



**GABRIELA CRISTINA GOMES**

**ESTUDO DAS INTERAÇÕES TRITRÓFICAS NO SISTEMA  
*TRICHOGONIOPSIS ADENANTHA* (DC) (ASTERACEAE), SEUS  
HERBÍVOROS ENDÓFAGOS E PARASITÓIDES ASSOCIADOS**

**CAMPINAS**

**2014**





**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**GABRIELA CRISTINA GOMES**

**ESTUDO DAS INTERAÇÕES TRITRÓFICAS NO SISTEMA TRICHOGONIOPSIS ADENANTHA  
(DC) (ASTERACEAE), SEUS HERBÍVOROS ENDÓFAGOS E PARASITOIDES ASSOCIADOS**

Este exemplar corresponde à redação final  
da Dissertação defendida pela candidata  
**GABRIELA CRISTINA  
GOMES**  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia da UNICAMP para obtenção do  
Título de Mestra em Ecologia.

  
Orientador: Prof. Dr. Joao Vasconcellos Neto  
Coorientador: Prof. Dr. Valmir Antonio Costa

CAMPINAS  
2014

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

G585e Gomes, Gabriela Cristina, 1988-  
Estudo das interações tritróficas no sistema *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), seus herbívoros endófagos e parasitoides associados / Gabriela Cristina Gomes. – Campinas, SP : [s.n.], 2014.

Orientador: João Vasconcellos Neto.

Coorientador: Valmir Antonio Costa.

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

1. Estrutura da comunidade ecológica. 2. Dinâmica populacional. 3. Compostas. 4. Herbívoro. 5. Parasitoides. 6. Interações tritróficas. I. Vasconcellos-Neto, João, 1952-. II. Costa, Valmir Antonio. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em outro idioma:** Study of tritrophic interactions in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) system, their endophagous herbivores and parasitoids associated

**Palavras-chave em inglês:**

Ecological community structure

Population dynamic

Compositae

Herbivores

Parasitoids

Tritrophic interactions

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestra em Ecologia

**Banca examinadora:**

João Vasconcellos Neto [Orientador]

Mário Almeida Neto

Everton Tizo Pedroso

**Data de defesa:** 19-02-2014

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia

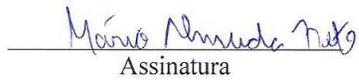
Campinas, 19 de fevereiro de 2014

**BANCA EXAMINADORA**

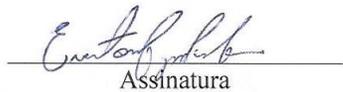
Prof. Dr. Joao Vasconcellos Neto (orientador)

  
Assinatura

Prof. Dr. Mário Almeida Neto

  
Assinatura

Prof. Dr. Everton Tizo Pedroso

  
Assinatura

Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

\_\_\_\_\_  
Assinatura



## ABSTRACT

In communities, trophic relationships between organisms are rarely linear, being common an extensive network of interactions. In systems involving three trophic levels, such as plants, herbivores and predators/parasitoids, it can be triggered a trophic cascade from top to bottom, with positive indirect effects of the third trophic level in the producers population, or a cascade upwards through the producers, influencing the higher trophic levels. The flower heads of Composite (plants of family Asteraceae), comprise "miniature ecosystems", with several tritrophic interactions, i.e. protection for endophagous herbivores, subject to predation and specialized parasitism. Because they are important components in complex trophic systems which little is known, it was necessary the investigation of the tritrophic interactions between *Trichogoniopsis adenantha*, flower heads endophagous and associated parasitoids. This study was conducted in Serra do Japi, Jundiaí-SP, where it has been done the monthly collection of the phenology of *T. adenantha*, collection of flower heads for counting and sorting of endophagous herbivores and parasitoids, analysis of the attack rates, analysis of the population dynamics of each system component, analysis of the relationships with climate variables and synchrony between the populations, and the analysis of total fertilized seeds in intact flower heads, with endophagous and/or parasitoids. *T. adenantha* have seasonality for vegetative and reproductive branches, with peaks in autumn, but not related to the climatic variables. However, each phenophase of the flower heads has presented seasonality with influences of the climate variables. The *Trupanea* sp. (Diptera, Tephritidae) population peak occurred during the reproductive phase of *T. adenantha*, when the availability of flower heads is larger. On the other hand, the *Melanagromyza neotropica* (Diptera, Agromyzidae) population peak occurred in

December. However, the population peak of both endophagous occurred when the availability of floral buds was low. Thus, the plant uses a strategy to compensate the herbivory, since the high production of flower heads exceeds the demand and quenches the herbivores. Moreover, the peak of production of flower buds occurred in the cold period, when the populations of endophagous are low, as phenological strategy of escape in time to avoid the attack of the endophagous to floral buds forming. However, the plant also uses biotic factors to complement the defense strategies, such as spiders and parasitoids, highly synchronized to their hosts. These natural enemies work together in this system, because only *Trupanea* sp. is captured by spiders, but those who escape from this attack expose their offspring to parasitoids; with *Trupanea* sp population falling, decreases the competition with *M. neotropica*, which will have a population growth, but this endophagous has a larger number of species of parasitoids, being their unique natural enemies in the system. The presence of parasitized larvae in flower heads resulted in the lowest average of fertilized seeds, but the amount of fertilized seeds showed no relationship with the abundance of parasitoids or endophagous, due to the relationship with climatic factors. It was concluded that the effects of "top-down" and "bottom-up" act jointly in system *T. adenantha* – endophagous herbivores - parasitoids, being of great importance in system maintenance and eliminating the effects of the herbivory of endophagous.

## RESUMO

Em comunidades, as relações tróficas entre os organismos raramente são lineares, sendo comum uma extensiva rede de interações. Em sistemas envolvendo três níveis tróficos, tais como plantas, herbívoros e predadores/parasitoides, pode ser desencadeada uma cascata trófica de cima para baixo, com efeitos positivos indiretos do terceiro nível trófico na população dos produtores, ou uma cascata de baixo para cima através dos produtores, influenciando os níveis tróficos superiores. Os capítulos de Compostas (plantas da Família Asteraceae), constituem “ecossistemas em miniatura”, com diversas interações tritróficas, i.e. proteção a herbívoros endófagos, sujeitos à predação e parasitismo especializado. Por serem componentes importantes em sistemas tróficos complexos do qual pouco se conhece, fez-se necessário a investigação das interações tritróficas entre *Trichogoniopsis adenantha*, herbívoros endófagos de capítulos e parasitoides associados. Este estudo foi desenvolvido na Serra do Japi, Jundiaí-SP, onde foi feita a coleta mensal de dados da fenologia de *T. adenantha*, coleta de capítulos para contagem e classificação de herbívoros endófagos e parasitoides, análise das taxas de ataque, análise da dinâmica populacional de cada componente do sistema, análise das relações com as variáveis climáticas e sincronia entre as populações, e análise do total de sementes fertilizadas em capítulos intactos, com endófagos e/ou parasitoides. *T. adenantha* possui sazonalidade para ramos vegetativos e reprodutivos, com picos no outono, porém sem relação com as variáveis climáticas. Entretanto, cada fenofase do capítulo apresentou sazonalidade com influências das variáveis climáticas. O pico populacional de *Trupanea* sp. (Diptera, Tephritidae) ocorreu durante a fase reprodutiva de *T. adenantha*, quando a disponibilidade de capítulos é maior. Por outro lado, o pico populacional de *Melanagromyza neotropica* (Diptera, Agromyzidae) ocorreu em dezembro. No entanto, o pico populacional de

ambos os endófagos ocorreu quando a disponibilidade de botões florais foi baixa. Desse modo, a planta utiliza uma estratégia para compensar a herbivoria, pois a elevada produção de capítulos excede a demanda e sacia os herbívoros. Além disso, o pico de produção de botões florais ocorreu no período frio, quando as populações dos endófagos estão baixas, como estratégia fenológica de escape no tempo para evitar o ataque dos endófagos a botões em formação. Contudo, a planta também utiliza fatores bióticos para complementar as estratégias de defesa, como aranhas e parasitoides, altamente sincronizados aos seus hospedeiros. Estes inimigos naturais atuam em conjunto nesse sistema, pois apenas *Trupanea* sp. é capturada por aranhas, mas aqueles que escapam desse ataque expõem sua prole aos parasitoides; com a queda da população de *Trupanea* sp., diminui a competição com *M. neotropica*, que terá um crescimento populacional, porém esse endófago possui um número maior de espécies de parasitoides, sendo seus únicos inimigos naturais nesse sistema. A presença de larvas parasitadas em capítulos resultou na menor média de sementes fecundadas, porém a quantidade de sementes fecundadas não apresentou relação com a abundância de parasitoides ou de endófagos, devido à relação com fatores climáticos. Concluiu-se que os efeitos “top-down” e “bottom-up” atuam conjuntamente no sistema *T. adenantha* – herbívoros endófagos – parasitoides, sendo de grande importância na manutenção do sistema e supressão dos efeitos da herbivoria dos endófagos.

## SUMÁRIO

Introdução.....	01
Objetivos específicos.....	09
Metodologia.....	09
1. Área de estudo.....	09
2. Fenologia de <i>Trichogoniopsis adenantha</i> .....	13
3. Dinâmica populacional dos herbívoros endófagos e de seus parasitoides.....	15
3.1. Dinâmica populacional dos herbívoros endófagos.....	15
3.2. Dinâmica populacional dos parasitoides associados.....	18
4. Dissecção dos capítulos.....	19
Resultados.....	23
Discussão.....	55
Conclusão.....	70
Referências.....	72
Apêndices.....	83



Dedico este trabalho a todos os amantes da biologia.

“A vida é um tesouro precioso...  
Uma grande oportunidade de compreendermos  
na finitude de nossa experiência humana,  
a infinitude de nossa existência no Todo.”

Lucius Augustus, IN

## AGRADECIMENTOS

Agradeço muito ao prof. Dr. João, meu orientador, por abrir as portas da Universidade para mim, por ter me acolhido em seu laboratório, por acreditar tanto em mim, me apoiar e me compreender não só como aluna, mas como pessoa e pela paciência também. Agradeço muito por ter confiado esse belíssimo trabalho a mim, se não fosse por você, não descobriria minha paixão por esse ecossistema. Obrigada de coração!

Agradeço ao Prof. Dr. Valmir, que não foi só meu co-orientador, mas também um amigo. Você me inspira por sua dedicação, disposição e amor pelo que faz. Agradeço muito por toda sua ajuda no decorrer do trabalho, você me fez descobrir o mundo dos parasitoides e meu amor por essas criaturas incríveis! Sou muito grata a você!!!

Aos membros da pré-banca Kleber Del-Claro, Mário Almeida-Neto e Gustavo Quevedo Romero por aceitarem o convite e pelas ricas sugestões.

Ao Dr. Allen L. Norrbom pela identificação do tefritídeo.

À Marina R. Braun pela identificação do agromizídeo.

À Ana Paula pela identificação do Braconidae.

À Paula Perre pela ajuda e sugestões.

Ao Prof. Dr. Ricardo C.L.F. Oliveira pelas correções do abstract.

À Prefeitura de Jundiáí por autorizar a realização deste trabalho na Serra do Japi, pela estrutura e apoio na Base Ecológica. Ao Seu Lauro, pela companhia e carinho que cuidou de nós na Base.

À FAPESP pela bolsa concedida para a realização do trabalho.

Aos amigos do laboratório: Maíce, Dri, Dri (juca), Suzana, Jober, Yuri, Hebert, Janaína, Gustavo, Márcio, Dani, Nili, Bruno, Mateus e Mel pela ótima convivência, amizade, apoio e ajuda!

Principalmente a Adriana Salomão, Suzana e Janaína pela ajuda com toda a parte estatística! Vocês foram muito importantes para a realização desse trabalho! Sou eternamente grata pela disposição e por tudo o que vocês me ensinaram.

À dupla Hebert e Yuri pelas fotos, risadas e companhia no campo.

Aos colegas da pós pelo convívio harmonioso e pela experiência juntos.

Às minhas queridíssimas “coleguinhas” Maíce e Juca, nosso super trio! Meninas, vou carregá-las pra sempre no meu coração, vocês tornaram minha experiência no campo e na Unicamp muito mais divertida! Com vocês me sentia em casa, vocês sabem o quanto amo vocês, por tudo o que passamos juntas, pelas viagens, saídas, companhia, etc. Para minha coleguinha do Japi, Maíce, obrigada por me ajudar e me acompanhar na maioria das vezes, por ser essa amiga linda que você é. Obrigada por terem feito parte da minha história!

Ao Rapha (ninu) por ser esse companheiro maravilhoso pra tudo, principalmente pela disposição em me ajudar no campo e encapsular meus capítulos, trabalhinho que você me ajudou com maior amor! Agradeço por caminhar ao seu lado e por ser essa pessoa linda que cada dia eu aprendo a amar mais e mais. Obrigada por tudo!

Aos meus pais por sempre me apoiarem, acreditarem em mim e na minha formação, por me motivarem a continuar sempre. A vocês sou eternamente grata por tanto amor e carinho. Agradeço também por permitirem a estadia do meu sistema em casa, ocupando um espacinho básico! Amo vocês!

Ao Mestre, simplesmente quero lhe agradecer por existir na minha vida, por me ensinar, apoiar, acreditar em mim com tanto Amor, por estar sempre ao meu lado e me mostrar o caminho. Gratidão imensa! Amo você.

À Deus por me oferecer essa oportunidade tão preciosa que foi estudar e conhecer sua Obra tão bela e Sagrada, por permitir que eu pudesse oferecer-lhe meu carinho e amor! Gratidão por nos presentear com algo tão perfeito em que “Você” se revela tão Grandioso e de tamanho Amor.

## Introdução

Frente às pressões seletivas exercidas pelos herbívoros, em especial insetos, as plantas desenvolveram diversos mecanismos de defesa química, física ou escape (Price *et al.*, 1980; Crawley, 1989; Fritz & Simms, 1992; Marquis, 1992; Coley & Barone, 1996; Lucas *et al.*, 2000; Pilson, 2000, Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2012). As plantas possuem uma série de atributos de defesa físicos, como arquitetura, dureza, espinhos e tricomas, além dos atributos químicos como a produção de compostos secundários, como terpenos, alcaloides, fenóis, óleos essenciais e outros (Harborne, 1988; Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2012).

Os insetos, por sua vez, desenvolveram respostas às defesas das plantas para que não fossem detidos por elas e, dessa maneira, as interações continuam de modo recíproco em um processo de coevolução (Erlich & Raven, 1964; Gilbert & Raven, 1975; Futuyma & Slatikin, 1983; Harborne, 1988). Esta coevolução pode ser lenta e gradual, mas recentemente especula-se que muito do que se conhece como evolução e/ou coevolução seja muito mais rápida do que se imagina, às vezes em períodos de menos de uma década ou ano, mesmo sem a interferência humana (Thompson, 2013).

Este tipo de defesa desenvolvida pelas plantas é chamado de mecanismos intrínsecos, que atuam diretamente sobre o herbívoro (Coley & Barone, 1996; Stamp, 2003). Entretanto, as plantas desenvolveram também os mecanismos extrínsecos, que envolvem mecanismos bióticos que podem indiretamente suprimir herbívoros via o terceiro nível trófico, isto é, atraem predadores e parasitoides (Price *et al.*, 1980, Heil, 2008, Price *et al.*, 2011). Para que isso ocorra, a planta emite sinais localizadores, visuais (Marquis & Whelan, 1996) ou químicos (Vet & Dicke, 1992) como infoquímicos, além de proporcionarem alimentos através de corpúsculos alimentares, néctar de nectários extraflorais e/ou abrigos como domácias (De Moraes *et al.*, 1998; Heil & McKey, 2003; Romero & Benson, 2005, Heil, 2008). Alguns outros atributos da planta como tricomas e o padrão

de arquitetura também podem mediar a presença de predadores mutualistas sobre a planta (Marquis & Whelan, 1996; Romero & Vasconcellos-Neto, 2004b; Romero *et al.*, 2008); essas características podem ter surgido por seleção na atração de predadores ou de parasitoides (Marquis & Whelan, 1996).

Um longo debate tem ocorrido desde o início do século XX, sobre a regulação populacional de animais e plantas. Uvarov (1931) e Andrewartha & Birch (1954) argumentaram que populações seriam controladas por fatores climáticos; entretanto, Nicholson (1933) e outros pesquisadores defendiam que as interações entre espécies teriam predomínio na regulação populacional.

Hairston e colaboradores (1960) propuseram uma nova teoria para regulação populacional, a “hipótese do mundo verde”, onde as populações de herbívoros são controladas por carnívoros, permitindo o estabelecimento das plantas. Essa regulação ocorre de cima para baixo entre os diferentes níveis tróficos, conhecida como efeito “top-down” (Menge & Sutherland, 1976; Price *et al.*, 1980; Menge, 1992; Stiling, 1996), também denominado de “cascata trófica” sendo que, nas inter-relações, as atividades de uma população influenciam de modo quantitativo a outra população de um nível trófico adjacente (Carpenter *et al.*, 1985). Em uma rede trófica composta por números ímpares de níveis tróficos (e.g., plantas – herbívoros - predadores), os efeitos indiretos dos predadores sobre plantas serão positivos, i.e., predadores controlarão populações de herbívoros e minimizarão as pressões de herbivoria sobre as plantas. No entanto, se na rede trófica há números pares de níveis tróficos (plantas – herbívoros – predador secundário – predador de topo), os predadores de topo tenderão a exercer efeitos negativos sobre produtores (Price *et al.*, 2011).

Cascatas tróficas podem ocorrer também de baixo para cima nos diferentes níveis tróficos (efeito “bottom-up”), provocando efeitos indiretos na estrutura da comunidade dos artrópodes mediados pela planta, e.g. alterações na disponibilidade de nutrientes no solo, pela falta de nitrogênio nos níveis inferiores, por efeito de rebrota, por efeito de indução da herbivoria, por variação genética na

população de plantas, etc. Essa mudança na qualidade e quantidade do recurso tem um efeito positivo na abundância e performance dos insetos herbívoros, por outro lado, o aumento da diversidade de herbívoros leva ao aumento da diversidade de predadores, alterando a composição de espécies da comunidade. Desse modo, as variações do recurso indiretamente influenciam os níveis tróficos mais elevados e a biodiversidade da comunidade (White, 1978; Hunter & Price, 1992; Stiling & Rossi, 1997; Johnson, 2008; Utsumi *et al.*, 2009; Dias *et al.*, 2010; Kersch-Becker & Lewinsohn, 2012).

As cascatas tróficas via controle “bottom-up” aparentam ser mais intensas em ambientes terrestres (e.g., Hunter & Price, 1992), enquanto que cascatas tróficas via controle “top-down” são mais fortes em ambientes aquáticos (Carpenter *et al.*, 1985; Strong, 1992; Borer *et al.*, 2005; Shurin *et al.*, 2006), mas também ocorrem em ambientes terrestres, principalmente ambientes agrícolas (Schmitz, 2000; Halaj & Wise, 2001). Ambos os efeitos, “top-down” e “bottom-up”, estão presentes nos ecossistemas e podem atuar concomitantemente (Power, 1992; Hartvigsen *et al.*, 1995; Stiling & Rossi, 1997; Morais-Filho & Romero, 2010; Kos *et al.*, 2011).

Dentro de uma comunidade, as relações tróficas entre os organismos raramente ou nunca consistem somente de uma simples cadeia de alimentação, sendo comum uma extensiva rede de interações através de diversos níveis tróficos (Moraes *et al.*, 2000). Em sistemas envolvendo três níveis tróficos, tais como plantas, herbívoros e predadores/parasitoides, o termo cascata trófica é comumente usado para descrever os efeitos indiretos positivos de cima para baixo do terceiro nível trófico nos níveis tróficos inferiores, incluindo biomassa, através da supressão de herbívoros (Hairston *et al.*, 1960; Lawton & McNeill, 1979; Wootton, 1994; Menge, 1995; Abrams *et al.*, 1996; Polis *et al.*, 2000; Price *et al.*, 2011).

Entretanto, para que isso ocorra, na ausência de predadores, os herbívoros precisariam suprimir as plantas, além de que os predadores precisariam reduzir a abundância de suas presas herbívoras e,

indiretamente, diminuir os potenciais efeitos devastadores da herbivoria. Desse modo, para o efeito cascata ser forte, a planta precisa ser relativamente palatável e os predadores precisam atacar os herbívoros ao invés de uns aos outros (predação intra-guilda). Portanto, os efeitos cascatas via "top-down" são fracos ou inexistentes se as plantas possuem fortes mecanismos de defesa e quando os predadores estão sofrendo predação intra-guilda (Polis & Strong 1996; Polis 1999; Price *et. al.*, 2011). É preciso considerar que uma interação tritrófica não ocorre isoladamente na comunidade, ela sofre influências de diversos fatores, sejam eles intrínsecos (e.g. competição, territorialismo, predação) ou extrínsecos (e.g. precipitação, temperatura, luminosidade) (Hunter & Price, 1992; Price *et. al.*, 2011)

Parasitoides são importantes componentes de ecossistemas terrestres naturais e agrícolas, principalmente para o controle biológico, e podem constituir até 20% de todas as espécies de insetos (Godfray, 1994). São capazes de reconhecer os voláteis liberados por plantas hospedeiras e não-hospedeiras causados pelos fitófagos, além de diferenciar danos mecânicos provocados por larvas (Vinson, 1976; Turlings *et al.*, 1989, 1991a, 1991b, 1993), sendo que as substâncias indicadoras específicas somente são liberadas após a injúria provocada pelo herbívoro (Vet & Dicke, 1992; Finidori-Logli, 1996). Estes insetos são eficientes em localizar seus hospedeiros, utilizando-se de diversos sinais (Vinson, 1976). Em ambientes de difícil acesso, superam as defesas do hospedeiro e competidores; para isso desenvolveram uma série de adaptações comportamentais e fisiológicas para o ambiente do hospedeiro (Moraes *et al.*, 2000). Por tais motivos possuem grande importância biológica, ecológica e econômica, pois oferecem alternativas para o controle de insetos-praga na agricultura, minimizando o uso de agroquímicos e reduzindo a densidade destes insetos (Hassel, 1986; Greathead, 1986; Cirelli & Penteado-Dias, 2003).

O hábito alimentar das larvas é o que define um himenóptero parasitoide, por alimentar-se exclusivamente no corpo de outro artrópode (seu hospedeiro), matando-o. São classificados como idiobiontes e cenobiontes (Askew & Shaw, 1986; Godfray, 1994).

Os idiobiontes não permitem que seus hospedeiros se desenvolvam depois de parasitados e utilizam como hospedeiros larvas de últimos ínstaes, pré-pupas ou pupas principalmente de Lepidoptera, Diptera ou Coleoptera que geralmente estão em locais escondidos. A fêmea idiobionte precisa localizar e ter acesso às larvas e, para isso, utiliza o ovipositor, que geralmente é adaptado à perfuração do substrato no qual o hospedeiro está abrigado, e a picada provoca paralisia permanente (Askew & Shaw, 1986; Gauld & Hanson, 1995).

Os cenobiontes permitem que seu hospedeiro continue vivo depois de parasitado (Hanson & Gauld, 2006), e são parasitoides de ovo-larva e larva-pupa, e não paralisam suas presas. Eles normalmente suspendem o seu desenvolvimento como larvas de primeiro ínstar, enquanto o hospedeiro continua a se alimentar e crescer, ou eles começam a crescer, mas não se alimentam sobre os órgãos vitais de seu hospedeiro.

As fêmeas são quem localizam o hospedeiro, colocando seus ovos diretamente nele ou nas imediações (Godfray, 1994) e são capazes de reconhecer qual o estágio larval correto para a oviposição, avaliando o valor nutricional do hospedeiro (Vinson & Iwantsch, 1980; Hopper, 1986; Croft & Copland, 1994; Harvey *et al.*, 1994), além disso, conseguem controlar a fertilização de seus ovos no momento da oviposição, aumentando a fecundidade e sobrevivência da sua prole (King, 1987; Yang *et al.*, 1993; Cruz *et al.*, 1995; Hanson & Gauld, 2006).

Os capítulos de compostas, como são conhecidas as plantas da Família Asteraceae, constituem “ecossistemas em miniatura”, pois são unidades complexas que estruturam uma ou várias cadeias tróficas através da abundância de recursos que oferecem em um espaço restrito, a qual atrai uma gama variada de herbívoros com sua diversidade de predadores (Almeida, 1997); i.e. conferem

proteção aos herbívoros endófagos contra predadores generalistas e fatores climáticos adversos (dessecação e variações de temperatura); entretanto a mobilidade é baixa e há riscos de competição, vulnerabilidade à predação e parasitismo especializado (Zwölfer, 1979; Redfern, 1983; Zwölfer & Brandl, 1989; Dias *et. al*, 2010; Kersch-Becker & Lewinsohn, 2012).

A família Asteraceae é uma das maiores famílias de plantas dicotiledôneas, com aproximadamente 23.000 espécies e, embora cosmopolita, ocorre predominantemente em ambientes não florestais (Barroso, 1986; Bremer, 1994). A inflorescência típica desta família é o capítulo, que é composto por um conjunto de pequenas flores fixadas em um receptáculo plano e envoltas por uma série de brácteas. Este arranjo das flores oferece aos insetos um recurso alimentar altamente previsível e concentrado em um sítio protegido e, por esse motivo, abrigam uma fauna rica e diversificada de insetos endófagos (Zwölfer, 1988; Lewinsohn, 1988; Abrahamson & Weis, 1997; Prado *et. al*, 2002). As fêmeas destas espécies de endófagos ovipoem nos capítulos, onde as larvas se desenvolvem no seu interior, consumindo seiva, flores, óvulos e frutos, apresentando íntima associação com sua hospedeira (Zwölfer, 1979, 1988; Straw, 1989; Almeida, 1997; Prado *et. al*, 2002). Dentre os grupos de endófagos comumente encontrados em capítulos de asteráceas, destacam-se algumas famílias das ordens Diptera (Agromyzidae, Cecidomyiidae e Tephritidae), Lepidoptera e Coleoptera (Prado *et. al*, 2002; Braun, 2006).

O gênero *Trichogoniopsis* (Eupatoriae: Gyptidinae) é constituído de ervas ou arbustos perenes, com poucos ramos. Entre 25 e 50 flores podem ser encontradas em um capítulo, cujas corolas são brancas. Possui quatro espécies descritas, todas elas no Brasil (King & Robinson, 1987).

*Trichogoniopsis adenantha* (DC) é uma planta de hábito arbustivo (0,2 a 1,8m de altura), abundante entre as margens da floresta semi-decídua no sudeste do Brasil, comum na Serra do Japi, encontrada principalmente em áreas com bastante insolação, como nas margens das estradas e clareiras (Almeida, 1997; Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Romero *et al.*, 2008). Suas folhas e

caules possuem tricomas glandulares que, frequentemente, prendem pequenos insetos, permitindo interações com predadores (Romero & Vasconcellos-Neto, 2003, 2004a, b, 2005). Produz capítulos durante todo o ano com pico no verão e outono e forte redução na floração no inverno, principalmente se acompanhado por seca (Almeida, 1997). A biologia reprodutiva de *T. adenantha* ainda é desconhecida, a planta aparentemente depende de fecundação cruzada por polinizadores, uma vez que parece ser auto incompatível, pois plantas mantidas em casa de vegetação não produzem sementes viáveis (Romero, 2001).

Os capítulos atraem artrópodes de várias guildas, como a dos polinizadores, herbívoros, parasitoides e predadores. Portanto, é considerada uma espécie extremamente importante na manutenção destas guildas, principalmente para seus visitantes florais, como os lepidópteros da subfamília Ithomiinae, que utilizam os alcaloides pirrolizidínicos presentes no néctar de suas flores, como defesas químicas contra predadores além de serem substâncias precursoras na fabricação de feromônios sexuais pelos machos (Vasconcellos-Neto & Romero, 2012 e referências citadas).

Os principais herbívoros endófagos desta planta são *Melanagromyza neotropica* Spencer, 1963 (Diptera, Agromyzidae), *Trupanea* sp. (Diptera, Tephritidae) e uma espécie de *Xanthaciura* (Diptera, Tephritidae) que é encontrada em menor frequência. Estes insetos colocam seus ovos no botão ainda fechado (pré-antese) e as larvas se desenvolvem dentro do capítulo, alimentando-se dos ovários ou aquênios em desenvolvimento (Spencer, 1990). Larvas de Geometridae (Lepidoptera) atacam *T. adenantha*, alimentando-se das flores no capítulo já em fase de antese, comendo principalmente os estigmas; quando maiores, alimentam-se também das corolas e ovários, destruindo muitas vezes todo o capítulo. Há também uma espécie de galhador de corola, *Asphondylia* sp. (Diptera, Cecidomyiidae), que se alimenta de uma única corola (Almeida, 1997; Romero & Vasconcellos-Neto, 2004a; Romero *et al.*, 2008, Vasconcellos-Neto & Romero, 2012).

As duas moscas endófagas, *Trupanea* sp. e *M. neotropica*, são frequentemente atacadas por espécies de parasitoides das famílias Braconidae e Pteromalidae (Hymenoptera) (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004a). Por ser um tipo de interação muito complexa, ainda não há estudos envolvendo os parasitoides nesse sistema como o terceiro nível trófico e qual sua relação com os organismos; existem apenas pesquisas com aranhas, que são os principais predadores sobre *T. adenantha* (Romero & Vasconcellos-Neto, 2003, 2004a, b; 2005; Vasconcellos-Neto *et al.*, 2007; Romero *et al.*, 2008, Vasconcellos-Neto & Romero, 2012). Segundo Romero & Vasconcellos-Neto (2004b), aranhas e parasitoides podem atuar juntos nesse sistema para suprimir os herbívoros, mas em diferentes fenofases dos capítulos (efeito emergente de múltiplos predadores; e.g. Aukema *et al.*, 2004; Nahas *et al.*, 2012). O parasitismo larval desses endófagos pode ser responsável por manter a população de adultos em níveis populacionais baixos, pois não há evidências de modificação do comportamento de alimentação ou pupação das larvas (Almeida, 1997).

Como existe sazonalidade marcada na Serra do Japi, com basicamente duas estações: inverno frio e seco e verão quente e úmido, espera-se que no inverno, período em que ocorre déficit hídrico e menor disponibilidade de nutrientes no solo, prevaleçam forças do tipo “bottom-up”, pois a planta apresentaria menor qualidade nutricional para os herbívoros endófagos; enquanto que no verão e outono, quando há maior abundância de capítulos, prevaleçam as forças “top-down”, onde parasitoides terão papel principal no controle de herbívoros endófagos, pois a planta estará investindo em crescimento. Portanto, por serem componentes importantes em sistemas tróficos complexos do qual pouco se conhece, o objetivo do presente trabalho foi aprofundar os estudos das interações tritróficas envolvendo *T. adenantha* como planta hospedeira, os herbívoros endófagos de seus capítulos e as espécies de parasitoides como o terceiro nível trófico destas relações.

## Objetivos Específicos

Para se determinar os efeitos cascatas nas interações tritróficas foi:

- 1- Registrada a fenologia mensal de *Trichogoniopsis adenantha*;
- 2- Estudada a dinâmica das populações dos herbívoros endófagos (*Trupanea* sp. e *M. neotropica*);
- 3- Identificadas as espécies de parasitoides, analisadas a especificidade com seus hospedeiros e as dinâmicas das populações de cada parasitoide;
- 4- Verificado o efeito da densidade dos parasitoides na produção de sementes viáveis;
- 5- Verificado se esses fenômenos estão sincronizados com sazonalidade de fatores abióticos (precipitação e temperatura) e fatores bióticos, como o período de floração da planta (disponibilidade de recursos para os herbívoros); disponibilidade de herbívoros (hospedeiros em potencial para os parasitoides associados à planta).

## Metodologia

Os estudos das interações tritróficas envolvendo *Trichogoniopsis adenantha* como planta hospedeira, seus herbívoros endófagos e espécies de parasitoides associados, foram desenvolvidos na Serra do Japi- Jundiaí-SP, num período de dois anos e quatro meses - março de 2010 a julho de 2012.

### 1. Área de Estudo

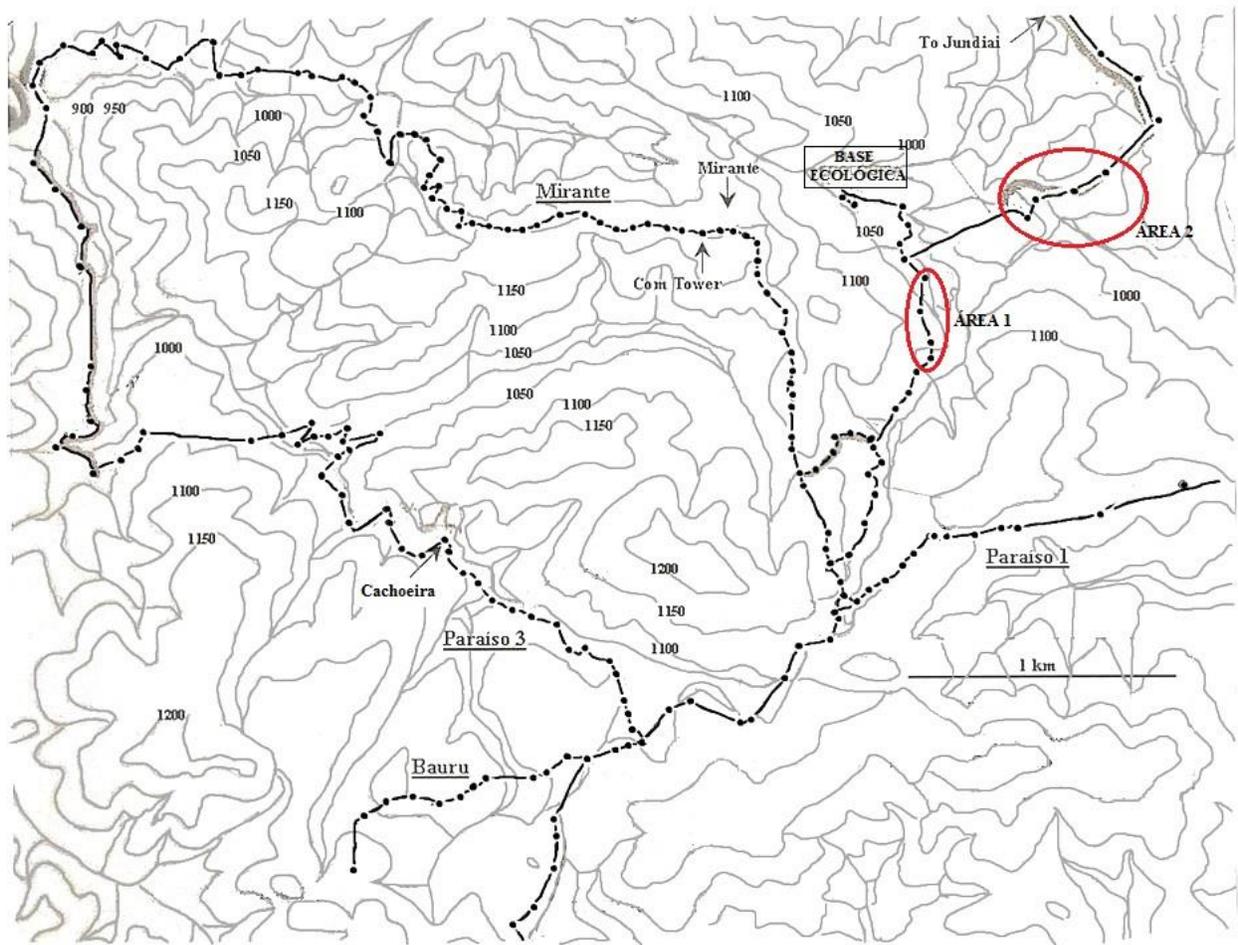
O estudo foi desenvolvido na Serra do Japi, localizada em Jundiaí-SP (23°11'S e 46°52'W), na área entre as margens da estrada nas proximidades da Base Ecológica, percorrendo 1 km de distância, com altitudes variando entre 1000 e 1170m, sendo inicialmente desenvolvido na Área 1 do mapa entre março de 2010 a junho de 2011 e posteriormente desenvolvido na Área 2 do mapa entre julho de 2011 a julho de 2012, devido a poda irregular nas margens da estrada (Figura 1 e 2).

A vegetação local é caracterizada pela floresta mesófila semi-decídua de altitude, com árvores que possuem uma variação de altura entre 10 e 15m e alta densidade do estrato arbóreo, com espécies de plantas específicas do local (Leitão Filho, 1992). O clima é sazonal, com basicamente duas estações: uma fria e seca, em julho-agosto com temperaturas médias entre 11,8°C e 15,3°C e níveis pluviométricos inferiores a 41 mm ao mês em Jundiaí; e outra estação quente e úmida em dezembro-janeiro, com temperaturas médias entre 18,4°C e 22,2°C, de acordo com a altitude e pluviosidade mensal superior a 250 mm (Pinto, 1992).

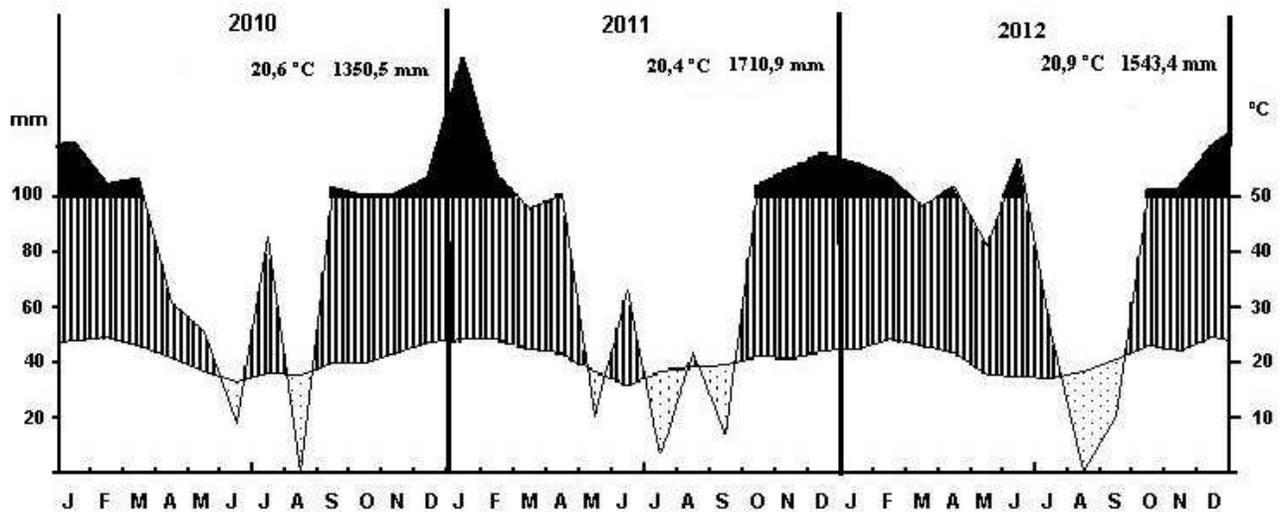
Os dados climáticos (precipitação e temperatura) foram obtidos da Estação Experimental de Jundiaí, localizada a 8 km da área de estudo, numa altitude de 710 m. Os dados de temperatura foram ajustados para a área de estudo, subtraindo 0,6°C a cada 100 m de elevação (Ogden & Powell, 1979). Dessa forma, para as áreas de estudo, com aproximadamente 900 m de altitude, foram subtraídos 1,2°C dos dados originais. Os dados de precipitação correspondem ao do posto meteorológico, o qual foi utilizado para caracterizar o clima da Serra utilizando-se como modelo o Diagrama Climático segundo Walter e Lieth (1968).

Durante os dois primeiros anos de estudo (2010 e 2011) o padrão sazonal foi marcante na Serra do Japi, com período chuvoso no verão e seco no inverno, no entanto o ano de 2012 foi atípico, apresentando período chuvoso mais longo, com pico superúmido no mês de junho (Figura 3).





**Fig. 2.** Trilhas da Serra do Japi localizadas na APA Jundiaí-SP. Áreas circuladas em vermelho referem-se às áreas de estudo, sendo que o estudo foi desenvolvido inicialmente na Área 1 entre março de 2010 a junho de 2011 e posteriormente na Área 2 entre julho de 2011 a julho de 2012.



**Fig. 3.** Diagrama Climático da Serra do Japi – Jundiá/SP, baseado em dados meteorológicos coletados pela Estação Experimental de Jundiá, entre os anos de 2010 e 2012. A área com pontos representa períodos com baixa umidade. A área hachurada indica períodos úmidos (taxa de precipitação excede taxa potencial de evaporação). A área preta se refere a períodos superúmidos (>100 mm).

## 2. Fenologia de *Trichogoniopsis adenantha*

Para estudar a fenologia de *T. adenantha* no campo, foram vistoriadas 25 indivíduos, ao longo da trilha, a cada mês, entre abril de 2010 e julho de 2012. Em cada planta foi registrado o número de ramos vegetativos e reprodutivos, número de capítulos por ramos e suas respectivas fenofases.

Segundo a classificação descrita por Almeida (1997) e Romero (2001), os capítulos podem ser categorizados em cinco fenofases: (F1) botão fechado, muito pequeno, as brácteas recobrem todo o botão; (F2) botão aberto, em que as flores estão expostas, mas todas fechadas (pré-antese); (F3) o capítulo tem suas flores abertas e os estigmas estão longos e de cor róseo-azulada (fase de antese e fecundação); (F4) nesta fase o capítulo tem as flores já amareladas e os estigmas começam a perder a turgescência, ficando caídos (fase de desenvolvimento do fruto); (F5) o capítulo está maduro e seco, iniciando a fase de dispersão (Figura 4). Este registro foi feito *in situ*.



**Fig. 4.** Ramos reprodutivos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) com capítulos em diferentes fenofases na Serra do Japi – Jundiaí/SP. **A.** Capítulos em fenofase 1 (parte inferior), fenofase 2 (parte superior) e fenofase 3 (ao centro); **B.** Capítulos em fenofase 4.

Essas diferentes fenofases num mesmo ramo ocorrem porque esta planta possui desenvolvimento dessincronizado. Em média o tempo de desenvolvimento de um capítulo é de 32 dias e são produzidos pouco mais de sete capítulos por ramo (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005).

Esses dados são importantes também para analisar a disponibilidade de sítios de oviposição para os herbívoros endófagos, que o fazem em capítulos fechados (F1) (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004a), e os capítulos maduros (F4) refletem a disponibilidade de capítulos num passado próximo, e isso interfere na frequência de ataque dos endófagos.

Os dados da fenologia da planta foram correlacionados com a precipitação e temperatura utilizando-se análises de defasagens temporais com até três meses de atraso (*time lag*), para verificar se ocorreram ou não de forma sincronizada com os eventos climáticos, utilizando Correlação de Spearman (Sokal & Rohlf, 1994; Zar, 1998; Romero & Vasconcellos-Neto, 2003), assim como estatística circular para se determinar os picos dos eventos e o Teste de Rayleigh para analisar a uniformidade dos dados (e.g. Morellato *et al.*, 2010).

### 3. Dinâmica populacional dos herbívoros endófagos e de seus parasitoides

Os estudos das variações populacionais dos herbívoros endófagos e seus parasitoides foram feitos com base em suas abundâncias relativas em amostras de capítulos de *T. adenantha*.

Para a obtenção de insetos endófagos e parasitoides, foram coletadas amostras de capítulos em fenofase F4, que é a fase do capítulo em que estes insetos praticamente completaram seu estágio larval e em breve irão emergir da pupa (Almeida, 1997). As coletas foram realizadas nas margens da estrada nas proximidades da Base Ecológica, mensalmente no período de dois anos e quatro meses, onde foram amostradas plantas ao acaso, conforme se caminhava na trilha, na razão de 20 a 30 plantas/mês, sendo retirados de cada planta em média 10 capítulos. Para cada amostra, os capítulos foram individualizados em cápsulas de gelatina, devidamente etiquetados e mantidos em laboratório para posterior análise dos adultos que emergiram, fossem eles herbívoros endófagos ou parasitoides.

A inspeção das amostras de capítulos foi feita a cada dois dias, sendo mantidas por aproximadamente 40 dias (ou período equivalente à emergência dos adultos), para que grande parte dos insetos vivos pudesse completar seus estágios imaturos e emergir. Estes insetos foram fixados em álcool 70% para posterior identificação, com o auxílio de taxonomistas especialistas para que fosse possível chegar ao nível taxonômico mais baixo.

#### 3.1. Dinâmica populacional dos herbívoros endófagos

Os principais herbívoros endófagos de *T. adenantha* são *Melanagromyza neotropica* (Diptera, Agromyzidae) e *Trupanea* sp. (Diptera, Tephritidae), além de uma espécie de *Xanthaciura* (Diptera, Tephritidae) que é encontrada com menor frequência (Almeida, 1997; Romero, 2001). Como as

duas moscas endófagas, *Trupanea* sp. e *M. neotropica*, são mais abundantes e frequentemente atacadas por espécies de parasitoides, receberam maior ênfase nesse estudo (Figura 5).

A identificação do agromizídeo foi feita por Marina R. Braun (Programa de Pós Graduação de Ecologia da UNICAMP), esta espécie de *Melanagromyza* também foi registrada em ambientes de Cerrado no estado de São Paulo por Braun *et al.* (2008) em outras espécies da tribo Eupatoriae, estes autores apontaram que *M. neotropica* possui hábito alimentar especializado.

Entretanto, para *Trupanea* não foi possível chegar em espécie, mas foi considerada como semelhante a *Trupanea paradaphne* (Hering, 1953) por Allen L. Norrbom (USDA). Garcia *et al.* (2002) também registraram ocorrência dessa espécie em Santa Catarina. Segundo Norrbom (*informação pessoal*), a identificação das espécies de *Trupanea* é extremamente difícil e a fauna neotropical carece de uma revisão taxonômica adequada, pois o gênero *Trupanea* é um dos maiores entre os Tephritinae, sendo registradas 220 espécies, 80 das quais na região neotropical (Norrbom, 2002).

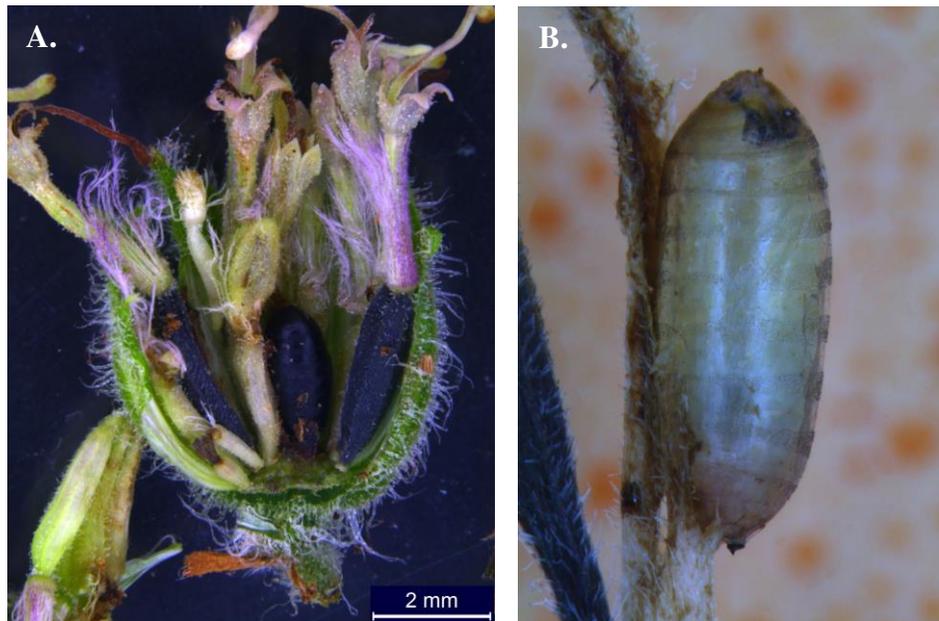
Para estudar a dinâmica populacional dessas moscas e obter os dados da abundância relativa, foi contado o número de insetos de cada espécie que emergiu de cada capítulo. Em casos de ausência de adultos, as pupas foram contadas e identificadas conforme as características descritas por Almeida (1997), sendo que *Trupanea* sp. possui pupa de cor preta e opaca, e *M. neotropica* possui pupa clara (cor creme) e translúcida (Figura 6).

Para os dados de flutuação sazonal dos endófagos, calculou-se a abundância relativa através da razão do número de indivíduos observados pelo número total de capítulos em cada mês (número de indivíduos/número de capítulos – esforço amostral) durante os dois anos e quatro meses de estudo. Para obter a abundância absoluta dos endófagos foi estimado o número de indivíduos pela disponibilidade de capítulos F4 em cada mês ((número de indivíduos/número de capítulos)\*número

de capítulos F4). A taxa de infestação pelas moscas foi representada pela média das amostras de cada mês. Foi obtido um valor médio mensal baseado na taxa de ataque de cada planta.



**Fig. 5.** Insetos adultos dos herbívoros endófagos de capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) na Serra do Japi, Jundiaí-SP. **A.** *Trupanea* aff. *paradaphne* (Diptera: Tephritidae); **B.** *Melanagromyza neotropica* (Diptera: Agromyzidae).



**Fig. 6.** Pupários dos herbívoros endófagos de capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) na Serra do Japi, Jundiaí-SP. **A.** Pupário de *Trupanea* aff. *paradaphne* (Diptera: Tephritidae) ao centro do capítulo; **B.** Pupário de *Melanagromyza neotropica* (Diptera: Agromyzidae).

Para verificar se houve efeito de diluição dos endófagos pela disponibilidade de capítulos, foi feita a regressão linear entre a abundância relativa dos endófagos em relação a quantidade de capítulos F4 coletados, que variou entre os meses. Com isso, foi possível verificar se a abundância dos endófagos foi dependente da disponibilidade de capítulos. O esperado seria que quanto maior a disponibilidade de capítulos, menor a densidade de endófagos por capítulo e vice-versa.

As abundâncias relativas das moscas endófagas foram correlacionadas com as variáveis climáticas (precipitação e temperatura) e fenologia da planta utilizando-se análises de defasagens temporais (*time-lag*) com até três meses de atraso para verificar se os eventos ocorreram ou não de forma sincronizada, aplicando-se o teste de Correlação de Spearman (veja Sokal & Rohlf, 1994; Zar, 1998; Romero & Vasconcellos-Neto, 2003) assim como estatística circular, para se determinar os picos dos eventos e o Teste de Rayleigh para analisar a uniformidade dos dados (e.g. Morelato *et al.*, 2010).

### 3.2. Dinâmica populacional dos parasitoides associados a *Trichogoniopsis adenantha*

Os parasitoides presentes neste sistema tritrófico da planta *T. adenantha* atacam duas moscas endófagas, *Trupanea* sp. e *M. neotropica*, que são frequentes nesta planta. A dinâmica populacional desses parasitoides foi determinada com base no número de insetos (adultos) de cada espécie que emergiu dos capítulos. A flutuação sazonal foi determinada pela variação na taxa de parasitismo dos herbívoros endófagos, e para isso calculou-se a abundância relativa através da razão do número de indivíduos observados pelo número total de capítulos em cada mês (número de indivíduos/número de capítulos – esforço amostral) durante os dois anos e quatro meses de estudo. Para obter a abundância absoluta dos parasitoides foi estimado o número de indivíduos pela disponibilidade de capítulos F4 em cada mês ((número de indivíduos/número de capítulos)\*número de capítulos F4). A

taxa de ataque dos parasitoides foi representada pela média das amostras de cada mês. Foi obtido um valor médio mensal baseado na taxa de ataque de cada planta.

Para verificar se houve efeito de diluição dos parasitoides pela disponibilidade de capítulos, foi feita a regressão linear entre a abundância relativa dos parasitoides em relação a quantidade de capítulos F4 coletados, que variou entre os meses. Com isso, foi possível verificar se a abundância dos parasitoides foi dependente da disponibilidade de capítulos. O esperado seria que quanto maior a disponibilidade de capítulos, menor a densidade de parasitoides por capítulo e vice-versa.

As abundâncias relativas dos parasitoides foram correlacionadas com as variáveis climáticas (precipitação e temperatura), fenologia da planta e abundância dos seus hospedeiros, utilizando-se análises de defasagens temporais (*time lag*) com até três meses de atraso para verificar se os eventos ocorreram ou não de forma sincronizada, aplicando-se o teste de Correlação de Spearman (veja Sokal & Rohlf, 1994; Zar, 1998; Romero & Vasconcellos-Neto, 2003), assim como estatística circular, para se determinar os picos dos eventos e o Teste de Rayleigh para analisar a uniformidade dos dados (e.g. Morelato *et al.*, 2010).

As relações de especificidade foram analisadas, assim como parâmetros sobre suas biológicas. Foram feitas observações *in situ* para verificar em que fase do desenvolvimento do botão o parasitoide ovipõe. Estes capítulos foram levados para o laboratório para serem dissecados e determinar qual a fase em que o herbívoro possivelmente foi parasitado.

#### 4. Dissecção dos capítulos

Após a emergência dos adultos e dissecção dos capítulos, o número de sementes fertilizadas (coloração de cinza a preto) e não fertilizadas (coloração branca a creme) foram contadas para comparar os danos de larvas endófagas parasitadas e não parasitadas na quantidade de sementes

formadas e fecundação das sementes, além de analisar a diferença entre flores que foram fertilizadas e não fertilizadas em capítulos intactos, com endófagos e/ou parasitoides.

Para analisar os efeitos de larvas endófagas parasitadas e não parasitadas na aptidão da planta foram utilizados os dados em que havia apenas um indivíduo em cada capítulo, tanto de endófago como de parasitoide. Os dados de capítulos em que havia co-ocorrência interespecífica não foram considerados porque não permitem uma estimativa exata da intensidade dos danos causados pelas larvas endófagas, estejam elas parasitadas ou não (e.g. Vasconcellos-Neto & Romero, 2005).

Nos três anos de estudo (2010, 2011 e 2012), algumas plantas tiveram somente capítulos intactos ou capítulos infestados por endófagos, portanto, estes dados foram removidos, para não afetar o equilíbrio dos dados, como recomendado por Underwood (1997) (e.g. Vasconcellos-Neto & Romero, 2004a).

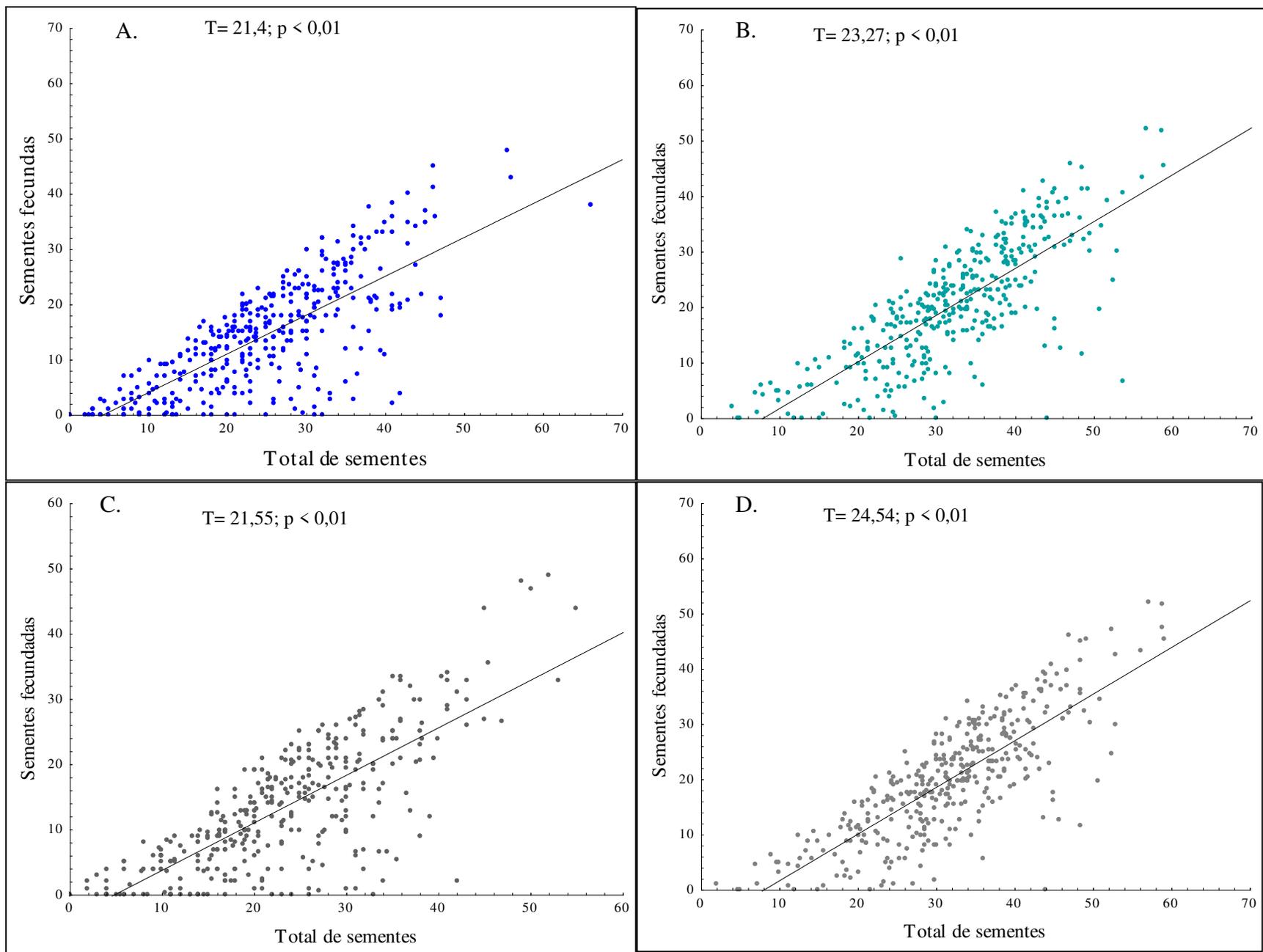
Primeiramente, como havia duas variáveis resposta no sistema, total de sementes e total de sementes fecundadas, foi analisada a colinearidade entre elas para verificar se havia correlação significativa (Figura 7). Por serem altamente correlacionadas, apenas uma variável foi utilizada nas análises para simplificação, sendo utilizado o total de sementes fecundadas, pois demonstra com maior clareza o efeito dos indivíduos na aptidão da planta, ou seja, efeitos diretos (endófagos) e indiretos (parasitoides) na maturação e fecundação das sementes.

Para análise dos dados foi utilizado um GLM (General Linear Model) com uma variável resposta contínua: (1) Média de Sementes Fecundadas; e quatro variáveis preditoras categóricas: (1) Ano; (2) Mês; (3) Planta (bloco); (4) presença/ausência de endófagos e/ou parasitoides na planta. A planta foi considerada em blocos aleatorizados, para isso foram utilizadas médias, a fim de diminuir a variação entre os dados. O arranjo das variáveis preditoras categóricas foi (1) planta como bloco aleatorizado que continha os três níveis do tratamento presença/ausência de endófago e/ou parasitoide; (2) planta

aninhada em mês; (3) mês aninhado em ano (Quinn & Keough, 2002; Bellgrove *et al.*, 1997; Caselle & Warner, 1996).

O testes de premissa do GLM utilizados para testar a normalidade dos dados foi Shapiro-Wilk (Tabela 1), sendo que apenas o tratamento com parasitoides não apresentou distribuição normal, e para testar a homogeneidade das variâncias entre os níveis de tratamento foi utilizado o Teste de Levene (Tabela 2) (Quinn & Keough, 2002). O teste *a posteriori* utilizado para analisar as diferenças entre os meses foi o Teste de Tukey (em Apêndices).

Os dados climáticos (precipitação e temperatura), das moscas endófagas, parasitoides e de sementes fertilizadas foram correlacionados entre si utilizando-se análises de defasagens temporais (*time lag*) com até três meses de atraso para verificar se os eventos ocorreram ou não de forma sincronizada, através da Correlação de Spearman (veja Sokal & Rohlf, 1994; Zar, 1998; Romero & Vasconcellos-Neto, 2003), assim como estatística circular, para se determinar o pico de produção de sementes fertilizadas e o Teste de Rayleigh para analisar a uniformidade dos dados (Morellato *et al.*, 2010).



**Fig. 7.** Resultados da colinearidade entre as variáveis resposta, total de sementes e sementes fecundadas, em capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) em relação às variáveis predictoras: **A.** Presença de endósporos; **B.** Ausência de endósporos; **C.** Presença de parasitoides e; **D.** Ausência de parasitoides.

**Tabela 1.** Resultados do teste *a priori* de normalidade dos dados utilizando o Teste Shapiro-Wilk para as variáveis presença/ausência de endófagos e /ou parasitoides.

Teste de Normalidade –Shapiro-Wilk		
	Estatística do Teste	p
Endófagos	0,998	0,577
Parasitoides	0,996	<b>0,033</b>
Endófagos e Parasitoides	0,997	0,31

**Tabela 2.** Resultados do teste *a priori* de homogeneidade dos dados utilizando o Teste de Levene para as variáveis presença/ausência de endófagos e /ou parasitoides.

Teste de Homogeneidade – Levene			
	F	gl	p
Endófagos	1,147	363	0,191
Parasitoides	1,183	365	0,109
Endófagos e Parasitoides	0,712	---	0,491

## Resultados

### - Fenologia de *Trichogoniopsis adenantha*

No período de estudo houve sazonalidade em *T. adenantha*, apesar dos baixos valores do vetor médio ( $r$ ), que variaram de 0,073 a 0,397. Tanto os ramos vegetativos e reprodutivos, como as fenofases dos capítulos apresentaram valor significativo do vetor médio, indicando que existe pico de produção, apesar de ocorrerem o ano todo (Tabela 3 e Figura 8).

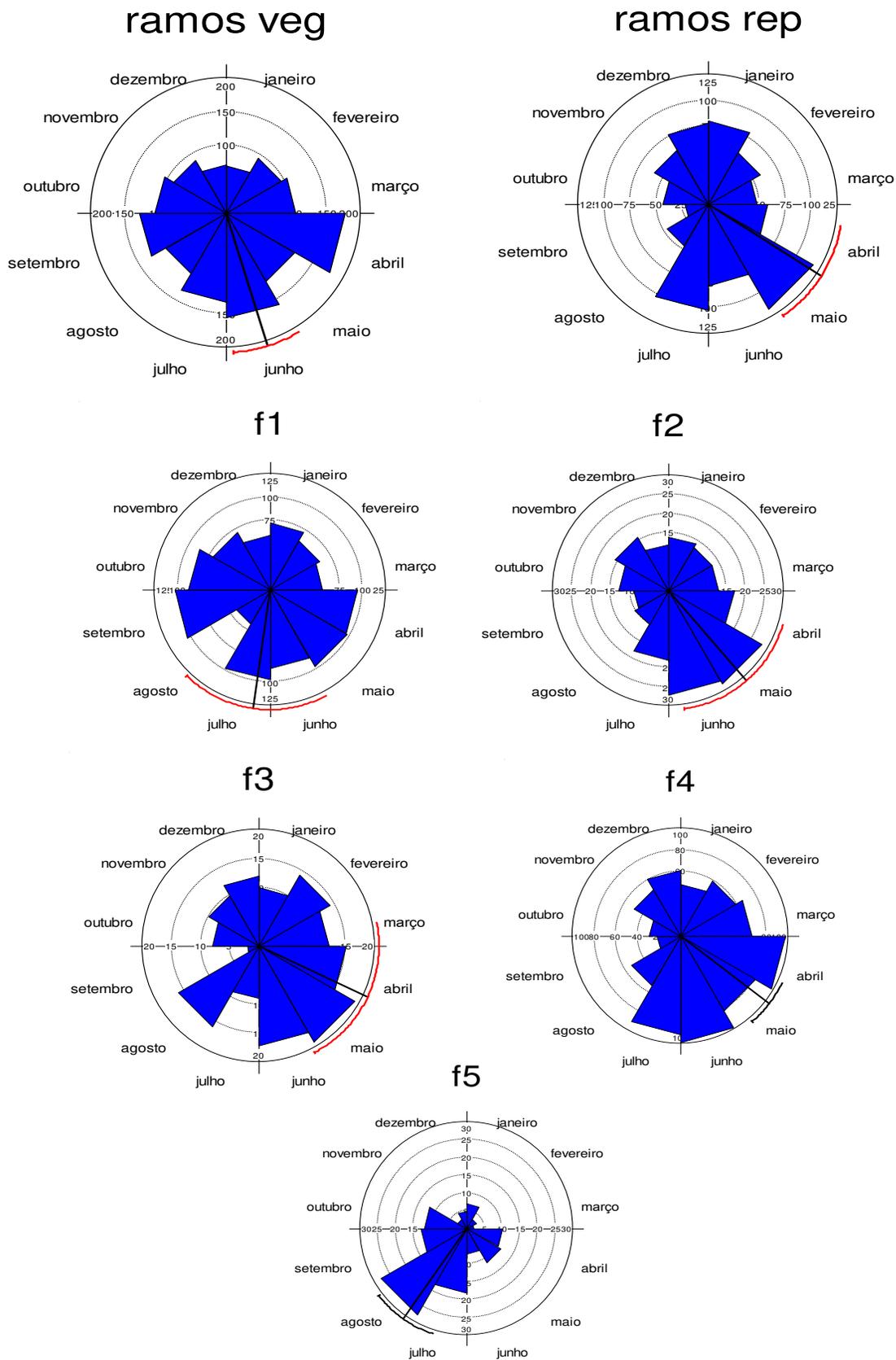
A proporção de ramos vegetativos e reprodutivos de *T. adenantha* variou durante o período de estudo. Os períodos de maior produção de ramos vegetativos ocorreram entre julho e novembro de 2010 e entre janeiro e julho de 2012, com pico de produção no mês de junho. No geral, ramos vegetativos foram mais abundantes que ramos reprodutivos, exceto nos meses de janeiro, maio, julho e dezembro de 2011, quando os ramos reprodutivos atingiram maior abundância, apresentando pico no

mês de maio (Figura 8, 9 e Tabela 3).

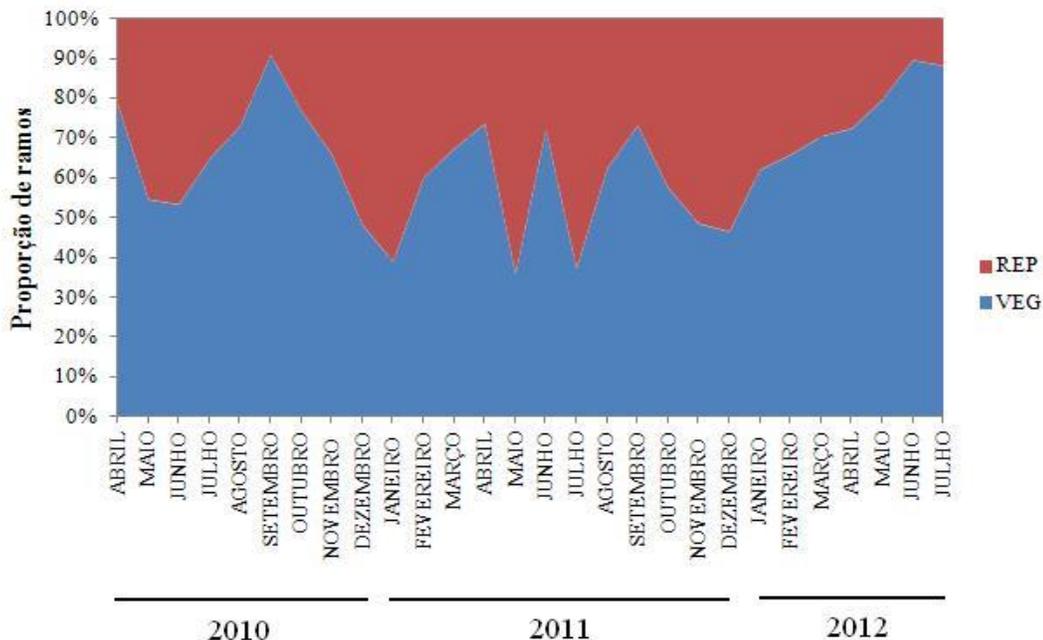
A produção de capítulos ocorreu o ano todo, mas com diferentes proporções nas respectivas fenofases. A proporção de capítulos F1 produzidos foi alta em setembro de 2010 e julho de 2012, enquanto que, nos outros meses, as proporções de capítulos F1 e F4 foram praticamente equivalentes (Figura 10). Entretanto, o pico de produção desses capítulos ocorreu em meses diferentes, sendo o pico de F1 no mês de julho, variando entre junho e agosto, e o pico de F4 no mês de maio, com variação entre abril e maio (Tabela 3 e Figura 8).

**Tabela 3.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade na fenologia de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiaí/SP. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio ( $\mu$ ).

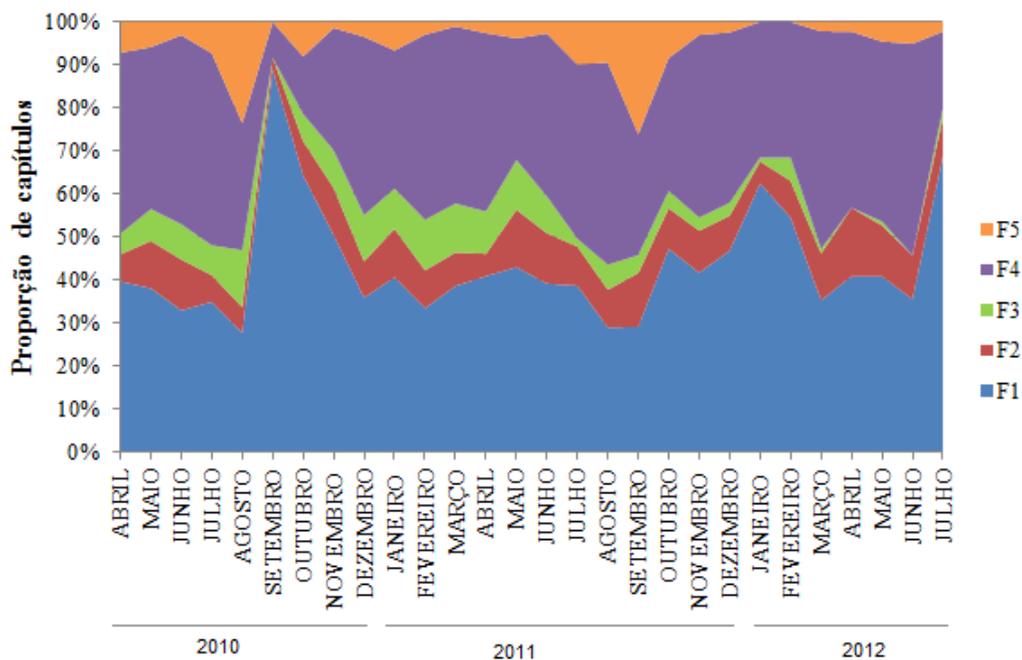
	Ramos Vegetativos	Ramos Reprodutivos	FENOFASES DO CAPÍTULO FLORAL				
			F1	F2	F3	F4	F5
Número de Observações	1345	787	922	190	144	754	119
Vetor Médio ( $\mu$ )	162,558°	122,514°	187,987°	139,405°	115,36°	127,254°	215,145°
Mês correspondente ao Vetor Médio	junho	maio	julho	maio	abril	maio	agosto
Comprimento do Vetor Médio (r)	0,152	0,119	0,073	0,173	0,178	0,223	0,397
Intervalo de Confiança de 95% (-/+) para o Vetor Médio ( $\mu$ )	148,369° (junho)	98,902° (abril)	152,015° (junho)	106,407° (abril)	78,517° (março)	114,426° (abril)	197,588° (julho)
	176,748° (junho)	146,125° (maio)	223,96° (agosto)	172,402° (junho)	152,204° (maio)	140,082° (maio)	232,703° (agosto)
Teste de Rayleigh (Z)	30,966	11,234	4,862	5,706	4,573	37,369	18,785
Teste de Rayleigh (p)	< 0,001	< 0,001	0,008	0,003	0,01	< 0,001	< 0,001



**Fig. 8.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade na fenologia de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. REP = Ramos Reprodutivos; VEG = Ramos Vegetativos; F1= Capítulo em fenofase 1; F2= Capítulo em fenofase 2; F3= Capítulo em fenofase 3; F4= Capítulo em fenofase 4 e; F5= Capítulo em fenofase 5 (Intervalo de Confiança de 95%).



**Fig. 9.** Fenograma da proporção de ramos vegetativos e reprodutivos de *Trichogoniopsis adenantha*, no período de abril de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiaí/SP. REP = Ramos Reprodutivos; VEG = Ramos Vegetativos.



**Fig. 10.** Fenograma da proporção de capítulos florais de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de abril de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiaí/SP. F1= Capítulo em fenofase 1; F2= Capítulo em fenofase 2; F3= Capítulo em fenofase 3; F4= Capítulo em fenofase 4 e; F5= Capítulo em fenofase 5 (descrição das fenofases vide Metodologia).

As proporções dos capítulos em fenofase F2, F3 e F5 foram mais homogêneas (variaram menos) durante o tempo, mas foram menos frequentes do que as outras fases de desenvolvimento do capítulo. Apesar da baixa frequência de capítulos em fenofase F3 e F5, é possível observar que os capítulos em fenofase F3 atingiram maiores proporções de maio a agosto de 2010 e de dezembro a maio de 2011, com pico no mês de abril e; os capítulos em fenofase F5 atingiram maiores proporções nos meses de agosto de 2010 e setembro de 2011, com pico no mês de agosto (Figura 8, 10 e Tabela 3).

Embora ocorra variação sazonal na proporção de ramos vegetativos e reprodutivos, não houve relação com a precipitação e temperatura. Entretanto, os capítulos F1 apresentaram relação positiva com a precipitação no tempo zero (mesmo mês), porém não apresentaram relação com a temperatura. Os capítulos F2 não apresentaram relação com precipitação, entretanto apresentaram relação negativa com a temperatura com dois meses de defasagem temporal. Os capítulos F3 foram exceção, pois não apresentaram relação com a precipitação nem com a temperatura. Os capítulos F4 não apresentaram relação com precipitação, entretanto, apresentaram relação positiva com a temperatura apenas com três meses de defasagem temporal. Já os capítulos em fenofase F5 apresentaram relação negativa com a precipitação e temperatura em até dois meses de defasagem temporal (Tabela 4).

**Tabela 4.** Correlação de Spearman para ramos vegetativos e reprodutivos e capítulos em diferentes fenofases de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) em relação à precipitação e temperatura, com até três meses de defasagem temporal, no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiáí/SP. T0= tempo real; T1= tempo com um mês de atraso; T2= tempo com dois meses de atraso e; T3= tempo com três meses de atraso. (**p<0,05**).

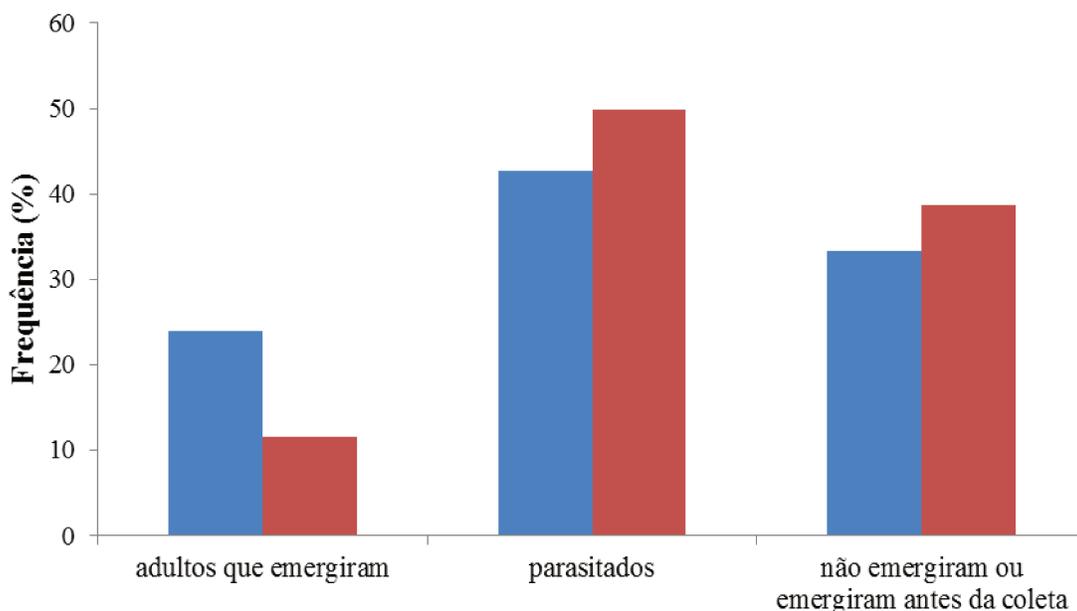
	TIME-LAG	PRECIPITAÇÃO		TEMPERATURA	
		r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p
RAMOS VEGETATIVOS	T0	-0,109	0,581	-0,273	0,16
	T1	-0,113	0,576	-0,197	0,324
	T2	0,024	0,909	-0,028	0,891
	T3	0,092	0,663	0,054	0,798
RAMOS REPRODUTIVOS	T0	0,098	0,619	0,262	0,177
	T1	0,107	0,594	0,184	0,359
	T2	-0,038	0,853	0,012	0,953
	T3	-0,108	0,608	-0,067	0,751
CAPÍTULO EM FENOFASE F1	T0	<b>0,415</b>	<b>0,028*</b>	0,189	0,334
	T1	0,322	0,101	0,067	0,738
	T2	0,138	0,500	-0,000	0,999
	T3	-0,038	0,854	-0,091	0,665
CAPÍTULO EM FENOFASE F2	T0	0,075	0,706	0,208	0,288
	T1	0,166	0,406	-0,101	0,616
	T2	-0,274	0,176	<b>-0,385</b>	<b>0,052</b>
	T3	-0,232	0,265	-0,271	0,19
CAPÍTULO EM FENOFASE F3	T0	-0,177	0,368	-0,063	0,752
	T1	-0,212	0,289	-0,129	0,52
	T2	-0,213	0,297	-0,177	0,388
	T3	-0,283	0,17	-0,292	0,157
CAPÍTULO EM FENOFASE F4	T0	0,069	0,728	0,038	0,847
	T1	-0,024	0,905	0,157	0,434
	T2	0,239	0,239	0,352	0,078
	T3	0,244	0,241	<b>0,401</b>	<b>0,047</b>
CAPÍTULO EM FENOFASE F5	T0	<b>-0,482</b>	<b>0,009</b>	<b>-0,413</b>	<b>0,029</b>
	T1	<b>-0,485</b>	<b>0,010</b>	<b>-0,423</b>	<b>0,028</b>
	T2	<b>-0,746</b>	<b>&lt; 0,001*</b>	<b>-0,486</b>	<b>0,012*</b>
	T3	-0,32	0,119	-0,224	0,282

- Flutuação populacional dos herbívoros endófagos

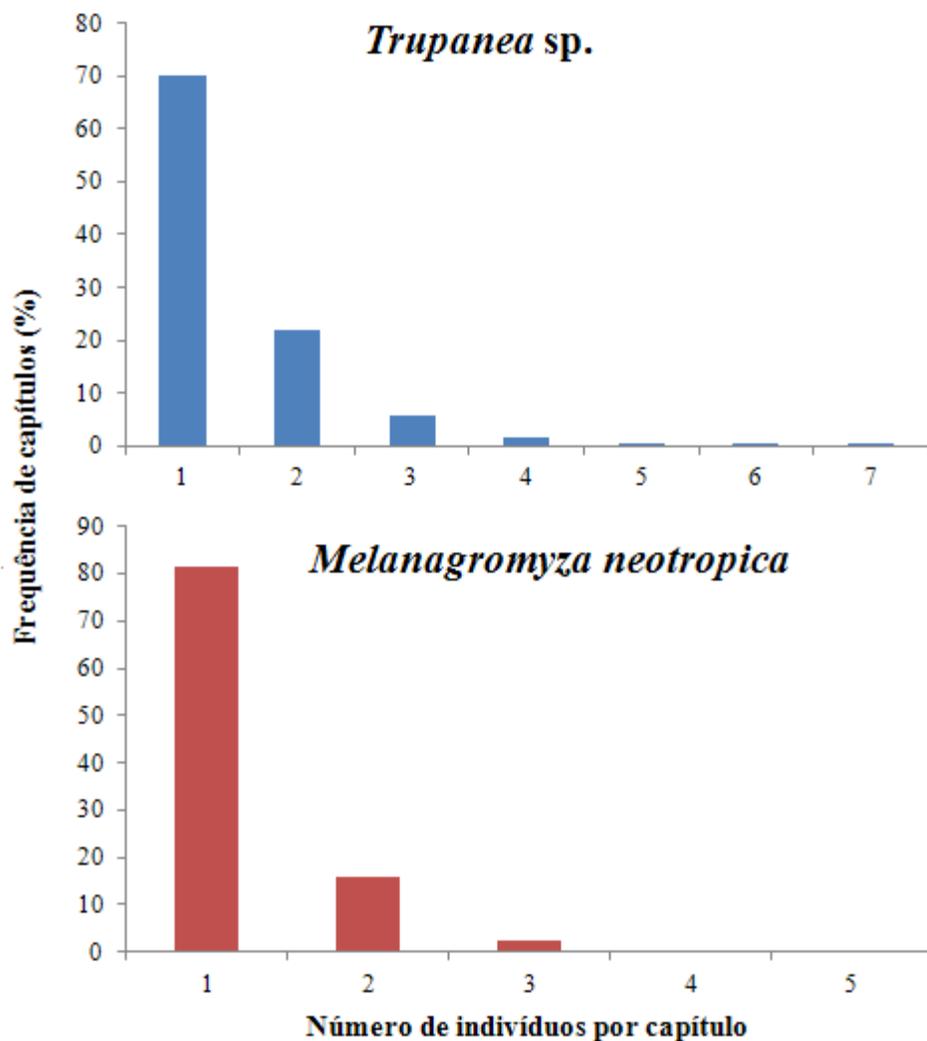
No período de março de 2010 a julho de 2012, foram coletados 6129 capítulos, que variaram entre as plantas, com média de 211,3 capítulos/mês, num total de 631 plantas com média de 21,8

plantas/mês, que variaram entre os meses.

Os capítulos sofreram ataque de 2912 herbívoros endófagos, com pouca diferença de ataque entre eles, sendo 50,27% dos ataques de *Melanagromyza neotropica*, contra 49,73% de *Trupanea* sp. ( $X^2=0,088$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,77$ ). No entanto, a diferença do sucesso de ataque entre os endófagos se dá ao analisar a frequência de endófagos que conseguiram completar o ciclo de desenvolvimento e chegar à fase adulta, sendo de 23,9% de *Trupanea* sp. contra 11,54% de *M. neotropica* ( $X^2=60,833$ ;  $gl=1$ ;  $p<0,001$ ), provavelmente devido a frequência de parasitismo maior em *M. neotropica* do que em *Trupanea* sp., com 49,8% contra 42,75% ( $X^2=8,976$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,003$ ), e maior frequência de desenvolvimento incompleto (mortalidade por outras causas) com 38,66% contra 33,36% ( $X^2=6,567$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,01$ ), respectivamente (Figura 11).



**Fig. 11.** Frequência dos endófagos *Trupanea* sp. (■) e *Melanagromyza neotropica* (■) que atingiram a fase adulta, foram parasitados e que não emergiram (desenvolvimento incompleto) ou emergiram antes do período de coleta em capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP (N=2912).



**Fig. 12.** Frequência de capítulos com um ou mais endófagos (*Trupanea sp.* e *Melanagromyza neotropica*) por capítulo de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiaí/SP (N=2912).

Foram encontrados mais de um endófago por capítulo, sendo que *Trupanea sp.* variou de um a sete indivíduos num único capítulo e *M. neotropica* variou de um a cinco indivíduos ( $G=52,078$ ;  $gl=6$ ;  $p<0,001$ ), porém ambas espécies atacaram mais capítulos intactos para ovipor apenas um ovo em cada capítulo, sendo 70,1% de *Trupanea sp.* contra 81,4% de *M. neotropica* (Figura 12).

As populações dos endófagos ocorrem o ano todo, assim como a planta hospedeira *T. adenantha*,

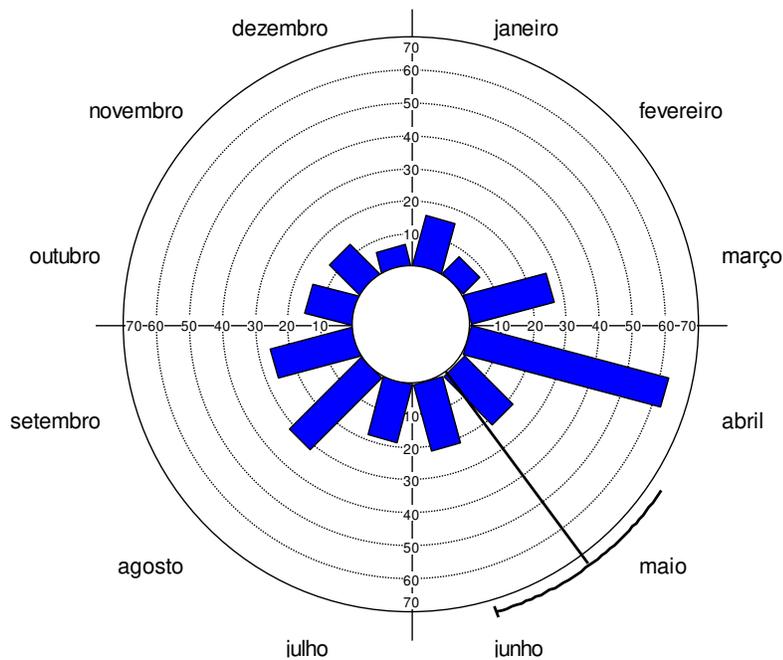
contudo também apresentam picos populacionais e são, portanto, consideradas populações sazonais. A população de *Trupanea* sp. apresentou pico populacional no mês de maio, apesar do baixo valor de  $r$  ( $r=0,24$ ), variando entre os meses de maio e junho (Tabela 5 e Figura 13). Atingiram maiores proporções em maio de 2010 e abril de 2012 (início do período seco), e menores proporções em fevereiro de 2011 e de dezembro a fevereiro de 2012 (período chuvoso) (Figura 14).

A população de *M. neotropica* apresentou pico populacional no mês de dezembro, apesar do baixo valor do vetor médio ( $r=0,173$ ), variando entre os meses de novembro e janeiro (Tabela 5 e Figura 13). Embora tenha apresentado oscilações populacionais diferentes de um ano para outro, uma vez que atingiu maiores proporções em outubro de 2010 (período seco) e, posteriormente, manteve altas proporções no período de dezembro a janeiro de 2012 (período chuvoso) (Figura 14).

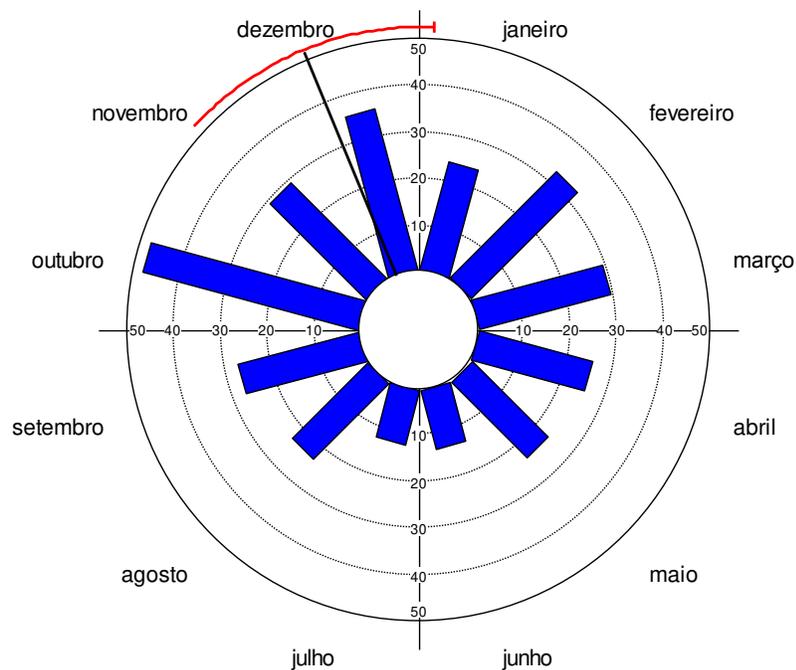
**Tabela 5.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade nas populações de moscas endófitas, *Trupanea* sp. e *Melanagromyza neotropica*, em capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio ( $\mu$ ).

	<i>Trupanea</i> sp.	<i>Melanagromyza neotropica</i>
Número de Observações	263	321
Vetor Médio ( $\mu$ )	143,493°	337,564°
Mês correspondente ao Vetor Médio	maio	Dezembro
Comprimento do Vetor Médio ( $r$ )	0,24	0,173
Intervalo de Confiança de 95% (-/+ para o Vetor Médio ( $\mu$ ))	123,425° (maio)	312,205° (novembro)
	163,561° (junho)	2,924° (janeiro)
Teste de Rayleigh (Z)	15,203	9,66
Teste de Rayleigh (p)	<0,001	<0,001

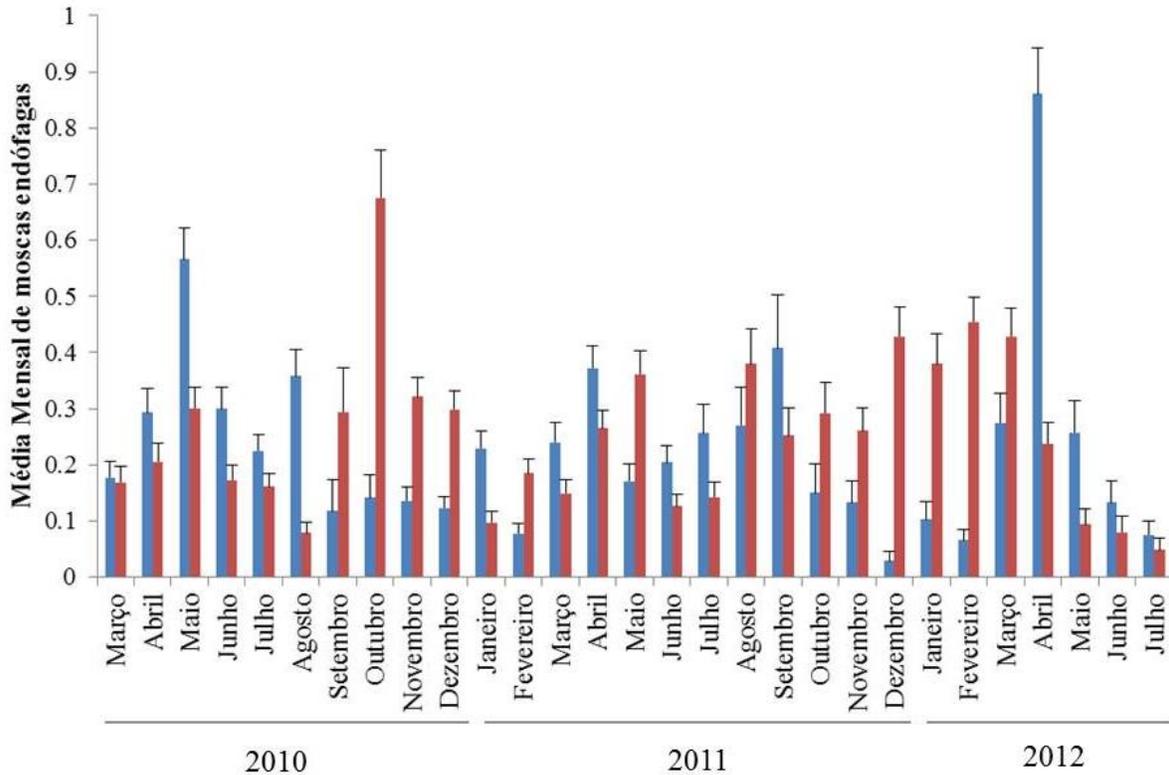
## *Trupanea* sp.



## *Melanagromyza neotropica*



**Fig. 13.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade nas populações de moscas endófitas, *Trupanea* sp. e *Melanagromyza neotropica*, em capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP (Intervalo de Confiança de 95%). 32



**Fig. 14.** Variação sazonal das populações das moscas endófitas, *Trupanea* sp. (■) e *Melanagromyza neotropica* (■), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiáí/SP (Média±EP).

Ambas as populações de endófitas foram abundantes na estação fria e seca, sendo que no ano de 2010, atingiram maiores abundâncias em momentos diferentes, onde *Trupanea* sp. atingiu seu máximo no mês de maio e *M. neotropica* no mês de outubro. No entanto, em 2011 as populações pareceram estar sincronizadas, com picos populacionais praticamente no mesmo mês, entre abril e setembro. Entretanto, enquanto a população de *Trupanea* sp. começava a declinar em outubro, a população de *M. neotropica* manteve-se elevada durante todo o período chuvoso, até *Trupanea* sp. atingir sua maior proporção no mês de abril de 2012 e, a partir do mês seguinte, ambas populações começaram a declinar (Figura 14).

A população de *Trupanea* sp. apresentou relação negativa com a taxa de precipitação e não mostrou

relação com a temperatura. Em contrapartida, a população de *M. neotropica* apresentou relação positiva apenas com a temperatura (Tabela 6).

**Tabela 6.** Correlação de Spearman com até três meses de defasagem temporal para os endófagos em relação à precipitação, temperatura e disponibilidade de capítulos F1 e F4, no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. T0= tempo real; T1= tempo com um mês de atraso; T2= tempo com dois meses de atraso e; T3= tempo com três meses de atraso. ( $p < 0,05$ ).

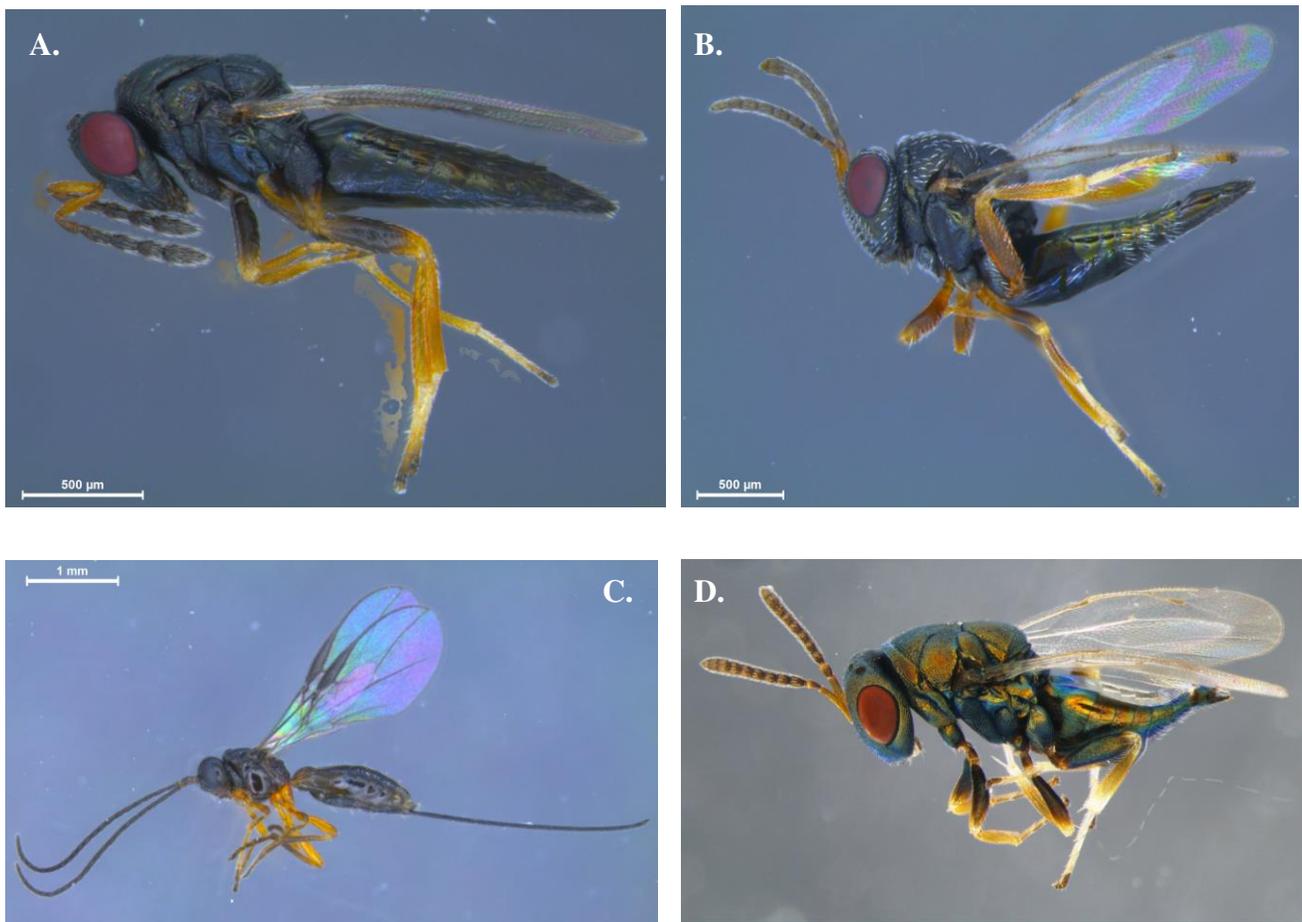
	TIME-LAG	PRECIPITAÇÃO		TEMPERATURA		CAPÍTULOS F1		CAPÍTULOS F4	
		$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
<i>Trupanea</i> sp.	T0	<b>-0,618</b>	<b>&lt;0,001*</b>	-0,113	0,544	<b>-0,551</b>	<b>0,002*</b>	0.244	0.211
	T1	<b>-0,459</b>	<b>0,014</b>	0,183	0,333	<b>-0,391</b>	<b>0,044</b>	<b>0.382</b>	<b>0.049</b>
	T2	-0,124	0,536	0,254	0,183	-0,144	0,484	0.094	0.649
	T3	0,255	0,209	0,301	0,12	0,219	0,292	-0.087	0.680
<i>Melanagromyza neotropica</i>	T0	0,224	0,243	<b>0,433</b>	<b>0,019*</b>	0,335	0,082	-0.173	0.378
	T1	0,114	0,562	0,263	0,176	<b>0,510</b>	<b>0,006*</b>	<b>-0.463</b>	<b>0.015</b>
	T2	0,204	0,308	-0,001	0,998	0,096	0,642	-0.260	0.199
	T3	-0,032	0,878	-0,329	0,100	-0,141	0,501	-0.028	0.893

#### - Parasitoides: diversidade e flutuação populacional

Apesar da alta taxa de ataque de endófagos aos capítulos, muitos foram atacados por diferentes espécies de parasitoides (Tabela 7). Foram coletados 1348 micro-himenópteros, representantes de 11 gêneros, não sendo possível identifica-los até espécie, porque a fauna neotropical ainda não é bem conhecida, não existindo chaves dicotômicas ou revisões desses gêneros abrangendo a Região Neotropical ou mesmo o Brasil. Estes parasitoides representam três Superfamílias de Hymenoptera e aquela com maior riqueza e abundância foi Chalcidoidea, com nove espécies.

A espécie de parasitoide mais abundante foi *Heteroschema* sp. (Pteromalidae), seguido de *Aprostocetus* sp.1 (Eulophidae), *Pteromalus* sp. (Pteromalidae) e *Opius* sp. (Braconidae), com 423, 314, 268 e 247 indivíduos, respectivamente (Figura 15 e Tabela 7). Apenas estas quatro espécies mais abundantes na interação tritrófica foram utilizadas nas análises de flutuação populacional.

No sistema *T. adenantha* – herbívoros endófagos – parasitoides, *Aprostocetus* sp.1 e *Opius* sp. são especialistas em *M. neotropica* e *Pteromalus* sp é especialista em *Trupanea* sp., enquanto que *Heteroschema* sp. ataca tanto *Trupanea* sp. quanto *M. neotropica*. Entretanto, *Heteroschema* sp. atacou mais *Trupanea* sp. do que *M. neotropica*, com 76,36% e 23,64%, respectivamente ( $X^2=117.563$ ;  $gl=1$ ;  $p<0,001$ ).



**Fig. 15.** Indivíduos das quatro espécies de parasitoides mais abundantes na interação tritrófica no sistema *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) coletados no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. **A.** *Aprostocetus* sp.1 (Eulophidae); **B.** *Heteroschema* sp. (Pteromalidae); **C.** *Opius* sp. (Braconidae) e; **D.** *Pteromalus* sp. (Pteromalidae).

**Tabela 7.** Diversidade de parasitoides de herbívoros endófagos dos capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiáí/SP.

Superfamília	Família	Subfamília	Gênero	Nº Indivíduos	Endófago hospedeiro	
					<i>Trupanea</i> sp.	<i>Melanagromyza neotropica</i>
Chalcidoidea	Eulophidae	Tetrastichinae	<i>Aprostocetus</i> sp.1	314		x
			<i>Aprostocetus</i> sp.2	10		x
		Entedoninae	<i>Horismenus</i> sp.	1		x
		Pteromalidae	Pteromalinae	<i>Heteroschema</i> sp.	423	x
	<i>Pteromalus</i> sp.			268	x	
	<i>Eurydinoteloides</i> sp.			28	x	
	Indeterminado 1			1		x
	Eurytomidae	---	<i>Mauleus</i> sp.	3		x
<i>Eurytoma</i> sp.			2		x	
Cynipoidea	Figitidae	Eucoilinae	Indeterminado 2	51		x
Ichneumonoidea	Braconidae	Opiinae	<i>Opius</i> sp.	247		x
TOTAL			11 espécies	1348	3	9

Foram observadas 30 visitas de parasitoides a capítulos *in situ*. A maior frequência de visitas foi de *Heteroschema* sp. (N=14) e *Aprostocetus* sp.1 (N=10), além de *Pteromalus* sp. (N=4) e *Opius* sp. (N=2). A fenofase do capítulo mais visitada por *Aprostocetus* sp.1 e *Heteroschema* sp. foi a fenofase F4 (N=9 e N=11, respectivamente); *Pteromalus* sp. visitou exclusivamente o capítulo em fenofase F1 (N=4) e *Opius* sp. visitou as fenofases F1 (N=1) e F2 (N=1). Ao dissecar tais capítulos, foi observado que a fase de desenvolvimento do hospedeiro mais atacada por *Aprostocetus* sp.1 foi a fase de pupa (N=4), seguido de larva e pré-pupa (N=2 e N=2, respectivamente); o mesmo foi observado para *Heteroschema* sp. (pupa, N=7; larva, N=2 e; pré-pupa, N=1). *Pteromalus* sp. atacou mais a fase de pré-pupa (N=3) e *Opius* sp. apenas a fase de larva (N=2). Entretanto, nenhum dos adultos que emergiu desses capítulos analisados correspondia aos parasitoides que visitaram tais capítulos.

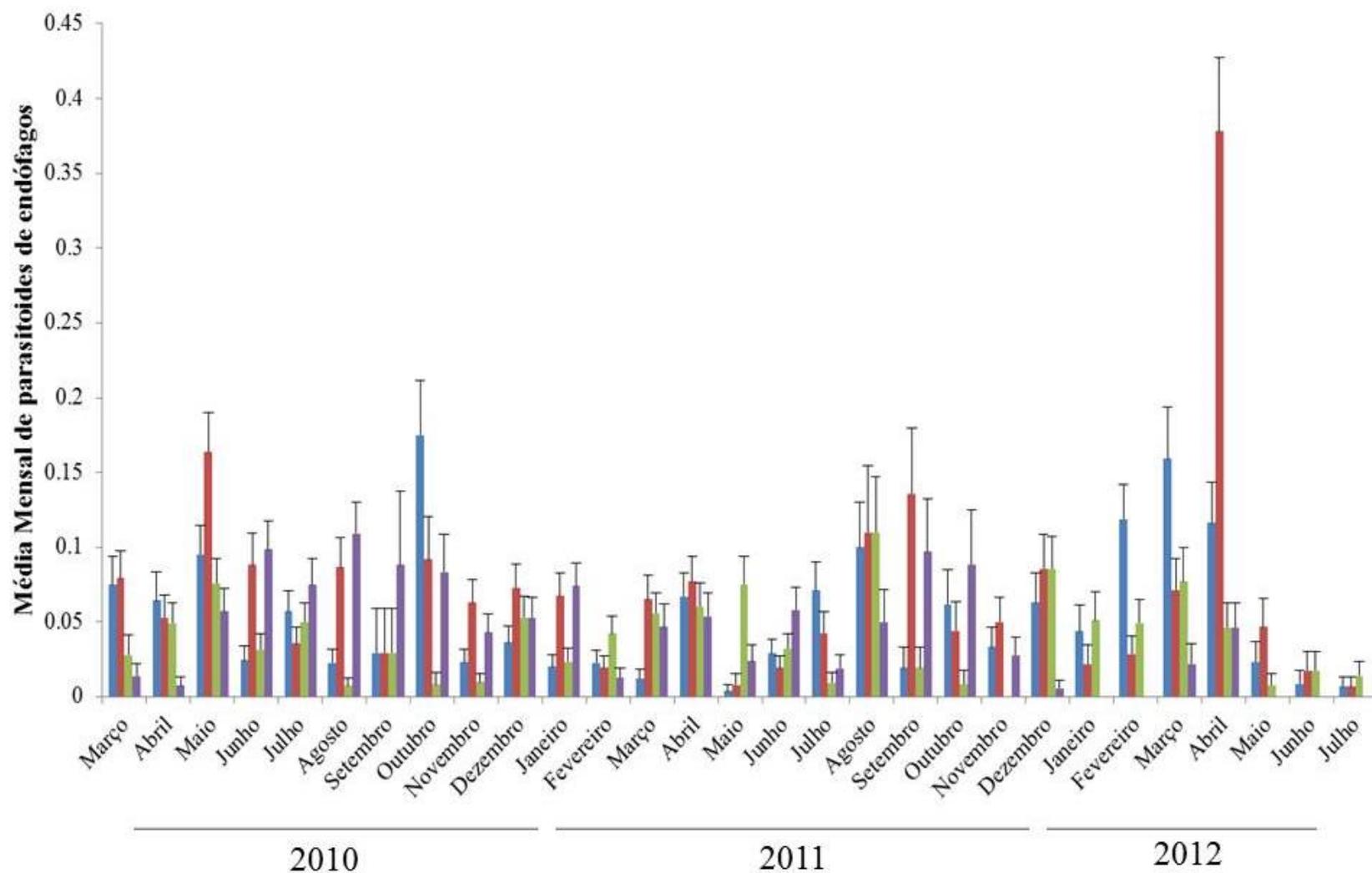
As populações de parasitoides variaram durante o período de estudo, porém nem todos foram observados nos meses analisados. As populações de *Aprostocetus* sp.1 e *Heteroschema* sp. foram observadas em todos os meses, entretanto *Opius* sp. não foi observado apenas no mês de novembro de

2011 e *Pteromalus* sp. não foi observado no meses de janeiro, fevereiro e de maio a julho de 2012 (Figura 16).

A abundância total de parasitoides não apresentou sazonalidade (vetor médio (r) =0,062), assim como *Aprostocetus* sp.1 (vetor médio (r) =0,106), *Heteroschema* sp. (vetor médio (r) =0,08) e *Opius* sp. (vetor médio (r) =0,219). Entretanto, *Pteromalus* sp. foi a única espécie que apresentou sazonalidade (vetor médio (r) =0,308), com pico populacional no mês de setembro, variando entre agosto e outubro, uma vez que manteve-se estável de junho a outubro de 2010 e atingiu maiores proporções novamente em setembro e outubro de 2011 (Figura 16, 17 e Tabela 8).

*Aprostocetus* sp.1 atingiu maiores proporções em outubro de 2010 (período seco) e março de 2012 (final do período chuvoso); *Heteroschema* sp. atingiu sua maior proporção em abril de 2012 e *Opius* sp. atingiu maiores proporções em maio de 2010-11, agosto de 2011 (período seco) e de dezembro a março de 2012 (período chuvoso) (Figura 16).

A população de parasitoides no geral não apresentou relação com a taxa de precipitação, porém apresentou relação negativa com a temperatura com três meses de defasagem temporal (Tabela 9). Foi observado que apenas *Opius* sp. possui relação positiva com a taxa de precipitação e temperatura com dois meses de defasagem temporal. Em contraste, *Pteromalus* sp. possui relação negativa com a taxa de precipitação com um mês de defasagem temporal e relação negativa com a temperatura com três meses de defasagem temporal (Tabela 9).

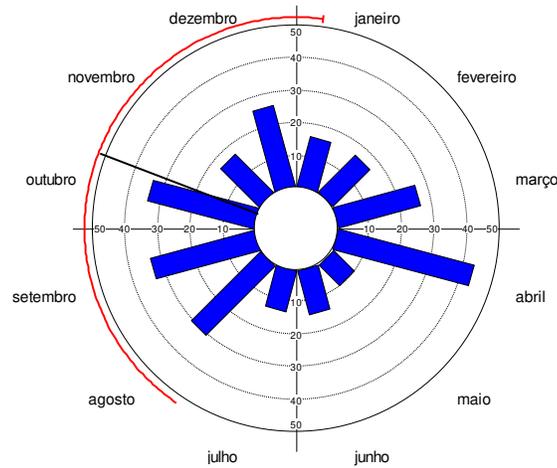


**Fig. 16.** Variação sazonal dos parasitoides das moscas endófagas de capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiaí/SP (Média±EP). Legenda: *Aprostocetus* sp.1 (■); *Heteroschema* sp. (■); *Opius* sp. (■); *Pteromalus* sp. (■).

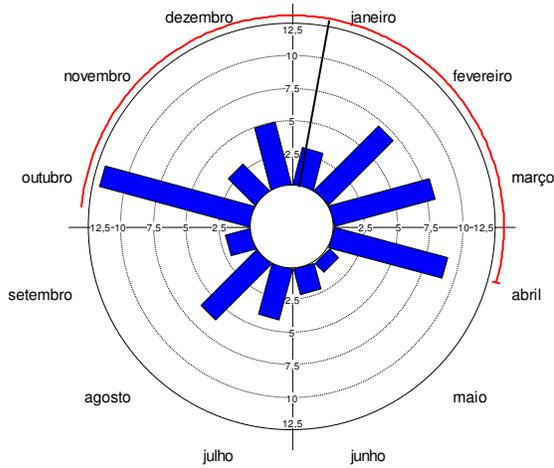
**Tabela 8.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade nas populações de parasitoides de moscas endófagas de capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio ( $\mu$ ).

	<i>Aprostocetus</i> sp.1	<i>Heteroschema</i> sp.	<i>Opius</i> sp.	<i>Pteromalus</i> sp.	Parasitoides total
Número de Observações	62	85	45	52	277
Vetor Médio ( $\mu$ )	10,261°	117,626°	79,302°	246,76°	290,941°
Mês correspondente ao Vetor Médio	Janeiro	abril	março	setembro	outubro
Comprimento do Vetor Médio (r)	0,106	0,08	0,219	0,308	0,062
Intervalo de Confiança de 95% (-/+) para o Vetor Médio ( $\mu$ )	275,21° (outubro)	9,717° (janeiro)	25,994° (janeiro)	211,858° (agosto)	214,512° (agosto)
	105,312° (abril)	225,536° (agosto)	132,609° (maio)	281,662° (outubro)	7,369° (janeiro)
Teste de Rayleigh (Z)	0,694	0,54	2,166	4,927	1,078
Teste de Rayleigh (p)	0,499	0,583	0,114	<b>0,007</b>	0,34

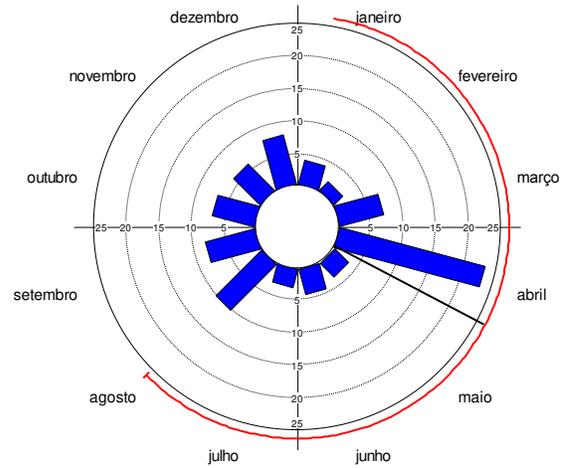
## Parasitoides



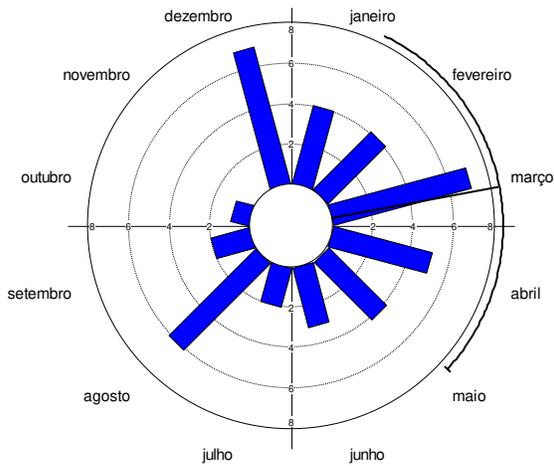
### *Aprostocetus* sp.1



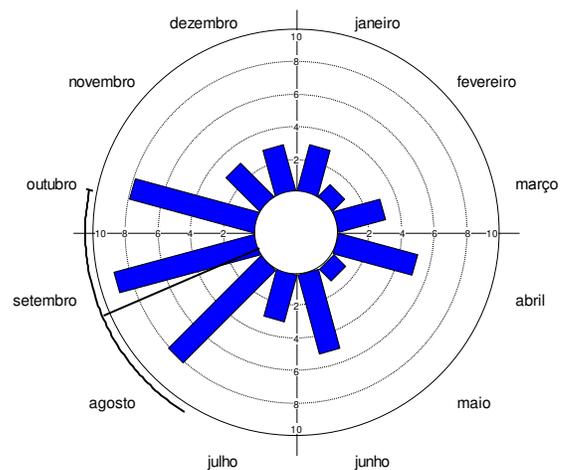
### *Heteroschema* sp.



### *Opius* sp.



### *Pteromalus* sp.



**Fig. 17.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade nas populações de parasitoides de moscas endófitas de capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP (Intervalo de Confiança de 95%).

**Tabela 9.** Correlação de Spearman com até três meses de defasagem temporal para os parasitoides em relação à precipitação, temperatura, disponibilidade de capítulos (F1 e F4) e abundância do seu hospedeiro específico, no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. T0= tempo real; T1= tempo com um mês de atraso; T2= tempo com dois meses de atraso e; T3= tempo com três meses de atraso. (**p<0,05**).

	TIME-LAG	PRECIPITAÇÃO		TEMPERATURA		CAPÍTULOS F1		CAPÍTULOS F4		<i>Trupanea</i> sp.		<i>M.neotropica</i>	
		r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p
PARASITOIDES TOTAL	T0	-0,126	0,515	0,194	0,314	-0,171	0,385	-0,077	0,698	<b>0,446</b>	<b>0,015</b>	<b>0,520</b>	<b>0,004</b>
	T1	-0,344	0,073	0,065	0,743	-0,107	0,596	0,016	0,938	0,058	0,768	0,347	0,070
	T2	-0,05	0,804	-0,09	0,656	0,016	0,94	-0,183	0,372	-0,267	0,178	-0,039	0,846
	T3	-0,086	0,677	<b>-0,402</b>	<b>0,042</b>	0,070	0,738	-0,245	0,238	-0,098	0,632	-0,257	0,205
<i>Aprostocetus</i> sp.1	T0	0,081	0,678	0,312	0,099	0,083	0,675	0,134	0,496			<b>0,555</b>	<b>0,002</b>
	T1	-0,096	0,626	0,098	0,619	0,267	0,177	-0,276	0,164			0,236	0,226
	T2	0,096	0,634	-0,039	0,848	0,051	0,806	-0,265	0,191			0,290	0,142
	T3	0,049	0,813	-0,232	0,254	0,259	0,210	-0,049	0,815			-0,047	0,818
<i>Heteroschema</i> sp.	T0	-0,218	0,255	0,108	0,579	<b>-0,357</b>	<b>0,062</b>	0,091	0,646	<b>0,632</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,210	0,274
	T1	-0,234	0,23	0,142	0,472	-0,098	0,627	0,182	0,364	0,071	0,720	0,285	0,141
	T2	-0,096	0,635	-0,032	0,873	0,018	0,932	-0,274	0,175	-0,182	0,365	-0,070	0,728
	T3	-0,048	0,815	-0,284	0,160	0,094	0,654	<b>-0,393</b>	<b>0,052</b>	-0,109	0,596	0,004	0,984
<i>Opius</i> sp.	T0	0,012	0,952	0,296	0,119	-0,205	0,295	0,327	0,089			<b>0,453</b>	<b>0,014</b>
	T1	0,067	0,733	<b>0,383</b>	<b>0,044</b>	0,057	0,779	0,218	0,274			0,065	0,741
	T2	<b>0,603</b>	<b>&lt;0,001*</b>	<b>0,45</b>	<b>0,019*</b>	0,332	0,097	-0,056	0,786			-0,039	0,846
	T3	<b>0,391</b>	<b>0,048</b>	0,294	0,144	0,214	0,305	-0,261	0,207			0,086	0,674
<i>Pteromalus</i> sp.	T0	<b>-0,360</b>	<b>0,055</b>	-0,207	0,281	-0,304	0,115	-0,232	0,235	<b>0,479</b>	<b>0,008</b>		
	T1	<b>-0,656</b>	<b>&lt;0,001*</b>	-0,265	0,172	<b>-0,506</b>	<b>0,007*</b>	-0,036	0,857	0,344	0,073		
	T2	<b>-0,499</b>	<b>0,008</b>	-0,333	0,089	<b>-0,362</b>	<b>0,069</b>	0,094	0,649	0,309	0,117		
	T3	-0,328	0,101	<b>-0,400</b>	<b>0,044</b>	-0,133	0,527	0,053	0,802	0,149	0,467		

#### - Sincronia entre as populações

A densidade de indivíduos por planta, tanto de herbívoros endófagos como parasitoides, independe da densidade de capítulos (Figura 18), pois ao analisar a abundância absoluta, foi observado que a densidade dos indivíduos segue o mesmo padrão que a disponibilidade de capítulos, diferente do que foi observado na análise de abundância relativa (Figura 19).

Ao analisar a abundância relativa dos indivíduos, foi observado que a produção de capítulos F1 de *T. adenantha* foi alta no mês de setembro de 2010, posteriormente em janeiro de 2012 e voltou a crescer em julho de 2012, em contraste, estes foram os meses em que ocorreu a menor disponibilidade de capítulos F4. Por outro lado, as populações dos endófagos atingiram maiores abundâncias nos meses de outubro de 2010 e abril de 2012, para *M. neotropica* e *Trupanea* sp., respectivamente, enquanto que a população de parasitoides foi alta exatamente nos mesmos meses em que seus hospedeiros atingiram maiores proporções (Figura 19A).

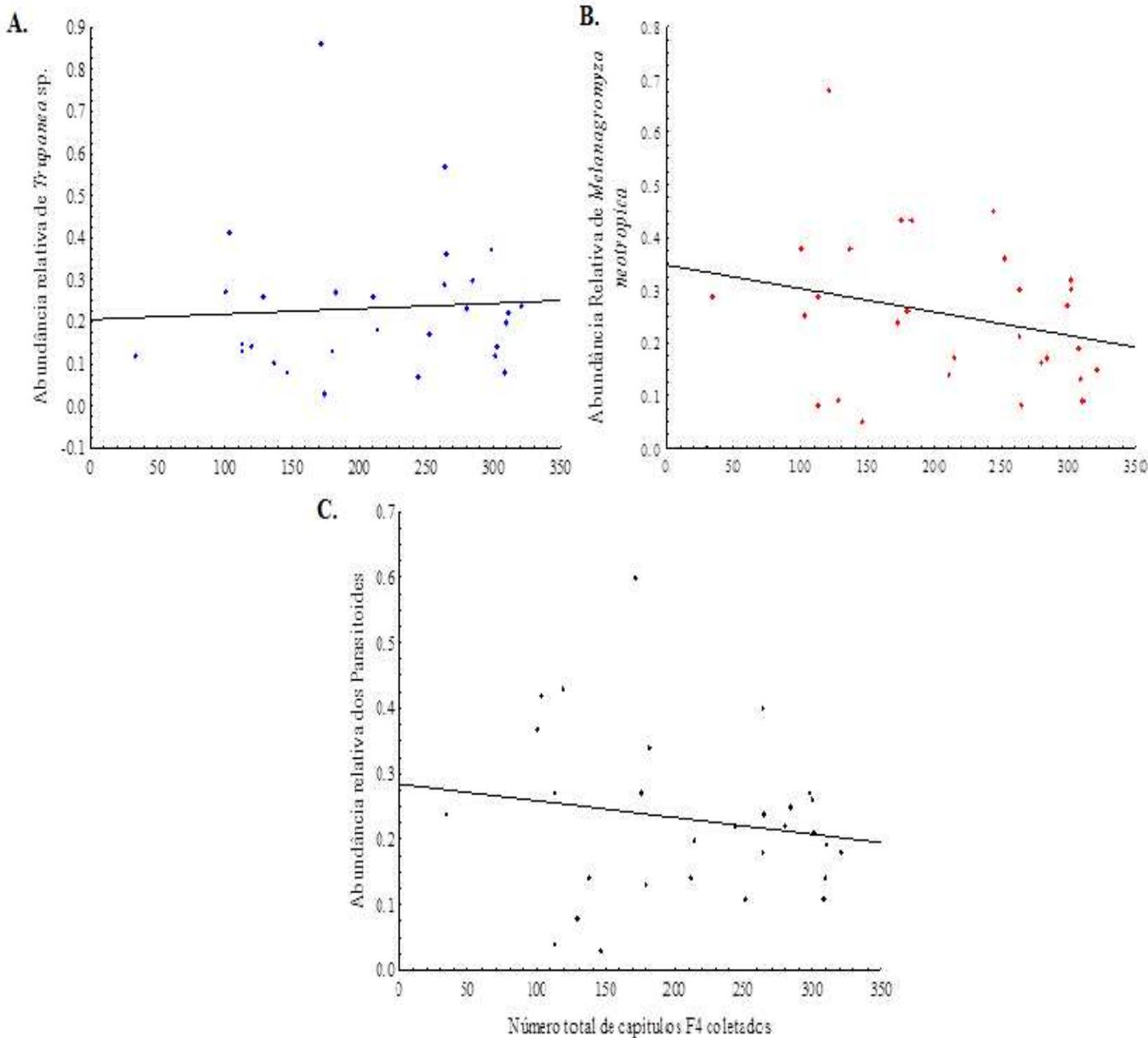
Entretanto, ao analisar a abundância absoluta dos indivíduos, foi observado que as populações dos endófagos seguem o padrão de abundância de capítulos, tanto em fenofase F1 quanto fenofase F4, sendo que os meses de maior e menor abundância foram maio de 2010 e setembro de 2010-2011, respectivamente, para ambas populações de endófagos e parasitoides. O mês de setembro de 2010 obteve expressiva queda das populações, acompanhando a disponibilidade de capítulos F4. A população de parasitoides, por sua vez, apresentou-se extremamente sincronizada às populações de seus hospedeiros (Figura 19B).

Ao analisar a população de cada parasitoide com seu respectivo hospedeiro, foi observado que as populações de parasitoides de *M. neotropica* apresentaram sincronia com a população do hospedeiro, sendo que a população de *Aprostocetus* sp.1 apresentou maior sincronia do que a população de *Opius* sp., atingindo maiores proporções em outubro de 2010 e março de 2012 (Figura 20A). Em

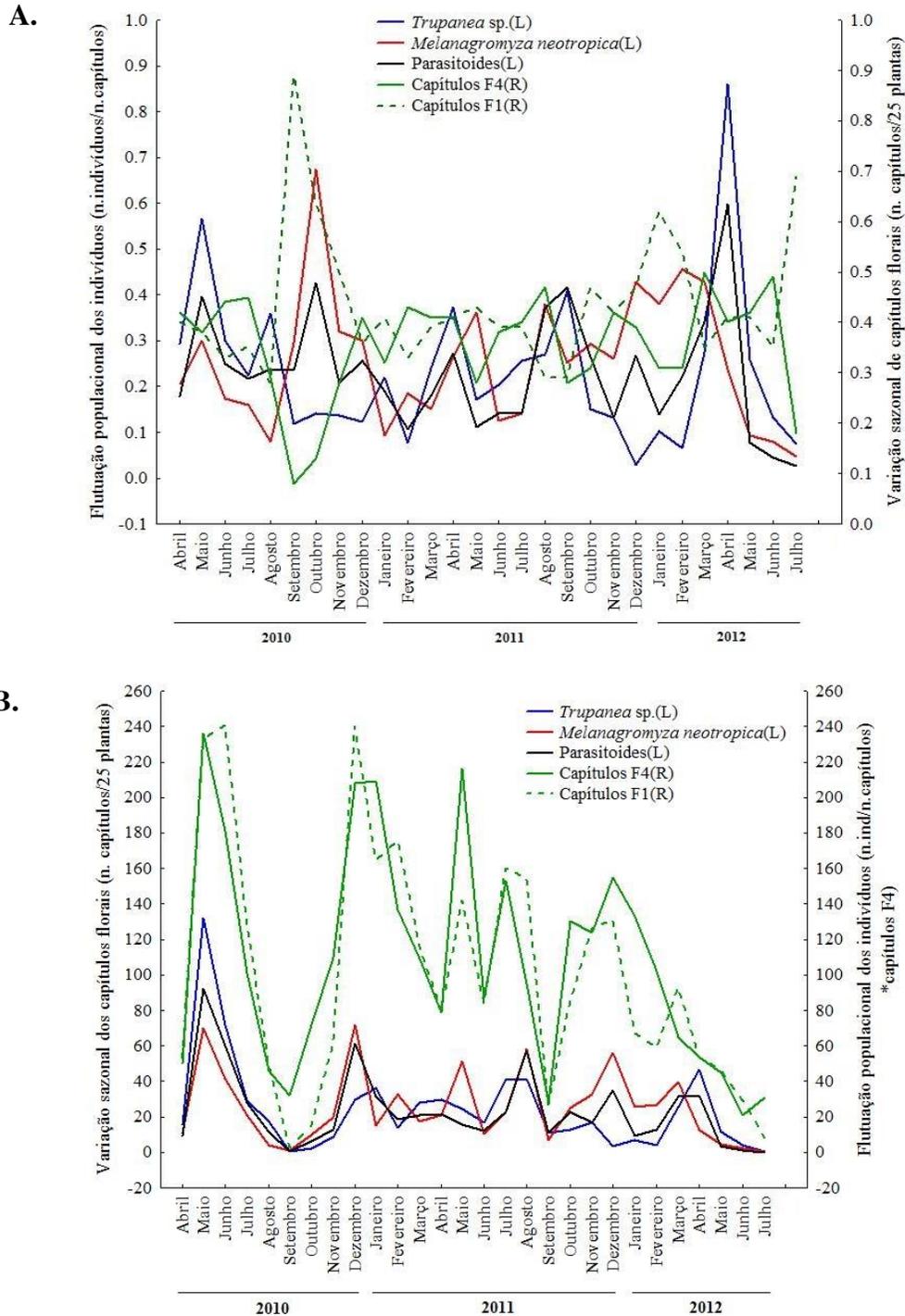
contrapartida, o parasitoide de *Trupanea* sp., *Pteromalus* sp., com população pequena, manteve a população estável, com poucas oscilações durante o período de estudo, diferente de seu hospedeiro (Figura 20B). *Heteroschema* sp, apesar de ser um parasitoide generalista, apresentou-se mais sincronizado à população de *Trupanea* sp., atingindo maiores proporções no mês de abril de 2012, exatamente mesmo mês em que a população deste endófago esteve mais alta (Figura 20C).

A população de *Trupanea* sp. apresentou relação negativa com a disponibilidade de capítulos F1 no mesmo mês e relação positiva com a disponibilidade de capítulos F4 com um mês de defasagem temporal; em contraste, a população de *M. neotropica* apresentou relação positiva com a disponibilidade de capítulos F1 e relação negativa com a disponibilidade de capítulos F4 com um mês de defasagem temporal (Tabela 6). A população de parasitoides no geral não apresentou relação com a disponibilidade de capítulos, porém, a população de *Heteroschema* sp. apresentou relação negativa com a disponibilidade de capítulos F1 no mesmo mês e com três meses de defasagem temporal em relação a disponibilidade de capítulos F4; *Pteromalus* sp. apresentou relação negativa apenas com a disponibilidade de capítulos F1 com um mês de defasagem temporal (Tabela 9).

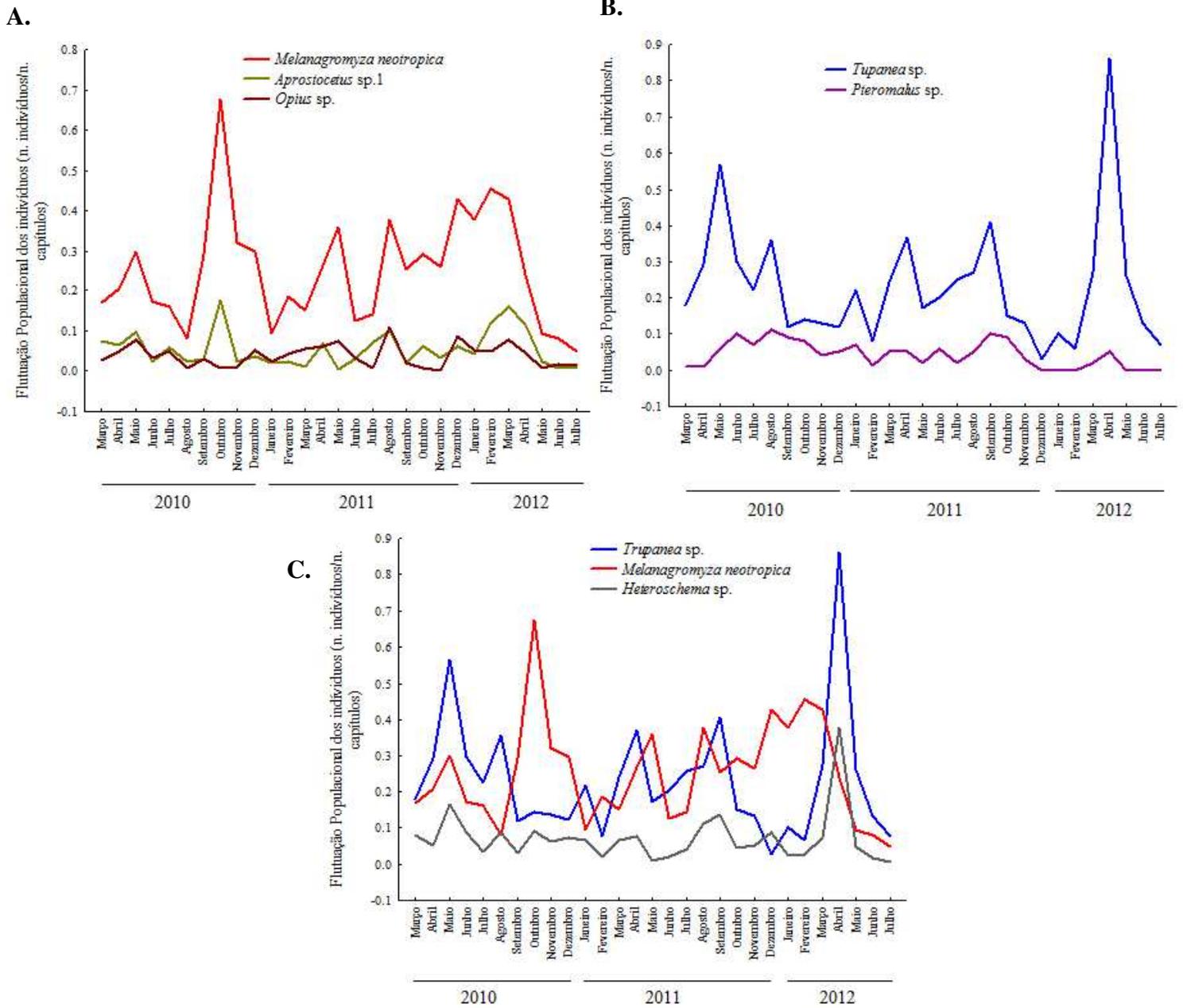
A população de parasitoides no geral apresentou relação positiva com a abundância de hospedeiros no mesmo mês, tanto para a população de *Trupanea* sp. como de *M. neotropica*. Todos os parasitoides analisados apresentaram relação positiva com seus hospedeiros. *Heteroschema* sp., apesar de atacar tanto *Trupanea* sp. como *M. neotropica*, apresentou relação positiva apenas com a população de *Trupanea* sp. (Tabela 9).



**Fig. 18.** Resultados do teste de Regressão Linear entre a abundância relativa dos herbívoros endófagos (*Trupanea* sp. e *Melanagromyza neotropica*) e parasitoides em relação ao número total de capítulos F4 coletados em *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi, Jundiaí-SP. **A.** Abundância relativa de *Trupanea* sp. (Tephritidae) ( $r^2=-0,033$ ;  $p=0,74$ ); **B.** Abundância relativa de *Melanagromyza neotropica* (Agromyzidae) ( $r^2=0,033$ ;  $p=0,17$ ) e; **C.** Abundância relativa dos parasitoides ( $r^2=-0,008$ ;  $p=0,61$ ).



**Fig. 19.** Flutuação populacional dos endófitos (■ *Trupanea* sp. e ■ *Melanagromyza neotropica*) e seus parasitoides (■) e variação sazonal de capítulos florais em fenofase F1 (■) e F4 (□) (n° capítulos/25 plantas); no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. **A.** Flutuação populacional dos endófitos e parasitoides através da abundância relativa (n° indivíduos/n° capítulos de *Trichogonipsis adenantha*), **B.** Flutuação populacional dos endófitos e parasitoides através da abundância absoluta ((n° indivíduos/n° capítulos)\*n° capítulos F4).



**Fig. 20.** Flutuação populacional dos endófitos e seus parasitoides (n° indivíduos/n° capítulos de *Trichogoniposis adenantha*), no período de março de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. **A.** População de *M. neotropica* e seus parasitoides especialistas *Aprostocetus* sp.1 e *Opius* sp.; **B.** População de *Trupanea* sp. e seu parasitoide especialista *Pteromalus* sp.; **C.** Populações de *Trupanea* sp. e *M. neotropica* e seu parasitoide generalista *Heteroschema* sp.

#### - Produção de sementes fecundadas

Todas as variáveis preditoras como Ano, Mês, Planta e Tratamento (presença/ausência de endófagos e/ou parasitoides) influenciaram significativamente o número de sementes fecundadas. A maior parte da variação no número de sementes fecundadas foi devida à variação entre os indivíduos de planta amostrados e de mês para mês, uma vez que "Planta" engloba quase 36% da variação enquanto "Mês" engloba cerca de 24%. Já a presença/ausência de endófagos e/ou parasitoides responde entre 8 e 11% da variação enquanto que ano engloba apenas cerca de 5% (Tabela 10).

A média de sementes fecundadas foi maior na ausência de endófagos ou parasitoides do que na presença deles (Figura 21A e B), assim como o observado em plantas com presença de endófagos, parasitoides e capítulos intactos, sendo que a média de sementes fecundadas foi significativamente maior em capítulos intactos em relação àqueles que possuíam endófagos ou parasitoides. Entretanto, a média de sementes fecundadas foi maior em capítulos com larvas de endófagos do que em capítulos com larvas de endófagos parasitados (Figura 21C e Tabela 11).

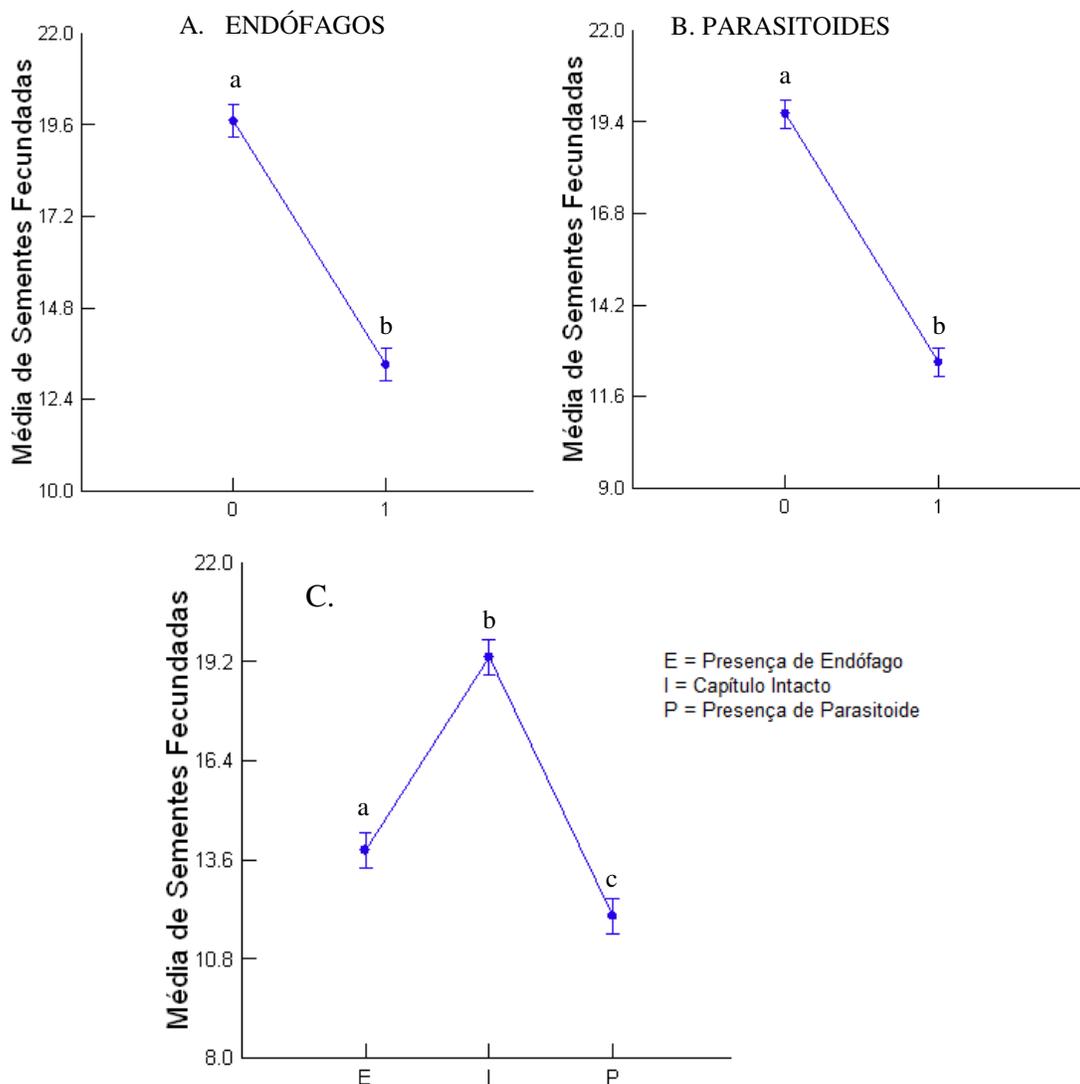
A média de sementes fecundadas no ano 2 (abril de 2011 a março de 2012) foi significativamente maior do que no ano 1 (abril de 2010 a março de 2011) em todos os tratamentos (Figura 22 e 24). A planta produz sementes o ano todo, porém apresentou sazonalidade para a quantidade de sementes fecundadas (vetor médio  $(r)=0,239$ ), com pico no mês de março (Tabela 12 e Figura 23). Assim como o observado no decorrer dos meses analisados, em que a média de sementes fecundadas foi maior na estação quente e úmida (novembro a abril) do que na estação fria e seca (maio a outubro), com pequenas oscilações. Os meses com maior e menor média de sementes fecundadas foi dezembro e outubro, respectivamente, para todos os tratamentos e nos dois anos de estudo (Figura 24).

**Tabela 10.** Resultados da ANOVA aninhada para as variáveis preditoras Ano, Mês, Planta e Tratamento (presença/ausência de endófagos; presença/ausência de parasitoides e; presença de endófagos e parasitoides) em relação ao total de sementes fecundadas por indivíduos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), da Serra do Japi, Jundiáí-SP.

Presença/Ausência de endófagos					
	Soma de Quadrados	gl	F	P	Proporção (%)
ANO	4697,469	1	78,859	<b>&lt;0,001</b>	5,5
TRATAMENTO ENDÓFAGOS	7408,616	1	124,373	<b>&lt;0,001</b>	8,7
MES(ANO)	21024,65	22	16,043	<b>&lt;0,001</b>	24,6
PLANTA(MES(ANO))	30625,96	340	1,512	<b>&lt;0,001</b>	35,9
Error	21623,07	363			25,3
Total	85379,76				100

Presença/Ausência de parasitoides					
	Soma de Quadrados	gl	F	P	Proporção (%)
ANO	4464,549	1	81,71	<b>&lt;0,001</b>	5,4
TRATAMENTO PARASITOIDES	9098,469	1	166,519	<b>&lt;0,001</b>	11
MES(ANO)	18640,18	22	15,507	<b>&lt;0,001</b>	22,7
PLANTA(MES(ANO))	30519,05	343	1,628	<b>&lt;0,001</b>	36,9
Error	19888,63	364			24
Total	82610,88				100

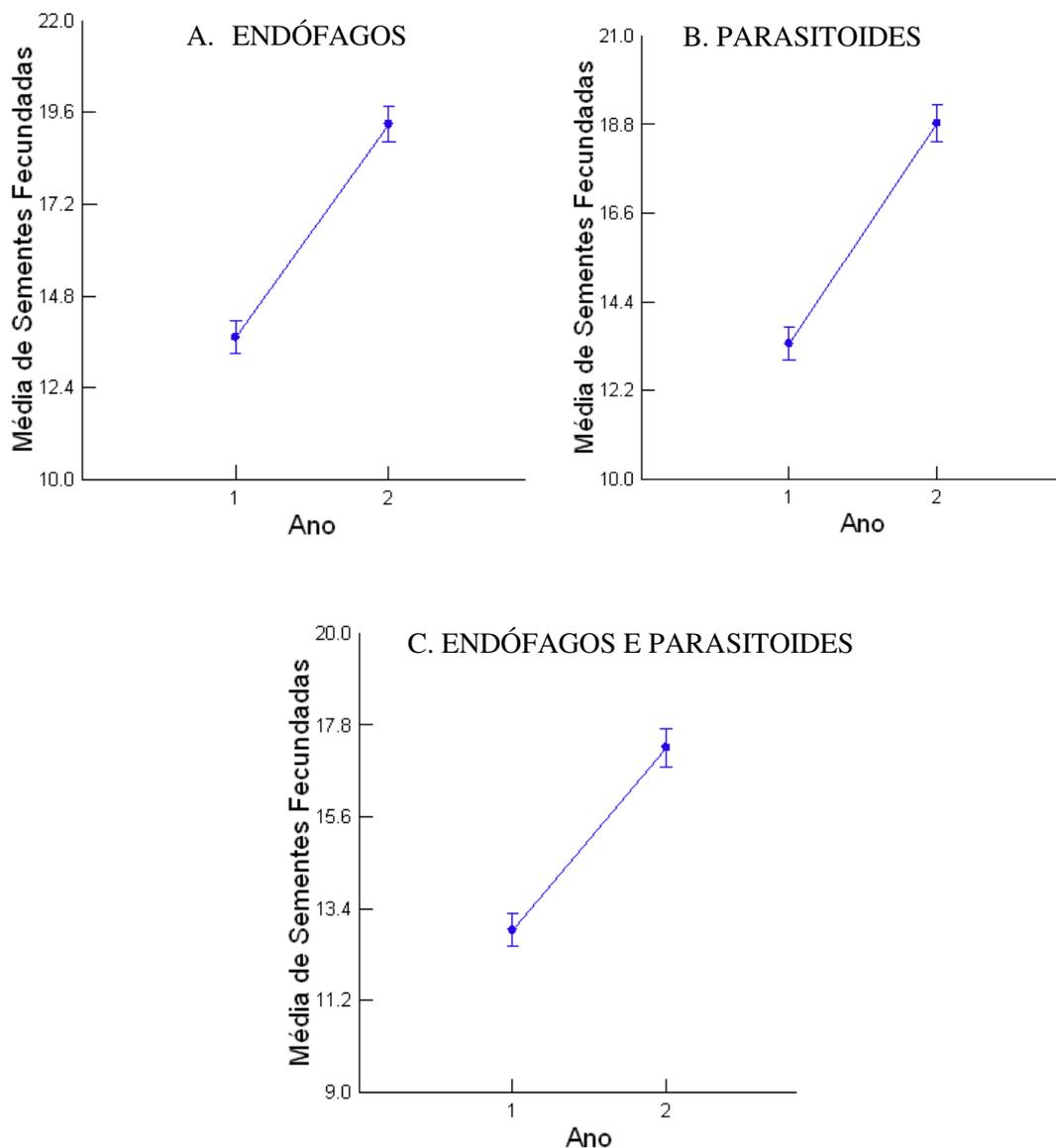
Presença/Ausência de endófagos e parasitoides					
	Soma de Quadrados	gl	F	P	Proporção (%)
ANO	3015,901	1	53,383	<b>&lt;0,001</b>	3,7
TRATAMENTO ENDÓFAGOS E PARASITOIDES	7255,352	2	64,211	<b>&lt;0,001</b>	9
MES(ANO)	18793,74	22	15,121	<b>&lt;0,001</b>	23,3
PLANTA(MES(ANO))	23501	226	1,841	<b>&lt;0,001</b>	29,1
Error	28134,91	498			34,9
Total	80700,9				100



**Fig. 21.** Média de sementes fecundadas por planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) em cada tratamento analisado. **A.** Presença/Ausência de endófagos; **B.** Presença/Ausência de parasitoides e; **C.** Presença de endófagos, parasitoides e capítulos intactos na mesma planta. 0 = ausência; 1 = presença. Letras diferentes correspondem a médias significativamente diferentes (Intervalo de Confiança de 95%).

**Tabela 11.** Teste de Tukey para comparar a média de sementes fecundadas por tratamento num mesmo indivíduo de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de Abril de 2010 a Março de 2012, na Serra do Japi, Jundiaí-SP.

Tratamento	p	Intervalo de Confiança 95%	
		Menor	Maior
E	I	<0,01	-7,042 -3,891
E	P	0,01	0,287 3,438
I	P	<0,01	5,753 8,905



**Fig. 22.** Média de sementes fecundadas por planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) para cada tratamento no período de dois anos de estudo, Ano 1 entre abril de 2010 a março de 2011 e Ano 2 entre abril de 2011 a março de 2012, na Serra do Japi, Jundiaí-SP. **A.** Presença/Ausência de endófagos; **B.** Presença/Ausência de parasitoides e; **C.** Presença de endófagos, parasitoides e capítulos intactos na mesma planta. (Intervalo de Confiança de 95%).

Não foi possível observar sincronia entre o total de sementes fecundadas com a população de *M. neotropica* nem com as populações de parasitoides, porém existe aparente sincronia negativa com a população de *Trupanea* sp., pois quando a população deste endófago estava elevada, a proporção de

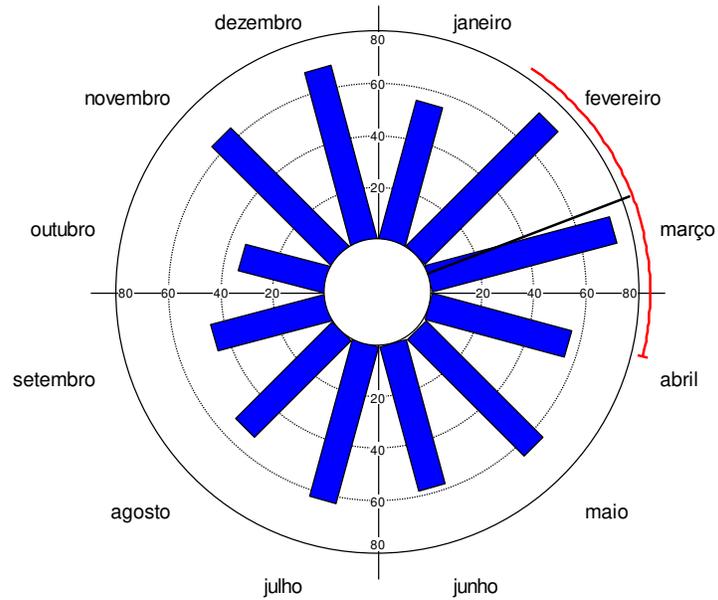
sementes fecundadas estava baixa. Apenas quando a população de *M. neotropica* atingiu seu maior pico em outubro de 2010 e *Trupanea* sp. em abril de 2012, assim como seus parasitoides, foi possível observar que a proporção de sementes fecundadas caiu consideravelmente, entretanto, nos outros meses as oscilações das populações dos endófagos, assim como dos parasitoides, parecem não afetar a proporção de sementes fecundadas (Figura 25).

No entanto, ao analisar a relação da proporção de sementes fecundadas com a precipitação, temperatura, populações dos endófagos e parasitoides, foi observado que existe relação positiva apenas com as variáveis climáticas, com um mês de defasagem temporal em relação à precipitação e com dois meses de defasagem temporal em relação à temperatura, porém não apresenta relação com as populações das moscas endófagas nem com a população de parasitoides (Tabela 13).

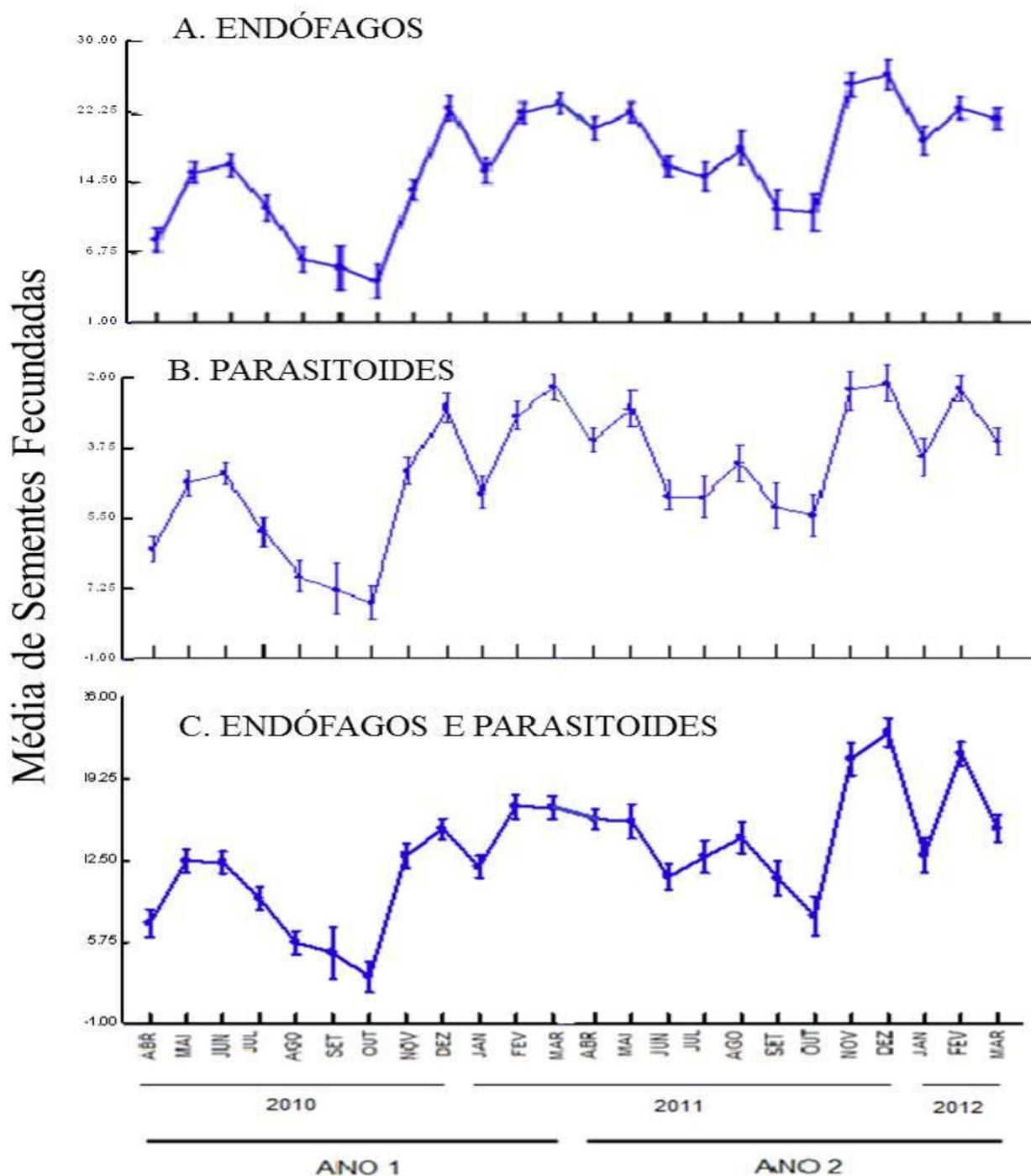
**Tabela 12.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para o total de sementes fecundadas em capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de abril de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiaí/SP. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio ( $\mu$ ).

	Sementes fecundadas
Número de Observações	11625
Vetor Médio ( $\mu$ )	84,232°
Mês correspondente ao Vetor Médio	março
Comprimento do Vetor Médio (r)	0.239
Intervalo de Confiança de 95% (-/+) para o Vetor Médio ( $\mu$ )	81,189° (março)
	87,276° (março)
Teste de Rayleigh (Z)	661.392
Teste de Rayleigh (p)	< 0,001

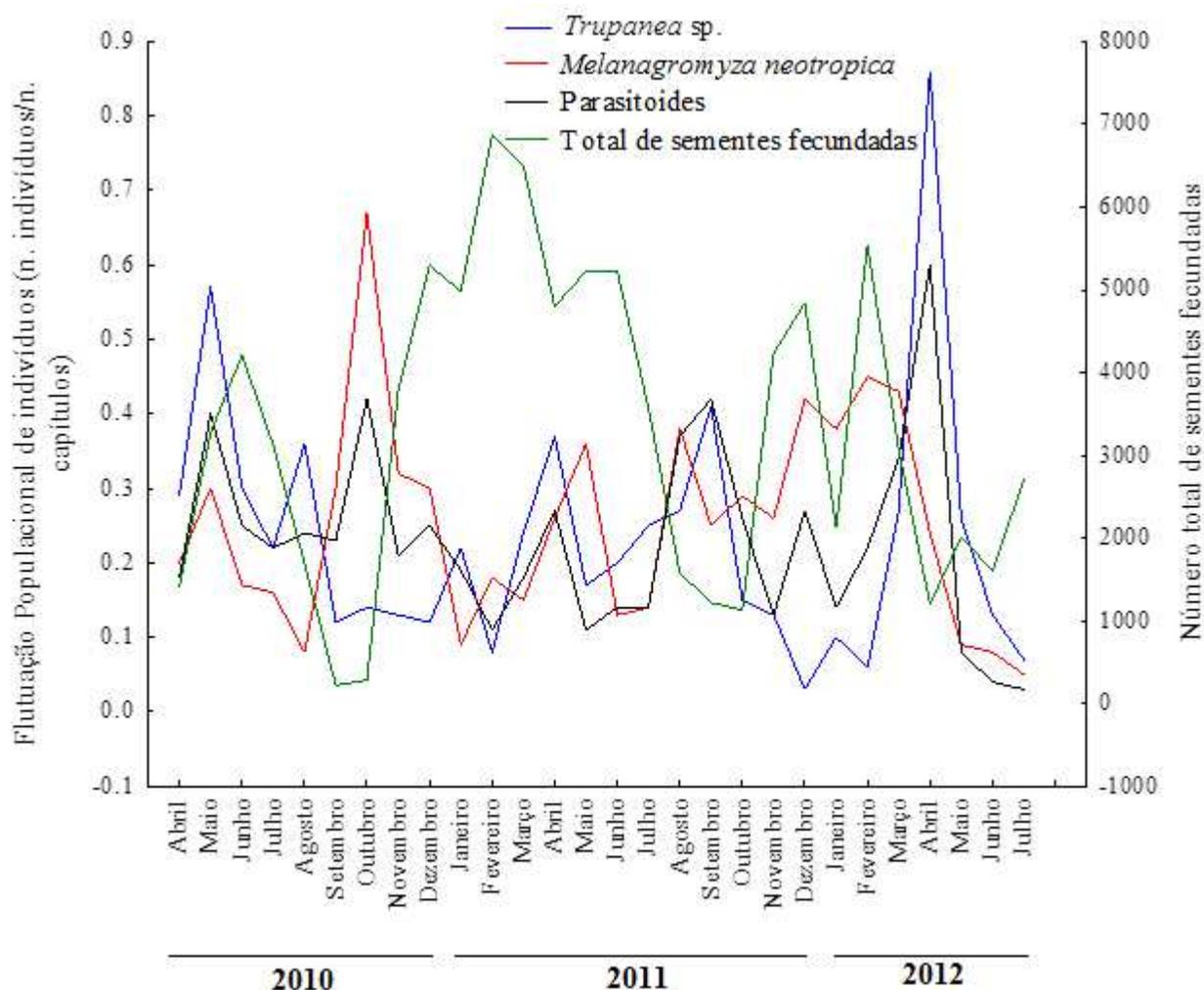
## Sementes fecundadas



**Fig. 23.** Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para o total de sementes fecundadas em capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), no período de abril de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP (Intervalo de Confiança de 95%).



**Fig. 24.** Média de sementes fecundadas por planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) para cada tratamento no período de dois anos de estudo, entre abril de 2010 a março de 2012, na Serra do Japi, Jundiá-SP. **A.** Presença/Ausência de endófagos; **B.** Presença/Ausência de parasitoides e; **C.** Presença de endófagos, parasitoides e capítulos intactos na mesma planta. (Intervalo de Confiança de 95%; Teste de Tukey ver Apêndice).



**Fig. 25.** Flutuação populacional dos endófagos e parasitoides (nº indivíduos/nº capítulos de *Trichogoniopsis adenantha*) e número total de sementes fecundadas no período de abril de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP.

**Tabela 13.** Correlação de Spearman com até três meses de defasagem temporal para o total de sementes fecundadas em relação à precipitação, temperatura, populações dos endófagos (*Trupanea* sp. e *Melanagromyza neotropica*) e parasitoides, no período de abril de 2010 a julho de 2012, na Serra do Japi – Jundiá/SP. T0= tempo real; T1= tempo com um mês de atraso; T2= tempo com dois meses de atraso e; T3= tempo com três meses de atraso. (**p<0,05**).

	TIME-LAG	PRECIPITAÇÃO		TEMPERATURA		<i>Trupanea</i> sp.		<i>M. neotropica</i>		PARASITOIDES	
		r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	P	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p
SEMENTES FECUNDADAS	T0	0,189	0,336	0,323	0,093	0,126	0,24	-0,028	0,888	-0,342	0,075
	T1	<b>0,473</b>	<b>0,013*</b>	<b>0,461</b>	<b>0,015</b>	-0,346	0,077	0,099	0,62	-0,312	0,113
	T2	<b>0,476</b>	<b>0,014</b>	<b>0,52</b>	<b>0,006*</b>	-0,295	0,143	0,191	0,351	0,084	0,684
	T3	0,344	0,092	<b>0,412</b>	<b>0,040</b>	-0,252	0,223	0,092	0,662	0,040	0,848

## Discussão

### - Fenologia de *Trichogoniopsis adenantha*

*Trichogoniopsis adenantha* possui sazonalidade em relação à produção de ramos vegetativos, reprodutivos e capítulos florais, apesar de ocorrerem o ano todo. Segundo Romero e Vasconcellos-Neto (2005), a sazonalidade marcante na Serra do Japi influencia a fenologia de *T. adenantha*. Durante o inverno frio e seco há redução da produção de flores, portanto diminuem a quantidade de ramos reprodutivos, não havendo investimento em crescimento. Com as chuvas do final da primavera e verão as plantas produzem novos ramos e ao final do verão e outono aumentam a quantidade de ramos reprodutivos. Esse padrão de sazonalidade para a atividade reprodutiva e vegetativa em *T. adenantha* é semelhante ao de outras plantas na Serra do Japi (Neves & Morellato, 2012), apesar de ser uma planta específica de borda.

Embora exista diferença proporcional entre a abundância de ramos vegetativos e reprodutivos no período de estudo, com tendência relativa de ramos reprodutivos ocorrerem mais no período chuvoso, ambos os ramos apresentaram picos no outono. O pico de ramos vegetativos ocorreu no mês de junho, e o pico de produção de ramos reprodutivos foi no mês de maio, mês em que a planta investe em reprodução, pois essa é a época em que a população dos principais visitantes florais de *T. adenantha*, borboletas da subfamília Itomiinae, ocorrem com maior frequência (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Vasconcellos-Neto & Romero, 2012). Dessa forma, a planta apresenta tendência à sincronia com seus polinizadores para aumentar seu sucesso reprodutivo (Lange *et. al*, 2013), uma vez que plantas da família Asteraceae estão adaptadas a polinizadores especializados, devido à alta complexidade e precisão dos mecanismos para atração dos polinizadores (Monge & Semir, 2012).

Em contrapartida, não existe relação entre o início do período chuvoso e temperatura com o aumento de ramos vegetativos e reprodutivos. Desse modo, não é possível afirmar que os padrões

climáticos influenciam na fenologia da planta no presente estudo, assim como o observado por Kubota (2003) em diversas plantas da família Asteraceae analisadas numa região de Cerrado em Mogi Guaçu-SP. Em contraste, Romero e Vasconcellos-Neto (2005) afirmaram que *T. adenantha* possui padrão unimodal com duas fases distintas de desenvolvimento: fase reprodutiva no período chuvoso e fase vegetativa no período de seca, pois encontraram relação com a precipitação, apesar de não encontrarem evidências para considerar que a planta produz maior número de capítulos no período chuvoso.

*Trichogoniopsis adenantha* produz capítulos florais o ano todo, entretanto a proporção de capítulos em fenofase F1 e F4 são maiores em relação às outras fenofases dos capítulos, pois precisam de maior tempo de desenvolvimento, sendo que a fenofase F1 é a fase em que os botões florais estão começando a se formar e desenvolver suas flores, já a fenofase F4 é a fase em que ocorre o desenvolvimento dos ovários e formação das sementes. As outras fenofases do capítulo se desenvolvem mais rápido, pois na fenofase F3 as flores começam a abrir e já são polinizadas, e na fenofase F5, as sementes já estão maduras prontas para dispersarem.

Existe sazonalidade na produção de cada fenofase dos capítulos. Logo após a fase vegetativa (junho), ocorreu o pico de produção de capítulos F1 (botões florais) no mês de julho. No entanto, o pico de produção de capítulos F3 ocorreu no mês de abril, pois essa é a fase em que as flores começam a abrir e estão cheias de néctar para atrair os visitantes florais. Kubota (2003) encontrou o mesmo padrão para plantas da tribo Eupatorieae, enquanto Neves & Morellato (2012), encontraram pico do início de floração no mês de maio em plantas de borda na floresta de altitude da Serra do Japi. Entretanto, Morellato (1992) encontrou padrões distintos para a época de floração de plantas anemocóricas na Serra do Japi, que foi no início da estação úmida, a partir de novembro.

O pico de produção de capítulos F4 ocorreu no mês de maio, exatamente o mês em que ocorreu o pico de ramos reprodutivos, ou seja, esse é o mês em que a planta produz maior número de capítulos,

assim como o observado por Romero e Vasconcellos-Neto (2005), que encontraram maiores proporções de capítulos no período chuvoso. Posteriormente, o pico de produção de capítulos F5 ocorre no mês de agosto, mês extremamente seco e frio na Serra do Japi em que os ventos são mais fortes, altamente favoráveis à dispersão das sementes dessa planta, que é anemocórica. O mesmo foi observado por Morellato (1992) para espécies anemocóricas na Serra do Japi, pois observou que o período principal de frutificação foi de julho a outubro. Isso ocorre porque a baixa umidade relativa é importante no processo de dessecação para a maturação das sementes (Morellato, 1992).

Do mesmo modo, capítulos F1 apresentaram relação positiva com a taxa de precipitação, apesar de apresentarem pico de produção em julho, mês com baixa umidade, em contraste, Kubota (2003) não encontrou relação entre a precipitação e produção de capítulos. Os capítulos F4 apresentaram relação positiva com a temperatura com três meses de defasagem temporal, pois precisam de temperaturas mais elevadas para se desenvolverem e; capítulos F5 apresentaram relação negativa com a taxa de precipitação e temperatura com dois meses de defasagem temporal, ou seja, são abundantes nos meses mais frios e secos. Portanto, os padrões climáticos influenciam na fenologia dos capítulos florais de *T. adenantha*.

Apesar da sazonalidade na produção de capítulos florais, a planta floresce o ano todo representando recurso previsível para os visitantes florais, herbívoros endófagos e predadores/parasitoides, indiretamente (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Santos *et al.*, 2012).

#### - Flutuação populacional dos herbívoros endófagos

A taxa de ataque dos endófagos aos capítulos de *T. adenantha* não diferiu entre si, porém *Trupanea* sp. apresentou maior sucesso em completar seu ciclo de vida, chegando à fase adulta, diferente de

*Melanagromyza neotropica*, que sofreu maior ataque de parasitoides, o que pode ter influenciado na taxa de indivíduos que não conseguiram completar o ciclo, que foi maior para esse endófago também.

Mais de um indivíduo de *Trupanea* sp. atacou um único capítulo de *T. adenantha* em relação a *M. neotropica* devido a distribuição agregada e aleatória dos pupários, respectivamente (e.g. Almeida, 1997), sendo encontrados até sete pupários de *Trupanea* sp. no mesmo capítulo, diferente de Almeida (1997) que encontrou até quatro pupários no mesmo capítulo. Ambas espécies de endófagos investem mais no ataque a capítulos intactos, em contraste ao observado por Almeida (1997), provavelmente porque esses capítulos devem garantir maior sobrevivência à prole, tanto no sentido de utilização de recurso disponível (evitando competição intraespecífica) garantindo recurso suficiente para a prole, além da segurança contra parasitismo (menores chances de serem encontrados) (Abrahamson & Weis, 1987; Thompson, 1988; Williams *et al.*, 2001; Cornelissen, 2008; Dias *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2012), como observado por Almeida (1997) que encontrou maior taxa de parasitismo em pupas agregadas.

Ambas espécies de endófagos co-ocorrem em *T. adenantha*, entretanto, raramente co-ocorrem no mesmo capítulo, pois competem pelo mesmo recurso, porém co-ocorrem na mesma planta (Almeida, 1997). Desse modo, as fêmeas utilizam diferentes estratégias para escolher o sítio de oviposição, a fim de evitar a competição interespecífica. *Trupanea* sp. é o primeiro endófago a atacar o capítulo, pois ovipõe em botões pequenos, ainda fechados, entre um e quatro dias de idade. No entanto, *M. neotropica* ataca botões um pouco mais velhos, entre quatro e cinco dias de idade (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004a). Desse modo, ao contrário do que havia suposto Almeida (1997), é possível que *Trupanea* sp. utilize a estratégia de compensação e ovipõe o máximo número de ovos em vários capítulos ou até mesmo num único capítulo, não discriminando os capítulos devido seu tempo de vida curto e maior risco de predação das fêmeas adultas por aranhas (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004a).

*M. neotropica*, por sua vez, utiliza a estratégia de evasão, evitando ovipor em botões previamente atacados (e.g. Zwolfer, 1988), uma vez que tefritídeos marcam os sítios de oviposição (Yeates & Wiegmann, 2005).

Contudo, os resultados encontrados demonstram que as populações dos endófagos possuem padrões fenológicos distintos, com diferentes padrões de distribuição populacional. *Trupanea* sp. possui sazonalidade com pico populacional no início do período seco (maio), assim como observado por Kubota (2003) em outras plantas da família Asteraceae, porém Romero e Vasconcellos-Neto (2005) encontraram maiores frequências desse endóforo em capítulos florais de *T. adenantha* no mês de janeiro de 2000. Provavelmente isso ocorreu porque *Trupanea* sp. apresentou relação negativa com a taxa de precipitação, assim como o observado por Almeida (1997), devido o efeito indireto provocado pela relação negativa com a disponibilidade de botões florais, além de que em maio a planta investe em reprodução e possui maior disponibilidade de capítulos, principalmente em fenofase F4, e proporcionalmente menor número de capítulos F1.

*Melanagromyza neotropica* possui sazonalidade com pico populacional no período chuvoso (dezembro), pois o mês de dezembro possui as temperaturas mais elevadas, uma vez que apresenta relação positiva à temperatura, apesar de ter ocorrido com maior frequência em outubro de 2010, assim como o observado por Romero e Vasconcellos-Neto (2005) entre os anos de 1999 e 2000. Além disso, estão sincronizados positivamente com a disponibilidade de botões florais e negativamente com a disponibilidade de capítulos F4 com um mês de defasagem temporal, embora apresente pico populacional distinto do pico de botões florais, provavelmente porque dependem de climas favoráveis para seu desenvolvimento, devido os efeitos diretos da temperatura que influenciam na biologia desse endóforo.

Estes padrões indicam que esses endófagos utilizam o recurso em períodos diferentes, de tal maneira

que suas populações respondem inversamente entre si à disponibilidade de recurso. Desse modo, provavelmente as populações dos endófagos utilizam uma estratégia fenológica diferente para utilização dos recursos a fim de evitar a competição interespecífica em *T. adenantha* (Begon *et al.*, 2007). Contudo, a variação da abundância das populações dos endófagos também é influenciado pela disponibilidade de capítulos de outras asteráceas presentes na Serra do Japi, uma vez que não são espécies específicas de *T. adenantha* (Prado *et al.*, 2002; Braun, 2006; Braun *et al.*, 2008).

Apesar de haver sazonalidade entre as populações dos endófagos, estas populações ocorrem o ano inteiro, isso só é possível porque insetos endófagos não são afetados pelo estresse da planta, como em condições de seca extrema (e.g. Waring & Price, 1990), além disso, por terem hábito endófago, estão protegidos contra dessecação e variações de temperatura dentro dos capítulos (Kubota, 2003).

Romero e Vasconcellos-Neto (2004a) e Romero *et al.* (2008) demonstraram que a presença das aranhas *Misumenops argenteus* (Thomisidae), *Peucetia flava* e *P. rubrolineata* (Oxyopidae), em capítulos de *T. adenantha* reduzem a taxa de ataque apenas de *Trupanea* sp., visto que estes predadores não conseguem capturar *M. neotropica*. Entretanto, a densidade desse endófago não apresentou diferenças quanto a presença ou ausência das aranhas nos capítulos, porém demonstrou leve tendência a aumentar na presença das aranhas (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004a; Romero *et al.*, 2008). Portanto, essas aranhas atuam como forte inimigo natural de *Trupanea* sp. na fase adulta, diminuindo a taxa de ataque desse endófago aos capítulos de *T. adenantha*. Por outro lado, a menor densidade de *Trupanea* sp. permite a maior ocorrência de *M. neotropica* nos capítulos, pois a competição entre estes endófagos diminui.

No entanto, como as aranhas somente se tornam ativas (adultas) na estação chuvosa (Romero e Vasconcellos-Neto, 2012), não protegem a planta contra o ataque desses endófagos na estação seca, uma vez que esses herbívoros ocorrem o ano inteiro. Além disso, as moscas que escapam do ataque das

aranhas conseguem ovipor nos capítulos, porém sua prole ficará sujeita ao ataque de parasitoides na fase larval e pupal.

- Parasitoides: diversidade e flutuação populacional

Apesar da alta taxa de ataque de herbívoros endófagos em *T. adenantha*, a maior parte está sujeita ao ataque de parasitoides, que são extremamente sincronizados com seus hospedeiros, principalmente *M. neotropica*, que é hospedeiro do maior número de espécies de parasitoides encontrados durante o período de estudo. *Aprostocetus* sp.1 foi a espécie de parasitoide mais abundante desse endófago, representando o parasitoide mais importante.

*Trupanea* sp., por sua vez, é parasitada por apenas duas espécies de parasitoides, *Pteromalus* sp. e *Heteroschema* sp, sendo que este ataca ambas espécies de endófagos, porém apresenta sincronia apenas com *Trupanea* sp. Portanto, aqueles indivíduos que sobrevivem ao ataque da aranha sujeitam a sua prole ao ataque de parasitoides na fase larval ou pupal, ou seja, a alta sincronia desses parasitoides, em conjunto com as aranhas, permite que a população desse endófago se mantenha equilibrada, principalmente em maio, quando atingem o pico populacional. Por outro lado, as aranhas não conseguem capturar indivíduos de *M. neotropica*, porém esse endófago possui nove espécies de parasitoides, que são importantes inimigos naturais nessa interação tritrófica, principais responsáveis pelo controle populacional desse herbívoro.

Romero e Vasconcellos-Neto (2004a) e Romero *et al.* (2008) também observaram que apesar das aranhas *Misumenops argenteus* e *Peucetia* spp., respectivamente, capturarem alguns parasitoides desse sistema, a população desses parasitoides não é afetada. Estes autores ainda sugerem que aranhas e parasitoides provavelmente atuem juntos na supressão dos herbívoros endófagos em *T. adenantha*,

assim como o observado por Nahas *et. al* (2012) na interação entre aranhas e formigas, apresentando efeito emergente de múltiplos predadores, o que provavelmente também ocorra nesse sistema.

É possível que os parasitoides busquem capítulos em fenofases que indiquem qual fase do desenvolvimento em que se encontram seus hospedeiros, uma vez que as fêmeas adultas dos endófagos ovipõem em botões florais ainda fechados, onde as larvas irão se desenvolver dentro do capítulo e atingir a fase adulta quando o capítulo está em fenofase F4 (Vasconcellos-Neto e Romero, 2012). Quando estes capítulos atingem a fenofase F4, a injúria dos endófagos se torna mais visível, pois estes capítulos apresentam deformações de tamanho e deformação das flores (Almeida, 1997), dando pistas visuais e químicas aos parasitoides (Vinson, 1976).

A fenofase F4 do capítulo foi a fase que recebeu maior número de visitas dos parasitoides mais abundantes, *Aprostocetus* sp.1 e *Heteroschema* sp., diferente do que observaram Romero e Vasconcellos-Neto (2005), que encontraram maior ataque dos parasitoides aos capítulos em fenofase F2. A fase de desenvolvimento em que o endófito se encontrava na fenofase F4 do capítulo foi, na maioria, de pré-pupa ou pupa formada, indicando que essa é a fase em que esses parasitoides tendem a atacar seus hospedeiros. Espécies de *Heteroschema* são endoparasitoides solitários larvais-pupais de Tephritidae (Piper, 1973), parasitando também Agromyzidae (Bouček & Heydon, 1997). Entretanto, *Aprostocetus* é um gênero de biologia extremamente variada; dentre seus hospedeiros há registro inclusive de uma espécie de *Melanagromyza* na Índia (Narendran *et al.*, 2005).

Apesar do baixo esforço amostral, *Pteromalus* sp. visitou exclusivamente o capítulo em fenofase F1, entretanto a fase de maior ataque ao seu hospedeiro foi a de pré-pupa. A biologia de espécies de *Pteromalus* é variada, a maioria parasitando pupas de Lepidoptera e Coleoptera ou seus himenópteros parasitoides (Bouček & Heydon, 1997); no entanto, pelo menos uma parasita Tephritidae (Costa Lima, 1936). *Opius* sp., por sua vez, visitou a fenofase F1 e F2 e atacou seu

hospedeiro apenas na fase de larva, pois espécies de *Opius* são endoparasitoides cenobiontes; em Agromyzidae, ovipositam na larva do hospedeiro, a qual continua a se desenvolver até a fase de pupa, quando morre (Cameron, 1941; Minkenberg & van Lenteren, 1986; Pettitt & Wietllisbach, 1993).

Contudo, nenhum dos adultos que emergiram dessas pupas era da prole dos parasitoides observados, advertindo que a visita de um parasitoide a um capítulo nem sempre significa um ataque, mas uma inspeção, portanto, as pistas visuais e químicas dos capítulos não são suficientes para que um parasitoide efetue o ataque legitimamente em *T. adenantha*. Provavelmente a fêmea utiliza o ovipositor para verificar se o hospedeiro se encontra ou não parasitado, a fim de evitar competição, para isso os parasitoides utilizam diversos tipos de marcadores no hospedeiro, como feromônios ou marcas físicas, como no caso de Pteromalidae. Além disso, as fêmeas verificam a qualidade do hospedeiro antes de ovipor, os endoparasitoides possuem órgãos sensoriais na ponta do ovipositor que precisam ser estimulados por compostos químicos apropriados presentes na hemolinfa do hospedeiro (Godfray, 1994; Gauld & Hanson, 1995).

As populações dos parasitoides ocorrem o ano todo, assim como seus hospedeiros, principalmente *Aprostocetus* sp.1 e *Heteroschema* sp., que foram as espécies mais abundantes. Porém não apresentaram sazonalidade, sem picos populacionais, diferentemente dos seus hospedeiros, com exceção de *Pteromalus* sp., que apresentou pico populacional no mês de setembro, devido sua relação negativa com a precipitação e disponibilidade de botões florais com um mês de defasagem temporal devido os efeitos indiretos da relação desse parasitoide com a população do seu hospedeiro. O mesmo foi observado para as populações de *Heteroschema* sp., que apresentou relação negativa com a disponibilidade de botões florais, devido os efeitos indiretos de *Trupanea* sp. Assim como *Opius* sp. que apresentou relação positiva com a temperatura e

precipitação com dois meses de defasagem temporal, porém sua relação com a precipitação ocorre devido o efeito indireto em relação à disponibilidade de botões florais. Apesar disso, todos os parasitoides apresentaram distribuições populacionais com oscilações exatamente nos mesmos meses que seus hospedeiros.

Desse modo, os parasitoides são grandes aliados de *T. adenantha* na regulação populacional desses herbívoros endófagos, devido sua alta sincronia com seus hospedeiros durante o ano todo, uma vez que as aranhas estão limitadas a alguns ramos da planta além de não ocorrerem o ano todo (Romero e Vasconcellos-Neto, 2003, 2004a; Vasconcellos-Neto & Romero, 2012).

#### - Sincronia entre as populações

As populações de endófagos e parasitoides independem da densidade de capítulos, ou seja, a variação populacional não depende da quantidade de capítulos disponíveis, desse modo, os efeitos dessas populações não estão diluídos nesse sistema quando há maior disponibilidade de capítulos (e.g. Begon *et al.*, 2007).

Apenas *M. neotropica* apresentou sincronia com a disponibilidade de capítulos F1 com um mês de defasagem temporal, ou seja, logo após um pico de produção de capítulos F1 a população desse endófago aumenta, assim como o observado no mês de outubro de 2010 em que a população atingiu maior abundância relativa, após maior quantidade de capítulos F1 em setembro de 2010. Entretanto, a população desse endófago responde negativamente à disponibilidade de capítulos F4 com um mês de defasagem temporal, desse modo, ocorrem quando há menor disponibilidade de capítulos. Do mesmo modo, o pico populacional de *M. neotropica* (dezembro) não ocorre no mesmo mês em que ocorre o pico de produção de capítulos F1 (julho), pois dependem de temperaturas mais elevadas. Nessa época do ano (final do período seco e início do período chuvoso) o número de ramos

reprodutivos e a disponibilidade de capítulos é proporcionalmente menor, portanto, os recursos para os herbívoros são menores, logo, infestam e danificam proporcionalmente mais capítulos e, desse modo, menos sementes são fecundadas (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005).

Em contrapartida, *Trupanea* sp. possui sincronia negativa com a disponibilidade de capítulos F1, pois quando a proporção de capítulos está alta, a população de *Trupanea* sp. está baixa, já que apresentou relação negativa com a disponibilidade de capítulos F1, porém apresentou relação positiva com a disponibilidade de capítulos F4, desse modo, essa população de endófago ocorre quando há maior disponibilidade de capítulos. Do mesmo modo, o pico populacional de *Trupanea* sp. ocorreu durante a fase reprodutiva de *T. adenantha* (maio), quando existe maior disponibilidade de capítulos, principalmente em fenofase F4, entretanto a disponibilidade de capítulos F1 é proporcionalmente menor. Segundo Romero e Vasconcellos-Neto (2005), isso ocorre porque a planta utiliza uma estratégia de compensação da herbivoria, pois a elevada produção de capítulos excede a demanda e sacia os herbívoros. Desse modo, os endófagos infestam e danificam proporcionalmente menos capítulos e estigmas.

Estes resultados contrastam com aqueles encontrados por Bächtold *et. al* (2014) que observaram que a fenologia da planta, assim como os fatores abióticos, não influenciam o padrão de oviposição de um esperídeo, uma vez que essa borboleta ocorre o ano todo. Geralmente espécies multivoltinas (mais de uma geração por ano) não possuem padrão sincronizado com a fenologia da planta hospedeira, porém para uma espécie multivoltina persistir no tempo e espaço, a disponibilidade de recurso precisa ser abundante o ano inteiro (Yukawa, 2000; Utsumi *et. al*, 2009), o que não ocorre em *T. adenantha*.

Contudo, o pico de produção de capítulos f1 ocorreu no período frio e seco (julho), quando as populações dos endófagos estão baixas. Portanto, a elevada produção de botões florais nesse período possivelmente é uma estratégia fenológica da planta com características de escape no tempo para

evitar o ataque desses herbívoros endófagos e diminuir a taxa de ataque a botões florais ainda em formação (Brody, 1997; Marquis, 2012). Além disso, segundo Marquis (2012), a produção de tecidos vegetais vulneráveis, como os botões florais, acontece num ciclo multianual, apresentando pico, o que proporciona maior probabilidade do aumento na saturação dos herbívoros, porque as plantas terão armazenado recursos em épocas não reprodutivas para terem uma produção elevada de sementes, como o pico de produção de sementes em *T. adenantha* que ocorre em março.

Por outro lado, a planta também possui defesas bióticas indiretas eficientes que são os parasitoides, pois a população de parasitoides no geral demonstrou sincronia com seus hospedeiros, com relação positiva exatamente no mesmo mês em que seus hospedeiros estão abundantes. Essa resposta também é verificada quando analisadas as populações de cada parasitoide em relação a seu respectivo hospedeiro; entretanto a sincronia é mais visível naquelas populações de parasitoides mais abundantes, como *Aprostocetus* sp.1 em relação a *M. neotropica*, e *Heteroschema* sp. em relação a *Trupanea* sp., uma vez que não dependem das variáveis climáticas, diferentemente de *Opius* sp. e *Pteromalus* sp. Portanto, *Aprostocetus* sp.1 e *Heteroschema* sp. são os parasitoides mais importantes desse sistema.

Como a população de *Trupanea* sp. ataca os botões florais quando estão proporcionalmente em menor disponibilidade e *M. neotropica* atrasa para responder à disponibilidade de recurso (capítulos f1), é importante para a planta que os parasitoides estejam sincronizados com a população do seu hospedeiro para controlá-los, evitando o ataque massivo dos capítulos disponíveis, principalmente no período em que a planta está investindo em crescimento e no período chuvoso em que a disponibilidade de botões florais é menor e a planta fica vulnerável ao ataque.

Contudo, a presença de larvas de endófagos parasitadas afeta a quantidade de sementes que serão fecundadas, uma vez que estas larvas continuam a se alimentar após o ataque do parasitoide adulto.

- Produção de sementes fecundadas

A presença de larvas de endófagos parasitadas ou não em capítulos de *T. adenantha* afeta a quantidade de sementes que serão fecundadas. Dessa forma, além da variação entre os anos de estudo, meses e plantas analisadas, a presença de uma larva de endófago influencia a taxa de fertilização dos óvulos indiretamente, porque os danos causados pelo endófago tornam os capítulos menos atrativos que capítulos intactos para visitantes florais, além de que os efeitos diretos desses herbívoros não permitem a formação do tubo floral (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Romero *et al.*, 2008).

Capítulos intactos tiveram proporcionalmente mais sementes fecundadas do que capítulos atacados por larvas de endófagos parasitadas ou não, assim como o observado por Salomão *et al.* (2006). Entretanto, esperava-se não haver diferenças na quantidade de sementes fecundadas em capítulos atacados por larvas de endófagos parasitadas e não parasitadas. Contudo, capítulos com larvas parasitadas apresentaram, em média, menor quantidade de sementes fecundadas. Como os parasitoides desses endófagos são endoparasitoides cenobiontes, permitem o desenvolvimento normal das larvas hospedeiras após o ataque da fêmea, desse modo, provavelmente essas larvas consomem maior número de ovários e sementes para manter a biomassa de ambos, tanto da larva do parasitoide como da larva hospedeira (Gauld, 1988; Godfray, 1994; Hawkins, 1994). Assim, o maior consumo dos óvulos deve tornar o capítulo ainda menos atrativo aos visitantes florais. Entretanto, esses parasitoides podem atacar seus hospedeiros nos últimos ínstares, incluindo pupa, ou seja, se desenvolvem normalmente no período larval.

Comumente, endoparasitoides cenobiontes solitários provocam a redução do consumo de alimento das larvas hospedeiras (e.g. Parker & Pinnel, 1973; Couchman & King, 1979; Thompson, 1983; Senthamizhselvan & Muthukrishnan, 1989; Cruz *et al.*, 1997), o contrário do que ocorreu no

presente estudo em que larvas parasitadas aumentaram o consumo de ovários. Esse registro é encontrado apenas em hospedeiros parasitados por parasitoides gregários, ou seja, a alta densidade de parasitoides influencia o maior consumo de alimento pelos hospedeiros (e.g. Parker & Pinnel, 1973; Hunter & Stoner, 1975; Vinson & Iwantch, 1980; Thompson, 1983; Schopf & Steinberger, 1996).

*Trichogoniopsis adenantha* produz sementes o ano todo, porém o pico de sementes fecundadas ocorre em março, pois atinge maiores proporções no período quente e úmido, devido sua relação positiva com a taxa de precipitação e temperatura com um e dois meses de defasagem temporal, respectivamente. Do mesmo modo, Romero e Vasconcellos-Neto (2005) observaram que a época de maior produção de óvulos não danificados e fertilizados de *T. adenantha* ocorreu entre os meses de dezembro de 1999 a abril de 2000.

O aumento da produção de aquênios acontece logo após o aumento da disponibilidade de água, assim como observado por Romero e Vasconcellos-Neto (2005). Segundo Morellato (1992) a maturação dos frutos está intimamente relacionada não apenas com fatores climáticos favoráveis, mas também a abundância temporária de nutrientes no solo da Serra do Japi, assim como fatores edáficos. Geralmente, a precipitação é a fonte para o aumento da disponibilidade de nutrientes no solo, que serão utilizados pela planta para produzir folhas, flores e sementes (McKenna & Houle, 2000).

A variação mensal de sementes fecundadas durante o período de estudo se aplica também ao período em que os visitantes florais estão ativos, principalmente os itomíneos que são os principais polinizadores dessa planta, que são mais abundantes de janeiro a maio (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005). Interações mutualísticas como entre planta-polinizador e planta-predador (e.g. formigas) geralmente são influenciadas pela fenologia da planta hospedeira, por ser uma relação benéfica para ambos (Lange *et. al*, 2013). Os itomíneos se agregam em “bolsões” no inverno,

portanto, nessa época do ano diminuem sua atividade de polinização o que afeta na quantidade de sementes fecundadas em *T. adenantha* (Asteraceae) (Vasconcellos-Neto, 1991; Brown Junior, 1992). Quando os itomíneos estão em baixa densidade ou ausentes, como de junho a outubro, os tripses (Thysanoptera), provavelmente são os responsáveis pela fertilização de óvulos de *T. adenantha*, porém por se deslocarem menos entre capítulos, polinizam proporcionalmente menor quantidade de flores (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005).

Além disso, segundo Romero e Vasconcellos-Neto (2005), o número de aquênios produzidos por capítulo varia durante o ano, sendo que a menor produção de aquênios ocorre entre abril e outubro. A presença de herbívoros endófagos em capítulos não difere o número de ovários produzidos por *T. adenantha* (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004a). Entretanto, plantas em manchas grandes geralmente produzem maior número de capítulos e, conseqüentemente, maior número de sementes (Salomão *et al.*, 2006).

Contudo, a produção de sementes fecundadas foi maior no ano 2 em relação ao ano 1, apesar do ano 2 ter sido mais seco (1616 mm) em relação ao ano 1 (1321,8 mm), além disso, os indivíduos da área de estudo na trilha durante o ano 1, sofreram poda irregular, desse modo, foi necessário mudar a área de estudo na mesma trilha, abrangendo uma mancha 500 m abaixo do local de estudo inicial. Desse modo, é possível que a mudança de mancha tenha afetado o estudo, além de que no ano 2, por ter sido mais seco, é possível que as plantas tenham sofrido estresse hídrico maior em relação ao ano 1, produzindo maior número de sementes para suprimir a falta de água e nutrientes no solo.

A diferença na sincronização entre as populações dos endófagos em relação à quantidade de sementes fecundadas, é devido a diferença na amplitude dos danos causados pelas larvas de *Trupanea* sp. e *M. neotropica* que são maiores e menores à fecundação das sementes, respectivamente (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004a), apesar de não possuírem nenhuma relação com o número total de sementes fecundadas.

Embora as larvas endófagas parasitadas danifiquem mais os capítulos e, conseqüentemente, diminui o número de sementes que serão fecundadas, não existe relação entre a presença dessas larvas com a quantidade de sementes fecundadas. O contrário do que ocorre em capítulos na presença de aranhas *Misumenops argentus* e *Peucetia sp.*, em que o número de aquênios danificados diminuem e, portanto, o número de aquênios fertilizados é maior (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Romero *et al.*, 2008).

Contudo, a densidade de parasitoides é baixa e como as sementes são influenciadas pelas variáveis climáticas, as forças “bottom-up” prevalecem e a produção de capítulos excede a demanda de herbívoros endófagos parasitados ou não, permitindo que maior número de capítulos permaneça intacto, que são mais atraentes para polinizadores, permitindo maior taxa de fecundação, enfraquecendo os efeitos dos endófagos, pois haverá maior número de óvulos (viáveis) não danificados, que serão fertilizados e produzirão sementes (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005).

## **Conclusão**

Conclui-se que no sistema *Trichogoniopsis adenantha* – herbívoros endófagos – parasitoides, ambas as forças “top-down” e “bottom-up” atuam, porém em momentos diferentes. Os efeitos “bottom-up” ocorrem através de estratégias da planta para evitar o ataque massivo dos herbívoros endófagos aos botões florais, como: estratégia fenológica de produção de botões florais quando as populações dos endófagos estão baixas; estratégia de compensação de herbivoria, quando produz maior número de capítulos, permitindo maior disponibilidade de capítulos viáveis para os polinizadores; além de atuarem fortemente na produção de sementes, pois o total de sementes fecundadas está intimamente relacionado com os fatores climáticos. O aumento da disponibilidade de recurso (capítulos) para os endófagos, principalmente *Melanagromyza neotropica* que responde

tardamente à produção de capítulos e a resposta negativa de *Trupanea* sp., permite que essas populações cresçam quando há menor quantidade de capítulos e a planta está mais vulnerável ao ataque, porém essas populações ocorrem com maior abundância em períodos distintos como estratégia fenológica para evitar competição interespecífica. O aumento na taxa de ataque aos capítulos é controlado por aranhas *Misumenops argenteus* (Thomisidae) e *Peucetia* spp. somente para a população de *Trupanea* sp. (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004a; Romero *et al.*; 2008), e adicionalmente, também atrai os parasitoides específicos dos endófagos, que são altamente sincronizados com seus hospedeiros, auxiliando a planta a controlar esses herbívoros, principalmente *M. neotropica*, uma vez que são seus únicos inimigos naturais encontrados no sistema até o momento. Desse modo, as forças “top-down” estão presentes durante o ano todo, porém são mais fortes quando a disponibilidade de capítulos é menor e a planta está mais vulnerável ao ataque de endófagos. Portanto, os parasitoides são importantes fatores bióticos que influenciam no sistema *T. adenantha* – herbívoros endófagos – parasitoides, pois são extremamente sincronizados com a população dos seus hospedeiros durante o ano todo. Estes resultados indicam que existe forte influência das forças “top-down” nesse sistema, apesar de Romero e Vasconcellos-Neto (2005) indicarem forte influência das forças “bottom-up” no sistema *T. adenantha* – artrópodes – aranha, esse contraste entre os resultados obtidos nesse estudo e o de Romero e Vasconcellos-Neto (2005) pode ser devido aos diferentes organismos estudados no sistema, pois os endófagos não sofrem forte influência das condições climáticas tanto quanto outros artrópodes. Contudo, ambos os efeitos são importantes na manutenção do equilíbrio desse sistema (e.g. Stiling & Rossi, 1997; Morais-Filho & Romero, 2010; Kos *et al.*, 2011).

## Referências

- Abrahamson, W.G. & Weis, A.E. 1987. Nutritional ecology of arthropod gall makers. In F. Slansky, Jr. and J.G. Rodriguez, (eds.), **Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. John Wiley & Sons, Inc., Publishers, New York, NY. 235-258p.
- Abrahamson, W. G. & Weis, A. E. 1997. **Evolutionary ecology across tree trophic levels. Goldenrods, gallmakers and natural enemies**. Princeton, Princeton University Press.
- Abrams, P. A., Menge, B. A., Mittelbach, G. G., Spiller, D. A. & Yodzis, P. 1996. The role of indirect effects in food webs. In: G. A. Polis & K. O. Winemiller. **Food webs. Integration of patterns and dynamics**. Chapman and Hall, New York, New York, USA. 371–395 p.
- Almeida, A. M. 1997. Padrões de ocorrência em insetos endófagos associados com capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). **Dissertação de Mestrado**. Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), São Paulo, Brasil.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. 1954. **The distribution and abundance of animals**. University of Chicago Press. 782 p.
- Askew, R. R. & Shaw, M.R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. In: Waage, J. K. & Greathead, D. (Eds.). **Insect parasitoids**. New York: Academic Press. p. 225-264.
- Aukema, B. H., Clayton, M. K. & Raffa, K. F. 2004. Density-dependent effects of multiple predators sharing a common prey in an endophytic habitat. **Oecologia**, 139: 418–426
- Bächtold, A., Lange, D. & Del-Claro, K. 2014. Influence, or the lack thereof, of host phenology, architecture and climate on the occurrence of *Udranomia spitzi* (Hesperiidae: Lepidoptera). **Entomological Science**, 17:66-74.
- Barroso, G. M. 1986. **Sistemática das Angiospermas do Brasil**. Vol. 3. Viçosa, MG: UFV.
- Begon, M.; Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2007. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Artmed: 4ed. 752p.
- Bellgrove, A., Clayton, M.N. & Quinn, G.P. 1997. Effects of secondarily treated sewage effluent on intertidal macroalgal recruitment processes. **Marine and Freshwater Research** 48: 137–146.
- Borer, E. T.; Seabloom, E. W.; Shurin, J. B.; Anderson, K. E.; Blanchette, C. A.; Broitman, B.; Cooper, S. D. & Halpern, B. S. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? **Ecology**. 86: 528-537.

- Bouček, Z.; Heydon, S.L. 1997. Pteromalidae. In: Gibson, G.A.P., Huber, J.T.; Woolley, J.B. Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). **Ottawa: NRC Research Press**, p. 541-692.
- Braun, M.R; Almeida-Neto, M.; Loyola, R.D.; Prado, A.P. & Lewinsohn, T.M. 2008. New Host-Plant Records for Neotropical Agromyzids (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae Flower Heads. **Neotropical Entomology** 37(1):097-099.
- Braun, R.M. 2006. Padrões de especialização e diferenciação morfológica em agromizídeos endófagos de capítulos de asteráceas. **Tese (Mestrado)**. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Bremer, K. 1994. **Asteraceae: Cladistics and classification**. Timber Press, Portland. 752pp.
- Brody, A. K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. **Ecology**, 78:1624–1631.
- Brown Junior, K.S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: **História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil** (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp, Campinas, p.142-186.
- Cameron, E. 1941. The biology and post-embryonic development of *Opius ilicis* n.sp. a parasite of the holly leaf miner (*Phytomyza ilicis* Curt.). **Parasitology, Cambridge** 33(1):8-39.
- Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F. & Hodgson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. **Bioscience**. 35: 634-649.
- Caselle, J.E. & Warner, R.R. 1996. Variability in recruitment of coral reef fishes: the importance of habitat at two spatial scales. **Ecology** 77: 2488–2504.
- Cirelli, K. R. N & Pentead-Dias, A. M. 2003. Fenologia dos Braconidae (Hymenoptera, Ichneumonoidea) da Área de Proteção Ambiental (APA) de Descalvado, SP Análise da riqueza da fauna de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) em remanescentes naturais da Área de Proteção Ambiental (APA) de Descalvado, SP. **Revista Brasileira de Entomologia**. 47(1): 99-105.
- Coley, P.D. & Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 27: 305–335.
- Cornelissen, T.G.; Fernandes, G.W. & Vasconcellos-Neto, J. 2008. Size does matter: variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. **Oikos** 117: 1.121-1.130.
- Costa Lima, A. da 1936. Dois novos insectos de *Xanthium*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 8:157-161.

- Couchman, J.R. & King, P.E. 1979. Effects of the parasitoid *Diaretiella rapae* on the feeding rate of its host *Brevicoryne brassicae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. 25(1): 9–15.
- Crawley, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. **Ann. Rev. Entomol.** 34: 531-564.
- Croft, P. & Copland, M.J.W. 1994. Larval morphology and development of the parasitoid *Dacusa sibirica* (Hym.: Braconidae) in the leafminer host *Chromatomyia syngenesiae*. **Entomophaga** 39: 85-93.
- Cruz, I.; Lima, D.A.N. de; Figueiredo, M.L.C. & Valicente, F.H. 1995. Aspectos biológicos do parasitoide *Campolotis flavicincta* (Ashmead) criados em lagartas de *Spodoptera frugiperda* (Smith). **An. Soc. Entomol. Brasil**. 24: 201-208.
- Cruz, I.; Figueiredo, M.L.C.; Gonçalves, E.P.; Lima, D.A.N. & Diniz, E.E. 1997. Efeito da Idade de Lagartas de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) no Desempenho do Parasitóide *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae) e Consumo Foliar por Lagartas Parasitadas e Não-Parasitadas. **An. Soc. Entomol. Brasil**. 26(2): 229-234.
- De Moraes, C.M.; Lewis, W.J.; Pare, P.W.; Alborn, H.T. & Tumlinson, J.H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**. 393: 570–573.
- Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H.M. (eds.). 2012. **Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Technical Books editora, Rio de Janeiro. 336p.
- Dias, A. C. T., Trigo, J. R. & Lewinsohn, T. M. 2010. Bottom-up effects on a plant–endophyte–parasitoid system: the role of flower-head size and chemistry. **Austral Ecology**, 35:104–115.
- Erlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**. 18: 586-608.
- Finidori-Logli, V.; Bagnères, A.G. & Clément, J.L. 1996. Role of plant volatiles in the search for a host by parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae). **Journal of Chemical Ecology** 22: 541-558.
- Fritz, R.S. & Simms, E.L. 1992. **Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics**. The University of Chicago Press, Chicago. 590p.
- Futuyma, D.J. & Slatkin, M. 1983. **Coevolution**. Sinauer Associates, Sunderland.
- Garcia, F. R. M.; Campos, J. V.; Corseuil, E. 2002. Lista documentada das moscas-das-frutas (Diptera, Tephritidae) de Santa Catarina, Brasil. **Biociências**, Porto Alegre, 10(1): 139-148.

- Gauld, I.D. 1988. Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonoid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, 35: 351-377.
- Gauld, I.D. & Hanson, P.E. 1995. The structure of Hymenoptera. In: Hanson, P.E. & Gauld, I.D. (Eds.). **The Hymenoptera of Costa Rica**. Oxford: Oxford University Press, p.102-137
- Gilbert, L.E. & Raven, P.H. 1975. **Coevolution of Animals and Plants**. Texas Press, Austin, EUA.
- Godfray, H. C. J. 1994. **Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology**. New Jersey, Princeton University Press, 437 p.
- Greathead, D.J. 1986. Parasitoids in classical biological control. In: J. Waage e D. Greathead (eds.). **Insects Parasitoids**. Academic Press, London.
- Hairston, N. G., Smith, F. E.; Slobodkin, L. B. 1960. Community structure, population control and competition. **American Naturalist**, 94, 421-425.
- Halaj, J. & Wise, D.H. 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? **American Naturalist** 157: 262-81.
- Hanson, P. E. & Gauld, I. D. (eds.). 2006. **Hymenoptera de la Región Neotropical**. The American Entomological Institute, Flórida.
- Harborne, J.B. 1988. **Introduction to Ecological Biochemistry**. Academic Press, London.
- Hartvigsen, G.; Wait, D.A. & Coleman, J.S. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. **Oikos** 74: 463-468.
- Harvey, J.A.; Harvey, I.F. & Thompson, D.A. 1994. Flexible larval growth allows use of s range of host sizes by a parasitoid wasp. **Ecology**. 75: 1420-1428.
- Hassel, M.P. 1986. Parasitoids and population regulation. In: J. Waage e D. Greathead (eds.). **Insect Parasitoids**. Academic Press, London.
- Hawkins, B.A. 1994. **Pattern and process in host-parasitoid interactions**. Cambridge University Press. 204p.
- Heil, M. & McKey, D. 2003. Protective ant–plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 34: 425–453.
- Heil, M. 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. **New Phytologist** 178: 41–61.

- Hopper, K.R. 1986. Preference, acceptance, and fitness components of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) attacking various instars of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). **Environ. Entomol.** 15: 274-280.
- Hunter, K.W. & Stoner, A. 1975. *Copidosoma truneatellum*: effect of parasitization on food consumption of larval *Trichoplusia ni*. **Environ. Entomol.** 4: 381-382.
- 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(3): 724-732.
- Johnson, M.J. 2008. Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants and predators. **Ecology**, 89(1): 145–154.
- Kersch-Becker, M.F. & Lewinsohn, T. M. 2012. Bottom-up multitrophic effects in resprouting plants. **Ecology**, 93(1): 9–16.
- King, B.H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. **Q. Rev. Biol.** 62: 367-396.
- King, R. M., & Robinson, H. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). **Monographs in Systematic Botany.** 22:1–581.
- Kos, M.; Broekgaarden, C.; Kabouw, P.; Lenferink, K.O.; Poelman, E.H.; Vet, L. E. M.; Dicke, M. & Van Loon, J. J. A. 2011. Relative importance of plant-mediated bottom-up and top-down forces on herbivore abundance on Brassica oleracea. **Functional Ecology.** 25, 1113–1124.
- Kubota, U. 2003. Fenologia da comunidade de Asteraceae, variação temporal e determinantes locais de riqueza de insetos endófagos de capítulos. **Tese (Mestrado).** Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Lange, D.; Dáttilo, W. & Del-Claro, K. 2013. Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. **Ecological Entomology**, 38:463-469..
- Lawton, J.H. & McNeil, S. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In: R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor (eds.). **Population dynamics.** pp. 223-244. Blackwell, Oxford.
- Leitão-Filho, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: L. P. C. Morellato (Org.). **História natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil.** Editora da UNICAMP, Campinas, Brazil.40–60p.
- Lewinsohn, T. M. 1988. Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de compostas. **Tese (Doutorado).** Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Lucas, P.W.; Turner, I.M.; Dominy, N.J. & Yamashita, N. 2000. Mechanical defences to herbivory. **Annals of Botany.** 86: 913-920.

- Marquis, R.J. 1992. The selective impact of herbivores. In: Fritz, R.S. & Simms, E.L. (eds.). **Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics**. The University of Chicago Press, Chicago. 301-325.
- Marquis, R.J. & Whelan, C. 1996. Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and littlerecognized defenses? **Oikos**. 75: 330–334.
- Marquis, R.J. 2012. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros. In: Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H.M. (eds.). **Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Technical Books editora, Rio de Janeiro. 55-66p.
- McKenna M.F. & Houle, G. 2000. Why are annual plants rarely spring ephemerals? **New Phytologist**, 148:295-302.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. **American Naturalist**. 110: 351-369.
- Menge, B.A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? **Ecology**. 73(3): 755-765.
- Menge, B. A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. **Ecological Monographs** 65:21–74.
- Minkenbergh, O.P.J.M.; van Lenteren, J.V. 1986. The leaf-miners *Liriomyza bryoniae* and *L. trifolii* (Diptera: Agromyzidae), their parasites and host plants: a review. **Agricultural University of Wageningen Papers**. 86:1-50.
- Monge & Semir. 2012. A Família Asteraceae na Serra do Japi. In: Vasconcellos-Neto, J. & Polli, P.R. (eds.) **Novos Olhares, Novos Saberes sobre a Serra do Japi: Ecos de Sua Biodiversidade**. 222-250p.
- Moraes, C.M.; Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. 2000. Examining Plant-Parasitoid Interactions in Tritrophic Systems. **An. Soc. Entomol. Brasil**. 29 (2):189-203.
- Morais-Filho, J.C. & Romero, G.Q. 2010. Plant glandular trichomes mediate protective mutualism in a spider–plant system. **Ecological Entomology**. 35: 485–494.
- Morellato, L.P.C. 1992. **História natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Editora da UNICAMP, Campinas, Brazil. P?
- Morellato, L.P.C.; Alberti, L.F. & Hudson, I.N. 2010. Applications of Circular Statistics in plant phenology: a case studies approach. In: Hudson, I.N. & Keatley, M.R. (eds.). **Phenological Research: methods for environmental and climate change analysis**. 339-359pp.
- Nahas, L., Gonzaga, M.O. & Del-Claro, K. 2012. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. **Biotropica** 44(4): 498–505.

- Narendran, T.C.; David, B.V.; Selvaraj, P. 2005. A new species of *Aprostocetus* Westwood (Hymenoptera: Eulophidae) parasitic on *Melanagromyza obtusa* (Malloch) (Diptera: Agromyzidae) from India. **Entomon** 30(3):221-225.
- Neves, F.F.D. & Morellato, L.P.C. 2012. Efeito de borda na fenologia de árvores em floresta semidecídua de altitude na Serra do Japi. In: Vasconcellos-Neto, J. & Polli, P.R. (eds.) **Novos Olhares, Novos Saberes sobre a Serra do Japi: Ecos de Sua Biodiversidade**. 97-113p.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. **Journal of Animal Ecology** 2: 132-178.
- Norrbom, A.L. 2002. Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Faunal statistics. Disponível em: <http://www.sel.barc.usda.gov/Diptera/tephriti/TephFaSt.htm>. Acesso em 19 set. 2013.
- Ogden, J. & Powell, J.A. 1979. A quantitative description of the forest vegetation on an altitudinal gradient in the Mount Field National Park, Tasmania, and a discussion of its history and dynamics. **Australian Journal of Ecology** 4:293-325.
- Parker, F.D. & Pinnell, R.E. 1973. Effect of food consumption of the imported cabbageworm when parasitized by two species of *Apanteles*. **Environ. Entomol.** 2: 216-219.
- Petitt, F.L.; Wietlisbach, D.O. 1993. Effects of host instar and size on parasitization efficiency and life history parameters of *Opius dissitus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. 66(3): 227-236.
- Pilson, D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. **Oecologia**. 122: 72-82.
- Pinto, H. S. 1992. Clima na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Editora da UNICAMP, Campinas, Brazil. 30–39p.
- Piper, G.L. 1974. New distribution and host record for the parasitoid *Heteroschema aeneiventris* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Pan-Pacific Entomologist** 49(4):337.
- Polis, G. A. & Strong, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. **Am. Nat.** 147:813–846.
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. **Oikos**, 86:3–15.
- Polis, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R. & Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Trends in Ecology and Evolution**. 15:473–475.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? **Ecology**. 73(3): 733-746.

- Prado P. I., Lewinsohn T. M., Almeida A. M., Norrbom, A.L., Buys, B.D., Macedo, A.C. & Lopes, M.B. 2002. The fauna of Tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. **Proc. Entomol. Soc. Wash**, 104:1007–28.
- Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L. & Kaplan, I. 2011. **Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities**. Cambridge University Press, New York. 785p.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., Mcpherson, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E. 1980. Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 11: 41-65.
- Quinn, G. & Keough, M. 2002. **Experimental Design and Data Analysis for Biologists**. Cambridge University Press. 557p.
- Redfern, M. 1983. Insects and Thistles. **Naturalists Handbooks**, 4. Cambridge University Press. 65 pp.
- Romero, G. Q. 2001. Estudo experimental da associação de *Runcinioides argenteus* (Araneae, Thomisidae) em *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). **Tese (Mestrado)**. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brazil.
- Romero, G.Q. & Benson, W.W. 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. **Current Opinion in Plant Biology**. 8: 436–440.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). **Journal of Arachnology**. 31: 297-304.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2004a. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. **Ecology**. 85: 446-457.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2004b. Foraging by the flower-dwelling spider, *Misumenops argenteus* (Thomisidae), at high prey density sites. **Journal of Natural History**. 38: 1287-1296.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2005. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) in south-east Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**. 28: 171-178.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2007. Aranhas sobre plantas: dos comportamentos de forrageamento às associações específicas. In: Gonzaga, M.O.; Santos, A.J. & Japyassú, H.F. (eds.). **Ecologia e comportamento de aranhas. Interciência**, Rio de Janeiro. 400 p.
- Romero, G.Q.; Souza, J.C. & Vasconcellos-Neto, J. 2008. Antiherbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. **Ecology**. 89: 3105-3115.

- Salomão, A.T.; Martins, L.F.; Ribeiro, R.S. & Romero, G.Q. 2006. Effects of Patch Size and Floral Herbivory on Seed Set in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in Southeastern Brazil. **Biotropica** 38(2): 272–275.
- Santos, J.C.; Carneiro, M.A.A. & Fernandes, G.W. Insetos galhadores: diversidade e ecologia evolutiva dos herbívoros mais sofisticados da natureza. 2012. In: Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H.M. (eds.). **Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Technical Books editora, Rio de Janeiro. 183-199p.
- Schmitz, O.J.; Hambäck, P.A. & Beckerman, A.P. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removal on plants. **American Naturalist**. 155: 141-153.
- Schopf, A. & Steinberger, P. 1996. The influence of the endoparasitoid wasp *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera: Braconidae) on the growth, food consumption, and food utilization of its host larva, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). **Eur. J. Entomol.** 93: 555-568.
- Senthamizhselvan, M. & Muthukrishnan, J. 1989. Effect of parasitization by a gregarious and a solitary parasitoid on food consumption and utilization by *Porthesia scintillans* Walker (Lepidoptera: Lymantriidae) and *Spodoptera exigua* Hubner (Lepidoptera: Noctuidae). **Parasitol. Res.** 76: 166-170.
- Shurin, J.B.; Gruner, D.S. & Hillebrand, H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. **Proceedings of the Royal Society B**. 273: 1–9.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F.J. 1994. **Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research** (Third ed.). W. H. Freeman and Company, New York.
- Spencer, K.A. 1990. **Host specialization in the world Agromyzidae (Diptera)**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypothesis. **The Quarterly Review of Biology**. 78: 23–55.
- Stiling, P.D. 1996. **Ecology: theories and application**. Prentice Hall.
- Stiling, P.D. & Rossi, A.M. 1997. Experimental manipulation of top-down and bottom-up factors in tri-trophic system. **Ecology**. 78(5): 1602-1606.
- Straw, N.A. 1989. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae – a review. **Ecol. Entomol.** 14(4): 455-462 .
- Strong, D. R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. **Ecology**, 73:747–754.
- Thompson, S.N. 1983. Biochemical and physiological effects of metazoan endoparasites on their host species. **Comp. Biochem. Physiol.** 74B(2): 183-211.

- 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. 2013. **Relentless Evolution**, University of Chicago Press, Oxford. 512p.
- Turlings, T.C.J.; McCall, P.J.; Alborn, H.T. & Tumlinson, J.H. 1993. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. **Journal of Chemical Ecology** 19: 411-425.
- Turlings, T.C.J.; Tumlinson, J.H.; Heath, R.R.; Proveaux, A.T. & Doolittle, R.E. 1991b. Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. **Journal of Chemical Ecology** 17: 2235-2251.
- Turlings, T.C.J.; Tumlinson, J.H.; Lewis, W.J. & Vet, L.E.M. 1989. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. VII. Learning of host-related odors induced by a brief contact experience with host by-products in *Cotesia marginiventris* (Cresson), a generalist larval parasitoid. **J. Insect Behav.** 2: 217-225.
- Turlings, T.C.J.; Tumlinson, J.H.; Teller, F.J. & Lewis, W.J. 1991a. Larval-damaged plants: source of volatiles synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. **Entomol. Exp. Appl.** 58: 75-82.
- Underwood, A. J. 1997. **Experiments in ecology**. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Utsumi, S., Nakamura, M. & Ohgushi, T. 2009. Community consequences of herbivore-induced bottom-up trophic cascades: the importance of resource heterogeneity. **Journal of Animal Ecology**, 78:953–963.
- Uvarov, B.P. 1931. Insects and climate. **Transactions of the Entomological Society of London**. 79: 1–247.
- Vasconcellos-Neto, J. 1991. Interactions between Ithomiine butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. In: **Plant-Animal Interactions. Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions** (P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson, eds.). John Wiley and Sons, New York, p.291-313.
- Vasconcellos-Neto, J.; Romero, G. Q.; Santos, A.J. & Dippenaar-Schoeman, A.. 2007. Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. **Biotropica**. 39: 221-226, 2007.
- Vasconcellos-Neto, J. & Romero, G. Q. 2012. Interações bióticas entre *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) e artrópodes na Serra do Japi, Jundiáí-SP. In: Vasconcellos-Neto, J. & Polli, P.R. (eds.) **Novos Olhares, Novos Saberes sobre a Serra do Japi: Ecos de Sua Biodiversidade**. 251-271p.

- Vet, L.E.M. & Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical used by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology** 37:141-72.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**. 21: 109-133.
- Vinson, S.B. & Iwantsch, G.F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**. 25: 397-419.
- Waring, G.L. & Price, P.W. 1990. Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: Asphondylia spp.) on creosote bush. **Ecological Entomology** 15:87-95.
- White, T.C.R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. **Oecologia**. 33: 71-86.
- Williams, I.S.; Jones, T.H. & Hartley, S. 2001. The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. **Ecological Entomology**. 26: 204-211.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 25:443-466.
- Yang, J.C. Chu, Y.I. & Talekar, N.S. 1993. Biological studies of *Diadegma semiclausum* (Hym., Ichneumonidae), a parasite of diamondback moth. **Entomophaga**. 38: 579-586.
- Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. 2005. **The evolutionary biology of flies**. Columbia University Press, New York. 430pp.
- Yukawa, J. 2000. Synchronization of gallers with host plant phenology. **Population Ecology**, 42: 105-113.
- Zar, J. H. 1998. **Biostatistical Analysis** (4th ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zwölfer, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. **Fortschr. Zool**. 25: 331-353.
- Zwölfer, H. 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. **Annu. Rev. Entomol**. 33: 103-122.
- Zwölfer, H. & Brandl, R. 1989. Niches and size relationships in Coleoptera associated with Carduae host plants: adaptations to resource gradients. **Oecologia**. 78: 60-68.

## Apêndices

**Tabela 1.** Teste de Tukey para a média de sementes fecundadas por planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) na presença/ausência de herbívoros endófagos, no período de dois anos de estudo, entre Abril de 2010 a Março de 2012, na Serra do Japi, Jundiá-SP.

		2010											2011							2012					
		Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar
2010	Abr																								
	Mai	<b>-7.52</b>																							
	Jun	<b>-8.37</b>	-0.85																						
	Jul	-3.56	3.96	4.81																					
	Ago	2.23	<b>9.74</b>	<b>10.59</b>	5.79																				
	Set	3.13	<b>10.65</b>	<b>11.50</b>	6.69	0.90																			
	Out	4.70	<b>12.22</b>	<b>13.07</b>	8.26	2.47	1.57																		
	Nov	-5.53	1.99	2.84	-1.97	<b>-7.75</b>	-8.66	<b>-10.23</b>																	
	Dez	<b>-14.74</b>	<b>-7.23</b>	-6.38	<b>-11.19</b>	<b>-16.97</b>	-17.87	<b>-19.45</b>	<b>-9.22</b>																
	Jan	<b>-7.71</b>	-0.19	0.66	-4.15	<b>-9.94</b>	-10.84	<b>-12.41</b>	-2.18	7.04															
	Fev	<b>-14.20</b>	<b>-6.68</b>	-5.83	<b>-10.64</b>	<b>-16.42</b>	<b>-17.33</b>	<b>-18.90</b>	<b>-8.67</b>	0.55	-6.49														
	Mar	<b>-15.26</b>	<b>-7.75</b>	<b>-6.90</b>	<b>-11.70</b>	<b>-17.49</b>	<b>-18.39</b>	<b>-19.96</b>	<b>-9.74</b>	-0.52	<b>-7.55</b>	-1.07													
2011	Abr	<b>-12.46</b>	-4.95	-4.10	<b>-8.91</b>	<b>-14.69</b>	<b>-15.59</b>	<b>-17.16</b>	<b>-6.94</b>	2.28	-4.75	1.73	2.80												
	Mai	<b>-14.25</b>	<b>-6.73</b>	-5.88	<b>-10.69</b>	<b>-16.47</b>	<b>-17.38</b>	<b>-18.95</b>	<b>-8.72</b>	0.50	<b>-6.54</b>	-0.05	1.01	-1.78											
	Jun	<b>-8.21</b>	-0.69	0.16	-4.65	<b>-10.43</b>	<b>-11.34</b>	<b>-12.91</b>	-2.68	6.54	-0.50	5.99	<b>7.06</b>	4.26	<b>6.04</b>										
	Jul	-7.06	0.46	1.31	-3.50	<b>-9.28</b>	-10.19	<b>-11.76</b>	-1.53	<b>7.69</b>	0.65	7.14	<b>8.21</b>	5.41	<b>7.19</b>	1.15									
	Ago	<b>-10.21</b>	-2.69	-1.84	-6.65	<b>-12.43</b>	<b>-13.34</b>	<b>-14.91</b>	-4.68	4.54	-2.50	3.99	5.06	2.26	4.04	-2.00	-3.15								
	Set	-3.39	4.13	4.98	0.17	-5.61	-6.52	-8.09	2.14	<b>11.36</b>	4.32	<b>10.81</b>	<b>11.88</b>	9.08	<b>10.86</b>	4.82	3.67	6.82							
	Out	-3.04	4.48	5.33	0.52	-5.27	-6.17	-7.74	2.49	<b>11.71</b>	4.67	<b>11.16</b>	<b>12.22</b>	<b>9.43</b>	<b>11.21</b>	5.17	4.02	7.17	0.35						
	Nov	<b>-17.35</b>	<b>-9.83</b>	<b>-8.98</b>	<b>-13.79</b>	<b>-19.58</b>	<b>-20.48</b>	<b>-22.05</b>	<b>-11.82</b>	-2.61	<b>-9.64</b>	-3.15	-2.09	-4.89	-3.10	<b>-9.14</b>	<b>-10.29</b>	-7.14	<b>-13.96</b>	<b>-14.31</b>					
	Dez	<b>-18.45</b>	<b>-10.94</b>	<b>-10.09</b>	<b>-14.89</b>	<b>-20.68</b>	<b>-21.58</b>	<b>-23.15</b>	<b>-12.93</b>	-3.71	<b>-10.74</b>	-4.26	-3.19	-5.99	-4.20	<b>-10.25</b>	<b>-11.40</b>	-8.25	<b>-15.07</b>	<b>-15.41</b>	-1.10				
	Jan	<b>-11.09</b>	-3.57	-2.72	-7.53	<b>-13.32</b>	<b>-14.22</b>	<b>-15.79</b>	-5.57	3.65	-3.38	3.11	4.17	1.37	3.16	-2.89	-4.03	-0.88	-7.70	-8.05	6.26	7.36			
	Fev	<b>-14.68</b>	<b>-7.16</b>	-6.31	<b>-11.12</b>	<b>-16.90</b>	<b>-17.81</b>	<b>-19.38</b>	<b>-9.15</b>	0.07	<b>-6.97</b>	-0.48	0.58	-2.21	-0.43	<b>-6.47</b>	<b>-7.62</b>	-4.47	<b>-11.29</b>	<b>-11.64</b>	2.67	3.78	-3.59		
	Mar	<b>-13.50</b>	-5.98	-5.13	<b>-9.94</b>	<b>-15.72</b>	<b>-16.63</b>	<b>-18.20</b>	<b>-7.97</b>	1.25	-5.79	0.70	1.77	-1.03	0.75	-5.29	-6.44	-3.29	<b>-10.11</b>	<b>-10.46</b>	3.85	4.96	-2.41	1.18	

**Tabela 2.** Teste de Tukey para a média de sementes fecundadas por planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) na presença/ausência de parasitoides, no período de dois anos de estudo, entre Abril de 2010 a Março de 2012, na Serra do Japi, Jundiaí-SP.

		2010											2011							2012					
		Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar
2010	Abr																								
	Mai	-6.31																							
	Jun	-6.17	0.14																						
	Jul	-2.51	3.80	3.66																					
	Ago	1.96	<b>8.26</b>	<b>8.12</b>	4.46																				
	Set	2.96	9.26	9.13	5.46	1.00																			
	Out	5.40	<b>11.71</b>	<b>11.57</b>	<b>7.91</b>	3.45	2.45																		
	Nov	-6.86	-0.56	-0.69	-4.36	<b>-8.82</b>	-9.82	<b>-12.27</b>																	
	Dez	<b>-9.55</b>	-3.25	-3.38	<b>-7.04</b>	<b>-11.51</b>	<b>-12.51</b>	<b>-14.96</b>	-2.69																
	Jan	-5.73	0.58	0.44	-3.22	<b>-7.68</b>	-8.68	<b>-11.13</b>	1.14	3.83															
	Fev	<b>-11.83</b>	-5.53	-5.66	<b>-9.33</b>	<b>-13.79</b>	<b>-14.79</b>	<b>-17.24</b>	-4.97	-2.28	-6.11														
	Mar	<b>-11.72</b>	-5.41	-5.55	<b>-9.21</b>	<b>-13.67</b>	<b>-14.68</b>	<b>-17.12</b>	-4.86	-2.17	<b>-5.99</b>	0.12													
2011	Abr	<b>-10.54</b>	-4.24	-4.37	<b>-8.03</b>	<b>-12.50</b>	<b>-13.50</b>	<b>-15.95</b>	-3.68	-0.99	-4.82	1.29	1.18												
	Mai	<b>-10.32</b>	-4.01	-4.15	<b>-7.81</b>	<b>-12.28</b>	<b>-13.28</b>	<b>-15.73</b>	-3.46	-0.77	-4.60	1.51	1.40	0.22											
	Jun	-4.70	1.61	1.47	-2.19	<b>-6.65</b>	-7.65	<b>-10.10</b>	2.17	4.86	1.03	<b>7.14</b>	<b>7.02</b>	5.85	5.63										
	Jul	-6.77	-0.47	-0.60	-4.27	<b>-8.73</b>	-9.73	<b>-12.18</b>	0.09	2.78	-1.05	5.06	4.95	3.77	3.55	-2.08									
	Ago	<b>-8.66</b>	-2.36	-2.50	-6.16	<b>-10.62</b>	<b>-11.62</b>	<b>-14.07</b>	-1.80	0.89	-2.94	3.17	3.05	1.88	1.66	-3.97	-1.89								
	Set	-4.58	1.73	1.59	-2.07	-6.53	-7.53	<b>-9.98</b>	2.29	4.97	1.15	7.26	7.14	5.96	5.74	0.12	2.20	4.09							
	Out	-0.74	5.57	5.43	1.77	-2.69	-3.69	-6.14	6.13	<b>8.82</b>	4.99	<b>11.10</b>	<b>10.98</b>	<b>9.81</b>	9.58	3.96	6.04	7.93	3.84						
	Nov	<b>-16.63</b>	<b>-10.32</b>	<b>-10.46</b>	<b>-14.12</b>	<b>-18.58</b>	<b>-19.58</b>	<b>-22.03</b>	<b>-9.77</b>	-7.08	<b>-10.90</b>	-4.79	-4.91	-6.09	-6.31	<b>-11.93</b>	<b>-9.86</b>	-7.96	<b>-12.05</b>	<b>-15.89</b>					
	Dez	<b>-19.31</b>	<b>-13.01</b>	<b>-13.14</b>	<b>-16.81</b>	<b>-21.27</b>	<b>-22.27</b>	<b>-24.72</b>	<b>-12.45</b>	<b>-9.76</b>	<b>-13.59</b>	<b>-7.48</b>	<b>-7.59</b>	<b>-8.77</b>	<b>-8.99</b>	<b>-14.62</b>	<b>-12.54</b>	<b>-10.65</b>	<b>-14.74</b>	<b>-18.58</b>	-2.69				
	Jan	-6.90	-0.60	-0.74	-4.40	<b>-8.86</b>	-9.86	<b>-12.31</b>	-0.04	2.65	-1.18	4.93	4.81	3.64	3.42	-2.21	-0.13	1.76	-2.33	-6.17	<b>9.72</b>	<b>12.41</b>			
	Fev	<b>-17.16</b>	<b>-10.86</b>	<b>-10.99</b>	<b>-14.66</b>	<b>-19.12</b>	<b>-20.12</b>	<b>-22.57</b>	<b>-10.30</b>	<b>-7.61</b>	<b>-11.44</b>	-5.33	-5.45	<b>-6.62</b>	-6.84	<b>-12.47</b>	<b>-10.39</b>	<b>-8.50</b>	<b>-12.59</b>	<b>-16.43</b>	-0.54	2.15	<b>-10.26</b>		
	Mar	<b>-9.62</b>	-3.31	-3.45	-7.11	<b>-11.58</b>	<b>-12.58</b>	<b>-15.03</b>	-2.76	-0.07	-3.90	2.21	2.10	0.92	0.70	-4.93	-2.85	-0.96	-5.04	-8.88	7.01	<b>9.69</b>	-2.72	<b>7.54</b>	

**Tabela 3.** Teste de Tukey para a média de sementes fecundadas por planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) na presença de herbívoros endófagos, parasitoides e capítulos intactos na mesma planta, no período de dois anos de estudo, entre Abril de 2010 a Março de 2012, na Serra do Japi, Jundiáí-SP.

		2010												2011					2012						
		Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar
2010	Abr																								
	Mai	<b>-5.88</b>																							
	Jun	<b>-6.70</b>	-0.82																						
	Jul	-1.61	4.27	5.09																					
	Ago	2.27	<b>8.15</b>	<b>8.97</b>	3.88																				
	Set	3.49	<b>9.37</b>	<b>10.19</b>	5.10	1.22																			
	Out	4.61	<b>10.49</b>	<b>11.31</b>	6.22	2.34	1.12																		
	Nov	<b>-6.91</b>	-1.03	-0.21	-5.30	<b>-9.18</b>	<b>-10.39</b>	<b>-11.51</b>																	
	Dez	<b>-12.57</b>	<b>-6.69</b>	<b>-5.87</b>	<b>-10.96</b>	<b>-14.84</b>	<b>-16.06</b>	<b>-17.18</b>	-5.66																
	Jan	-5.06	0.82	1.64	-3.45	<b>-7.33</b>	-8.55	<b>-9.67</b>	1.85	<b>7.51</b>															
	Fev	<b>-11.89</b>	<b>-6.01</b>	-5.19	<b>-10.28</b>	<b>-14.16</b>	<b>-15.38</b>	<b>-16.50</b>	-4.98	0.68	<b>-6.83</b>														
	Mar	<b>-14.34</b>	<b>-8.46</b>	<b>-7.64</b>	<b>-12.73</b>	<b>-16.61</b>	<b>-17.83</b>	<b>-18.95</b>	<b>-7.44</b>	-1.77	<b>-9.28</b>	-2.45													
2011	Abr	<b>-9.73</b>	-3.85	-3.03	<b>-8.12</b>	<b>-12.00</b>	<b>-13.22</b>	<b>-14.34</b>	-2.82	2.84	-4.67	2.16	4.61												
	Mai	<b>-12.50</b>	<b>-6.62</b>	-5.80	<b>-10.89</b>	<b>-14.77</b>	<b>-15.99</b>	<b>-17.11</b>	-5.60	0.07	<b>-7.44</b>	-0.61	1.84	-2.77											
	Jun	-4.82	1.07	1.88	-3.21	<b>-7.09</b>	-8.30	<b>-9.42</b>	2.09	<b>7.75</b>	0.24	<b>7.07</b>	<b>9.53</b>	4.91	<b>7.69</b>										
	Jul	-4.70	1.18	2.00	-3.09	-6.97	-8.19	<b>-9.31</b>	2.20	<b>7.87</b>	0.36	7.19	<b>9.64</b>	5.03	7.80	0.11									
	Ago	<b>-7.64</b>	-1.76	-0.94	-6.03	<b>-9.91</b>	<b>-11.13</b>	<b>-12.25</b>	-0.73	4.93	-2.58	4.25	6.70	2.09	4.86	-2.82	-2.94								
	Set	-3.82	2.06	2.87	-2.21	-6.09	-7.31	-8.43	3.08	<b>8.74</b>	1.23	8.06	<b>10.52</b>	5.90	<b>8.68</b>	0.99	0.88	3.81							
	Out	-3.10	2.78	3.59	-1.49	-5.37	-6.59	-7.71	3.80	<b>9.46</b>	1.95	<b>8.78</b>	<b>11.24</b>	6.62	<b>9.40</b>	1.71	1.60	4.53	0.72						
	Nov	<b>-14.11</b>	<b>-8.24</b>	<b>-7.42</b>	<b>-12.51</b>	<b>-16.39</b>	<b>-17.60</b>	<b>-18.72</b>	-7.21	-1.55	<b>-9.06</b>	-2.23	0.23	-4.39	-1.62	<b>-9.30</b>	<b>-9.41</b>	-6.48	<b>-10.29</b>	<b>-11.01</b>					
	Dez	<b>-14.67</b>	<b>-8.79</b>	<b>-7.97</b>	<b>-13.06</b>	<b>-16.94</b>	<b>-18.15</b>	<b>-19.27</b>	<b>-7.76</b>	-2.10	<b>-9.61</b>	-2.78	-0.33	-4.94	-2.17	<b>-9.85</b>	<b>-9.96</b>	-7.03	<b>-10.84</b>	<b>-11.56</b>	-0.55				
	Jan	<b>-8.18</b>	-2.30	-1.48	-6.57	<b>-10.45</b>	<b>-11.67</b>	<b>-12.79</b>	-1.28	4.39	-3.12	3.71	6.16	1.55	4.32	-3.37	-3.48	-0.54	-4.36	-5.08	5.94	6.49			
	Fev	<b>-14.18</b>	<b>-8.30</b>	<b>-7.48</b>	<b>-12.57</b>	<b>-16.45</b>	<b>-17.67</b>	<b>-18.79</b>	<b>-7.27</b>	-1.61	<b>-9.12</b>	-2.29	0.17	-4.45	-1.68	<b>-9.36</b>	<b>-9.48</b>	-6.54	<b>-10.35</b>	<b>-11.07</b>	-0.06	0.49	-6.00		
	Mar	<b>-9.58</b>	-3.70	-2.88	<b>-7.97</b>	<b>-11.85</b>	<b>-13.07</b>	<b>-14.19</b>	-2.68	2.99	-4.53	2.31	4.76	0.15	2.92	-4.77	-4.88	-1.95	-5.76	-6.48	4.53	5.08	-1.40	4.59	