



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

TESE DE DOUTORADO

**ECOLOGIA EVOLUTIVA DA PREFERÊNCIA E PERFORMANCE
DE INSETOS GALHADORES (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) EM
BAUHINIA BREVIPES VOG. (FABACEAE)**

JEAN CARLOS SANTOS

BELO HORIZONTE – MINAS GERAIS

NOVEMBRO DE 2006



Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

**ECOLOGIA EVOLUTIVA DA PREFERÊNCIA E PERFORMANCE
DE INSETOS GALHADORES (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) EM
BAUHINIA BREVIPES VOG. (FABACEAE)**

JEAN CARLOS SANTOS

JEAN CARLOS SANTOS

**ECOLOGIA EVOLUTIVA DA PREFERÊNCIA E PERFORMANCE DE INSETOS GALHADORES
(DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) EM *BAUHINIA BREVIPES* VOG. (FABACEAE)**

TESE DE DOUTORADO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE DO INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS, COMO REQUISITO PARCIAL À OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE.

PROF. DR. GERALDO WILSON FERNANDES

ORIENTADOR

BELO HORIZONTE – MINAS GERAIS

NOVEMBRO DE 2006

JEAN CARLOS SANTOS

**ECOLOGIA EVOLUTIVA DA PREFERÊNCIA E PERFORMANCE DE INSETOS GALHADORES
(DIPTERA: CECIDOMYIIDAE) EM *BAUHINIA BREVIPES* VOG. (FABACEAE)**

TESE DE DOUTORADO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE DO INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS, COMO REQUISITO PARCIAL À OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE.

APROVADA EM 21 DE NOVEMBRO DE 2006

PROF. DR. KLEBER DEL CLARO - UFU

PROF^A. DR^A. JARCILENE SILVA DE ALMEIDA CORTEZ - UFPE

PROF^A. DR^A. ROSY MARY DOS SANTOS ISAIAS - UFMG

PROF^A. DR^A. CLÁUDIA MARIA JACOBI - UFMG

PROF. DR. GERALDO WILSON FERNANDES – UFMG
(ORIENTADOR)

BELO HORIZONTE – MINAS GERAIS

NOVEMBRO DE 2006

*PARA MINHA AMADA MÃE;
PELA INSPIRAÇÃO, DEDICAÇÃO E AMOR ETERNO,
COM TODO MEU AMOR E CARINHO.*

*“6H05: CREPÚSCULO. LÁ, NO POENTE SOBRE O SÃO FRANCISCO:
COR MARAVILHOSA - UM ALARANJADO OU COBRE, QUE NUNCA VI ANTES”*

GRANDE SERTÃO: VEREDAS - GUIMARÃES ROSA

AGRADECIMENTOS

A Deus por tudo nesta vida.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, ao Instituto de Ciências Biológicas e a Universidade Federal de Minas Gerais pelo apoio estrutural e financeiro. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pela bolsa de doutorado (140071/2003-2). Ao IBAMA, Três Marias – Minas Gerais, pelo apoio e suporte logístico na Estação Ecológica de Pirapitinga. A banca, Prof. Dr. Kleber Del-Claro (UFU), Prof^a. Dr^a. Jarcilene Silva de Almeida Cortez (UFPE), Prof^a. Dr^a. Rosy Mary dos Santos Isaias (UFMG), Prof^a. Dr^a. Cláudia Maria Jacobi (UFMG) e suplentes Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho e Prof. Dr. José Eugênio Côrtes Figueira, pela participação e sugestões na tese. Ao Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes - “Geraldinho” pela confiança, estímulo e exemplo de um grande pesquisador.

A toda equipe do projeto “HR”: Fernando Silveira, Ellen Christie, Camila Mendes Sá, Mariana Amorim, Rennan Moreira, Ana Cheib, Clarissa Fernandes, Samuel López Murcia e Felipe Almeida, pela ajuda indispensável e fundamental no campo, laboratório e artiguinhos, e principalmente, por todos esses anos agradáveis em Belo Horizonte. Aos ex-estagiários: Julia Fahel, Paloma Alvarenga, Maria Cecília Ferreira, Igor Brant, Marina Portugal pela colaboração nos trabalhos de campo e laboratório. A Tatiana Cornelissen pelas sugestões, críticas e apoio, mesmo à distância. Ao Maurício Faria, pelas sugestões, orientações e suporte estatístico. Aos colegas do Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biodiversidade: Marco Antônio Carneiro, Daniel Negreiros, Deise Miola, Henriqueta Lemos, Emmanuel Almada, Yumi Oki, Jarcilene Cortez e Newton Ulhôa pela ajuda em algum momento deste projeto e pelo convívio laboratorial. Aos Pesquisadores participantes do projeto “HR”: Prof^a. Dr^a. Rosy Mary dos Santos Isaias (UFMG), Prof. Dr. Geraldo Luiz Gonçalves Soares (UFRGS), Prof^a. Dr^a. Eveline Gomes Vasconcelos (UFJF), Prof. Dr. Ricardo Pereira Louro (UFRJ) e Michelle Detoni (UFJF).

Aos amigos Leonardo Viana e Teresa Viana pelas conversas agradáveis na Pizza Hut. Aos colegas do I3, Marina Beirão, Francisco Neto, Flávia Coelho, Fabiana Couto e Ítalo, pelas dicas e conversas amigas. Aos funcionários da ICB/UFMG: Manuelzinho, Clayton Firmino, Mary das Graças entre outros funcionários pelo suporte e pronta assistência. Aos professores da ECMVS, principalmente Prof. Dr. Rogério Parentoni pela inspiração científica.

A minha mãe, Jane Hílsea, por simplesmente ser a melhor mãe do mundo! E toda família Santos: Jeanne, Janaína, Herberth, Daniel e Sara.

Ao misterioso e admirável universo das galhas!

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| Introdução geral | 1 |
| 1. Insetos galhadores | 2 |
| 2. Preferência e performance | 2 |
| 3. Competição interespecífica de insetos herbívoros | 4 |
| 4. Resistência induzida de plantas: a reação de hipersensitividade | 5 |
| 5. Sistema <i>Bauhinia brevipes</i> e herbívoros associados | 6 |
| 6. Objetivos gerais | 7 |
| 7. Estrutura da tese | 8 |
| 8. Referências bibliográficas | 10 |
| Capítulo 1 - Oviposição preferencial e performance larval de <i>Schizomyia macrocapillata</i> Maia (Diptera: Cecidomyiidae) em ramos longos <i>Bauhinia brevipes</i> Vog. (Fabaceae) | 12 |
| Resumo | 13 |
| Abstract | 14 |
| 1. Introdução | 15 |
| 2. Métodos | 17 |
| 2.1. Área de estudo | 17 |
| 2.2. O sistema <i>Bauhinia brevipes</i> e herbívoros associados | 17 |
| 2.3. Amostragem e análises estatísticas | 22 |
| 3. Resultados | 25 |
| 3.1. Distribuição de recurso e porcentagem de ataque | 25 |
| 3.2. Preferência observada versus preferência esperada | 30 |
| 3.3. Sobrevivência larval esperada versus sobrevivência larval observada | 37 |
| 3.4. Diferenças na distribuição entre ramos e folhas galhados e não galhados | 37 |
| 3.5. Fatores de mortalidade “bottom-up” e “top-down” | 43 |
| 3.6. Ataque, sobrevivência e mortalidade por abundância ramos e folhas | 46 |
| 3.7. Herbívoros de vida livre e outras espécies de insetos galhadores | 50 |
| 4. Discussão | 53 |
| 5. Referências bibliográficas | 58 |
| Capítulo 2 - Um padrão inesperado de oviposição preferencial e performance larval de <i>Asphondylia microcapillata</i> Maia (Diptera: Cecidomyiidae) em ramos médios de <i>Bauhinia brevipes</i> Vog. (Fabaceae) | 62 |
| Resumo | 63 |
| Abstract | 64 |
| 1. Introdução | 65 |
| 2. Métodos | 67 |
| 2.1. Área de estudo | 67 |

| | |
|---|------------|
| 2.2. O sistema <i>Bauhinia brevipes</i> - <i>Asphondylia microcapillata</i> | 67 |
| 2.3. Amostragem e análises estatísticas | 70 |
| 3. Resultados | 71 |
| 3.1. Variação temporal do ataque, sobrevivência larval e fatores de mortalidade | 71 |
| 3.2. Distribuição de recursos e oviposição preferencial | 75 |
| 3.3. Ataque e sobrevivência larval em ramos médios | 80 |
| 4. Discussão | 85 |
| 5. Referências bibliográficas | 88 |
| Capítulo 3 - Associação interespecífica de insetos galhadores (Diptera: Cecidomyiidae) em relação ao tamanho de ramos e entre indivíduos de <i>Bauhinia brevipes</i> Vog. (Fabaceae) | 92 |
| <i>Resumo</i> | 93 |
| <i>Abstract</i> | 94 |
| 1. Introdução | 95 |
| 2. Métodos | 97 |
| 2.1. Área de estudo | 97 |
| 2.2. O sistema <i>Bauhinia brevipes</i> e herbívoros associados | 98 |
| 2.3. Amostragem e análises estatísticas | 101 |
| 3. Resultados | 103 |
| 3.1. Associação interespecífica em relação a tamanho do ramo, com efeito da hipersensitividade | 103 |
| 3.2. Associação interespecífica em relação ao tamanho do ramo, sem efeito da hipersensitividade | 107 |
| 3.3. Distribuição e associação das espécies de insetos galhadores em indivíduos da planta hospedeira, com efeito da hipersensitividade..... | 108 |
| 3.4. Distribuição e associação das espécies de insetos galhadores em indivíduos da planta hospedeira, sem efeito da hipersensitividade..... | 112 |
| 3.5. Comparando a densidade e a sobrevivência larval entre as espécies de insetos galhadores | 115 |
| 4. Discussão | 117 |
| 5. Referências bibliográficas | 122 |
| Conclusões gerais | 125 |
| <i>Conclusões</i> | 126 |

Introdução Geral

Ecologia evolutiva da preferência e performance de insetos galhadores (Diptera: Cecidomyiidae) em *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae)

1. Insetos galhadores

Galhas, também conhecidas como tumores de plantas, são células, tecidos ou órgãos de plantas induzidos por um crescimento no volume celular (hipertrofia celular) e/ou no número de células (hiperplasia celular) provocados por parasitas ou patógenos, que normalmente se desenvolvem dentro destas estruturas. Induzidas por uma grande diversidade de organismos (bactérias, fungos, nematóides, ácaros), as galhas são comumente formadas por insetos (Thysanoptera, Hemiptera, Diptera, Hymenoptera, Coleoptera e Lepidoptera), os quais têm sido reconhecidos como os maiores agentes indutores de galhas e como os herbívoros mais sofisticados (Shorthouse et al. 2005), compreendendo aproximadamente 13.000 espécies (Raman et al. 2005). Os Diptera são enfatizados devido a sua abundância e riqueza, principalmente Cecidomyiidae (Yukawa & Rohfritsch 2005).

As galhas podem ser induzidas em todos os órgãos da planta hospedeira, desde a raiz até os ramos apicais, em partes reprodutivas e vegetativas. Os insetos adaptados à indução de galhas encontram, nos tecidos da planta hospedeira, abundantes sítios de alimentação e proteção para a larva contra os inimigos naturais e condições ambientais adversas (Raman et al. 2005). O impacto dos insetos galhadores não é necessariamente centrado no órgão ou tecido atacado da planta. As galhas atuam como drenos fisiológicos de nutrientes nas plantas hospedeiras, uma vez que os nutrientes são deslocados dos tecidos não galhados para o tecido galhado. Elas também podem mudar a arquitetura e a fisiologia dos órgãos atacados ou vizinhos, bem como toda a planta hospedeira. Diversos estudos verificaram redução na produção de flores, frutos, sementes e biomassa pela formação de galhas (veja Fernandes 1987, Harris 2002). Além disso, as galhas são sésseis, diversas e abundantes, servindo como uma ótima ferramenta para estudos aplicados e experimentais (Fernandes & Price 1988, Price et al. 2004).

2. Preferência e performance de insetos galhadores

Diversos fatores influenciam na seleção da planta hospedeira por insetos herbívoros, principalmente em relação à qualidade da planta como um fator importante que influencia na

ecologia e evolução de herbívoros (veja Price 1997). Em insetos endofíticos, como galhadores e minadores, a seleção de sítio de oviposição é crucial para desenvolvimento das larvas. O estágio imaturo de muitas espécies de insetos herbívoros limita a mobilidade e capacidade de explorar plenamente os recursos de uma planta hospedeira. Assim, a sobrevivência da prole dependerá da habilidade e da mobilidade de uma fêmea adulta de encontrar plantas hospedeiras adequadas para o crescimento e sobrevivência larval. Por causa dessa dependência, a seleção natural presumivelmente atuará criando uma relação entre a oviposição preferencial de fêmeas e a performance larval em plantas hospedeiras (Thompson 1988). Neste sentido, algumas hipóteses foram levantadas na tentativa de entender o padrão de seleção de insetos herbívoros em plantas hospedeiras. A “*Teoria da Oviposição Ótima*”, também conhecida como “*Hipótese da Oviposição Preferencial – Performance da Prole*”, prediz que uma fêmea de uma espécie de herbívoro irá ovipor preferencialmente em uma determinada planta hospedeira, onde a prole desta fêmea terá uma melhor performance, e assim, esta fêmea irá maximizar seu próprio “*fitness*” (Jaenike 1978). Nesse contexto, Price (1991) propôs a “*Hipótese do Vigor de Planta*” (HVP), a qual é um caso especial da “*Teoria da Oviposição Ótima*”. Segundo Price (1991) a HVP ocorre sob as seguintes condições e predições:

- a) Plantas ou módulos de plantas com tamanho e crescimento mais vigoroso que outras plantas ou módulos de plantas apresentam um tecido simples, de baixo custo, menos fibroso e lignificado, sendo portanto, sítios mais adequados para a alimentação da prole;
- b) Plantas ou módulos de plantas mais vigorosos e maiores serão raros na população (Fig. 1);
- c) Herbívoros atacam preferencialmente plantas ou módulos de plantas maiores e vigorosos, segundo a predição da preferência (Fig. 1);
- d) A sobrevivência da prole desses herbívoros será maior em plantas ou módulos de plantas maiores e vigorosos, segundo a predição da performance (Fig. 1);

- e) A HVP aplica-se bem, particularmente, para insetos herbívoros que possuem uma íntima associação com processo de crescimento da planta hospedeira, como insetos endofíticos tais como, galhadores e minadores;

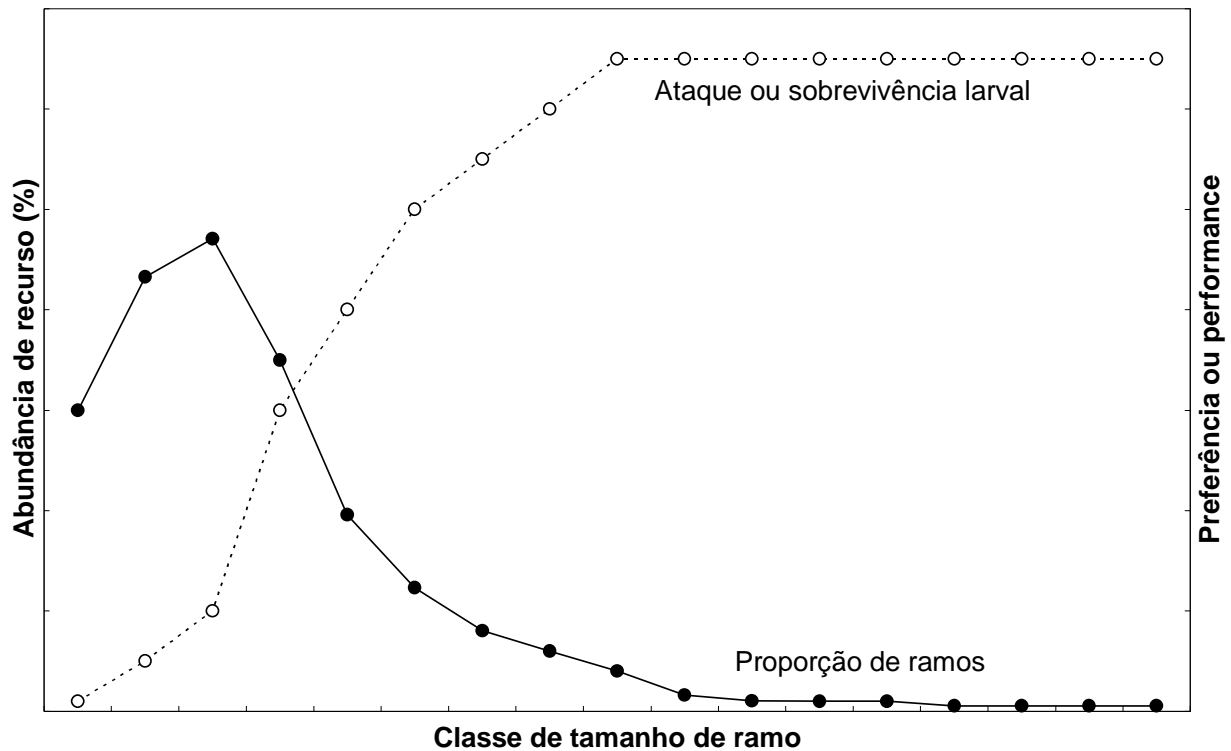


Figura 1. Padrão hipotético esperado para a Hipótese do Vigor de Plantas (Price 1991) para uma determinada espécie de inseto galhador em relação ao tamanho das classes de ramo de uma determinada planta hospedeira. Ramos pequenos são abundantes e ramos grandes são raros na população, no entanto, a preferência ou performance do inseto galhador é concentrada nas classes de ramos grandes (Baseado em Price et al. 2004).

3. Competição interespecífica de insetos herbívoros

A competição interespecífica é definida como efeitos negativos recíprocos de uma espécie em outra espécie, diretamente ou indiretamente mediada por mudanças na disponibilidade de recurso. A competição é uma força estruturadora da comunidade de insetos herbívoros (Lewinsohn et al. 2005), uma vez que estudos têm demonstrado que a planta hospedeira, através de recurso e genótipo, pode regular esta associação negativa entre

herbívoros. O ataque de herbívoros pode causar mudanças na qualidade das plantas hospedeiras e intervir na disponibilidade de recursos, na preferência e na performance da outra espécie (Denno et al. 1995). Portanto, esse tipo de interação é fundamental interesse para se entender a estrutura de comunidade de insetos fitófagos que compartilham o mesmo recurso de planta hospedeira.

4. Resistência induzida de plantas: a reação de hipersensitividade

A herbivoria pode grande ter um impacto negativo reduzindo o crescimento e a reprodução das plantas, tanto sistemas naturais como em agrossistemas. Apesar da aparente vulnerabilidade ao ataque de herbívoros, espécies de plantas têm evoluído um sistema de resistência eficiente e complexo, baseado em uma combinação de características físico-químicas, que evitam que os herbívoros explorem totalmente suas plantas hospedeiras. Estas características químicas e mecânicas das plantas reduzem o forrageamento de herbívoros, o seu crescimento e a sua sobrevivência como resultado de uma seleção direta imposta pela pressão de herbivoria. Atualmente é reconhecido que muitas características e processos defensivos das plantas contra herbívoros que mudam após o ataque. Por exemplo, resistência induzida a herbivoria compreende mudanças físicas, químicas e nutricionais que ocorrem após o dano ou estresse e reduzem a performance e/ou preferência dos herbívoros (veja Karban & Baldwin 1997).

A hipersensitividade é uma importante resistência induzida contra patógenos, mas que tem sido pouco estudada como uma fonte de resistência contra insetos herbívoros (revisão por Fernandes 1998). No entanto, recentes estudos mostraram que a hipersensitividade é mais comum que se suspeitava, sendo observada em vários sistemas plantas – insetos galhadores no cerrado (veja Fernandes & Negreiros 2001). A hipersensitividade é uma resposta de defesa do hospedeiro que envolve alterações bioquímicas, fisiológicas, morfológicas e histológicas, a qual culmina com a necrose do tecido vegetal invadido e subsequente morte do agente indutor da galha (Fernandes et al. 2000).

A resistência induzida é o fator de mortalidade mais importante na dinâmica populacional de insetos galhadores em plantas hospedeiras que possuem esse mecanismo de defesa (veja Fernandes & Negreiros 2001). O estabelecimento de populações de galhadores pode ser prejudicial para o “*fitness*” da planta hospedeira, conseqüentemente, localizar e matar o invasor pode ser uma adaptação importante. Muitos estudos sobre dinâmica de população e análise de tabela de vida de insetos sésseis podem ter menosprezado o valor da resistência induzida e dado maior ênfase a outros fatores de mortalidade, influenciando assim o modo como foram descritos e interpretados estes padrões naturais de mortalidade de herbívoros (veja Fernandes 1998, Fernandes et al. 2000, Fernandes & Negreiros 2001, Fernandes et al. 2003).

5. Sistema *Bauhinia brevipes* e herbívoros associados

O sistema *Bauhinia brevipes* e fauna de insetos galhadores associados é um dos mais bem estudados sistemas inseto-planta nos trópicos (Fernandes 1998, Cornelissen & Fernandes 1998, Cornelissen & Fernandes 2001a,b,c, Fernandes et al 2000, Cornelissen & Fernandes 2002). Dados ecológicos do sistema têm sido coletados, continuamente, desde 1993 até a data atual. O monitoramento ao longo prazo desse sistema é de fundamental importância para construir um padrão consistente sobre a preferência - performance de insetos galhadores e sobre a defesa induzida de *B. brevipes*. Na tentativa de melhor compreensão deste sistema, o projeto “**Ecologia da resistência induzida de plantas: a elicitación da reação de hipersensitividade**”, coordenado pelo Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes, reuniu uma equipe interdisciplinar com o apoio de quatro instituições federais, com o objetivo principal de ampliar o entendimento dos fatores que atuam neste sistema. Assim, o projeto pretendia construir um modelo teórico que permitisse prever o efeito de fatores abióticos e bióticos na ecologia da resistência induzida de *B. brevipes* e seu principal inseto galhador *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae). Portanto, foram realizados os seguintes sub-projetos:

- a) Fenologia, biologia floral e biologia reprodutiva de *B. brevipes*;
- b) Germinação de sementes de *B. brevipes*;

- c) Propagação vegetativa por estaquia de *B. brevipes*;
- d) Fungos endofíticos de *B. brevipes*;
- e) Cupins que atacam *B. brevipes*;
- f) Variação genotípica de *B. brevipes*;
- g) Anatomia da galha foliar de *S. macrocapillata*;
- h) Caracterização de atividade apirásica na hipersensitividade;
- i) Análises histoquímicas (fenólicos, flavonóides, proantocianidinas, carboidratos, lipídios e proteínas) para a hipersensitividade;
- j) Preferência-performance de *S. macrocapillata* (Capítulo 1);
- k) Preferência-performance de *Asphondylia microcapillata* (Capítulo 2);
- l) Associação interespecífica de insetos galhadores (Capítulo 3);
- m) Variação temporal da densidade de insetos galhadores e fatores de mortalidade;
- n) Efeito dos fenótipos resistente/susceptível na preferência-performance;
- o) Efeito da assimetria flutuante na resistência e na preferência-performance;
- p) Efeito de nutrientes na preferência-performance de *S. macrocapillata*;
- q) Efeito de cupins mediando interações entre *B. brevipes* e galhadores associados.

6. Objetivos gerais

A presente tese de doutorado teve como objetivos gerais: a) contribuir para conhecimento dos mecanismos eco-evolutivos da oviposição preferencial e da performance larval de insetos galhadores; b) testar hipóteses sobre interação entre insetos herbívoros e planta hospedeira; c) entender as variações temporais da interação entre a planta hospedeira e os insetos galhadores; d) entender os efeitos de fatores de mortalidade, principalmente a resistência induzida da planta hospedeira, no controle populacional de insetos galhadores; e) obter dados ecológicos que auxiliem na história natural, no manejo e conservação de *B. brevipes* e espécies de insetos galhadores associadas;

7. Estrutura da tese

A presente tese foi dividida em três capítulos, para melhor compreensão dos objetivos específicos e das hipóteses testadas:

- **Capítulo 1.** *Oviposição preferencial e performance larval de *Schizomyia macrocapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) em ramos longos *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae).* Este capítulo teve como objetivo central testar as predições sobre preferência e performance da HVP (Price 1991) usando a galha foliar *Schizomyia macrocapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) e a planta hospedeira *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae) como modelo. A oviposição preferencial e performance larval de *S. macrocapillata* e os fatores de mortalidade do tipo “bottom-up” e “top-down” atuando no controle populacional desta espécie de inseto galhador foram avaliados por seis anos consecutivos. O manuscrito deste estudo **“Long term oviposition preference and larval performance of *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) on larger shoots of its host plant *Bauhinia brevipes* (Fabaceae)”**, de autoria de **Santos JC, Silveira FAO & Fernandes GW**, foi submetido para publicação na **Evolutionary Ecology**.

- **Capítulo 2.** *Um padrão inesperado de oviposição preferencial e performance larval de *Asphondylia microcapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) em ramos médios de *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae).* Assim como no capítulo anterior, este capítulo teve como objetivo central testar as predições sobre preferência e performance da HVP (Price 1991) usando a galha foliar *Asphondylia microcapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) e a planta hospedeira *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae) como modelo. A oviposição preferencial e performance larval de *A. microcapillata* e os fatores de mortalidade do tipo “top-down” atuando no controle populacional desta espécie de inseto galhador foram avaliados por três anos consecutivos. O manuscrito deste estudo **“Pattern of attack of a galling herbivore reveals an unexpected preference-performance linkage on medium-sized resource”**, de autoria de **Santos JC, Silveira FAO, Pereira EC & Fernandes GW**, foi submetido para publicação na **Basic and Applied Ecology**.

- **Capítulo 3.** *Associação interespecífica de insetos galhadores (Diptera: Cecidomyiidae) em relação ao tamanho de ramos e entre indivíduos de Bauhinia brevipes Vog. (Fabaceae).* Este capítulo teve como objetivo central testar associação interespecífica entre os insetos galhadores *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e uma espécie não identificada de galha de ramo em nível de tamanho de ramo e entre indivíduos de *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae). A principal pergunta deste estudo foi: pode uma espécie de inseto galhador afetar na oviposição preferencial e na performance larval de outra espécie de insetos galhador? O manuscrito deste estudo “**Interspecific association of gall-forming species among shoot-size and shrubs of Bauhinia brevipes**”, de autoria de Santos JC & Fernandes GW, foi submetido para publicação na **Acta Oecologica**.

8. Referências bibliográficas

- Cornelissen TG, Fernandes GW. 1998. Plant Hypersensitivity against tissue invasive insects: *Bauhinia brevipes* and *Contarinia* sp. interaction. In: Csóka G, Mattson WJ, Stone GN & Price PW (eds) The biology of gall inducing arthropods. US Department of Agriculture, North Carolina.
- Cornelissen TG, Fernandes GW. 2001a. Defense, growth and nutrient allocation in the tropical *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Austral Ecol* 26: 246-253.
- Cornelissen TG, Fernandes GW. 2001b. Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Trees* 15: 236-241.
- Cornelissen TG, Fernandes GW. 2001c. Patterns of attack by herbivores on the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae): vigor or chance? *Eur J Entomol* 98: 37-40
- Cornelissen TG, Madeira BG, Allain LR, Lara ACF, Araújo LM, Fernandes GW. 1997. Multiples responses of insect herbivores to plant vigor. *Cien Cult* 49: 285-288.
- Cornelissen TG, Negreiros D, Fernandes GW. 2002. Plant resistance against gall-forming insects: the role of hypersensitivity. In Wagner MR, Clancy KM, Lieutier F (eds) Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Denno RF, McClure MS, Ott JR. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Ann Rev Entomol* 40: 297-331.
- Fernandes GW, Cornelissen TG, Lara TAF, Isaias RMS. 2000. Plants fight gall formation: hypersensitivity. *Cien Cult* 52: 49-54.
- Fernandes GW, Duarte H, Lüttge U. 2003. Hypersensitivity of *Fagus sylvatica* L. against leaf galling insects. *Trees* 17: 407-411.
- Fernandes GW, Negreiros D. 2001. The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. *Ecol Entomol* 26: 46-55.
- Fernandes GW, Price PW. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia* 76: 161-7.
- Fernandes GW, Price PW. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90: 14-20.
- Fernandes GW. 1987. Gall forming insects: their economic importance and control. *Rev Bras Entomol* 31: 379-398.
- Fernandes GW. 1998. Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environ Entomol* 27: 260-267.
- Harris KM. 2002. A review of the Cecidomyiidae (gall midge) that are important pest of world food crops. *Atti dell'Accademia Nazionale Italiana di Entomologia* 1: 97-106.

- Jaenike J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoret Pop Biol* 14, 350–356.
- Karban R, Baldwin IT. 1997. *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago. 319p.
- Lewinsohn TM, Novotny V, Basset Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Ann Rev Ecol, Evol Syst* 36: 597–620.
- Price PW, Abrahamson WG, Hunter MD, Melika G. 2004. Using gall wasps on oaks to test broad ecological concepts. *Conserv Biol* 18: 1406-1416.
- Price PW. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244-251.
- Price PW. 1997. *Insect Ecology*, 3rd edn. Wiley. New York.
- Price, PW, Ohgushi T, Roininen H, Ishihara M, Craig TP, Tahvanainen J, Ferrier SM. 2004. Release of phylogenetic constraints through low resource heterogeneity: the case of gall-inducing sawflies. *Ecol. Entomol* 29: 467-481.
- Raman A, Schaefer CW, Withers TM. 2005. *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. New Hampshire: Science Publishers, Inc.
- Shorthouse JD, Wool D, Raman A. 2005. Gall-inducing insects – Nature’s most sophisticated herbivores. *Basic Appl Ecol* 6: 407-411.
- Thompson JN. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol Exp Appl* 47: 3-14.
- Yukawa J, Rohfritsch O. 2005. Biology and ecology of gall-inducing Cecidomyiidae (Diptera). In: Raman A, Schaefer CW, Withers TM (eds.). *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. New Hampshire: Science Publishers, Inc. p. 273-304.

Capítulo 1

Oviposição preferencial e performance larval de *Schizomyia macrocapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) em ramos longos *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae)

Resumo

A Hipótese do Vigor de Plantas (HVP) propõe que a seleção natural sobre a oviposição de fêmeas resulta em alto “*fitness*” de larvas em módulos de plantas mais longos e vigorosos. Por seis anos consecutivos, as predições de HVP foram testadas investigando o efeito do tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) na oviposição preferencial e sobrevivência larval da galha foliar *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae). Além disso, foram analisados os efeitos de fatores de mortalidade do tipo “*bottom-up*” e “*top-down*” sobre a galha foliar. Ramos curtos foram sempre mais abundantes enquanto ramos longos foram raros. No entanto, a porcentagem de ramos galhados por *S. macrocapillata* foi até 10 vezes maiores em ramos longos de *B. brevipes*, corroborando a predição de preferência da HVP. *S. macrocapillata* parece usar uma estratégia de “*sobre-atacar*” ramos longos que maximizou a preferência, e consequentemente aumentou a performance nestes ramos. A hipersensitividade (efeito “*bottom-up*”) representou mais de 90% da mortalidade larval de *S. macrocapillata*, deixando poucas galhas disponíveis para serem encontradas e mortas por inimigos naturais (efeito “*top-down*”). Os resultados parcialmente suportaram a predição de performance da HVP: 1) a sobrevivência observada foi maior do que a esperada em ramos longos, e 2) a razão sobrevivência por ramos foi positivamente relacionada com tamanho de ramos apenas em dois anos. Então, encontrou-se uma relação entre preferência da fêmea e performance larval em ramos longos, pelo menos para alguns anos.

Palavras-chave: Forças “*Bottom-up*” e “*top-down*”, herbivoria, seleção de planta hospedeira, insetos galhadores, fatores de mortalidade, Hipótese de Vigor de Plantas, cerrado.

Abstract

The Plant Vigor Hypothesis (PVH) proposes that natural selection on female oviposition choice results in a higher fitness of larvae on more vigorous and larger plant modules. For six consecutive years we tested the PVH predictions by investigating the effect of shoot size of *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) on the oviposition preference and offspring survival of the gall-midge *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae). Additionally, we analyzed the effects of bottom-up and top-down mortality forces on the gall-midge. Smaller shoots were always more abundant while longer shoots were rare. Nevertheless, the percent of attack by *S. macrocapillata* was up to 10 times greater on the largest shoots of *B. brevipes*, corroborating the preference prediction of the PVH. *S. macrocapillata* should use a strategy of over-attack on larger shoots that maximized the preference, and consequently increased the performance on these shoots. The hypersensitive reaction (bottom-up effect) accounted for more than 90% larval mortality of *S. macrocapillata*, making available few galls to be found and killed by natural enemies (top-down effect). Our results partially support the performance prediction of the PVH: 1) the observed survival was higher than expected on longer shoots, and 2) the ratio of survival per shoot was positively related with shoot length only in two years. Thus, we found a link between female preference and larval performance on large-sized shoots, at least in some years.

Key-words: Bottom-up and top-down forces, herbivory, host plant selection, insect galls, mortality factors, Plant Vigor Hypothesis, Brazilian savanna.

1. Introdução

Um dos objetivos atuais da ecologia entre insetos e plantas é a compreensão dos fatores seletivos que favorecem o uso de plantas hospedeiras por insetos herbívoros. Neste sentido, a relação entre preferência e performance é a chave para se entender a ecologia evolutiva de herbívoros (veja Thompson 1988). A preferência de insetos herbívoros por espécies de plantas hospedeiras, por indivíduos dentro da mesma espécie, ou por caracteres da planta hospedeira, como o tamanho dos módulos; podem influenciar a sobrevivência, distribuição e abundância de herbívoros. Além disso, a dinâmica populacional de insetos fitófagos pode ser influenciada por forças do tipo “top-down”, como inimigos naturais (Bernays & Graham 1988), e por forças “bottom-up”, como por limitação de recurso (Price 1990). Neste campo de estudo foram propostas diversas hipóteses para se compreender os padrões de ataque e distribuição de insetos herbívoros sobre plantas hospedeiras (Price 1997).

Para insetos galhadores, a reprodução do inseto adulto e a sobrevivência larval dependem da oviposição da fêmea em tecidos adequados da planta hospedeira (Abrahamson & Weis 1987). A *Hipótese do Vigor de Plantas* (HVP; Price, 1991) prediz que insetos herbívoros selecionarão preferencialmente, plantas ou módulos de plantas maiores e que crescem mais vigorosamente, onde a sobrevivência da prole será maior. As predições da HVP foram testadas amplamente em diversos ecossistemas ao redor do mundo, sendo esta hipótese foi corroborada completamente em alguns estudos (Price et al. 1987ab, Craig et al. 1989, Kimberling et al. 1990, Price & Ohgushi 1995, Stein & Price 1995, Woods et al. 1996, Carr et al. 1998, Inbar et al. 2001, Bruyn et al. 2002), parcialmente corroborada em outros estudos (Cornelissen et al. 1997, Prado & Vieira 1999, Cornelissen & Fernandes 2001c, Fritz et al. 2000, Ferrier & Price 2004), ou refutada completamente (Bruyn 1995, Faria & Fernandes 2001, Rehill & Schultz 2001). Faria & Fernandes (2001) argumentam que a quantidade de recursos tem sido geralmente superestimada em classes de ramos grandes. Eles demonstraram que a alta taxa de ataque de fêmeas de *Baccharopelma dracunculifoliae* (Hemiptera: Psyllidae) em ramos maiores de *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) foi devido à maior disponibilidade de recursos (folhas) em ramos

maiores, comparados com ramos menores. Portanto, quanto eles incorporaram a quantidade de recurso para estimar a probabilidade de ataque, a preferência para ramos maiores desapareceu (Faria & Fernandes 2001).

Bauhinia brevipes Vogel (Fabaceae) é uma espécie de arbusto comum nos cerrados e que suporta vasta e variada fauna de insetos herbívoros (Cornelissen et al. 1997, Cornelissen & Fernandes 1998, 2001c). Devido a essas características, este sistema parece ser um excelente modelo para estudos sobre a preferência e a performance de insetos galhadores e para se entender padrões de ataque de herbívoros em geral. Por seis anos consecutivos, o ataque e a sobrevivência da espécie de galha foliar *Schizomyia macrocapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) (Maia & Fernandes 2005) que induz galhas foliares em *B. brevipes* foram estudados detalhadamente. Estudos anteriores falharam em encontrar uma relação positiva entre oviposição preferencial de fêmea e performance larval de *S. macrocapillata* para ramos maiores e mais vigorosos de *B. brevipes* (Cornelissen et al. 1997, Fernandes 1998, Cornelissen & Fernandes 2001c). Para *Asphondylia microcapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) (Maia & Fernandes 2005) uma outra espécie de inseto galhador atacando folhas de *B. brevipes*, e para uma espécie de geometrídeo, herbívoro de vida livre, não houve um padrão de preferência para ramos maiores de *B. brevipes* (Cornelissen et al. 1997). Folhas novas de *B. brevipes* ocorrem uma única vez ao ano, e este cecidomyiídeo, como outras espécies de insetos galhadores, requer folhas imaturas e em expansão para a indução de suas galhas. Em *B. brevipes*, a qualidade e a quantidade de recursos da planta hospedeira para galhadores estão disponíveis apenas durante um curto período do ano (Fernandes 1998, Silveira et al. 2007). De fato a qualidade do recurso é essencial para preferência e performance de insetos galhadores. Por exemplo, Cornelissen & Fernandes (2001ab) demonstraram que folhas maduras de *B. brevipes* tiveram concentrações maiores de taninos do que folhas jovens, e folhas jovens foram aproximadamente 60% mais provável ser atacadas por herbívoros do que folhas maduras.

O objetivo deste estudo foi testar a Hipótese do Vigor de Plantas formulada por Price (1991) visando responder às seguintes questões: i) qual o efeito do tamanho do ramo de *B.*

brevipes na oviposição preferencial de fêmeas de *S. macrocapillata*? e ii) qual o efeito do tamanho do ramo de *B. brevipes* na sobrevivência larval de *S. macrocapillata*? Assim, espera-se segundo as predições da HVP que a indução de galhas e sobrevivência das mesmas seja significativamente maior em ramos mais longos comparado a ramos pequenos. Além disso, analisou-se os efeitos de fatores de mortalidade “bottom-up” e “top-down” na sobrevivência de *S. macrocapillata* ao longo das classes de tamanho de ramos de *B. brevipes*.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação Ecológica de Pirapitinga (EEP) do IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais, sudeste do Brasil (Fig. 1A-C). A EEP é uma ilha artificial de 1.100ha, construída em 1965 na Represa Hidrelétrica de Três Marias entre as coordenadas (18°20'S - 18°23'S e 45°17'W - 45°20'W), a uma altitude compreendida entre 570 e 630 metros acima do nível do mar (Azevedo et al. 1987). O clima nesta região é tropical, tipo Aw segundo a classificação de Köppen, com uma estação seca longa entre maio e setembro e uma estação chuvosa entre outubro e abril (Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001). A média de temperatura varia entre 21 e 25°C e a média anual de precipitação é de 1.200mm, com chuvas no verão e invernos secos (veja Silveira et al. 2007). A vegetação da EEP é formada por cerrado com três tipos de fisionomias vegetais: campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerradão (veja Azevedo et al. 1987, Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001). Na EEP predominam os solos do tipo latossolo vermelho escuro distrófico A moderado, com textura muito argilosa, fase cerrado, relevo suave ondulado (Azevedo et al. 1987) (Fig. 1D-F).

2.2. O sistema *Bauhinia brevipes* e herbívoros associados

Bauhinia brevipes Vog. (Fabaceae) é um arbusto que alcança até 3 m de altura, é abundante no cerrado, mas também encontrada na caatinga, sendo a espécie distribuída nos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Piauí, Rondônia, São

Paulo e Tocantins (Vaz & Tozzi 2003) (Fig. 2A). *B. brevipes* é uma espécie decídua, com a queda foliar entre maio e agosto, em setembro os indivíduos apresentaram-se sem folhas e novos brotamentos ocorrem sincronicamente em outubro, coincidindo com o aumento da umidade relativa do ar (Silveira et al. 2007). Folhas novas são produzidas até o final das chuvas, em março. *B. brevipes* é polinizada por morcegos, a floração ocorre entre junho e setembro e o pico de frutificação entre setembro e outubro. O valor do potencial hídrico do xilema (Ψ_x) de *B. brevipes* foi menor do que -1,0 MPa, sugerindo a presença de um sistema radicular superficial e de deciduidade como pré-requisito para restabelecimento do balanço hídrico. Essas duas condições foram essenciais para a floração e brotamento dos indivíduos de *B. brevipes* na seca (Silveira et al. 2007).

Bauhinia brevipes é atacada por sete espécies de insetos galhadores. Três espécies de galhas (Diptera: Cecidomyiidae) atacam as folhas da planta hospedeira: *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata*, e uma nova espécie ainda não identificada (veja Maia & Fernandes 2005). As galhas mais abundantes em *B. brevipes* são induzidas por *S. macrocapillata* e *A. microcapillata*. Quatro espécies de insetos galhadores atacam os ramos de *B. brevipes*: uma Cecidomyiidae, uma Lepidoptera e duas espécies de Curculionidae (Coleoptera) (Cornelissen et al. 1997, 2002, Cornelissen & Fernandes 1998, 2001c). *B. brevipes* também é atacada por espécies de insetos herbívoros de vida livre como: *Pantomorus* sp. (Coleoptera: Curculionidae), *Naupactus lar* (Coleoptera: Curculionidae) (Cornelissen & Fernandes 2001c, Cornelissen et al. 2002), uma espécie não identificada de Geometridae (Lepidoptera) (Cornelissen et al. 1997), quatro espécies de gafanhotos (Acrididae), e oito espécies de térmitas (Murcia et al. 2007).

Este capítulo focalizou nas galhas de *S. macrocapillata* que são esféricas, de coloração avermelhado-laranja e com uma única câmara induzida na superfície adaxial das folhas de *B. brevipes* (Maia & Fernandes 2005, Fig. 2B-E). A planta hospedeira *B. brevipes* reage fortemente, através de uma rápida e letal resposta, à indução de galhas de *S. macrocapillata* (Fig. 2F). A hipersensitividade é uma resposta de defesa do hospedeiro que envolve alterações

bioquímicas, fisiológicas, morfológicas e histológicas, acumulação de compostos fenólicos como as fitoalexinas, produção de metabólicos tóxicos, redução de oxigênio e água nos tecidos vegetais. Tal reação culmina com a necrose do tecido vegetal invadido e subsequente localização, inativação e morte do agente indutor. A hipersensitividade é verificada assim como uma mancha circular marrom circundando o sítio de oviposição do inseto galhador (Fernandes et al. 2000) (Fig. 2F). A hipersensitividade (também relatada como reação da hipersensitividade por Fernandes 1990) contra a formação da galha é o mais importante fator de mortalidade do tipo “bottom-up” produzido pela planta hospedeira que influencia na dinâmica populacional de *S. macrocapillata* (Fernandes 1998). Aproximadamente 90% das tentativas de induzir galhas são bloqueadas pela hipersensitividade (Cornelissen & Fernandes 1997, Cornelissen et al. 2002). Uma vez que a galha representa um forte dreno de recursos da planta hospedeira, a exclusão da galha na fase inicial de desenvolvimento resulta em um decréscimo potencial no impacto da galha poderia ter sobre planta hospedeira (Fernandes 1990).

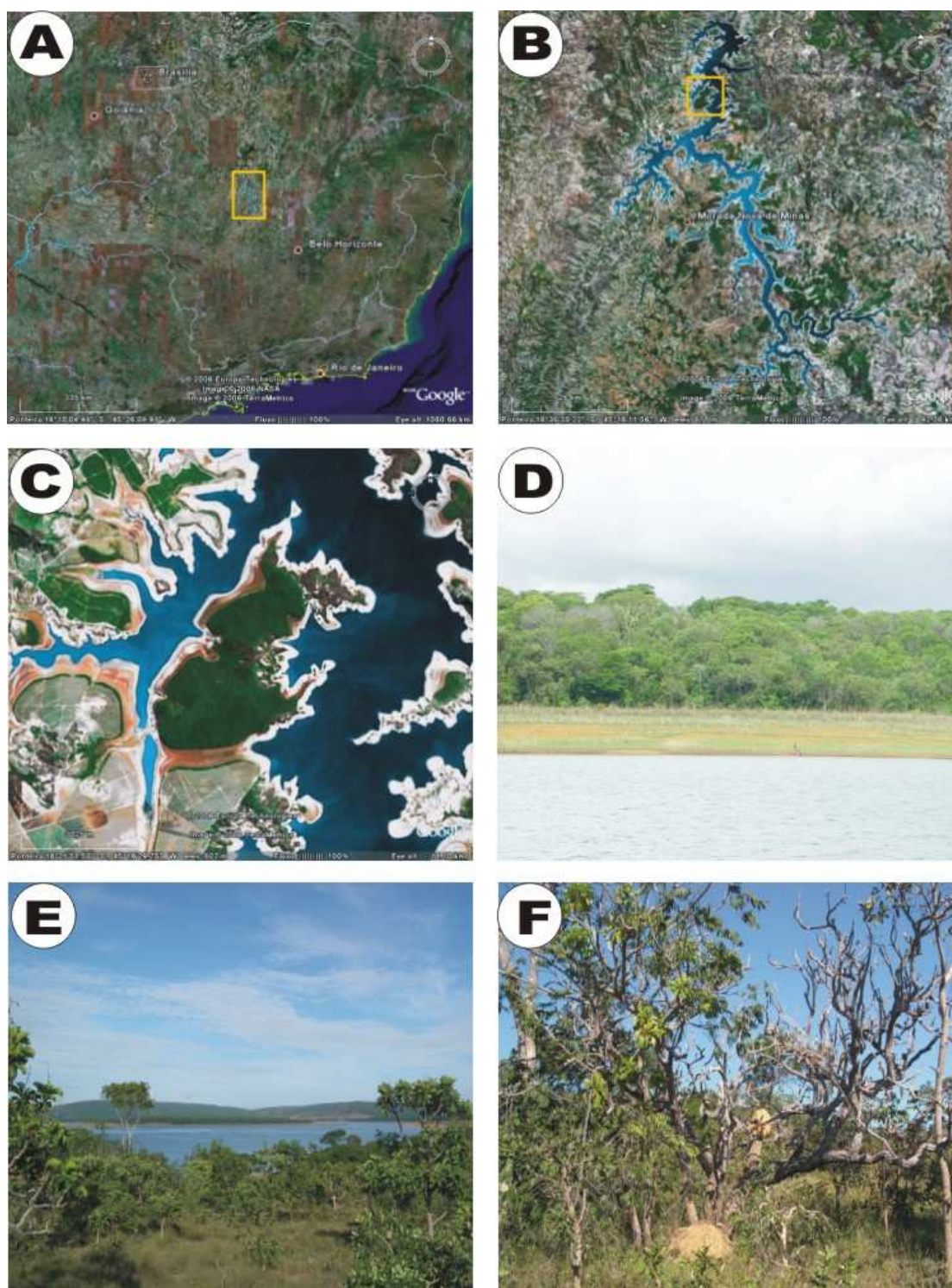


Figura 1 – Área de estudo, Estação Ecológica de Pirapitinga - EEP, IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais (A-F). 1A. Foto aérea de Minas Gerais, área de estudo em destaque no retângulo amarelo*; 1B. Foto aérea do reservatório da Represa Hidrelétrica de Três Marias, MG, área de estudo em destaque no retângulo amarelo*; 1C. Foto aérea da EEP* em evidência ao centro; 1D. Cerradão da EEP; 1E,F. Vegetação de cerrado da EEP. (*Fonte: Google Earth[®] versão 4.0.1693, 2006).

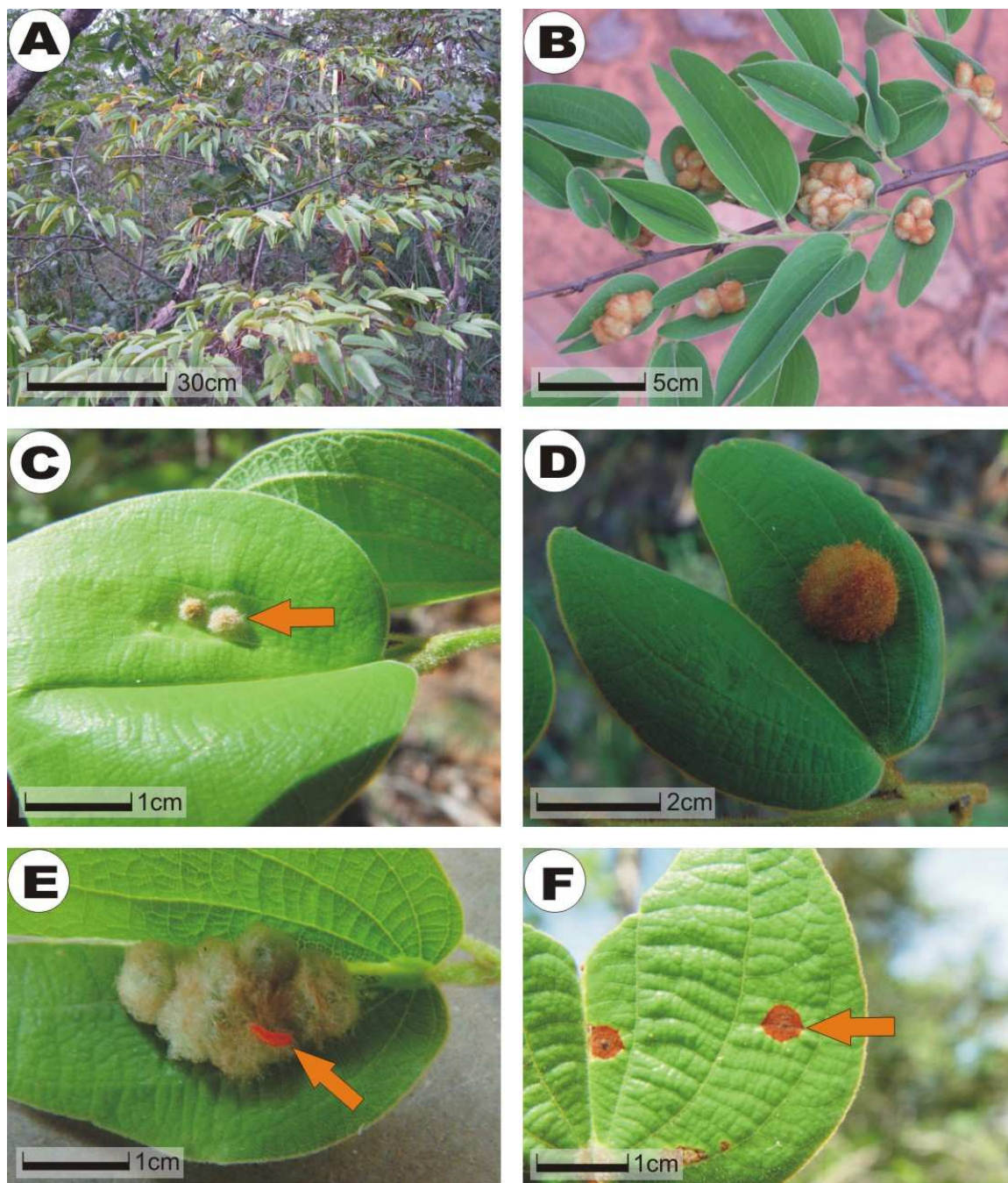


Figura 2 – Planta hospedeira *Bauhinia brevipes* e galhas induzidas por *Schizomyia macrocapillata* (A-F), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. 1A. Indivíduo de *B. brevipes* no campo; 1B. Ramos galhados de *B. brevipes* por *S. macrocapillata*; 1C. Galha de *S. macrocapillata* (estágio inicial) em uma folha de *B. brevipes* (indicado pela seta); 1D. Galha de *S. macrocapillata* (estágio avançado) em uma folha de *B. brevipes*; 1E. Larva de *S. macrocapillata* sobre uma galha (indicado pela seta); 1F. Reação de hipersensitividade em uma folha de *B. brevipes* após a oviposição de uma fêmea de *S. macrocapillata* (indicado pela seta).

2.3. Amostragem e análises estatísticas

Os padrões de preferência e performance de *S. macrocapillata* foram determinados por um período de seis anos (1999-2004), selecionando aleatoriamente até 25 ramos da copa dos mesmos 159 indivíduos de *B. brevipes* previamente marcados. Eventualmente alguns indivíduos não possuíam 25 ramos, no entanto, os ramos destes indivíduos também foram amostrados. Folhas novas de *B. brevipes* foram produzidas no início da estação chuvosa, meio de outubro, quando *S. macrocapillata* teve a oportunidade de ovipor e induzir galhas na planta hospedeira. Posteriormente, os ramos foram coletados no início de dezembro de cada ano, em um único dia, quando os ramos e galhas estavam desenvolvidos e crescidos. Todos os ramos foram ensacados, numerados e levados para o laboratório onde foram medidos seus comprimentos, número total de folhas, número total de galhas e de folhas galhadas. Além disso, foram quantificadas folhas atacadas por espécies de herbívoros mastigadores de vida livre, com folhas acima de 20% de área foliar consumida pelos mesmos e também foi quantificada a abundância de outras espécies de insetos galhadores, colocadas em uma única categoria “outros insetos galhadores”. O número total de galhas de *S. macrocapillata* foi representando pelo somatório de galhas mortas por hipersensitividade mais aquelas galhas sobreviveram ou que foram mortas por outros fatores de mortalidade. O termo “preferência” foi definido como uma oviposição não-aleatória, quando os recursos da planta hospedeira são oferecidos simultaneamente para o inseto e o termo “performance” foi definido como uma medida de sobrevivência da prole (ovos, larvas ou pupa), crescimento ou reprodução (Singer 1986, Thompson 1988).

Para testar a relação entre preferência e performance dos insetos galhadores, os ramos foram divididos em classes de 3 cm, baseado em estudos anteriores desse sistema (veja Cornelissen & Fernandes 2001c) e, portanto, seguindo um mesmo padrão para que os resultados desse estudo pudessem ser comparados àqueles resultados dos estudos anteriores. A oviposição preferencial foi estimada quantificando-se a abundância de galhas, o número de ramos galhados e folhas galhadas, enquanto a performance larval foi estimada quantificando a proporção de larvas que sobreviveram. Como muitas vezes o que influencia o ataque do inseto galhador é a

quantidade de recurso presente na planta hospedeira, a preferência e performance foram determinadas por dois modelos, baseado em Faria & Fernandes (2001):

Modelo (a) Estimando a preferência e performance baseado na distribuição da abundância de ramos – Neste modelo o número de ramos em cada classe de comprimento do ramo de *B. brevipes* foi considerado como um indicador do vigor da planta e sua distribuição foi usada para encontrar a distribuição estimada de galhas (Price 1991). Seja P_a a probabilidade de um ramo ou folha qualquer ser galhada, onde:

$$P_a = \frac{\text{Soma de } G \text{ na amostra}}{\text{Soma de ramos na amostra}}$$

G pode ser definido como ramos galhados, folhas galhadas, número de galhas ou sobrevivência larval. Assim, a razão entre G e o total de ramos em uma amostra é definida como uma medida da probabilidade de ataque ou de sobrevivência P_a . Se uma determinada classe i é constituída de X ramos, então XP_a ramos estarão galhados (veja Faria & Fernandes 2001).

Modelo (b) Estimando a preferência e performance baseado na distribuição da abundância de recurso (folhas) – Uma vez que os meristemas foliares são necessários para a formação da galha, o número de folhas em cada classe de tamanho de ramos de *B. brevipes* foi considerado como uma medida da disponibilidade de recurso. Assim, uma única folha foi considerada a menor unidade de recurso disponível a ser usada para a oviposição por uma fêmea de *S. macrocapillata*. Portanto, neste caso, o número de folhas em cada classe de tamanho de ramos foi usado para estimar o ataque ou oviposição preferencial. Seja P_b a probabilidade de uma folha qualquer ser galhada, onde:

$$P_b = \frac{\text{Soma de } G \text{ na amostra}}{\text{Soma de folhas na amostra}}$$

G pode ser definido como folhas galhadas, galhas ou sobrevivência larval. Assim, a razão entre G e o total de folhas em uma amostra é definida como uma medida da probabilidade de ataque ou de sobrevivência P_b . Se uma determinada classe i é constituída de Y folhas, então YP_b folhas serão galhadas, por exemplo (veja Faria & Fernandes 2001).

A razão para se usar o *modelo b*, o qual estima a probabilidade através da abundância da folhas em cada classe de ramos, foi primeiramente para se incorporar à quantidade de recurso nas análises de preferência. Secundariamente foi para se comparar os resultados obtidos pelo *modelo b* como aqueles obtidos pelo *modelo a*. A preferência de *S. macrocapillata* por ramos longos de *B. brevipes* foi testada comparando-se as distribuições observadas e esperadas ao longo das classes de tamanho dos ramos usando o teste de Qui-quadrado (veja Faria & Fernandes 2001). A performance de *S. macrocapillata* foi medida pela sobrevivência das larvas em cada classe de tamanho dos ramos de *B. brevipes* e sua distribuição comparada também usando o teste de Qui-quadrado (STATISTICA 6.0 StatSoft 2001). Classes de ramos menos representadas foram combinadas para formar uma classe contendo no mínimo cinco ramos ou folhas por classe na distribuição esperada (Zar 1996). Diferenças na distribuição entre ramos galhados ou folhas galhadas com ramos não galhados ou folhas não galhadas foram comparadas usando o teste U de Mann-Whitney (veja Prado & Vieira 1999, STATISTICA 6.0 StatSoft 2001).

Dados sobre a sobrevivência larval e fatores de mortalidade foram comparados com dados da preferência de fêmeas para se testar a relação entre preferência e performance. Fatores de mortalidade, ambos “top-down” e “bottom-up”, atuando sobre a performance de *S. macrocapillata* foram agrupados nas seguintes categorias: parasitoidismo, predação, patógenos, hipersensitividade e fatores desconhecidos (veja Fernandes & Price 1992). Para se entender o efeito da mortalidade nas classes de tamanho de ramos, todos os fatores foram agrupados em classes de 3 cm (veja Fernandes 1998) e então a distribuição destes fatores de mortalidade comparada com a distribuição da preferência e performance de *S. macrocapillata*.

A relação entre a proporção de ataque e as classes de tamanho de ramo foi testada através

de regressão linear simples (Zar 1996; STATISTICA 6.0 StatSoft 2001). Número de galhas, sobrevivência e taxas de fatores de mortalidade foram divididos pelo número de ramos e de folhas em cada classe de tamanho de ramos na tentativa de se eliminar o efeito da abundância de ramos e folhas em cada classe e para se eliminar o efeito de ramos maiores terem maior probabilidade de serem atacados (Gonçalves-Alvim et al. 1999, Cornelissen & Fernandes 2001c). Posteriormente, essas razões (número de galhas/ramos, por exemplo) foram relacionadas com as classes de tamanho de ramo através de regressão linear simples (Zar 1996, STATISTICA 6.0 StatSoft 2001).

3. Resultados

3.1. Distribuição de recurso e porcentagem de ataque

Foram amostradas 106.019 folhas em 15.202 ramos de *B. brevipes* durante seis anos consecutivos de estudo. De um total de 29.874 ataques de *S. macrocapillata* registrados sobre as folhas da planta hospedeira, 1.302 ataques (4,36%) resultaram em galhas desenvolvidas em insetos adultos, 27.634 ataques (92,50%) tiveram a formação e desenvolvimento das galhas inibidos pela hipersensitividade da planta hospedeira e 938 ataques (3,14%) tiveram galhas desenvolvidas, mas que foram mortas por fatores de mortalidade como predação, patógenos e parasitóides. Aproximadamente 54% do total de ramos foram galhados, enquanto aproximadamente 15% do total das folhas foram galhadas (Tabela 1). Encontrou-se uma média de três galhas de *S. macrocapillata* por folha galhada de *B. brevipes* ($2,91 \pm 3,16$, $\bar{x} \pm EP$; variação entre: 1 e 27 galhas por folha; $n = 447$). A abundância de galhas, número de ramos galhados e folhas galhadas foram maiores em 1999 com tendência de diminuir ao longo do período de estudo. Em 2004, o número de ramos galhados diminui cerca de três vezes, enquanto número de folhas galhadas e o número de galhas cerca de quatro vezes em comparação ao ano de 1999 (Tabela 1). Folhas atacadas por insetos de vida livre representaram aproximadamente um terço da quantidade total de folhas (Tabela 1).

Tabela 1 – Número total de ramos e folhas, e sua respectiva abundância e porcentagem de ramos galhados e folhas galhadas por *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. A categoria “folhas atacadas” representa abundância e porcentagem de folhas atacadas por espécies de insetos herbívoros de vida livre.

| Anos | Ramos | Ramos galhados | Folhas | Folhas galhadas | Folhas atacadas |
|--------------|---------------|-----------------------|----------------|------------------------|------------------------|
| 1999 | 2.893 | 2.170 (75,01%) | 21.869 | 4.822 (22,05%) | 9.359 (42,80%) |
| 2000 | 2.180 | 1.316 (60,37%) | 14.926 | 2.563 (17,17%) | 4.686 (31,39%) |
| 2001 | 2.720 | 1.875 (68,93%) | 17.228 | 3.583 (20,80%) | 7.107 (41,25%) |
| 2002 | 2.599 | 1.254 (48,25%) | 18.623 | 2.103 (11,29%) | 4.018 (21,58%) |
| 2003 | 2.409 | 871 (36,16%) | 15.949 | 1.332 (8,35%) | 2.570 (16,11%) |
| 2004 | 2.401 | 793 (33,03%) | 17.424 | 1.157 (6,64%) | 2.134 (12,25%) |
| Total | 15.202 | 8.279 (54,46%) | 106.019 | 15.560 (14,68%) | 29.874 (28,18%) |

Ramos menores foram sempre mais abundantes enquanto ramos maiores foram mais raros na “população” de ramos (Fig. 3). No entanto, a porcentagem de ramos galhados e folhas galhadas por fêmeas de *S. macrocapillata* foi positivamente relacionada com o aumento do tamanho do ramo (Fig. 3). A porcentagem de ramos galhados por *S. macrocapillata* em classes de ramos longos foi de 2 a 10 vezes maior do que em classes de ramos pequenos (1999 – $r^2 = 0,64$ gl = 10 $F = 17,959$ $p < 0,01$; 2000 – $r^2 = 0,61$ gl = 11 $F = 17,307$ $p < 0,01$; 2001 - $r^2 = 0,65$ gl = 8 $F = 15,069$ $p < 0,01$; 2002 - $r^2 = 0,81$ gl = 11 $F = 45,887$ $p < 0,0001$; 2003 - $r^2 = 0,92$ gl = 12 $F = 129,178$ $p < 0,0001$ e 2004 - $r^2 = 0,79$ gl = 14 $F = 53,618$ $p < 0,0001$; Fig. 3). O mesmo padrão foi encontrado para a distribuição do recurso. Folhas de ramos menores foram sempre mais abundantes enquanto folhas de ramos maiores foram mais raras na “população” de ramos (Fig. 4). A porcentagem de folhas galhadas foi de 2 a 4 vezes maior em folhas de ramos longos

do que em folhas encontradas em classes de ramos pequenos (1999 - $r^2 = 0,94$ gl = 10 $F = 165,660$ $p < 0,0001$; 2002 - $r^2 = 0,51$ gl = 11 $F = 11,421$ $p < 0,01$; 2003 - $r^2 = 0,71$ gl = 12 $F = 29,482$ $p < 0,001$ e 2004 - $r^2 = 0,32$ gl = 14 $F = 6,472$ $p < 0,05$; Fig. 4). Este padrão de ataque não foi significativo para folhas galhadas nos anos de 2000 ($r^2 = 0,01$ gl = 11 $F = 0,119$ $p > 0,05$) e em 2001 ($r^2 = 0,17$ gl = 8 $F = 1,592$ $p > 0,05$; Fig. 4). Portanto, conforme a primeira predição da HVP e de maneira geral, a oviposição preferencial de fêmeas de *S. macrocapillata* em ramos longos de *B. brevipes* foi corroborada neste estudo de longa duração.

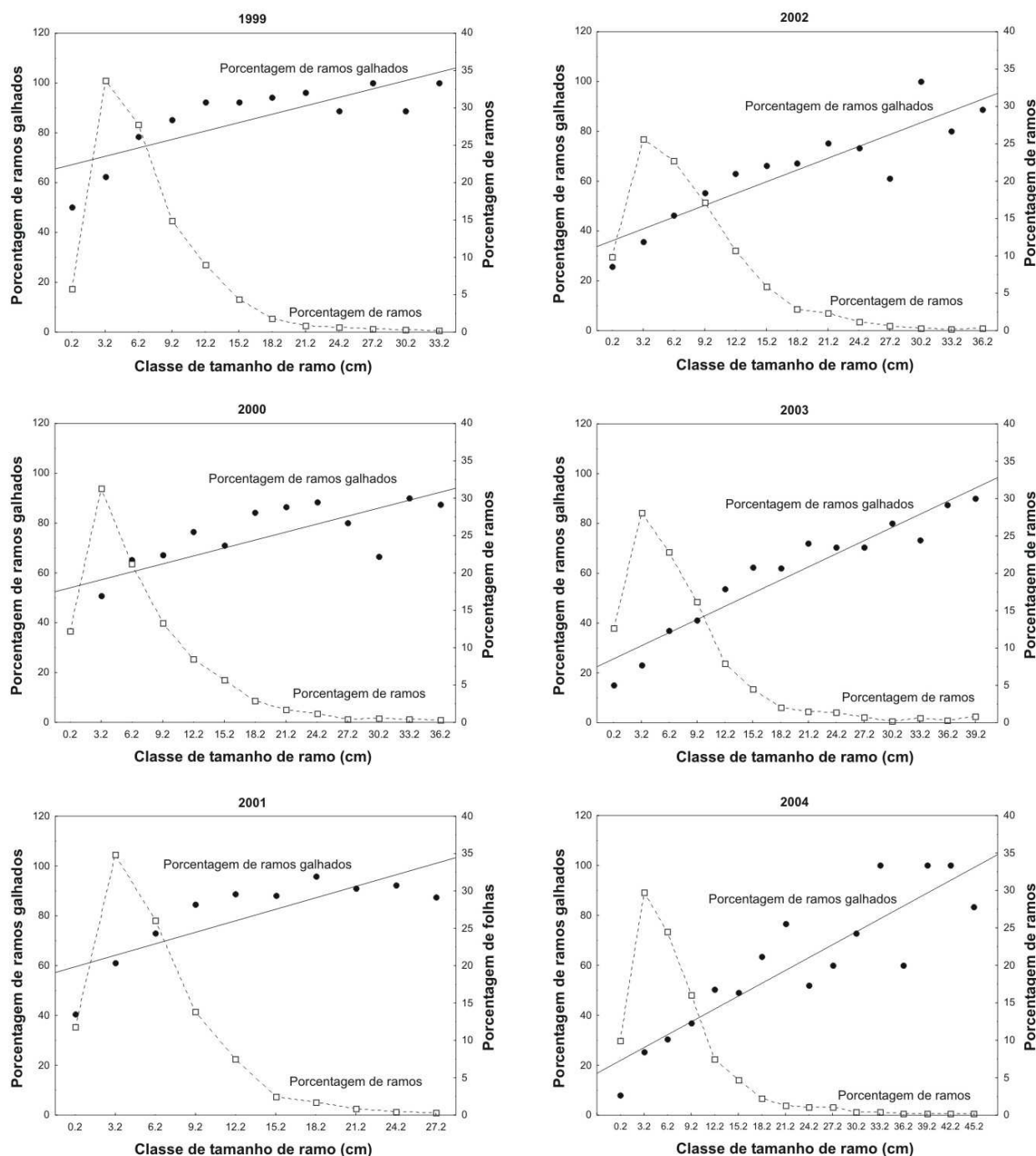


Figura 3 – Porcentagem de ramos galhados por fêmeas de *Schizomyia macrocapillata* e porcentagem de ramos disponíveis em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudos (1999 - 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. A equação da regressão entre a porcentagem de ataque e classes de tamanho de ramos: 1999 - $y = -273,939 + 3,378 * x$; 2000 - $y = -268,679 + 3,195 * x$; 2001 - $y = -406,356 + 4,613 * x$; 2002 - $y = -441,717 + 4,731 * x$; 2003 - $y = -507,005 + 5,274 * x$ e 2004 - $y = -498,235 + 5,150 * x$.

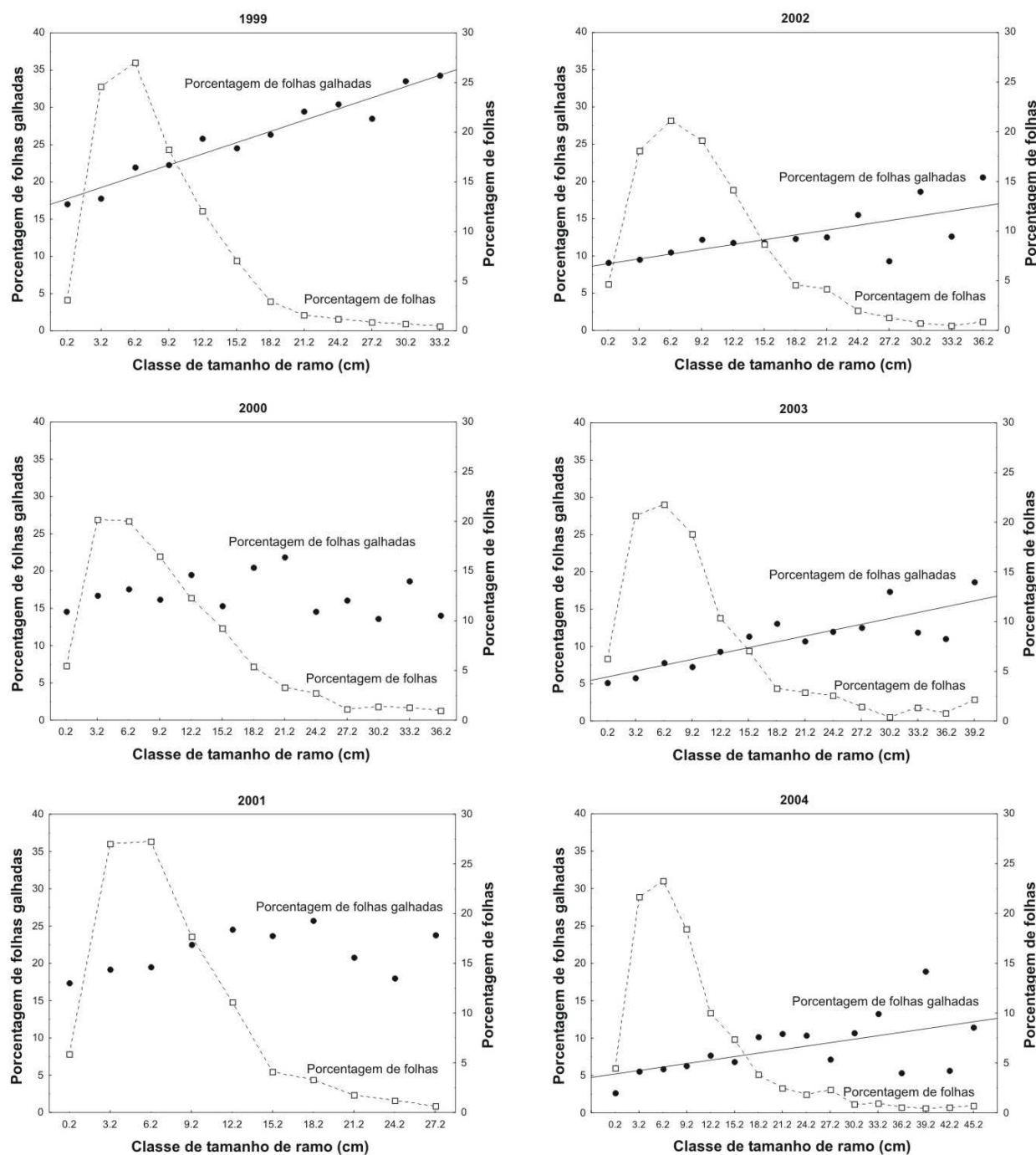


Figura 4 – Porcentagem de folhas galhadas por fêmeas de *Schizomyia macrocapillata* e porcentagem de folhas disponíveis em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudos (1999 - 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. A equação da regressão entre a porcentagem de ataque e classes de tamanho de ramos: 1999 - $y = -134,457 + 1,507 * x$; 2002 - $y = -55,978 + 0,643 * x$; 2003 - $y = -73,244 + 0,784 * x$ e 2004 - $y = -41,818 + 0,465 * x$.

3.2. Preferência observada versus preferência esperada

A análise de oviposição preferencial baseada no *modelo a* (frequência de ramos) mostrou que a distribuição do número de galhas observada em cada classe de tamanho de ramos diferiu significativamente da distribuição do número de galhas esperada por seis anos consecutivos (1999 - $\chi^2 = 3.210,88$ gl = 11 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 1.618,33$ gl = 12 $p < 0,0001$; 2001 - $\chi^2 = 2.531,22$ gl = 9 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 1.668,99$ gl = 12 $p < 0,0001$; 2003 - $\chi^2 = 2.016,98$ gl = 13 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 1.451,55$ gl = 12 $p < 0,0001$; Fig. 5). A mesma tendência foi observado para o número de ramos galhados (1999 - $\chi^2 = 63,11$ gl = 10 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 65,97$ gl = 11 $p < 0,0001$; 2001 - $\chi^2 = 84,04$ gl = 9 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 104,71$ gl = 10 $p < 0,0001$; 2003 - $\chi^2 = 177,75$ gl = 10 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 164,29$ gl = 10 $p < 0,0001$; Fig. 6), e para o número de folhas galhadas (1999 - $\chi^2 = 1.126,13$ gl = 11 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 689,59$ gl = 12 $p < 0,0001$; 2001 - $\chi^2 = 743,90$ gl = 9 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 534,68$ gl = 11 $p < 0,0001$; 2003 - $\chi^2 = 783,49$ gl = 10 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 560,02$ gl = 12 $p < 0,0001$; Fig. 7).

Quando o *modelo b* (frequência de recurso) foi aplicado, a distribuição do número de galhas observada foi significativamente diferente da distribuição do número de galhas esperada em cada classe de tamanho de ramo, para todos os anos de estudo (1999 - $\chi^2 = 552,30$ gl = 11 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 117,17$ gl = 12 $p < 0,0001$; 2001 - $\chi^2 = 347,75$ gl = 9 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 258,73$ gl = 12 $p < 0,0001$; 2003 - $\chi^2 = 384,80$ gl = 13 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 334,58$ gl = 15 $p < 0,0001$; Fig. 8). A mesma tendência foi observado para número de folhas galhadas (1999 - $\chi^2 = 116,80$ gl = 11 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 29,99$ gl = 12 $p = 0,003$; 2001 - $\chi^2 = 43,66$ gl = 9 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 47,10$ gl = 12 $p < 0,0001$; 2003 - $\chi^2 = 142,04$ gl = 13 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 99,90$ gl = 15 $p < 0,0001$; Fig. 9).

A comparação direta entre os resultados obtidos pelo *modelo a* com aqueles obtidos pelo *modelo b* mostrou que não houve nenhuma diferença relevante entre estes modelos. No entanto, apesar dos padrões consistentes mostrados por ambos os modelos, o uso de *modelo b* provê mais informação porque incorpora nas análises a quantidade de recursos de cada classe de comprimento de ramos. Ambos os modelos indicam que a distribuição do ataque observado foi

sempre menor do que a distribuição do ataque esperada nas classes de ramos pequenos. Por outro lado, a partir da classe de 9 cm houve uma inversão de tendência. Nas classes de ramos longos a distribuição do ataque observado foi sempre maior do que a distribuição do ataque esperado para estas classes de tamanho de ramo (classes de tamanho de ramo entre 9,2 e 45,2 cm) (veja modelo generalizado na Fig. 12).

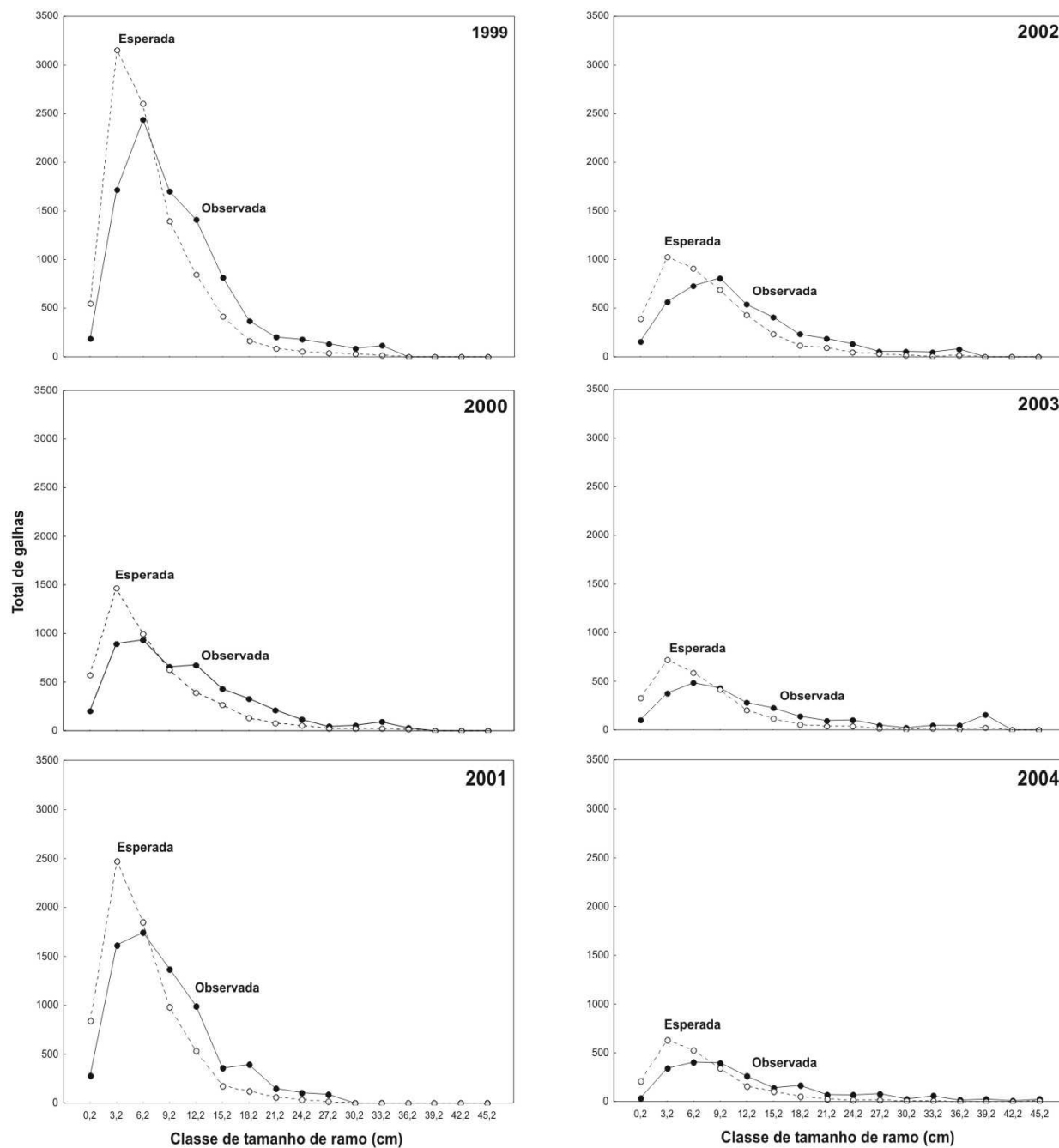


Figura 5 – Distribuição observada e esperada do número total de galhas de *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudo (1999-2004), usando o *Modelo a* – preferência estimada a partir da distribuição de ramos em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

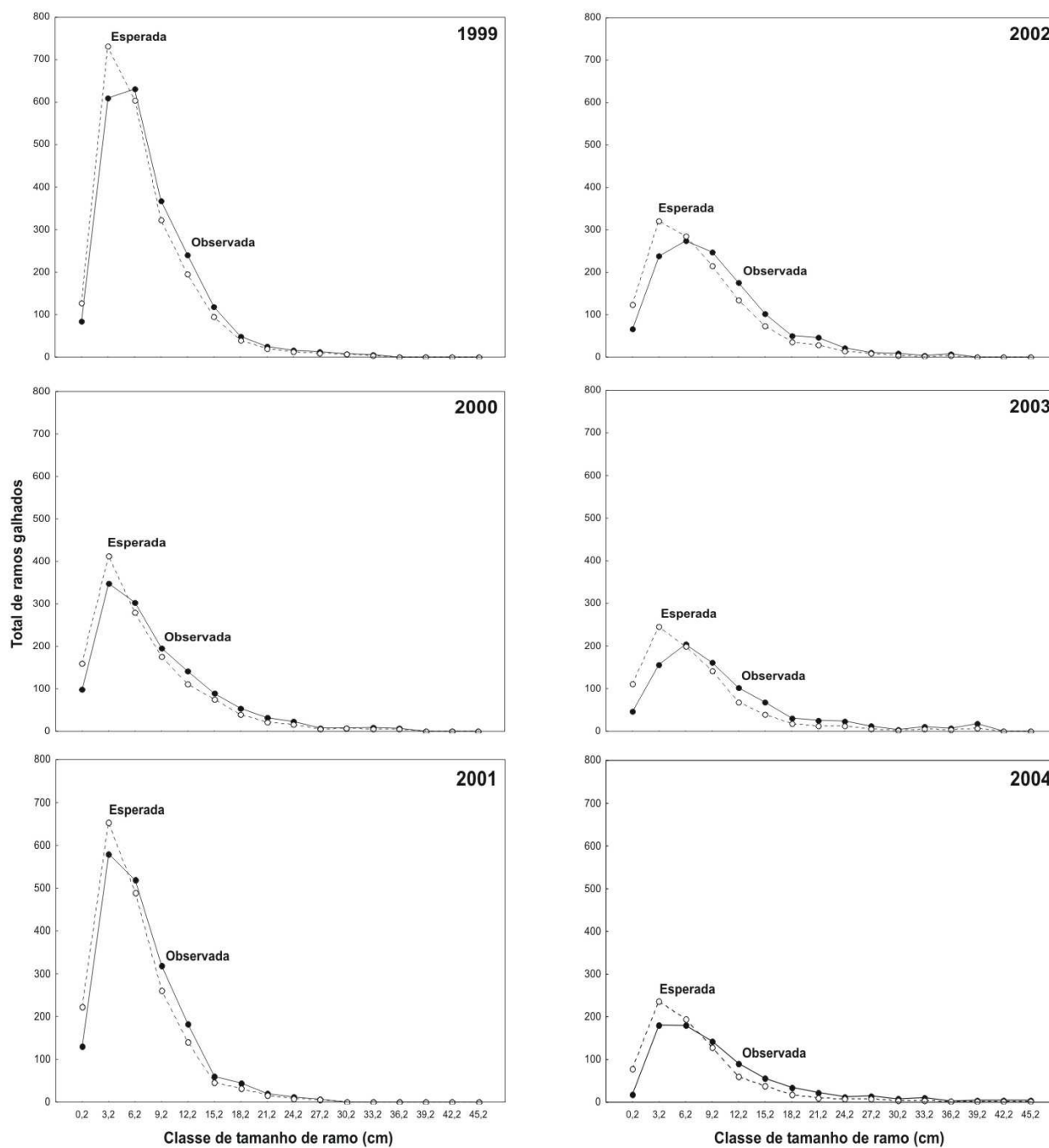


Figura 6 – Distribuição observada e esperada do número total de ramos galhados por *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudo (1999-2004), usando o *Modelo a* – preferência estimada a partir da distribuição de ramos em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

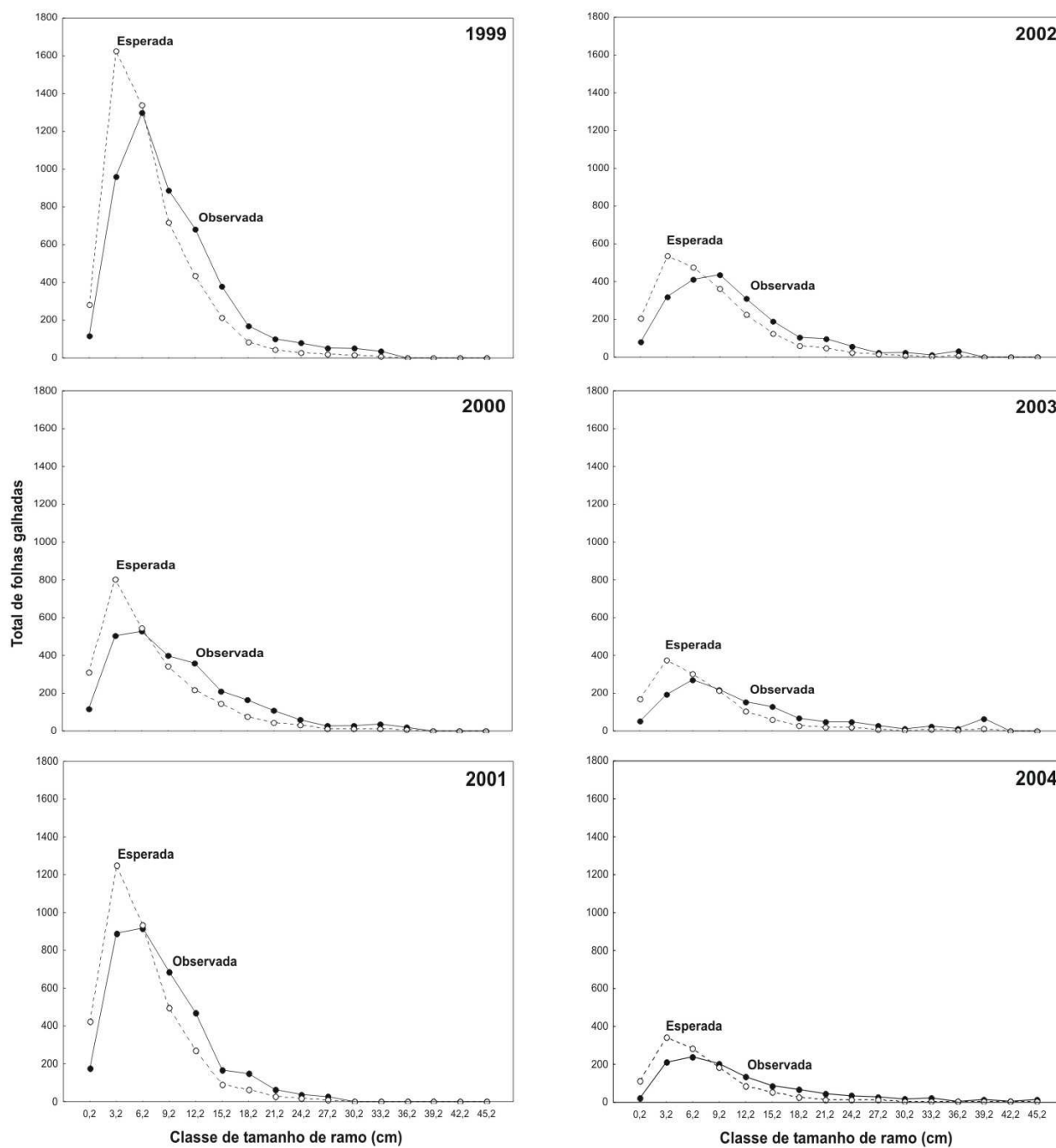


Figura 7 – Distribuição observada e esperada do número total de folhas galhadas por *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudo (1999-2004), usando o *Modelo a* – preferência estimada a partir da distribuição de ramos em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

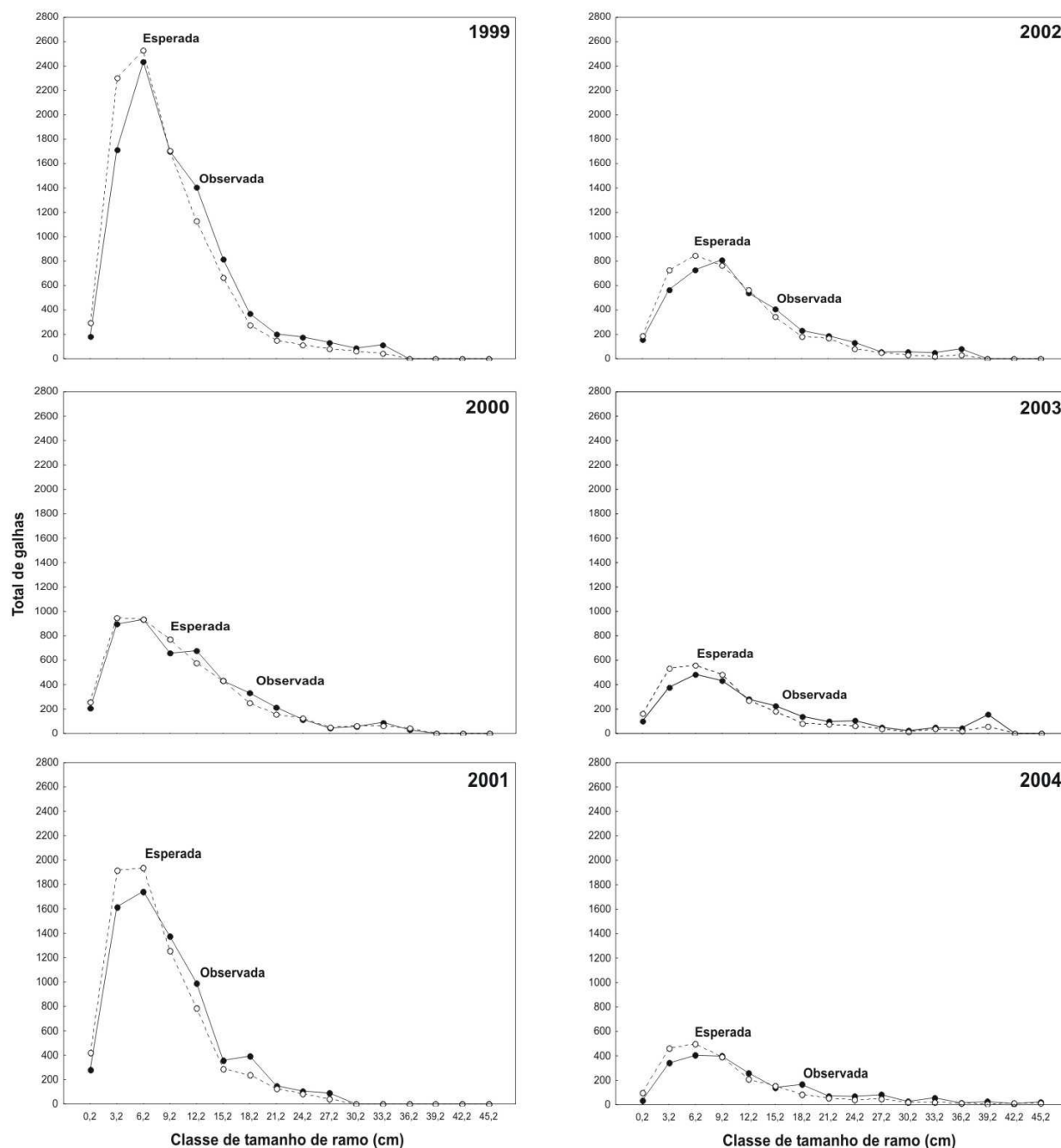


Figura 8 – Distribuição observada e esperada do número total de galhas de *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudo (1999-2004), usando o *Modelo b* – preferência estimada a partir da abundância de folhas em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

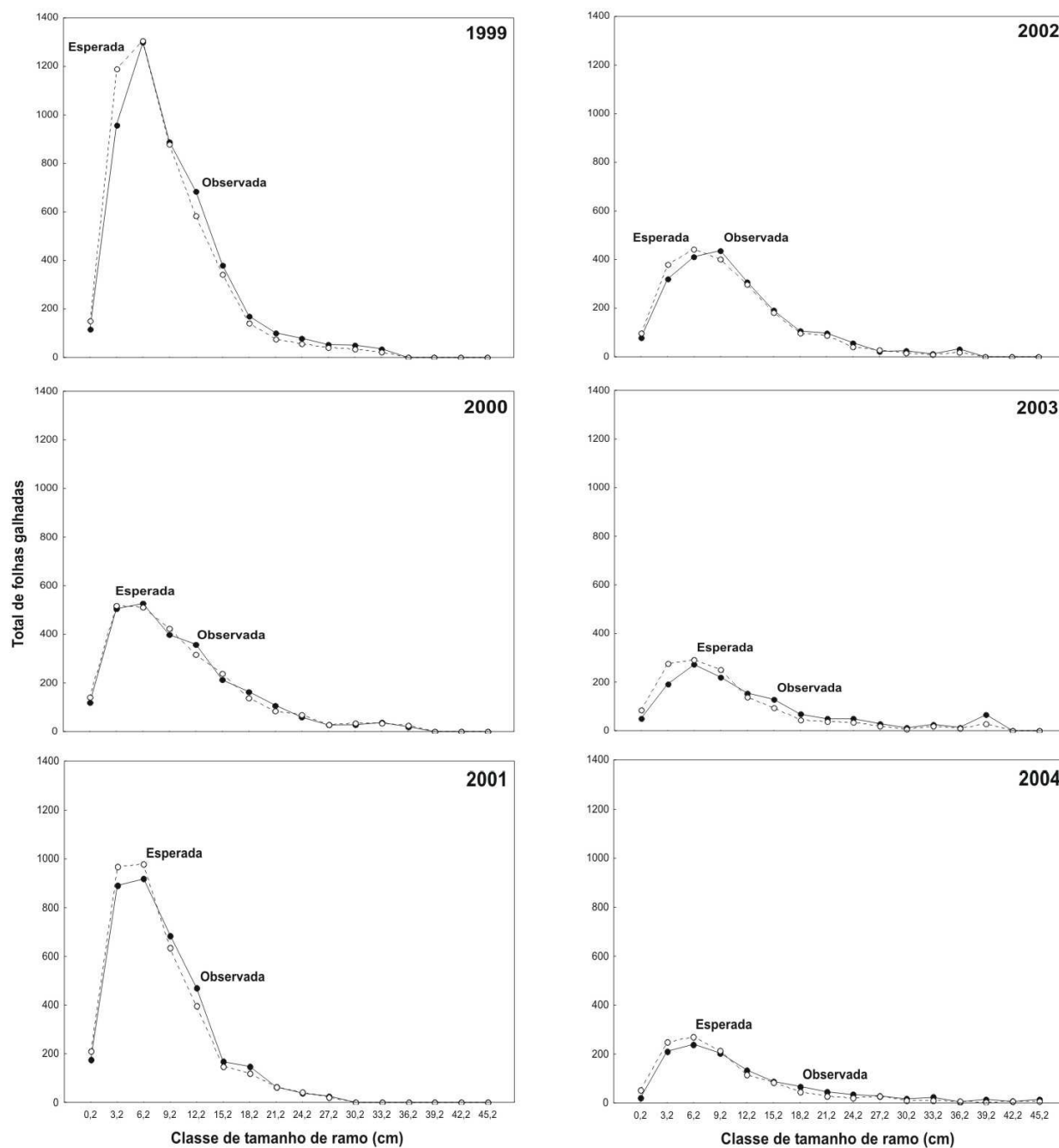


Figura 9 – Distribuição observada e esperada do número total de folhas galhadas por *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos de estudo (1999-2004), usando o *Modelo b* – preferência estimada a partir da abundância de folhas em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

3.3. Sobrevivência larval esperada versus sobrevivência larval observada

Baseada no *modelo a*, a distribuição da performance larval observada em cada classe tamanho de ramos diferiu significativamente da distribuição da performance larval esperada nos seis anos consecutivos (1999 - $\chi^2 = 322,13$ gl = 7 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 117,54$ gl = 6 $p < 0,0001$; 2001 - $\chi^2 = 512,11$ gl = 6 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 30,33$ gl = 6 $p < 0,0001$; 2003 - $\chi^2 = 47,86$ gl = 6 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 110,52$ gl = 6 $p < 0,0001$; Fig. 10). A mesma tendência foi observada quanto a sobrevivência larval foi avaliada pelo *modelo b* (1999 - $\chi^2 = 205,94$ gl = 8 $p < 0,0001$; 2000 - $\chi^2 = 44,79$ gl = 7 $p < 0,0001$; 2001 - $\chi^2 = 209,34$ gl = 8 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 16,87$ gl = 8 $p < 0,05$; 2003 - $\chi^2 = 76,08$, gl = 9 $p < 0,0001$ e 2004 - $\chi^2 = 79,46$ gl = 8 $p < 0,0001$; Fig. 11). Em classes de ramos pequenos a distribuição da performance larval observada foi menor que a distribuição esperada. Da mesma forma que na distribuição da oviposição preferencial, a partir da classe de ramo de 9 cm houve uma inversão na tendência, onde a distribuição da performance larval observada foi maior do que a distribuição esperada. Estes resultados, juntamente com os resultados anteriores da oviposição preferencial sugerem uma “*sobre-preferência*” e uma “*sobre-performance*” em classes de ramos longos de *B. brevipes* (veja modelo generalizado na Fig. 12).

3.4. Diferenças na distribuição entre ramos e folhas galhados e não galhados

Ramos galhados e folhas galhadas foram mais frequentes sobre classes de tamanho de ramos maiores apenas para o ano de 1999 (Mann-Whitney *U*-Test, ramos galhados – $U = 75,50$ $p < 0,05$ Fig. 13; folhas galhadas – $U = 68,00$ $p < 0,05$; Fig. 14). Embora visualmente tenha se observado uma forte tendência de uma maior proporção de ramos galhados e folhas galhadas em ramos longos, não houve uma diferença significativa na distribuição entre ramos não galhados e ramos galhados ou na distribuição entre folhas não galhadas e folhas galhadas (Mann-Whitney *U*-Test, ramos galhados - 2000 – $U = 94,50$ $p > 0,05$; 2001 – $U = 100,00$ $p > 0,05$; 2002 – $U = 107,00$ $p > 0,05$; 2003 – $U = 106,50$ $p > 0,05$ e 2004 – $U = 112,50$ $p > 0,05$ Fig. 13; folhas galhadas – 2000 – $U = 82,50$ $p > 0,05$; 2001 – $U = 94,00$ $p > 0,05$; 2002 – $U = 104,00$ $p > 0,05$; 2003 – $U = 102,00$ $p > 0,05$ e 2004 – $U = 107,00$ $p > 0,05$ Fig. 14).

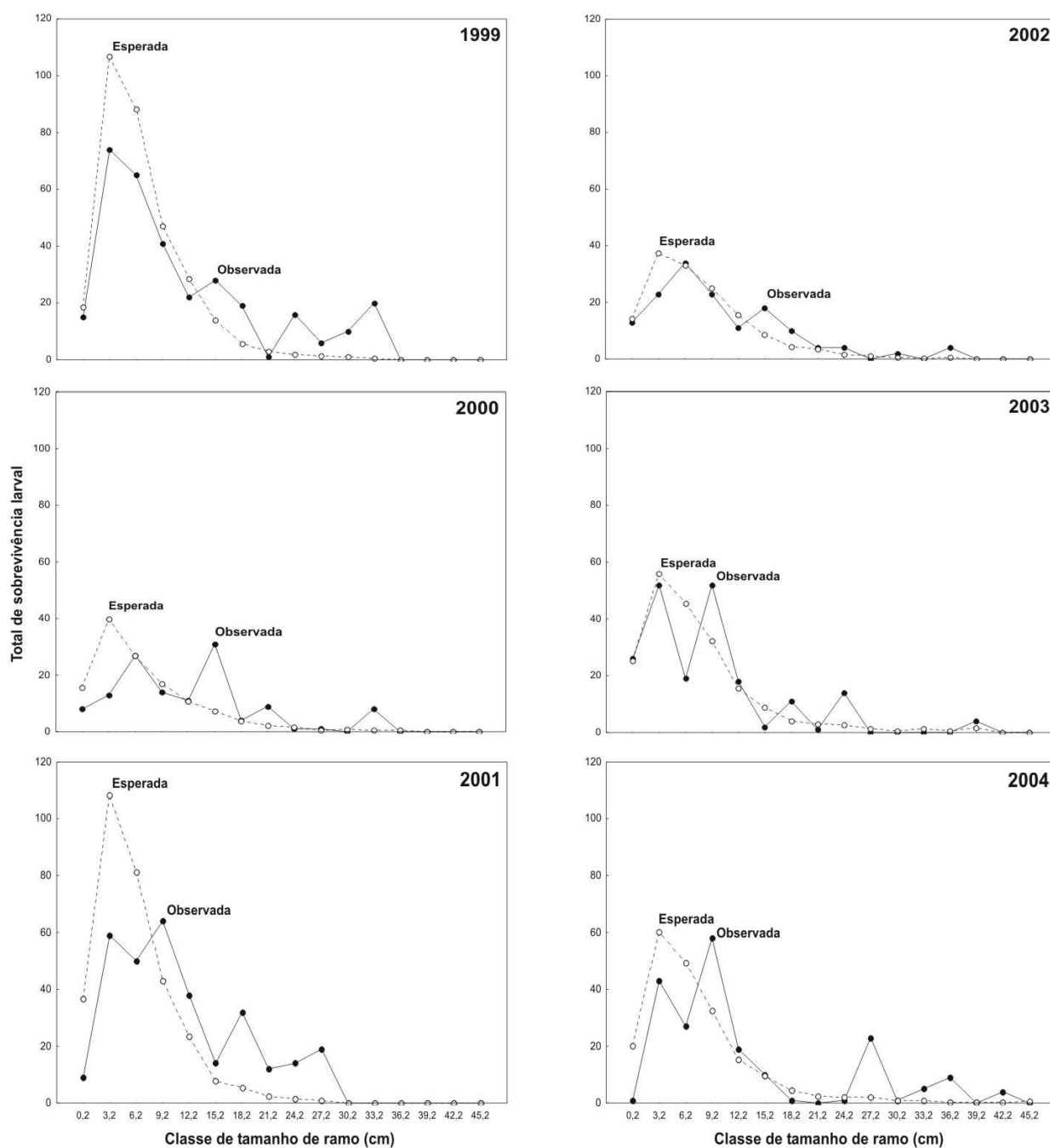


Figura 10 – Distribuição observada e esperada do número total de sobrevivência larval de *Schizomyia macrocapillata* em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos (1999-2004), usando o *Modelo a* – performance estimada a partir da abundância de ramos em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

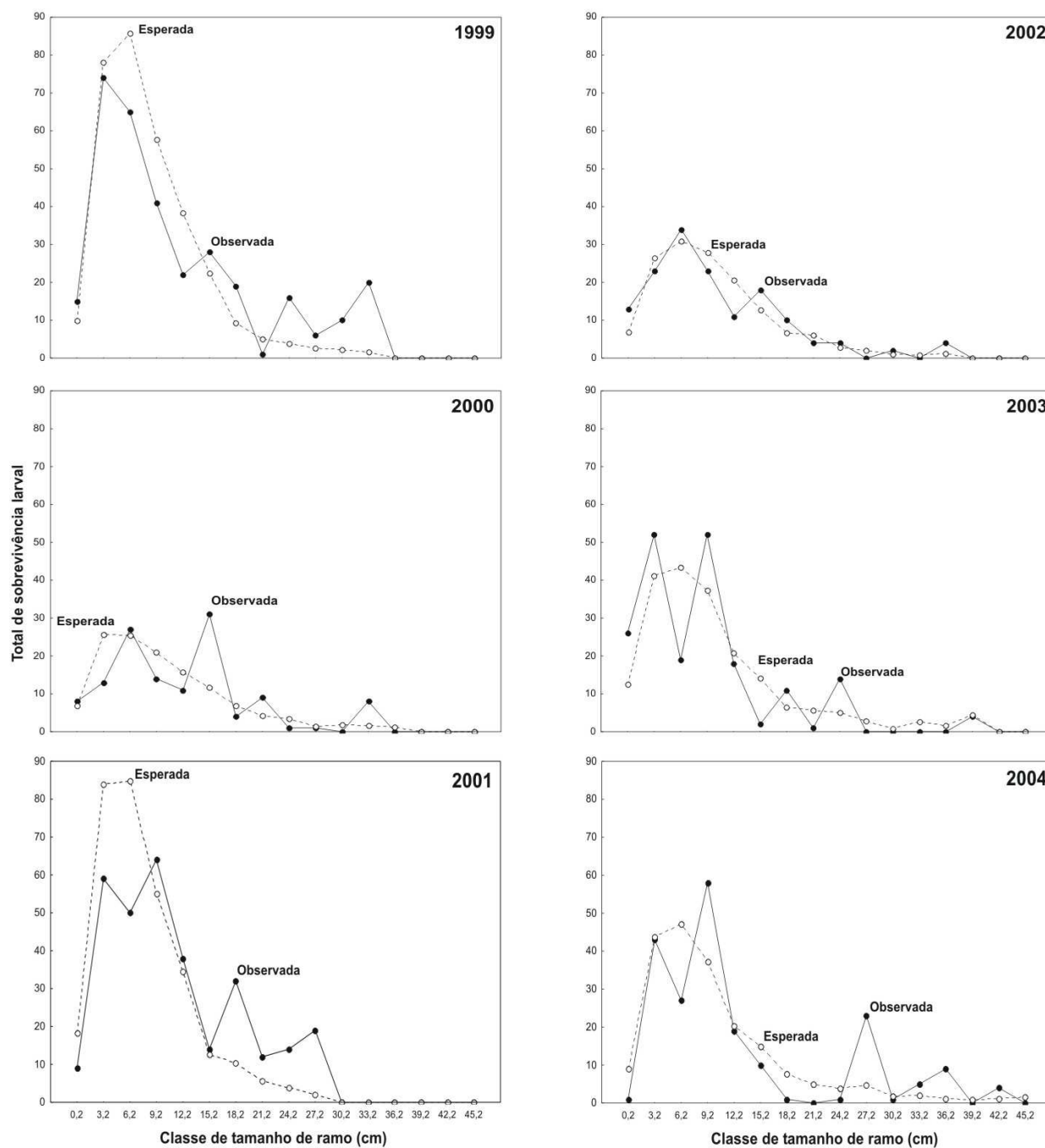


Figura 11 – Distribuição observada e esperada do número total de sobrevivência larval de *Schizomyia macrocapillata* em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos (1999-2004), usando o *Modelo b* – performance estimada a partir da abundância de folhas em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

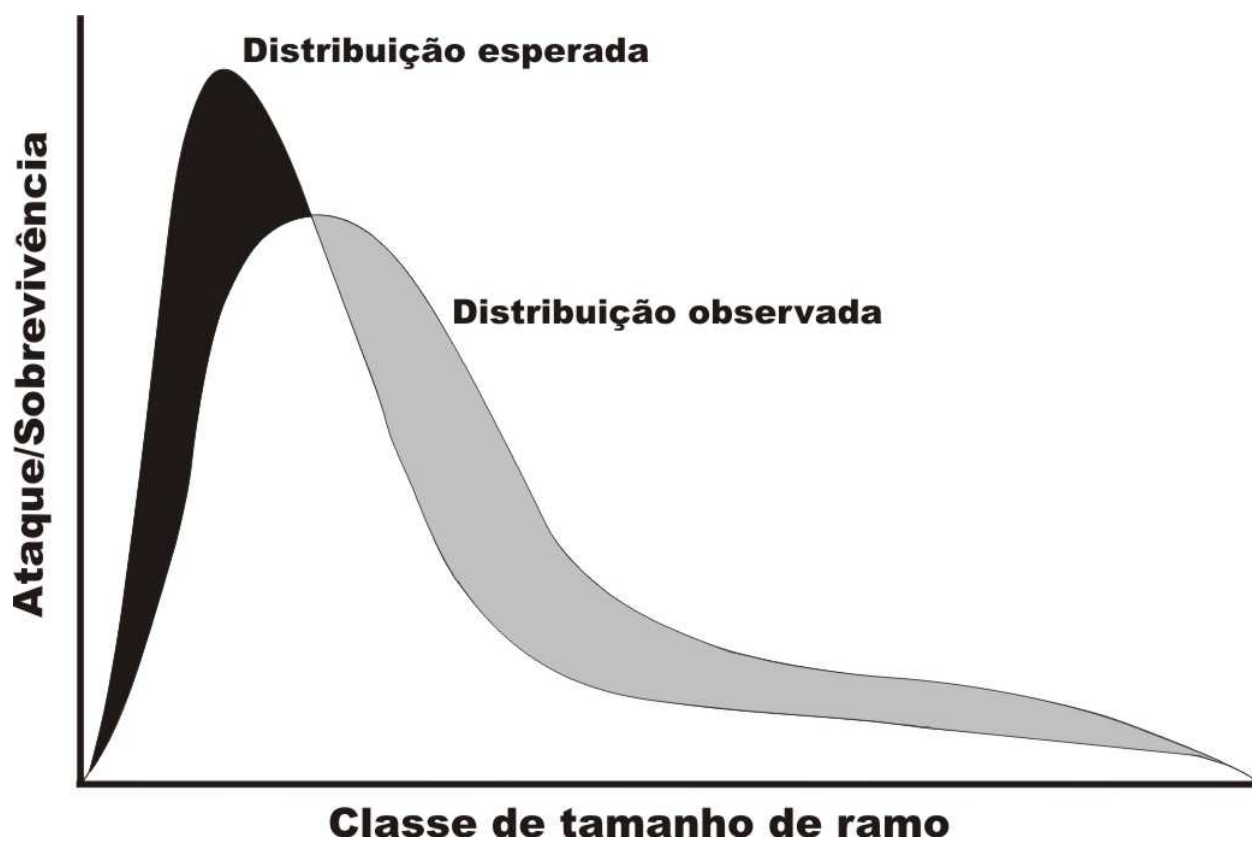


Figura 12 – Modelo generalizado da distribuição observada e esperada da oviposição preferencial e performance larval de *Schizomyia macrocapillata* em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes*. Nas classes de ramos pequenos, a área preta representa uma distribuição esperada maior que a observada. Nas classes de ramos longos, a área cinza representa uma distribuição observada maior que a esperada.

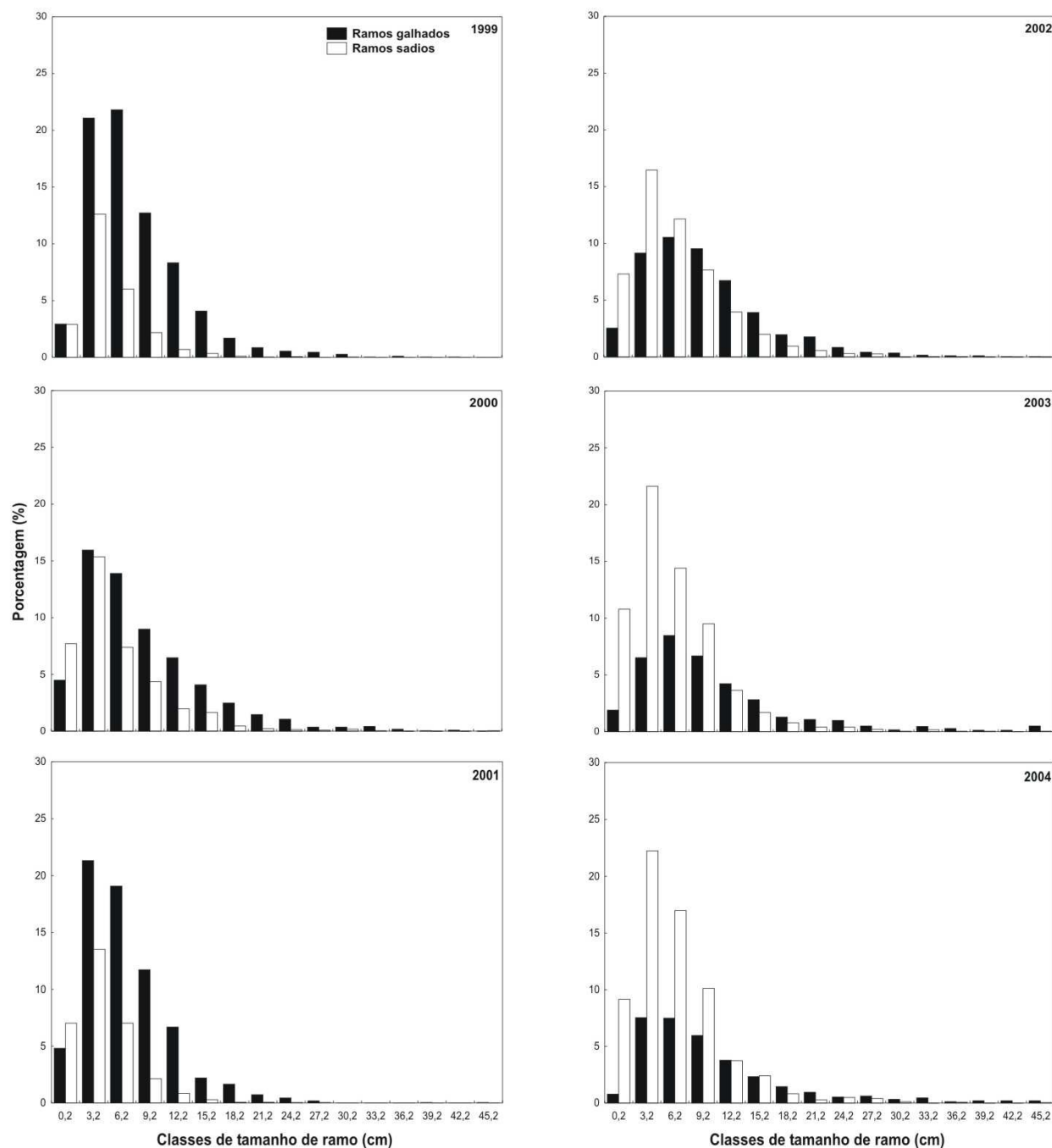


Figura 13 – Distribuição da freqüência entre ramos sadios e ramos galhados por *Schizomyia macrocapillata* em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes*, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. Diferença estatística foi observada apenas para 1999 (Mann-Whitney *U*-test).

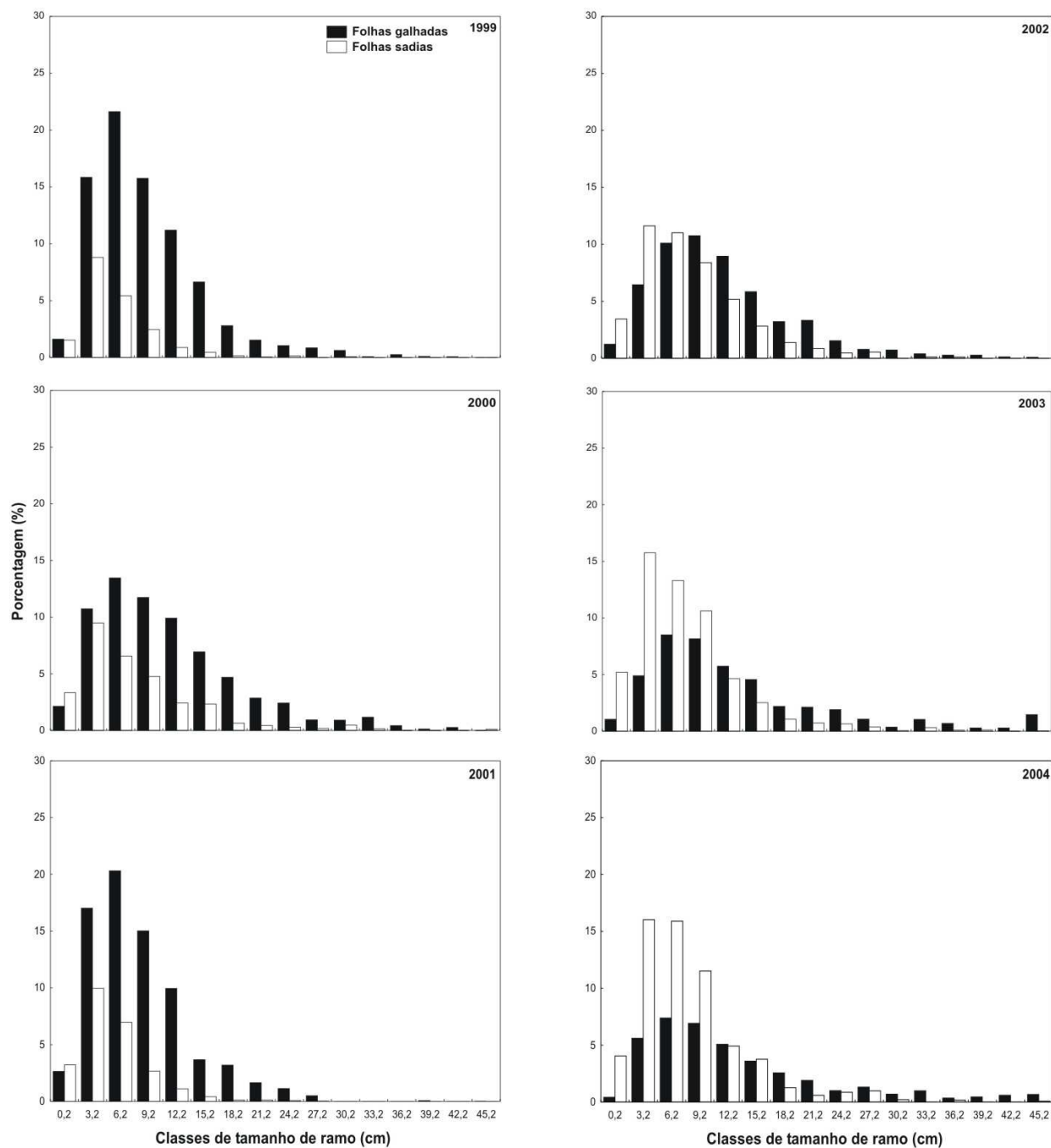


Figura 14 – Distribuição da freqüência entre folhas sadias e folhas galhadas por *Schizomyia macrocapillata* em cada classe de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes*, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. Diferença estatística foi observada apenas para 1999 (Mann-Whitney *U*-test).

3.5. Fatores de mortalidade “bottom-up” e “top-down”

Em média, cinco por cento do total de oviposições de fêmeas de *S. macrocapillata* tiveram sucesso na indução de galhas e na formação de indivíduos adultos ($5,22 \pm 2,73\%$; $\bar{x} \pm DP$; variação entre: 2,71 e 9,47%; Fig. 15). A hipersensitividade foi o fator de mortalidade mais importante atuando na sobrevivência de larvas de *S. macrocapillata*. Este mecanismo de resistência induzida matou cerca de 90% das larvas ($90,61 \pm 6,37\%$; $\bar{x} \pm DP$; variação entre 78,02 e 94,45%; Fig. 15). Observou-se um aumento na taxa de sobrevivência larval durante o período de estudo, coincidindo com uma diminuição na taxa de hipersensitividade (Fig. 15). Entre fatores de mortalidade “top-down”, predação foi o mais importante ($2,94 \pm 3,75\%$; $\bar{x} \pm DP$; variação entre: 0,90 e 10,54%; Fig. 9); seguido de parasitoidismo ($0,48 \pm 0,48\%$; $\bar{x} \pm DP$; variação entre: 0,12 e 1,41%; Fig. 15), e fungos patógenos ($0,21 \pm 0,19\%$; $\bar{x} \pm DP$; variação entre: 0 e 0,40%). Mortalidades causadas por fatores desconhecidos representaram aproximadamente 0,5% das galhas mortas ($0,53 \pm 0,27\%$; $\bar{x} \pm DP$; variação entre: 0,19 e 0,85%; Fig. 15).

Em relação à classe de tamanho de ramos, embora a abundância de larvas que sobreviveram tenha sido maior nas classes de ramos pequenos, quando se dividiu a sobrevivência larval pela quantidade de ramos (razão sobrevivência/ramo) em cada classe de tamanho, houve uma inversão do padrão e ramos longos tiveram maior sobrevivência larval comparado com ramos pequenos (Fig. 16). A mesma tendência pôde ser observada para a hipersensitividade (Fig. 16). No entanto, para outros fatores de mortalidade, tanto a abundância absoluta quanto a razão fatores de mortalidade/ramo não variaram positivamente ao longo das classes de tamanho de ramos (Fig. 16).

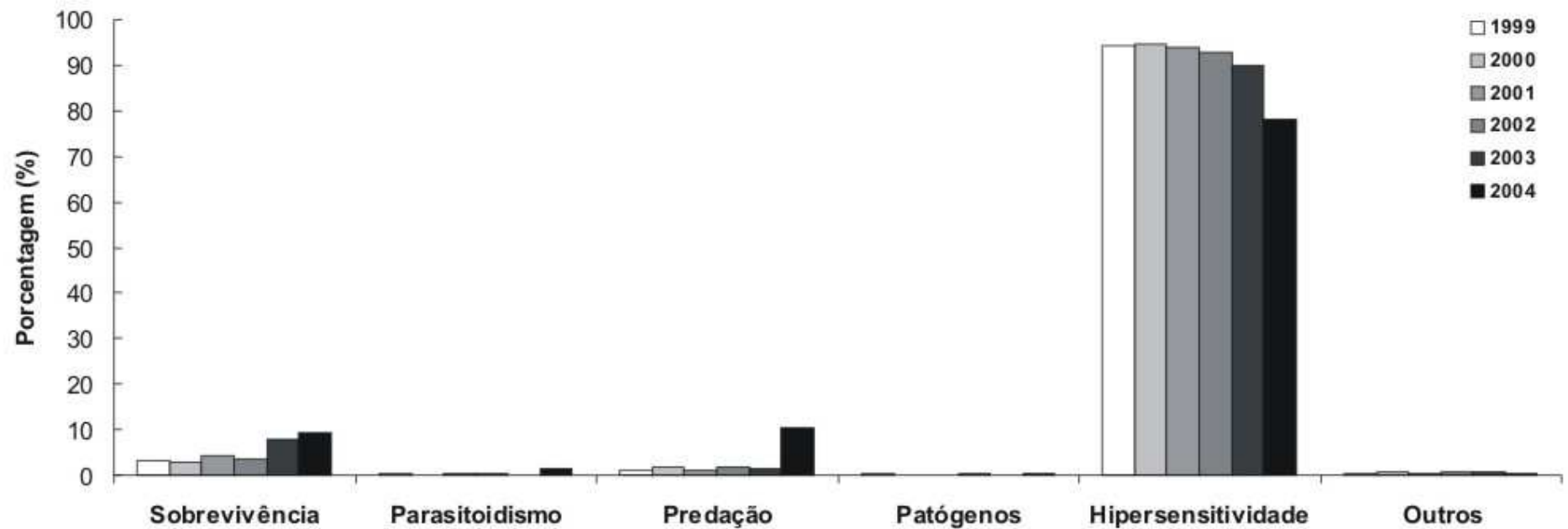


Figura 15 – Variação temporal na porcentagem da sobrevivência larval e dos fatores de mortalidade sobre as galhas de *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes* durante seis consecutivos anos (1999 - 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

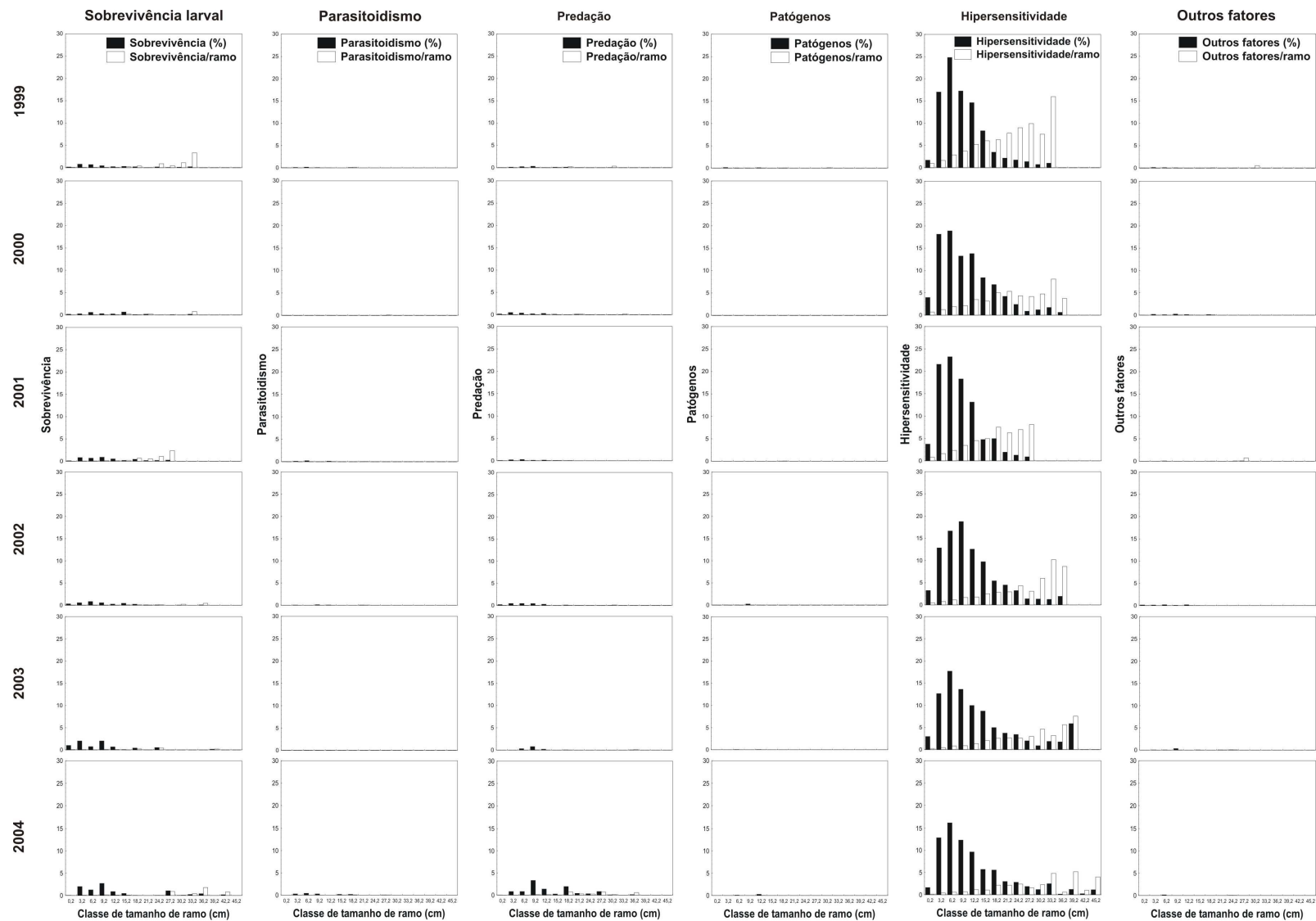


Figura 16 – Variação temporal na porcentagem e proporção da sobrevivência larval e dos fatores de mortalidade sobre as galhas de *Schizomyia macrocapillata* ao longo das classes de tamanhos de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis consecutivos anos (1999 - 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

3.6. Ataque, sobrevivência e mortalidade por abundância ramos e folhas

A regressão linear mostrou que as classes de tamanho de ramos foram positivamente relacionadas com o ataque em ramos e folhas. Variação do tamanho dos ramos explicou entre 59 e 94% da razão *número de galhas/ramos*, e entre 61 e 92% da razão *ramos galhados/ramos* (Tabela 2). Adicionando o efeito do recurso, a variação do tamanho dos ramos explicou entre 29% e 80% da razão *número de galhas/folhas*, e entre 32 e 94% da razão *folhas galhadas/folhas* (Tabela 2). Estes resultados também suportam a primeira predição da HVP.

A razão *sobrevivência/número de galhas* de *S. macrocapillata* foi positivamente relacionada com tamanho do ramo apenas em 2001 (69% da variação), e negativamente relacionada no ano de 2003 (48% da variação) (Tabela 3). Por outro lado, a razão *sobrevivência/ramos* e razão *sobrevivência/folhas* foram positivamente relacionadas com tamanho de ramos por dois anos. Variação no tamanho dos ramos explicou 48 e 66% da razão *sobrevivência/ramos* (Tabela 3, Fig. 16), e 44 e 60% da razão *sobrevivência/folhas*, respectivamente nos anos de 1999 e 2001 (Tabela 3). Estes resultados suportam parcialmente a segunda predição sobre performance da HVP, uma vez que a sobrevivência larval foi positivamente relacionada com variação do tamanho dos ramos em apenas dois anos de estudo.

A razão *fatores de mortalidade “top-down”/ramos* e a razão *fatores de mortalidade “top-down”/folhas* não mostraram relação com a variação do tamanho dos ramos, exceto em 2002, onde a razão *fatores de mortalidade “top-down”/folhas* foi negativamente relacionada com tamanho dos ramos (46% da variação) (Tabela 4). Por outro lado, a razão *hipersensitividade/ramos* foi fortemente relacionada com tamanho dos ramos (explicando entre 43 e 94% da variação, veja Tabela 4, Fig. 16) e a razão *hipersensitividade/folhas* foi positivamente relacionada com tamanho dos ramos por quatro anos (explicando entre 62 e 83% da variação, veja Tabela 4).

Tabela 2 – Regressão linear entre as classes de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* (X) e a razão número de galhas de *Schizomyia macrocapillata*/ramos de *B. brevipes* (Y), razão número de galhas *S. macrocapillata*/folhas de *B. brevipes* (Y), razão ramos galhados por *S. macrocapillata*/ramos de *B. brevipes* (Y), e a razão folhas galhadas por *S. macrocapillata*/folhas de *B. brevipes* (Y), no período de estudo entre 1999 e 2004, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

| Variáveis dependentes | Ano | r ² | gl | F | p | Equação da reta |
|--------------------------------|------|----------------|----|--------|---------|----------------------|
| Número de galhas/ramos | 1999 | 0,85 | 10 | 54,54 | <0,0001 | y=-127,3991+1,2635*x |
| | 2000 | 0,59 | 11 | 15,99 | <0,01 | y=-41,9103+0,4282*x |
| | 2001 | 0,94 | 8 | 124,87 | <0,0001 | y=-106,63+1,0613*x |
| | 2002 | 0,80 | 11 | 44,00 | <0,0001 | y=-71,1948+0,7002*x |
| | 2003 | 0,85 | 12 | 68,02 | <0,0001 | y=-46,6447+0,46*x |
| | 2004 | 0,63 | 14 | 23,75 | <0,001 | y=-25,7889+0,2598*x |
| Número de galhas/folhas | 1999 | 0,77 | 10 | 33,01 | <0,001 | y=-5,1016+0,0532*x |
| | 2000 | 0,01 | 11 | 0,12 | n.s. | |
| | 2001 | 0,69 | 8 | 18,19 | <0,01 | y=-4,1658+0,0442*x |
| | 2002 | 0,75 | 11 | 32,20 | <0,001 | y=-2,6896+0,0279*x |
| | 2003 | 0,80 | 12 | 48,50 | <0,0001 | y=-2,0214+0,0209*x |
| | 2004 | 0,29 | 14 | 5,80 | <0,05 | y=-0,8442+0,0093*x |
| Ramos galhados/ramos | 1999 | 0,64 | 10 | 17,96 | <0,01 | y=-2,7394+0,0338*x |
| | 2000 | 0,61 | 11 | 17,31 | <0,01 | y=-2,6868+0,032*x |
| | 2001 | 0,65 | 8 | 15,07 | <0,01 | y=-4,0636+0,0461*x |
| | 2002 | 0,81 | 11 | 45,89 | <0,0001 | y=-4,4172+0,0473*x |
| | 2003 | 0,92 | 12 | 129,18 | <0,0001 | y=-5,0701+0,0527*x |
| | 2004 | 0,79 | 14 | 53,62 | <0,0001 | y=-4,9824+0,0515*x |
| Folhas galhadas/folhas | 1999 | 0,94 | 10 | 165,66 | <0,0001 | y=-1,3446+0,0151*x |
| | 2000 | 0,01 | 11 | 0,12 | n.s. | |
| | 2001 | 0,17 | 8 | 1,59 | n.s. | |
| | 2002 | 0,51 | 11 | 11,42 | <0,01 | y=-0,5598+0,0064*x |
| | 2003 | 0,71 | 12 | 29,48 | <0,001 | y=-0,7324+0,0078*x |
| | 2004 | 0,32 | 14 | 6,47 | <0,05 | y=-0,4182+0,0047*x |

n.s. = não significativo

Tabela 3 – Regressão linear entre as classes de tamanhos de ramos de *Bauhinia brevipes* (X) e a razão sobrevivência larval de *Schizomyia macrocapillata*/número de galhas de *S. macrocapillata* (Y), razão sobrevivência larval de *S. macrocapillata* /ramos de *B. brevipes* (Y), e a razão sobrevivência larval de *S. macrocapillata*/folhas de *B. brevipes* (Y), no período de estudo entre 1999 e 2004, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

| Variáveis dependentes | Ano | r^2 | gl | F | p | Equação da reta |
|---------------------------------------|------|-------|----|-------|-------|-----------------------|
| <i>Sobrevivência/número de galhas</i> | 1999 | 0,30 | 10 | 4,23 | n.s. | |
| | 2000 | 0,00 | 11 | 0,00 | n.s. | |
| | 2001 | 0,69 | 8 | 17,66 | <0,01 | $y=-1,6162+0,016*x$ |
| | 2002 | 0,28 | 11 | 4,32 | n.s. | |
| | 2003 | 0,48 | 12 | 11,00 | <0,01 | $y=1,4086-0,0125*x$ |
| | 2004 | 0,10 | 14 | 1,55 | n.s. | |
| <i>Sobrevivência/ramos</i> | 1999 | 0,48 | 10 | 9,32 | <0,05 | $y=-18,6634+0,1806*x$ |
| | 2000 | 0,13 | 11 | 1,59 | n.s. | |
| | 2001 | 0,66 | 8 | 15,40 | <0,01 | $y=-20,0199+0,1949*x$ |
| | 2002 | 0,26 | 11 | 3,80 | n.s. | |
| | 2003 | 0,00 | 12 | 0,00 | n.s. | |
| | 2004 | 0,17 | 14 | 2,85 | n.s. | |
| <i>Sobrevivência/folhas</i> | 1999 | 0,44 | 10 | 7,84 | <0,05 | $y=-0,9759+0,0095*x$ |
| | 2000 | 0,02 | 11 | 0,23 | n.s. | |
| | 2001 | 0,60 | 8 | 11,79 | <0,01 | $y=-1,3065+0,0128*x$ |
| | 2002 | 0,02 | 11 | 0,17 | n.s. | |
| | 2003 | 0,18 | 12 | 2,60 | n.s. | |
| | 2004 | 0,11 | 14 | 1,73 | n.s. | |

n.s. = não significativo

Tabela 4 – Regressão linear entre as classes de tamanhos de ramos de *Bauhinia brevipes* (X) e a razão fatores de mortalidade “top-down” de *Schizomyia macrocapillata*/ramos de *B. brevipes* (Y), razão fatores de mortalidade “top-down” de *S. macrocapillata*/folhas de *B. brevipes* (Y), hipersensitividade contra *S. macrocapillata*/ramos de *B. brevipes* (Y) e a razão hipersensitividade contra de *Schizomyia macrocapillata*/folhas de *B. brevipes* (Y), no período de estudo entre 1999 e 2004, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

| Variáveis dependentes | Ano | r^2 | gl | F | p | Equação da reta |
|----------------------------------|------|-------|----|--------|---------|------------------------|
| “Top-down”/ramos | 1999 | 0,05 | 10 | 0,54 | n.s. | |
| | 2000 | 0,05 | 11 | 0,61 | n.s. | |
| | 2001 | 0,01 | 8 | 0,04 | n.s. | |
| | 2002 | 0,04 | 11 | 0,45 | n.s. | |
| | 2003 | 0,03 | 12 | 0,34 | n.s. | |
| | 2004 | 0,00 | 14 | 0,02 | n.s. | |
| “Top-down”/folhas | 1999 | 0,00 | 10 | 0,00 | n.s. | |
| | 2000 | 0,17 | 11 | 2,26 | n.s. | |
| | 2001 | 0,25 | 8 | 2,74 | n.s. | |
| | 2002 | 0,46 | 11 | 9,23 | <0,05 | $y=0,0738-0,0007*x$ |
| | 2003 | 0,00 | 12 | 0,02 | n.s. | |
| | 2004 | 0,01 | 14 | 0,16 | n.s. | |
| Hipersensitividade/ramos | 1999 | 0,85 | 10 | 56,69 | <0,0001 | $y=-106,1327+1,0569*x$ |
| | 2000 | 0,65 | 11 | 20,04 | <0,001 | $y=-39,8129+0,4067*x$ |
| | 2001 | 0,94 | 8 | 129,68 | <0,0001 | $y=-82,1189+0,8226*x$ |
| | 2002 | 0,80 | 11 | 42,97 | <0,0001 | $y=-70,0536+0,6882*x$ |
| | 2003 | 0,86 | 12 | 70,88 | <0,0001 | $y=-46,6381+0,4589*x$ |
| | 2004 | 0,43 | 14 | 10,44 | <0,01 | $y=-21,4348+0,2149*x$ |
| Hipersensitividade/folhas | 1999 | 0,72 | 10 | 25,27 | <0,001 | $y=-4,066+0,043*x$ |
| | 2000 | 0,02 | 11 | 0,21 | n.s. | |
| | 2001 | 0,62 | 8 | 12,81 | <0,01 | $y=-2,5922+0,0288*x$ |
| | 2002 | 0,77 | 11 | 37,74 | <0,0001 | $y=-2,7897+0,0287*x$ |
| | 2003 | 0,83 | 12 | 59,83 | <0,0001 | $y=-2,1607+0,0221*x$ |
| | 2004 | 0,19 | 14 | 3,30 | n.s. | |

n.s. = não significativo

3.7. Herbívoros de vida livre e outras espécies de insetos galhadores

Folhas atacadas por espécies de insetos de vida livre e outras espécies de insetos galhadores apresentaram o mesmo padrão de preferência por ramos longos de *B. brevipes* encontrado para *S. macrocapillata*. As análises de regressão linear mostraram que quando se dividiu a quantidade folhas atacadas pelo total de ramos em cada classe de tamanho de ramos, ramos mais longos foram preferencialmente mais atacados por espécies de herbívoros de vida livre (1999 - $r^2 = 0,90$ $p < 0,0001$; 2000 - $r^2 = 0,65$ $p < 0,0001$; 2001 - $r^2 = 0,93$ $p < 0,0001$; 2002 - $r^2 = 0,80$ $p < 0,0001$; 2003 - $r^2 = 0,53$ $p < 0,01$; 2004 - $r^2 = 0,45$ $p < 0,01$; Fig. 17) e para outras espécies de insetos galhadores (1999 - $r^2 = 0,44$ $p < 0,05$; 2000 - $r^2 = 0,47$ $p < 0,01$; 2001 - $r^2 = 0,74$ $p < 0,01$; Fig. 18). Estes resultados também suportaram a primeira predição da HVP de uma maior preferência de insetos herbívoros por ramos longos da planta hospedeira.

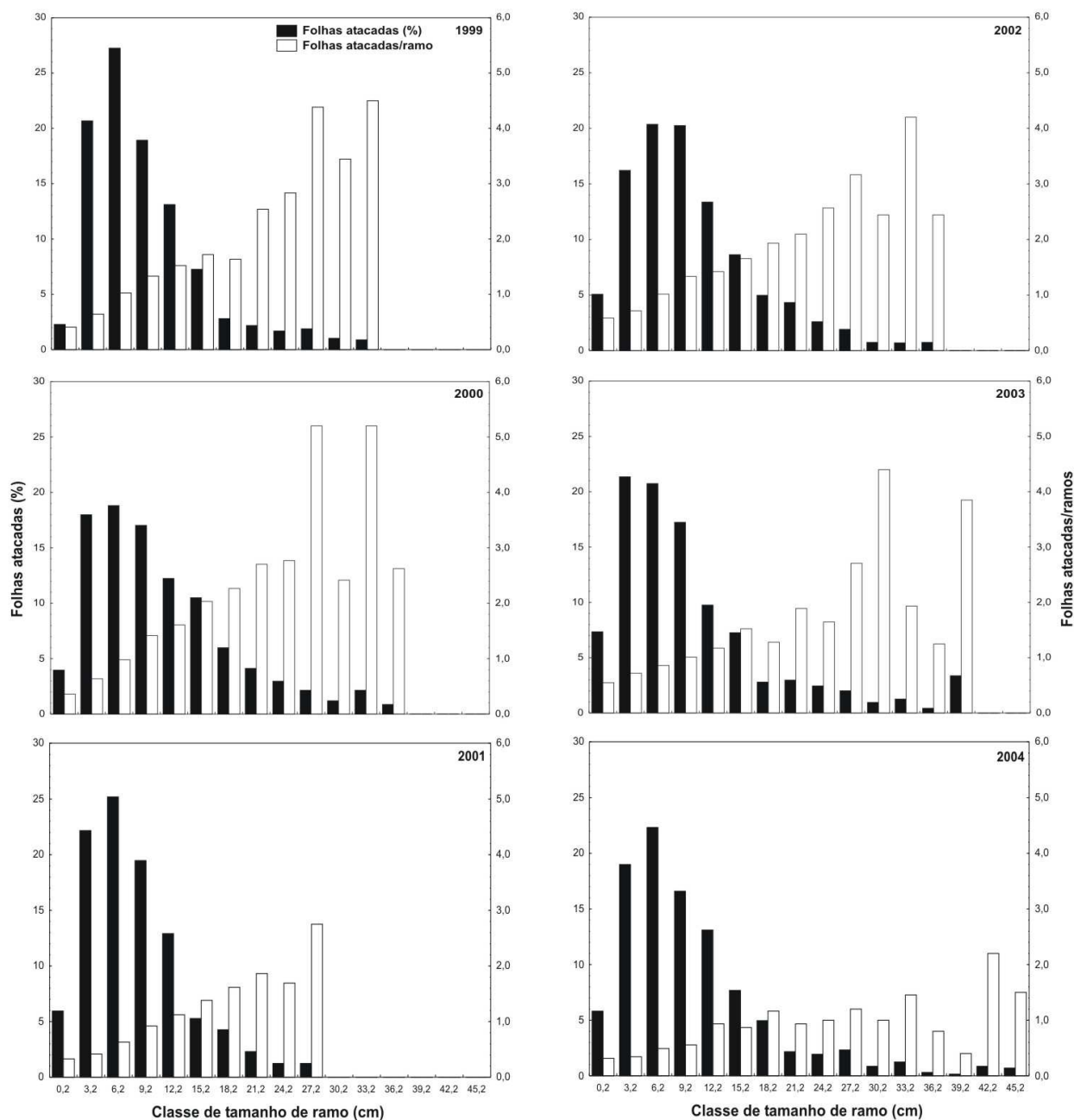


Figura 17 – Proporção (%) e razão folhas atacadas/ramo de espécies de herbívoros de vida livre ao longo das classes de tamanhos de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos (1999 - 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

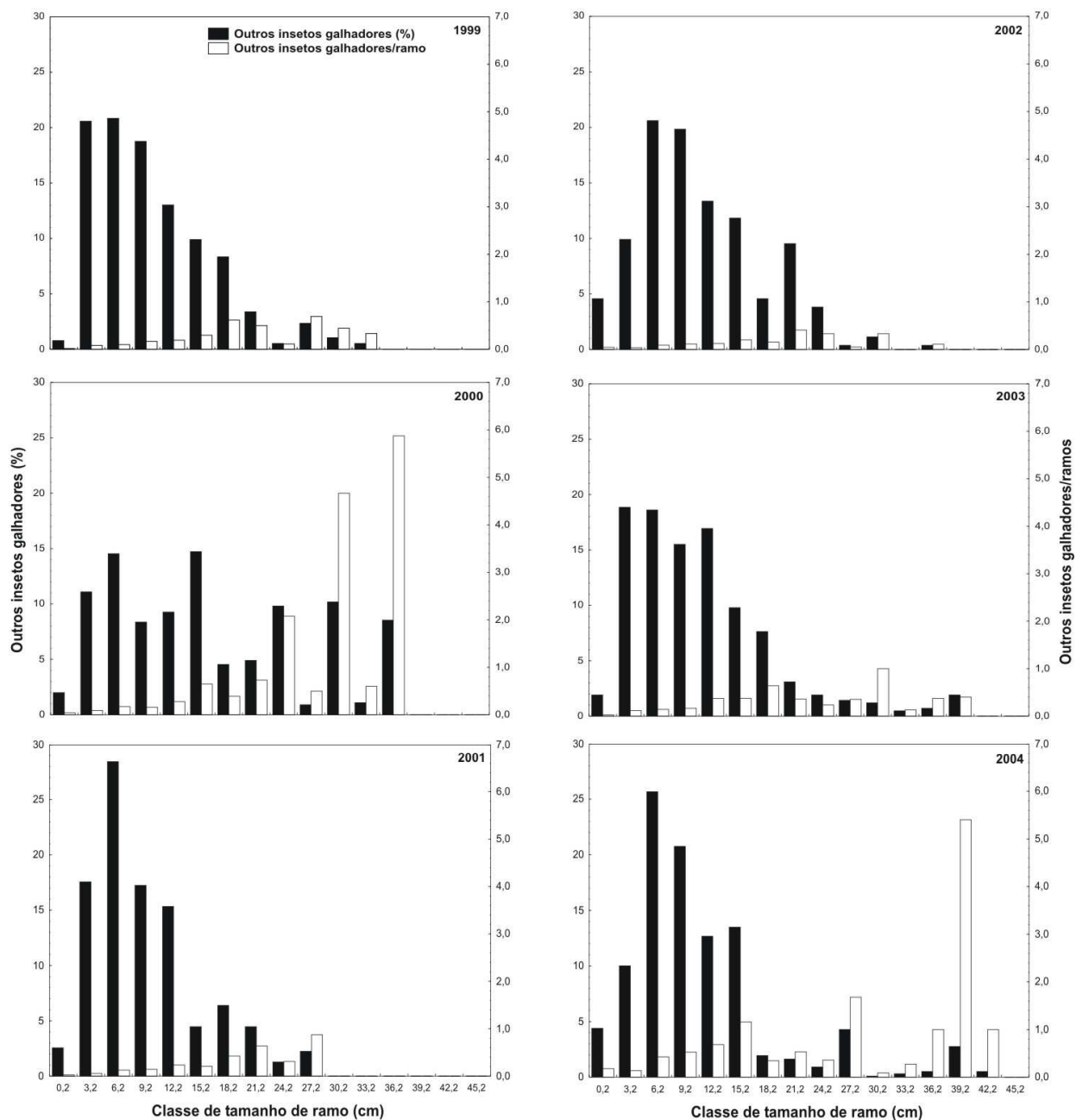


Figura 18 – Proporção (%) e razão outros insetos galhadores/ramo de espécies de outras espécies de insetos galhadores (combinadas em um único grupo) ao longo das classes de tamanhos de ramos de *Bauhinia brevipes* durante seis anos consecutivos (1999 - 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA, Município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

4. Discussão

A sobrevivência da prole de insetos galhadores depende da habilidade das fêmeas adultas de encontrarem substratos adequados para o crescimento, desenvolvimento e sobrevivência das larvas (veja Abrahamson & Weis 1987). Neste sentido, segundo uma lógica evolutiva, a seleção natural deverá agir para criar uma relação entre oviposição preferencial das fêmeas e sobrevivência da prole de insetos herbívoros sobre estas plantas hospedeiras (veja Thompson 1988). A HVP propõe que a seleção natural atuará sobre as escolhas de oviposição de fêmeas de insetos herbívoros o que resultará em maior performance das larvas em módulos ou plantas maiores (veja Price 1991). Os resultados deste estudo demonstraram que a porcentagem de ramos galhados e folhas galhadas por *S. macrocapillata* aumentaram com tamanho da classe de ramos, conforme a predição da HVP. Estes resultados sobre oviposição preferencial também foram consistentes com resultados obtidos em estudos anteriores desse mesmo sistema (Fernandes 1998, Cornelissen et al. 1997, Cornelissen & Fernandes 2001c).

Outros sistemas, com diferentes taxa de galhadores e plantas hospedeiras que avaliaram a preferência de insetos ao longo das classes de tamanho de ramos e também corroboraram a primeira predição da HVP. Alguns exemplos destes sistemas entre insetos galhadores e planta hospedeira filogeneticamente não relacionados são listados a seguir: para 12 espécies de insetos galhadores (Cecidomyiidae, Lepidoptera, Psyllidae e Curculionidae) em *Baccharis concinna* (Asteraceae) (Madeira et al. 1997); para quatro espécies de galhas foliares de *Euura* (Hymenoptera: Tenthredinidae) e *Rabdophaga* (Cecidomyiidae) em espécies de *Salix* (Salicaceae) (Kopelke et al. 2003); para *Neopelma baccharidis* (Homoptera: Psyllidae) em *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), e para duas espécies de Cecidomyiidae em *Maytenus salicifolia* (Celastraceae) e *Vernonia polyanthes* (Asteraceae) (Gonçalves-Alvim et al. 1999); para uma espécie de besouro (Coleoptera: Scarabaeidae) em *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae) (Faria et al. 1997); para 10 morfo-espécies de insetos galhadores (Cecidomyiidae, Psyllidae e Lepidoptera) em *Baccharis pseudomyriocephala* (Asteraceae) (Araújo et al. 2003); para *Nematus oligospilus* (Tenthredinidae) em *Salix lasiolepis* (Salicaceae)

(Carr et al. 1998); para galha foliar de *Neolasioptera* sp. (Cecidomyiidae) em *Eremanthus erythropappus* (Asteraceae) (Prado & Vieira 1999) e para *Euura* sp. (Tenthredinidae) em *Salix scouleriana* (Salicaceae) (Ferrier & Price 2004). Os resultados encontrados neste estudo para folhas atacadas por espécies de herbívoros de vida livre e para outras espécies de insetos galhadores que atacam *B. brevipes* também suportam a HVP.

Entretanto, entres estes estudos citados anteriormente, alguns têm refutado a HVP após dividir a quantidade de galhas por unidade de tamanho do ramo em centímetro (número de galhas/cm) (veja Madeira et al. 1997, Gonçalves-Alvim et al. 1999, Cornelissen & Fernandes 2001c, Araújo et al. 2003). Eles argumentam que ramos longos e vigorosos possuem mais galhas por apresentarem mais recursos e, portanto, maior número de sítios de oviposição do que ramos pequenos. De fato, ramos longos de *B. brevipes* possuíram mais folhas para o ataque de *S. macrocapillata* do que ramos menores. No entanto, a proporção de ramos e folhas foi significativamente maior em classes menores; proporcionando uma distribuição desigual de recursos ao longo das classes de tamanhos de ramos. Por esse motivo, análises usando recursos com estimativa do ataque e da sobrevivência larval foram realizadas (veja *Modelo b*). Além disso, as taxas de ataque e sobrevivência foram divididas pela quantidade de ramos, principalmente pela quantidade de folhas em cada classe de tamanho de ramo, para se tenha uma noção exata e comparativa do ataque de *S. macrocapillata* ao longo das classes de ramos; conforme sugerido em alguns estudos para incorporar a quantidade de recurso nas análises (por exemplo, Faria & Fernandes 2001). Mesmo incorporando nas análises a quantidade de recurso disponível de *B. brevipes*, os padrões de ataque de *S. macrocapillata* continuaram consistentes para muitos dos anos do estudo e corroborando a HVP (veja resultados relacionados).

Outros resultados também suportam as predições da HVP. A distribuição da frequência da preferência e da performance observadas foram sempre maiores do que a distribuição esperada para estas características em classes de tamanho de ramos longos. Este modelo sugere que *S. macrocapillata* utilizou de uma estratégia de “*sobre-atacar*” ramos maiores para maximizar a preferência e, conseqüentemente, aumentar a performance em ramos longos. A

análise de regressão linear também corroborou a predição de maior ataque (preferência) e parcialmente para alguns anos a predição de maior taxa de sobrevivência (performance) em ramos longos. Assim, esta relação, registrada para dois anos de estudo, entre oviposição preferencial e performance larval de *S. macrocapillata*, pode ser um mecanismo evolutivo para fixar tal comportamento de oviposição preferencial de fêmeas em classes de tamanhos de ramos longos. É provável que a fraca relação entre a sobrevivência larval de *S. macrocapillata* e o tamanho dos ramos de *B. brevipes*, encontrada para quatro anos de estudo, seja devido à baixa quantidade de larvas sobreviventes disponíveis ao longo do tamanho dos ramos. Nos anos onde a relação foi significativa, as quantidades foram bem maiores com 317 e 311 de larvas sobreviventes, respectivamente para anos de 1999 e 2001; enquanto para anos sem relação significativa, às quantidades foram mais baixas com 127, 146, 199 e 202 larvas sobreviventes, respectivamente para anos de 2000, 2002, 2003 e 2004. Uma hipótese alternativa pode ser levantada. A hipersensitividade contra *S. macrocapillata* foi maior em ramos longos e mostrou uma aparente relação negativa com sobrevivência larval ao longo dos anos e, provavelmente, a ação da resistência induzida juntamente com o ataque por inimigos naturais, tenha deixado poucas galhas com larvas sobreviventes nos ramos longos de *B. brevipes*. Relações não significativas entre a sobrevivência larval e classes de tamanho de ramos têm sido relatadas em alguns estudos entre espécies de insetos galhadores e plantas hospedeiras (Madeira et al. 1997, Araújo et al. 2003, Kopelke et al. 2003).

Os resultados também mostraram a importância de uma avaliação temporal (ao longo dos anos) e espacial (ao longo das classes de tamanho de ramos) para o entendimento dos padrões de resistência induzida de *B. brevipes* e natural inimigos na performance de *S. macrocapillata*. Diversos estudos têm demonstrado a importância dos fatores de mortalidade do tipo “bottom-up” na regulação da população de herbívoros (Fernandes 1990, 1998, Wratten 1992, Fernandes et al. 2000, Price & Hunter 2005). O impacto das forças “bottom-up” controlando a população de *S. macrocapillata* foi demonstrado aqui neste estudo pelos altos níveis da resistência induzida de *B. brevipes*. A hipersensitividade representou cerca de 90% da causa de mortalidade larval de *S.*

macrocapillata em todas as classes de ramos, deixando poucas galhas disponíveis para serem mortas por inimigos naturais (seja também, Fernandes 1998, Fernandes et al. 2000). Da mesma forma que em *S. macrocapillata*, a hipersensitividade tem atuado fortemente no controle populacional de diversas espécies de insetos galhadores, mais do que a mortalidade causada por inimigos naturais (veja Fernandes & Negreiros 2001, Fernandes et al. 2003). Especialmente, ao longo das classes de tamanho de ramos, a hipersensitividade não parece ter um forte efeito sobre a oviposição preferencial de *S. macrocapillata*, uma vez que os ramos que foram mais atacados também tiveram maiores taxas de resistência. Na verdade, a hipersensitividade afetou mais na sobrevivência larval do que na preferência de *S. macrocapillata*, matando efetivamente mais galhas nos ramos longos do que inibindo a oviposição da fêmea do galhador. Diversos estudos relataram a importância da hipersensitividade, como mecanismo de resistência da planta hospedeira no controle populacional das espécies de insetos galhadores (Fernandes 1990, 1998, Hilker et al. 2002, Ollerstam et al. 2002, Ollerstam & Larsson 2003, Höglund et al. 2005).

As forças do tipo “top-down” não exerceram um fator seletivo forte que influenciasse na performance *S. macrocapillata*, uma vez que, comparando com a hipersensitividade, poucas galhas desenvolvidas foram mortas por inimigos naturais. Carr et al. (1998) também não encontraram influência de inimigos naturais na preferência e performance de *N. oligospilus* ao longo das classes de tamanho de ramos e folhas de *S. lasiolepis*. Embora fatores de mortalidade por inimigos naturais não tenham sido relacionados como as classes de tamanho de ramos de *B. brevipes*, entre os inimigos naturais, a predação representou o principal fator de mortalidade atuando sobre larvas de *S. macrocapillata*. Esta predação foi ocasionada tanto por predadores que atacaram e efetivamente abriram as galhas atrás de larvas para alimentação, quanto por herbívoros de vida livre que consumiram tecidos das galhas. O consumo do tecido das galhas de *S. macrocapillata* por lagartas de lepidópteros, besouros adultos e ortópteros pode matar a larvas ou conduzi-la a um processo de dessecação (veja Fernandes & Price 1992, Fernandes 1998). As taxas de ataque por inimigos naturais sobre insetos galhadores são relativas, variando entre baixos níveis até altos níveis, com 99% de mortalidade (Abrahamson & Weis 1987) e, portanto,

os dados de mortalidade de *S. macrocapillata* estão de acordo com encontrados na literatura sobre outros sistemas planta-inseto galhador.

Em conclusão, este capítulo contribui com informações sobre os fatores que determinam a distribuição e abundância de herbívoros sobre plantas hospedeiras ao longo do tempo. Além disso, ele contribui com informações sobre a importância relativa das forças “bottom-up” e “top-down” na performance de uma espécie de inseto herbívoro. Os resultados corroboraram as previsões de HVP: a) preferência/performance observada foi maior a esperada para classes de ramos longos; b) preferência foi relacionada positivamente com tamanho dos ramos; c) performance foi relacionada positivamente com tamanho dos ramos para dois anos de estudo. Os resultados sugerem ainda que *S. macrocapillata* atacou ramos longos para maximizar a preferência e, conseqüentemente, aumentar performance sobre ramos longos. Finalmente, os resultados também indicaram o forte efeito da resistência induzida de *B. brevipes* na sobrevivência de *S. macrocapillata*.

5. Referências bibliográficas

- Abrahamson WG, Weis AE (1987) Nutritional ecology of arthropod gall makers. In: Slansky F, Rodriguez JG (eds) Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. Wiley, New York
- Araújo APA, Carneiro MAA, Fernandes GW (2003) Efeitos do Sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). Rev. Bras. Entomol 47: 483-490
- Azevedo LG, Barbosa AAA, Oliveira ALC et al (1987) Ensaio metodológico de identificação e avaliação de unidades ambientais: a Estação Ecológica de Pirapitinga – MG. Secretaria Especial do Meio Ambiente, Embrapa-CPAC, Brasília
- Bernays L, Graham M (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology 69: 886-892
- Bruyn L (1995) Plant stress and larval performance of a dipterous gall former. Oecologia 101: 461–466
- Bruyn L, Scheirs J, Verhagen R (2002) Nutrient stress, host plant quality and herbivore performance of a leaf-mining fly on grass. Oecologia 130: 594–599
- Carr TG, Roininen H, Price PW (1998) Oviposition preference and larval performance of *Nematus oligospilus* (Hymenoptera: Tenthredinidae) in relation to host plant vigor. Environ Entomol 27: 615-625
- Cornelissen TG, Fernandes GW (1998) Plant Hypersensitivity against tissue invasive insects: *Bauhinia brevipes* and *Contarinia* sp. interaction. In: Csóka G, Mattson WJ, Stone GN et al (eds) The biology of gall inducing arthropods. US Department of Agriculture, North Carolina
- Cornelissen TG, Fernandes GW (2001a) Defense, growth and nutrient allocation in the tropical *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). Austral Ecol 26: 246-253
- Cornelissen TG, Fernandes GW (2001b) Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. Trees 15: 236-241
- Cornelissen TG, Fernandes GW (2001c) Patterns of attack by herbivores on the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae): vigor or chance? Eur J Entomol 98: 37-40
- Cornelissen TG, Madeira BG, Allain LR et al (1997) Multiples responses of insect herbivores to plant vigor. Cien Cult 49: 285-288
- Cornelissen TG, Negreiros D, Fernandes GW (2002) Plant resistance against gall-forming insects: the role of hypersensitivity. In Wagner MR, Clancy KM, Lieutier F (eds) Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Kluwer Academic Publishers, Netherlands

- Craig TP, Itami JK, Price PW (1989) A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70: 1691–1699
- Faria ML, Fernandes GW (2001) Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecol Entomol* 26: 37–45
- Faria, ML, Grelle CEV, Mendonça Filho CV, Fernandes GW (1997) Module selection by a Scarabaeidae beetle on *Erythroxylum suberosum* in Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Ecotropicos* 10: 29-32
- Fernandes GW (1990) Hypersensitivity: a neglected plant resistance mechanism against insect herbivores. *Environ Entomol* 19: 1173-1182
- Fernandes GW (1998) Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environ Entomol* 27: 260–267
- Fernandes GW, Cornelissen TG, Isaias RMS et al (2000) Plants fight gall formation: hypersensitivity. *Cien Cult* 52: 49–54
- Fernandes GW, Duarte H, Lüttge U (2003) Hypersensitivity of *Fagus sylvatica* L. against leaf galling insects. *Trees* 17: 407-411
- Fernandes GW, Negreiros D (2001) The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. *Ecol Entomol* 26: 46-55
- Fernandes GW, Price PW (1992) The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90: 14-20
- Ferrier SM, Price PW (2004) Oviposition preference and larval performance of rare bud-galling sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae) on Willow in North Arizona. *Environ Entomol* 33: 700-708
- Fritz RS, Crabb BA, Hochwender CG (2000) Preference and performance of a gall-inducing sawfly: a test of the plant vigor hypothesis. *Oikos* 89: 555–563
- Gonçalves-Alvim SJ, Faria ML, Fernandes GW (1999) Relationships between four neotropical species of galling insects and shoot vigor. *An Soc Entomol Brasil* 28: 147-155
- Gonçalves-Alvim SJ, Fernandes GW (2001) Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in the neotropical savannas. *Biodivers Conserv* 10: 79-98
- Hilker M, Rohfritsch O, Meiners T (2002) The plant's response towards insect egg deposition. In: Hilker M, Meiners T (eds.) *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell, Berlin, p. 61-90.
- Höglund S, Larsson S, Wingsle G (2005) Both hypersensitive and non-hypersensitive responses are associated with resistance in *Salix viminalis* against the gall midge *Dasineura marginemtorquens*. *J Exp Bot* 56: 3215-3222
- Inbar M, Dootstdar H, Mayer RT (2001) Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos* 94: 228–235

- Kimberling DN, Scott ER, Price PW (1990) Testing a new hypothesis: plant vigor and *phylloxera* distribution on wild grape in Arizona. *Oecologia* 84: 1–8
- Kopelke JP, Amendt J, Schonrogge K (2003) Patterns of interspecific associations of stem galls on willows. *Divers Distrib* 9: 443–453
- Madeira BG, Cornelissen TG, Faria ML, Fernandes GW (1997) Insect herbivore preference for plant sex and modules in *Baccharis concinna* Barroso (Asteraceae). In Raman A (ed.) *Ecology and evolution of plant-feeding insects in natural and man-made environments*. New Delhi, India, International Scientific Publications. p. 135–143.
- Maia VC, Fernandes GW (2005) Two new species of Asphondyliini (Diptera: Cecidomyiidae) associated with *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) in Brazil. *Zootaxa* 1091: 27–40
- Murcia SL, Santos JC, De Souza O et al (2007) Ataque de térmitas em plantas do cerrado da Estação Ecológica de Pirapitinga, Minas Gerais. *Rev Bras Entomol* (submitted)
- Ollerstam O, Larsson S (2003) Salicylic acid mediates resistance in the willow *Salix viminalis* against the gall midge *Dasineura marginemtorquens*. *J Chem Ecol* 29: 163–74
- Ollerstam O, Rohfritsch O, Höglund S, Larsson S (2002) A rapid hypersensitive response associated with resistance in the willow *Salix viminalis* against the gall midge *Dasineura marginemtorquens*. *Entomol Exp Appl* 102: 153–162
- Prado PIKL, Vieira EM (1999) The interplay between plant traits and herbivore attack: a study of a stem galling midge in the neotropics. *Ecol Entomol* 24: 80–88
- Price PW (1990) Evaluating the role of natural enemies in latent and eruptive species: new approaches in life table construction. In Watt AD, Leather SR, Hunter MD et al. (eds) *Population dynamics of forest insects*. Intercept, Andover, UK
- Price PW (1991) The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244–251
- Price PW (1997) *Insect Ecology*, 3rd edn. Wiley. New York
- Price PW, Hunter MD (2005) Long-term population dynamics of a sawfly show strong bottom-up effects. *J. Anim Ecol* 74: 917–925
- Price PW, Ohgushi T (1995) Preference and performance in a *Phyllocolpa* sawfly and the willow, *Salix miyabeana*, on Hokkaido. *Res Popul Ecol* 37: 23–28
- Price PW, Roininen H, Tahvanainen J (1987a) Why does the bud-galling sawfly, *Euura mucronata*, attack long shoots? *Oecologia* 74: 1–6
- Price PW, Roininen H, Tahvanainen J (1987b) Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. *Oecologia* 73: 334–337
- Rehill BJ, Schultz JC (2001) *Hormaphis hamamelidis* and gall size: a test of the plant vigor hypothesis. *Oikos* 95: 94–104
- Silveira FAO, Santos JC, Franceschinelli EV et al (2007) Vegetative and reproductive phenology of *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae). *Biotropica* (submitted)

- Singer MC (1986) The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In Miller JR, Miller TA (eds) *Insect-plant interactions*. Springer-Verlag., New York
- StatSoft Inc (2001) *STATISTICA 6.0 for Windows* [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, Okla. USA. <http://www.statsoft.com>
- Stein SJ, Price PW (1995) Relative effects of plant resistance and natural enemies by plant developmental age on sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae) preference and performance. *Environ Entomol* 24: 909–916
- Thompson JN (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol Exp Appl* 47: 3-14
- Thompson JN, Pellmyr O (1991) Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annu Rev Entomol* 36: 65–89
- Vaz AMSF, Tozzi AMGA (2003) *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. *Rodriguésia* 54: 55-143
- Woods JO, Carr TG, Price PW et al (1996) Growth of coyote willow and the attack and survival of a mid-rib galling sawfly, *Euura* sp. *Oecologia* 108: 714–722
- Wratten S (1992) Population regulation in insect herbivores - top-down or bottom-up? *New Zeal J Ecol* 16: 145-147
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. 3rd edn. Prentice-Hall International Editions, New Jersey

Capítulo 2

Um padrão inesperado de oviposição preferencial e performance larval de *Asphondylia microcapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) em ramos médios de *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae)

Resumo

A Hipótese do Vigor de Plantas (HVP) prevê uma alta oviposição preferencial e performance da prole em ramos longos e de crescimento rápido da planta hospedeira. Embora diversos estudos tenham testado suas predições, estudos de longa duração interessados no padrão de seleção de planta hospedeira por insetos galhadores ainda são escassos. A HVP foi testada usando *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) como planta hospedeira de uma galha foliar *Asphondylia microcapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) por três anos consecutivos. Ramos foram coletados das mesmas 80 plantas entre 2001 e 2003, e tamanho de ramo, número de ramos galhados e sadios, número de galhas e fatores de mortalidade foram registrados. Aproximadamente 600 galhas de *A. microcapillata* foram coletadas em 5.800 ramos de *B. brevipes*. A abundância de galhas variou entre os anos (122 em 2001, 114 em 2002 e 359 em 2003). A preferência por ramos longos não foi observada porque a porcentagem de ramos galhados e folhas galhadas foram maiores em ramos de tamanho intermediário por dois anos. A distribuição observada da abundância de galhas e ramos galhados foi sempre maior do que a distribuição esperada em classes de ramos médios. Ramos médios suportaram entre 43% e 94% do total de galhas, onde a taxa de sobrevivência foi maior em 2001 e 2002. A taxa de parasitoidismo diminuiu com o aumento da predação de galhas, a taxa de sobrevivência foi constante ($\bar{x} = 22,7\%$) e patógenos representaram menos que 3% da mortalidade galhas em todos os anos. Uma vez que ramos longos não foram preferidos por *A. microcapillata*, a oviposição em ramos de tamanho médio pode ter representado uma estratégia para evitar uma competição direta com outros insetos galhadores que usam os ramos longos da planta hospedeira.

Palavras-chave: Herbivoria, seleção de planta hospedeira, insetos galhadores, fatores de mortalidade, Hipótese do Vigor de Plantas, efeito “*top-down*”.

Abstract

The Plant Vigor Hypothesis (PVH) predicts a higher oviposition preference and offspring performance on longer fast-growing shoots. Although several studies have tested its predictions, long-term studies concerning in the patterns of host plant selection by galling species are still lacking. The PVH was tested using *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) as the host of a leaf gall midge, *Asphondylia microcapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) for three consecutive years. Shoots were collected from the same 80 plants between 2001 and 2003 and shoot length, number of healthy and galled leaves, gall number and mortality factors were recorded. Nearly 600 *A. microcapillata* galls were collected on 5,800 shoots of *B. brevipes*. Gall abundance varied among years (122 in 2001, 114 in 2002 and 359 in 2003). Preference for longer shoots was not observed because the percent of galled shoots and galled leaves were higher on medium shoot length for two years. The observed distribution of gall abundance and galled shoots was always greater than expected distribution on medium shoot length classes. Medium-sized shoots supported from 43% to 94% of total galls, where survival rate was greater in 2001 and 2002. Parasitoidism rate decrease with increase in gall predation, gall survival rate was constant ($\bar{x} = 22.7\%$) and pathogens accounted for less than 3% galls mortality in all years. Since longer shoots were not preferred by *A. microcapillata*, oviposition in medium-sized shoot classes may represent a strategy to avoid a direct competition with other galling insects that use longer shoots in the host plant.

Key-words: Herbivory, host plant selection, insect galls, mortality factors, Plant Vigor Hypothesis, top-down effect.

1. Introdução

Nas últimas décadas houve um enorme crescimento nos estudos sobre padrões de seleção de plantas por insetos herbívoros. Muitos destes estudos foram direcionados para a relação entre oviposição preferencial e para a performance da prole na tentativa de aumentar o conhecimento sobre a evolução da interação entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras (veja Thompson & Pellmyr 1991). Embora tenham sido levantadas diversas hipóteses para explicar os padrões de ataque por insetos herbívoros em várias escalas ecológicas (Price 1997), um consenso geral sobre os mecanismos e processos envolvidos pode ainda ser prematuro; talvez devido à enorme diversidade taxonômica de guildas de herbívoros e de plantas hospedeiras. A *Hipótese de Vigor de Planta* (HVP, Price 1991) prediz que insetos herbívoros selecionam preferencialmente, plantas ou módulos de plantas maiores e vigorosos (predição de preferência) e que a performance da prole será maior nestas plantas ou módulos de plantas (predição de performance). Vários estudos tem corroborado ambas as predições de HVP (Price et al. 1987a,b, Craig et al. 1989, Kimberling et al. 1990, Price & Ohgushi 1995, Stein & Price 1995, Woods et al. 1996, Inbar et al. 2001, Bruyn et al. 2002), enquanto outros estudos têm corroborado parcialmente a predição de preferência (Cornelissen et al. 1997, Prado & Vieira 1999, Cornelissen & Fernandes 2001, Fritz et al. 2000, Ferrier & Price 2004, Cunningham & Floyd 2006) e outros estudos têm refutado ambas as predições (Bruyn 1995, Faria & Fernandes 2001, Rehill & Schultz 2001).

Entre as poucas evidências contra a HVP, Faria & Fernandes (2001) argumentam que a quantidade de recurso tem sido subestimada em classes de ramos mais longos (Price 1991). Neste estudo, a alta taxa de ataque de fêmeas de *Baccharopelma dracunculifoliae* (Hemiptera: Psyllidae) em ramos mais longos de *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) foi devido à maior oferta de recursos (folhas) em ramos grande comparado a ramos pequenos. Quando eles incorporaram a quantidade de recurso em cada ramo para estimar a probabilidade de ataque, o padrão de ataque desapareceu. Nesse sentido, outros estudos têm também refutado a HVP após dividirem a quantidade de galhas pela unidade de tamanho do ramo em centímetro (número de

galhas/cm) (veja Madeira et al. 1997, Gonsalves-Alvim et al. 1999, Cornelissen & Fernandes 2001, Araújo et al. 2003). Estes autores argumentam que ramos longos e vigorosos possuem mais galhas por apresentarem mais recursos e, portanto, maiores números de sítios de oviposição do que ramos pequenos. Por esse razão, neste capítulo testou-se HVP usando também abundância de recursos (folhas) para encontrar a distribuição estimada do ataque da fêmea do inseto galhador (veja Faria & Fernandes 2001).

Por três anos consecutivos o padrão de ataque da galha foliar *Asphondylia microcapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) (Maia & Fernandes 2005) foi estudado em *Bauhinia brevipes* Vogel (Fabaceae). *Asphondylia* inclui 82 espécies neotropicais uni- ou multi-voltinas que geralmente induzem galhas em flores, frutos e folhas da planta hospedeira (Gagné 1994). Espécies de galhadores deste gênero representam uma exceção à regra de espécies de insetos galhadores. Espécies de *Asphondylia* alimentam-se dos esporos de fungos simbióticos que provavelmente são introduzidos pela fêmea do inseto galhador quando a mesma ovipõe no tecido da planta hospedeira (Stone & Schönrogge 2003). *A. microcapillata* é provavelmente uma espécie univoltina, que induz galhas apenas quando as folhas imaturas e em expansão de *B. brevipes* estão disponíveis. Esta espécie é a segunda mais abundante de inseto galhador em *B. brevipes*, enquanto outra espécie de galha foliar, *Schizomyia macrocapillata* Maia (Diptera: Cecidomyiidae) (Maia & Fernandes 2005) é a espécie dominante (Cornelissen & Fernandes 1998, 2001, Cornelissen et al. 2002, Santos et al. 2007).

Estudos anteriores sobre estas duas espécies de insetos galhadores mostraram que fêmeas de *S. macrocapillata* possuem uma forte preferência por ramos mais longos (Cornelissen et al. 1997, Fernandes 1998, Cornelissen & Fernandes 2001, Santos et al. 2007), enquanto que *A. microcapillata* não apresentou um padrão conciso de ataque nos ramos de *B. brevipes* (Cornelissen et al. 1997). Por três anos consecutivos foram testadas as predições de oviposição preferencial e performance larval da HVP para *A. microcapillata*. Além disso, foram analisados os efeitos dos fatores de mortalidade do tipo “top-down” sobre a performance de *A. microcapillata*. Portanto, o objetivo central deste estudo foi testar HVP respondendo às

seguintes perguntas: a) qual é o efeito dos fatores de mortalidade do tipo “top-down” sobre a sobrevivência larval de *A. microcapillata*?; b) qual é o efeito do tamanho do ramo de *B. brevipes* na oviposição preferencial de *A. microcapillata*?, e c) qual é o efeito do tamanho de ramos de *B. brevipes* na sobrevivência larval de *A. microcapillata*?

2. Métodos

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação Ecológica de Pirapitinga (EEP) do IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais, sudeste do Brasil. A EEP é uma ilha artificial de 1.100ha, construída em 1965 na Represa Hidrelétrica de Três Marias entre as coordenadas (18°20'S - 18°23'S e 45°17'W - 45°20'W), a uma altitude compreendida entre 570 e 630 metros acima do nível do mar (Azevedo et al. 1987). O clima nesta região é tropical, tipo Aw segundo a classificação de Köppen, com uma estação seca longa entre maio e setembro e uma estação chuvosa entre outubro e abril (Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001). A média de temperatura varia entre 21 e 25°C e a média anual de precipitação é de 1.200mm, com chuvas no verão e invernos secos (Silveira et al. 2007). A vegetação da EEP é formada por cerrado com três tipos de fisionomias vegetais: campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerradão (veja Azevedo et al. 1987, Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001). Na EEP predominam os solos do tipo latossolo vermelho escuro distrófico A moderado, com textura muito argilosa, fase cerrado e relevo suave ondulado (Azevedo et al. 1987).

2.2. O sistema Bauhinia brevipes - Asphondylia microcapillata

Bauhinia brevipes Vog. (Fabaceae) é um arbusto que alcança até 3 m de altura, é abundante no cerrado, mas também encontrada na caatinga, sendo a espécie distribuída nos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Piauí, Rondônia, São Paulo e Tocantins (Vaz & Tozzi 2003). *B. brevipes* é uma espécie decídua, com queda foliar entre maio e agosto, em setembro os indivíduos apresentaram-se sem folhas e novos brotamentos

ocorrem sincronicamente em outubro, coincidindo com o aumento da umidade relativa do ar (Silveira et al. 2007). Folhas novas são produzidas até o final das chuvas, em março (Silveira et al. 2007) quando espécies de insetos galhadores ovipõem e induzem galhas na planta hospedeira.

Bauhinia brevipes é atacada por sete espécies de insetos galhadores, sendo três espécies de galhas foliares (Diptera: Cecidomyiidae): *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata*, e uma nova espécie ainda não identificada (veja Maia & Fernandes 2005). As galhas esferóides de *A. microcapillata* são cobertas por tricomas curtos e esbranquiçados. A galha está posicionada na lâmina adaxial da folha de *B. brevipes*, onde as duas regiões polares da galha esferóide são coladas nas lâminas adaxial da folha e possui uma única câmara, com uma única larva do inseto galhador (Maia & Fernandes 2005) (Fig. 1A-D).

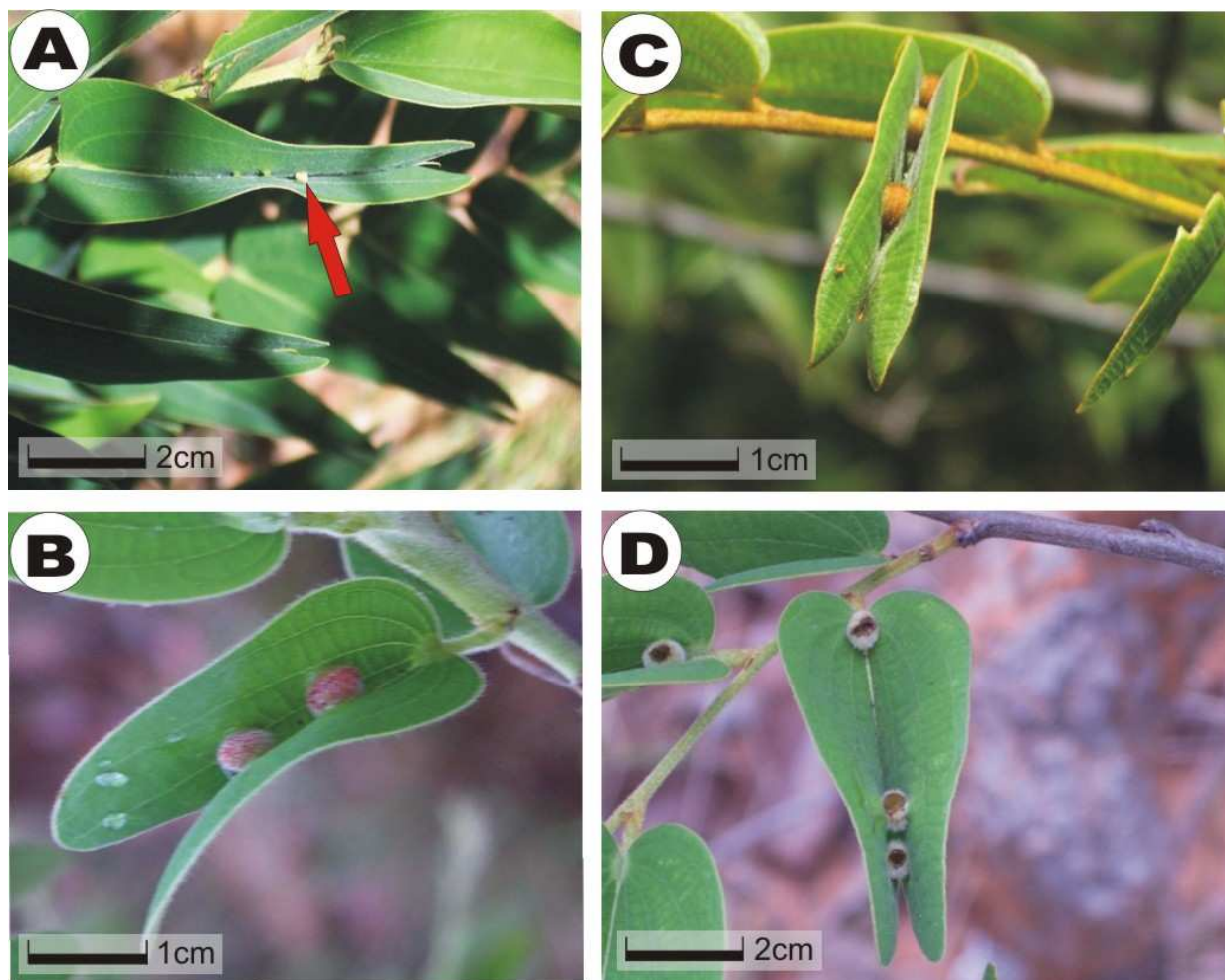


Figura 1 - 1A. Estágio inicial das galhas de *Asphondylia microcapillata* em uma folha de *Bauhinia brevipes* (indicado pela seta) na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais; 1B-C. Galhas desenvolvidas de *A. microcapillata* em uma folha de *B. brevipes*; 1D. Três galhas de *A. microcapillata* atacadas por predadores em uma folha de *B. brevipes*.

2.3. Amostragem e análises estatísticas

Os padrões de preferência e performance de *A. microcapillata* foram determinados por um período de três anos (2001, 2002 e 2003), selecionando-se aleatoriamente até 25 ramos da copa dos mesmos 80 indivíduos de *B. brevipes* previamente marcados. Eventualmente alguns indivíduos não possuíam 25 ramos, no entanto, os ramos destes indivíduos também foram amostrados. Ramos foram coletados no início de dezembro de cada ano, em um único dia, quando os ramos e galhas estavam desenvolvidos e crescidos. Todos os ramos foram ensacados, numerados e levados para o laboratório onde foram medidos seus comprimentos, número total de folhas, número total de galhas, número total de folhas galhadas e o diâmetro das galhas. O termo “preferência” foi definido como uma oviposição não-aleatória, quando o recurso da planta hospedeira é oferecido simultaneamente para o inseto; e o termo “performance” foi definido como uma medida de sobrevivência da prole (ovos, larvas ou pupa), crescimento ou reprodução (Singer 1986, Thompson 1988). Neste estudo, a oviposição preferencial foi estimada quantificando a abundância de galhas, número de ramos galhados e folhas galhadas, enquanto a performance larval foi estimada quantificando a proporção de larvas que sobreviveram e pelo diâmetro da galha.

Para testar a relação entre preferência e performance dos insetos galhadores, os ramos foram divididos em classes de 3 cm, baseado em estudos anteriores desse sistema (Fernandes 1998, Cornelissen & Fernandes 2001, Santos et al. 2007). Fatores de mortalidade atuando sobre performance de *A. microcapillata* foram agrupados nas seguintes categorias: parasitoidismo, predação, patógenos e fatores desconhecidos (veja Fernandes & Price 1992) (veja Fig. 1D). Para entender o efeito da mortalidade nas classes de tamanho de ramos, todos os fatores também foram agrupados em classes de 3 cm (veja Fernandes 1998) e então a distribuição destes fatores de mortalidade comparada com os resultados da preferência e performance de *A. microcapillata*.

A preferência e o número estimado de ramos galhados, folhas galhadas e galhas de *A. microcapillata* foram determinadas por dois modelos. No *Modelo a*, o número de ramos em cada classe de comprimento do ramo de *B. brevipes* foi considerado como um indicador do vigor

da planta e sua distribuição foi usada para encontrar a distribuição estimada de galhas (Price 1991). No *Modelo b*, o número de folhas em cada classe de tamanho de ramos de *B. brevipes* foi considerado como uma medida da disponibilidade de recurso (veja Faria & Fernandes 2001). A razão para se usar o *modelo b*, o qual estima a probabilidade através da abundância do número de folhas em cada classe de ramos, foi de incorporar a quantidade de recurso nas análises de preferência como sugerido por alguns estudos (por exemplo, Faria & Fernandes 2001). Seja P a probabilidade de um ramo ou folha qualquer ser galhada, onde:

$$P = \frac{\text{Soma de } G \text{ na amostra}}{\text{Soma de } R \text{ na amostra}}$$

G pode ser definido como ramos galhados, folhas galhadas ou número de galhas e R pode ser definido como quantidade de ramos ou folhas. Assim, a razão entre G e R é definida como uma medida da probabilidade de ataque P . Se uma determinada classe i é constituída de M ramos, então MP ramos estarão galhados (veja Faria & Fernandes 2001). Posteriormente, a preferência foi testada comparando as distribuições observadas e esperadas ao longo das classes de tamanho dos ramos usando o teste de Qui-quadrado (veja Faria & Fernandes 2001, STATISTICA 6.0 StatSoft 2001). Classes de ramos mesmos representadas foram combinadas para formar classe contendo no mínimo cinco ramos ou folhas por classe na distribuição esperada (Zar 1996).

3. Resultados

3.1. Variação temporal do ataque, sobrevivência larval e fatores de mortalidade

Um total de 595 galhas de *A. microcapillata* foi encontrado em 38.827 folhas e em 5.791 ramos de *B. brevipes* durante os três anos de estudos (Tabela 1). Aproximadamente uma média de três galhas de *A. microcapillata* por folha galhada foi encontrada ($\bar{x} = 2,87 \pm 2,00$; variação entre 1 e 13 galhas/folha; $n = 207$). Apenas 3,57 % e 0,65% do total da quantidade ramos e

folhas foram galhados, respectivamente. Os valores da abundância de galhas, ramos galhados e folhas galhadas foram similares em 2001 e 2002, mas aumentaram em 2003. Em 2003, o número de ramos galhados e razão galhas/ramo aumentaram cerca de três vezes em relação ao ano de 2001 (Tabela 1).

Tabela 1 – Abundância e densidade de galhas de *Asphondylia microcapillata* em *Bauhinia brevipes* durante três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003) na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. Os números em parênteses representam a porcentagem de ramos ou folhas galhadas em relação à quantidade total de ramos ou folhas em cada ano.

| Ano | Ramos | Folhas | Ramos galhados | Folhas galhadas | Abundância de galhas | Galhas/ramos |
|--------------|--------------|---------------|--------------------|--------------------|----------------------|--------------|
| 2001 | 1.947 | 12.344 | 55 (2,82%) | 59 (0,48%) | 122 | 0,06 |
| 2002 | 1.996 | 14.192 | 41 (2,05%) | 48 (0,34%) | 114 | 0,06 |
| 2003 | 1.848 | 12.291 | 111 (6,01%) | 147 (1,20%) | 359 | 0,19 |
| Total | 5.791 | 38.827 | 207 (3,57%) | 254 (0,65%) | 595 | 0,10* |

* média

Aproximadamente um quarto das larvas de *A. microcapillata* sobreviveu após induzirem com sucesso a formação da galha. As taxas de sobrevivência larval de *A. microcapillata* foram 23,0%, 25,4%, e 19,5% em 2001, 2002, e 2003, respectivamente (Fig. 2). No ano de 2001, a taxa de parasitoidismo foi o fator de mortalidade mais importante atuando nas larvas de *A. microcapillata*, representado por 44,3% das galhas mortas; seguido de predação, fator que matou 21,3% das galhas (Fig. 2). Um aumento na taxa de predação foi observado nos anos subsequentes (43,0% em 2002 e 62,7% em 2003) (Fig. 2). Espécies não identificadas de vespas parasitóides mataram 16,7% e 14,5% das larvas de *A. microcapillata* em 2002 e 2003,

respectivamente (Fig. 2). Fatores de mortalidade desconhecidos alcançaram uma taxa alta em 2002 (13,2%), mas diminuíram no ano seguinte para 3%. Poucas hifas de fungos patogênicos foram encontradas dentro das galhas e, portanto, patógenos não representaram um forte fator de mortalidade atuando nas larvas de *A. microcapillata* durante o período de estudo (Fig. 2).

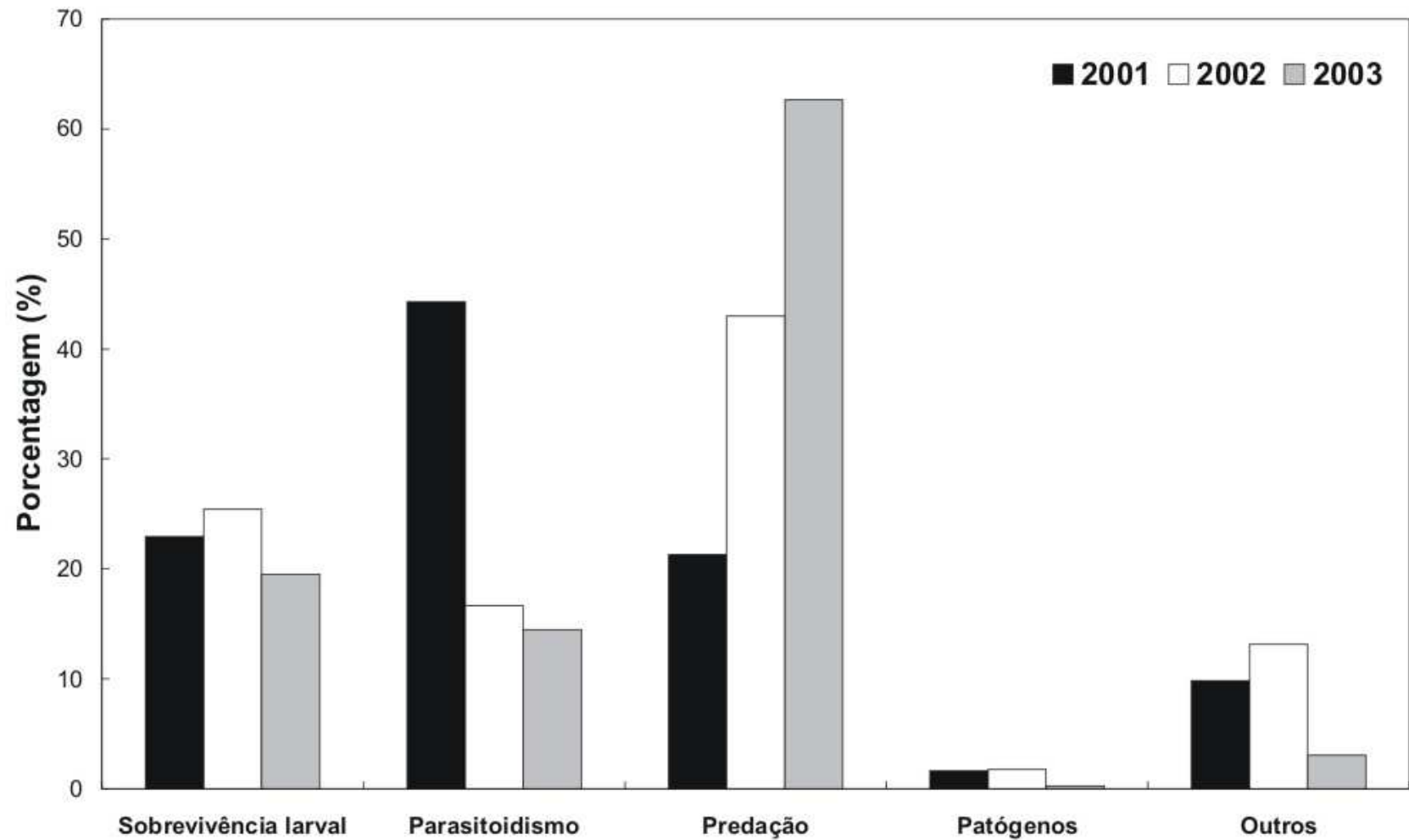


Figura 2 – Sobrevivência larval e fatores de mortalidade de *Asphondylia microcapillata* em *Bauhinia brevipes* durante três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003) na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

3.2. Distribuição dos recursos e oviposição preferencial

Ramos menores de *B. brevipes* foram sempre mais abundantes na população de ramos, enquanto ramos maiores foram raros (Fig. 3). A porcentagem de ramos galhados e folhas galhadas por *A. microcapillata* em cada classe de tamanho de ramos de *B. brevipes* aumentou com o aumento do tamanho do ramo, até alcançar as classes de ramos médios (entre 9,6 e 24,5 cm) (Fig. 3). Ramos maiores foram raramente atacados, exceto em 2003 (Fig. 3). Esta tendência encontrada para *A. microcapillata* não corrobora a primeira predição da HVP, a qual prediz um ataque maior sobre classes de ramos longos.

A análise da oviposição preferencial baseado no *Modelo a* (abundância de ramos) mostrou que o número de ramos galhados observado diferiu significativamente do número de ramos galhados esperado em cada classe de tamanho de ramo, durante três anos de estudo (2001 - $\chi^2 = 45,25$ gl = 4 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 35,43$ gl = 4 $p < 0,0001$ e 2003 - $\chi^2 = 45,44$ gl = 5 $p < 0,0001$; Fig. 4). Esta mesma tendência foi observada para o número de folhas galhadas (2001 - $\chi^2 = 44,94$ gl = 4 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 41,19$ gl = 5 $p < 0,0001$ e 2003 - $\chi^2 = 59,35$ gl = 6 $p < 0,0001$; Fig. 4) e também para a abundância de galhas (2001 - $\chi^2 = 67,53$ gl = 5 $p < 0,0001$; 2002 - $\chi^2 = 126,10$ gl = 6 $p < 0,0001$ e 2003 - $\chi^2 = 198,21$ gl = 8 $p < 0,0001$; Fig. 4).

Quando o *Modelo b* (abundância de recursos) foi usada, o número de folhas galhadas observado em cada classe de tamanho de ramos diferiu da distribuição esperada para todos os anos (2001 - $\chi^2 = 16,88$ gl = 4 $p < 0,002$; 2002 - $\chi^2 = 17,22$ gl = 4 $p < 0,002$ e 2003 - $\chi^2 = 12,18$ gl = 6 $p = 0,058$; Fig. 5) e para o número observado de galhas (2001 - $\chi^2 = 21,09$ gl = 6 $p < 0,002$; 2002 - $\chi^2 = 67,71$ gl = 7 $p < 0,001$ e 2003 - $\chi^2 = 68,71$ gl = 9 $p < 0,001$; Fig. 5).

Estes resultados indicaram que, para ambos os modelos utilizados, o número observado de ramos galhados, folhas galhadas e galhas foi sempre menor do que o número esperado nas classes de ramos pequenos. Estes resultados sugerem pouca preferência por ramos pequenos, porque a taxa de ataque observada nestes ramos foi menor do que a taxa esperada. Porém, este padrão não persistiu para as classes de tamanho de ramos acima de 9 cm, onde o número observado de ramos galhados, folhas galhadas e galhas foi sempre maior do que o número

esperado nestas classes. Assim, níveis altos de ataque de *A. microcapillata* foram observados em ramos de classes de tamanho intermediárias (entre 9,5 - 24,5 cm), uma vez que pouco ou nenhum ataque pode ser observado nas classes de ramos longos de *B. brevipes*. Finalmente, comparando-se os resultados obtidos pelo *Modelo a* com resultados obtidos pelo *Modelo b*, nenhuma diferença aparente pôde ser detectada entre os dois modelos, apesar disto, sugere-se usar o *Modelo b* por incorporar a quantidade de recurso nas análises.

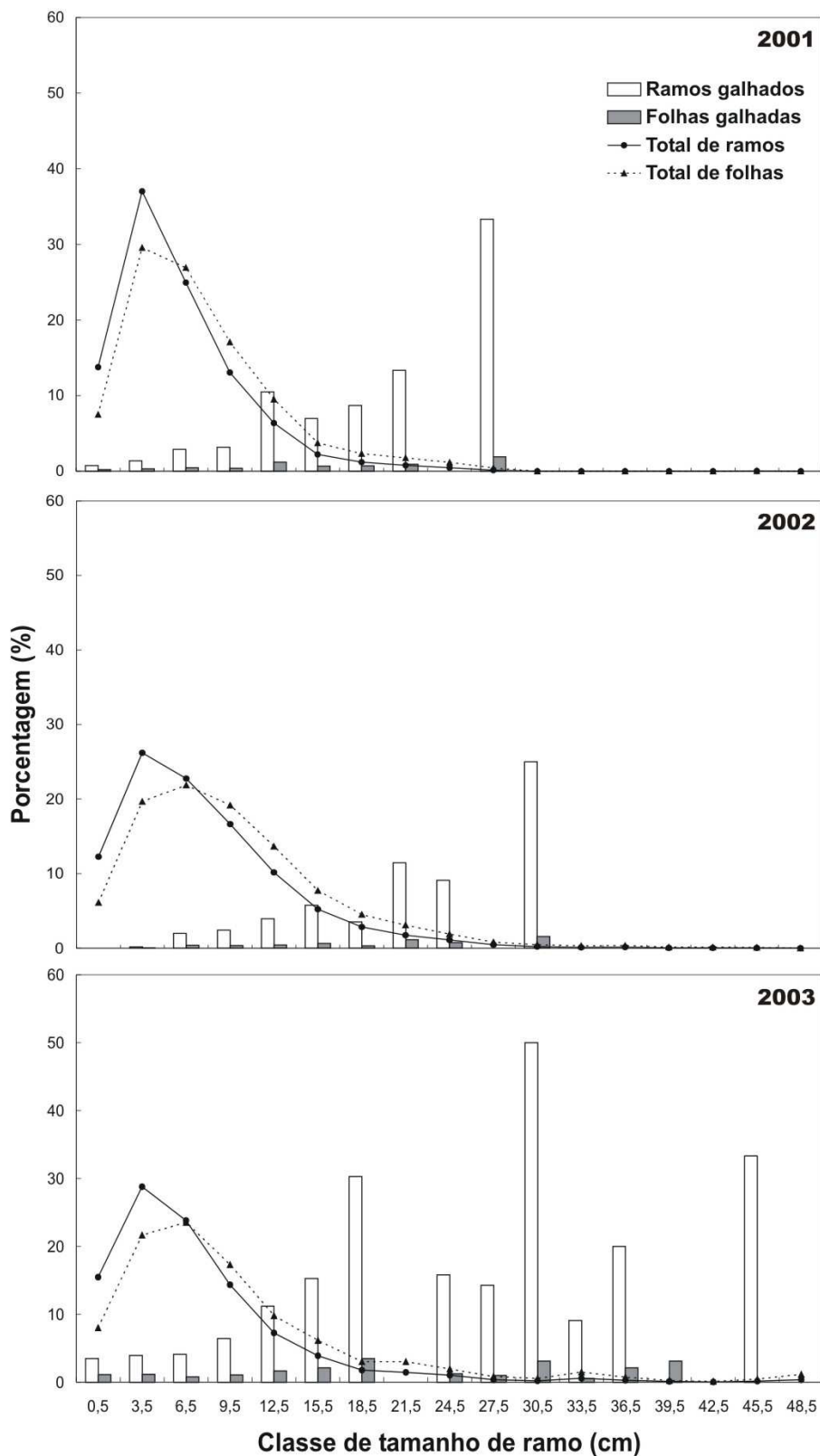


Figura 3 – Distribuição da porcentagem de ramos e folhas totais, ramos galhados e folhas galhadas por *Asphondylia microcapillata* em cada classe de tamanho de ramo de *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003) na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

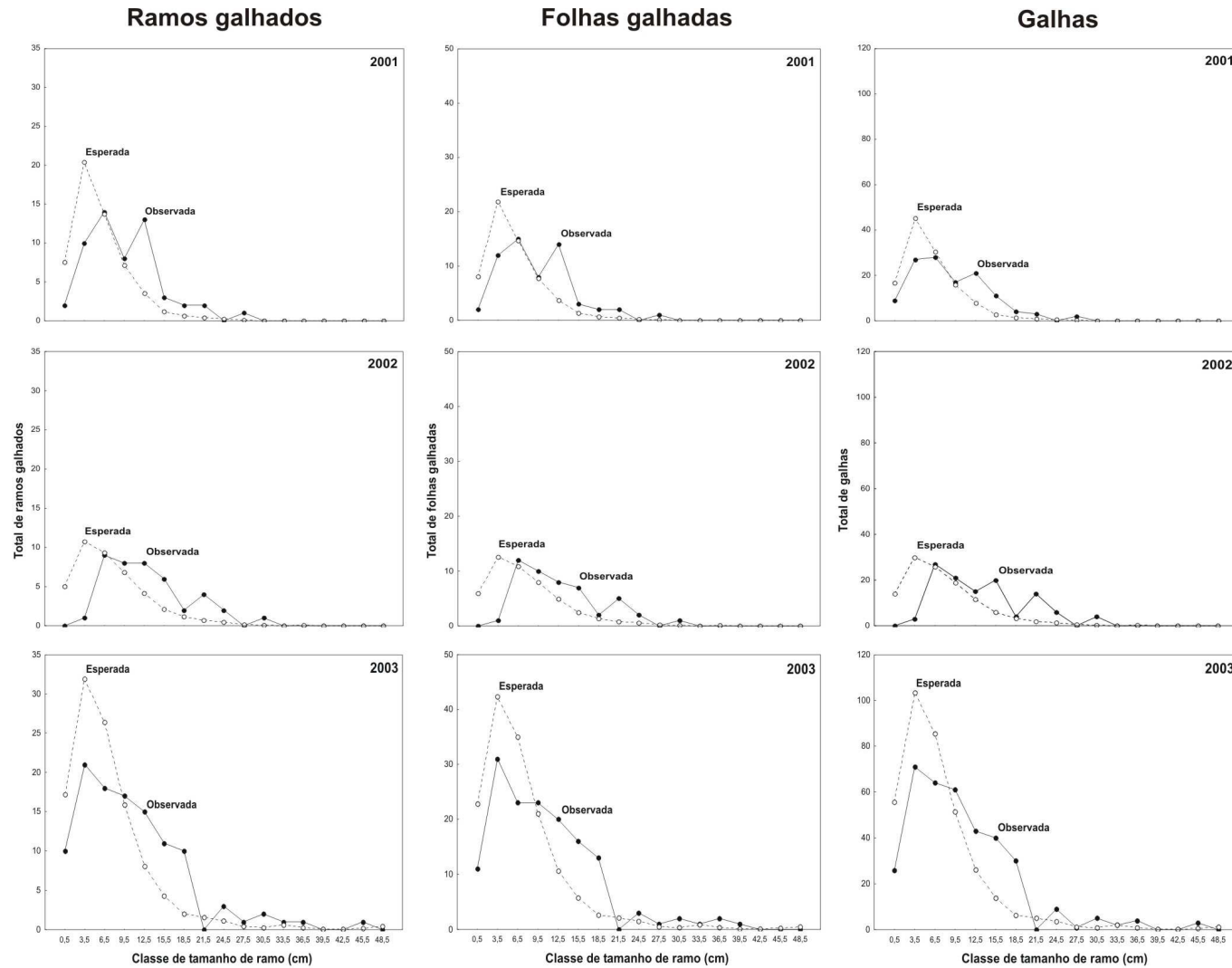


Figura 4 – Distribuição observada e esperada do número total de ramos galhados (coluna da esquerda), folhas galhadas (coluna central) e número total de galhas (coluna da direita) de *Asphondylia microcapillata* em *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003), usando o *Modelo a* – preferência estimada a partir da distribuição de ramos em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

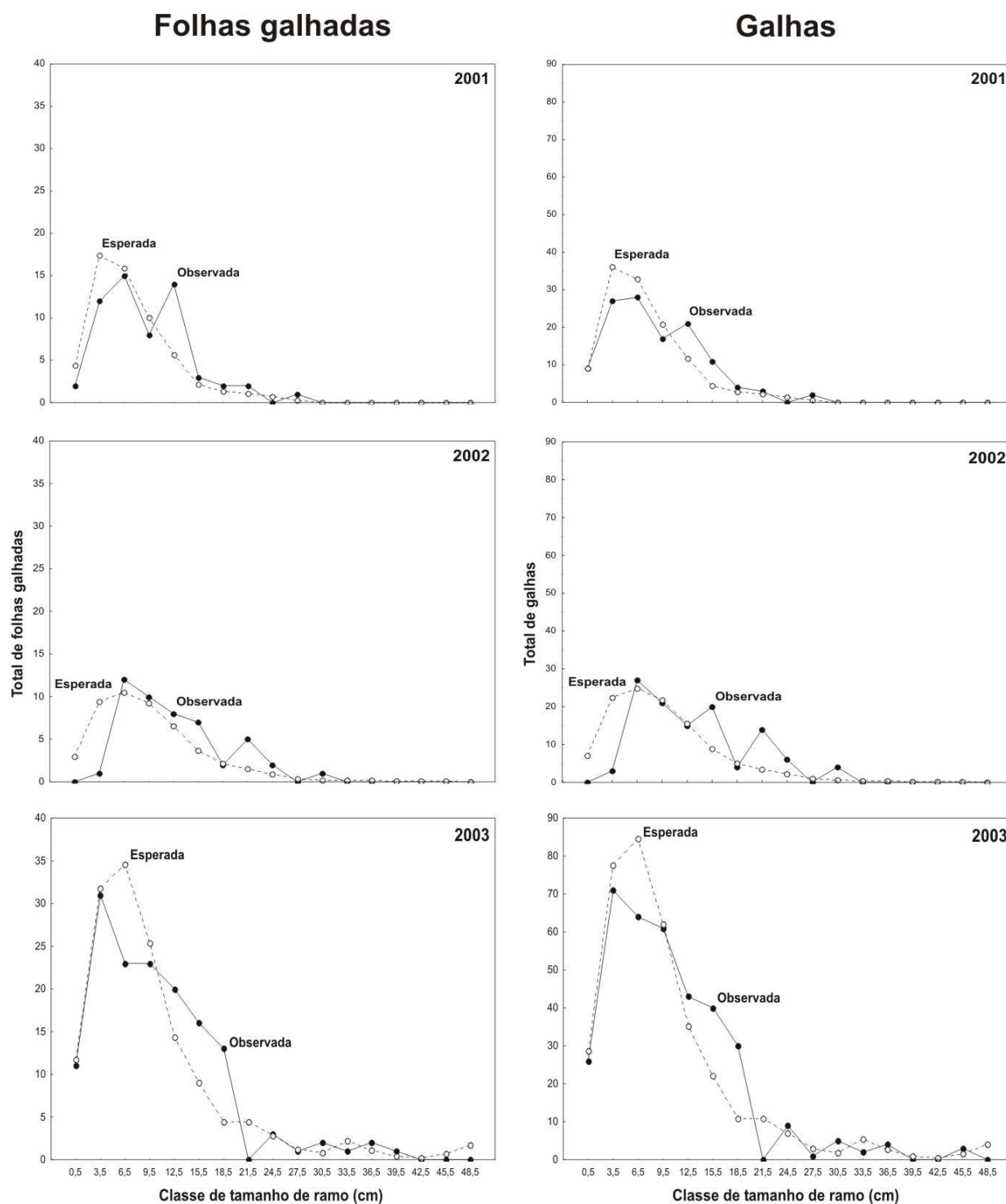


Figura 5 – Distribuição observada e esperada do número total de folhas galhadas (coluna da esquerda) e número total de galhas (coluna da direita) de *Asphondylia microcapillata* em *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003), usando o Modelo b – preferência estimada a partir da abundância de folhas em cada classe de tamanho de ramos, na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

3.3. Ataque e sobrevivência larval em ramos médios

Devido à possibilidade de uma oviposição preferencial em classe de tamanho de ramos intermediários (9,5 - 27,5cm), os dados foram analisados posteriormente, agrupando as classes de ramos em três categorias principais: pequeno (0,5 – 9,5cm), médio (9,6 - 27,5cm) e grande (27,6 - 48,5cm) (Tabela 2). Ramos galhados, folhas galhadas, galhas e sobrevivência larval de *A. microcapillata* foram concentrados na categoria de ramo médio em 2001 e 2002 (Tabela 2, Fig. 6 e 7). No entanto, em 2003, o ataque e sobrevivência larval foram concentrados na categoria de ramos grandes (Tabela 2). Quando o número de ramos galhados, folhas galhadas, galhas e sobrevivência larval foi dividido pela quantidade de recurso disponível (número de folhas) em cada classe de tamanho de ramo, a categoria de ramos médios foi a mais atacada por três anos seguidos (Tabela 3, Fig. 6). Além disso, por dois anos consecutivos (2001 e 2002) a média do diâmetro das galhas, outro fator que indica a performance das larvas, foi maior em ramos de tamanho médio (Tabela 3). A taxa de mortalidade de larvas de *A. microcapillata* causadas por inimigos naturais foi mais concentrada, em geral, na categoria de ramos médios do que em outras categorias de ramos (Tabela 2 e 3, Fig. 7).

Tabela 3 – Porcentagem de folhas galhadas, galhas, sobrevivência larval e taxa de fatores de mortalidade de *Asphondylia microcapillata* em três categorias de tamanho de ramos de *Bauhinia brevipes* durante três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. O diâmetro (cm) da galhas de *A. microcapillata* também foi representado na última coluna de performance.

| Ano | Categorias | Classes | Preferência | | Performance | Fatores de mortalidade | | | | Performance |
|------|--------------|-------------------|-----------------|--------------|----------------------|------------------------|--------------|------------|--------------|-------------------|
| | | | Folhas galhadas | Galhas | Sobrevivência larval | Parasitoidismo | Predação | Patógenos | Outros | Diâmetro da galha |
| 2001 | Pequeno | 0,5 - 9,4 | 14,81 | 18,13 | 22,27 | 16,86 | 16,99 | 100 | 12,83 | 3,32 |
| | Médio | 9,5 - 27,4 | 85,19 | 81,87 | 77,73 | 83,14 | 83,01 | 0 | 87,17 | 3,5 |
| | Grande | 27,5 - 48,5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,06 |
| | <i>Total</i> | | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>2,96*</i> |
| 2002 | Pequeno | 0,5 - 9,4 | 14,10 | 10,51 | 15,70 | 8,97 | 7,17 | 100 | 44,06 | 2,87 |
| | Médio | 9,5 - 27,4 | 58,02 | 51,98 | 84,30 | 91,03 | 35,79 | 0 | 55,94 | 3,14 |
| | Grande | 27,5 - 48,5 | 27,88 | 37,51 | 0 | 0 | 57,03 | 0 | 0 | 0,58 |
| | <i>Total</i> | | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>2,20*</i> |
| 2003 | Pequeno | 0,5 - 9,4 | 14,46 | 14,85 | 9,18 | 32,33 | 15,05 | 0 | 24,17 | 3,32 |
| | Médio | 9,5 - 27,4 | 49,90 | 48,57 | 55,99 | 67,67 | 42,17 | 100 | 75,83 | 3,03 |
| | Grande | 27,5 - 48,5 | 35,64 | 36,58 | 34,83 | 0 | 42,78 | 0 | 0 | 2,06 |
| | <i>Total</i> | | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>100</i> | <i>2,80*</i> |

* *média*

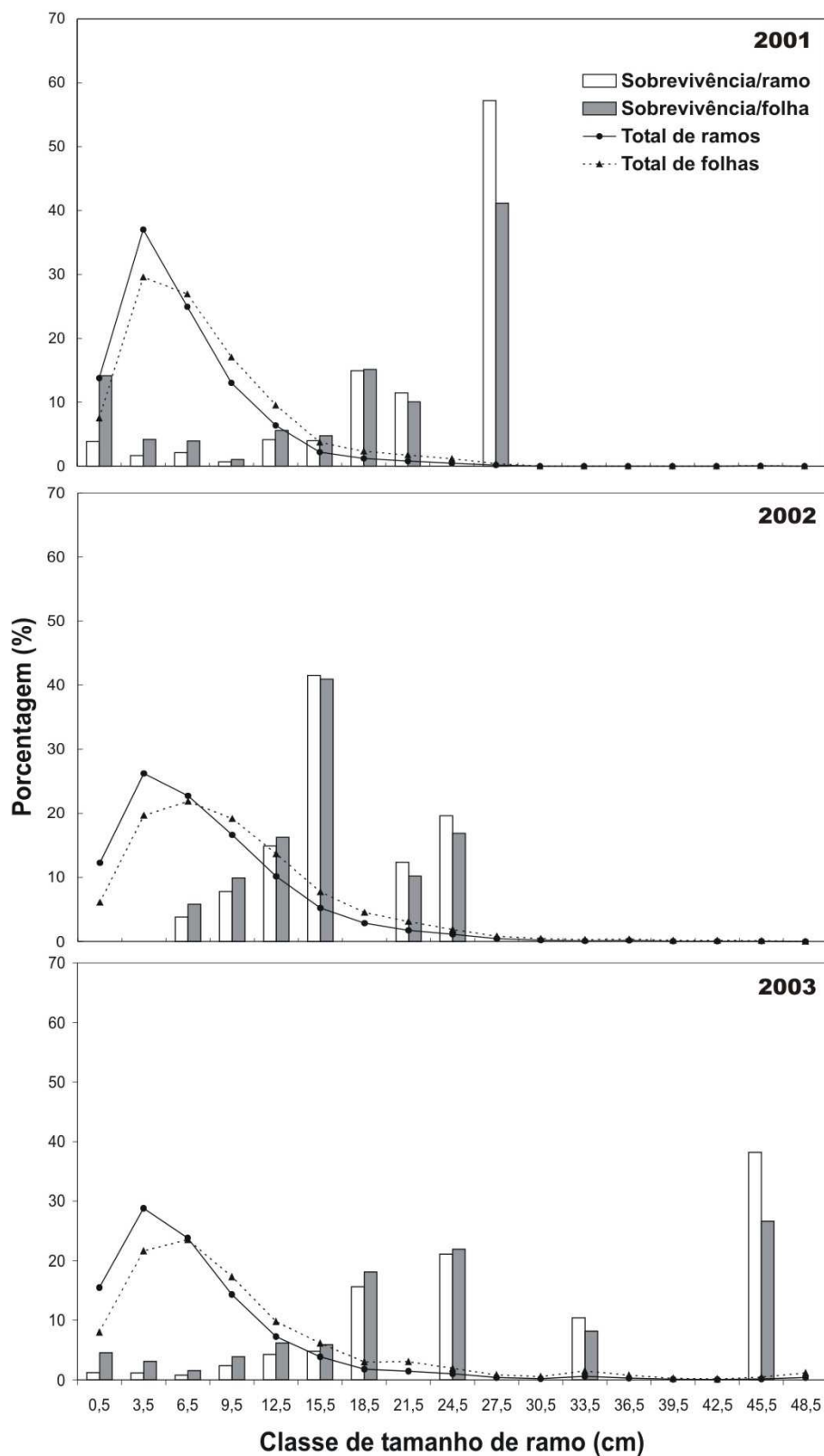


Figura 6 – Distribuição da porcentagem de ramos e folhas totais, e sobrevivência larval de *Asphondylia microcapillata* em cada classe de tamanho de ramo de *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

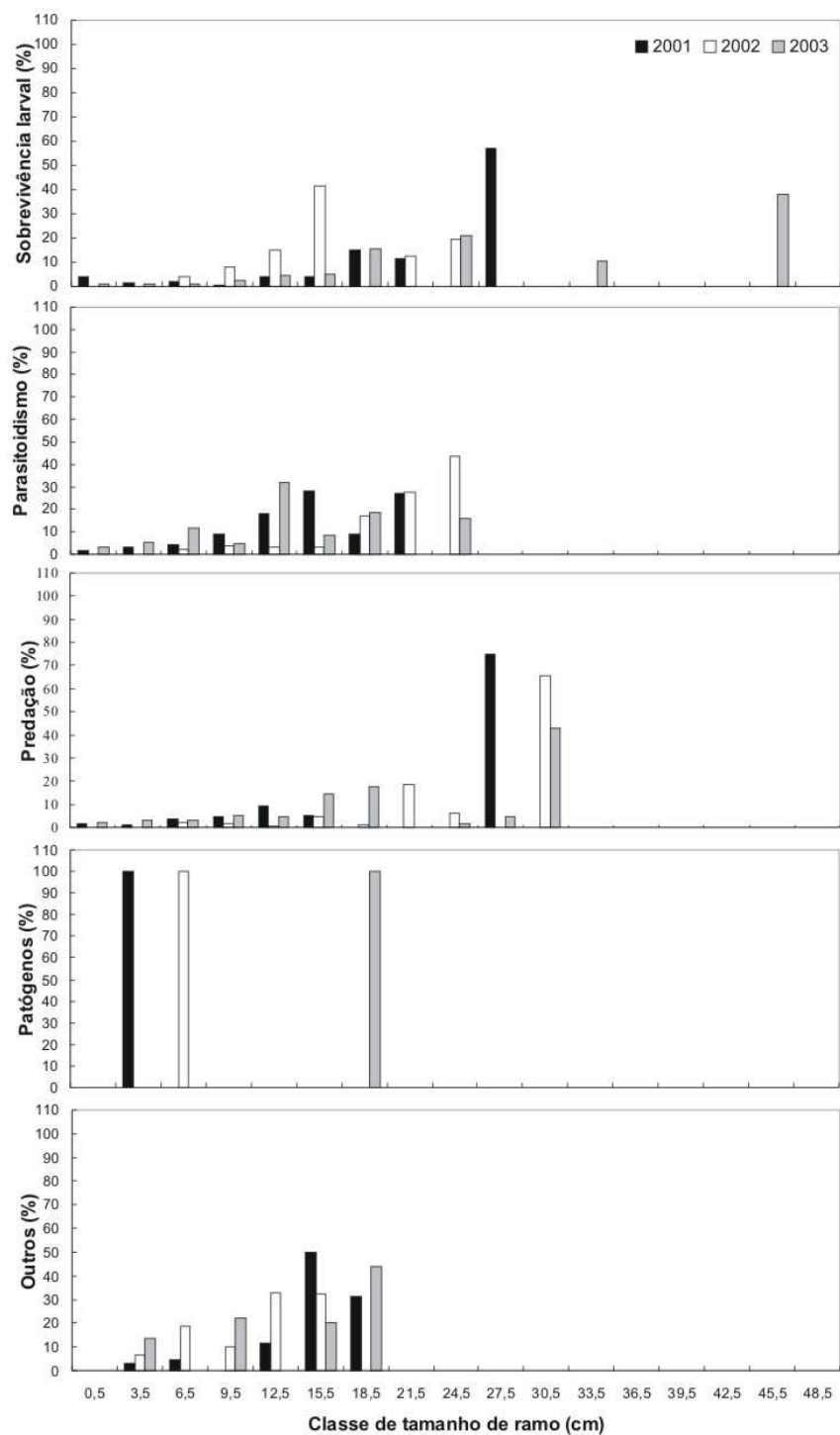


Figura 7 – Variação temporal da porcentagem de sobrevivência larval e dos fatores de mortalidade da galha foliar *Asphondylia microcapillata* em cada classe de tamanho de ramo de *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2001, 2002 e 2003), na Estação Ecológica de Pirapitinga - IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

4. Discussão

A relativa contribuição de forças “top-down” (inimigos naturais) e “bottom-up” (recurso e resistência da planta hospedeira) regulando a população das espécies é uma antiga discussão entre ecólogos e que recentemente tem recebido mais atenção (veja Hunter & Price 1992, Power 1992, Hunter 2001). Estudos sobre interações tri-tróficas procuram entender como populações e comunidades de insetos fitófagos podem ser controladas por estas forças (por exemplo, Fernandes & Price 1992). Este estudo mostrou a importância variação temporal dos fatores de mortalidade “top-down” atuando sobre sobrevivência larval de galhas *Asphondylia microcapillata* em *Bauhinia brevipes*. Em 2001, o ataque de vespas parasitóides representou o maior fator de mortalidade sobre as larvas de *A. microcapillata*, no entanto, nos anos seguintes, o ataque de predadores, tais como vespas e lagartas de lepidópteros, matou a maior parte das larvas do galhador. Além disso, os resultados sugerem uma relação negativa entre estes fatores de mortalidade. O ataque de parasitóides pode ter deixado poucas galhas vivas disponíveis para o ataque de predadores, uma vez que parasitóides atacam as galhas preferencialmente nos estágios iniciais e predadores nos estágios seguintes. Assim, a variação anual de parasitoidismo pode ter influenciado diretamente a o ataque por predadores. No entanto, é preciso se avaliar, em estudos futuros, como estes dois fatores interagem, bem como avaliar todos os fatores endógenos e exógenos que atuam na mortalidade de *A. microcapillata*.

É interessante também ressaltar que os fatores de mortalidade atuando sobre outras espécies de galhas foliares, como *S. macrocapillata*, diferiram significativamente em proporção e em categorias dos que atuaram sobre as larvas de *A. microcapillata*, embora ambas as galhas ocorram na mesma planta hospedeira (veja Capítulo 1). Em *S. macrocapillata*, a hipersensitividade, um mecanismo de resistência induzida, é responsável por mais de 90% da mortalidade de larvas, deixando poucas galhas disponíveis para ataque de inimigos naturais (Fernandes 1990, 1998, Fernandes et al. 2000). As taxas de mortalidade das galhas são bastante variáveis entre as espécies de insetos galhadores e não há um consenso sobre os padrões de fatores de mortalidade (Weis et al. 1985, Price & Clancy 1986, Abrahamson & Weis 1987,

Espírito-Santo et al. 2004). Portanto, os resultados encontrados para *A. microcapillata* estão de acordo para outras espécies de insetos galhadores.

Os resultados indicaram que *A. microcapillata* atacou e sobreviveu preferencialmente em ramos de tamanho médio (9,6 – 27,5 cm) de *B. brevipes* e, portanto, não corroboraram com as predições da HVP, preferência e performance em ramos maiores e mais vigorosos (veja Price, 1991). Segundo estudos realizados por Cornelissen et al. (1997), *A. microcapillata* respondeu melhor à hipótese do estresse de planta (White 1969) em 1993, porém em 1994 a espécie não obteve uma resposta significativa para mesmo padrão. Os resultados deste capítulo suportam mais a “relação parabólica” proposta por Mckinnon et al. (1999), que encontraram maior abundância e densidade de galhas de *Adelges abietis* (Hemiptera: Adelgidae) em árvores e ramos de tamanho intermediários de *Picea glauca* (Pinaceae). Eles argumentam que ramos pequenos de *P. glauca* não possuem recursos necessários para a indução das galhas e que *A. abietis* é incapaz de produzir um estímulo forte o suficiente para induzir a formação de galhas em ramos longos. Embora os resultados ecológicos não permitam uma interpretação fisiológica sobre a capacidade diferencial de *A. microcapillata* estimular a formação de galhas em diferentes classes de tamanho de ramos de *B. brevipes*, essa hipótese deve ser testada precisamente em estudos futuros.

Uma hipótese alternativa para a fraca preferência *A. microcapillata* por ramos longos de *B. brevipes*, é a competição interespecífica com outras espécies de insetos galhadores, principalmente *S. macrocapillata*, a espécie mais abundante que prefere ramos longos (Santos et al. 2007). Assim, a oviposição preferencial de fêmeas de *A. microcapillata* em ramos de tamanho médio pode ser um reflexo da competição ou partição de nicho entre as espécies mais abundantes de insetos galhadores na planta hospedeira, *A. microcapillata* e *S. macrocapillata*. Ramos longos são sítios importantes e essenciais para oviposição de insetos galhadores por garantirem recursos essenciais para desenvolvimento e sobrevivência das larvas das espécies de herbívoros (Price 1991). Como *S. macrocapillata* prefere ramos longos, e conquista tais ramos por ser provavelmente uma espécie mais competitiva, sobrariam disponíveis para o ataque de *A.*

microcapillata apenas os ramos das classes intermediárias, aqueles abaixo da classe de ramos longos. Tal fato explicaria o padrão crescente de preferência e performance até alcançar os ramos médios. Se de fato essa hipótese for corroborada, sugere-se que essa preferência e performance de *A. microcapillata* por ramos de tamanho médio, como uma estratégia de otimização de uma fonte mais pobre de recurso, dada ocupação dos ramos longos por uma outra espécie de galhador (veja Capítulo 1). No entanto, tal hipótese deve ser testada mais precisamente (veja Capítulo 3). *B. brevipes* é atacada por outras seis espécies de insetos galhadores e, portanto, esse complexo sistema deve ser investigado para se saber se espécies de insetos galhadores competem por espaço ou recurso para ovipor na planta hospedeira (veja Fritz et al. 1986, 1987, Cornelissen et al. 1997). Assim, apenas estudos mais detalhados ou experimentais no campo e laboratório sobre a comunidade de herbívoros que se alimentam em um mesmo recurso da planta hospedeira *B. brevipes* esclarecerão melhor esta questão.

5. Referências bibliográficas

- Abrahamson, W.G., & Weis, A.E. (1987). Nutritional ecology of arthropod gall makers. In: F. Slansky & J.G. Rodriguez (Eds.), *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates* (pp. 235-258). New York: John Wiley & Sons, Inc., Publishers.
- Araújo, A.P.A., Carneiro, M.A.A., & Fernandes, G.W. (2003). Efeitos do Sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 47, 483-490.
- Azevedo, L.G., Barbosa, A.A.A., Oliveira, A.L.C., Gorgonio, A.S., Bedretchuk, A.C., Siqueira, F.B., Rizzo, H.G., Silva, I.S., Moura, L.C., Araújo Filho, M. & Santos, R.V. (1987). *Ensaio metodológico de identificação e avaliação de unidades ambientais: a Estação Ecológica de Pirapitinga – MG*. Brasília: Secretaria Especial do Meio Ambiente, Embrapa-CPAC.
- Bruyn, L. (1995). Plant stress and larval performance of a dipterous gall former. *Oecologia*, 101, 461–466.
- Bruyn, L., Scheirs, J., & Verhagen, R. (2002). Nutrient stress, host plant quality and herbivore performance of a leaf-mining fly on grass. *Oecologia*, 130, 594–599.
- Cornelissen, T.G., & Fernandes, G.W. (1998). Plant hypersensitivity against tissue invasive insects: *Bauhinia brevipes* and *Contarinia* sp. interaction. In: G. Csóka, W.J. Mattson, G.N. Stone, & P.W. Price (Eds.), *The biology of gall inducing arthropods* (pp. 144-152). North Carolina: US Department of Agriculture, Forest Service.
- Cornelissen, T.G., & Fernandes, G.W. (2001). Patterns of attack by herbivores on the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae): vigor or chance? *European Journal of Entomology*, 98, 37-40.
- Cornelissen, T.G., Madeira, B.G., Allain, L.R., Lara, A.C.F., Araújo, L.M., & Fernandes, G.W. (1997). Multiple responses of insect herbivores to plant vigor. *Ciência & Cultura*, 49, 285-288.
- Cornelissen, T.G., Negreiros, D., & Fernandes, G.W. (2002). Plant resistance against gall-forming insects: the role of hypersensitivity. In: M.R. Wagner, K.M. Clancy, & F. Lieutier (Eds.), *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects* (pp. 137-152). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Craig, T.P., Itami, J.K., & Price, P.W. (1989). A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology*, 70, 1691–1699.
- Cunningham, S.A., & Floyd, R.B. (2006). *Toona ciliata* that suffer frequent height-reducing herbivore damage by a shoot-boring moth (*Hypsipyla robusta*) are taller. *Forest Ecology and Management*, 225, 400–403.

- Espírito-Santo, M.M., Faria, M.L., & Fernandes, G.W. (2004) Parasitoid attack and its consequences to the development of the galling psyllid *Baccharopelma dracunculifoliae* (Hemiptera). *Basic and Applied Ecology*, 5, 475-484.
- Faria, M.L., & Fernandes, G.W. (2001). Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological Entomology*, 26, 37-45.
- Fernandes, G.W. (1990). Hypersensitivity: a neglected plant resistance mechanism against insect herbivores. *Environmental Entomology*, 19, 1173-1182.
- Fernandes, G.W. (1998). Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 27, 260-267.
- Fernandes, G.W., & Price, P.W. (1992). The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, 90, 14-20.
- Fernandes, G.W., Cornelissen, T.G., Isaias, R.M.S., & Lara, T.A.F. (2000). Plants fight gall formation: hypersensitivity. *Ciência & Cultura*, 52, 49-54.
- Ferrier S.M., & Price, P.W. (2004). Oviposition preference and larval performance of rare bud-galling sawfly (Homoptera: Tenthredinidae) on Willow in North Arizona. *Environmental Entomology*, 33, 700-708.
- Fritz, R.S., Crabb, B.A., & Hochwender, C.G. (2000). Preference and performance of a gall-inducing sawfly: a test of the plant vigor hypothesis. *Oikos*, 89, 555-563.
- Fritz, R.S., Gaud, W.S, Sacchi, C.F., & Price, P.W. (1987). Patterns of intra- and interspecific association of gall-forming sawflies in relation to shoot size on their willow host plant. *Oecologia*, 73, 159-169.
- Fritz, R.S., Sacchi, C.F., & Price, P.W. (1986). Competition versus host plant phenotype in species composition: willow sawflies. *Ecology*, 67, 1608-1618.
- Gagné, R.J. (1994). *The Gall Midges of the Neotropical Region*. New York: Cornell University Press.
- Gonçalves-Alvim, S.J., & Fernandes, G.W. (2001). Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in the neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation*, 10, 79-98.
- Gonçalves-Alvim, S.J., Faria, M.L., & Fernandes, G.W. (1999). Relationships between four neotropical species of galling insects and shoot vigor. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 28, 147-155.
- Hunter M.D., Price P.W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73, 724-732.
- Hunter, M.D. (2001). Multiple approaches to estimating the relative importance of top-down and bottom-up forces on insect populations: experiments, life tables, and time-series analysis. *Basic and Applied Ecology*, 4, 293-310.

- Inbar, M., Dootstdar, H., & Mayer, R.T. (2001). Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos*, *94*, 228–235.
- Kimberling, D.N., Scott, E.R., & Price, P.W. (1990). Testing a new hypothesis: plant vigor and *phylloxera* distribution on wild grape in Arizona. *Oecologia*, *84*, 1–8.
- Madeira, B.G., Cornelissen, T.G., Faria, M.L., & Fernandes, G.W. (1997). Insect herbivore preference for plant sex and modules in *Baccharis concinna* Barroso (Asteraceae). In: Raman A (Ed.) *Ecology and evolution of plant-feeding insects in natural and man-made environments* (p. 135-143). New Delhi, India, International Scientific Publications.
- Maia, V.C., & Fernandes, G.W. (2005). Two new species of Asphondyliini (Diptera: Cecidomyiidae) associated with *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) in Brazil. *Zootaxa*, *1091*, 27–40.
- Mckinnon, M.L., Quiring, D.T., & Bause, E. (1999). Influence of tree growth rate, shoot size and foliar chemistry on the abundance and performance of a galling adelgid. *Functional Ecology*, *13*, 859-867.
- Power, M.E. (1992). Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, *73*, 733-746.
- Prado, P.I.K.L., & Vieira, E.M. (1999). The interplay between plant traits and herbivore attack: a study of a stem galling midge in the neotropics. *Ecological Entomology*, *24*, 80–88.
- Price, P.W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, *62*, 244-251.
- Price, P.W. (1997). *Insect Ecology* (3rd ed.). New York: Wiley.
- Price, P.W., & Clancy, K.M. (1986). Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology*, *67*, 1593-1600.
- Price, P.W., & Ohgushi, T. (1995). Preference and performance in a *Phyllocolpa* sawfly and the willow, *Salix miyabeana*, on Hokkaido. *Researches on Population Ecology*, *37*, 23–28.
- Price, P.W., Roininen, H., & Tahvanainen, J. (1987a). Why does the bud-galling sawfly, *Euura mucronata*, attack long shoots? *Oecologia*, *74*, 1–6.
- Price, P.W., Roininen, H., & Tahvanainen, J. (1987b). Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. *Oecologia*, *73*, 334–337.
- Rehill, B.J., & Schultz, J.C. (2001). *Hormaphis hamamelidis* and gall size: a test of the plant vigor hypothesis. *Oikos*, *95*, 94 -104.
- Santos, J.C., Silveira, F.A.O., & Fernandes, G.W. (2007). Long term oviposition preference and larval performance of *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) on larger shoots of its host plant *Bauhinia brevipes* (Fabaceae). *Evolutionary Ecology* (submitted).
- Silveira, F.A.O, Santos, J.C., Franceschinelli, E.V., & Fernandes, G.W. (2007). Vegetative and reproductive phenology of *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae). *Biotropica* (submitted).

- Singer, M.C. (1986). The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In: J. R. Miller, & T.A. Miller (Eds.), *Insect-plant interactions* (pp. 66-94). New York: Springer-Verlag.
- StatSoft Inc. (2001). STATISTICA 6.0 for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, Okla. USA. <http://www.statsoft.com>
- Stein, S.J., & Price, P.W. (1995). Relative effects of plant resistance and natural enemies by plant developmental age on sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae) preference and performance. *Environmental Entomology*, 24, 909–916.
- Stone, G.N., & Schönrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 512-522.
- Thompson, J.N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47, 3-14.
- Thompson, J.N., & Pellmyr, O. (1991). Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36, 65–89.
- Vaz, A.M.S. F., & Tozzi, A.M.G.A. (2003). *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. *Rodriguésia*, 54, 55-143.
- Weis, A.E., Abrahamson, W.G., & McCrea, K. D. (1985). Host gall size and oviposition success by the parasitoid *Eurytoma gigantea*. *Ecological Entomology*, 10, 341–348.
- White, T.C.R. (1969). An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology*, 50, 905-909.
- Woods, J.O., Carr, T.G., Price, P.W., Stevens, L.E., & Cobb, N.S. (1996). Growth of coyote willow and the attack and survival of a mid-rib galling sawfly, *Euura* sp. *Oecologia*, 108, 714–722.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. (3rd ed.). New Jersey: Prentice-Hall International Editions.

Capítulo 3

Associação interespecífica de insetos galhadores (Diptera: Cecidomyiidae) em relação ao tamanho de ramos e entre indivíduos de *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae)

Resumo

A competição interespecífica tem sido estudada intensamente como uma força estruturadora em comunidade de insetos herbívoros, que pode ser mediada por mudança na disponibilidade de recursos de plantas hospedeiras. O padrão de associação interespecífica foi analisado para três espécies de insetos galhadores em relação ao de tamanho de ramos e em indivíduos de *Bauhinia brevipes*. Para testar associação interespecífica usou-se o teste de razão de variância através de um programa de modelo nulo. Resultados mostraram que ramos galhados por *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e uma espécie de galha de ramo não identificada foram distribuídos independentemente ao longo das classes de tamanho de ramos de *B. brevipes* por três anos consecutivos. Assim, nenhuma evidência de competição por ramos foi encontrada para espécies de insetos galhadores. Contudo, em relação aos indivíduos, quando se excluiu o efeito da hipersensitividade (resistência induzida) dos dados, os resultados sugeriram que existiu associação positiva entre as espécies de insetos galhadores. No entanto, a densidade de uma espécie não diferiu quando comparada sua própria densidade na presença de uma outra espécie. Portanto, não houve evidência de efeitos negativos recíprocos de uma espécie sobre outra espécie de inseto galhador. Sugere-se que o fraco padrão encontrado para associação interespecífica foi provavelmente devido á: a) resistência da planta hospedeira, que pode ter mediado às interações entre as espécies de galhadores, e/ou b) alta abundância de recursos disponíveis para o ataque de insetos galhadores em *B. brevipes*.

Palavra-chave: *Asphondylia microcapillata*, competição, distribuição de espécies, facilitação, herbivoria, preferência, *Schizomyia macrocapillata*

Abstract

Interspecific competition has been intensely studied as an organizing force in insect herbivore communities that can be mediated by changes in resource availability of host plants. We analyzed patterns of interspecific association of three species of gall-forming insects at the level of shoot length class and at the level of *Bauhinia brevipes* individuals. To test interspecific association, we used the variance-ratio test by a program of null model. Results showed that galled shoots by *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* and stem galler species were distributed independently among shoots length class of *B. brevipes* for three consecutive years. Hence, no evidence of competition by shoots was found to gall-former species. Nevertheless, at the level of individuals, when we excluded the hypersensitivity (induced resistance) from data, our results suggested that there was positive association between gall formers species. However, the gall density of a species not differed when compared own gall density in presence of heterospecifics species. Thus, there was evidence of reciprocal negative effect of one species on another gall formers species. We suggest that lack of patterns found to interspecific association was probably due to: a) host-plant resistance can mediated interactions between galling species, and/or b) higher abundance of plant resource available to insect attack in *B. brevipes*.

Key-words: *Asphondylia microcapillata*, competition, species distribution, facilitation, herbivory, preference, *Schizomyia macrocapillata*

1. Introdução

A competição interespecífica tem sido estudada intensamente nos últimos anos como uma força estruturadora em comunidades de insetos herbívoros (Denno et al., 1995; Stewart, 1996), sendo portanto, uma ferramenta importante para se entender padrões de diversidade de herbívoros (Lewinsohn et al., 2005). Competição interespecífica é definida como efeitos negativos recíprocos de uma espécie em outra espécie, diretamente ou indiretamente mediada por mudanças na disponibilidade de recurso (Begon et al., 1996). No entanto, sua função reguladora na população de artrópodes fitófagos é ainda tema de debate. Uma revisão sobre o tema (Denno et al., 1995) encontrou mais evidências positivas do que negativas que suportam competição interespecífica entre espécies de insetos fitófagos. Eles avaliaram as evidências para 193 interações entre espécies: 76% apresentaram competição, 6% apresentaram facilitação, enquanto 18% das interações não apresentaram nenhuma associação interespecífica. Vários estudos têm demonstrado que a competição entre espécies de insetos herbívoros é influenciada pelo genótipo (Fritz, 1990) e fenótipo da planta hospedeira (Fritz et al., 1986), pelos recursos da planta hospedeira (Denno et al., 1995; Inbar et al., 1999), mediada por predadores (Pallini, 1998; Chase, 2002), parasitóides (González et al., 2002), e por compartilhamento de inimigos naturais (competição aparente) (Morris et al., 2004).

A competição entre insetos fitófagos tem sido mais reconhecida em espécies de insetos herbívoros sésseis (como galhadores, minadores, brocadores, besouros de folhas e insetos sugadores de seiva) do que em insetos de vida livre (veja Denno et al., 1995). A competição entre herbívoros ocorre em várias escalas, como por exemplo, entre ou dentro de plantas hospedeiras. Dentro das plantas hospedeiras, as escalas podem ser representadas por ramos, raiz, folhas, entre outros. Muitas espécies de herbívoros podem ser afetadas pela variação do tamanho do ramo (veja Price et al., 1991). A variação fenotípica dos traços da planta hospedeira, como tamanho de módulo da planta, pode ser determinante para oviposição de herbívoros. A *Hipótese do Vigor de Plantas* (HVP; Price, 1991) prediz que insetos herbívoros selecionarão preferencialmente plantas ou módulos de plantas maiores e mais vigorosos, onde a performance

larval será maior. Seguindo essa lógica, Fritz et al. (1987b) mostraram que a variação entre e dentro da plantas hospedeiras influenciou a distribuição e a abundância de espécies de insetos herbívoros.

A alimentação de herbívoros pode causar mudanças na qualidade nutricional e induzir uma resposta de curto ou longo período na planta hospedeira (Karban & Baldwin, 1997). Assim, a alimentação de uma espécie de herbívoro pode intervir na disponibilidade de recursos para outra espécie. Estas mudanças na qualidade nutricional da planta hospedeira ocorridas após o ataque de uma espécie de inseto herbívoro, muitas vezes afetam a preferência e a performance de uma outra espécie ou de uma outra guilda de herbívoro (Denno et al., 2000; Hunt-Joshi & Blossey, 2005). Estas mudanças ainda podem afetar a estrutura da comunidade de insetos herbívoros através de “competição por exploração de recurso”. “Competição por exploração de recurso” é causada por uma redução nos níveis de recursos (Begon et al., 1996) e muitas vezes mediada pela qualidade nutricional da planta hospedeira (Denno et al., 1995).

O sistema composto pela planta hospedeira *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae) e sua fauna associada de insetos herbívoros oferece uma oportunidade única para testar a hipótese de competição interespecífica e analisar o padrão temporal dessa associação. Este sistema é um dos mais bem estudados sistemas envolvendo insetos herbívoros e uma planta hospedeira nos trópicos e que vem sido monitorado por mais de 10 anos de estudos contínuos no campo (veja referência capítulo 1 e 2). Além disso, neste sistema, insetos galhadores são representados por sete espécies (Cornelissen et al., 1997; Cornelissen & Fernandes, 1998; 2001b). Três espécies de galhas foliares (Cecidomyiidae: Diptera) atacam *B. brevipes*: duas espécies recentemente descritas, *Schizomyia macrocapillata* e *Asphondylia microcapillata* (Maia & Fernandes, 2005), e uma nova espécie galha foliar ainda não identificada. Como diversas espécies de insetos galhadores alimentam-se sobre a mesma planta hospedeira, espera-se, que ocorra “competição por exploração de recurso” neste sistema.

Este estudo analisou o padrão de associação interespecífica de três espécies de insetos galhadores em *B. brevipes* em relação ao tamanho de ramo e indivíduos da planta hospedeira.

Portanto, segundo a hipótese de competição interespecífica, as espécies de insetos galhadores teriam que estar negativamente relacionadas ao longo do tamanho de ramos e entre indivíduos de *B. brevipes*. Neste estudo foram levantadas as seguintes questões: i) qual foi o padrão de associação das espécies de insetos galhadores em ramos e entre indivíduos da planta hospedeira? e ii) como a densidade de uma espécie de galhador foi afetada pela presença de outra espécie no mesmo ramo ou no mesmo indivíduo de *B. brevipes*? A hipersensitividade é eficiente mecanismo de defesa induzida de *B. brevipes* contra indução de galhas de *S. macrocapillata*, que foi sempre considerada nas análises da densidade desta espécie de galhador (veja Capítulo 1). No entanto, as espécies de insetos de galhadores podem não estar interagindo diretamente com essa defesa, mas apenas com galhas vivas e desenvolvidas de *S. macrocapillata*. Portanto, os objetivos desse capítulo foram testados seguindo dois padrões: 1) preservando o efeito da hipersensitividade e 2) excluindo o efeito da hipersensitividade da densidade de *S. macrocapillata*.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação Ecológica de Pirapitinga (EEP) do IBAMA no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais, sudeste do Brasil. A EEP é uma ilha artificial de 1.100ha, construída em 1965 na Represa Hidrelétrica de Três Marias (18°20'S - 18°23'S e 45°17'W - 45°20'W), a uma altitude compreendida entre 570 e 630 metros acima do nível do mar (Azevedo et al., 1987). O clima nesta região é tropical, tipo Aw segundo a classificação de Köppen, com uma estação seca longa entre maio e setembro e uma estação chuvosa entre outubro e abril (Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001). A média de temperatura varia entre 21 e 25°C e a média anual de precipitação é de 1.200mm, com chuvas no verão e invernos secos (Silveira et al. 2007). A vegetação da EEP é formada por cerrado com três tipos de fisionomias vegetais: campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerradão (veja Azevedo et al., 1987, Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001).

2.2. O sistema *Bauhinia brevipes* e herbívoros associados

Bauhinia brevipes é um arbusto decíduo do cerrado, mas também encontrada na caatinga (Vaz & Tozzi 2003), que atinge até três metros de altura, com queda das folhas entre maio e agosto, florescendo e frutificando entre junho e setembro (Silveira et al., 2007). A rebrota vegetativa começa no início da estação chuvosa, em outubro; e folhas persistem até o final das chuvas, em março (Silveira et al., 2007).

Várias espécies de insetos galhadores e insetos fitófagos de vida livre atacam a planta hospedeira. *B. brevipes* é atacada por sete espécies de insetos galhadores. Três espécies de galhas foliares (Diptera: Cecidomyiidae) atacam a planta hospedeira: *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* (veja Maia & Fernandes, 2005) e uma nova espécie de galha foliar ainda não identificada. As galhas mais abundantes em *B. brevipes* são induzidas por *S. macrocapillata* e *A. microcapillata*. Quatro espécies de insetos galhadores atacam os ramos da planta hospedeira: uma Cecidomyiidae, uma Lepidoptera e duas espécies de Curculionidae (Coleoptera) (Cornelissen et al., 1997; Cornelissen & Fernandes 1998, 2001b; Cornelissen et al., 2002). *B. brevipes* também é atacada por espécies de insetos herbívoros de vida livre como: *Pantomorus* sp. (Coleoptera: Curculionidae), *Naupactus lar* (Coleoptera: Curculionidae) (Cornelissen & Fernandes, 2001b; Cornelissen et al., 2002), uma espécie não identificada de Geometridae (Lepidoptera) (Cornelissen et al., 1997), quatro espécies de gafanhotos (Acrididae) e oito espécies de térmitas: *Microcerotermes strunckii*, *Termes bolivianus*, *Armitermes euamignathus*, *Rhynchotermes nasutissimus*, *Nasutitermes coxipoensis*, *N. kemneri*, *Velocitermes* cf. *paucipilis* e *Velocitermes* sp. (Murcia et al., 2007).

Três espécies de insetos galhadores, sendo duas foliares e uma de ramo foram objetos de estudo deste capítulo. As galhas de *S. macrocapillata* são esféricas, de coloração avermelhado-laranja e com uma única câmara induzida na superfície adaxial das folhas de *B. brevipes* (Maia & Fernandes, 2005) (Fig. 1A). As galhas esferóides de *A. microcapillata* são cobertas por tricomas curtos e esbranquiçados. A galha está posicionada na lâmina adaxial da folha de *B. brevipes* e possui uma única câmara, com uma única larva do inseto galhador (Maia &

Fernandes, 2005) (Fig. 1B). Por fim, *B. brevipes* é atacada por uma espécie não identificada de Cecidomyiidae (denominada neste estudo de sp.1) que induz uma galha elíptica, glabra, nos ramos da planta hospedeira (veja Cornelissen et al., 1997). Geralmente, os ramos atacados de *B. brevipes* acabam morrendo por falta de nutrição dos mesmos (Fig. 1C).

A mortalidade induzida pela hipersensitividade em *B. brevipes* é o fator mais importante na dinâmica populacional de *S. macrocapillata* (Fernandes, 1998; Fernandes et al., 2000). Em mais que 90% dos casos de tentativa para induzir tecidos, as galhas de *S. macrocapillata* não iniciam, indicando a grande eficácia desta defesa induzida pela planta hospedeira. A hipersensitividade nos tecidos das folhas de *B. brevipes* contra a formação da galha é observada como um halo arredondado ao redor do local de indução da galha, que envolve alterações bioquímicas, fisiológicas, morfológicas e histológicas, acumulação de fitoalexina e metabólitos tóxicos, e redução de oxigênio e água nos tecidos vegetais. Conseqüentemente ocorre necrose ao redor das células atacadas. Este fenômeno bloqueia o fluxo de seiva para o local da hipersensitividade e o isola completamente do tecido normal. Deste modo, a planta localiza e termina com a invasão da larva indutora da galha (Fernandes et al., 2000).

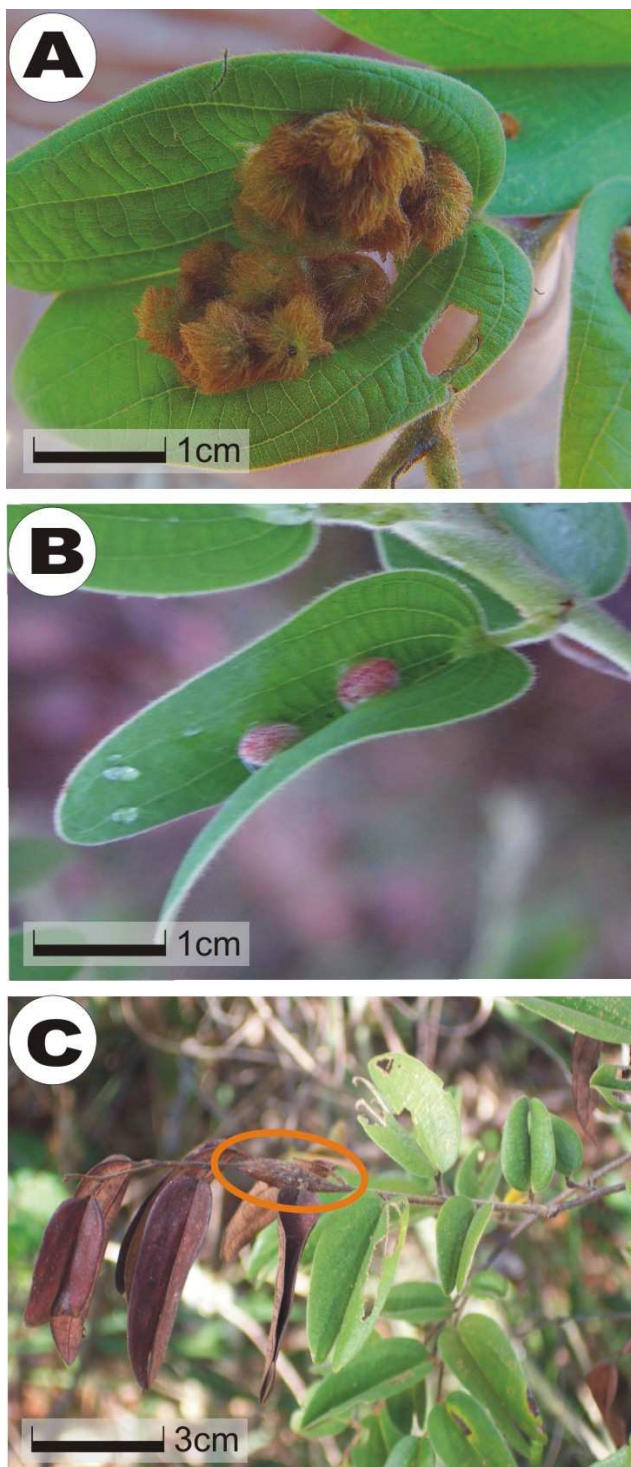


Figura 1A – Galha foliar de *Schizomyia macrocapillata* em *Bauhinia brevipes*; 1B - Galha foliar de *Asphondylia microcapillata* em *B. brevipes*; 1C - Galha de ramo de uma espécie não identificada de Cecidomyiidae (sp.1) em evidência dentro da elipse. Note ainda a parte apical do ramo morta em função do dreno do recurso causado pela galha. Fotos tiradas no cerrado da Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

2.3. Amostragem e análises estatísticas

Os padrões de ataque das três espécies de insetos galhadores foram determinados por um período de três anos consecutivos, selecionando-se aleatoriamente até 25 ramos na copa de 112, 107 e 101 indivíduos de *B. brevipes*, respectivamente em 2002, 2003 e 2004. Eventualmente alguns indivíduos não possuíam 25 ramos, no entanto, os ramos destes indivíduos também foram amostrados. Os dados foram sempre coletados sobre os mesmos indivíduos, embora ocorresse uma variação anual no número de indivíduos amostrados. Folhas novas de *B. brevipes* ocorreram no início da estação chuvosa, em outubro, quando as espécies de insetos galhadores atacaram a planta hospedeira. Todos os ramos foram coletados no início de dezembro, em um único dia, quando ramos e galhas estavam desenvolvidos. Os ramos coletados foram ensacados, numerados e levados para o laboratório, onde foram obtidas as seguintes medidas: comprimento, número total de folhas, número total de galhas; no caso para *S. macrocapillata* foram contabilizadas as galhas desenvolvidas, sobrevivência das larvas e as galhas mortas pela reação de hipersensitividade. Para testar distribuição de insetos galhadores, ramos foram divididos em classes de 3 cm baseado em estudos anteriores com *B. brevipes* e espécies de insetos galhadores associados (veja Cornelissen & Fernandes, 1998; Fernandes, 1998; Cornelissen & Fernandes, 2001b). Ramos e indivíduos de *B. brevipes* foram usados com réplicas para todas as análises.

Para testar a hipótese de que espécies de insetos galhadores poderiam estar associados negativamente entre os ramos e indivíduos de *B. brevipes*, usou-se o *Teste de Razão de Variâncias* (Schluter, 1984), gerado no programa de modelo nulo “EcoSim 6.01” (Gotelli & Entsminger, 2001). O índice de co-ocorrência de espécies é medido através da razão da variância da soma da coluna em relação à variância da soma de linhas. Portanto, se as espécies forem distribuídas independentemente, o valor esperado da relação será de 1.0, se este índice for maior que 1.0, indica uma co-variação positiva entre os pares de espécies e se for menor que 1.0, indica que uma co-variação negativa entre as espécies (Schluter, 1984; Gotelli & Entsminger, 2001). Assim, em uma comunidade estruturada por competição, valor esperado do índice de co-ocorrência de espécies deveria ser negativo (<1) e menor que o esperado pelo acaso ($=1$).

Para cada espécie de inseto galhador, os dados foram organizados em uma matriz de presença-ausência. Nesta matriz, cada linha representa uma espécie de inseto galhador diferente e cada coluna representa uma classe diferente de comprimento de ramo ou um arbusto diferente de *B. brevipes*. As entradas na matriz foram apresentadas assim: ausência (0) ou presença (1) de uma espécie de inseto galhador em um ramo ou em um determinado indivíduo. Para cada matriz, calculou-se o índice observado, e então o mesmo índice foi comparado com o teste de razão de variâncias gerado aleatoriamente para 5.000 comunidades nulas. O modelo de algoritmo nulo “*fixo-equiprovável*” foi usado para as comparações, uma vez que este modelo tem propriedades estatísticas mais robustas (veja Gotelli & Entsminger, 2001). Neste algoritmo, as linhas são *fixas* e, portanto, o número de ocorrências de cada espécie nas comunidades nulas é igual àquela encontrada nos dados originais, com colunas *equiprováveis*, onde cada coluna é igualmente provável de ser representada. As ocorrências foram distribuídas aleatoriamente para cada espécie de inseto galhador entre ramos e indivíduos, e não houve nenhum limite para o número de espécies que poderia ocorrer em um ramo ou arbusto. Este modelo nulo assume que todos os ramos ou indivíduos de *B. brevipes* são equivalentes. Uma vez que as comunidades nulas foram criadas, determinou-se o índice de co-ocorrência para cada uma das 5.000 comunidades nulas e, então, mediu-se a probabilidade para se obter o índice observado ou um valor mais extremo. Para cada ano foi gerada uma nova matriz aleatória e, por causa das limitações impostas pelo programa do número total de dados para cada matriz foram selecionadas aleatoriamente apenas 250 ramos em cada ano de estudo. Todas as análises foram realizadas usando o programa “EcoSim 6.10” (Gotelli & Entsminger, 2001)

Para testar a hipótese de que a densidade de galhas de uma espécie pode ser reduzida na presença de outras espécies de inseto galhador (associação negativa), comparou-se a densidade das espécies em arbustos com as seguintes combinações: a) plantas com uma única espécie de galhador; b) plantas com duas espécies de galhadores; e c) plantas com três espécies de galhadores. Além disso, mediu-se a sobrevivência larval de *S. macrocapillata*, em cada uma destas combinações. Dados foram compilados porque as replicações da densidade de galhas das

espécies em cada ano foram relativamente baixas. Como a hipersensitividade contra *S. macrocapillata* representa mais que 90% das galhas mortas (Santos et al., 2007), este fator de resistência induzida foi excluído dos dados porque existiram plantas com marcas de hipersensitividade, mas sem galhas desenvolvidas. Assim, os dados foram separados em dois grupos: 1) preservando o efeito da hipersensitividade, no qual plantas com hipersensitividade foram contabilizadas como plantas atacadas; e 2) excluindo o efeito da hipersensitividade, no qual plantas com hipersensitividade, mas sem galhas desenvolvidas, não foram consideradas como plantas atacadas por *S. macrocapillata*. Para as análises utilizou-se o teste “Kruskal-Wallis” porque os dados não apresentaram uma distribuição normal (Zar, 1996; STATISTICA 6.0, StatSoft, 2001).

3. Resultados

3.1. Associação interespecífica em relação ao tamanho do ramo, com efeito da hipersensitividade

Nos três anos consecutivos foram amostradas 8.722 galhas de *S. macrocapillata*, 246 galhas de *A. microcapillata* e 54 galhas de galha de ramo não identificada sp.1; em 51.996 folhas de um total de 7.409 ramos de *B. brevipes*. Aproximadamente 50, 40, e 35 por cento dos ramos foram galhados pelas três espécies de insetos galhadores, respectivamente para os anos de 2002, 2003, e 2004 (Tabela 1). Classes de tamanho de ramos de *B. brevipes* foram atacadas por uma, duas ou três espécies de insetos galhadores (Fig. 2).

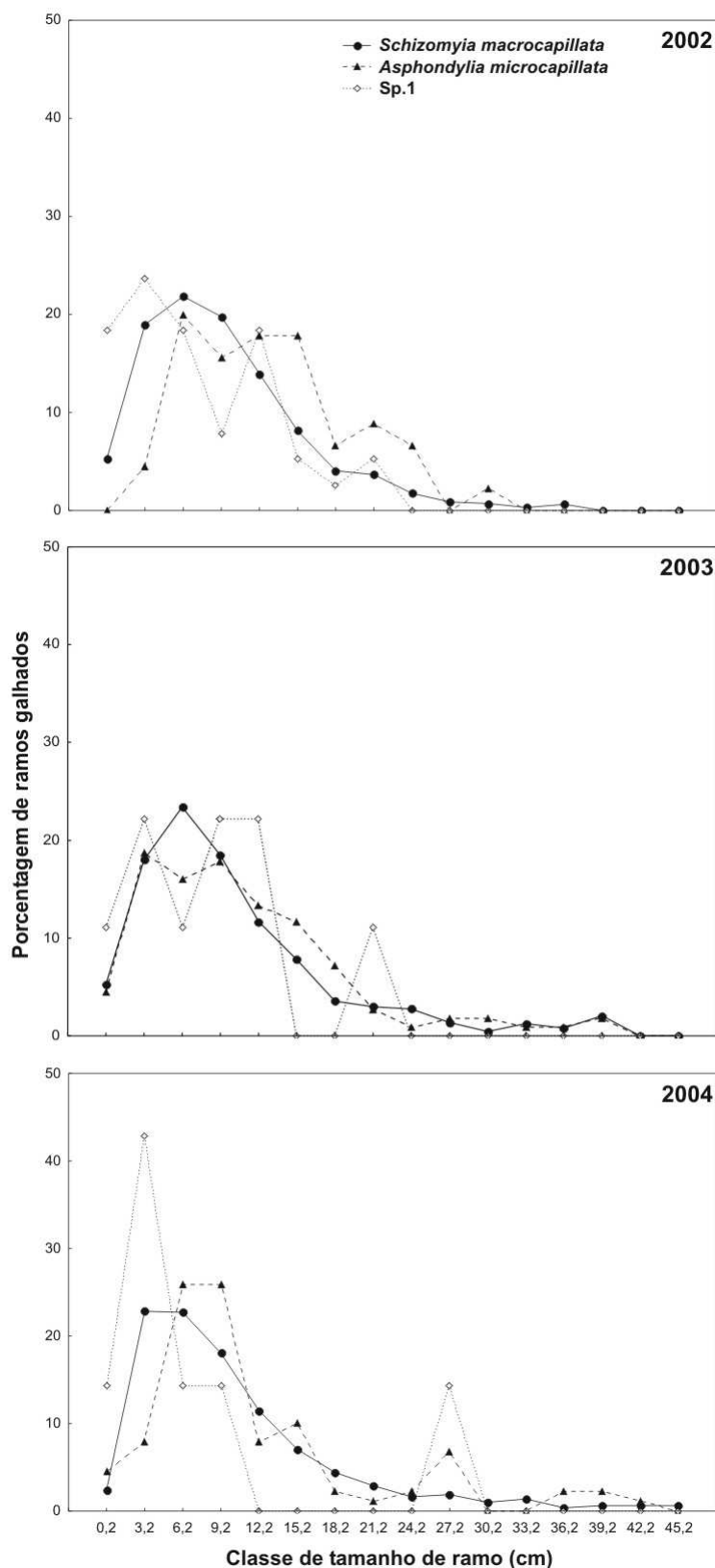


Figura 2 – Porcentagem de ramos galhados por *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e sp.1 em cada classe de tamanho de ramo de *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

Os ramos atacados por uma única espécie de inseto galhador foram mais freqüentes do que ramos atacados simultaneamente por duas ou três espécies ao longo das classes de tamanho de ramos (Fig. 3). Ramos galhados apenas por *S. macrocapillata* foram mais freqüentes, seguido de *A. microcapillata*, e sp.1 (Tabela 1). A ocorrência de duas espécies atacando simultaneamente o mesmo ramo representou, aproximadamente, dois por cento do total de ramos nos três anos de estudo (Tabela 1). Ramos com a combinação *S. macrocapillata* - *A. microcapillata* foram mais freqüentes do que ramos com *S. macrocapillata* – sp.1 e ramos com *A. microcapillata* – sp.1. Apenas dois ramos, na classe de 9,2 cm, foram atacados simultaneamente pelas três espécies de insetos galhadores (Tabela 1, Fig. 3).

Tabela 1 – Porcentagem (%) de ramos de *Bauhinia brevipes* sadios e galhados por *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata*, sp.1 e suas respectivas combinações com duas e três espécies durante três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. Número de ramos está representado entre parênteses.

| Combinações | 2002 | 2003 | 2004 |
|--|---------------------|---------------------|---------------------|
| Ramos sadios | 50,52% (1.313) | 60,90% (1.467) | 64,64% (1.552) |
| <i>Schizomyia macrocapillata</i> | 46,29% (1.203) | 34,16% (823) | 31,40% (754) |
| <i>Asphondylia microcapillata</i> | 0,69% (18) | 2,74% (66) | 2,12% (51) |
| Sp.1 | 0,54% (14) | 0,17% (4) | 0,21% (5) |
| <i>S. macrocapillata</i> e <i>A. microcapillata</i> | 1,04% (27) | 1,83% (44) | 1,54% (37) |
| <i>S. macrocapillata</i> e sp.1 | 0,92% (24) | 0,12% (3) | 0,04% (1) |
| <i>A. microcapillata</i> e sp.1 | 0% | 0,04% (1) | 0% |
| <i>S. macrocapillata</i> , <i>A. microcapillata</i> e Sp.1 | 0% | 0,04% (1) | 0,04% (1) |
| Total | 100% (2.599) | 100% (2.409) | 100% (2.401) |

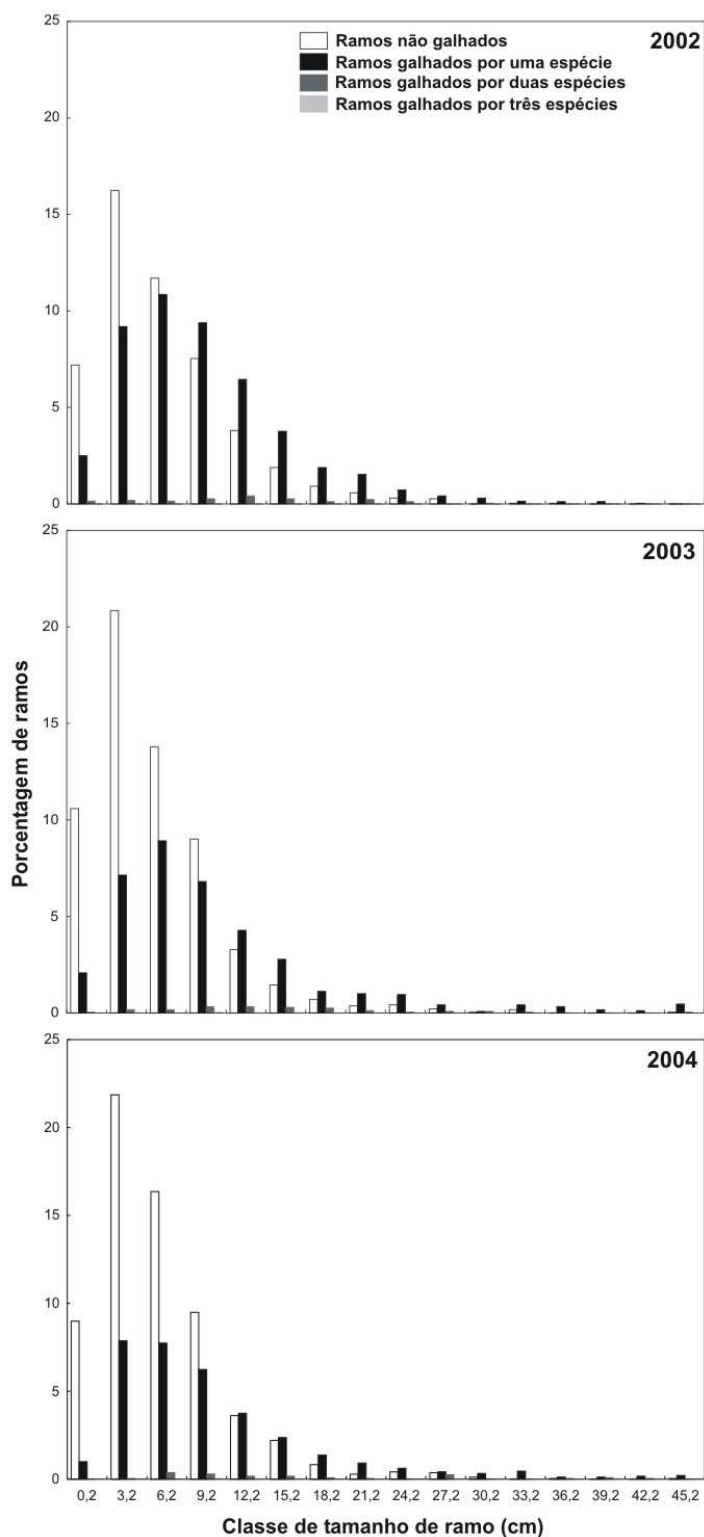


Figura 3 – Distribuição da proporção de ramos galhados por uma e, simultaneamente por duas e três espécies de insetos galhadores, *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e sp.1 em cada classe de tamanho de ramo de *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.

As análises de co-ocorrência mostraram que as três espécies de insetos galhadores foram distribuídas independentemente ao longo das classes de tamanho de ramos e que, portanto, não houve evidência de associação entre essas espécies. Por três anos consecutivos, os índices de co-ocorrência não foram significativos (2002 - *índice* = 0,953 $p = 0,908$; 2003 - *índice* = 1,012 $p = 0,348$ e 2004 - *índice* = 1,001 $p = 0,598$), e portanto a variação observada entre as espécies foi igual à variação esperada pelo acaso. Estes resultados não corroboraram a hipótese de associação interespecífica entre as espécies de insetos galhadores em ramos da planta hospedeira.

3.2. Associação interespecífica em relação ao tamanho do ramo, sem efeito da hipersensitividade

Sem o efeito da hipersensitividade, o número de galhas de *Schizomyia macrocapillata* baixou em 88%, de 8.722 para 1.007 galhas. Para outras espécies de galhadores o número de galhas permaneceu o mesmo. Os ramos atacados por uma única espécie de inseto galhador continuaram mais freqüentes do que ramos atacados simultaneamente por duas ou três espécies ao longo das classes de tamanho de ramos (Fig. 4). Ramos galhados apenas por *S. macrocapillata* foram mais freqüentes em 2002 e 2004, e ramos galhados por *A. microcapillata* mais freqüentes em 2003 (Tabela 2). Apenas 14 ramos foram galhados simultaneamente por duas ou três espécies para todos os anos (Tabela 2, Fig. 4). Por três anos consecutivos, as análises de co-ocorrência também indicaram que as espécies de insetos galhadores foram distribuídas independentemente ao longo das classes de tamanho de ramos de *B. brevipes* e, portanto, não houve evidência de associação entre essas espécies (2002 - *índice* = 0,955 $p = 0,938$; 2003 - *índice* = 0,957 $p = 0,957$ e 2004 - *índice* = 1,051 $p = 0,290$).

Tabela 2 – Porcentagem (%) de ramos sadios de *Bauhinia brevipes* e galhados por *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata*, Sp.1 e suas respectivas combinações entre duas e três espécies durante três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. Galhas mortas por hipersensitividade não foram consideradas efetivamente como galhas. Número de ramos está representado entre parênteses.

| Combinações | 2002 | 2003 | 2004 |
|--|--------------------|--------------------|-----------------------|
| Ramos sadios | 92,50% (2.404) | 92,44 (2.227) | 92,42% (2.219) |
| Ramos sadios com hipersensitividade | 1,39% (36) | 0 | 0 |
| <i>Schizomyia macrocapillata</i> | 2,92% (76) | 2,62% (63) | 3,62% (87) |
| <i>Asphondylia microcapillata</i> | 1,65% (43) | 4,48% (108) | 3,46% (83) |
| Sp.1 | 1,42% (37) | 0,29 (7) | 0,21% (5) |
| <i>S. macrocapillata</i> e <i>A. microcapillata</i> | 0,08% (2) | 0,08 (2) | 0,21% (5) |
| <i>S. macrocapillata</i> e sp.1 | 0 | 0 | 0,04% (1) |
| <i>A. microcapillata</i> e sp.1 | 0,04% (1) | 0,04% (1) | 0,04% (1) |
| <i>S. macrocapillata</i> , <i>A. microcapillata</i> e Sp.1 | 0 | 0,04% (1) | 0 |
| Total | 100 (2.599) | 100 (2.409) | 92,42% (2.219) |

3.3. Distribuição e associação das espécies de insetos galhadores em indivíduos da planta hospedeira, com efeito da hipersensitividade

A densidade de galhas de *S. macrocapillata* foi significativamente maior, seguida por *A. microcapillata*, e por sp.1 por três anos consecutivos (2002 - Kruskal-Wallis test: $H_{2, 336} = 239,237$ $p < 0,001$; 2003 - Kruskal-Wallis test: $H_{2, 321} = 217,114$, $p < 0,001$ e 2004 - Kruskal-Wallis test: $H_{2, 303} = 193,636$ $p < 0,001$; Fig. 5). Espécies de insetos galhadores apresentaram padrões divergentes ao longo dos anos, enquanto a densidade de *S. macrocapillata* e de sp.1 diminui, a densidade *A. microcapillata* aumentou ao longo do período de estudo (Fig. 5).

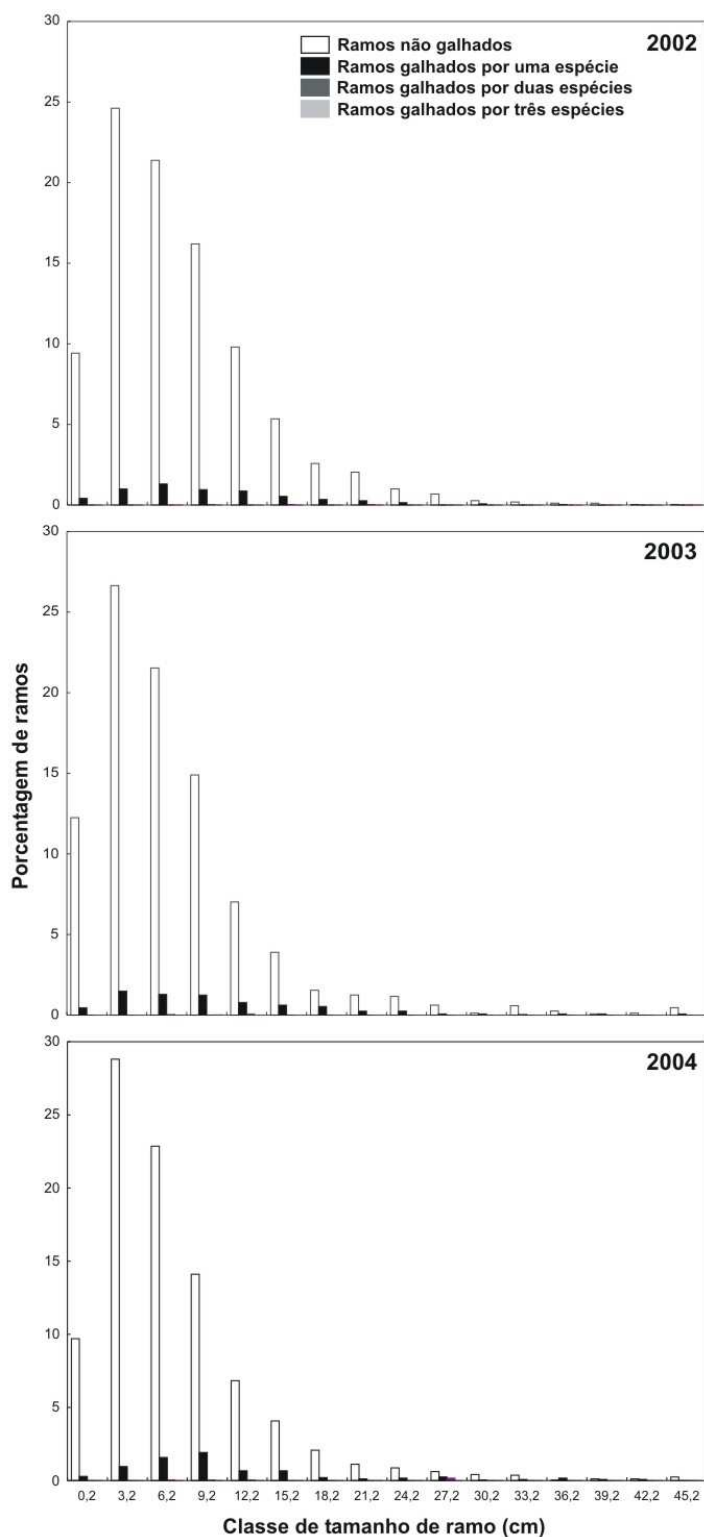


Figura 4 – Distribuição da proporção de ramos galhados por uma e, simultaneamente por duas e três espécies de insetos galhadores, *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e sp.1 em cada classe de tamanho de ramo de *Bauhinia brevipes* por três anos consecutivos (2002 até 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.. Os dados desconsideram as galhas mortas pela hipersensitividade.

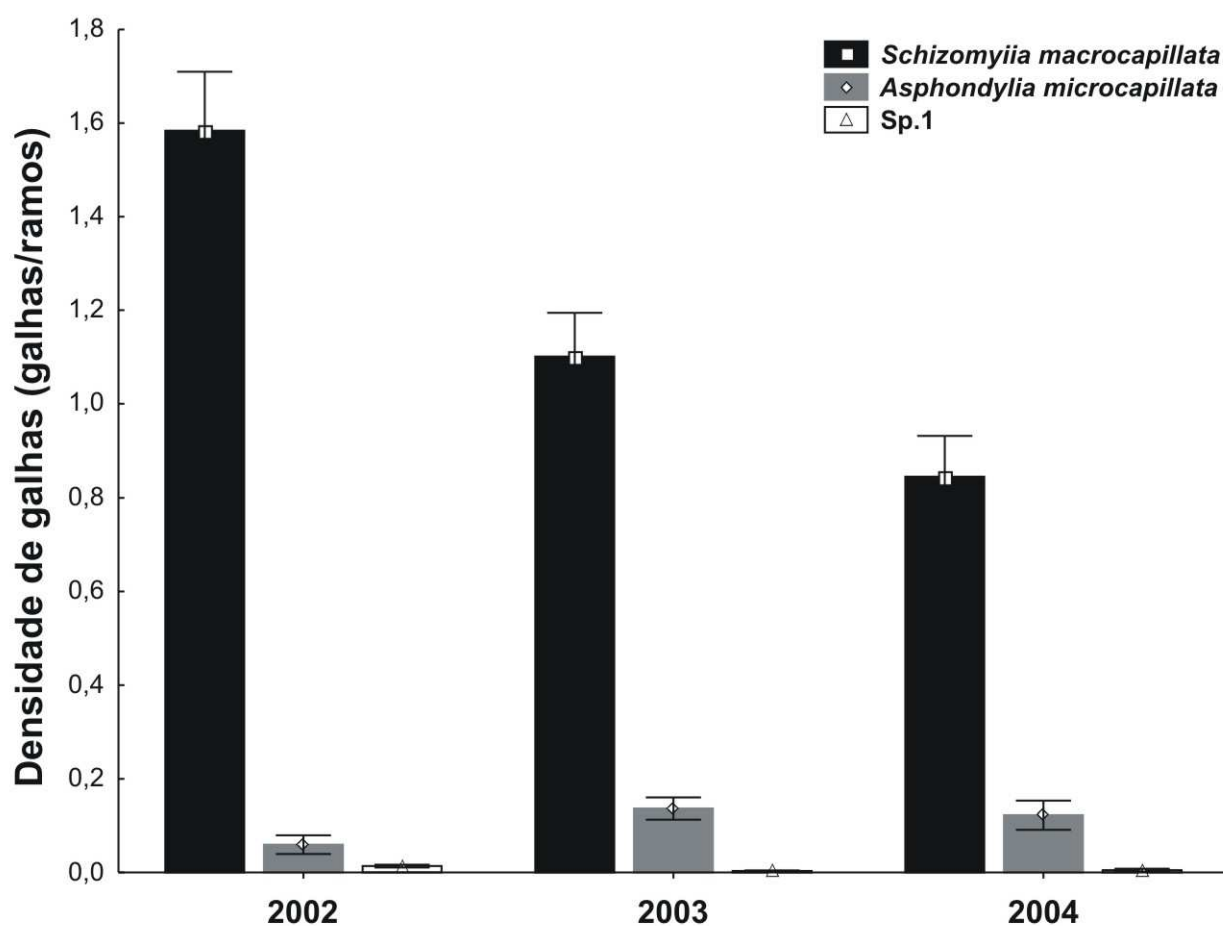


Figura 5 – Densidade de galhas (galhas/ramos) de *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e sp.1 em indivíduos de *Bauhinia brevipes* durante três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais..

Indivíduos de *B. brevipes* foram frequentemente mais atacados por uma única espécie de inseto galhador do que simultaneamente por duas ou três espécies. Plantas galhadas exclusivamente por *S. macrocapillata* representaram mais da metade dos indivíduos de *B. brevipes* (Tabela 3). Poucos indivíduos foram galhados exclusivamente por *A. microcapillata* ou por sp.1. No entanto, a ocorrência de duas espécies de insetos de galhadores em um mesmo indivíduo da planta hospedeira foi mais freqüente que a ocorrência isolada de *A. microcapillata* ou de sp.1 (Tabela 3). Indivíduos de *B. brevipes* suportando galhas de *S. macrocapillata* e *A. microcapillata* foram mais representativos na população do que outras combinações entre espécies de galhadores, entre 20 e 37% do total de indivíduos. Plantas com galhas de *S. macrocapillata* e sp.1 foram mais expressivas em 2002 (14%), comparado com 2003 (4%) e 2004 (3%). Nenhum indivíduo da planta hospedeira foi atacado simultaneamente apenas por *A. microcapillata* e sp.1. A presença simultânea das três espécies de galhadores (*S. macrocapillata*, *A. microcapillata*, e sp.1) ocorreu entre apenas 3 e 7% do total de indivíduos de *B. brevipes*. Plantas sadias, não atacadas por nenhuma espécie de inseto galhador representaram entre 1 e 3%, durante o período de estudo (Tabela 3).

Espécies de insetos galhadores de *B. brevipes* ocorreram independentemente entre os indivíduos da planta hospedeira e, portanto não há evidências de associação entre as espécies. Por três anos consecutivos, os índices de co-ocorrência de espécies não foram significativos (2002 - *índice* = 1,052 *n* = 112 *p* = 0,309; 2003 - *índice* = 1,122 *n* = 107 *p* = 0,127 e 2004 - *índice* = 1,063 *n* = 101 *p* = 0,283). Estes resultados não corroboraram a hipótese de associação interespecífica de espécies de insetos galhadores em indivíduos de *B. brevipes*.

Tabela 3 – Porcentagem (%) de indivíduos de *Bauhinia brevipes* sadios e galhados por *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata*, sp.1 e suas respectivas combinações com duas e três espécies, durante três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. Número de indivíduos está representado entre parênteses.

| Combinações | 2002 | 2003 | 2004 |
|--|-------------------|-------------------|-------------------|
| Indivíduos sadios | 0,89% (1) | 1,87% (2) | 2,97% (3) |
| <i>Schizomyia macrocapillata</i> | 56,25% (63) | 52,34% (56) | 53,47% (54) |
| <i>Asphondylia microcapillata</i> | 0,89% (1) | 0% | 0% |
| Sp.1 | 0% | 0% | 0,99% (1) |
| <i>S. macrocapillata</i> e <i>A. microcapillata</i> | 20,54% (23) | 37,38% (40) | 36,63% (37) |
| <i>S. macrocapillata</i> e sp.1 | 14,29% (16) | 3,74% (4) | 2,97% (3) |
| <i>A. microcapillata</i> e sp.1 | 0% | 0% | 0% |
| <i>S. macrocapillata</i> , <i>A. microcapillata</i> e Sp.1 | 7,14% (8) | 4,67% (5) | 2,97% (3) |
| Total | 100% (112) | 100% (107) | 100% (101) |

3.4. Distribuição e associação das espécies de insetos galhadores em indivíduos da planta hospedeira, sem efeito da hipersensitividade

Com a exclusão do efeito da hipersensitividade, a densidade entre as espécies de insetos galhadores mudou. A densidade de galhas de *S. macrocapillata* foi significativamente maior do que as outras espécies em 2002 e 2004, e a densidade *A. microcapillata* foi significativamente maior em 2003 (2002 - Kruskal-Wallis test: $H_{2, 336} = 12,100$ $p < 0,01$; 2003 - Kruskal-Wallis test: $H_{2, 321} = 39,519$ $p < 0,001$ e 2004 - Kruskal-Wallis test: $H_{2, 303} = 32,212$ $p < 0,001$; Fig. 6).

Muitos indivíduos de *B. brevipes* foram atacados, no entanto, eles não desenvolveram galhas de *S. macrocapillata* porque a hipersensitividade matou todas as galhas após a oviposição (Tabela 4). Os indivíduos da planta hospedeira continuaram sendo atacados mais frequentemente por uma única espécie do que simultaneamente por duas ou três espécies. Plantas galhadas exclusivamente por *S. macrocapillata* foram mais freqüentes em 2002 e plantas atacadas por *A. microcapillata* foram mais freqüentes do que as outras espécies em 2003 e 2004 (Tabela 4). Plantas com a presença simultânea de *S. macrocapillata* e *A. microcapillata* foram

mais representativas entre as combinações de espécies com aproximadamente 15% do total de indivíduos, seguido pelo pares de espécies: *S. macrocapillata* - sp.1, e *A. microcapillata* - sp.1 (Tabela 4). Plantas com a presença simultânea das três espécies de insetos galhadores (*S. macrocapillata*, *A. microcapillata* e sp.1) ocorreram, aproximadamente, entre 2 e 4% do total de indivíduos. Indivíduos sadios representaram, aproximadamente, entre 1 e 3% do total de indivíduos durante o período de estudo (Tabela 4).

Tabela 4 – Porcentagem (%) de indivíduos de *Bauhinia brevipes* sadios e galhados por *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata*, sp.1 e suas respectivas combinações entre duas e três espécies durante três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais.. Indivíduos com hipersensitividade apenas não foram contabilizados como plantas galhadas. Número de indivíduos está representado entre parênteses

| Combinações | 2002 | 2003 | 2004 |
|--|-------------------|-------------------|-------------------|
| Indivíduos sadios | 0,89% (1) | 1,87% (2) | 2,97% (3) |
| Indivíduos sadios com hipersensitividade | 42,86% (48) | 36,45% (39) | 41,58% (42) |
| <i>Schizomyia macrocapillata</i> | 13,39% (15) | 15,89% (17) | 11,88% (12) |
| <i>Asphondylia microcapillata</i> | 7,14% (8) | 21,50% (23) | 20,79% (21) |
| Sp.1 | 7,14% (8) | 0,93% (1) | 2,97% (3) |
| <i>S. macrocapillata</i> e <i>A. microcapillata</i> | 14,29% (16) | 15,89% (17) | 15,84% (16) |
| <i>S. macrocapillata</i> e sp.1 | 7,14% (8) | 2,80% (3) | 0,99% (1) |
| <i>A. microcapillata</i> e sp.1 | 4,46% (5) | 0,93% (1) | 0,99% (1) |
| <i>S. macrocapillata</i> , <i>A. microcapillata</i> e Sp.1 | 2,68% (3) | 3,74% (4) | 1,98% (2) |
| Total | 100% (112) | 100% (107) | 100% (101) |

As análises de co-ocorrência mostraram que as espécies de insetos galhadores não ocorreram independentemente entre os indivíduos de *B. brevipes*. Por três anos consecutivos, o índice de co-variância observado foi sempre maior que esperado por acaso (2002 - *índice* = 1,298 $n = 112$ $p < 0,01$; 2003 - *índice* = 1,286 $n = 107$ $p < 0,01$ e 2004 - *índice* = 1,261 $n = 101$ $p < 0,05$). Estes resultados suportam a hipótese que os pares de espécies de insetos galhadores variaram positivamente entre os indivíduos de *B. brevipes*.

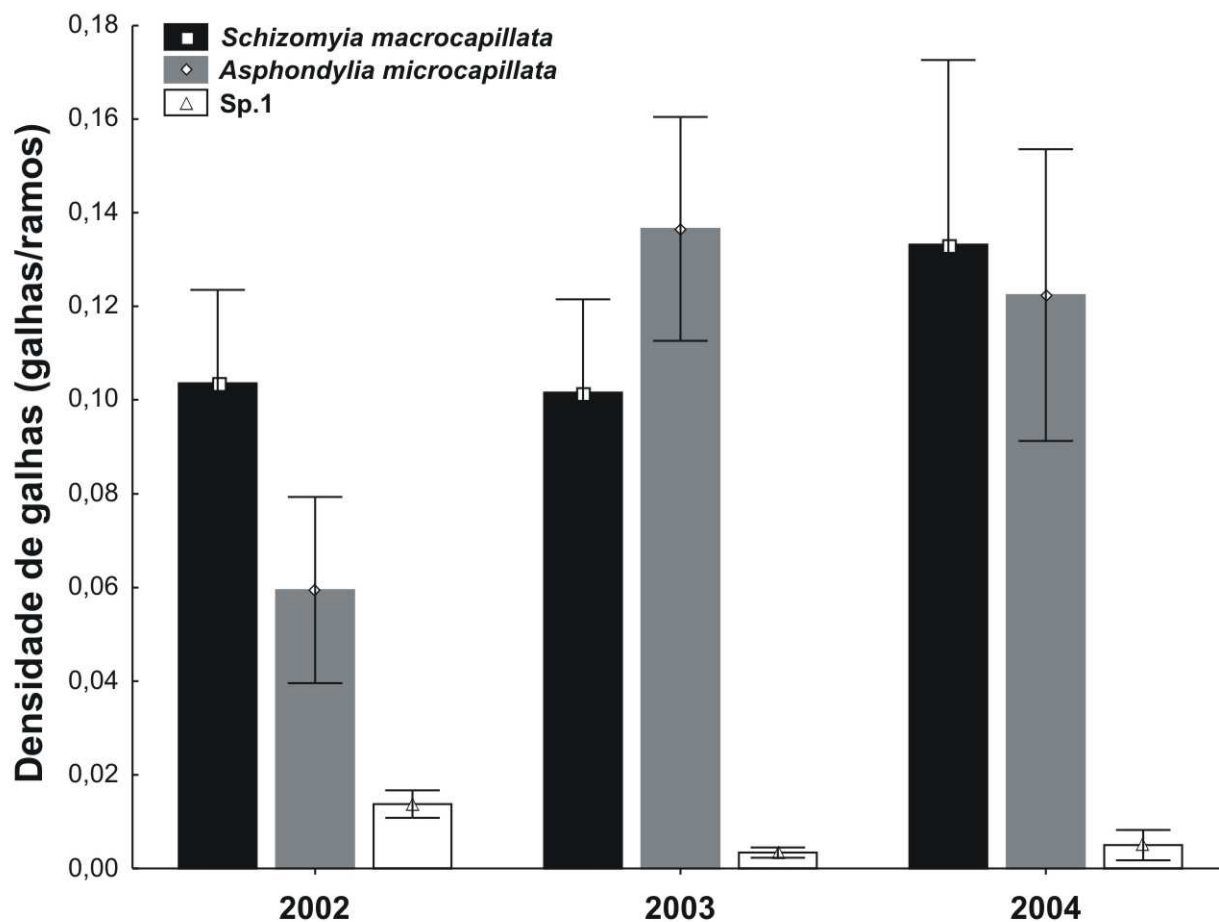


Figura 6 – Densidade de galhas (galhas/ramos) de *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e sp.1 em *Bauhinia brevipes*, excluindo o número de reações de hipersensitividade por três anos consecutivos (2002, 2003 e 2004), na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais..

3.5. Comparando a densidade e a sobrevivência larval entre as espécies de insetos galhadores

Uma vez sugerida uma associação positiva entre as espécies de insetos galhadores nos indivíduos de *B. brevipes*, a densidade de cada espécie foi comparada com grupos de plantas na ausência e na presença de uma ou duas espécies de insetos galhadores. A densidade de galhas das espécies de insetos galhadores não diferiu quando a mesma densidade foi comparada entre plantas com presença isolada da espécie de galhador e com plantas com a presença simultânea de duas ou três espécies de galhadores (para *S. macrocapillata* - Kruskal-Wallis test $H_{3, 114} = 6,9812$ $p = 0,073$; para *A. microcapillata* - Kruskal-Wallis test: $H_{3, 117} = 4,332$ $p = 0,228$ e para sp.1 - Kruskal-Wallis test: $H_{3, 40} = 7,632$ $p = 0,054$; Fig. 7a-c). Além disso, foi comparada a sobrevivência larval de *S. macrocapillata* em indivíduos de *B. brevipes* com apenas galhas de *S. macrocapillata*, com plantas com pares das espécies (*S. macrocapillata* - *A. microcapillata* e *S. macrocapillata* – sp.1) e com plantas com a presença simultânea das três espécies. Os resultados também não sustentaram a hipótese de associação positiva entre pares de espécies e a sobrevivência larval de *S. macrocapillata* não diferiu na presença de outras espécies (Kruskal-Wallis test: $H_{3, 114} = 6,590$, $p = 0,086$; Fig. 7d). Portanto, os resultados não corroboraram a hipótese de efeitos positivos ou negativos recíprocos entre as espécies de insetos galhadores em indivíduos da planta hospedeira.

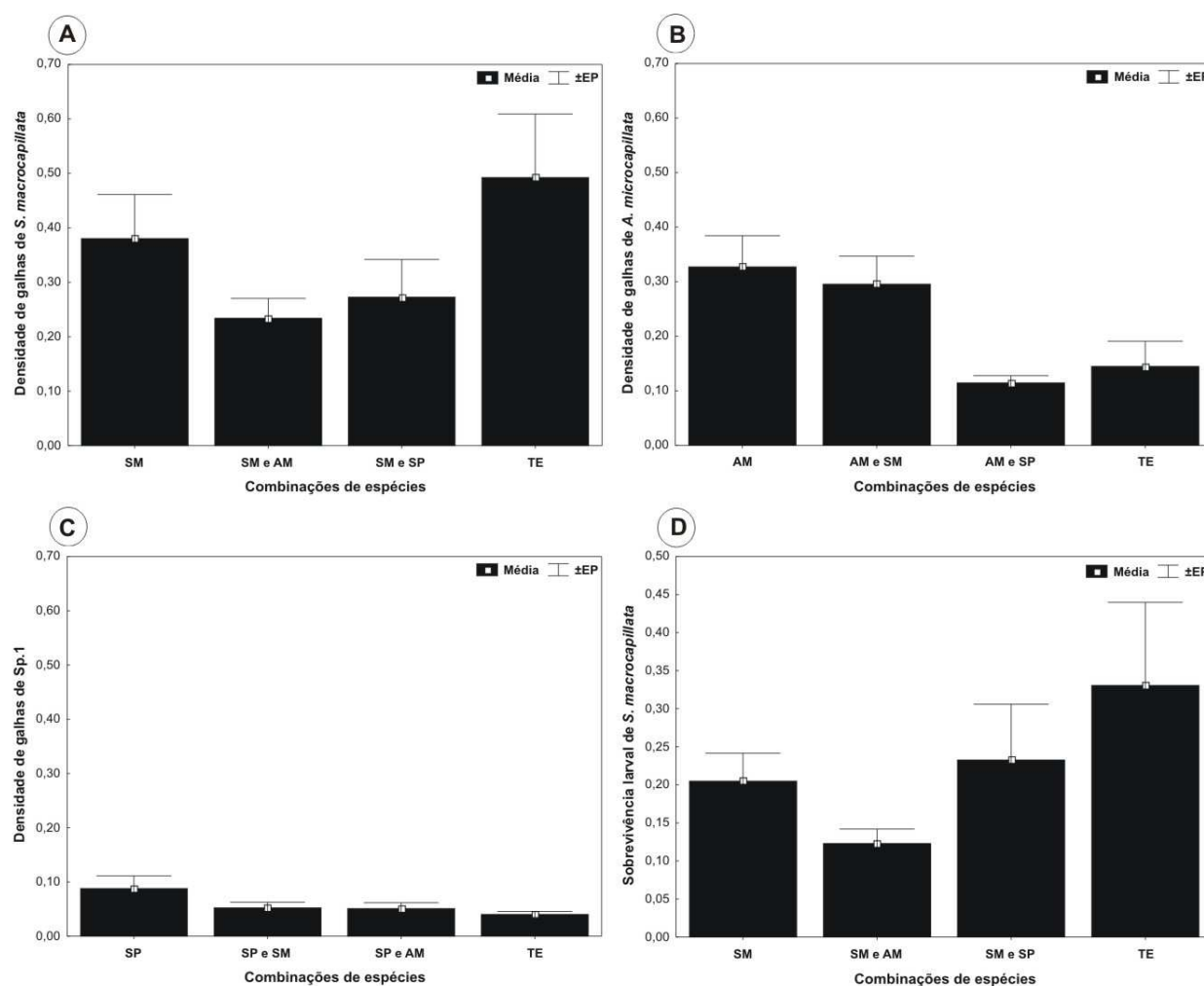


Figura 7 – Densidade de galhas (galhas/ramos) e sobrevivência larval de espécies de insetos galhadores em indivíduos de *Bauhinia brevipes* com apenas uma única espécie de inseto galhador e indivíduos de *B. brevipes* na presença simultânea de duas ou três espécies de galhadores, na Estação Ecológica de Pirapitinga – IBAMA, no município de Morada Nova de Minas, Minas Gerais. A) Densidade de *Schizomyia macrocapillata* em *B. brevipes*; B) Densidade de *Asphondylia microcapillata* em *B. brevipes*; C) Densidade de sp.1 em *B. brevipes*; D) Média da sobrevivência larval de *S. macrocapillata* em *B. brevipes*. Abreviações: *Schizomyia macrocapillata* (SM); *Asphondylia microcapillata* (AM); Sp.1 (SP) e três espécies de insetos galhadores combinadas (TE). Dados para os três anos de estudo (2002, 2003 e 2004) foram agrupados.

4. Discussão

Os resultados mostraram que a variação do tamanho de ramos não influenciou a distribuição e associações interespecíficas de *Schizomyia macrocapillata*, *Asphondylia microcapillata* e Sp.1. Por três anos consecutivos, os índices de co-ocorrência entre as espécies foram perto de 1.0 (veja Schluter, 1984), o que indica que não houve associação interespecífica entre as espécies de insetos galhadores em relação ao tamanho de ramos. Resultados similares também foram reportados na literatura. Em um estudo similar com espécies de insetos galhadores em ramos da planta hospedeira, Fritz et al. (1987b) não encontraram evidências de competição interespecífica. Eles demonstraram que quatro espécies de Tenthredinidae (Hymenoptera) foram independentemente ou positivamente associadas ao longo dos ramos de planta hospedeira *Salix lasiolepis* (Salicaceae) e não houve diminuição na densidade das espécies quanto uma outra espécie de inseto galhador estava presente no mesmo ramo. Em um outro estudo, Fritz & Price (1990) também não encontraram evidências de competição interespecífica. Em um experimento de campo, eles encontraram que a alta densidade da galha caulinar *Euura lasiolepis* (Hymenoptera: Tenthredinidae) não teve nenhum efeito competitivo na densidade de outras espécies de insetos galhadores em ramos de *S. lasiolepis*.

Para os indivíduos de *B. brevipes* foram encontrados dois padrões divergentes em relação à associação entre as espécies de insetos galhadores. No primeiro padrão, contabilizando o efeito da hipersensitividade, não foram encontradas evidências de associação entre as espécies, o que sugere ausência de associação entre as espécies de galhadores em indivíduos de *B. brevipes*. No entanto, quando se excluiu o efeito da hipersensitividade, os resultados mostraram que as espécies de insetos galhadores foram positivamente associadas. Contrariando as expectativas deste estudo, as espécies de insetos galhadores mostraram uma tendência de ovipor preferencialmente em indivíduos com a presença de uma outra espécie de galhador. De fato, aproximadamente 24% das plantas foram galhadas por duas ou três espécies de insetos galhadores. Supostamente esta associação positiva ocorreu em função de mudanças fisiológicas da planta hospedeira causada por uma espécie de galhador que favoreceu o estabelecimento de

uma outra espécie galhador. Tal processo é definido como facilitação (veja Denno et al., 1995), e como uma espécie de inseto galhador modifica planta hospedeira, seja pela alocação de recursos ou pela diminuição da resistência da planta, ainda precisa ser melhor avaliado.

No entanto, embora os resultados dos dados de distribuição de espécies sem efeitos de hipersensibilidade sugerem que houve uma associação positiva entre espécies galhadores em indivíduos de *B. brevipes*, a densidade das espécies de galhadores não diferiu quando comparada com plantas que possuíam pares ou trio de espécies de galhadores (Fig. 7a-c). A sobrevivência de *S. macrocapillata* também não variou na presença de outras espécies de insetos galhadores (Fig. 7d). Portanto, os resultados deste estudo não suportam a hipótese de competição interespecífica e apenas indicam a um efeito positivo na distribuição de espécies de galhadores. Estes resultados foram parcialmente consistente com os estudos de Fritz et al. (1987a), os quais encontraram que espécies de Tenthredinidae foram independentemente ou positivamente associadas entre plantas de *S. lasiolepis* (Fritz et al., 1987b). No entanto, interações competitivas entre herbívoros foram demonstradas no mesmo sistema. Fritz et al. (1986) encontraram efeitos competitivos de *E. lasiolepis* atuando na densidade de três espécies Tenthredinidae em seis clones de *S. lasiolepis*.

Devido à forte influência da hipersensibilidade na performance de *S. macrocapillata*, é provável que esta resistência induzida tenha uma certa influência no padrão de distribuição das espécies de galhadores de *B. brevipes*. A resistência de plantas pode limitar a preferência de herbívoros em qualidade e quantidade nutricional e, portanto, pode ser fundamental para o entendimento de competição entre herbívoros (Fritz, 1992). Em uma comunidade estruturada por competição entre espécies de herbívoros, as abundâncias relativas e sobrevivência destas espécies dependem da variação da resistência de planta para estes herbívoros (Fritz & Price, 1988; Fritz, 1990; Inbar et al., 1999).

Bauhinia brevipes reage fortemente ao ataque de *S. macrocapillata* produzindo uma rápida e letal resposta à indução das galhas. A hipersensibilidade é o principal fator de mortalidade da planta hospedeira na população de *S. macrocapillata* (Capítulo 1, veja também

Fernandes, 1998). Em mais que 90% dos casos de tentativa para induzir tumores, a formação da galha é interrompida indicando a efetividade deste mecanismo de resistência contra o inseto galhador (Cornelissen et al., 2002; Santos et al., 2007a). Estudos anteriores indicaram que hipersensibilidade é influenciada pelo genótipo de *B. brevipes* (Cornelissen & Fernandes, 1997; Cornelissen et al., 2002). É provável que padrões de distribuição e co-ocorrência entre espécies de insetos galhadores que atacam *B. brevipes* possam variar entre os genótipos resistentes e suscetíveis da planta hospedeira (Cornelissen & Fernandes, 1997; Cornelissen et al., 2002). Quando o efeito da hipersensitividade foi excluído das análises co-ocorrência entre espécies, ficaram apenas as plantas “susceptíveis” de *B. brevipes*, as quais desenvolveram galhas de *S. macrocapillata*. Assim, o padrão de associação positiva encontrado para as espécies de galhadores foi, provavelmente, em função do genótipo resistente e susceptível de *B. brevipes*. Um bom exemplo de como a resistência de planta pode influenciar é dado pelo estudo de Moran & Whitham (1990). Eles caracterizaram a mediação da planta hospedeira na interação entre uma espécie de afídeo que se alimenta na raiz da planta, *Pemphigus betae* (Aphididae: Pemphiginae), e uma outra espécie de afídeo que se alimenta nos ramos, *Hayhurstia atriplicis* (Aphididae: Aphidinae), ambas espécies compartilham o mesmo recurso, alimentando-se do floema de *Chenopodium album* (Chenopodiaceae). Interações competitivas entre as espécies de herbívoros dependem do nível de resistência de planta hospedeira para galha foliar *H. atriplicis* porque todos os genótipos da planta hospedeira são suscetíveis a *P. betae*. Em plantas suscetíveis, em que *H. atriplicis* induz a formação das galhas, colônias desta espécie de inseto galhador foliar reduziram em 91% a abundância de *P. betae* e muitas vezes eliminando completamente a espécie da raiz da planta. Em contraste, em plantas resistentes em que *H. atriplicis* formam colônias, mas nenhuma galha, colônias de *H. atriplicis* foram menores e não afetaram *P. betae*.

Estudos que analisem os padrões de ataque e distribuição de espécies de herbívoros que se alimentam de mesmo recurso são fundamentais para se entender as associações entre espécies de herbívoros e a estruturação da comunidade destas espécies. Uma motivação para este estudo foi que *B. brevipes* possui uma rica fauna de insetos herbívoros e que muitas espécies de insetos

galhadores, desta espécie de planta, alimentam-se praticamente do mesmo tipo de recurso, como folhas ou ramos da planta hospedeira, por exemplo (Cornelissen et al., 1997; Cornelissen & Fernandes, 1998, 2001b). Neste sentido, é necessário que futuramente se avalie a co-ocorrência entre todas as espécies de insetos galhadores que atacam simultaneamente, os ramos e os indivíduos da planta hospedeira, bem como, o efeito de insetos herbívoros de vida livre e outras guildas de herbívoros na estruturação da comunidade de insetos herbívoros em *B. brevipes*. Espécies de herbívoros podem interagir e/ou competir mesmo que elas estejam separadas espacialmente ou temporalmente (Moran & Whitham, 1990; Hunt-Joshi & Blossey, 2005). Por exemplo, em um experimento em que a planta hospedeira media as interações entre herbívoros “above- and belowground”, a herbivoria foliar causada por *Galerucella californiensis* (Coleoptera: Chrysomelidae) reduziu a sobrevivência larval do herbívoro de raiz *Hylobius transversovittatus* (Coleoptera: Curculionidae) em *Lythrum salicaria* (Lythraceae) (Hunt-Joshi & Blossey, 2005). Segundo Cornelissen & Fernandes (2001a), herbivoria foliar simulada em *B. brevipes* reduziu a qualidade nutricional e aumentou a quantidade de compostos secundários nas folhas da planta hospedeira, assim alterando subsequente ataque de insetos herbívoros. Como insetos herbívoros de vida livre são frequentemente encontrados sobre ramos e arbustos (veja Capítulo 1) e seus efeitos não foram mensurados neste estudo, é possível que a preferência e performance de galhadores possam estar direta ou indiretamente influenciadas pelas folhas consumidas por herbívoros mastigadores em *B. brevipes*.

Por fim, não se pode descartar a hipótese alternativa de que a falta de padrões de associações interespecíficas está associado, provavelmente, à grande abundância de recurso da planta hospedeira disponível para o ataque das espécies de insetos galhadores. De acordo com Silveira et al. (2007), *B. brevipes* é uma espécie abundante na área de estudo sendo, portanto, um recurso abundante que não permite que as espécies de insetos compitam pelo mesmo. A existência e efeitos da competição interespecífica são difíceis de estabelecer e exigem observações, experimentos e modelos mais precisos (veja Begon et al., 1996). Assim, é necessário que futuros experimentos de laboratório e de campo sejam realizados para melhor

compreensão dos mecanismos que influencia a estrutura da comunidade de herbívoros no sistema *B. brevipes*.

5. Referências bibliográficas

- Azevedo L.G., Barbosa A.A.A., Oliveira A.L.C., Gorgonio A.S., Bedretchuk A.C., Siqueira F.B., Rizzo, H.G., Silva I.S., Moura L.C., Araújo Filho M., Santos R.V., 1987. Ensaio metodológico de identificação e avaliação de unidades ambientais: a Estação Ecológica de Pirapitinga – MG. Secretaria Especial do Meio Ambiente, Embrapa-CPAC, Brasília.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3rd edn. Blackwell, Oxford.
- Chase J.M., Abrams P.A., Grover J.P., Diehl S., Chesson P., Holt R.D., Richards S.A., Nisbet R.N., Case T.J., 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5, 302–315.
- Cornelissen T.G., Fernandes G.W., 1998. Plant hypersensitivity against tissue invasive insects: *Bauhinia brevipes* and *Contarinia* sp. interaction. In: Csóka G., Mattson W.J., Stone G.N., Price P.W. (Ed.), *The biology of gall inducing arthropods*. US Department of Agriculture, Forest Service, North Carolina, pp. 144-152.
- Cornelissen T.G., Fernandes G.W., 2001a. Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Trees* 15, 236-241.
- Cornelissen T.G., Fernandes G.W., 2001b. Patterns of attack by herbivores on the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae): vigor or chance? *European Journal of Entomology* 98, 37-40.
- Cornelissen T.G., Madeira B.G., Allain L.R., Lara A.C.F., Araújo L.M., Fernandes G.W., 1997. Multiple responses of insect herbivores to plant vigor. *Ciência & Cultura* 49, 285-288.
- Cornelissen T.G., Negreiros D., Fernandes G.W., 2002. Plant resistance against gall-forming insects: the role of hypersensitivity. In: Wagner M.R., Clancy K.M., Lieutier, F. (Ed.), *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 137-152.
- Denno R.F., McClure M.S., Ott J.R., 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review in Entomology* 40, 297-331.
- Denno R.F., Peterson M.A., Gratton C., Cheng J., Langellotto G.A., Huberty A.F., Finke D.L., 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81, 1814–1827.
- Fernandes G.W., 1998. Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology* 27, 260–267.
- Fernandes G.W., Cornelissen T.G., Isaias R.M.S., Lara T.A.F., 2000. Plants fight gall formation: hypersensitivity. *Ciência & Cultura* 52, 49-54.

- Fritz R.S., 1990. Variable competition between insect herbivores on genetically variable host plants. *Ecology* 71, 1208-1211.
- Fritz R.S., 1992. Community structure and species interactions of phytophagous insects on resistant and susceptible host plants. In: Fritz R.S., Simms E.L. (Eds.), *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 240–277.
- Fritz R.S., Gaud W.S., Sacchi C.F., Price P.W., 1987a. Variation in herbivore density among host plants and its consequences for community structure. *Oecologia* 72, 577-588.
- Fritz R.S., Gaud W.S., Sacchi C.F., Price P.W., 1987b. Patterns of intra- and interspecific association of gall-forming sawflies in relation to shoot size on their willow host plant. *Oecologia* 73, 159-169.
- Fritz R.S., Price P.W., 1988. Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies. *Ecology* 69, 845–856.
- Fritz R.S., Price P.W., 1990. A field tests of interspecific competition on oviposition of gall-forming sawflies on willow. *Ecology* 71, 99–106.
- Fritz R.S., Sacchi C.F., Price P.W., 1986. Competition versus host plant phenotype in species composition: willow sawflies. *Ecology* 67, 1608–1618.
- Gonçalves-Alvim S.J., Fernandes G.W., 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in the neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 10, 79-98.
- González W.L., Fuentes-Contreras E., Niemeyer H.M., 2002. Host plant and natural enemy impact on cereal aphid competition in a seasonal environment. *Oikos* 96, 481–491.
- Gotelli N.J., Entsminger G.L., 2001. EcoSim: null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Hunt-Joshi T.R., Blossey B., 2005. Interactions of root and leaf herbivores on purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). *Oecologia* 142, 554-563.
- Inbar M., Doostdar H., Leibe G.L., Mayer R.T., 1999. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 25, 1961-1979.
- Karban R., Baldwin I.T., 1997. *Induce responses to herbivory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lewinsohn T.M., Novotny V., Basset Y., 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36, 597–620.
- Maia V.C., Fernandes G.W., 2005. Two new species of Asphondyliini (Diptera: Cecidomyiidae) associated with *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) in Brazil. *Zootaxa* 1091, 27–40.

- Moran N.A., Whitham T.G., 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host plant resistance. *Ecology* 71, 1050-1058.
- Morris R.J., Lewis O.T., Godfray C.J., 2004. Apparent competition and insect community structure: towards a spatial perspective. *Annales Zoologici Fennici* 42, 449–462.
- Murcia S.L., Santos J.C., DeSouza O., Constantino R., Fernandes G.W., 2007. Intensidade de ataque de térmitas em plantas do cerrado da Estação Ecológica de Pirapitinga. Minas Gerais. *Revista Brasileira de Entomologia* (submetido).
- Pallini A., Janssen A., Sabelis M.W., 1998. Predators induce interspecific herbivore competition for food in refuge space. *Ecology Letters* 1, 171–177.
- Price P.W., 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62, 244-251.
- Santos J.C., Silveira F.A.O., Fernandes G.W., 2007a. Long term oviposition preference and larval performance of *Schizomyia macrocapillata* (Diptera: Cecidomyiidae) on larger shoots of its host plant *Bauhinia brevipes* (Fabaceae). *Evolutionary Ecology* (submitted).
- Santos J.C., Silveira F.A.O., Pereira E.C., Fernandes G.W., 2007b. Pattern of attack of a galling herbivore reveals an unexpected preference-performance linkage on medium-sized resource. *Basic and Applied Ecology* (submitted).
- Schluter D., 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65, 998-1005.
- Silveira F.A.O., Santos J.C., Franceschinelli E.V., Fernandes G.W., 2007. Vegetative and reproductive phenology of *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae). *Biotropica* (submitted).
- StatSoft Inc., 2001. STATISTICA 6.0 for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, Okla. USA. <http://www.statsoft.com>
- Stewart A.J.A., 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 233–234.
- Vaz A.M.S.F., Tozzi A.M.G.A., 2003. *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. *Rodriguésia* 54, 55-143.
- Zar J.H., 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd edn. Prentice-Hall International Editions, New Jersey.

Conclusões Gerais

Ecologia evolutiva da preferência e performance de insetos galhadores (Diptera: Cecidomyiidae) em *Bauhinia brevipes* Vog. (Fabaceae)

Conclusões

1. Fêmeas de *Schizomyia macrocapillata* atacaram preferencialmente os ramos longos *Bauhinia brevipes* por seis anos consecutivos. Sobrevivência larval de *S. macrocapillata* foi maior em ramos longos por dois anos. Estas evidências juntas suportam a *Hipótese do Vigor de Plantas* (HVP, Price 1991).
2. Hipersensitividade foi o fator de mortalidade mais importante atuando na sobrevivência das larvas de *S. macrocapillata*, matando aproximadamente de 90% das larvas deste galhador.
3. Predação e parasitoidismo foram os principais fatores de mortalidade das galhas de *Asphondylia microcapillata*. Estes fatores de mortalidade foram inversamente proporcionais ao longo dos anos.
4. Fêmeas de *A. microcapillata* atacaram preferencialmente ramos médios de *B. brevipes*. Sobrevivência larval de *A. microcapillata* foi maior em ramos de tamanho intermediário por dois anos. Estas evidências refutam a HVP.
5. As análises de co-ocorrência mostraram que as espécies de insetos galhadores (*S. macrocapillata*, *A. microcapillata* e uma espécie de galha de ramo não identificada) variaram positivamente entre os indivíduos de *B. brevipes*. No entanto, a densidade de galhas não diferiu na ausência ou na presença de uma hetero-espécie de inseto galhador. Nenhuma evidência de competição interespecífica foi encontrada para as espécies de insetos galhadores de *B. brevipes*.
6. Devido o forte impacto da hipersensitividade na performance de *S. macrocapillata*, sugere-se que esta resistência induzida possa ter uma importante influência no padrão de distribuição das espécies de insetos galhadores em *B. brevipes*.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)