrotica virgifera</i>	<i>Curcubita maxima</i>	''	+	Bach, 1988a
Coleoptera: Chrysomelidae	Curcubitaceae	''		
<i>Pholisora catullus</i>	<i>Chenopodium album</i>	4, 16 e 64 plantas	-	Capman <i>et. al.</i> , 1990
Lepidoptera: Hesperidae	Chenopodiidae	''		
<i>Etiella zinckenella</i>	<i>Crotalaria pallida</i>	''	+	Segarra-Carmona e Barbosa, 1991
Lepidoptera: Phycitidae	Fabaceae	''		
<i>Corythuca marmorata</i>	<i>Solidago altissima</i>	1 e 9 m ²	-	Cappucino e Root, 1992
Hemiptera: Tingidae	Asteraceae	''		
<i>Plutella xylostella</i>	<i>Brassica oleraceae</i>	4, 16, 64 e 225 plantas	0	Greze e Gonzáles, 1995
Lepidoptera: Plutellidae	Cruciferae	''		
<i>Pieris brassicae</i>	<i>Brassica oleraceae</i>	''	0	Greze e Gonzáles, 1995
Lepidoptera: Pieridae	Cruciferae	''		
<i>Myzus persicae</i>	<i>Brassica oleraceae</i>	''	0	Greze e Gonzáles, 1995
Homoptera: Aphididae	Cruciferae	''		
<i>Brevicoryne brassicae</i>	<i>Brassica oleraceae</i>	''	0	Greze e Gonzáles, 1995
Homoptera: Aphididae	Cruciferae	''		
<i>Chiatocheta dentifera</i>	<i>Trollius europaeus</i>	20 a 30000 inflorescências	+	Johannesen e Loeschcke, 1996
Diptera: Anthomyiidae	Ranunculaceae	''		
<i>Chiatocheta trollii</i>	<i>Trollius europaeus</i>	''	+	Johannesen e Loeschcke, 1996
Diptera: Anthomyiidae	Ranunculaceae	''		

Tabela 12. Continuação.

Herbívoro	Hospedeira	Tamanho	Resposta	Referência
<i>Chiatocheta inermella</i>	<i>Trollius europaeus</i>	20 a 30000	+	Johannesen e
Diptera: Anthomyiidae	Ranunculaceae	inflorescências		Loeschcke, 1996
<i>Chiatocheta abruptiventris</i>	<i>Trollius europaeus</i>	"	+	Johannesen e
Diptera: Anthomyiidae	Ranunculaceae			Loeschcke, 1996
<i>Calycomyza sp.</i>	<i>Hyptis suaveolens</i>	1 a 50 plantas	-	Queiroz, 1996
Diptera: Agromyzidae	Lamiaceae			
<i>Tetraopes tetraophthalmus</i>	<i>Asclepias syriaca</i>	1 a 95 plantas	+	Matter, 1997
Coleoptera: Cerambycidae	Asclepiadaceae	n=61		
<i>Tetramesa eximia</i>	<i>Calamogrostis</i>	16 a 5000 m ²	-	Dubbert <i>et. al.</i> , 1998
Hymenoptera: Eurytomidae	<i>epigeios</i>	n=25		
	Gramineae			
<i>Eurytoma sp.</i>	<i>Calamogrostis</i>	"	0	Dubbert <i>et. al.</i> , 1998
Hymenoptera: Eurytomidae	<i>epigeios</i>			
	Gramineae			
<i>Lasioptera calamagrostidis</i>	<i>Calamogrostis</i>	"	0	Dubbert <i>et. al.</i> , 1998
Diptera: Cecidomyiidae	<i>epigeios</i>			
	Gramineae			
<i>Eriopeltis sp.</i>	<i>Calamogrostis</i>	"	0	Dubbert <i>et. al.</i> , 1998
Hemiptera: Pseudococcidae	<i>epigeios</i>			
	Gramineae			

Dubbert *et al.* (1998) mostraram que, para a gramínea *Calamogrostis epigeios*, o tamanho da mancha não estava relacionado à disponibilidade de recursos. O fator que melhor explicou a variação da densidade dos insetos foi a densidade de plantas, que não estava correlacionada à área das manchas. Diferentemente do caso de *Calamogrostis epigeios*, *Senecio brasiliensis* mostra relação com a disponibilidade de recursos, já que há uma correlação positiva entre o tamanho das manchas e a densidade de plantas.

Bach (1988a) encontrou maiores densidades de *Diabrotica undecimpunctata* em manchas de tamanhos intermediários. Ela atribuiu este resultado à saturação da densidade de insetos pela baixa capacidade de oviposição em manchas grandes. A densidade de larvas seria maior nas manchas intermediárias porque, em manchas muito grandes, as fêmeas não conseguiriam produzir uma quantidade de ovos suficiente para colonizar toda a mancha, resultando numa menor densidade de insetos nestas. A hipótese de saturação da capacidade reprodutiva é plausível para o sistema de *Senecio brasiliensis*, já que existem manchas extremamente grandes, o que poderia ser um fator limitante para a ocupação dos insetos.

Para Grez e Gonzáles (1995), a ausência do efeito de tamanho das manchas se deveu à pequena distância entre as manchas experimentais, de somente 3 metros, o que facilitava a dispersão dos insetos entre as manchas, homogeneizando as densidades de insetos. A questão da escala de distâncias utilizada em experimentos e da capacidade de deslocamento dos insetos entre as manchas merece maior atenção. Para saber sua importância para os insetos de *Senecio brasiliensis*, são necessários estudos mostrando os padrões de deslocamento destes insetos. As distâncias entre manchas grandes e pequenas de *Senecio brasiliensis* são bem maiores do que no trabalho de Grez e Gonzáles, entretanto, a capacidade de dispersão varia muito entre as espécies de insetos (Herzig e Root, 1996).

O hábito generalista dos insetos de *Senecio brasiliensis* pode ser um dos fatores mais importantes para explicar a ausência de relação da densidade com o tamanho das manchas. A teoria da concentração de recursos de Root (1973) se aplica a insetos especialistas. No caso dos generalistas, não se pode definir o tamanho da população de uma única planta hospedeira como o recurso potencial para os insetos. O tamanho da mancha poderia ser a soma das áreas de todas as populações de plantas hospedeiras consumidas pelos insetos.

Senecio brasiliensis é a espécie florida de Asteraceae dominante da paisagem e visualmente mais abundante nas áreas estudadas nos meses de outubro e novembro. Com isto, poderia-se argumentar que, em termos práticos, *Senecio brasiliensis* seria o único recurso disponível para os insetos neste período. Entretanto, outras hospedeiras, mesmo raras, podem servir de fonte de insetos colonizadores (e de seus inimigos naturais) para manchas de *Senecio brasiliensis*, reduzindo as diferenças de densidade entre manchas grandes e pequenas.

Concluindo, os fatores potencialmente mais importantes para a ausência do efeito do tamanho da mancha sobre a densidade de insetos são o hábito generalista das espécies de insetos, a saturação da capacidade reprodutiva dos insetos nas manchas grandes e o padrão de deslocamento dos insetos entre manchas. Cada um destes fatores necessita de estudos específicos para que seja avaliada sua importância.

Densidade de plantas

Das oito espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* analisadas, somente a densidade do agromizídeo *Melanagromyza erechitidis* foi significativamente afetada pela densidade de plantas. O padrão encontrado nesta espécie, de menores densidades de insetos em maiores densidades de plantas, é comum na literatura, mas também existem respostas positivas e nulas (Kareiva, 1983). Kunin (1999) reviu seis possíveis mecanismos que podem fazer com que espécies com diferentes características respondam de diferentes maneiras à densidade:

1. *Capacidade sensorial*. Herbívoros guiados visualmente aumentam a taxa de encontro em plantas mais isoladas, enquanto aqueles guiados pelo olfato aumentam a taxa de encontro em plantas mais agregadas. Não há informações sobre capacidade sensorial das espécies estudadas.

2. *Características de dispersão*. Um herbívoro com limitada capacidade de dispersão tende a apresentar maiores densidades em áreas de vegetação mais densa.

3. *Requerimentos alimentares*. Herbívoros que necessitam trocar de hospedeiras para se alimentar são melhor sucedidos em altas densidades de vegetação. Para os insetos de *Senecio brasiliensis*, que se alimentam de uma única hospedeira e geralmente nem sequer trocam de capítulos (exceto os lepidópteros), isto é indiferente.

4. *Diversidade de itens alimentares*. Para generalistas, o efeito de mudanças na densidade pode ser mascarado pela presença de outras espécies de hospedeiras. Esta pode ser uma causa importante da ausência de relação entre densidade de plantas e densidade de insetos, já que a maioria dos insetos encontrados é generalista dentro da família Asteraceae.

5. *Exclusão competitiva*. Diferentes espécies apresentam diferentes respostas à densidade como estratégia de fuga à competição. Não se sabe a importância da competição para este sistema. Muitos capítulos eram encontrados vazios, sugerindo recursos disponíveis em abundância, embora isto não seja necessariamente verdadeiro, já que nem todos os capítulos podem ser considerados recursos disponíveis para os insetos (Almeida, 1997).

6. *Risco de predação.* Herbívoros que são vulneráveis à predação podem preferir ocupar plantas isoladas como estratégia de refúgio. A predação não foi medida neste trabalho, mas sabe-se que endófagos sofrem um risco relativamente menor de predação e parasitismo do que herbívoros exófagos (Cornell e Hawkins, 1995). Por outro lado, existem predadores especializados em capítulos de Asteraceae, como é o caso de *Lestodiplosis sp.*

Neste trabalho, porém, não se pode desvincular a resposta da densidade de plantas da resposta ao tamanho da mancha, já que estas duas variáveis estão correlacionadas positivamente. Das hipóteses citadas, tanto para tamanho, quanto para densidade, sugere-se que a saturação da densidade pela baixa capacidade de colonização em manchas grandes e o hábito generalista dos insetos sejam as causas mais importantes para os efeitos nulos nas densidades de insetos por plantas.

Melanagromyza erechitidis, em conformidade com a maioria dos exemplos na literatura, apresentou maiores densidades em manchas com menores densidades de vegetação. Este resultado, entretanto, não se enquadra na teoria da concentração de recursos, que prevê o inverso. Kareiva (1983) mostrou que determinados fatores, que variam com a densidade de plantas, podem resultar em efeitos negativos na densidade de insetos. Plantas em áreas mais densas geralmente são menores, resultando numa densidade constante de insetos por unidade de biomassa. As plantas podem também ser nutritivamente inferiores em densidades elevadas.

Este também pode ser o resultado da saturação da capacidade reprodutiva das fêmeas de *Melanagromyza erechitidis* em altas densidades. Com uma capacidade reprodutiva limitada, o número de larvas produzido estaria “diluído” nas manchas com maiores densidades, resultando numa relação negativa entre densidade de insetos e densidade de plantas. Queiroz (1996) encontrou resultado semelhante para o agromizídeo *Calycimoza sp.* em manchas naturais de *Hyptis suaveolens*, atribuindo a menor densidade de indivíduos por planta à saturação da capacidade de reprodução em manchas com maior densidade de plantas.

A relação significativa da densidade de *Melanagromyza erectitidis* com a densidade de plantas pode ser devido ao fato deste ser o maior especialista dentre os insetos encontrados nos capítulos de *Senecio brasiliensis*, restrito a plantas hospedeiras da tribo Senecioneae. Deste modo, haveriam menores influências de outras plantas hospedeiras sobre as densidades desta espécie.

Tamanho das plantas

Das oito espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* analisadas, somente *Melanagromyza erectitidis* sofreu efeito significativo do tamanho das plantas.

A ausência de efeito do tamanho das plantas sobre a densidade de insetos pode significar que a planta individual não é a unidade de colonização das manchas, ou seja, que os insetos enxergariam a mancha como uma única unidade. Pode também ser devido ao fato do tamanho das plantas estar relacionado a outras variáveis da mancha, como a densidade de plantas. Infelizmente, neste trabalho, a relação entre densidade de plantas e tamanho das plantas nas manchas não pôde ser calculada, visto que as plantas não foram amostradas aleatoriamente.

Vegetação no entorno das manchas

Cinco das oito espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* analisadas sofreram efeito significativo da vegetação no entorno das manchas.

Dasineura sp. e *Melanagromyza erectitidis* apresentaram maiores densidades nas manchas com cultura roçada no seu entorno. Os insetos herbívoros especialistas geralmente são mais densos em monoculturas (áreas menos complexas) do que em áreas com maior diversidade vegetal (Root, 1973; Bach; 1980; Kareiva, 1983). Russel (1989) argumentou que este padrão pode ser explicado em parte pela teoria da concentração de recursos que prevê que, como os recursos são mais concentrados em monoculturas, a taxa de imigração e o tempo de residência dos insetos seriam maiores nestas áreas. Outra parte deste padrão poderia ser explicada pela “teoria dos inimigos”. Esta teoria prevê que, em áreas de menor

diversidade de vegetação, os inimigos naturais dos insetos seriam menos diversos e abundantes. A maior densidade de *Melanagromyza erechttidis*, o inseto mais especialista encontrado, em manchas rodeadas por vegetação menos complexa, pode então estar de acordo com estas duas teorias. *Dasineura sp.*, por ser generalista, sendo encontrada em dezenas de espécies de Asteraceae (Lewinsohn, 1998), entretanto, não estaria de acordo com a teoria da concentração de recursos. A influência dos inimigos naturais sobre *Dasineura sp.* talvez possa ser maior em manchas rodeadas por vegetação mais complexa, diminuindo sua densidade nestas manchas. A maior densidade do predador *Lestodiplosis sp.* em áreas rodeadas por vegetação herbácea pode ser um indicador de maior risco de predação nestas manchas. Não foram coletadas informações sobre os insetos predados por *Lestodiplosis sp.*, mas *Dasineura sp.*, devido à sua grande abundância, é uma provável presa.

Rotruda mucidella e *Asphondylia sp.* apresentaram maiores densidades em manchas com entorno constituído de vegetação mais complexa. Pode ser que, para estas espécies, o hábito generalista favoreça a colonização por indivíduos provenientes de outras plantas hospedeiras.

A vegetação no entorno das manchas foi, portanto, um dos fatores mais importantes na variação das densidades dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*. As espécies, entretanto, responderam de maneiras diferentes a esta variável, o que pode indicar diferenças no comportamento de colonização das manchas, diferenças na susceptibilidade à predação ou parasitismo, ou diferentes preferências ambientais.

Regiões e localidades

É interessante notar que nenhuma das espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* apresentou diferenças de densidade em relação às regiões, mas seis delas apresentaram diferenças entre localidades. Isto mostra que características locais (não medidas neste trabalho) são importantes na determinação das densidades, sendo responsáveis por parte da variação da densidade de várias espécies de insetos. Estas características podem incluir desde diferenças microclimáticas, até o histórico de colonização e perturbação de cada área. Informações como o manejo de cada área, distância de outras manchas de

Senecio brasiliensis (potenciais fontes de imigrantes), flora local de asteráceas e idade das manchas poderiam explicar diferenças de densidade de insetos entre as localidades.

Considerações gerais

A maioria das espécies analisadas é de generalistas, ocorrendo em várias tribos e dezenas de espécies de Asteraceae. Por terem várias opções de hospedeiras, os generalistas não dependem da variação da disponibilidade de recursos de uma única espécie de planta hospedeira. Apesar de *Senecio brasiliensis* ser a espécie de Asteraceae florida mais abundante e dominante da paisagem, em outubro e novembro, nas localidades estudadas, as demais hospedeiras podem influenciar nas densidades dos insetos recebendo ou enviando migrantes, ou até parasitóides e predadores. O agromizideo *Melanagromyza erechitidis*, a única espécie restrita a apenas uma tribo de Asteraceae, foi também a espécie que sofreu efeito significativo do maior número de fatores.

Algumas espécies, principalmente das famílias Tortricidae e Pterophoridae, foram encontradas em densidades muito baixas, com menos de uma larva por trinta capítulos, o que sugere que existam outros fatores limitando o seu tamanho populacional, que não a disponibilidade de recursos. Tais espécies podem utilizar *Senecio brasiliensis* apenas como um hospedeiro eventual, na falta de plantas onde ocorreriam preferencialmente.

Não foram obtidas informações a respeito de predadores e parasitóides que podem ser os controladores das densidades dos insetos. A exceção é *Lestodiplosis sp.*, mas não há informações a respeito das taxas de predação ou de quais insetos são predados por esta espécie.

Neste estudo, a densidade de insetos de cada mancha foi avaliada uma única vez, não havendo réplicas temporais. Tem-se assim, o retrato de um único momento no ciclo de vida dos insetos de cada espécie. A densidades variam ao longo do ciclo de vida e das gerações (Matter, 1999) devido a migrações, taxas de reprodução e mortalidade diferenciadas. Por outro lado, um trabalho em escala regional dificulta a

repetição periódica de coletas em uma mesma mancha. Estes resultados obtidos podem ser utilizados como indicativos das tendências, mas não como padrões definitivos.

A finalidade deste trabalho foi encontrar padrões gerais que influenciam a variação da densidade dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*. Região e localidade não são fatores diretamente causais, mas expressam diferenças relacionadas a outras variáveis. Tamanho da mancha, densidade, vegetação no entorno das manchas e tamanho da planta realmente influenciam a variação das densidades de várias espécies de insetos, mas os fatores que causam estas variações também podem ser diferentes para cada espécie de herbívoro (Bach, 1988b; Matter, 1997; Kunin, 1999). Uma elucidação das causas somente seria conseguida com o estudo experimental mais detalhado de algumas espécies de insetos, controlando a variação de vários fatores.

Outra questão relevante é: o que os insetos fazem nos dez meses do ano em que *Senecio brasiliensis* não está florida? Em um sistema temperado seria simples afirmar que estão em diapausa. Mas, num sistema tropical, os insetos podem estar utilizando diferentes hospedeiros ao longo do ano, o que aumentaria a complexidade dos seus ciclos de vida e das relações bióticas e abióticas que determinariam suas flutuações populacionais. Uma dada densidade de insetos encontrada numa determinada população de *Senecio brasiliensis* pode ser o resultado das diferentes pressões que uma espécie de inseto recebeu ao longo do ano.

Relação entre densidade e frequência de ocorrência dos insetos

O resultado da correlação entre a frequência de ocorrência dos insetos por manchas e suas densidades locais concorda com a relação positiva entre distribuição de espécies e densidade (Brown, 1984). Mesmo assim, o resultado encontrado poderia ser fruto de diferentes características das famílias dos insetos. Por exemplo o número de indivíduos de uma espécie pode estar relacionado ao seu tamanho. As larvas de *Dasineura sp.*, por serem muito menores que as larvas das mariposas, podiam ocorrer em grande quantidade em um único capítulo, como resultado de uma única oviposição. Quanto às mariposas,

geralmente ocorria somente uma lagarta por capítulo. Por este motivo, *Dasineura sp.* apresentaria uma maior densidade local. A maneira de corrigir isto foi analisar a incidência de larvas, ou seja, a frequência de ocorrência de cada espécie de inseto por plantas. Novamente, foi confirmada a relação positiva com a frequência de ocorrência por manchas.

As espécies que mais se afastaram do modelo ajustado foram *Asphondylia sp.* e *Dasineura sp.* *Asphondylia sp.* é relativamente abundante na região Sul, mas ausente no Norte. Por isso apresenta uma alta densidade por planta, mas ocupa pequeno número de manchas, considerando todo o sistema. A região Sul poderia representar o limite de distribuição desta espécie, entretanto, há registros deste gênero em capítulos de asteráceas no norte de Minas Gerais (Lewinsohn, 1998). A ausência desta espécie no Norte pode refletir uma variação temporal de densidade ou a utilização de outras hospedeiras nesta região. *Dasineura sp.* ocupou 90% das plantas amostradas e 100% das manchas. Se mais manchas fossem amostradas, provavelmente seria encontrada em todas. Desta forma, a distância de *Dasineura sp.* do modelo ajustado pode ser devido ao número de manchas amostradas que, para esta espécie, não é o suficiente para que se ajuste à curva. Este é o problema de não se ter uma amostragem ao longo de toda a área de distribuição da planta hospedeira.

Os oito principais mecanismos propostos para explicar a relação entre densidade (ou abundância) e distribuição foram revistos por Gaston *et. al.* (1997). Eles não são totalmente independentes entre si. A adequação destes mecanismos ao sistema *Senecio brasiliensis* e seus insetos de capítulos será discutida a seguir:

1. *Artefato de amostragem.* Espécies com baixa densidade local seriam sub-amostradas, fazendo com que estas fossem encontradas em um número menor de localidades. Este pode ser o caso para *Senecio brasiliensis*, visto que as espécies de Pterophoridae e Tortricidae foram encontradas em densidades muito baixas nas amostras. Um aumento do tamanho amostral poderia detectar tais espécies em manchas nas quais não foram encontradas.

2. *Não independência filogenética.* Algumas espécies não constituiriam pontos independentes na análise devido à sua relação filogenética, inflacionando os graus de liberdade no teste de significância estatística. O fato de as espécies de insetos encontradas pertencerem, pelo menos, a diferentes gêneros, não sendo filogeneticamente próximas, diminui este problema.

3. *Posição na distribuição das espécies.* Espécies próximas às extremidades de suas distribuições apresentam baixas densidades, ocupando menos localidades, enquanto que espécies que estão próximas ao centro de suas distribuições apresentam maiores densidades e ocupam mais localidades. Esta hipótese não pode ser confirmada sem se conhecer a extensão de distribuição de cada espécie de inseto em *Senecio brasiliensis*. Como os insetos possuem outras hospedeiras, suas distribuições não estão limitadas à distribuição de *Senecio brasiliensis*, provavelmente ocupando áreas mais extensas, associados a outras plantas hospedeiras.

4. *Extensão de recursos utilizados pelas espécies.* Espécies capazes de utilizar uma maior quantidade de tipos de recursos ou que tenham maiores tolerâncias ambientais apresentariam maiores densidades locais e maiores distribuições. No caso dos insetos de *Senecio brasiliensis*, uma das dimensões da extensão de recursos poderia ser o número de hospedeiras que cada espécie fosse capaz de utilizar. Deste modo, uma relação positiva entre número de manchas em que foram encontradas e o espectro de hospedeiros poderia reforçar esta hipótese. Entretanto, estas duas variáveis não estão correlacionadas ($r=-0,524$; $p=0,183$; $n=8$). Outras características das espécies, que não foram medidas neste estudo, tais como tolerâncias a diferentes temperaturas e umidades, poderiam explicar parte da distribuição das espécies, embora não tenham aparente relação com densidade local. Esta hipótese, portanto, não pode ser confirmada ou refutada.

5. *Disponibilidade de recursos.* Espécies com mais recursos disponíveis apresentariam maiores densidades locais e maior distribuição geográfica. O recurso utilizado, capítulos de *Senecio brasiliensis*, é virtualmente o mesmo para todas as espécies de insetos, exceto o predador *Lestodiplosis sp.* Entretanto, pode ser que determinadas espécies tenham mais recursos disponíveis. Uma dada espécie pode consumir

uma maior parte do tecido dos capítulos do que outras. Os lepidópteros, comumente, consumiam todo o tecido interno do capítulo, enquanto cada galhador *Asphondylia sp.* se restringia a uma única flor dentro do capítulo. Podem também ocorrer diferenças de aptidão em consumir capítulos de diferentes estágios fenológicos. Talvez uma determinada espécie só seja capaz de ovipositar num curto período de maturação do capítulo, enquanto que outra oviposite em capítulos de diferentes estágios fenológicos. Um maior detalhamento destas informações poderia indicar a importância desta hipótese na determinação da relação densidade - frequência de ocorrência.

6. *Seleção de habitats.* Algumas espécies ocupam mais habitats quando sua densidade é alta e menos habitats em baixas densidades, apresentando seleção de habitat dependente de densidade. Pode-se dividir esta hipótese, para o caso dos insetos de *Senecio brasiliensis*, em micro e macro-habitat. Presumindo que os capítulos em que as larvas se alojam sejam o micro-habitat e sendo este um habitat restrito, não haveria aumento do número de habitats com o aumento da densidade de insetos. O macro-habitat seriam todas as características presentes nas manchas de *Senecio brasiliensis*, por exemplo, variações na fertilidade do solo, em sombreamento, disponibilidade de água, fatores não estudados neste trabalho.

7. *Dinâmica de metapopulações.* A dinâmica de metapopulações poderia influenciar positivamente na relação densidade - frequência de ocorrência de duas maneiras: 1. *Hipótese da capacidade de suporte.* Espécies com altas densidades locais têm uma menor taxa de extinção e/ou uma maior taxa de colonização do que espécies com menores densidades. 2. *Hipótese do efeito de resgate.* A imigração diminui a probabilidade de uma população local extinguir-se e a taxa de imigração por mancha aumenta à medida que aumenta o número de manchas ocupadas. Este pode ser o caso para os insetos de *Senecio brasiliensis*, visto que as plantas formam manchas discretas que podem interagir com outras manchas, recebendo imigrantes e enviando emigrantes para outras manchas, merecendo maiores estudos. Deve-se ainda levar em conta a interação com outras manchas de asteráceas, já que a maioria das espécies de insetos é generalista.

8. *Taxas vitais*. Baseia-se na taxa de crescimento intrínseco das populações locais de cada espécie. Espécies com maiores taxas de crescimento apresentariam maiores densidades locais e maiores distribuições geográficas. Deve-se conhecer melhor os ciclos de vida das espécies para verificar a importância desta hipótese.

Concluindo, os dados coletados neste trabalho não são adequados para corroborar ou refutar as hipóteses propostas por Kunin. A hipótese artefato de amostragem pode ser eliminada com o aumento do tamanho amostral nas manchas. Para analisar a importância das demais hipóteses, seria necessário um maior conhecimento da distribuição, biologia e comportamento de cada uma das espécies associadas aos capítulos de *Senecio brasiliensis*.

Considerações finais

As densidades das espécies de insetos sofreram diferentes efeitos das variáveis das manchas de *Senecio brasiliensis*, mas foram principalmente afetadas pela variação da vegetação no entorno das manchas e pela variável localidade, que reflete particularidades do histórico de cada mancha, não medidas neste trabalho. As variáveis que medem a disponibilidade de recurso das manchas (tamanho da mancha, densidade de plantas e tamanho das plantas) não afetaram as densidades da maior parte das espécies provavelmente devido ao hábito generalista destas e à saturação da capacidade reprodutiva nas manchas com recursos mais concentrados.

O resultado da relação entre densidade e frequência de ocorrência de insetos mostra que fatores de grande escala, relacionados à distribuição espacial da planta hospedeira e dos insetos associados também são importantes na determinação da densidade local de indivíduos. Parte da variação da abundância de insetos não explicada em estudos que analisam apenas uma ou poucas populações isoladas de plantas pode ser causada por fatores de uma escala maior, relacionados à distribuição geográfica dos insetos ou da planta hospedeira.

Tanto fatores locais, que são particularidades de cada mancha, quanto fatores geográficos de larga escala são importantes na variação da densidade local de insetos. Chega-se assim a um dilema. Trabalhando numa escala pequena, podem ser obtidas informações detalhadas sobre populações locais, mas informações de padrões gerais não são disponíveis. Por outro lado, trabalhando numa escala regional, não se pode investir num maior detalhamento local. O difícil é encontrar um meio termo em que se obtenha informações sobre as duas escalas, sem perda de dados importantes. A determinação da escala é um dos problemas centrais em ecologia, unificando a ecologia de populações com a de ecossistemas (Levin, 1992).

Este trabalho, com uma investigação inicial dos insetos que vivem nos capítulos de *Senecio brasiliensis*, contribui para mostrar quais fatores causais merecem maior atenção na determinação da densidade de insetos. Mostra também que não existe um padrão geral seguido pela maioria das espécies de insetos, devendo-se dar uma maior atenção, em estudos experimentais, às particularidades de cada espécie analisada.

CAPÍTULO II

VARIAÇÃO ESPACIAL NA RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES DE INSETOS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE *SENECIO BRASILIENSIS*

RESUMO

Os fatores responsáveis pela variação na riqueza e composição de espécies de insetos que vivem no tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis* foram estudados. O trabalho foi realizado em duas regiões no Sudeste do Brasil. Na região denominada Norte (Estado de Minas Gerais), foram amostradas 4 localidades e na região denominada Sul (Estados de São Paulo e Paraná), 5 localidades. Em cada localidade, foi amostrado um par de manchas (populações discretas) de *Senecio brasiliensis*, sendo uma grande e uma pequena. Em cada mancha, foram amostradas 30 plantas e, de cada uma destas, 30 capítulos, que foram dissecados.

Foram encontradas dez espécies de insetos, pertencentes às famílias Cecidomyiidae e Agromyzidae (Diptera), Pyralidae, Tortricidae e Pterophoridae (Lepidoptera).

A variação da riqueza de insetos por planta em relação às variáveis região, localidade, complexidade da vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha, densidade de plantas na mancha e tamanho das plantas foi estudada. As variáveis vegetação no entorno e localidade apresentaram efeito significativo. Existe uma maior riqueza de espécies em plantas com maior complexidade de vegetação ao seu redor. Este resultado pode estar relacionado ao hábito generalista das espécies. A variável localidade reflete variações em particularidades e no histórico de colonização de cada área. As variáveis que medem a concentração de recursos da planta hospedeira (tamanho da mancha, densidade de plantas e tamanho das plantas) não afetaram a riqueza de insetos por planta.

O efeito da distância entre manchas e do tamanho das manchas sobre a similaridade na composição de insetos também foi estudado. Foi encontrado um efeito significativo da distância sobre a similaridade faunística das manchas, mostrando que manchas mais distantes apresentavam menor similaridade. As manchas foram divididas, quanto à similaridade na composição de espécies, em dois grupos, cada um representando uma região. Dentro de cada grupo, algumas apresentaram maior similaridade com manchas de localidades vizinhas, de mesmo tamanho, e não com manchas da mesma localidade, de diferentes tamanhos.

Os resultados mostram que, tanto particularidades locais das populações de plantas, quanto fatores de grande escala, relacionados à distribuição geográfica das espécies, são importantes na determinação da composição da fauna de cada população de *Senecio brasiliensis*.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

ABSTRACT

The present study investigated the factors responsible for the variation in the richness and species composition of the insect species inhabiting the inner tissues of *Senecio brasiliensis* flowerheads. The field work was carried out in two regions in Southern Brazil. I sampled four sites in the region named North (Minas Gerais state), and five in the region named South (São Paulo and Paraná states). In each locality I sampled a pair of patches (discrete populations) of *Senecio brasiliensis*, one large and one small. In each patch I sampled 30 plants and dissected 30 flowerheads from each plant.

I obtained ten insect species belonging to the families of Cecidomyiidae, Agromyzidae (Diptera) and Pyralidae, Tortricidae and Pterophoridae (Lepidoptera).

I analyzed the insects richness variation per plant in relation to region, locality, vegetation complexity surrounding the patch, patch size, plant density in the patches, and plant size. Both locality and surrounding vegetation showed significant effects. There is a higher insect richness in plants surrounded by more complex vegetation. This result may be related to the generalist habit of these species. The locality variable reflects, for each area, its particularities variations and colonization history. The variables reflecting resource concentration in the host plant (patch size, plant density and plant size) did not interfere with the insects richness per plant.

I also investigated the effect of the distance among patches and the patches size on the similarity in the insects composition. I found a significant effect of distance on the patches faunistic similarity, with the more distant patches showing the lowest similarity. Based on the similarity in the species composition, the patches were divided in two groups, each one representing one region. Within each group, some patches presented higher similarity to patches of the same size on neighboring localities than to patches of the same locality but of different sizes.

The results show that both local characteristics of the plant populations and large-scale factors related to the organisms geographic distribution, are important in determining the faunistic composition of each *Senecio brasiliensis* population.

INTRODUÇÃO

A variação da riqueza e da composição de espécies de insetos herbívoros em populações de plantas hospedeiras é influenciada por diferentes fatores, desde características das populações de plantas, tais como área, tamanho das plantas, diversidade de vegetação, até características espaciais, como distância de outras populações das mesmas espécies de hospedeiras (Root, 1973; Ward e Lakhani, 1977; Rigby e Lawton, 1981; Harrison *et al.*, 1995; Dubbert *et al.*, 1998). Populações locais discretas (manchas) de plantas hospedeiras têm sido estudadas sob o ponto de vista da teoria da biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson (1967), como proposto por Janzen (1968).

Populações maiores de plantas hospedeiras (em área ou número de indivíduos) geralmente apresentam maior riqueza de espécies de insetos do que populações menores (Ward e Lakhani, 1977; Rigby e Lawton, 1981; Rey, 1981; MacGarvin, 1982; Strong *et al.*, 1984; Davis e Jones, 1986; Zabel e Tschardtke, 1998; Kruess e Tschardtke, 2000). Três principais hipóteses foram propostas para explicar esta relação (Rigby e Lawton, 1981): 1) *Area per se*: Quanto maior for a área ocupada pela planta hospedeira, maiores serão as populações de insetos a ela associadas, tornando menor o risco de extinção; 2) Heterogeneidade de habitat: populações maiores de plantas abrangeriam um maior número de habitats, permitindo o contato com um maior número de espécies; 3) Amostragem passiva: a correlação entre o número de espécies e a área seria simplesmente um fenômeno amostral, com manchas grandes sendo extensivamente amostradas e manchas pequenas proporcionalmente menos amostradas.

O tamanho da mancha pode estar correlacionado a outros fatores causais que influenciam a riqueza de insetos. Áreas maiores podem estar relacionadas a uma maior disponibilidade de recursos para os insetos. Em tais áreas, as plantas podem apresentar maior densidade populacional ou tamanho de indivíduos, bem como diferenças na qualidade nutricional. Os insetos podem estar respondendo a algum destes fatores, e não diretamente à área. Áreas maiores também podem permitir maior tempo de estabelecimento dos insetos e menores perturbações, resultando numa maior estabilidade das populações de

herbívoros. Rigby e Lawton (1981) encontraram uma relação fraca, mas positiva, entre o tamanho das populações e a riqueza de artrópodos associadas à samambaia *Pteridium aquilinum*. Entretanto, analisando a influência de outras variáveis, mostraram que a produtividade (crescimento em gramas por dia) explicava mais a variação da riqueza do que o tamanho da área, com a qual era correlacionada.

O isolamento das áreas é outro fator importante na determinação da riqueza de espécies (MacArthur e Wilson, 1967). Quanto mais distante de outras manchas que possam enviar imigrantes for uma população, menor será a probabilidade de ser colonizada por espécies de herbívoros (Dubbert *et al.*, 1998). Mesmo possuindo recursos abundantes, determinadas localidades podem apresentar menos espécies de insetos associadas por estarem isoladas de populações provedoras de imigrantes. Ao contrário, localidades com recursos escassos poderiam possuir mais espécies se estivessem próximas a outra localidade rica em recursos, com uma fauna abundante e diversificada que colonizaria outras populações. O isolamento também pode refletir particularidades locais. Em áreas de intensa atividade antrópica, características de cada localidade, por exemplo, tipo de manejo das áreas e utilização de inseticidas, podem interferir na composição das espécies locais (Harrison e Thomas, 1991). A diversidade da vegetação das áreas também pode influenciar na riqueza de espécies em uma planta hospedeira. Áreas com maior diversidade vegetal apresentam plantas hospedeiras com uma maior riqueza de espécies (Root, 1973; Garcia, 1991; Jonsen e Fahrig, 1997).

Variações regionais também podem influenciar a riqueza e composição locais de espécies. Uma espécie de inseto pode estar ausente ou ser mais rara numa região devido à sua limitada capacidade de sobrevivência em temperaturas ou umidades muito altas ou muito baixas. A grande distância do centro de dispersão da planta pode influenciar a presença ou ausência de determinada espécie num determinado local. Zwölfer e Romstöck-Volki (1991) mostraram que populações de espécies da tribo Cardueae de Asteraceae apresentaram um maior número de espécies de herbívoros associados quando estavam mais próximas ao centro da dispersão da tribo, nos arredores do Mar Mediterrâneo. Lawton *et al.* (1993) encontraram faunas de insetos associados a *Pteridium aquilinum* totalmente diferentes em seis continentes. Este resultado foi

atribuído a diferenças nas fontes regionais de insetos que colonizaram a planta em cada continente. Em uma escala menor, Ward e Lakhani (1977) observaram que as espécies de fitófagos de *Juniperus communis* se distribuíam sequencialmente, e não aleatoriamente, em várias localidades e que grande parte das espécies não se estendia ao longo de toda a distribuição da planta. Lewinsohn (não publicado) estudou a fauna de insetos de 15 populações de *Senecio jacobaea* no sul da Grã Bretanha, em dois ambientes contrastantes (dunas costeiras e campos perturbados). Diferenças de composição das comunidades locais e densidades populacionais mostraram um efeito sutil, mas significativo, de distância geográfica, independente de habitat, que também influenciou esta composição. Por mecanismos como estes, espera-se que, quanto mais distantes forem duas populações de plantas hospedeiras, menos espécies de insetos tenham em comum.

Neste trabalho, serão analisados os fatores responsáveis pela variação da riqueza e composição de espécies de insetos que vivem no tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis* (Asteraceae: Senecioneae), comparando-se várias populações do Sudeste do Brasil.

Objetivos

Este trabalho visa responder às seguintes questões:

1. Como a variação (1) no tamanho da área das manchas, (2) na densidade de plantas, (3) no tamanho das plantas, (4) na vegetação no entorno das manchas, (5) entre localidades e (6) entre regiões influenciam a variação da riqueza de insetos por planta em manchas da asterácea *Senecio brasiliensis*?
2. Manchas mais próximas entre si são mais semelhantes no que diz respeito à composição de espécies do que manchas mais distantes? Manchas de tamanhos similares são mais semelhantes faunisticamente do que manchas de diferentes tamanhos?

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

MATERIAL E MÉTODOS

O sistema de estudo e a metodologia de coleta de dados deste trabalho são os mesmos do Capítulo I. O que diferencia este capítulo é a análise dos dados. Entretanto, será dada ênfase ao desenho amostral (figura 1), porque uma das questões principais deste trabalho relaciona-se à variação na distância entre as localidades.

Análise dos dados

Para responder às duas questões propostas nos objetivos deste trabalho, os dados foram tratados de maneiras distintas, utilizando-se diferentes informações. Na análise dos fatores responsáveis pela variação da riqueza de insetos por planta nas manchas de *Senecio brasiliensis*, foi registrado o número de espécies de insetos por planta. Nas análises de similaridade entre as manchas, foram utilizadas as densidades médias relativizadas em relação à maior densidade de cada espécie de inseto. No primeiro caso, investiga-se como fatores locais afetam a riqueza de insetos nas plantas. No segundo, verifica-se relações espaciais entre as populações de *Senecio brasiliensis*.

Para verificar se o tamanho das amostras era o suficiente para ser encontrado um número de espécies próximo do total, foram calculadas curvas do coletor, que mostram o aumento do número de espécies encontradas com o aumento do esforço amostral, através de aleatorizações (Colwell e Coddington, 1994).

A influência das variáveis região, localidade, vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha, densidade de plantas na mancha e tamanho das plantas sobre a riqueza de insetos por planta foi estimada através de uma Análise de Covariância (ANCOVA). Esta análise é apropriada para um sistema que apresenta variáveis categóricas e contínuas, correspondendo à combinação da Análise de Variância com a Regressão Múltipla (Wilkinson *et al.*, 1996).

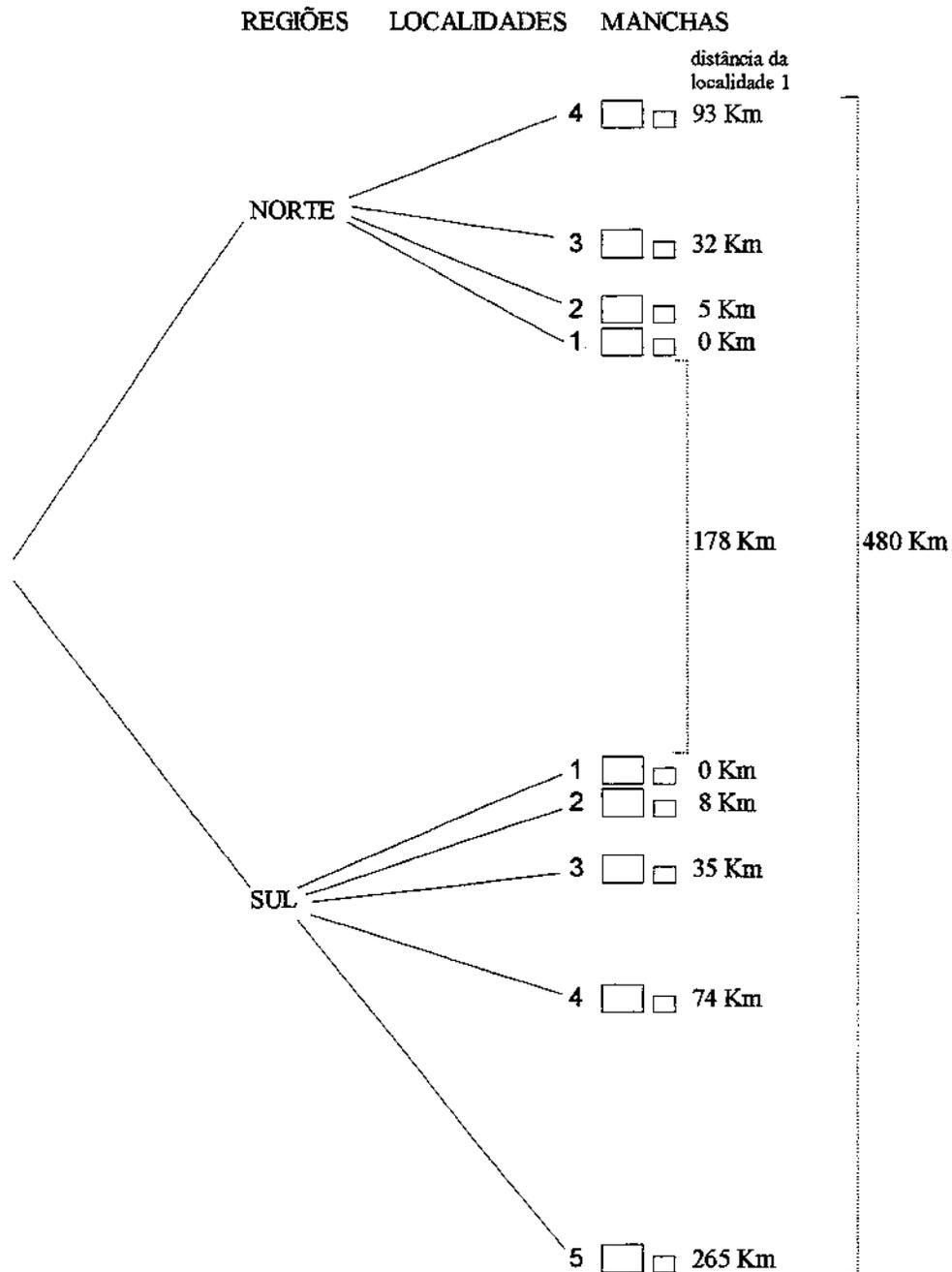


Figura 1. Desenho amostral das coletas de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*. Foram realizadas coletas em duas regiões. Dentro de cada região, foram amostradas várias localidades (4 ou 5), com aumento progressivo das distâncias entre elas. Dentro de cada localidade, foram amostradas uma mancha grande e uma mancha pequena de *Senecio brasiliensis*. Dentro de cada mancha, foram amostradas 30 plantas, ou todas, no caso da mancha ter menos de 30 plantas. Dentro de cada planta, foram amostrados 30 capítulos para serem dissecados.

A vegetação no entorno das manchas foi dividida em três categorias, que refletem diferentes níveis de complexidade vegetal ao redor das populações de *Senecio brasiliensis*: 1) cultura roçada, 2) campo ou pasto, 3) vegetação herbácea. As três variáveis estruturais das plantas (diâmetro do caule, diâmetro da copa e altura) foram convertidas numa única, evitando problemas de colinearidade, através de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Este procedimento é preferível a escolher uma das variáveis originais, desprezando as demais (Phillipi, 1993). Os valores do eixo 1 serão a partir de agora denominados “índice de tamanho das plantas”.

Os padrões de similaridade entre as manchas foram estudados numa análise de agregação (Cluster Analysis), utilizando o índice de Sorensen como medida inversa de distância de composição de espécies entre as manchas. O algoritmo de agrupamento usado (*group linkage method*) foi o Beta flexível ($\beta=0,250$), recomendado por McCune e Mefford (1997).

Para testar a relação entre distância geográfica e similaridade na composição de espécies, foi utilizado o teste de Mantel. Este é um teste não paramétrico, por randomização. A hipótese nula é que a correlação entre duas matrizes de distância é obtida de um arranjo aleatório no espaço (Fortin e Gurevitch, 1993). Foi construída uma matriz de distâncias lineares, em quilômetros, entre as manchas (a partir dos pontos da localização de cada amostra obtidos por GPS). Foi testada a relação entre esta matriz e a matriz de distância de composição de espécies de Sorensen.

Para testar a influência de variáveis independentes sobre a similaridade na composição das espécies, foi realizada uma análise de ordenação. Esta análise expressa relações multidimensionais em um pequeno número de dimensões, o que torna mais compreensível a visualização das relações entre as variáveis. A Ordenação por Análise Canônica de Correspondência (CCA) trabalha com a relação entre duas matrizes. A matriz principal contém os dados de densidade de espécies por amostra e a matriz secundária contém as variáveis estruturais ou ambientais de cada amostra. Estas variáveis são relacionadas com a matriz principal através de regressão múltipla (Jongman *et al.*, 1995). As variáveis causais usadas na CCA foram logaritmo da área da mancha, índice de tamanho médio das plantas e latitude relativa. A

latitude relativa foi calculada como a distância em graus (e fração decimal de graus) entre cada mancha e a mancha localizada no ponto mais ao norte das coletas (N4p).

Para as três análises anteriormente citadas, os dados da matriz do número médio de indivíduos por planta, por mancha, foram relativizados em relação à maior densidade de cada espécie. Para isto, divide-se a densidade média de cada espécie por mancha pela maior densidade encontrada para cada espécie. Os valores variam, portanto, de 1 (maior densidade da espécie) a 0 (ausência da espécie na mancha). Desta maneira, densidades absolutas e suas variações tornam-se equiparáveis entre as espécies.

As análises de covariância foram realizadas através do programa Systat for Windows, versão 7.0 (1997, SPSS inc.). O teste de Mantel, as análises de agregação (Cluster Analysis) e ordenação (PCA e CCA) foram realizados através do programa PC-ORD for Windows, versão 3.20 (McCune e Mefford, 1997). As curvas do coletor foram calculadas através do programa EstimateS, versão 5.0.1 (Colwell, 1997).

RESULTADOS

Fatores que influenciam a riqueza de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*

Dez espécies de insetos foram encontradas nos capítulos de *Senecio brasiliensis*, abrangendo oito endófagos, um galhador e um predador. Estas espécies estão incluídas em duas famílias de Diptera e três famílias de Lepidoptera (tabela 1).

A tabela 2 mostra como estas espécies se distribuem ao longo das manchas de *Senecio brasiliensis*. Verifica-se que os dípteros são, no geral, mais abundantes que os lepidópteros. *Dasineura sp.* é a espécie dominante nos capítulos de *Senecio brasiliensis*, apresentando densidades muito mais elevadas do que as demais espécies. Alguns lepidópteros, especialmente os pteroforídeos, são bastante raros, tendo sido encontrados em poucas manchas e em baixíssimas densidades.

Tabela 1. Espécies de insetos de capítulos encontradas em *Senecio brasiliensis*.

Espécie	Família	Ordem	Hábito
<i>Dasineura sp.</i>	Cecidomyiidae	Diptera	endófago
<i>Asphondylia sp.</i>	Cecidomyiidae	Diptera	galhador de ovário
<i>Lestodiplosis sp.</i>	Cecidomyiidae	Diptera	predador
<i>Melanagromyza erechttidis</i>	Agromyzidae	Diptera	endófago
<i>Rotruda mucidella</i>	Pyralidae	Lepidoptera	endófago
<i>Platphalonidia fusifera</i>	Tortricidae	Lepidoptera	endófago
<i>Phalonidia unguifera</i>	Tortricidae	Lepidoptera	endófago
Pterophoridae sp. 1	Pterophoridae	Lepidoptera	endófago
Pterophoridae sp. 2	Pterophoridae	Lepidoptera	endófago
Pterophoridae sp. 3	Pterophoridae	Lepidoptera	endófago

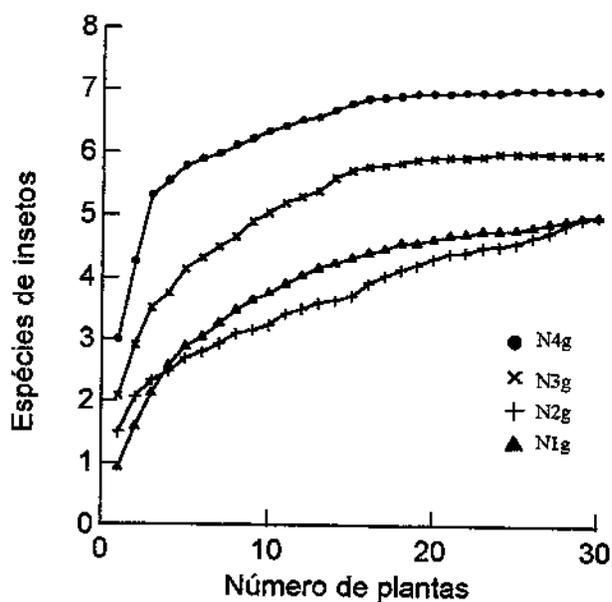
Para verificar se o número de plantas coletadas foi o suficiente para a estimativa da riqueza total em cada mancha, curvas de esforço amostral foram construídas. As curvas do coletor (figura 2) mostram o aumento do número de espécies encontradas com o aumento do tamanho da amostra. As curvas das manchas grandes mostram, em geral, maior tendência a estabilização do que as curvas das manchas pequenas. Nas manchas grandes, as curvas de N1g e N2g, que apresentaram baixas densidades de insetos,

mostraram menor estabilização. As manchas pequenas, com menos de 30 plantas, se mostraram menos estáveis que aquelas com maior número de plantas amostradas, mas é possível, para quase todas as curvas, visualizar tendência à estabilização.

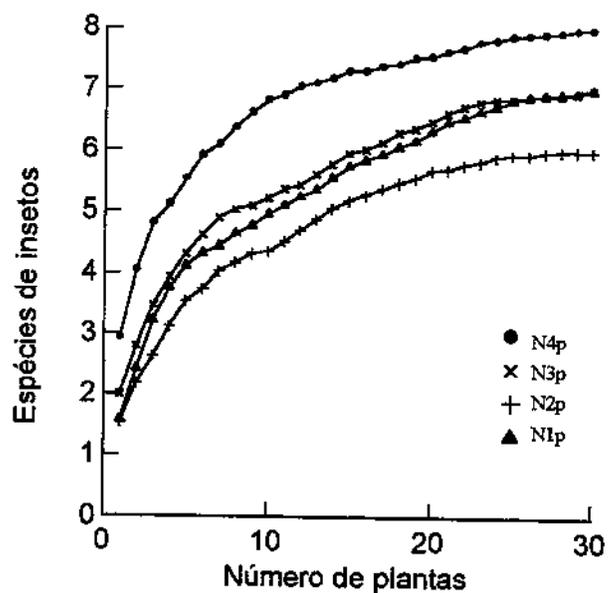
Estas curvas indicam que o tamanho amostral de 30 plantas por mancha, com 30 capítulos dissecados por planta (total de 900 capítulos por mancha) é suficiente para a estabilização, devendo-se ter atingido um número de espécies de insetos próximo ao total para as populações de *Senecio brasiliensis*. Espécies que porventura não tenham sido detectadas nestas coletas devem aparecer em frequências muito baixas nos capítulos de *Senecio brasiliensis*. Seria necessário um esforço amostral muito maior para detectar estas espécies, inviabilizando o trabalho. Duas das espécies encontradas (Pterophoridae sp.2 e sp.3) podem ser consideradas raríssimas, uma com cinco registros e outra com apenas dois registros em todas as coletas. Existe, portanto, a possibilidade de ocorrerem outras espécies com incidência semelhante.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

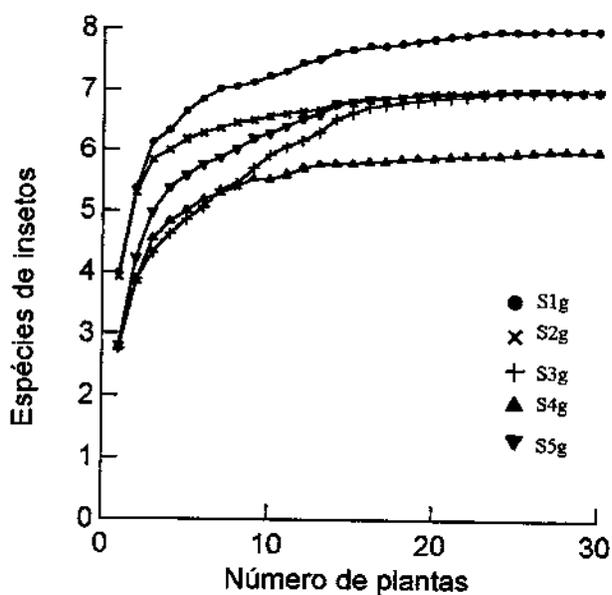
A. Região Norte: Manchas Grandes



B. Região Norte: Manchas Pequenas



C. Região Sul: Manchas Grandes



D. Região Sul: Manchas Pequenas

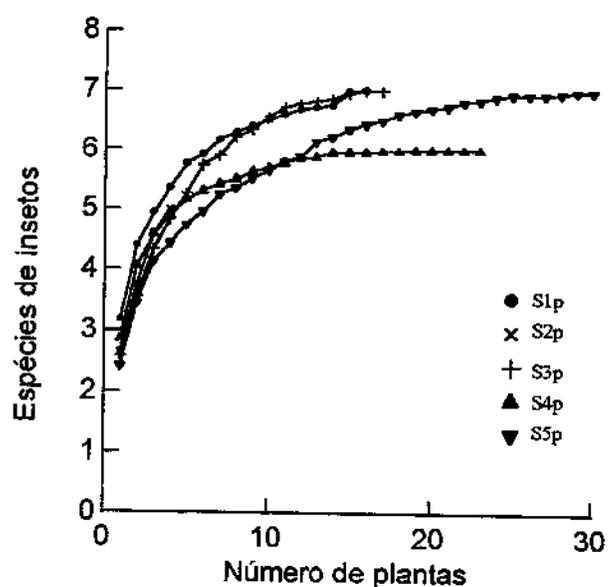


Figura 2. Curvas do coletor representando o aumento do número de espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* encontradas com o aumento do número de plantas amostradas (média de 50 aleatorizações). N: Norte, S: Sul; g: manchas grandes, p: manchas pequenas.

Com o objetivo de compreender a variação da riqueza por planta dos insetos nas manchas de *Senecio brasiliensis*, analisou-se a influência das variáveis região, localidade, vegetação no entorno das manchas, tamanho da mancha, densidade de plantas na mancha e índice de tamanho das plantas, através de uma Análise de Covariância (tabela 3). Somente as variáveis localidade e vegetação no entorno das manchas apresentaram efeito significativo ($p < 0,05$) sobre a riqueza de insetos por planta. As plantas apresentaram maior riqueza de insetos nas manchas cuja vegetação no seu entorno era constituída por vegetação herbácea (figura 3).

Tabela 3. Análise de covariância (ANCOVA) hierarquizada da riqueza de insetos de capítulos em indivíduos de *Senecio brasiliensis* em relação às variáveis região, localidade, vegetação no entorno da mancha, tamanho da mancha, densidade de plantas e índice de tamanho das plantas. Variáveis categóricas: região (Norte ou Sul); localidade (1 a 9); vegetação no entorno das manchas (1 a 3); tamanho (manchas pequenas ou grandes). Cada localidade compreende um par de manchas (uma grande e uma pequena). A variável localidade é subordinada à região, porque cada localidade ocorre somente em uma das regiões. $n=479$ plantas; $R^2=0,392$.

Variável	SQ ^a	GL ^b	MQ ^c	F	P
Região	12,959	1	12,959	0,926	0,300
Localidade	97,876	7	13,982	13,751	0,000
Vegetação no entorno	6,418	2	3,209	3,156	0,044
Tamanho da mancha	1,770	1	1,770	1,741	0,188
Densidade de plantas	0,765	1	0,765	0,752	0,385
Índice de tamanho das plantas	0,181	1	0,181	0,178	0,673
Erro	472,829	465	1,017		

^a Soma dos quadrados, ^b Graus de liberdade, ^c Média dos quadrados.

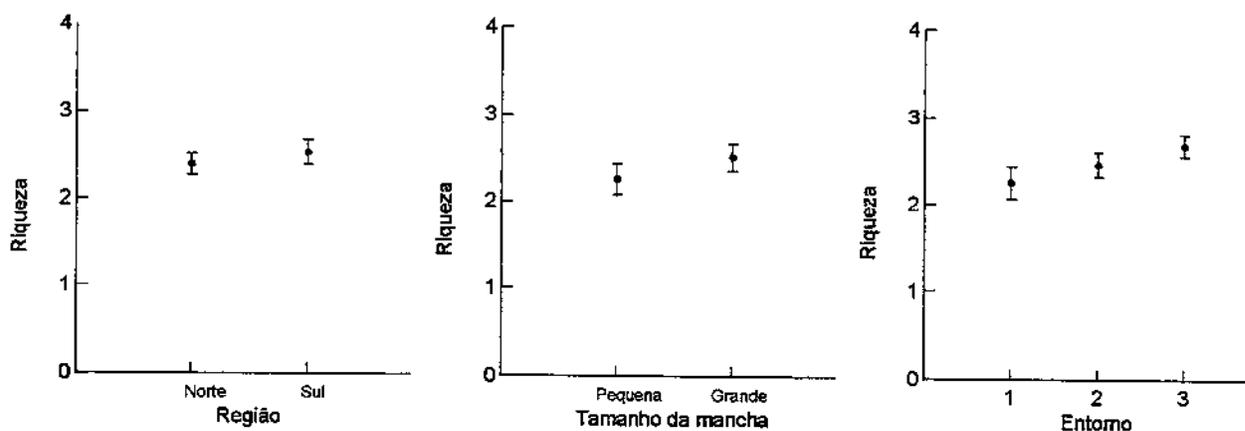


Figura 3. Riqueza de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* por planta em relação às diferentes regiões, tamanhos de mancha e vegetação no entorno das manchas. Cada gráfico representa os valores das médias dos quadrados mínimos da riqueza de insetos (\pm erro padrão) em relação a cada variável categórica, descontando o efeito das demais variáveis independentes da ANCOVA. Categorias da variável entorno: 1) cultura roçada, 2) campo ou pasto, 3) vegetação herbácea.

Variação geográfica na composição das espécies de insetos associados

a capítulos de *Senecio brasiliensis*

Para testar o efeito da distância geográfica sobre a similaridade da fauna entre as manchas, utilizou-se o teste de Mantel sobre a matriz de distância de composição de espécies de Sorensen. A hipótese nula é que não há relação entre distância geográfica e similaridade. A hipótese H1 é de que há relação entre distância geográfica e similaridade. A hipótese nula foi rejeitada ($t=3,21$; $g.l=\infty$; $p=0,022$). O valor positivo de “ t ” indica que a relação entre as matrizes é positiva, ou seja, quanto maior a distância entre as manchas, menor a similaridade na composição de espécies entre as manchas. Esta relação pode ser observada na figura 4.

Para esta análise e para as próximas, foi usada a matriz relativizada de densidades médias de insetos por planta, por mancha, que padroniza a variação de densidades das diferentes espécies numa escala comum. O problema da padronização de densidades é que espécies raras têm o mesmo peso que as espécies mais comuns. Variações pequenas na densidade podem ter forte influência no resultado. Por isto, foram excluídas destas análises as espécies muito raras (*Pterophoridae* sp. 2 e 3).

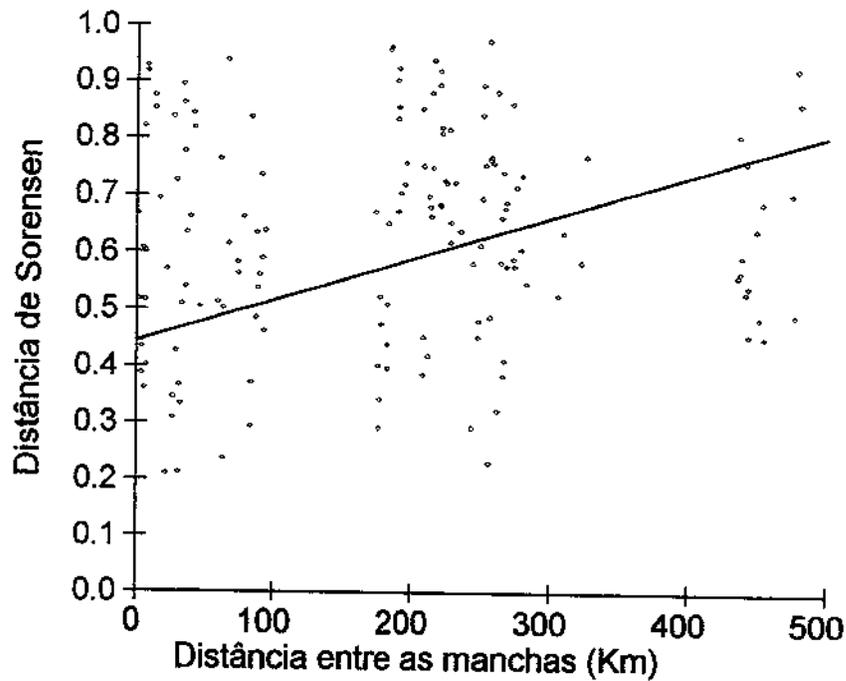


Figura 4. Relação entre a distância em quilômetros entre as manchas de *Senecio brasiliensis* e a similaridade na composição de espécies. Cada ponto representa a distância entre duas manchas. A reta de regressão linear é descritiva da relação, não tendo sido usada para testar sua significância. A significância foi testada através do teste de Mantel, já que os pontos não são independentes entre si.

Para analisar os padrões de similaridade entre as manchas quanto à composição e densidade das espécies, foi realizada uma análise de agregação. A figura 5 mostra o resultados da análise de agregação, utilizando-se o índice de Sorensen como índice de similaridade de composição de espécies das manchas, com agregação a partir do algoritmo Beta flexível. Nas análises, foram experimentados também os algoritmos UPGMA, “Vizinho mais próximo”, “Vizinho mais distante” e Centróide, mas foi o Beta flexível que apresentou o menor efeito de cascata (*chaining*). Um alto efeito de cascata produz uma estrutura de agregação pouco definida (McCune e Mefford, 1997).

Nota-se a separação das manchas em dois grupos bem definidos, um com as manchas do Norte e o outro com as manchas do Sul. Somente a mancha N3p não está no grupo correspondente à sua região. Dentro de cada região, as manchas não se agrupam por localidade. Entretanto, existem agrupamentos por manchas de mesmo tamanho, de localidades vizinhas, como o grupo que reúne N3g e N4g, o grupo S3g, S4g e S5g e o grupo com S1g e S2g. Isto mostra que algumas manchas apresentam mais afinidade com manchas vizinhas de dimensões semelhantes, do que com a mancha da sua localidade, de tamanho diferente.

O efeito das variáveis logaritmo da área das manchas, índice de tamanho médio das plantas por mancha e latitude relativa das manchas sobre a similaridade na composição das espécies de insetos nas manchas foi examinado através de uma análise canônica de correspondência (CCA). A figura 6 mostra o gráfico *biplot* da CCA (ordenações das manchas e variáveis causais) (Jongman *et al.*, 1995). As linhas são vetores cujo comprimento e direção mostram o efeito das variáveis causais sobre a ordenação das manchas. Nota-se a nítida separação de dois grupos ao longo do eixo 1, correspondendo precisamente às amostras coletadas no Norte e no Sul. O eixo 1 representa 22% da variação nos dados das espécies e a soma das contribuições dos três primeiros eixos explica 32% (tabela 4). A adição do terceiro eixo contribuiu em menos de 2% na variação dos dados. A latitude relativa explica 47% da variação do eixo 1 (tabela 5). Pode-se verificar na figura 6 que as manchas acompanham, aproximadamente, a variação da latitude ao longo deste eixo (N4p é a mancha mais ao norte e S5g, a mancha mais ao sul). A latitude relativa é a variável mais importante na variação da composição de espécies nas manchas nesta análise.

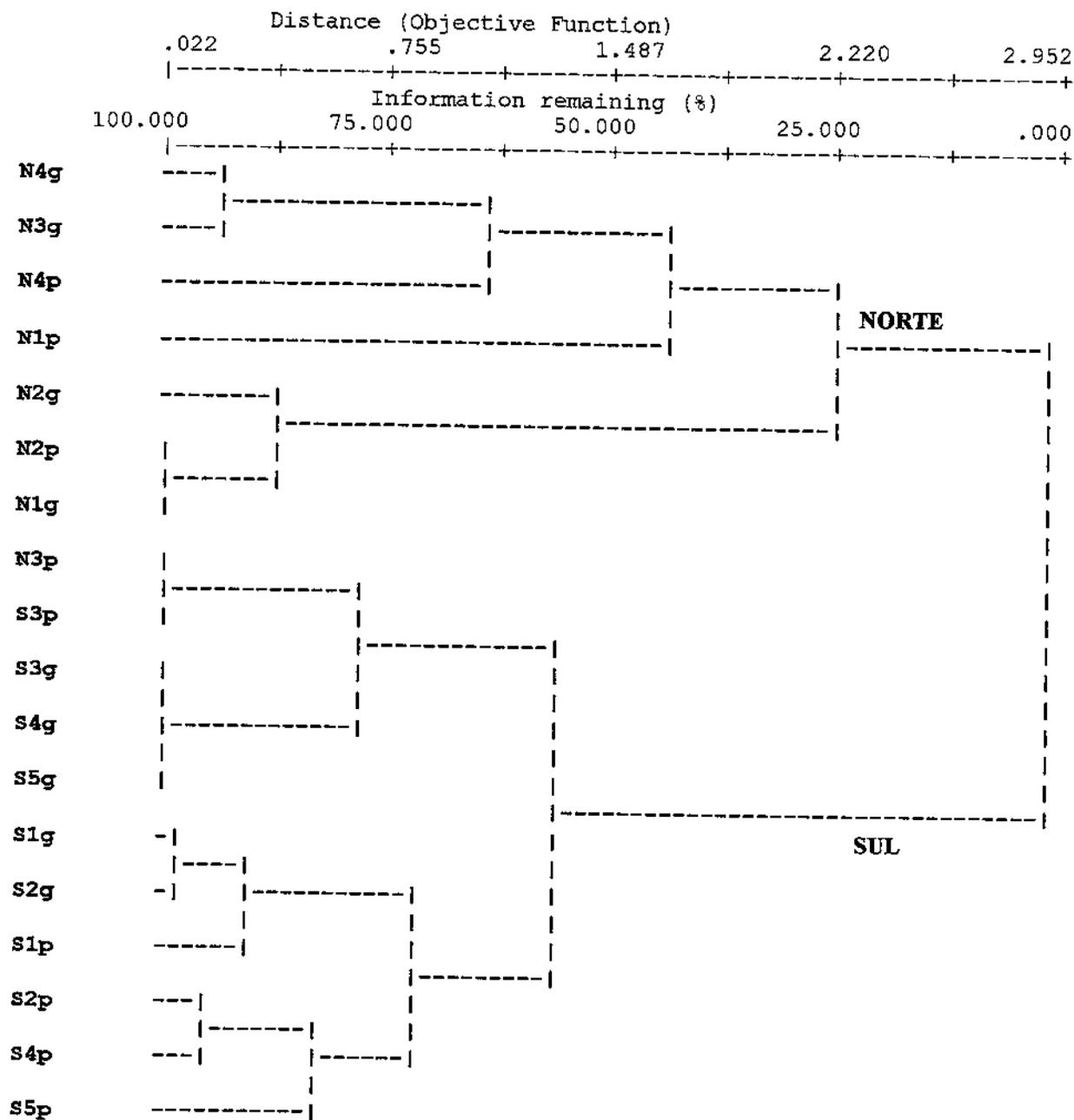


Figura 5. Análise de agregação das manchas de *Senecio brasiliensis*. A matriz de densidades de insetos por mancha foi relativizada em relação à maior densidade de cada espécie. As manchas foram agrupadas em relação à distância de Sorensen. Algoritmo de agregação utilizado: Beta flexível ($\beta = -0,250$). Efeito de cascata (*percent chaining*) = 2,13.

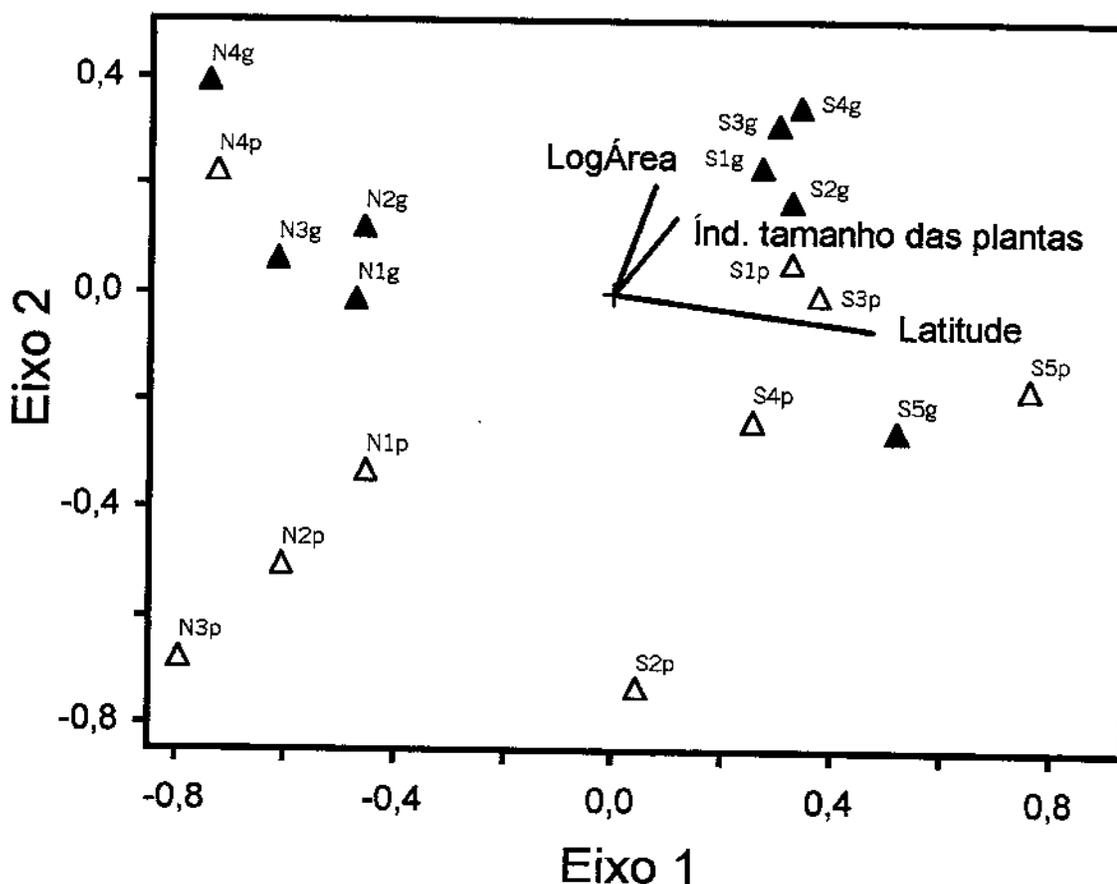


Figura 6. Análise canônica de correspondência da similaridade faunística de insetos de capítulos das manchas de *Senecio brasiliensis* em relação às variáveis logaritmo da área, índice de tamanho médio das plantas e latitude relativa. Triângulos cheios: manchas grandes, triângulos vazios: manchas pequenas.

O tamanho das manchas e o índice de tamanho médio das plantas estão relacionados, embora fracamente, ao eixo 2 (tabela 5). Nota-se na figura 6 uma separação parcial de manchas pelo eixo 2. Manchas grandes tendem a valores positivos neste eixo, enquanto as pequenas tendem a valores negativos. A única mancha pequena inserida entre as grandes é N4p, da localidade mais distante do Norte. Esta mancha está próxima a N4g, da mesma localidade. S5g está entre as manchas pequenas do Sul e está próxima a S5p, sendo que estas duas manchas pertencem à localidade mais distante do Sul.

Tabela 4. Resumo da relação de cada eixo da CCA com a variação dos dados das espécies. Variância total dos dados das espécies = 1,093.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Auto-valor	0,239	0,094	0,019
Variância nos dados das espécies			
% da variância explicada	21,9	8,6	1,7
% cumulativa explicada	21,9	30,4	32,1
Correlação de Pearson, Spp-Var *	0,776	0,645	0,439

* Correlação entre os valores das amostras para um eixo derivado dos dados das espécies e dos valores das amostras, numa combinação linear com as variáveis ambientais.

Tabela 5. Resultados das regressões múltiplas (coeficientes canônicos) entre as variáveis das manchas e os dois primeiros eixos da Análise Canônica de Correspondência.

Variável	Eixo 1	Eixo 2
Log área da mancha	0,058	0,275
Índice tamanho médio das plantas	0,123	0,221
Latitude relativa	0,466	-0,097

Cada grupo de manchas possui uma fauna que o caracteriza. A figura 7 mostra que espécies de insetos estão mais relacionadas a cada um deles. *Dasineura sp.* e *Rotruda mucidella* são relativamente mais abundantes nas manchas grandes da região Norte. A mancha N4p, que está inserida neste grupo, também apresenta estas duas espécies em abundância. *Phalonia unguifera* e Pterophoridae sp. 1 são muito abundantes no Norte e raros no Sul. *Phalonia unguifera* é comum tanto em manchas grandes, quanto em pequenas e Pterophoridae sp. 1 é mais abundante nas manchas pequenas. *Lestodiplosis sp.* é mais comum nas manchas grandes do Sul. *Asphondylia sp.* foi exclusivamente encontrado na região Sul, tanto em manchas grandes, quanto em pequenas. *Platphalonia fusifera* ocorreu predominantemente na região Sul, tanto em manchas pequenas, quanto em grandes. *Melanogromyza erectitidis* apresentou maiores densidades relativas nas manchas pequenas do Sul.

A mancha S2p está bastante isolada das demais (figura 6) por ser muito abundante em *Melanogromyza erectitidis* e por não possuir lepidópteros. Esta mancha é a menor de todas as amostradas, com apenas quatro plantas, devendo ser este o motivo da ausência de mariposas, resultando numa menor riqueza de espécies, se comparada às demais manchas da mesma região.

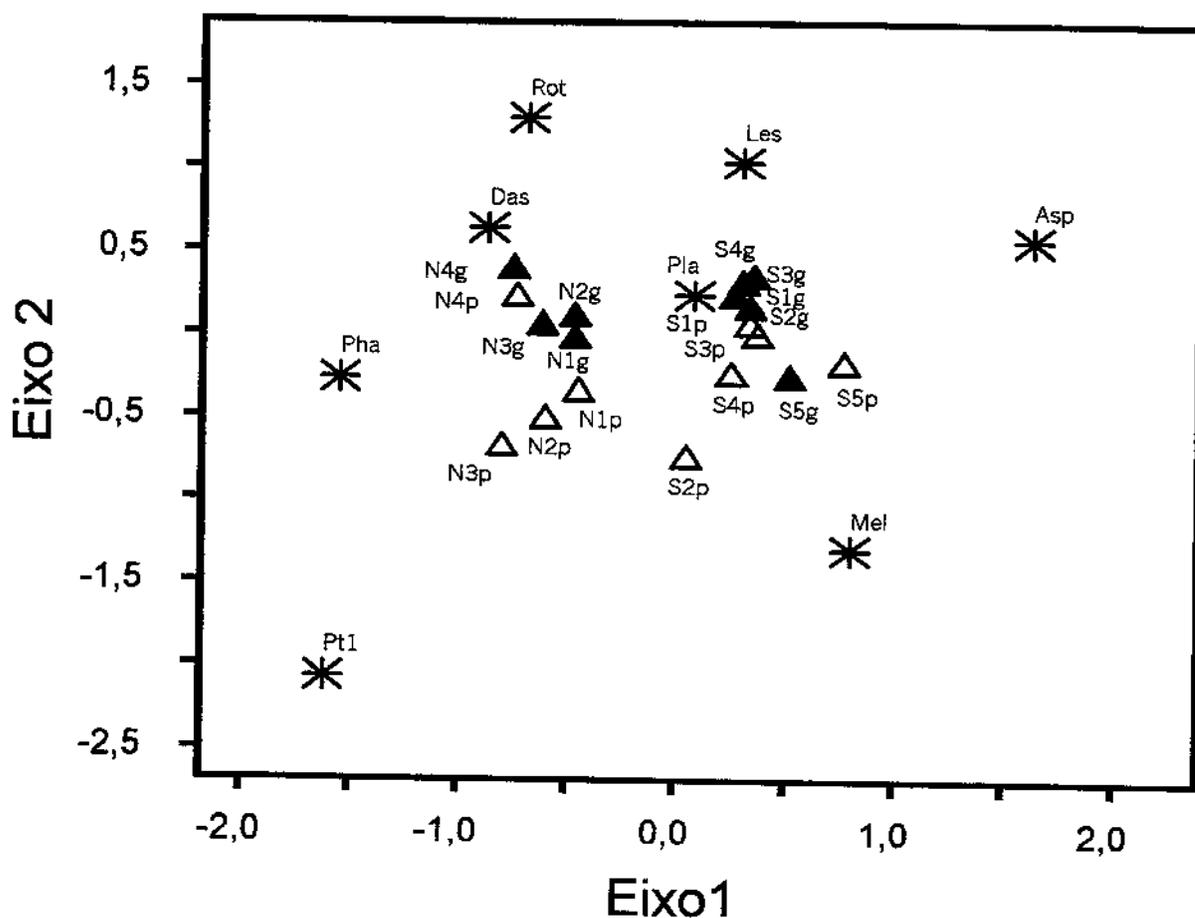


Figura 7. Análise canônica de correspondência da similaridade faunística de insetos de capítulos das manchas de *Senecio brasiliensis*. Triângulos cheios: manchas grandes, triângulos vazios: manchas pequenas. A posição das espécies de insetos (asteriscos) indica em que direção em relação aos eixos elas são mais abundantes. Das: *Dasineura* sp., Asp: *Asphondylia* sp., Les: *Lestodiplosis* sp., Mel: *Melanogromyza erectitidis*, Rot: *Rotruda mucidella*, Pla: *Platphalonidia fusifera*, Pha: *Phalonidia unguifera*, Pt1: *Pterophoridae* sp.1.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

DISCUSSÃO

Fatores que influenciam a riqueza de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*

O tamanho das manchas, diferentemente da maioria dos exemplos da literatura (Ward e Lakhani, 1977; Rigby e Lawton, 1981; Rey, 1981; MacGarvin, 1982; Strong *et al.*, 1984; Davis e Jones, 1986; Zabel e Tschardtke, 1998; Kruess e Tschardtke, 2000), não apresentou efeito significativo sobre a riqueza de insetos por planta.

O fato de a maioria das espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* ser constituída de generalistas dentro da família Asteraceae (capítulo I) pode ser um dos motivos da ausência de relação entre o tamanho da mancha e a riqueza de espécies. Espécies que possuem várias opções de hospedeiras podem deslocar-se com facilidade entre manchas. Para elas, a definição de mancha não seria a mesma que para uma espécie monófaga. Mesmo que respondam ao tamanho, sua “mancha” seria formada pelo conjunto local de todas as espécies potenciais de plantas hospedeiras. A polifagia, pelos mesmos motivos, também pode ser um fator que tenha influenciado a ausência do efeito das outras duas variáveis que refletem a concentração dos recursos das plantas (densidade de plantas por mancha e tamanho das plantas).

Dubbert *et al.* (1998) também não encontraram relação entre o tamanho da área e a diversidade de herbívoros em *Calamagrostis epigeios*, uma gramínea, atribuindo este resultado à alta variabilidade e imprevisibilidade da densidade de plantas, considerando que a diversidade de insetos está relacionada à disponibilidade de recursos. Este não é o caso para *Senecio brasiliensis*, visto que a área das manchas está relacionada positivamente com a densidade de plantas floridas por mancha (capítulo I).

O padrão de deslocamento dos insetos também pode influenciar a ausência do efeito do tamanho das manchas. Estudos experimentais com insetos de *Senecio jacobaea* na Inglaterra mostraram que a distância e a velocidade de colonização, mesmo para manchas pequenas de plantas, eram muito maiores do que o esperado, com várias espécies de herbívoros colonizando populações de hospedeiras a 380 metros da sua mancha de origem (Harrison *et al.* 1995). Desta forma, a facilidade de deslocamento dos insetos

diminuiria a diferença de riqueza de espécies entre manchas a distâncias consideráveis. Neste trabalho, as distâncias entre as manchas foram bem maiores. Entretanto, pode haver uma grande circulação de insetos entre manchas vizinhas, o que contribuiria para a homogeneização da riqueza de insetos entre as manchas. Para comprovar se isto se aplica aos insetos de *Senecio brasiliensis*, deveria ser realizado um trabalho específico, analisando os padrões de deslocamento das espécies. Deve-se considerar ainda que os insetos movem-se não somente entre manchas de *Senecio brasiliensis*, mas, por serem generalistas, utilizam também manchas de outras asteráceas, facilitando o deslocamento mais ainda.

A complexidade da vegetação no entorno das manchas de *Senecio brasiliensis* causou efeito significativo sobre a riqueza de insetos por planta. As plantas encontradas em manchas rodeadas por vegetação herbácea apresentaram maior riqueza de espécies do que aquelas encontradas em manchas rodeadas por vegetação menos complexa, embora as diferenças sejam pequenas. A vegetação herbácea incluía diversas asteráceas, uma das famílias mais abundantes em áreas perturbadas. Estas asteráceas estavam vegetativas, mas, em época de floração, podem servir de reservatório de insetos para futura colonização de *Senecio brasiliensis*. O hábito generalista da maioria dos insetos pode permitir que eles saltem de hospedeiros ao longo do ano. Desta forma, uma maior proximidade de outras asteráceas pode favorecer o aumento da riqueza de insetos nas plantas. Jonsen e Fahrig (1997) também encontraram maior riqueza de insetos generalistas em manchas de alfafa com maior diversidade de vegetação ao redor.

A variável região não afetou a riqueza de insetos de capítulos por planta de *Senecio brasiliensis*. A maior parte das espécies de Senecioneae (tribo característica de clima temperado) da América do Sul tem sua distribuição restrita ao sul deste continente com poucas espécies distribuídas ao norte do Trópico de Capricórnio. O centro de dispersão da tribo está no sul do continente (Cabrera e Klein, 1975). Pode ser que, quanto mais próximo ao centro de dispersão, mais espécies associadas ocorram (Sobhian e Zwölfer, 1985; Zwölfer e Romstöck-Volkl, 1991). Deste modo, poderia ser esperada uma maior riqueza de espécies nas plantas do Sul. Entretanto, levando em conta que a maioria dos insetos registrados em *Senecio brasiliensis* é constituída de generalistas dentro de Asteraceae, utilizando um grande elenco de hospedeiras

de outras tribos, o centro de dispersão de uma única tribo não seria um fator importante para a colonização por estes insetos.

A região Sul apresentou duas espécies a mais do que a região Norte. Uma destas espécies, *Pterophoridae* sp. 3, é muito rara, tendo sido representada por somente dois indivíduos, numa única mancha. Pode ser uma espécie de ocorrência eventual e, como ela, outras espécies também raras poderiam aparecer tanto no Norte como no Sul. Esta espécie, portanto, não é importante na diferenciação faunística entre as duas regiões. A outra espécie, *Asphondylia* sp., apresentou-se abundante na região Sul. Entretanto, não se pode afirmar que esta espécie não ocorra no Norte (Minas Gerais), já que existem registros de *Asphondylia* sp. para este estado (Lewinsohn, 1998). Ela pode não ter sido detectada nas coletas do Norte devido à variação temporal de abundância, mostrando-se virtualmente ausente nesta região no período de coleta, ou por utilizar diferentes hospedeiros nesta região.

A riqueza de espécies por planta também variou bastante entre localidades. Apesar das manchas amostradas terem ocorrido em áreas semelhantes, as localidades podem diferir em vários fatores. A distância de outras populações de uma planta é um fator importante para determinar a probabilidade de uma localidade receber migrantes (Dubbert *et al.*, 1998). Outro fator relevante é o histórico de cada localidade, como a idade das populações, perturbações e atividades antrópicas, tais como manejo das áreas e utilização de inseticidas (Harrison e Thomas, 1991). Infelizmente não foi possível coletar informações sobre estes fatores, de forma a permitir a elucidação das causas das diferenças de riqueza de espécies em cada localidade.

Variação geográfica na composição das espécies de insetos associados

a capítulos de *Senecio brasiliensis*

A relação negativa entre a distância entre manchas e a similaridade na composição de espécies pode ser devido a dois fatores. Um deles seria a existência de migração dependente de distância entre manchas. Quanto mais distantes as manchas, menor similaridade teriam, devido à menor probabilidade de

receber ou enviar colonizadores. Outro fator poderia ser o conjunto das características ambientais de cada área. Considerando que, quanto mais próximas sejam duas áreas, maiores semelhanças elas possuam no que diz respeito a características ambientais, tais como clima, tipo de solo, manejo das áreas, elenco de inimigos naturais, etc., manchas mais próximas tenderiam a ser mais similares entre si na composição da fauna porque os insetos estariam sob influências ambientais mais parecidas.

A medida de similaridade entre as manchas não reflete apenas as diferenças na presença ou ausência de espécies nas manchas, mas, também, as diferenças de densidade relativa das espécies. De fato, as diferenças na composição de espécies entre as manchas são sutis. A maioria das espécies de insetos analisadas (excluindo os dois pteroforídeos raros) se distribuiu ao longo de quase toda a extensão das áreas amostradas. Somente *Asphondylia sp.* restringiu-se à região Sul. As diferenças são maiores no que diz respeito às densidades relativas das espécies por mancha.

As análises de agregação e ordenação apresentaram resultados congruentes. Em ambas, há uma clara separação entre as comunidades em duas regiões. Dentro de cada região, ao menos parcialmente, as manchas tendem a se agrupar com aquelas de localidades vizinhas, de tamanho semelhante. A similaridade maior entre manchas de mesmo tamanho, principalmente entre as grandes, pode ser devido a um maior número de características que estas manchas tenham em comum. Manchas de diferentes tamanhos podem apresentar diferenças microclimáticas causadas, por exemplo, por sombreamento (Kareiva, 1983; Potter, 1992). Podem também apresentar diferentes taxas de colonização e extinção de espécies (Bach, 1988b; Matter, 1997) ou sofrer diferentes impactos de inimigos naturais (Kareiva, 1987; Krues e Tschirntke, 1994). Tais fatores, entretanto, não foram medidos para este trabalho.

As manchas grandes estão relativamente mais agrupadas entre si do que as pequenas (figura 6). Elas poderiam ser mais semelhantes entre si do que as pequenas, por apresentarem condições mais estáveis e fornecerem mais recursos aos insetos, permitindo uma maior tempo de residência das espécies, com menores taxas de extinção. Supondo que as manchas grandes apresentem condições mais estáveis, seria

esperado um maior número de espécies nas manchas grandes. Isto pode não ter ocorrido devido ao pequeno número de espécies do sistema.

Consideração finais

Os fatores mais importantes na variação da riqueza de insetos por plantas foram a vegetação no entorno das manchas e variações entre localidades. A maior riqueza de insetos em plantas localizadas em manchas rodeadas por vegetação mais complexa sugere que, nestas, existe uma maior variedade de potenciais colonizadores. As diferenças de riqueza entre localidades refletem particularidades locais, relacionadas ao histórico de cada região. A ausência do efeito das variáveis que estimam a concentração de recursos das plantas (tamanho da mancha, densidade de plantas e tamanho das plantas) pode estar relacionada ao hábito generalista do insetos, que não estariam limitados somente aos recursos de *Senecio brasiliensis*.

As análises espaciais mostraram que a distância entre as manchas influencia a similaridade entre elas quanto à composição de espécies. Mostraram também que manchas de tamanhos semelhantes tendem a apresentar maior similaridade faunística do que manchas de diferentes tamanhos. Desta forma, o tamanho da mancha, embora não afete a riqueza de espécies por planta, pode influenciar na determinação da composição de espécies nas manchas.

Tem-se, assim, informações de fatores de diferentes escalas que influenciam a riqueza e a composição das espécies de insetos nas manchas de *Senecio brasiliensis*. Tanto fatores relacionados a particularidades locais, quanto fatores geográficos, relacionados à distribuição espacial das plantas hospedeiras e dos insetos, são importantes na determinação da composição da fauna de cada população de *Senecio brasiliensis*.

CONCLUSÃO GERAL

Os fatores mais importantes na variação, tanto da densidade, quanto da riqueza por planta dos insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis* foram a variável localidade e a complexidade da vegetação no entorno das manchas.

O efeito significativo da variável localidade sobre a densidade e riqueza de insetos reflete particularidades locais de cada população de *Senecio brasiliensis*, como diferenças microclimáticas, idade das manchas, histórico de perturbações, distância de outras populações vizinhas, fatores que não foram medidos neste trabalho.

A vegetação no entorno das manchas afetou de diferentes maneiras as densidades dos insetos, com algumas espécies apresentando maiores densidades em áreas de vegetação mais complexa e outras em áreas de vegetação menos complexa. Estes resultados podem refletir diferenças no comportamento de colonização das manchas, diferenças na susceptibilidade à predação ou parasitismo, ou diferentes preferências ambientais por parte de cada espécie de inseto.

A maior riqueza de insetos por planta em áreas de maior complexidade vegetal no entorno, constituídas de vegetação herbácea (incluindo outras asteráceas) pode ser devida à maior disponibilidade de potenciais colonizadores nestas áreas, considerando o hábito generalista da maior parte dos insetos estudados.

As variáveis que refletem a concentração de recursos das plantas hospedeiras (tamanho da mancha, densidade de plantas na mancha e tamanho das plantas) não exerceram efeito significativo sobre as densidades da maioria das espécies de insetos. A saturação da capacidade reprodutiva nas manchas com maior concentração de recursos pode ser importante neste resultado, por não permitir que os insetos atinjam grandes densidades nas manchas maiores ou mais densas. O hábito generalista dos insetos (dentro da família Asteraceae) pode fazer com que o efeito de mudanças na densidade de uma determinada planta hospedeira seja mascarado pela presença de outras espécies de hospedeiras.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

A ausência de efeito das variáveis que refletem a concentração de recursos das plantas na riqueza de insetos também pode estar relacionada ao hábito generalista dos insetos, que permite que saltem de hospedeiras e não se limitem à disponibilidade de somente uma espécie de planta.

O resultado da relação entre densidade e frequência de ocorrência de insetos mostra que fatores de grande escala, relacionados à distribuição espacial da planta hospedeira e dos insetos associados também são importantes na determinação da densidade local de indivíduos. Tais fatores podem, portanto, explicar parte da variação não explicada em estudos que analisam apenas uma ou poucas populações isoladas de plantas.

Manchas mais distantes apresentaram menor similaridade na composição de espécies de insetos do que manchas mais próximas. Isto pode refletir padrões espaciais de deslocamento das espécies de insetos ou maiores diferenças ambientais entre áreas mais distantes.

Manchas de tamanhos semelhantes tendem a apresentar maior similaridade faunística do que manchas de diferentes tamanhos. Desta forma, o tamanho da mancha, embora não afete a densidade e riqueza de espécies por planta, pode influenciar na determinação da composição de espécies de insetos nas manchas.

Tanto fatores locais, que são particularidades de cada população de plantas, quanto fatores geográficos de grande escala são importantes na variação da densidade e da riqueza de insetos por planta, bem como na composição de espécies de insetos por mancha. Neste trabalho, a investigação inicial dos insetos que vivem no tecido interno dos capítulos de *Senecio brasiliensis* contribui para mostrar quais fatores merecem maior atenção em estudos com sistemas semelhantes. Verifica-se também que não existe um padrão geral seguido pela maioria das espécies de insetos, devendo-se dar uma maior atenção às características particulares de cada espécie.

Sugere-se alguns trabalhos que podem ser desenvolvidos futuramente, com o objetivo de esclarecer mais finamente os padrões encontrados nesta tese:

- Experimentos controlando a variação da densidade de plantas, do tamanho das manchas e da diversidade da vegetação no entorno.

- Repetições periódicas de coletas nas mesmas manchas para, com isto, analisar-se as variações temporais de riqueza e densidade de insetos, num mesmo período de floração, e em anos diferentes. Com isto, pode-se também acompanhar variações na produtividade das manchas e alterações ambientais, de causas naturais ou antrópicas.

- Trabalhos que abordem as características das espécies de insetos de capítulos de *Senecio brasiliensis*, preferencialmente daquelas mais abundantes:

- história natural, comportamento de oviposição;
- variações temporais de densidade, número de gerações anuais;
- preferência de hospedeiras, mudança de hospedeiras ao longo do ano;
- padrão de deslocamento entre plantas e entre manchas;
- dinâmica de metapopulações;
- distribuição geográfica das espécies;
- taxas de predação e parasitismo.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SECÃO CIRCULANTE

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, A.M. 1997. Padrões de coocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC.) (Asteraceae). Dissertação M.Sc., Unicamp, Campinas. 123 pp.
- Altieri, M.A. 1991. Ecology of tropical herbivores in polycultural agroecosystems. pp. 607-617 em Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes e W.W. Benson (org). Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley, New York.
- Bach, C.E. 1980. Effect of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology*. 61: 1515-1530.
- Bach, C.E. 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical curcubit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology*. 65: 175-190.
- Bach, C.E. 1988a. Effects of host plant patch size on herbivore density: patterns. *Ecology*. 69: 1090-1102.
- Bach, C.E. 1988b. Effects of host plant patch size on herbivore density: underlying mechanisms. *Ecology*. 69: 1103-1117.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Timber Press, Portland, USA. 752 pp.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*. 124: 255-275.
- Cabrera, A.L. e R.M. Klein. 1975. Flora Ilustrada Catarinense, Compostas 2: Tribo Senecioneae. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC. 98 pp.
- Capman, W.C., G.O. Batzli e L.E. Simms. 1990. Responses of the common sooty wing skipper to patches of host plants. *Ecology*. 71: 1430-1440.
- Cappuccino, N. e R.B. Root, 1992. The significance of host patch edges to the colonization and development of *Corythucha marmorata* (Hemiptera: Tingidae). *Ecological Entomology*. 17: 109-113.

- Colwell, R.K. 1997. EstimateS. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. University of Connecticut, Storrs, USA. (Aplicativo).
- Compton, S.G., J. H. Lawton e V.K. Rashbrook. 1989. Regional diversity, local community structure and vacant niches: The herbivorous arthropods of bracken in South Africa. *Ecological Entomology*. 14: 365-373.
- Cornell, H.V. 1985. Local and regional species richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology*. 66: 1247-1260.
- Cornell, H.V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. pp. 243-252 em Ricklefs, R.E. e D. Schluter (org). *Species Diversity in Ecological Communities - Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cornell, H.V. e J.O. Washburn. 1979. Evolution of the richness-area correlation for cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution*. 33: 257-274.
- Cornell, H.V. e B.A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects - some demographic trends. *American Naturalist*. 145 (4): 563-593.
- Davis, B.N.K. e P.E. Jones. 1986. Insects on isolated colonies of common rock-rose *Helianthemum chamaecistus*. *Ecological Entomology*. 11: 267-281.
- Dubbert, M., T. Tschamtko e S. Vidal. 1998. Stem boring insects of fragmented *Calamagrostis* habitats: herbivore-parasitoid community structure and the unpredictability of grass shoot abundance. *Ecological Entomology*. 23: 271-280.
- Fortin, M. e J. Gurevitch. 1993. Mantel tests: spatial structure in field experiments. pp. 342-359 em S.M. Scheiner e J. Gurevitch (org). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall. New York, USA.

- Gagné, R.J. 1989. The plant-feeding gall midges of North America. Cornell University Press, Ithaca, USA, 356 pp.
- Gagné, R.J. 1994. The gall midges of the Neotropical region. Cornell University Press, Ithaca, USA.
- Garcia, M.A. 1991. Arthropods in a tropical corn field: effects of weeds and insecticides on community composition. pp. 619-634 em Price, P.W., T.M Lewinsohn, G.W. Fernandes e W.W. Benson (org). Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley, New York.
- Gaston, K.J., T.M. Blackburn e J.H. Lawton, 1997. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 66: 579-601.
- Grez, A.A. e R.H González. 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia*. 103: 471-474.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*. 58: 210-221.
- Harrison, S. e C.D. Thomas. 1991. Patchiness and spatial pattern in the insect community on ragwort *Senecio jacobaeae*. *Oikos*. 62: 5-12.
- Harrison, S., C.D. Thomas e T.M. Lewinsohn. 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort *Senecio jacobaeae*. *American Naturalist*. 145 (4): 546-562.
- Hawkins, B.A. e S.G. Compton. 1992. African fig wasp communities: Vacant niches and latitudinal gradients in species richness. *Journal of Animal Ecology*. 61: 361-372.
- Herzig, A.L. e R. B. Root. 1996. Colonization of host patches following long-distance dispersal by a goldenrod beetle, *Trirhabda virgata*. *Ecological entomology*. 21: 344-351.
- Hosmer, D.W. e S. Lemeshow. 1989. Applied logistic regression. Wiley, New York, USA. 307pp.
- Janzen, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist*. 102: 692-595.

- Johannesen, J. e V. Loeschcke. 1996. Distribution, abundance and oviposition patters of four coexisting *Chiastocheta* species (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Animal Ecology*. 65: 567-576.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak, and O.F.R. van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jonsen, I.D e L. Fahrig. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape ecology*. 12 (3): 185-197
- Kareiva, P. 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. pp. 259-289 em R.F. Denno e M.S. McClure (org). *Variable plants and herbivores in natural and managed ecosystems*. Academic Press, New York, USA.
- Kareiva, P. 1985. Finding and losing host plants by *Phyllotreta*: patch size and surrounding habitat. *Ecology* 66: 1809-1816.
- Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and stability of predator-prey interactions. *Nature*. 326: 388-390.
- Kissmann, K.G. e D. Groth. 1992. Plantas infestantes e nocivas. Tomo II. Basf Brasileira S.A - Indústrias Químicas. São Paulo, SP.
- Krues, A. e T. Tschamtkke. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*. 264: 1581-1584.
- Krues, A. e T. Tschamtkke. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*. 122 (1): 129-137.
- Kunin, W.E. 1999. Patterns of herbivore incidence on experimental arrays and field populations of ragwort, *Senecio jacobaea*. *Oikos*. 84 (3): 515-525.
- Lawton, J.H., T.M. Lewinsohn e S.G. Compton. 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on braken. pp. 178-184 em Ricklefs, R.E. e D. Schluter (org). *Species Diversity in Ecological Communities - Historical and Geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

- Leather, S.R. 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. *Journal of Animal Ecology*. 55: 841-860.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73 (6): 1943-1967.
- Lewinsohn, T.M. 1988. Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de Compostas. Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas.
- Lewinsohn, T.M. 1991. Insects in flowerheads of Asteraceae in Southeast Brazil: A case study on tropical species richness. pp. 525-559 em Price, P.W., T.M Lewinsohn, G.W. Fernandes e W.W. Benson (org). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, New York.
- Lewinsohn, T.M. 1998. Associação de insetos fitófagos e compostas: diversidade local e regional e seus determinantes. Relatório final de projeto à FAPESP. 94 pp. Não publicado.
- MacArthur, R.H. e E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, USA.
- MacGarvin, M. 1982. Species-area relationships of insects on plants: herbivores on rosebay willowherb. *Journal of Animal Ecology*. 51: 207-223.
- Mamaev, B.M e N.P. Krivosheina. 1993. *The larvae of the gall midges (Diptera, Cecidomyiidae). Comparative morphology, biology, keys*. A.A. Balkema. Rotterdam, Netherland. 293 pp.
- Matter, S.F. 1997. Populations density and area: the role of between- and within-patch processes. *Oecologia*. 110: 533-538.
- Matter, S.F. 1999. Population density and area: the role of within- and between-generation processes over time. *Ecological modelling*. 118 (2): 261-275.
- McCune, B. e M.J. Mefford. 1997. *Multivariate analysis of ecological data*. Version 3.20. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA. (Aplicativo).

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

- McEvoy, P.B., N.T. Rudd, S. Cox e M. Huso. 1993. Disturbance, competition, and herbivore effects on ragwort *Senecio jacobaeae* populations. *Ecological Monographs*. 63 (1): 55-75.
- Phillipi, T.E. 1993. Multiple regression: Herbivory. pp. 183-210 em S.M. Scheiner e J. Gurevitch (org). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall. New York, USA.
- Potter, D.A. 1992. Abundance and mortality of a specialist leafminer in response to experimental shading and fertilization of American holly. *Oecologia*. 91: 14-22.
- Queiroz, J.M. 1996. Interações tritróficas de insetos e plantas: efeitos do tamanho de mancha de *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae) e da complexidade ambiental sobre agromizídeos minadores de folhas e seus parasitóides. Dissertação M.Sc., Unicamp, Campinas. 83 pp.
- Raupp, M.J. e R.F. Denno. 1979. The influence of patch size on a guild of sapfeeding insects that inhabit the salt marsh grass *Spartina patens*. *Environmental Entomology*. 8: 412-417.
- Rey, J.R. 1981. Ecological biogeography of arthropods on *Spartina* islands in northwest Florida. *Ecological Monographs*. 51: 237-265.
- Rigby, C. e J.H. Lawton. 1981. Species-area relationships of arthropods on host plants: herbivores on bracken. *Journal of Biogeography*. 8: 125-133.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs*. 43: 95-124.
- Russel, E.P. 1989. Enemies hypothesis: A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology*. 18 (4): 590-599.
- Segarra-Carmona, A.E. e P. Barbosa. 1992. Host-plant patches as islands: effects of patch size, patch extinction and seasonality of a herbaceous tropical legume (*Crotalaria pallida* Ait.) on a pod borer (*Etiella zinckenella* (Treit.) and its parasitoids. *Insect Sci. Applic.* 13 (5): 709-718.
- Sobhian, R. e H. Zwölfer. 1985. Phytophagous insects associated with flower heads of Yellow Starthistle (*Centaurea solstitialis* L.). *Z. ang. Ent.* 99: 301-321.

- Spencer, K.A. 1990. Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 444 pp.
- Stehr, F.W. 1987. Immature insects. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa, USA.
- Steinberg, D. e P. Colla. 1991. Logit: a supplementary module for Systat. Eanston, IL: Systat Inc. 225 pp.
- Stevens, G.C. 1986. Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants. *American Naturalist*. 128 (1): 35-46.
- Strong, D.R., Jr. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. *Annual Review of Entomology*. 24: 89-119.
- Strong, D.R., Jr., J.H. Lawton, e T.R.E. Southwood. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford, UK.
- Tscharntke, T. 1992. Fragmentation of *Pharagmites* habitats, minimum viable population size, habitat suitability, and local extinction of moths, migdes, flies, aphids and birds. *Conservation Biology*. 6: 530-536.
- Ward, L.K. e K.H. Lakhani. 1977. The conservation of food-plant island sites in southern England. *Journal of Applied Ecology*. 14: 121-135.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. 30: 279-338.
- Wilkinson, L., G. Blank e C. Gruber. 1996. *Desktop data analysis with Systat*. Prentice Hall. New Jersey, USA. 816 pp.
- Wright, D.H. 1991. Correlations between incidence and abundance are expected by chance. *Journal of Biogeography*. 18: 463-466.
- Zabel, J. e T. Tscharntke. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia*. 116: 419-425.
- Zar, H.J. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. New Jersey, USA. 662 pp.

Zwölfer, H. 1987. Species richness, species packing, and evolution in insect-plant systems. *Ecological Studies*. 61: 301-319.

Zwölfer, H. e M. Romstöck-Volkl. 1991. Biotypes and the evolution of niches in phytophagous insects on Cardueae hosts. pp. 487-507 em Price, P.W., T.M Lewinsohn, G.W. Fernandes e W.W. Benson (org). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, New York.