

## **OECOLOGIA BRASILIENSIS**

Prado, P. I. K. L. & Lewinsohn, T. M. 2000. Associações inseto-planta no nível local e regional: tephritidae e vernonieae na Serra do Espinhaço. pp.405-422. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

---

# **ASSOCIAÇÕES INSETO-PLANTA NO NÍVEL LOCAL E REGIONAL: TEPHRITIDAE E VERNONIEAE NA SERRA DO ESPINHAÇO**

PAULO I. K. L. PRADO & THOMAS M. LEWINSOHN

## **Resumo**

Neste trabalho, investigamos padrões de associação entre insetos herbívoros (dípteros tefritídeos) e suas plantas hospedeiras (Compostas, tribo Vernonieae) encontrados em cinco localidades da Serra do Espinhaço meridional (Minas Gerais). Há diferenças importantes entre as associações de insetos e hospedeiros encontrados em cada localidade. Isto se deve, em grande parte, a diferenças entre as floras locais; mas, através de modelos logísticos, demonstramos que parte das associações muda por fatores relacionados aos próprios insetos. Tais fatores parecem ser distintos entre plantas generalistas e especialistas. A estrutura de associações verificadas no nível local em relação ao nível regional exige um modelo multicausal.

## **Abstract**

In this paper we examine the host association pattern of herbivorous insects (Diptera, Tephritidae) with their host plants (Compositae, tribe Vernonieae) in five localities of the southern Espinhaço range in the state of Minas Gerais, Brazil. There are substantial differences in host associations among localities. To a large extent these are attributable to differences among local floras; however, a logistic model shows that associations partly shift also in response to factors which affect the insects themselves. These factors are seemingly distinct for generalist and specialist insects. The structure of associations at the local level versus the regional level requires a multicausal explanatory model.

## Introdução

A associação de plantas e insetos herbívoros é uma das interações ecológicas mais importantes e frequentes da natureza. Estima-se que cerca de metade das espécies vivas são plantas superiores ou os insetos que as consomem (Strong *et al.*, 1984). Além de sua importância aplicada, o estudo das interações entre insetos fitófagos e suas plantas hospedeiras trouxe importantes contribuições teóricas. Na ecologia de comunidades, demonstrou que os processos estruturadores das comunidades de insetos são diferentes dos propostos para grandes animais, e que eram considerados gerais anteriormente. Comunidades de insetos fitófagos são fortemente influenciadas por fatores históricos e biogeográficos, como a colonização, extinção e especiação (Strong, 1979; Price, 1980; Strong *et al.*, 1984; Cornell, 1985, 1993; Lewinsohn, 1991; Farrell *et al.*, 1992; Farrell & Mitter, 1993; Lawton *et al.*, 1993). Na sua dinâmica local, comunidades de insetos fitófagos são mais influenciadas por interações entre níveis tróficos, tais como relações com as plantas e os parasitóides, do que por interações em um mesmo nível, ou seja, competição entre espécies de insetos que utilizem as mesmas plantas (Strong *et al.*, 1984; Lawton, 1984; Bernays & Graham, 1988; Rosenthal & Berenbaum, 1991).

Os estudos de interação inseto/planta podem ser divididos em dois tipos básicos, de acordo com seu foco de atenção. Em um enfoque entomocêntrico, são investigados os elencos de plantas hospedeiras de cada espécie de inseto e seus determinantes (e.g., Ehrlich & Raven, 1964; Singer, 1971, 1983; Joern, 1979; Straw, 1989; Ward & Spalding, 1993). O enfoque fitocêntrico (Dirzo, 1984) enfatiza atributos da planta que afetam a herbivoria, e suas consequências, seja para os animais, seja para as próprias plantas. Nessa categoria estão os inventários dos insetos associados a diferentes espécies de planta, e respectivos modelos explanatórios da composição e riqueza dessas entomofaunas (e.g., Lawton & Price, 1979; Kennedy & Southwood, 1984; Cornell, 1985, 1993; Lawton, 1982, 1984; Zwölfer, 1987; Lewinsohn, 1988, 1991; Root & Cappucino, 1992; Lawton *et al.*, 1993).

Usando essas abordagens, estudos de herbivoria por insetos mostram que há variações importantes entre comunidades ecológicas locais, seja no conjunto de plantas usadas pelos insetos (Singer, 1971; Joern, 1979; Fox & Morrow, 1981; Singer & Parmesan, 1993), seja na fauna de insetos associada a cada espécie de planta (Zwölfer, 1987; Lewinsohn, 1991; Lawton, 1982, 1984; Lawton *et al.*, 1993). Uma maneira sintética de enunciar esses resultados é que as associações entre insetos e plantas variam entre locais. Isto significa que as associações entre insetos e plantas variam entre locais. Isto significa que transpomos o foco de análise dos organismos (plantas ou animais) para as associações, a fim de investigar em que circunstâncias elas ocorrem (cf. Thompson, 1994, 1997; Travis, 1996).

Neste trabalho exploramos algumas das possibilidades de se usar as associações entre espécies como foco de análise, em vez de nos concentrarmos em um dos grupos de organismos envolvidos. Apesar de menos conhecida e utilizada do que análises centradas nos insetos ou nas plantas, essa abordagem busca responder às mesmas questões dos estudos tradicionais, que é identificar características dos insetos, plantas e do ambiente que determinam a ocorrência de cada associação.

### Sistema de estudo

Para desenvolver essas idéias, usaremos dados de nosso inventário de insetos associados a capítulos de Compostas (Família Asteraceae). As Asteráceas ou Compostas são a maior família de angiospermas, e, embora cosmopolitas, ocorrem predominantemente em ambientes não florestais (Barroso, 1986; Bremer, 1994). A inflorescência típica desta família é o capítulo, um conjunto de pequenas flores fixadas em um receptáculo plano e envoltas por séries de brácteas. Para os insetos, este arranjo oferece alimento concentrado em um sítio protegido, e, por isso, capítulos de Compostas abrigam uma fauna rica e diversificada de insetos endófagos (Zwölfer, 1979, 1987, 1988; Lewinsohn, 1988, 1991; Abrahamson & Weis, 1997). No Brasil, os endófagos de capítulos de Compostas pertencem principalmente a três famílias de Dípteros (Tephritidae, Cecidomyiidae & Agromyzidae) e quatro de microlepidópteros (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae, Gelechiidae), somando pelo menos 120 espécies (Lewinsohn, 1988, 1991; Lewinsohn *et al.*, 1997 e dados inéditos). As fêmeas põem seus ovos nos capítulos, no interior dos quais as larvas se desenvolvem, consumindo seiva, flores, óvulos e frutos (Zwölfer, 1979, 1988; Straw, 1989; Gielis, 1993; Gagné, 1994; Almeida, 1997).

Durante os anos de 1995 e 1996 coletamos capítulos de Compostas nas regiões Sul e Sudeste do Brasil. Os capítulos foram mantidos em potes plásticos com tampa de tela, onde emergiram os adultos. Esse inventário de insetos e suas plantas hospedeiras, iniciado em 1985 (Lewinsohn, 1988) continuamos, registra até o presente mais de 1000 associações (Lewinsohn *et al.*, 1997, e dados inéditos). O presente trabalho concentra-se nos registros de Tefritídeos (Diptera) associados a plantas da tribo Vernoniae no Espinhaço mineiro, provenientes desse inventário. Esse subconjunto de dados foi obtido de coletas em cinco áreas de campo rupestre da Cadeia do Espinhaço (MG), que é um complexo de planaltos quartzíticos nos estados de Minas Gerais e Bahia, resultantes de soerguimentos paleozóicos (Fig. 1). Seu aspecto geral é o de um espigão de direção norte-sul centrado no meridiano 43° W (Saadi, 1995). Os topos pouco erodidos dos planaltos, com altitudes em torno de 1000 m, formam unidades disjuntas ao longo da cadeia, denominadas localmente "serras". Nesses locais ocorrem os

campos rupestres, um complexo de fisionomias herbáceas de altitude, adaptadas a solos pobres e rasos e a afloramentos rochosos (Joly, 1970; Giulietti & Pirani, 1988).

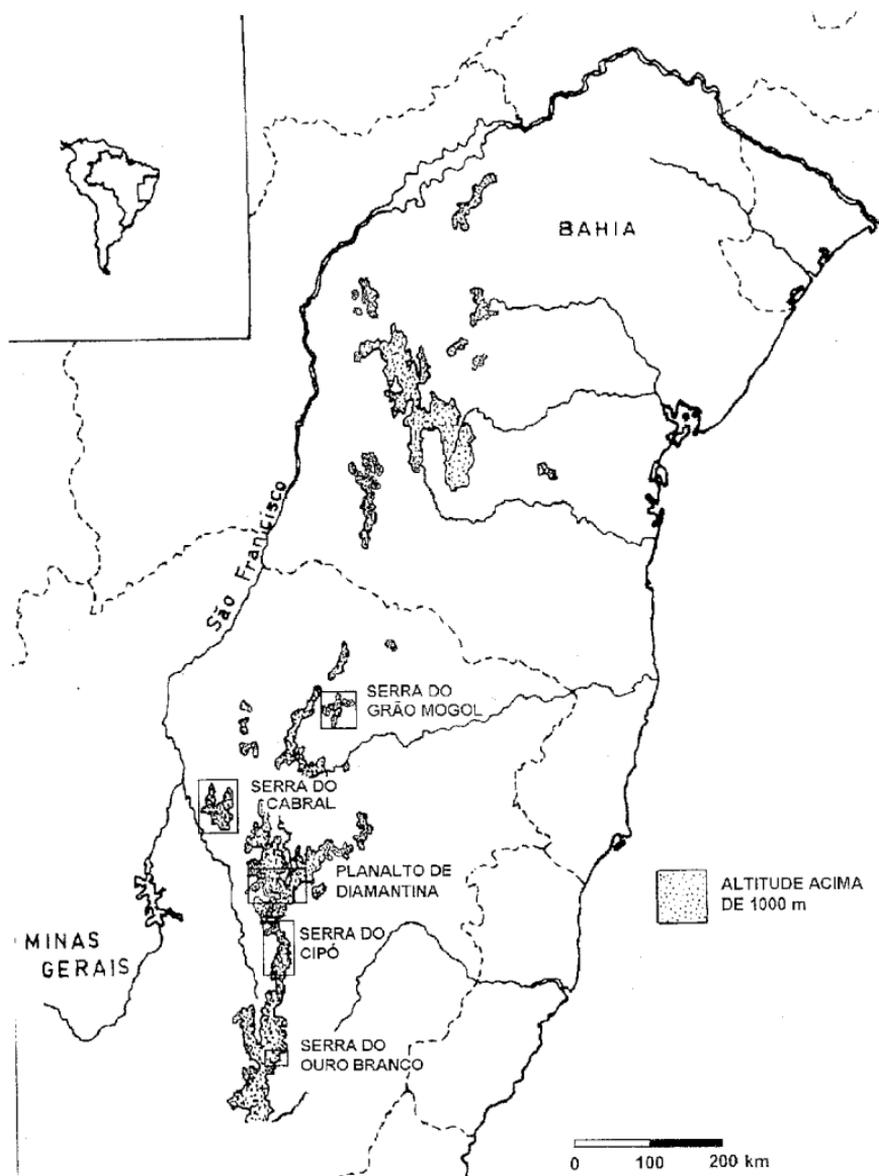


Fig. 1 - Mapa da Cadeia do Espinhaço, com indicação das localidades de coleta. Em cada localidade, foram amostrados capítulos de Compostas em pelo menos quatro pontos, durante cinco viagens de coleta, entre fevereiro de 1995 e setembro de 1996. Adaptado de Fig. de Giulietti & Pirani (1988).

As Vernonieae são uma das tribos de Compostas mais importantes dos neotrópicos destacando-se no Brasil, junto com a tribo Eupatorieae, pela abundância e riqueza de espécies e pela amplitude de distribuição geográfica (Barroso, 1986; King & Robinson, 1987; Bremer, 1994). Tal importância acentua-se nos campos rupestres, nos quais concentram-se a maioria das espécies da subtribo Lychnophorinae, endêmica da serra do Espinhaço, além de um grande número de espécies endêmicas da subtribo Vernoniinae (MacLeish, 1987; Robinson, 1988, 1990, 1992; Giulietti, no prelo). No Brasil, os tefritídeos são a família de endófitos mais importante das Vernonieae, somando cerca de 60% das espécies encontradas em capítulos dessa Tribo (Lewinsohn, 1988, 1991; Lewinsohn & Prado, no prelo; Lewinsohn *et al.*, dados inéditos).

### Determinantes biogeográficos das associações

Registramos 158 associações entre tefritídeos e plantas da tribo Vernonieae em todo o Espinhaço. Em cada localidade, todavia, ocorrem não mais que 40% dessas associações. A principal razão pela qual associações não ocorrem é a ausência da planta no local, ao passo que associações impossibilitadas apenas pela ausência do inseto são raras (Fig. 2).

A disponibilidade da planta no local é, portanto, um determinante importante da matriz de associações. Em geral, as espécies de plantas foram observadas em poucas localidades (Fig. 3a), fazendo com que a similaridade do elenco de espécies de Vernonieae seja baixa entre locais (Tab. 1). Áreas de campo rupestre tendem a ter comunidades vegetais diferentes, devido ao seu elevado grau de endemismo e grande diversidade de microhabitats (Giulietti & Pirani, 1988; Hensold, 1988). As espécies de insetos, ao contrário, foram registradas em um maior número de localidades (Fig. 3b), o que torna as localidades mais similares quanto aos seus insetos do que às suas plantas (Tabs. 1 e 2). Podemos também notar que a amplitude de distribuição geográfica das plantas segue uma distribuição decrescente usual (Fig. 3a), enquanto que os insetos têm uma distribuição bimodal em que a maioria das espécies ou é de ocorrência ampla, ou foi encontrada em uma só localidade, ao passo que poucas espécies têm frequência intermediária nas localidades que inventariamos. Este padrão está de acordo com a hipótese biogeográfica de Hanski (1982) que prevê a existência de dois grupos de espécies em uma região, as espécies “nucleares” (= “core”, mais frequentes e abundantes) e as “satélites” (de ocorrência marginal e baixa abundância). Embora os dados não permitam verificar se os tefritídeos de fato sustentam a hipótese de Hanski, é bem provável que diferentes fatores influenciem a ocorrência de plantas e de insetos em escala geográfica.

Tab. 1 - Similaridade (índice de Jaccard) entre as localidades quanto às espécies de plantas coletadas. A similaridade média entre locais é de 0,176. As siglas indicam as localidades de Grão Mogol (GM), Serra do Cabral, em Joaquim Felício (JF), Planalto de Diamantina (DM), Serra do Cipó (SC) e Serra do Ouro Branco (OB); ver Fig. 1.

	GM	JF	DM	SC	OB
GM	1				
JF	0,226	1			
DM	0,254	0,176	1		
SC	0,212	0,188	0,269	1	
OB	0,150	0,113	0,079	0,096	1

Tab. 2 - Similaridade (índice de Jaccard) entre as localidades quanto às espécies de insetos coletados. Note que a similaridade da entomofauna entre locais é bem maior do que quanto às plantas coletadas (Tab. 1). A similaridade média entre locais é de 0,534. Siglas como na Tab. 1 e Fig. 1.

	GM	JF	DM	SC	OB
GM	1				
JF	0,538	1			
DM	0,577	0,567	1		
SC	0,577	0,567	0,714	1	
OB	0,522	0,323	0,400	0,556	1

Tab. 3 - Similaridade (índice de Jaccard) entre as localidades quanto às associações observadas. A similaridade média entre locais é 0,076. Siglas como na Tab. 1 e Fig. 1.

	GM	JF	DM	SC	OB
GM	1				
JF	0,108	1			
DM	0,073	0,047	1		
SC	0,048	0,071	0,116	1	
OB	0,048	0,063	0,037	0,148	1

A maior parte das espécies de plantas ocorre em poucas localidades, o que impõe um limite à ocorrência de cada associação inseto/planta, apesar da maior amplitude de distribuição dos insetos (Fig. 3c). O resultado são matrizes de associações diferentes em cada localidade (Tab. 3), porque elencos similares de insetos encontram elencos diferentes de hospedeiras. Além disso, nem todas as associações que poderiam resultar desses encontros se realizam, como será discutido a seguir.

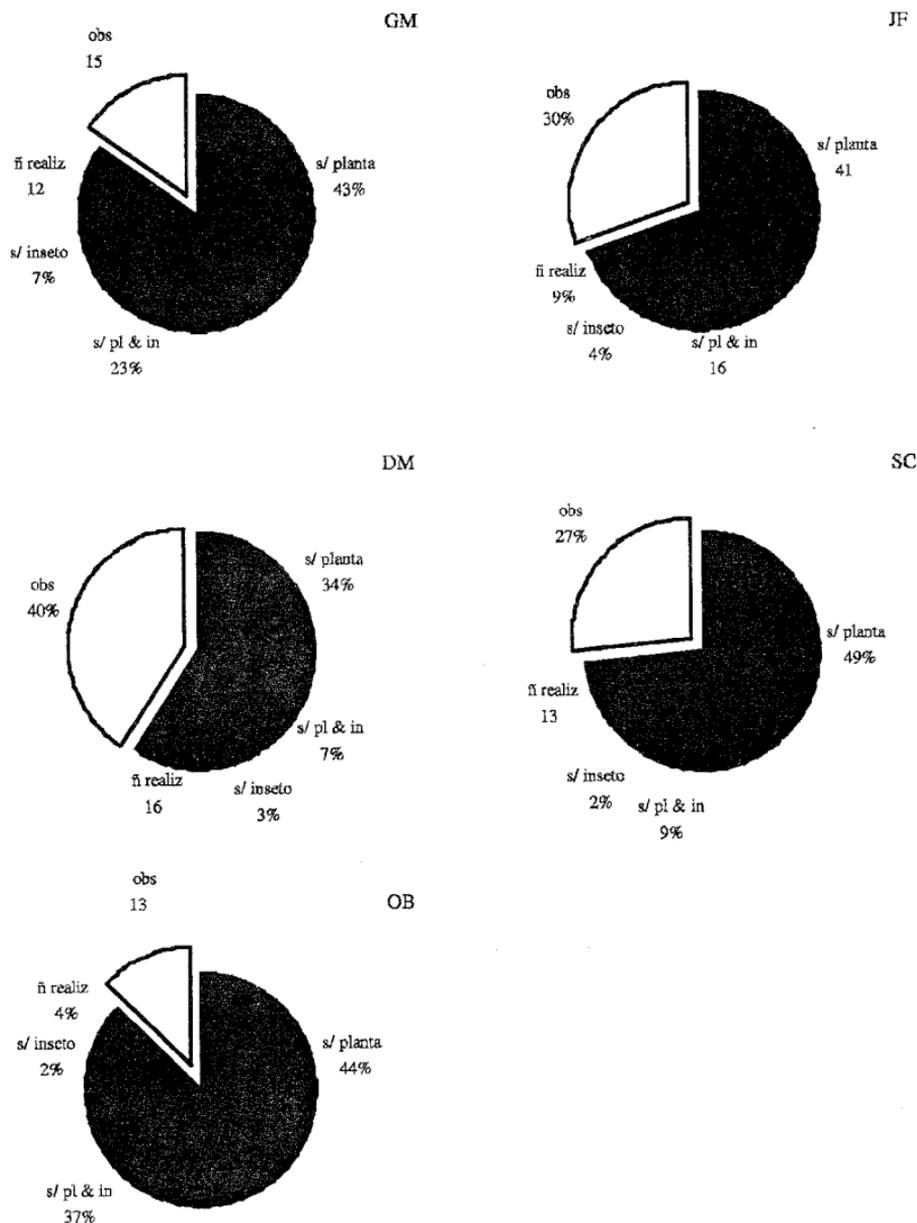


Fig. 2 - Proporção do total de associações registradas no Espinhaço que ocorreram em cada localidade (setor em destaque). Os outros setores dos diagramas representam as proporções de associações que não ocorreram, classificadas pela razão de sua ausência. As siglas indicam as localidades de Grão Mogol (GM), Serra do Cabral, em Joaquim Felício (JF), Planalto de Diamantina (DM), Serra do Cipó (SC) e Serra do Ouro Branco (OB); ver Fig. 1. Abreviações: **obs** - associações observadas no local; **fi realiz** - associações possíveis no local, mas que não foram registradas; **s/planta** - associações impossibilitadas pela ausência da planta; **s/inseto** - associações impossibilitadas pela ausência do inseto; **s/pl & in** - associações impossibilitadas pela ausência da planta e do inseto.

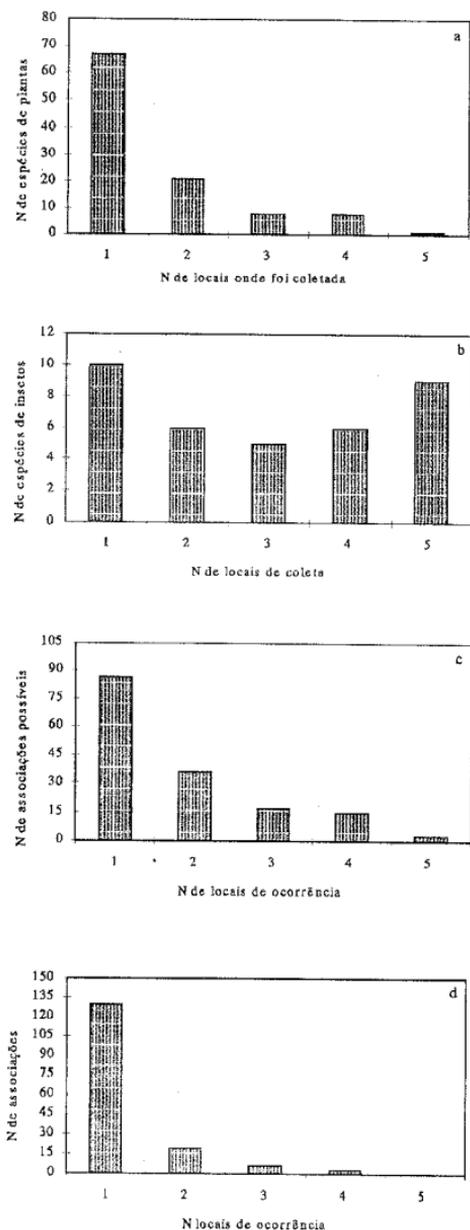


Fig. 3 - Amplitude de ocorrência das espécies de plantas, de insetos e de suas associações. (a) Número de espécies de plantas por número de localidades nas quais foram coletadas. (b) Número de espécies de insetos por número de localidades nas quais foram coletados. (c) Número de associações potenciais (passíveis de ocorrer no local pois planta e inseto estavam ambos presentes) em relação ao número de localidades em que poderiam ocorrer. (d) Número de associações ocorridas por número de localidades nos quais foram observadas. Note a diferença das escalas entre os gráficos. Note também que o número absoluto de associações observadas, em (d), do que potenciais, em (c), se deve a que muitas associações que poderiam ocorrer em diferentes localidades foram encontradas em uma única.

## Interações locais entre atributos das espécies

Em cada local, as associações possíveis, dado que a planta e o inseto estejam presentes, somam entre 17% e 56% do total regional, mas entre um quarto e um terço delas não são observadas (Fig. 2). Vê-se portanto que, além de dependerem da distribuição conjunta dos insetos e das plantas, as associações têm uma distribuição ainda mais restrita, a ponto da grande maioria ter sido registrada em apenas um local (Figs. 3 c-d).

A presença simultânea das espécies em uma localidade não é a única condição para que ocorra uma associação. Uma vez em contato, as populações irão interagir em função de suas características, mediadas pelas condições do ambiente (Thompson, 1994; Travis, 1996). Quais atributos das espécies e do ambiente podem determinar a ocorrência de uma associação? Um modo de explorar esta questão é comparar, quanto a tais atributos, as associações potenciais que se realizaram com aquelas que não se realizaram.

Das associações entre espécies de Tefritídeos e de Vernoniae que ocorrem no Espinhaço, 71 poderiam ocorrer em mais de um local. Temos portanto um máximo de 181 ocorrências locais possíveis - quando ambos, planta e inseto, estão presentes no local - das quais 125 foram observadas.

Para investigarmos melhor a natureza destas associações separamos os tefritídeos em especialistas e generalistas. Esta separação foi fundamentada na distribuição de amplitude taxonômica de hospedeiros que encontramos nesta família, e não no número absoluto de hospedeiros que cada uma apresenta (Lewinsohn, 1991). Consideramos como especialistas os insetos cujas hospedeiras conhecidas são restritas a uma subtribo, gênero ou espécie de planta. Tefritídeos generalistas são os que têm plantas hospedeiras conhecidas em mais de uma subtribo ou mais de uma tribo. Poucos tefritídeos ocorrem em hospedeiros de mais de duas tribos e quando isto acontece, a grande maioria das ocorrências concentra-se em uma ou duas delas (Lewinsohn *et al.*, dados inéditos).

Com base nesta separação, cada ocorrência potencial ou observada foi classificada como uma associação com um inseto especialista ou generalista. Para cada ocorrência possível, também foi contado o número de espécies de tefritídeos presentes no local que poderiam explorar a planta; ou seja, uma medida da diversidade de tefritídeos potencialmente associados com a planta. Regressões logísticas (Hosmer & Lemeshow, 1989; Steinberg & Colla, 1991) foram usadas para testar se essas duas variáveis - grau de especialização do inseto e diversidade de tefritídeos potencialmente associados com a planta - alteram as chances de uma associação ocorrer.

O modelo de regressão logística ajustado indica que a probabilidade de ocorrência de uma associação depende da interação entre amplitude taxonômica

das hospedeiras do inseto e número de espécies de tefritídeos que podem usar a planta no local (Tab. 4, Fig. 4).

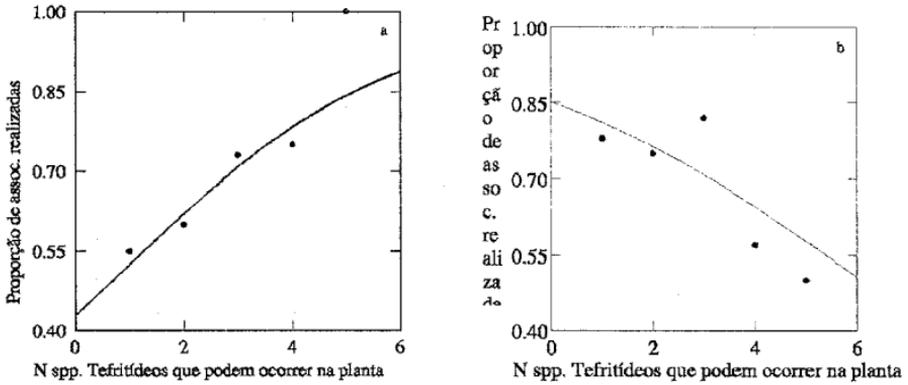


Fig. 4 - Proporção das associações potenciais (passíveis de ocorrer no local pois planta e inseto estavam presentes) que foram observadas, por número de espécies de tefritídeos que podem utilizar a planta no local. A regressão logística do efeito de grau de especialização dos insetos e da diversidade de tefritídeos localmente associados com a planta foi significativa para ambos os fatores, e os valores estimados pela regressão não se desviam significativamente dos valores observados (Teste de Hosmer-Lemeshow,  $C = 0,74$ ;  $p = 0,69$ ; 2 g.l.). Devido à significância de ambos os fatores, a Fig. mostra a probabilidade de associação de insetos generalistas e especialistas em gráficos separados. (a) Associações com insetos generalistas (cujas hospedeiras abrangem mais de uma subtribo); (b) Associações com insetos especialistas (cujas hospedeiras se restringem a uma subtribo, gênero, ou espécie).

Tab. 4 - Estimativa, erro padrão e significância (probabilidade,  $p$ ) dos coeficientes da regressão logística que estima a probabilidade de ocorrência de uma associação em função da amplitude de hospedeiras do inseto e do número de insetos associados à planta (ver texto e Fig. 4). Apesar de estar no limite convencional de significância, o termo de interação entre as duas variáveis explanatórias foi mantido, pois sua exclusão causa um decréscimo acentuado do ajuste do modelo.

Termo da equação	Estimativa	Erro Padrão	$p$
Constante	- 0,295	0,508	0,561
Amplitude de hospedeiras do inseto	2,043	1,009	0,043
Número de tefritídeos capazes de usar a planta	0,395	0,186	0,033
Amplitude de hospedeiras x Número de tefritídeos	-0,682	0,356	0,055

Associações envolvendo insetos generalistas têm maior probabilidade de ocorrer em plantas que podem ser usadas por muitas espécies de insetos no local (Fig. 4a, Tab. 4). Organismos generalistas usam um conjunto de recursos mais heterogêneo, o que pode fazer sua aptidão variar muito entre diferentes tipos de recurso (Michaud, 1990; Jaenike, 1990). Por essa razão, mesmo sendo capazes de utilizar um elenco diversificado de hospedeiras, insetos generalistas

podem possuir hierarquias de preferência, que podem variar entre populações, devido a diferenças locais do ambiente, das plantas e dos insetos (Singer, 1971; Jaenike, 1990; Thompson, 1994). Em geral, espécies de plantas com poucas defesas químicas e abundantes no tempo e no espaço são usadas com mais frequência (Strong *et al.*, 1984; Jaenike, 1990). Por outro lado, plantas com essas características têm maior chance de ser colonizadas por muitas espécies de insetos (Strong *et al.*, 1984; Lewinsohn, 1991) e, portanto, de abrigar um maior número de competidores potenciais. Ainda assim, pode ser mais vantajoso para um generalista coexistir com mais espécies de possíveis competidores do que escapar para hospedeiras secundárias, o que explicaria a maior probabilidade de ocorrência de associações com plantas que podem ser usadas por muitas espécies de tefritídeos. Ou então, em termos mais simples ainda, o que torna uma planta atraente ou aceitável para um generalista também a torna interessante para outros.

Para as associações com insetos especialistas, ao contrário, a probabilidade de ocorrência diminui quando aumenta o número de insetos que podem usar a planta (Fig. 4 b, Tab. 4). O universo de hospedeiras de um inseto especialista é mais homogêneo do que o de um generalista (Jaenike, 1990). Para o especialista, a qualidade de cada hospedeira em um dado local e momento pode ser mais influenciada pela presença de competidores do que por atributos da própria planta (Zwölfer, 1979; Denno *et al.*, 1995). Assim, espécies de plantas com menos competidores potenciais terão maior chance de ser utilizadas, incluindo-se aí plantas que oferecem barreiras mais efetivas aos herbívoros. Se as associações de especialistas com diferentes hospedeiras resultarem de eventos evolutivos independentes, é menos provável que uma planta defendida acumule um grande número de insetos associados.

Independente de suas causas, nossos resultados mostram que associações são influenciadas por interações locais entre atributos das espécies de plantas e de animais. A abordagem utilizada pode ser aprofundada para identificar outras variáveis e interações que interferem na probabilidade de ocorrência das associações ecológicas entre espécies. A análise dos padrões resultantes e a proposição e investigação de suas possíveis explicações, como as delineadas nos parágrafos acima, são uma fonte promissora de novas hipóteses sobre interações entre insetos e plantas.

## Conclusões

Há pouco mais de dez anos vem se firmando na teoria ecológica a concepção de que a estrutura de populações e comunidades depende não só de sua dinâmica local, como também de processos extrínsecos, operando em escalas espaciais e temporais maiores (e.g., Ricklefs, 1987; Foster *et al.*, 1990; Ricklefs

& Schluter; 1993; Brown, 1995; Jablonski & Sepkoski, 1996). O conjunto de espécies presentes em um local, por exemplo, passou a ser visto como resultado do balanço entre processos evolutivos e biogeográficos, que adicionam espécies ao sistema, e as interações entre as espécies na comunidade, que limitam o número de espécies que podem coexistir (Ricklefs, 1987; Schluter & Ricklefs, 1993; Caley & Schluter, 1997). Em contraste com a ênfase dada à competição nas décadas de 60 e 70, no novo programa de pesquisa a importância de cada processo deixa de ser um pressuposto para ser uma das principais variáveis a investigar (Ricklefs, 1987; Lewinsohn, 1991; Lawton *et al.*, 1993; Schluter & Ricklefs, 1993).

Estendendo o raciocínio, podemos nos perguntar quais fatores determinam a ocorrência de uma associação de espécies em um dado local, da mesma forma que se investigam os determinantes da ocorrência das espécies. Nossos resultados indicam que também as associações dependem tanto de fatores de ampla escala quanto das interações locais na comunidade. Além disto, como apontamos antes, é provável que fatores distintos sejam responsáveis por moldar a distribuição geográfica e ecológica das plantas e dos animais. Neste sentido, há uma assimetria importante entre os dois grupos envolvidos, porque as plantas podem ocorrer sem os insetos e não vice-versa; a não ser que estes últimos tenham hospedeiros alternativos fora do âmbito das espécies consideradas no estudo. As plantas têm um efeito direto sobre a distribuição geográfica e ecológica dos insetos, sem dúvida; o efeito inverso, da limitação de ocorrência de plantas por insetos herbívoros, não é inevitável, mas foi demonstrado experimentalmente em um estudo de determinadas Compostas e seus insetos associados, na Califórnia (Louda, 1982).

As interações ecológicas não dependem apenas da aptidão das espécies envolvidas para estabelecer a associação, mas também dos processos que colocam indivíduos destas espécies em contato com uma frequência suficiente. Para usar um exemplo familiar aos estudantes de biologia, ursos polares não predam pinguins, embora em princípio sejam perfeitamente capazes de fazê-lo, porque na prática se encontram em pólos opostos do planeta. Razões biogeográficas, e não atributos das espécies, são a causa da inexistência dessa interação. De maneira geral, podemos dividir os determinantes das associações ecológicas em duas classes de fatores: as interações entre características das espécies em uma arena local, e os processos biogeográficos e evolutivos que colocaram, ou que mantêm, as espécies nessa arena.

As associações de uma espécie raramente são as mesmas ao longo de toda a sua distribuição geográfica. Variações na composição das comunidades, e em características ambientais e populacionais, fazem com que diferentes associações se estabeleçam em cada local, gerando um mosaico regional (Pielou, 1974; Fox & Morrow, 1981; Singer & Parmesan, 1993; Thompson, 1994; Tra-

vis, 1996). Em um inventário de comunidades, as matrizes de associação observadas em cada local são frações do conjunto regional de associações. Identificar os determinantes dessas frações é, portanto, uma maneira de compreender como as matrizes de associação se estabelecem.

O sistema que analisamos mostrou uma baixa similaridade entre as matrizes de associação em diferentes localidades. Esta baixa similaridade é devida, primeiro, à distribuição descontínua das plantas em escala regional, produzindo comunidades vegetais diferentes em cada localidade; segundo, à interação local entre atributos dos insetos e das plantas. Com esta mesma abordagem, deverá ser possível verificar se outras associações entre organismos são estruturadas de maneira similar, ou se são organizadas por outras combinações de processos locais e regionais.

### Agradecimentos

Agradecemos à Fapesp (Auxílio de Pesquisa 2837-2/94), ao CNPq (Auxílio Integrado, Bolsa de Produtividade e Bolsas de Estudo), ao National Center of Ecological Analysis and Synthesis (sabbatical fellowship para TML) e aos demais participantes do Projeto Biodiversidade de Fitófagos de Compostas.

### Referências bibliográficas

- Abrahamson, W.G. & Weis, A.E. 1997. Evolutionary Ecology across Three Trophic Levels. Goldenrods, Gallmakers, and Natural Enemies. Princeton, Princeton University Press.
- Almeida, A.M. 1997. Padrões de coocorrência em insetos endófitos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC.) (Asteraceae). Tese (Mestrado). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Barroso, G.M. 1986. Sistemática das Angiospermas do Brasil. Vol. 3. Viçosa, Imprensa da Universidade Federal de Viçosa.
- Bernays, E. & Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae: Cladistics and Classification. Portland, Timber Press.
- Brown, J.H. 1995. Macroecology. Chicago, University of Chicago Press.

- Caley, M.J. & Schluter, D. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78: 70-80.
- Cornell, H.V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology* 66: 1247-1260.
- Cornell, H.V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D., eds. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago, University of Chicago Press, pp. 243-252.
- Denno, R.F., McClure, M.S. & Ott, J.R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40: 297-331.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. In: Dirzo, R. & Sarukhan, D., eds. *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sunderland, Sinauer, pp. 141-165.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Farrell, B.D. & Mitter, C. 1993. Phylogenetic Determinants of Insect/Plant Community Diversity. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D., eds. *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago, University of Chicago Press, pp. 253-266.
- Farrell, B.D.; Mitter, C. & Futuyma, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *Bioscience* 42: 34-42.
- Foster, D.R.; Schoonmaker, P.K. & Pickett, S.T.A. 1990. Insights from paleoecology to community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 119-123.
- Fox, L.R. & Morrow, P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science* 211: 887-893.
- Gagné, R.J. 1994. *The Gall Midges of the Neotropical Region*. Ithaca, Cornell University Press.
- Gielis, C. 1993. Generic revision of the superfamily Pterophoroidea (Lepidoptera). *Zoologische Verhandelingen* 290: 1-139.

- Giulietti, A.M. & Pirani, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: Heyer, W. R. & Vanzolini, P. E., eds. Proceedings of a Workshop of Neotropical Distribution Patterns. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, pp. 39-69.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hensold, N. 1988. Morphology and systematics of *Paepalanthus* Subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany Monographs* 23: 1-133.
- Hosmer, D.W.J. & Lemeshow, S. 1989. Applied Logistic Regression. New York, John Wiley & Sons.
- Jablonski, D. & Sepkoski, J.J. 1996. Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern. *Ecology* 77: 1367-1378.
- Jaenike, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.
- Joern, A. 1979. Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia* 38: 325-347.
- Joly, A.B. 1970. Conheça a Vegetação Brasileira. Sao Paulo, EDUSP/Polígono.
- Kennedy, C.E.J. & Southwood, T.R.E. 1984. The number of insects associated with British trees: a re-analysis. *Journal of Animal Ecology* 53: 455-478.
- King, R.M. & Robinson, H. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 22: 1-581.
- Lawton, J.H. 1982. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *Journal of Animal Ecology* 51: 573-595.
- Lawton, J.H. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities and vacant niches: the herbivores of bracken. In: Strong, D. R.; Simberloff, D.; Abele, L. G. & Thistle, A. B., eds. Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton, Princeton Univ. Press, pp.67-101.
- Lawton, J.H.; Lewinsohn, T.M. & Comptom, S.G. 1993. Patterns of diversity for the insects herbivores on bracken. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D., eds. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geo-

- graphical Perspectives. Chicago, The University of Chicago Press, pp.178-184.
- Lawton, J.H. & Price, P.W. 1979. Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. *Journal of Animal Ecology* 48: 619-637.
- Lewinsohn, T.M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. Tese(Doutorado). Unicamp, Campinas.
- Lewinsohn, T.M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study on species richness. In: Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W., eds. Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. New York, Wiley/Interscience, pp.525-560.
- Lewinsohn, T.M. & Prado, P.I.K.L. no prelo. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. In: FERNANDES, G. W., ed. Serra do Cipó: Ecologia e Evolução.
- Lewinsohn, T.M.; Prado.P.I.K.L.; Solferini, V.N.; Trigo, J.R.; Almeida, A.M.; Dornelles, A.P.; Lopes, M.A.B.; Macedo, A.C.C. & Buys, B.D. 1997. How feasible is a full-fledged model system for communities? Charting associations of Brazilian Asteraceae and their flowerhead feeders. In: The Role of Model Systems in Ecological Research (Abstracts of the 10th Bodega Conference). Bodega Bay, California, pp.31-35.
- Louda, S.M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs* 52: 25-41.
- Macleish, N.F.F. 1987. Revision of *Eremanthus* (Compositae:Vernonieae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 265-290.
- Michaud, J.P. 1990. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. *Oikos* 57: 276-277.
- Pielou, E.C. 1974. Biogeographic range comparisons and evidence of geographic variation in host-parasite relations. *Ecology* 55: 1359-1367.
- Price, P.W. 1980. Evolutionary Biology of Parasites. Princeton, Princeton University Press.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.

- Ricklefs, R.E. & Schluter, D., eds. 1993. Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives. Chicago, University of Chicago Press.
- Robinson, H. 1988. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) IV. The new genus, *Lessingianthus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101: 929-951.
- Robinson, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) VII. The genus *Lepidaploa*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103: 464-498.
- Robinson, H. 1992. Notes on Lychnophorinae from Minas Gerais, Brazil, a synopsis of *Lychnophoriopsis* Schultz-Bip., and the new genera *Anteremanthus* and *Minasia* (Vernonieae: Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105: 640-652.
- Root, R.B. & Cappuccino, N. 1992. Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod. *Ecological Monographs* 62: 393-420.
- Rosenthal, G.A. & Berenbaum, M.R., eds. 1991. Herbivores: their Interactions with Secondary Plant Metabolites. 1. The chemical participants. 2a. Ed. New York, Academic Press.
- Saadi, A. 1995. A geomorfologia da Serra do Espinhaço em Minas Gerais e suas margens. *Geonomos* 3: 41-63.
- Schluter, D. & Ricklefs, R.E. 1993. Species diversity: An introduction to the problem. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D., eds. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago, The University of Chicago Press, pp.1-10.
- Singer, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution* 25: 383-389.
- Singer, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution* 37: 389-403.
- Singer, M.C. & Parmesan, C. 1993. Sources of variations in patterns of plant-insect association. *Nature* 361: 251-253.
- Steinberg, D. & Colla, P. 1991. LOGIT: a supplementary module for SYSTAT. Evanston, SYSTAT Inc. 225 pp.

- Straw, N.A. 1989. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. *Ecological Entomology* 14: 455-462.
- Strong, D.R. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. *Annual Review of Entomology* 24: 89-119.
- Strong, D.R.; Lawton, J.H. & Southwood, R. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Oxford, Blackwell.
- Thompson, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Thompson, J.N. 1997. Conserving interaction biodiversity. In: Pickett, S. T. A.; Ostfeld, R. S.; Shachak, M. & Likens, G. E., eds. *The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity*. New York, Chapman & Hall, pp.285-293.
- Travis, J. 1996. The significance of geographical variation in species interactions. *American Naturalist* 148: S1-S8.
- Ward, L.K. & Spalding, D.F. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 257-276.
- Zwölfer, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. *Fortschritte der Zoologie* 25: 331-353.
- Zwölfer, H. 1987. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. In: Schulze, E. D. & Zwölfer, H., eds. *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Berlin, Springer-Verlag, pp.301-319.
- Zwölfer, H. 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. *Annual Review of Entomology* 33: 103-122.

**Endereço:**

THOMAS LEVINSOHN  
Departamento de Zoologia, IB, Unicamp  
CP. 6109 - Campinas - SP, Brasil  
CEP 13083-970  
e-mail: thomasl@unicamp.br