

Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae)

Ana Paula A. Araújo¹

Marco Antonio A. Carneiro^{1,2}

G. Wilson Fernandes³

ABSTRACT. Effects of gender, vigor and size of the host plant *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae) on gall-inducing insect distribution. Several hypotheses have been proposed to explain the patterns of host plant utilization by herbivorous insects in natural communities. We tested four hypotheses aiming to understand the pattern of attack by gall-inducing insects on the dioecious shrub, *Baccharis pseudomyriocephala* (Asteraceae). The shrub occurs in the Parque Estadual do Itacolomi, Southeastern Brazil, and supports ten species of galling insects. The following hypotheses were tested: i) male plants are more attacked by galling insects than female plants; ii) larger plant modules are preferentially attacked by galling insects; iii) galling insects perform better on larger modules than on smaller modules; iv) galling insects increase in abundance with meristematic availability. To address these questions, 240 plants (120 of each sex) were sampled in both reproductive and vegetative periods. We recorded the growth rate (4 cm), inflorescence and fruit production, attack rates of the galling insects, and their survivorship and mortality per shoot (module). Modules were separated into size classes (cm) and analyzed by regressions and ANCOVAs. Module size and reproductive effort were positively correlated with host plant size. We did not observe any effect of host plant gender on either variables. In the same way, host plant sex did not show any influence on the abundance and richness of galling insects. Although the abundance of galling insects showed a positive correlation with shoot size, the trend disappeared when the analyses were performed taking into consideration the number of galls per unit of growth (number of galls/cm of shoot) or biomass (number of galls/dry weight). Larval survivorship was not influenced by shoot size. Also, we observed that the abundance of one species of hemipteran galling insect showed a positive relation with leaf biomass. Therefore, we conclude that gender and vigor of this plant species do not influence the community structure of its galling herbivores.

KEYWORDS. Dioecy; galling insects; insect herbivore; plant architecture; plant vigour hypothesis.

INTRODUÇÃO

Estudos sobre interações inseto-planta consideram que a riqueza de espécies em comunidades de insetos herbívoros é influenciada pelas características de suas plantas hospedeiras, como área de distribuição e sua complexidade estrutural (STRONG *et al.* 1984). A qualidade e a quantidade de recursos oferecidos pela planta hospedeira também exercem papel preponderante sobre a diversidade de insetos herbívoros (*e.g.* PRICE 1992). A hipótese do vigor de plantas (HVP) prevê que plantas ou suas partes mais vigorosas são preferencialmente selecionadas por fêmeas de insetos indutores de galhas como sítios de oviposição, por proporcionarem melhor performance larval da

prole (PRICE 1991). O vigor é entendido como o crescimento de plantas ou módulos de plantas acima do crescimento médio de uma dada população (PRICE 1991). O tamanho da planta pode ter um efeito positivo sobre a diversidade de insetos devido ao efeito da área per se (STRONG *et al.* 1984). Plantas maiores disponibilizam maior quantidade de recursos (possuem mais sítios de oviposição) e são mais aparentes para o inseto galhador (LAWTON 1983, mas veja FERNANDES & PRICE 1988). Desta forma, existe uma maior chance de ataque em módulos vigorosos, mesmo que não haja uma seleção preferencial destes módulos pelo inseto galhador. Assim, FARIA & FERNANDES (2001) sugeriram que a disponibilidade de recursos deve ser considerada ao se testar a hipótese do vigor de plantas (HVP)

1. Laboratório de Padrões de Distribuição Animal, Departamento de Ciências Biológicas-ICEB, Universidade Federal de Ouro Preto, Campus Morro do Cruzeiro. 35400-000 Ouro Preto-MG, Brasil. Endereço eletrônico: carneiro@iceb.ufop.br
2. Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais, Departamento de Biologia Geral-ICB, Universidade Federal de Minas Gerais. Caixa Postal 486, 30161-970 Belo Horizonte-MG, Brasil.

a fim de eliminar o efeito da maior probabilidade de ataque nas plantas ou módulos mais vigorosos (veja também CORNELISSEN *et al.* 1997; GONÇALVES-ALVIM *et al.* 1999; CORNELISSEN & FERNANDES 2001).

Em plantas dióicas, o sexo pode afetar a qualidade nutricional da planta hospedeira. Plantas femininas apresentam um maior gasto de energia e nutrientes com a maturação de estruturas reprodutivas, aumentando a razão de carbono/nutrientes nas partes vegetativas (HERMS & MATTSON 1992). Este excesso de C seria utilizado na produção de compostos químicos defensivos (BOECKLEN & HOFFMAN 1993). Desta forma, embora plantas femininas cresçam menos, seriam mais resistentes ao ataque dos herbívoros do que as plantas masculinas (WALLACE & RUNDEL 1979; HOFFMAN & ALLIENDE 1984; JING & COLEY 1990).

Espécies do gênero dióico *Baccharis* L. (Asteraceae) são nativas do Novo Mundo (BARROSO 1976) e apresentam a maior diversidade de insetos galhadores da região Neotropical (FERNANDES *et al.* 1996). *Baccharis* possui cerca de 120 espécies no sudeste brasileiro, sendo constituído, em sua maioria, por arbustos perenes de 0,5 a 4 m de altura (BARROSO 1976). As plantas ocorrem em campos ou lugares abertos constituindo formações densas e dominantes nas capoeiras e terrenos degradados.

Neste trabalho, foi estudada a comunidade de insetos galhadores de *B. pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Baccharis pseudomyriocephala* é uma espécie que ocorre de Minas Gerais até a região sul do Brasil (BARROSO 1976). As seguintes hipóteses foram testadas: 1) hipótese do crescimento e reprodução diferenciais, HCRD (WALLACE & RUNDEL 1979), que prevê que plantas masculinas apresentam maior investimento em crescimento e menor investimento em estruturas reprodutivas do que plantas femininas; 2) hipótese da herbivoria mediada pelo sexo, HMS (BOECKLEN & HOFFMAN 1993), que prevê que plantas masculinas apresentam maior riqueza e abundância de insetos galhadores do que plantas femininas; 3) hipótese do vigor de plantas, HVP (PRICE 1991), que prevê maior ataque de herbívoros em plantas ou módulos de plantas mais vigorosas; e 4) hipótese da disponibilidade de sítios meristemáticos (WARING & PRICE 1990), que prevê o aumento da abundância de galhas com o número de tecidos meristemáticos que, para insetos galhadores, são sítios de oviposição.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo localiza-se no Parque Estadual do Itacolomi, no Estado de Minas Gerais, nos municípios de Ouro Preto e Mariana entre os paralelos 20°22'30" e 20°30'00" de latitude sul e os meridianos de 43°32'30" e 43° 22'30" de longitude oeste, abrangendo toda a Serra do Itacolomi pertencente à Cadeia do Espinhaço, Brasil. O parque tem uma área aproximada de 7.000 ha sendo o ponto mais elevado o pico do Itacolomi, com 1772 m. Apresenta como principais tipos vegetacionais as florestas estacionais semidecíduas, florestas de galeria, "candeiais", remanescentes de floresta de Araucária

e campos quartzíticos e ferruginosos. As populações de *B. pseudomyriocephala* estudadas ocorrem em áreas degradadas de campo quartzítico e em áreas erodidas ao longo das estradas e vias de acesso do Parque Estadual do Itacolomi.

Foram coletadas, aleatoriamente, ao longo de um transecto dentro da mesma população, no período reprodutivo (julho a setembro/2000) e no período vegetativo (fevereiro a abril/2001) das plantas, 20 indivíduos de cada sexo por mês, sendo 120 plantas no período reprodutivo e 120 no período vegetativo, totalizando 240 plantas. As plantas foram cortadas ao nível do solo e levadas para o laboratório. De cada planta, foram cortados todos os ramos apicais do último período de crescimento (= módulos) (Fig. 1). Os módulos e o restante de cada planta foram identificados, ensacados separadamente e mantidos em um freezer para análise posterior. De cada módulo foi medido o comprimento do eixo central, separadas as estruturas vegetativas e reprodutivas para medidas do peso seco, e contados o número de galhos, ramos e a abundância e riqueza de espécies de insetos galhadores. O peso seco de galhos, ramos e do restante não amostrados nos módulos (tronco e partes velhas das plantas) foram tomados como medida do tamanho da planta, baseado no pressuposto que existe uma relação direta entre crescimento e biomassa. O peso seco das

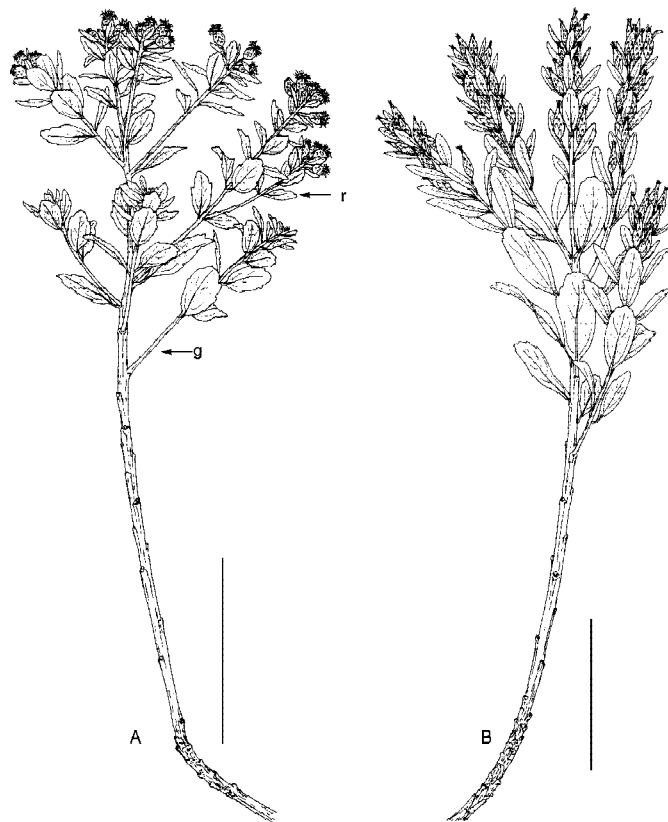


Fig. 1. Ramos apicais das plantas masculinas (A) e femininas (B) de *Baccharis pseudomyriocephala* no Parque Estadual do Itacolomi, Brasil; g = galho, r = ramo. Barra = 5,0 cm.

inflorescências foi considerado como o investimento da planta hospedeira em reprodução. Também foram separadas e dissecadas as galhas, de cada módulo, para análise da sobrevivência e determinação dos fatores de mortalidade. Galhas fechadas sem a presença da larva, de parasitóides ou de fungos foram enquadradas na categoria de morte indeterminada (veja FERNANDES & PRICE 1992 para mais detalhes).

Insetos galhadores são taxonomicamente pouco conhecidos e a maioria das espécies de insetos indutores de galhas são novas para a ciência (GAGNÉ 1994; MAIA 2001). A morfologia da galha é única para cada inseto galhador e é definida pelo inseto e sua planta hospedeira (WEIS *et al.* 1988). De maneira geral, cada espécie de inseto induz uma galha em um único órgão de uma determinada espécie de planta hospedeira (DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE 1992; FLOATE *et al.* 1996). Devido a esta íntima relação entre o inseto e sua planta hospedeira, as galhas podem ser utilizadas para separar categorias intrapopulacionais de genótipos da planta hospedeira (FLOATE & WHITHAM 1995; FLOATE *et al.* 1996). Desta forma, as galhas foram coletadas e separadas em morfoespécies, de acordo com sua morfologia e órgão da planta atacado. As galhas foram coletadas, individualizadas em sacos plásticos e levadas ao laboratório. No laboratório, parte das galhas coletadas foi dissecada para a obtenção de larvas e pupas, e uma outra parte foi montada para obtenção dos insetos adultos, de acordo com a metodologia descrita por GAGNÉ (1994). Amostras da planta hospedeira e de suas galhas foram depositadas no herbário José Badini, Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP) e no herbário Uberlandense da Universidade Federal de Uberlândia. Os insetos foram depositados na coleção Zoológica do Departamento de Ciências Biológicas da UFOP.

Inicialmente, foi testado o tipo de distribuição de todas as variáveis respostas. Cada hipótese foi testada separadamente e as plantas individuais foram utilizadas como réplicas estatísticas. Como as plantas coletadas eram de diferentes tamanhos e esta variável tem um papel fundamental na análise do investimento em crescimento e reprodução, e na estruturação de comunidades de insetos herbívoros (STRONG *et al.* 1984), as hipóteses 1 e 2 foram testadas através de ANCOVAs. As análises foram realizadas com o tamanho da planta hospedeira como uma covariável (variável x) e o sexo e o estado fenológico (reprodutivo e vegetativo) da planta como um tratamento (variáveis categóricas). Para testar a hipótese 1, a biomassa de folhas e a biomassa de inflorescências foram utilizadas como estimativas do investimento em crescimento e em reprodução (variáveis dependentes), respectivamente. Para testar a hipótese 2, o número de espécies de insetos galhadores e o número de galhas de todos os insetos galhadores foram utilizados como estimativas do ataque de insetos (variáveis dependentes).

Para responder se os insetos indutores de galhas têm preferência por módulos mais vigorosos, os módulos foram agrupados em intervalos de classes de 4 cm (veja PRICE 1991). Em *B. pseudomyriocephala*, como em outras plantas hospedeiras estudadas até o momento (PRICE 1991; FARIA & FERNANDES 2001), módulos menores foram mais abundantes do que os módulos maiores na população amostrada (Fig. 2). Foi

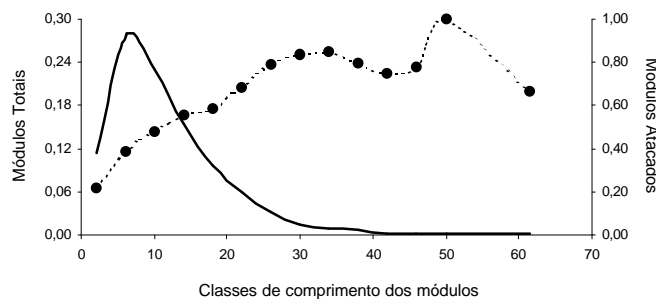


Fig. 2. Distribuição da frequência de módulos totais (—) e de módulos atacados (número de módulos galhados / número de módulos totais, ●—●) por insetos galhadores em cada intervalo de classe de comprimento dos módulos, em indivíduos de *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi. Os intervalos de comprimento dos módulos foram divididos em classes de 4 cm (veja PRICE 1991).

utilizada análise de regressão linear simples com erro binomial (CRAWLEY 1993), para testar o aumento da frequência da proporção de módulos atacados por insetos galhadores (variáveis dependentes) com o comprimento dos módulos (variável independente). Após a análise, os resíduos foram checados para verificar o modelo utilizado.

Para tirar o efeito do maior número de módulos em classes menores de comprimento, o grau de ataque dos módulos, entre os intervalos de classe de comprimento dos módulos (cm), foi medido utilizando três estimativas: a) dividindo o número de galhas pelo número de módulos; b) dividindo o número de galhas pelo comprimento (cm) dos módulos; e c) dividindo o número de galhas pela unidade de biomassa (g) dos módulos. Quando se utiliza o método a, o número de galhas em módulos vigorosos tende a ser superestimado, já que existe um aumento da probabilidade de ataque com o tamanho do módulo (GONÇALVES-ALVIM *et al.* 1999; FARIA & FERNANDES 2001). Além disso, a probabilidade de erro é aumentada devido ao fato de módulos vigorosos serem mais raros nas populações amostradas (Fig. 2). Desta forma, os métodos b e c foram utilizados a fim de eliminar esta tendência, sendo considerado o grau de ataque através da disponibilidade de recursos - medida em peso seco (g) e comprimento (cm) - nos intervalos de comprimento dos módulos.

Em seguida, foram utilizadas análises de regressão linear simples para testar o efeito do vigor, medido através do comprimento do módulo (variável independente), sobre a abundância, a sobrevivência e a mortalidade de insetos galhadores (variáveis dependentes).

A hipótese do aumento do número de galhas com o aumento da disponibilidade de sítios meristemáticos foi testada apenas para a espécie de hemíptero galhador (Fig. 3j). A hipótese foi testada através de análises de regressões lineares, onde a variável independente foi a biomassa foliar (medida da disponibilidade de sítios de oviposição) e a variável dependente foi o número médio de galhas. Todas as análises foram seguidas pela inspeção dos resíduos (CRAWLEY 1993).

Tabela I. Insetos galhadores e caracterização das galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* (Asteraceae) no Parque Estadual do Itacolomi, Brasil.

Táxon Galhador	Morfoespécie	Descrição morfológica da galha			
		Órgão	Formato	Cor	Figura
Cecidomyiidae	sp.1	Folha	Discoidal	Verde	3a
Cecidomyiidae	sp.2	Caule	Fusiforme	Verde	3b
Cecidomyiidae	sp.3	Caule	Globosa	Verde	3c
Cecidomyiidae	sp.4	Caule	Intumescimento	Verde	3d
Cecidomyiidae	sp.5	Flor	Intumescimento	Amarela	3e
Cecidomyiidae	sp.6	Folha	Cônica	Verde	3f
Cecidomyiidae	sp.7	Caule	Globosa	Verde	3g
Cecidomyiidae	sp.8	Caule	Intumescimento	Verde	3h
Lepidoptera	sp. 9	Caule	Fusiforme	Verde	3i
Psyllidae	sp.10	Folha	Legume	Verde	3j

RESULTADOS

Planta hospedeira e insetos galhadores. Foi encontrado um total de 10 morfotipos de galhas novos para a ciência em *B. pseudomyriocephala*, sendo 8 induzidas por insetos da família Cecidomyiidae (Diptera), 1 por um Psyllidae (Hemiptera) e 1 por um Lepidoptera (Tabela I). Todas as galhas encontradas são glabras e unicamerais. A maior parte das galhas foi induzida nos ramos (64%), três nas folhas e uma na inflorescência. Nenhuma das galhas apresentou alteração da cor do tecido da planta e o formato mais comum foi o fusiforme (Fig. 3). As causas de mortalidade dos insetos galhadores incluíram o ataque por parasitóides e as doenças causadas por fungos.

Hipótese do crescimento e reprodução diferenciais. O peso seco de folhas foi positivamente relacionado com o tamanho da planta hospedeira (Tabela II). Setenta e um por cento da variação da biomassa de folhas (Fig. 4A) foram explicados pelo tamanho da planta hospedeira. O peso seco de folhas não variou com o sexo e o estado fenológico das plantas nem com a interação das variáveis (Tabela II). O peso seco de inflorescências (Tabela III) também foi positivamente relacionado com o tamanho da planta. Entretanto, apenas 5,6 % da variação dos resultados foram explicados pelo tamanho da planta hospedeira (Fig. 4B). O sexo e a interação das variáveis não influenciaram o peso seco de inflorescências (Tabela III).

Hipótese da herbivoria mediada pelo sexo. A abundância de galhas e o número de espécies de insetos galhadores foram positivamente relacionados com o tamanho da planta (Tabela IV). Quarenta e dois por cento da variação da abundância de galhas foram explicados pelo modelo (Fig. 5A). Entretanto, apenas 16% da variação do número de espécies de galhas foram explicados pelo modelo (Fig. 5B). O sexo, o período fenológico e a interação entre as variáveis não afetaram a abundância de galhas e o número de espécies de insetos galhadores. Como o sexo da planta não teve efeito sobre o ataque de insetos, para

simplificar as análises, o sexo não foi considerado no teste do vigor de plantas.

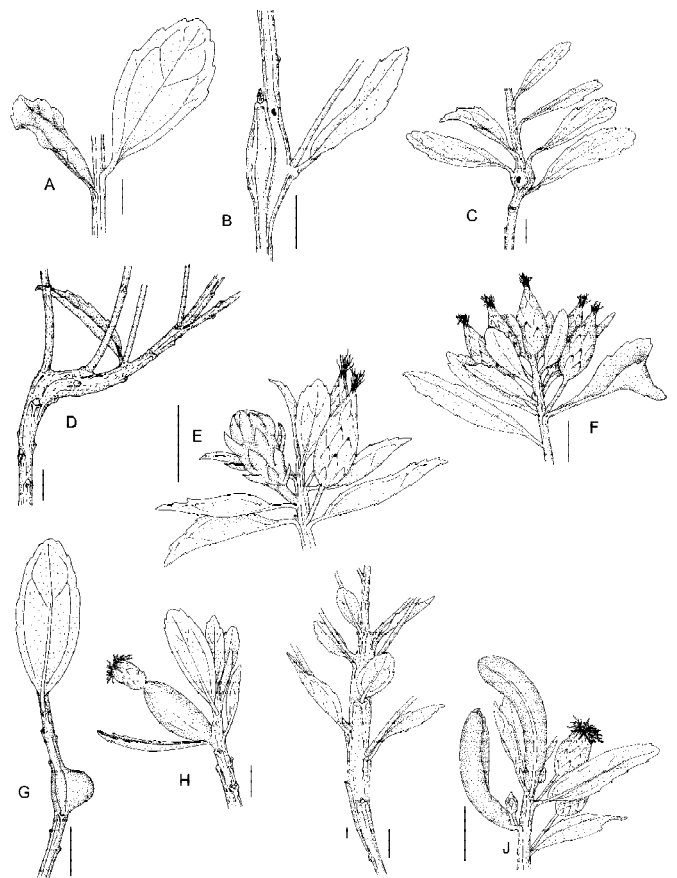


Fig. 3. Morfotipos de galhas de insetos encontrados em *Baccharis pseudomyriocephala* no Parque Estadual do Itacolomi, Brasil. A e H, galhas na folha induzidas por Cecidomyiidae; B, C, D, I e J, galhas no caule induzidas por Cecidomyiidae; E, galha no caule induzida por Lepidoptera; F, galha na folha induzida por Hemiptera; G, galha na flor induzida por Cecidomyiidae (veja Tabela I). Barra = 0,5 cm.

Tabela II. Efeitos do sexo, do tamanho e do estado fenológico da planta hospedeira sobre o peso seco de folhas em *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi, Brasil. A reta de regressão é igual a $y = \text{constante} + \text{sex} + \text{tam} + \text{interações}$; onde sex = sexo da planta, tam = tamanho da planta hospedeira e bf = peso seco de folhas. A regressão é mostrada na Fig. 4A.

Variáveis dependentes	Gl	QM	F	P
Sexo	1	12,988	0,586	0,445
Estado fenológico	1	32,572	1,470	0,227
Tamanho da Planta	1	8206,980	370,309	<0,001
Sexo * Estado * Tamanho	1	9,449	0,426	0,514
Sexo * Estado	1	1,333	0,060	0,806
Sexo * Tamanho	1	1,696	0,077	0,782
Estado * Tamanho	1	19,312	0,871	0,352
Regressão	n	r ²	F	P
bf=0,181 tam + 1,238	240	0,71	580,124	<0,001

Hipótese do vigor de plantas. Os módulos menores foram mais frequentes na população de módulos, representando a maior parte dos módulos disponíveis para utilização pelos insetos galhadores (Fig. 2). A frequência de módulos atacados aumentou com o comprimento dos módulos ($F = 88,38$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,93$ e $n = 14$; Fig. 6). Noventa e três por cento da variação dos resultados foi explicada pelo modelo. A abundância de galhas por módulo apresentou uma relação positiva com o comprimento dos módulos ($F = 22,920$ e $P < 0,001$; Fig. 7A). Não houve relação significativa entre a abundância de galhas por unidade de comprimento do módulo (cm) com o tamanho dos módulos ($F = 0,005$ e $P = 0,946$; Fig. 7B). Paradoxalmente, o número de galhas por unidade de peso (g) diminuiu com o aumento do comprimento dos módulos ($F = 51,760$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,812$; Fig. 7C). Não houve relação entre a frequência de sobrevivência e/ou mortalidade ($F = 0,040$, $P = 0,846$ e $n = 14$) das galhas com o comprimento dos módulos. Entretanto, a maior parte das galhas analisadas (69%) teve seu desenvolvimento interrompido não sendo possível determinar os fatores de mortalidade.

Tabela III. Efeitos do sexo e do tamanho da planta hospedeira sobre o peso seco de inflorescências em *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi, Brasil. A reta de regressão é igual a $y = \text{constante} + \text{sex} + \text{tam} + \text{interações}$; onde sex = sexo da planta, tam = tamanho da planta hospedeira, e binf = peso seco de inflorescências. A regressão é mostrada na Fig. 4B.

Variáveis dependentes	Gl	QM	F	P
Sexo	1	0,648	0,169	0,681
Tamanho	1	40,003	10,449	0,002
Sexo * Tamanho	1	3,502	0,915	0,341
Erro	116			
Regressão	n	r ²	F	P
binf=0,016 tam + 0,684	120	0,056	7,065	0,009

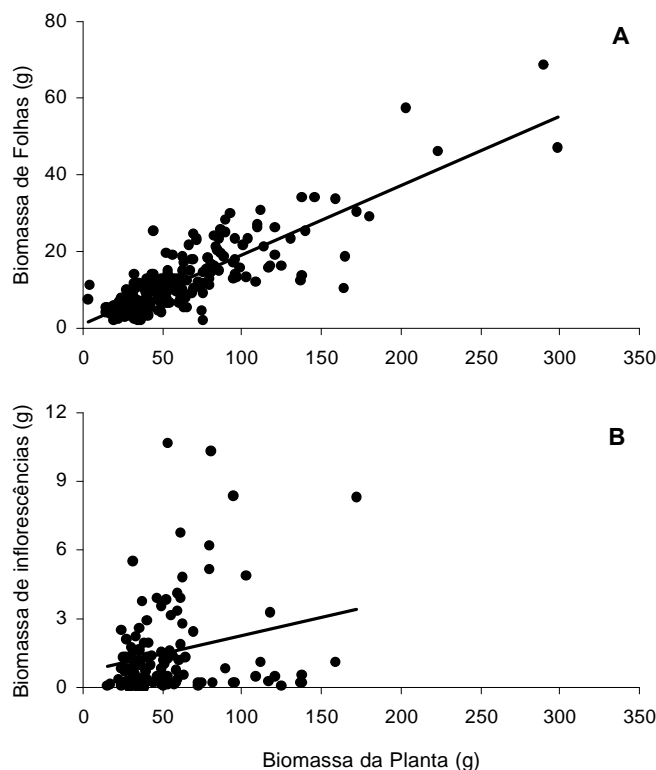


Fig. 4. Comparação da variação da biomassa foliar com o tamanho, o sexo e estado fenológico (períodos reprodutivo e vegetativo) da planta hospedeira (A) ($F = 580,124$; $P < 0,001$ e $n = 240$) e da variação da biomassa de inflorescências com o tamanho da planta hospedeira durante o período reprodutivo ($F = 7,065$, $P = 0,009$ e $n = 120$) em indivíduos de *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi.

Hipótese da disponibilidade de sítios meristemáticos. A abundância de galhas foliares formadas pela espécie de psilídeo galhador foi positivamente relacionada com a biomassa foliar ($y = 1,879 + 0,270x$; $F = 32,138$; $P < 0,001$ e $n = 240$). Entretanto, a variação dos resultados explicada pelo modelo foi baixa (12%).

DISCUSSÃO

Nos últimos anos, a variação da abundância de insetos herbívoros entre os sexos de plantas dióicas foi bem documentada na região temperada (JING & COLEY 1990; BOECKLEN *et al.* 1990; BOECKLEN & HOFFMANN 1993). Este padrão pode ser explicado pela hipótese da disponibilidade diferencial de recursos e da razão entre carbono/nutrientes. Plantas femininas investem mais recursos e nutrientes em reprodução do que em crescimento, produzem mais compostos secundários defensivos e, conseqüentemente, são menos atacadas do que plantas masculinas (JING & COLEY 1990; HERMS & MATTSON 1992).

Os resultados encontrados neste estudo não corroboram a hipótese da existência de um padrão intersexual de crescimento (Tabela I, Fig. 4A) e reprodução (Tabela II, Fig. 4B) em *B.*

Tabela IV. Efeitos do sexo, do tamanho e do estado fenológico da planta hospedeira sobre abundância e riqueza de insetos galhadores em *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi, Brasil. A reta de regressão é igual a $y = \text{constante} + \text{sex} + \text{tam} + \text{fen} + \text{interações}$; onde sex = sexo da planta, tam = tamanho da planta hospedeira, fen = estado fenológico, N = abundância de galhas e S = riqueza de espécies de insetos galhadores. A regressão é mostrada nas Fig. 5A e 5B.

Variáveis dependentes	Gl	QM	F	P
Abundância de Insetos Galhadores				
Sexo	1	61,956	0,501	0,480
Período	1	98,678	0,798	0,372
Tamanho da Planta	1	13587,151	109,940	<0,001
Sexo * Período * Tamanho	1	162,175	1,312	0,253
Sexo * Período	1	54,528	0,441	0,507
Sexo * Tamanho	1	33,961	0,275	0,601
Período * Tamanho	1	29,357	0,238	0,626
Regressão	n	r ²	F	P
N = 0,226 tam + 2,832	240	0,42	170,014	<0,001
Riqueza de Insetos Galhadores				
Sexo	1	2,219	1,433	0,233
Período	1	0,013	0,008	0,928
Tamanho da Planta	1	47,750	30,839	<0,001
Sexo * Período * Tamanho	1	1,816	1,173	0,280
Sexo * Período	1	4,943	3,192	0,075
Sexo * Tamanho	1	0,057	0,037	0,849
Período * Tamanho	1	0,488	0,315	0,575
Regressão	n	r ²	F	P
S = 0,180 tam + 2,365	240	0,16	45,238	<0,001

pseudomyriocephala. Desta forma, não encontramos nenhuma variação da abundância e da diversidade de insetos galhadores entre os sexos da planta (Tabela III, Fig. 5). Nenhuma variação foi observada na fase reprodutiva. Outros trabalhos realizados em espécies do gênero *Baccharis* no sudeste brasileiro concluem pela falta de padrões. Por exemplo, em *B. dracunculifolia* D.C., não foram encontradas diferenças intersexuais na concentração de taninos, no crescimento de ramos e na abundância do inseto galhador *Neopelma baccharidis* Burckhardt 1987 (ESPÍRITO-SANTO & FERNANDES 1998; ESPÍRITO-SANTO *et al.* 1999; FARIA & FERNANDES 2001); em *B. concinna* Barroso, também não houve variação no número de insetos galhadores entre os sexos da planta, embora tenham sido encontradas diferenças intersexuais no crescimento e na reprodução (CARNEIRO & FERNANDES 1996). Desta forma, postulamos que em espécies do gênero *Baccharis*, o sexo da planta não tem efeito sobre o investimento da planta em crescimento e reprodução e, conseqüentemente, sobre o ataque de insetos herbívoros (BOECKLEN & HOFFMAN 1993).

Neste estudo, insetos galhadores não responderam ao vigor da planta hospedeira. Paradoxalmente, encontramos três

diferentes respostas de acordo com a medida de ataque utilizada (Fig. 6). Módulos vigorosos tiveram mais galhas devido a um efeito da área, ou seja, módulos vigorosos são maiores e por isto apresentam mais recursos do que módulos menores. Um recurso importante para insetos galhadores é o número de sítios de oviposição (WARING & PRICE 1990). Módulos maiores podem possuir maior número destes sítios, apresentando uma relação positiva entre o número de galhas e o tamanho da planta (Fig. 6A) Quando o efeito da área foi retirado dividindo o número de galhas por uma medida de área (comprimento ou biomassa do módulo), a relação positiva entre o número de galhas e o tamanho do módulo desapareceu (número de galhas/cm; Fig. 6B) ou apresentou uma tendência negativa (número de galhas/g, Fig. 6C). Estes resultados estão de acordo com FARIA & FERNANDES (2001), que consideraram que o ataque do galhador *N. baccharidis* pode estar associado à quantidade de recursos (número de folhas = número de sítios de oviposição) e não ao crescimento da planta. Vários trabalhos têm sugerido a eliminação do efeito do tamanho dos módulos ao se testar a hipótese do vigor de plantas (GONÇALVES-ALVIM *et al.* 1999; CORNELISSEN & FERNANDES 2001; FARIA & FERNANDES 2001). Além disso, a sobrevivência das galhas também não aumentou com o tamanho dos módulos. Estes resultados não fornecem indícios de que há uma ligação entre preferência da fêmea e

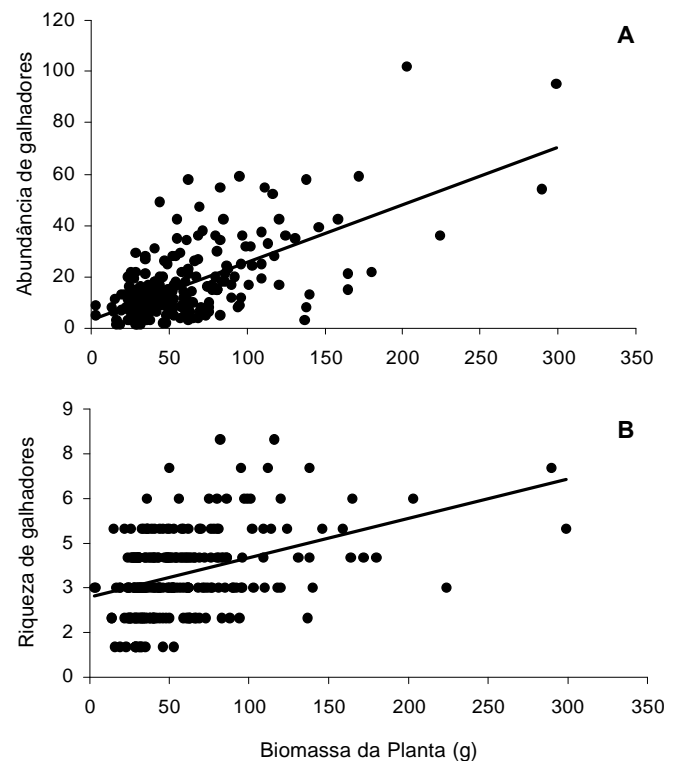


Fig. 5. Variação da abundância (A) ($F = 170,014$; $P < 0,001$ e $n = 240$) e da riqueza de insetos galhadores (B) ($F = 45,238$; $P < 0,001$ e $n = 240$) com o tamanho da planta hospedeira e estado fenológico (períodos reprodutivo e vegetativo) em indivíduos de *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi.

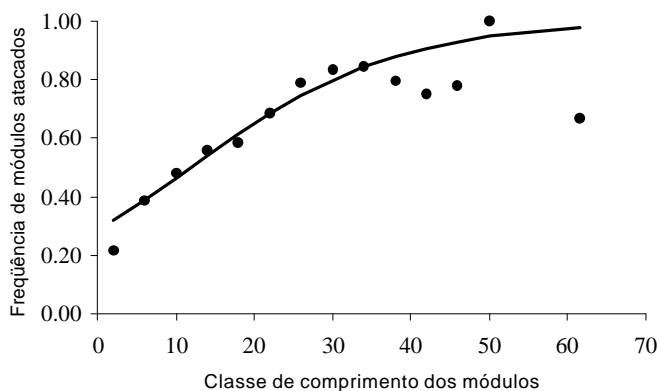


Fig. 6. Variação da frequência dos módulos galhados em cada intervalo de classe de comprimento dos módulos, em indivíduos de *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi. A frequência de módulos galhados foi positivamente relacionada com o comprimento dos módulos ($y = \exp(-0,906 + 0,076x) / 1 + \exp(-0,906 + 0,076x)$; $F = 88,38$; $P < 0,001$, $r^2 = 0,93$ e $n = 14$).

performance das larvas, conforme proposto pela hipótese do vigor de plantas (PRICE 1991).

Em outras espécies de *Baccharis* estudadas, a hipótese do vigor também foi rejeitada (GONÇALVES-ALVIM *et al.* 1999; CORNELISSEN & FERNANDES 2001; FARIA & FERNANDES 2001). Em *B. dracunculifolia*, o aumento do ataque nos ramos vigorosos não foi relacionado com uma seleção preferencial por módulos grandes (FARIA & FERNANDES 2001). A hipótese do vigor foi rejeitada para a maioria das espécies de insetos sugerindo que os insetos galhadores apresentam respostas idiossincráticas à qualidade nutricional de uma mesma planta hospedeira (CORNELISSEN *et al.* 1997; GONÇALVES-ALVIM *et al.* 1999). Com base nos nossos resultados e com os trabalhos publicados até o momento, postulamos que o vigor de plantas não explica satisfatoriamente a estrutura de comunidades de insetos galhadores em espécies de *Baccharis* do sudeste brasileiro.

Independentemente do sexo, indivíduos maiores de *B. pseudomyriocephala* apresentaram maior biomassa foliar e de inflorescências e maior abundância e riqueza de galhas (Fig. 5), confirmando a hipótese de que plantas maiores disponibilizam mais recursos e são mais atacadas por insetos herbívoros (STRONG *et al.* 1984; STRAW & LUDLOW 1994; COLLEVATTI & SPERBER 1997; HAYSOM & COULSON 1998). Por exemplo, neste estudo, a abundância de galhas foliares aumentou com a biomassa foliar. Plantas maiores oferecem mais recursos para insetos do que plantas menores no espaço e no tempo (LAWTON 1983). Um fator crítico para a riqueza e abundância de galhas é a disponibilidade de sítios de oviposição (WEIS *et al.* 1988). No Arizona, o número de galhas de *Asphondylia sp.* em *Larrea tridentata* (DC) Coville, aumentou com o número de sítios de oviposição (WARING & PRICE 1990). Plantas maiores oferecem mais sítios de oviposição e com isto mantêm maior número de galhas comparadas a plantas menores. Além disso, a maior disponibilidade e previsibilidade de sítios de oviposição podem ser um importante fator na explicação dos padrões de

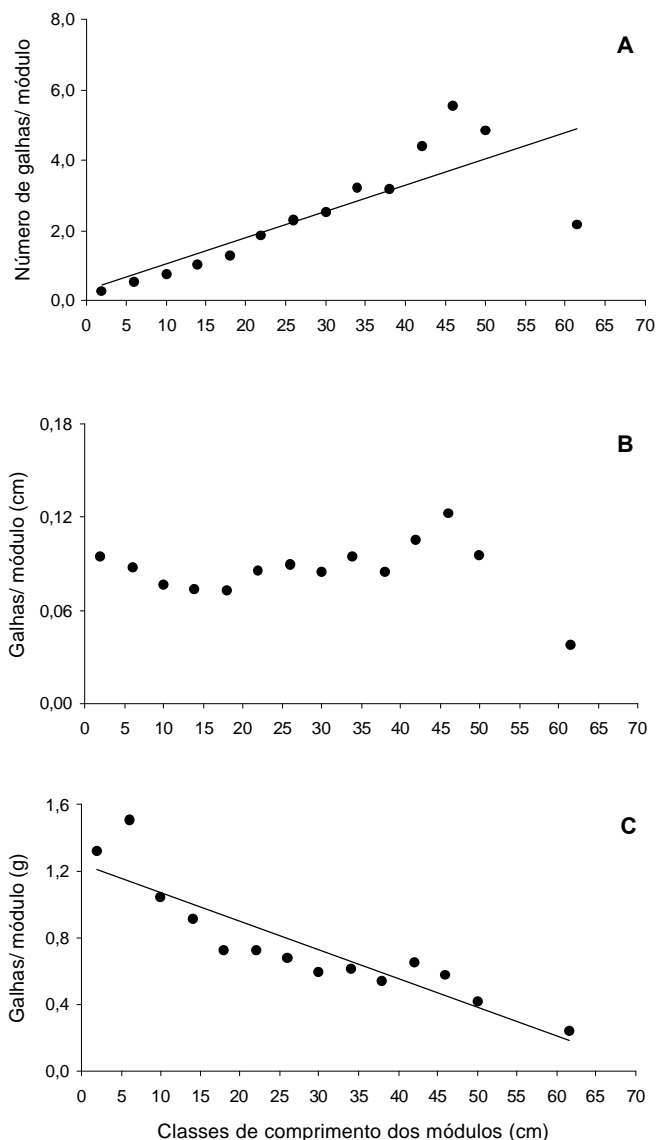


Fig. 7. Distribuição do número de galhas em módulos de indivíduos de *Baccharis pseudomyriocephala*, no Parque Estadual do Itacolomi. A) Número de galhas por módulo nas classes de comprimento dos módulos ($F = 22,920$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,65$ e $n = 14$); B) Número de galhas por unidade de módulo (cm) nas classes de comprimento dos módulos ($F = 0,005$, $P = 0,946$ e $n = 14$) e C) Número de galhas por unidade de módulo (g) nas classes de comprimento dos módulos ($F = 51,760$, $P < 0,001$, $r^2 = 0,81$ e $n = 14$). Os intervalos de comprimento dos módulos foram divididos em classes de 4 cm (veja PRICE 1991).

diversidade de insetos galhadores (MENDONÇA 2001).

Concluindo, este trabalho mostrou não existir efeito do sexo e da fenologia da planta sobre a indução de galhas em *B. pseudomyriocephala*, bem como não haver preferência dos insetos galhadores pela utilização de módulos vigorosos. Por outro lado, o estudo corrobora a relação espécie-área, já que a diversidade de insetos galhadores mostrou sempre uma variação positiva com o tamanho da planta hospedeira.

Agradecimentos. Agradecemos a C.F. Sperber, M.S. Mendonça e a dois revisores anônimos pelos comentários e críticas ao artigo. O estudo foi financiado pela FAPEMIG (CRA 2893/98), que também forneceu bolsa de iniciação científica à Ana Paula Albano Araújo (CRA 2893/98). O Parque Estadual do Itacolomi (IEF) forneceu suporte logístico. À M.C.T.B. Messias (Universidade Federal de Ouro Preto) e a J. N. Nakajima (Universidade Federal de Uberlândia) pela identificação da planta hospedeira.

REFERÊNCIAS

- BARROSO, G. 1976. Compositae-subtribo Baccharidinae Hoffmann estudo das espécies ocorrentes no Brasil. **Rodriguésia** **40**: 7-273.
- BOECKLEN, W. J. & M. T. HOFFMAN. 1993. Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca*: the importance of sex-by-environment interactions. **Oecologia** **96**: 49-55.
- BOECKLEN, W. J.; P.W. PRICE & S. MOPPER. 1990. Sex and drugs and herbivores: sex-biased herbivore in arroyo willow (*Salix lasiolepis*). **Ecology** **71**: 581-588.
- CARNEIRO, M. A. A. & G. W. FERNANDES. 1996. Sexo, drogas e herbivoria. **Ciência Hoje** **20**(118): 34-39.
- COLLEVATTI, R. G. & C. F. SPERBER. 1997. The gall maker *Neopelma baccharidis* Burck. (Homoptera: Psyllidae) on *Baccharis dracunculifolia* DC. (Asteraceae): individual, local and regional patterns. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **26**(1): 45-53.
- CORNELISSEN, T. G. & G. W. FERNANDES. 2001. Patterns of attack by herbivores on the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae): vigour or chance? **European Journal of Entomology** **98**: 37-40.
- CORNELISSEN, T. G.; B. G. MADEIRA; L. R. ALLAIN; A. C. F. LARA; L. M. ARAÚJO & G. W. FERNANDES. 1997. Multiple responses of insect herbivores to plant vigor. **Ciência & Cultura** **49**: 285-288.
- CRAWLEY, M. J. 1993. **GLIM for ecologists**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, x+379 p.
- DREGER-JAUFFRET, F & J. D. SHORTHOUSE. 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls, p. 8-33. *In*: J. D. SHORTHOUSE & O. ROHFRIETSCH (eds.). **Biology of Insect-Induced Galls**, London, Oxford University Press, xi+285 p.
- ESPÍRITO-SANTO, M. M. & G. W. FERNANDES. 1998. Abundance of *Neopelma baccharidis* (Homoptera: Psyllidae) galls on the dioecious shrub *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). **Environmental Entomology** **27**: 870-876.
- ESPÍRITO-SANTO, M. M.; G. W. FERNANDES; L. R. ALLAIN & T. R. F. REIS. 1999. Tannins in *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae): effects of seasonality, water availability and plant sex. **Acta Botanica Brasilica** **13**: 167-174.
- FARIA, M. L. & G. W. FERNANDES. 2001. Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. **Ecological Entomology** **26**: 37-45.
- FERNANDES, G. W. & P. W. PRICE. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. **Oecologia** **76**: 161-167.
- FERNANDES, G. W. & P. W. PRICE. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. **Oecologia** **90**: 14-20.
- FERNANDES, G. W.; M. A. A. CARNEIRO; A. C. F. LARA; L. R. ALLAIN; G. JULIÃO; G. I. ANDRADE; T. R. REIS & I. M. SILVA. 1996. Galling insects on neotropical species of *Baccharis* (Asteraceae). **Tropical Zoology** **9**: 315-332.
- FLOATE, K. D. & T. G. WHITHAM. 1995. Insects as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods. **Canadian Journal of Botany** **73**: 1-13.
- FLOATE, K. D.; G. W. FERNANDES & J. A. NILSSON. 1996. Distinguishing intrapopulacional categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. **Oecologia** **105**: 221-229.
- GAGNÉ, R. J. 1994. **The gall midges of the neotropical region**. Ithaca, Cornell University Press, xvi+352 p.
- GONÇALVES-ALVIM, S. J.; M. L. FARIA & G. W. FERNANDES. 1999. Relationships between four neotropical species of galling insects and shoot vigor. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **28**: 147-155.
- HAYSOM, K. A. & J. C. COULSON. 1998. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. **Ecological Entomology** **23**: 377-385.
- HERMS, D. A. & W. J. MATTSO. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. **Quarterly Review of Biology** **67**(3): 283-335.
- HOFFMANN, A. J. & M. C. ALLENDE. 1984. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. **Oecologia** **61**: 109-114.
- JING, S. W. & P. D. COLEY. 1990. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. **Oikos** **58**: 369-377.
- LAWTON, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Review of Entomology** **28**: 23-29.
- MAIA, V. C. 2001. The gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from three restingas of Rio de Janeiro State, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **18**: 583-629.
- MENDONÇA, M. DE S. JR. 2001. Galling insect diversity patterns: the resource synchronisation hypothesis. **Oikos** **95**(1): 171-176.
- PRICE, P. W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. **Oikos** **62**: 244-251.
- PRICE, P. W. 1992. Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics, p. 139-174. *In*: M. D. HUNTER, T. OHGUSHI & P. W. PRICE (eds.). **Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions**. New York, Academic Press, xi+505 p.
- STRAW, N. A. & A. R. LUDLOW. 1994. Small-scale dynamics and insect diversity on plants. **Oikos** **71**(1): 188-192.
- STRONG, D. R.; J. H. LAWTON & T. R. E. SOUTHWOOD. 1984. **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, vi+245 p.
- WALLACE, C. S. & P. W. RUNDEL. 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. **Oecologia** **44**: 34-39.
- WARING, G. L. & P. W. PRICE. 1990. Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: Asphondylia spp.) on creosote bush. **Ecological Entomology** **15**: 87-95.
- WEIS, A. E.; R. WALTON & C. L. CREGO. 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. **Annual Review of Entomology** **33**: 467-486.

Recebido em 20.IX.2002; aceito em 30.X.2003