



PAULO INÁCIO DE KNEGT LÓPEZ DE PRADO 8823

Diferenciação Morfológica em Função da Planta Hospedeira em *Tomoplagia tripunctata* e *Tomoplagia incompleta* (Diptera: Tephritidae)

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Paulo Inácio de Kneft Lopez de Prado 03 e aprovada pela Comissão Julgadora. 02/94

Thomas Michael Lewinsohn 3/2/94

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como requerimento parcial para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Orientador: Dr. Thomas Michael Lewinsohn +

Campinas
1994
UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Quando, por volta dos oito anos, anunciei que iria ser "biólogo", meus pais apoiaram entusiasticamente; e assim tem sido desde então. Por esta e muitas outras eu lhes dedico esta tese, com carinho e gratidão.

"Pica-pau voa é duvidando do ar."

J. Guimarães Rosa

AGRADECIMENTOS

À Cris, a quem devo muito mais do que conseguiria escrever aqui. Além de todo o resto, um obrigado especial pela ajuda a este trabalho, e por ter segurado com boa vontade todas as barras, tensões, ausências e demais agruras de se ter um companheiro escrevendo tese.

Ao Frederico, que me ensina tanta coisa legal !

A meus pais, Francisco e Johanna, e meus irmãos, Marcos, Beth e Tiago.

À minha família em Campinas: Selvílio, Lucila, Ângela e Daniel.

Aos amigos de primeiríssima hora: Ricardo Lima, Marcelo Pacheco, Antônio Carlos Lage, Fárley, Gustavo Simões, Leila Costa e Veruska; Manoel de Almeida Neto e Néelson de Freitas; Maurício Faria e Sílvia Pinheiro, Lúcio Bedê, Zé Eugênio Figueira, Andréa de Souza, Rodrigo Queiroz, Raimundo Loyola, Fatinha Brant, e, muito especialmente, a Teresa Sposito.

Aos amigos da pós-graduação, cujo apoio, as discussões e - é claro - as cervejas, me deram muita força: Carmen Zickel, Isabel Arantes, Fernando Pedroni, J. Flávio Cândido Jr., Vera Engel, Emerson Vieira, Joaquim Matavele, Cláudia Magalhães, Monique Van Sluys, Sirayama Oliveira, Eduardo Ramirez, Daniela Oliveira, Flávio Gandara, Sérgio Seike e Icléia Boselli.

À professora Vera N. Solferini, que do projeto à pré-banca sempre acompanhou de perto esta tese, e me auxiliou de forma decisiva inúmeras vezes.

Aos professores Woodruff Benson e George Shepherd, com quem aprendi muita ecologia, dentro e fora da sala de aula. Agradeço-lhes também pelas valiosas sugestões que deram ao examinar a versão preliminar desta tese.

Aos Profs. João Vasconcelos Neto, Miguel Petrere Jr. e João Semir, pelo apoio irrestrito e amigo que sempre me deram.

Aos professores Hermógenes F. Leitão-Filho e Ângelo do Pires Prado, que muito ajudaram na sistemática e identificação do material desta tese.

Ao professor Louis Bernard Klazcko, que leu a versão preliminar desta tese, dando sugestões muito oportunas.

Aos professores Daniel J. Hogan e Alpina Begossi, que gentilmente cederam o equipamento para a impressão final desta tese.

Por fim, mas não por último, ao Thomas, meu orientador. Pela maneira generosa com que sempre me franqueou sua amizade e seus conhecimentos.

Durante este mestrado fui mantido por bolsa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico - CNPq de Março de 1991 a agosto de 1993; e por bolsa da Fundação MB de setembro de 1993 até a presente data.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	1
1. Teoria	1
2. Evidências	3
 SISTEMA DE ESTUDO	 5
 PROCEDIMENTOS	 8
1. Obtenção dos espécimes	8
2. Caracteres estudados	9
2.1. Caracteres qualitativos	9
2.2. Caracteres quantitativos	9
2.2.1. Medidas do corpo	9
2.2.2. Medidas da terminália feminina	9
2.3. Caracteres morfológicos das plantas hospedeiras	 12
3. Análises e procedimentos estatísticos	12
3.1. Caracteres qualitativos	13
3.2. Caracteres quantitativos	13
3.2.1. Medidas do corpo	14
3.2.2. Medidas da terminália feminina	16
3.2.3. "Tamanho" e "forma": uma breve definição de termos	 17
3.3. Comparações entre matrizes de similaridade	18
4. Cruzamentos entre morfos de <u>Tomoplagia tripunctata</u>	 19
 RESULTADOS	 20
1. <u>Tomoplagia tripunctata</u>	20
1.1. Caracteres qualitativos	20
1.2. Caracteres quantitativos	24
1.2.1. Tamanho	24
1.2.2. Forma	26
1.2.2.1. Medidas do corpo	26
1.2.2.2. Medidas dos acúleos	29
1.3. Cruzamentos entre morfos	32
 2. <u>Tomoplagia incompleta</u>	 33
2.1. Caracteres qualitativos	33
2.2. Caracteres quantitativos	38
2.2.1. Tamanho	38
2.2.2. Forma	43
2.2.2.1. Medidas do corpo	43
2.2.2.2. Medidas dos acúleos	47

DISCUSSÃO	50
1. Diferenças morfológicas entre indivíduos provenientes de diferentes hospedeiras	50
1.1. A validade de se inferir diferenciação genética por meio de caracteres morfológicos	50
1.2. Diferenças de Tamanho	52
1.3. Diferenças independentes de tamanho	53
1.3.1. Pigmentação	53
1.3.2. Medidas do corpo	56
1.3.3. Medidas dos acúleos	57
1.3.4. Relações entre os caracteres qualitativos e quantitativos	59
2. Diferenças entre indivíduos coletados em diferentes locais e datas	63
3. Diferenças das razões sexuais entre as amostras de diferentes hospedeiras	64
RESUMO	66
SUMMARY	68
LITERATURA CITADA	70
APÊNDICE	79

INTRODUÇÃO

"The idea that natural environments afford multiple niches, allowing for the coexistence of functionally diverse species, is so obvious that few ecologists would seek to question it. Less obvious is the idea that the environment of a single species can provide multiple niches, leading to the evolution and coexistence of functionally diverse forms within a single gene pool."

D.S. Wilson, 1989

1. TEORIA

A diferenciação morfológica, fisiológica e comportamental de populações de uma espécie de inseto fitófago que exploram diferentes espécies de plantas é um fato observado por estudiosos há pelo menos um século (Walsh, 1864; Cockerell, 1897; apud Brues, 1946 e Dethier, 1952). Termos variados, tais como "raças de hospedeiros", "variedades", "morfos" e "biotipos", são utilizados para designar estas categorias sub-específicas, em contextos ecológicos e evolutivos bastante diversos.

Longe de ser uma questão meramente semântica, esta diversidade reflete o grande número de interpretações que o fenômeno comporta. As diferenças observadas entre indivíduos de uma mesma espécie que exploram diferentes plantas podem representar fenômenos biológicos muito distintos: variação puramente fenotípica (polifenismos, plasticidade); polimorfismos genéticos, estáveis ou não; raciação, simpátrica ou alopátrica; ou mesmo a existência de complexos de espécies crípticas (Diehl & Bush, 1984; Futuyma & Peterson, 1985; Zwölfer & Romstöck-Völkl, 1991).

Entre estes processos, os que mais despertam polêmica são sem dúvida os de divergência genética simpátrica em função da planta hospedeira. A sua plausibilidade é contestada com base na teoria clássica de genética de populações, para a qual a interrupção do fluxo gênico através de isolamento geográfico é a principal causa de divergência genética entre populações (Mayr, 1963, 1970, 1976; Lewontin, 1974; Futuyma & Mayer, 1980; Patterson, 1981). Em simpatria, a recombinação promovida pela reprodução sexuada impediria a diversificação da população em genótipos adaptados a cada planta hospedeira (Mitter & Futuyma, 1979; Futuyma & Peterson, 1985; Futuyma, 1989).

Os polimorfismos devido à planta hospedeira são um caso particular de polimorfismo devido à heterogeneidade ambiental, cuja teoria foi muito explorada nas

décadas de 1950 e 60. Neste período foram desenvolvidos um grande número de modelos matemáticos com o objetivo de identificar sob quais condições polimorfismos estáveis poderiam ser mantidos pela heterogeneidade ambiental (e.g. Levene, 1953; Maynard-Smith, 1966, 1970; Levins & MacArthur, 1966; Levins, 1968). Estes modelos trabalham com poucos locos (em geral um), pressupõem que o ambiente é constituído por uma mistura de nichos, e que para cada nicho há um fenótipo melhor adaptado. A população é panmítica, e seus indivíduos se distribuem aleatoriamente pelos nichos.

Todos levam a conclusões semelhantes, prevendo que polimorfismos estáveis são possíveis mesmo quando o heterozigoto não possui as maiores aptidões em cada nicho. Para tanto, é necessário que:

- 1) a regulação das densidades populacionais seja independente em cada nicho, isto é, os nichos possuem capacidades de suporte independentes;
- 2) haja uma grande diferença entre as aptidões dos genótipos em cada nicho. Quando as diferenças são pequenas, os nichos devem ocorrer em proporções aproximadamente iguais no ambiente;
- 3) cada indivíduo permaneça a maior parte de sua vida em apenas um tipo de nicho (ambiente de "granulação grossa", sensu Levins, 1968).

Os polimorfismos por heterogeneidade ambiental são ainda facilitados quando os indivíduos são capazes de escolher o nicho que lhes proporciona a maior aptidão (seleção de hábitat) e/ou acasalar-se com indivíduos de igual fenótipo (seleção de parceiro). Nestes dois casos aumenta-se a probabilidade do cruzamento entre genótipos iguais, reduzindo-se o fluxo gênico entre os indivíduos que ocupam diferentes nichos (Maynard-Smith, 1966; Thoday & Gibson, 1970; Bush & Diehl, 1982; Diehl & Bush, 1989).

Embora não necessariamente, os polimorfismos por heterogeneidade ambiental podem, portanto, representar um estágio inicial de divergência genética simpátrica, o que pode gerar raças ou mesmo espécies. Para tanto, é necessária uma intensificação do isolamento reprodutivo (Maynard-Smith, 1966; Scudder, 1974; Kondrashov & Mina, 1986).

Uma seleção disruptiva intensa pode favorecer o isolamento reprodutivo dos genótipos marginais, pois neste caso os genótipos intermediários possuem baixas aptidões e há uma grande pressão seletiva para o desenvolvimento de mecanismos que reduzam a probabilidade de acasalamento de indivíduos com genótipos diferentes (Dobzhansky & Pavlovsky, 1971; Thoday, 1972; Scudder, 1974; Kondrashov & Mina, 1986). Em última instância, esta é a força que garante o isolamento reprodutivo entre espécies, já que a aptidão dos "genótipos intermediários" (híbridos) é em geral próxima de zero.

Para que o isolamento reprodutivo ocorra em populações simpátricas, é preciso que ele esteja ligado aos processos que determinam a utilização dos diferentes nichos. Para tanto, é necessário que o caráter sob seleção disruptiva determine, direta ou pleiotropicamente, o isolamento reprodutivo (Maynard-Smith, 1966; Thoday & Gibson, 1970; Templeton, 1981; Bush & Diehl, 1982). Outra possibilidade é a de que os genes que controlam os mecanismos de isolamento (e.g. seleção de hábitat ou de parceiro)

associem-se, por meio de modificadores ou de ligação, aos genes que determinam a aptidão em cada nicho (Maynard-Smith, 1966; Thoday & Gibson, 1970).

Muitos autores consideram as duas alternativas improváveis (Mayr, 1963, 1970; Maynard-Smith, 1966; Templeton, 1981; Futuyma & Peterson, 1985). Outros assinalam, todavia, que para animais parasitas (af incluídos insetos fitófagos) o hospedeiro representa não só o recurso alimentar, como também uma parcela representativa do hábitat e muitas vezes o local de acasalamento (Bush, 1969, 1975; Scudder, 1974; Price, 1980; Tauber & Tauber, 1989; Diehl & Bush, 1989). Para estes organismos o isolamento reprodutivo determinado pela associação a diferentes hospedeiros é portanto um evento bastante plausível.

De fato, a probabilidade de ocorrência de diferenciação genética devido ao nicho parece bem maior quando as particularidades autoecológicas de cada grupo de organismos são levadas em consideração e modelos biologicamente mais realistas são elaborados (Tauber & Tauber, 1989; Via, 1990).

2. EVIDÊNCIAS

Em uma série de experimentos de laboratório, Thoday e colegas submeteram populações de *Drosophila melanogaster* a diversos regimes de seleção disruptiva artificial, muitos dos quais levaram a polimorfismos, por vezes acompanhados de isolamento reprodutivo parcial (revisões em Thoday & Gibson, 1970; Thoday, 1972). Paterniani (1969) realizou experimentos similares com duas raças de milho em panmixia, obtendo o isolamento reprodutivo virtualmente completo após cinco gerações de seleção das espigas com baixos percentuais de intercruzamento.

Estes resultados foram de enorme importância, pois falsearam o paradigma predominante na época de que a divergência genética não é possível sem a interrupção do fluxo gênico. Entretanto, conforme notam Thoday e Gibson (1970), os experimentos provaram que o fenômeno é possível, mas não determinam a frequência com que ele ocorre na natureza.

Há, ainda, um grande número de evidências sugerindo a associação positiva entre variabilidade genotípica e heterogeneidade ambiental. Muitos experimentos provaram que variados regimes de seleção disruptiva podem gerar polimorfismos (e.g. Streams & Pimentel, 1961; Pimentel, Smith & Soans, 1967; várias citações em Thoday, 1972) e que a variabilidade genética é maior em ambientes mais heterogêneos (Powell, 1971; Powell & Wistrand, 1978), embora em muitos casos a heterose possa ser a responsável pela manutenção destes polimorfismos (Mackay, 1980, 1981).

A correlação entre variabilidade genética e ambiental é um dos principais argumentos da "teoria do balanceamento" (Brito da Cunha & Dobzhansky, 1954; Dobzhansky, 1955; Lewontin, 1974), segundo a qual a variabilidade genética seria adaptativa, pois fornece a "matéria prima" para que as espécies respondam às variações das pressões seletivas decorrentes da heterogeneidade ambiental. Uma das previsões desta hipótese é que espécies com maiores amplitudes de nicho possuiriam maior variabilidade genotípica (Brito da Cunha & Dobzhansky, 1954; Dobzhansky, 1955;

Levins, 1968), princípio que foi estendido para a variabilidade morfológica e batizado de "hipótese de variação devido ao nicho" por Van Valen (1965).

No caso de insetos fitófagos, a abordagem experimental raramente foi utilizada para provar que a associação a diferentes plantas é capaz de promover polimorfismos ou raciação em simpatria (exceções em Diehl & Bush, 1984). A maioria dos registros de biotipos ligados à planta hospedeira baseia-se na constatação de diferenças morfológicas, eletroforéticas, comportamentais e/ou fisiológicas das populações associadas a diferentes espécies de plantas (Strong et al., 1984; Diehl & Bush, 1984; Futuyma & Peterson, 1985; Tauber & Tauber, 1989; Zwölfer & Romstöck-Völkl, 1991).

Muitos destes estudos são criticados por não demonstrar inequivocamente que as diferenças fenotípicas são determinadas geneticamente e que evoluíram em simpatria (Futuyma & Mayer, 1980; Patterson, 1981; Futuyma & Peterson, 1985). Alguns casos, contudo, são reconhecidos mesmo pelos autores mais céticos (Futuyma, 1983); e o volume de evidências reunidas, ainda que incompletas ou circunstanciais (compilações em Strong et al., 1984; Diehl & Bush, 1981; Futuyma & Peterson, 1985; Tauber & Tauber, 1989; Zwölfer & Romstöck-Völkl, 1991), mostra que a divergência genética em função da planta hospedeira está longe de ser um evento raro entre insetos fitófagos.

O objetivo desta tese é testar a existência de diferenças morfológicas em função da planta hospedeira em duas espécies de Tomoplagia (Diptera: Tephritidae), cujas larvas são endófagas de inflorescências de compostas (Asteraceae).

Estas diferenças podem indicar isolamento e/ou diferenciação genética, o que poderá ser verificado futuramente por meio de técnicas bioquímicas. Embora não haja uma correspondência obrigatória entre diferenciação genotípica e fenotípica, muitos estudos mostraram uma boa concordância entre a similaridade morfométrica e eletroforética de indivíduos, populações e espécies de insetos fitófagos (e.g. Diehl & Bush, 1984; Sturgeon & Mitton, 1986; Zwölfer & Römstock-Völkl, 1991; Eber et al., 1991; Mann & Brandl, 1992; Baumann & Brandl, 1993).

SISTEMA DE ESTUDO

Os endófagos associados a inflorescências de compostas (Asteraceae) constituem um sistema muito rico em espécies, de fácil observação e manipulação, e onde as relações parasita/hospedeiro são facilmente reconhecidas.

Lewinsohn (1988) realizou o primeiro levantamento extensivo desta fauna no Brasil, inaugurando uma linha de pesquisa hoje em andamento no Laboratório de Interações Insetos-Plantas do Depto. de Zoologia da UNICAMP. Estes estudos apontaram os dípteros da família Tephritidae como um dos principais grupos de endófagos de compostas, compreendendo quase metade das espécies inventariadas (Lewinsohn, 1988; 1991). O gênero mais numeroso desta família foi Tomoplagia, cujos hospedeiros pertenciam todos à tribo Vernonieae (Lewinsohn, 1988; 1991).

O sistema Tomoplagia/Vernonieae passou a ser objeto de um estudo mais detalhado, a nível local, com ênfase nas espécies de plantas da subtribo Vernoniinae. Realizamos um levantamento exaustivo de julho de 1989 a julho de 1990 na Serra do Cipó (Santana do Riacho - MG), que confirmou Tomoplagia como o principal parasita de capítulos de Vernonieae, tanto em número de indivíduos quanto de espécies (Prado & Lewinsohn, no prelo). Esta associação parece bem delimitada, uma vez que Tomoplagia não foi encontrada em capítulos de espécies de outras tribos da família comuns na área, à exceção de T. costalimai, que parasita os capítulos de Trixis vauthieri (Mutisieae).

A tabela 1 mostra as espécies de Tomoplagia encontradas e seus respectivos hospedeiros na Serra do Cipó. Esta matriz de associações revelou que a maioria das espécies está restrita a um gênero de planta hospedeira (Tab. 1), com a exceção de T. incompleta, uma generalista que explora pelo menos quatro gêneros e cerca de 70% das espécies de hospedeiras em potencial inventariadas na área. Embora sejam bem menos generalistas, as demais espécies podem ser ordenadas em um gradiente de amplitudes de dieta: T. argentiniensis e T. pseudopenicillata são monófagas de Cyrtocymura scorpioides; T. reimoseri e T. minuta são oligófagas associadas ao gênero Vernonanthura e T. tripunctata e T. aberrans atacam um número relativamente grande de espécies, principalmente do gênero Lessingianthus (Tab 1). Os registros para T. formosa, T. heringi e T. trivittata são ainda muito esparsos para que se delimite o seu universo de hospedeiras.

As moscas adultas das espécies de Tomoplagia possuem padrões variados de manchas nos esternitos torácicos, tergitos abdominais e scutum, além de poder apresentar faixas longitudinais (vitas) negras ou claras no scutum e na fronte. Dada a ubiquidade destes caracteres, não é de se estranhar que eles tenham sido muito utilizados na descrição das espécies (Hendel, 1914; Aczél, 1955a), feitas geralmente a partir de poucos indivíduos. Mesmo Martin Aczél, que ao rever o gênero teve acesso a muitos espécimes, considerou pouco relevante a variação intraespecífica de pigmentação corporal (1955a, b). Nossas coletas todavia forneceram um grande número de indivíduos das sete primeiras espécies mencionadas acima, cujo exame revelou uma grande variabilidade morfológica, inclusive de caracteres sistemáticos (Prado & Lewinsohn, no prelo, e observações pessoais).

TABELA 1 - Espécies de plantas hospedeiras de Tomoplagia spp. na Serra do Cipó, MG. Dados de Prado & Lewinsohn, no prelo.

ESPÉCIES DE <u>Tomoplagia</u>	HOSPEDEIRAS
<u>T.aberrans</u>	<u>Echinocoryne schwenkiaefolia</u> <u>Lessingianthus linearifolius</u> <u>Lessingianthus linearis</u> <u>Lessingianthus psilophyllus</u> <u>Lessingianthus pumilla</u> <u>Lessingianthus roseus</u> <u>Lessingianthus stoechas</u> <u>Lessingianthus vepretorum</u>
<u>T.argentiniensis</u>	<u>Cyrtocymura scorpioides</u>
<u>T.formosa</u>	<u>Lessingianthus (Oligocephalus) desertorum</u>
<u>T.heringi</u>	<u>Lychnophoriopsis damazioi</u>
<u>T.incompleta</u>	<u>Echinocoryne schwenkiaefolia</u> <u>Lepidaploa rufo-grisea</u> <u>Lepidaploa spixiana</u> <u>Lessingianthus coriaceus</u> <u>Lessingianthus linearifolius</u> <u>Lessingianthus linearis</u> <u>Lessingianthus psilophyllus</u> <u>Lessingianthus pumilla</u> <u>Lessingianthus roseus</u> <u>Lessingianthus vepretorum</u> <u>Lessingianthus (Oligocephalus) desertorum</u> <u>Lessingianthus (Oligocephalus) virgulatus</u> <u>Vernonanthura glanduloso-dentata</u> <u>Vernonanthura membranacea</u>

TABELA 1 - (Continuação)

Espécies de <u>Tomoplagia</u>	Hospedeiras
<u>T. minuta</u>	<u>Vernonanthura mariana</u> <u>Vernonanthura membranacea</u>
<u>T. pseudopenicillata</u>	<u>Cyrtocymura scorpioides</u>
<u>T. reimoseri</u>	<u>Vernonanthura glanduloso-dentata</u> <u>Vernonanthura mariana</u> <u>Vernonanthura membranacea</u>
<u>T. tripunctata</u>	<u>Lessingianthus linearifolius</u> <u>Lessingianthus linearis</u> <u>Lessingianthus psilophyllus</u> <u>Lessingianthus pumilla</u> <u>Lessingianthus roseus</u> <u>Lessingianthus stoechas</u> <u>Lessingianthus vepretorum</u>
<u>T. trivittata</u>	<u>Lessingianthus coriaceus</u>

PROCEDIMENTOS

Nesta tese foram analisadas Tomoplagia incompleta e T. tripunctata, as duas espécies com os maiores números de hospedeiras registradas na Serra do Cipó, e com os maiores números de indivíduos coletados neste local. Para T. incompleta foram coletados indivíduos das seguintes hospedeiras em número suficiente para as análises: Lepidaploa rufo-grisea, Lepidaploa spixiana, Echinocoryne schwenkiaefolia, Lessingianthus linearis, Lessingianthus psilophyllus e Lessingianthus roseus. Para T. tripunctata obteve-se espécimes de três hospedeiras em número suficiente: L. linearis, L. psilophyllus e L. roseus.

1. OBTENÇÃO DOS ESPÉCIMES

Os espécimes utilizados neste trabalho são provenientes de capítulos de plantas da subtribo Vernoniinae coletados ao longo de 34 quilômetros na rodovia MG-010, na Serra do Cipó. Foram realizadas coletas mensais durante o período de julho de 1989 a junho de 1990 e a intervalos irregulares desde então. Os capítulos foram mantidos em frascos de vidro no laboratório para a emergência dos adultos, que são montados em alfinetes entomológicos. Toda a coleção está depositada no Museu de História Natural da UNICAMP.

As tabelas I e II do apêndice listam os indivíduos obtidos das duas espécies analisadas, por planta hospedeira, local e data de coleta dos capítulos. O número de indivíduos efetivamente utilizados nas análises é menor do que os valores constantes nestas tabelas devido a defeitos de conservação de alguns exemplares. Os problemas mais comuns foram a deformação ou rompimento do tórax pelo alfinete entomológico, a perda da cabeça e o dobramento ou quebra das asas. Indivíduos que morreram em estágio teneral também não foram utilizados. A tomada de medidas foi inviabilizada com maior frequência que o estudo de caracteres de pigmentação, pois exige espécimes em melhores condições.

2. CARACTERES ESTUDADOS

2.1. CARACTERES QUALITATIVOS

A escolha dos caracteres qualitativos baseou-se em levantamento prévio de um sub-grupo de indivíduos e nas observações de um estudo anterior (Prado & Lewinsohn, no prelo). Foram observadas nas duas espécies a presença e tamanho de manchas no catépisterno, pósnoto, anepímero e tergitos abdominais. Estudou-se ainda o padrão de vitas no scutum e fronte de *T. tripunctata* e a coloração das asas (bandas alares) de *T. incompleta*. As figuras 1b-c mostram diagramas da cabeça e tórax com a indicação dos segmentos nos quais foram levantados caracteres qualitativos.

2.2. CARACTERES QUANTITATIVOS

Para o estudo quantitativo foram analisados separadamente dois conjuntos de medidas, detalhados a seguir.

2.2.1. MEDIDAS DO CORPO

Foram tomadas sete medidas da asa (esquerda), uma do tórax e uma da cabeça (Figs. 1a-c, Tab. 2). As medidas das asas foram adaptadas das utilizadas para espécies de *Urophora* e *Tephritis* (Tephritidae) européias, e que se mostraram eficazes em indicar a proximidade genética entre indivíduos e espécies nestes sistemas (Eber et al., 1991; Mann & Brandl, 1992; Brandl, comunicação pessoal).

As medidas foram tomadas dos espécimes montados em alfinetes entomológicos, com uma ocular micrométrica em microscópio estereoscópico, sob aumento de 6,4 vezes e escala de 1:38.

2.2.2. MEDIDAS DA TERMINÁLIA FEMININA

A análise das terminálias envolve sua dissecção e montagem em lâmina, razão pela qual foram utilizadas sub-amostras de dez fêmeas associadas a cada planta hospedeira.

Para tanto, foram sorteadas dez coletas de cada hospedeira e de cada uma destas foi sorteada uma fêmea. No caso de haver menos de dez coletas de uma espécie de hospedeira, repetiu-se o sorteio o número de vezes necessário para se obter dez fêmeas. Buscou-se ainda garantir que as amostras de todas as espécies de insetos possuísem a mesma amplitude de datas e locais de coleta. Para tanto, foi preciso sortear números ligeiramente diferentes de dez em algumas espécies de hospedeiras. As tabelas III e IV do apêndice relacionam as fêmeas sorteadas das duas espécies, por planta hospedeira, data e local de coleta.

TABELA 2 - Medidas tomadas dos espécimes de *T. tripunctata* e *T. incompleta*.**1) Asa.** Distâncias entre as seguintes interseções de nervuras:

ASA1	subcostal c/ a borda apical da asa a radial 1 c/ a borda apical.
ASA2	radial 1 c/ a borda apical a radial 2+3 c/ a borda apical.
ASA3	rádio-medial c/ radial 4+5 a radial 4+5 c/ borda distal da asa.
ASA4A	basal-médiocubital c/ medial a rádio-medial c/ medial.
ASA8	rádio-medial c/ medial a rádio medial c/radial 4+5.
ASA9	médiocubital distal c/ cubital anterior 1 a médiocubital basal c/medial.
ASA10	medial c/ borda distal da asa a radial 4+5 c/ borda distal.

para as definir a covariável de tamanho para a análise das medidas dos acúleos foram tomadas ainda as medidas:

CA	(comprimento da asa): distância entre o ápice da célula basal medial e a interseção da radial 4+5 c/ a borda distal da asa.
LA	("largura" da asa): distância entre a interseção da R1 com a borda superior da asa e a interseção da nervura anal com a borda inferior da asa.

2) Tórax.

ALARHB	Distância reta entre as cerdas alar e umeral
--------	--

3) Cabeça:

FRONTE	distância entre as bordas internas dos olhos na altura das cerdas verticais interiores.
--------	---

4) Acúleo:

AC1	comprimento do lobo ventral
AC2	comprimento do lobo dorsal menos o comprimento do lobo ventral
AC3	largura a 1/3 do comprimento total
AC4	largura a 2/3 do comprimento total
AC5	largura do ápice, à altura do lobo ventral

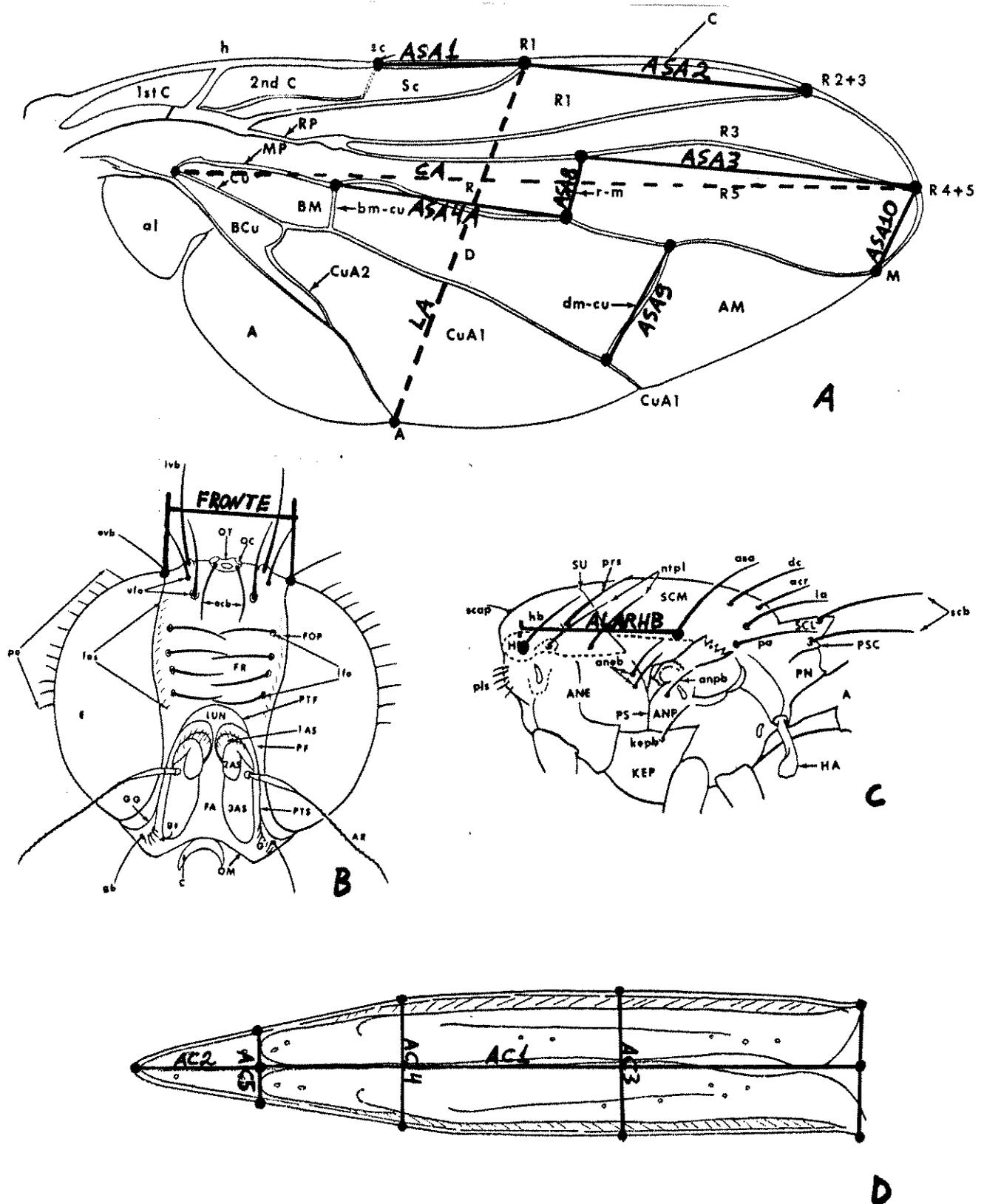


FIGURA 1 - Esquema da asa (A), cabeça em vista frontal (B), tórax em vista lateral (C) e acúleo em vista ventral (D) de tefritídeo, com indicações das medidas tomadas e dos segmentos nos quais foram levantados os caracteres de pigmentação. ANEP: anepímero, KEP: catepístero, PN: pósnoto, PSC: pós-escutelo, SCM: scutum. A, B e C adaptados de Foote (1980)

As terminálias das fêmeas sorteadas foram dissecadas e montadas em lâminas permanentes individuais junto com suas asas esquerdas. Desenhos esquemáticos dos acúleos (sensu Norrbon & Kim, 1988) foram feitos com o auxílio de uma câmara clara em microscópio. Os aumentos utilizados e as escalas finais dos desenhos foram de 160 vezes e 1:173 para os acúleos pequenos (cerca de 30% dos espécimes de *T. incompleta*); e de 85 vezes e 1:104 para os acúleos grandes (*T. tripunctata* e os demais espécimes *T. incompleta*).

Foram tomadas cinco medidas do acúleo, que estão esquematizadas na fig. 1d e relacionadas na tabela 2. Também foram tomadas uma medida longitudinal e outra transversal da asa ("largura" e "comprimento" da asa, tab. 2, fig. 1a), para serem utilizadas como índices de tamanho corporal (ver procedimentos estatísticos). As medidas dos acúleos foram tomadas de seus desenhos, com régua de 0,5 mm de precisão. As asas foram medidas diretamente das lâminas através de ocular micrométrica em microscópio estereoscópico sob aumento de 6,4 e escala de 1:38.

2.3. CARACTERES MORFOLÓGICOS DAS PLANTAS HOSPEDEIRAS

A similaridade morfológica das espécies de plantas hospedeiras foi estimada para a comparação com a similaridade entre suas respectivas populações de insetos. Foram levantados dez caracteres dos capítulos, entre contínuos, categóricos e categóricos ordenados (Tab. 3). A similaridade entre as espécies de plantas foi medida pelo Coeficiente de Gower, que é apropriado para conjuntos mistos de variáveis (Sneath & Sokal, 1973).

A escolha dos caracteres foi anterior às análises da similaridade morfológica dos insetos, e baseou-se na sua importância potencial para a interação com tefritídeos, inferida dos dados existentes para outras espécies (Zwölfer, 1970, 1972; Berube, 1978; White & Marquardt, 1989; Straw, 1989 a,b).

3. ANÁLISES E PROCEDIMENTOS ESTATÍSTICOS

A análise dos dados consistiu em testar se há diferenças morfológicas entre populações de uma mesma espécie que exploram diferentes plantas hospedeiras.

Todas as análises foram realizadas em microcomputador PC-IBM 286, por meio do programa SYSTAT versão 5.03 (Wilkinson, 1990); com exceção do método de projeção de Burnaby e dos Testes de Mantel, realizados com auxílio do programa NTSYS versão 1.70 (Rohlf, 1992).

TABELA 3 - Caracteres morfológicos dos capítulos das espécies de plantas hospedeiras de *T. tripunctata* e *T. incompleta* analisadas neste trabalho.

	MC	NA	NS	NC	PA	FB1	FB2	BB	CB	AB
<i>E. schwenkiaefolia</i>	37	30	6	2	2	1	3	2	1	1
<i>L. rufo-grisea</i>	16	10	4	2	1	2	1	2	1	1
<i>L. spixiana</i>	16	10	5	2	2	1	3	3	1	2
<i>L. linearis</i>	53	40	5	1	2	2	2	1	2	2
<i>L. psilophyllus</i>	64	30	7	1	2	2	1	1	3	1
<i>L. roseus</i>	150	50	6	1	2	2	1	2	3	1

MC: massa seca do capítulo, em mg (média de 10 capítulos); **NA:** número de aquênios por capítulo, em classes de 10; **NS:** número de séries de brácteas involucrais; **NC:** número de capítulos por planta, 1=até 40, 2=de 40 a 150; **PA:** pêlos nos aquênios, 1=ausentes, 2=presentes; **FB1:** forma das brácteas involucrais, 1=elíptica, 2=ovada-cuspidada; **FB2:** forma das brácteas, 1=retas, 2=subesquarrosas, 3=esquarrosas; **BB:** Borda das brácteas, 1=lisa, 2=pilosa, 3=serrilhada; **CB:** consistência das brácteas, 1=membranácea, 2=intermediária, 3=sub-cartácea; **AB:** ápice das brácteas: 1=sem múcron, 2=com múcron.

3.1. CARACTERES QUALITATIVOS

A frequência de cada estado dos caracteres quantitativos por sexo e planta hospedeira foram organizadas em tabelas de contingência, que foram analisadas por meio de modelos log-lineares (Everitt, 1977; Fienberg, 1978), um procedimento criado para o estudo das interações entre variáveis categóricas.

Estes modelos permitem testar a independência simultânea entre todas as variáveis assim como a independência parcial de um grupo delas mantidas as demais constantes (Everitt, 1977; Fienberg, 1978; Dillon & Goldstein, 1984). Assim, é possível testar não só a independência entre o caráter, o sexo e a planta hospedeira; como também as associações entre caráter e hospedeira em cada sexo, caráter e sexo em cada hospedeira e sexo e hospedeira em cada estado do caráter.

3.2. CARACTERES QUANTITATIVOS

Em todas as análises utilizaram-se as medidas convertidas em seus logaritmos naturais, uma transformação tradicionalmente aplicada a dados morfométricos por tornar as relações alométricas lineares (Snell, 1891 apud Gould, 1971; Huxley, 1972, Bookstein et al., 1985).

3.2.1. MEDIDAS DO CORPO

O "tamanho" dos indivíduos foi definido como a sua posição no primeiro eixo de uma análise de componentes principais (PCA) da matriz de covariâncias das medidas. Em geral, os pesos de todas as medidas neste primeiro componente possuem o mesmo sinal e magnitude, o que permite interpretá-lo como a variação concomitante e unidirecional de todas as medidas. Por esta razão, Jolicoeur (1963) propôs a utilização deste eixo como uma variável sintética de tamanho, que pode ser interpretada como uma equação de crescimento alométrico (Bookstein et al.; 1985, Bookstein, 1989).

Para tornar as medidas (em logaritmos naturais) independentes do eixo de tamanho, elas foram projetadas no sub-espço ortogonal a este eixo. Esta transformação equivale a reduzir todos os objetos a um mesmo tamanho, e assim a variação de suas medidas pode ser interpretada como forma. Tal método foi proposto por Burnaby (1966), e em uma comparação com outros procedimentos Rohlf & Bookstein (1987) o consideraram a maneira mais eficaz de tornar um conjunto de medidas ortogonal (i.e., independente) a um eixo de tamanho.

Diferenças no tamanho corporal médio de populações associadas a diferentes hospedeiras foram testadas através de uma análise de variância (ANOVA). Também foram testados os efeitos do sexo dos indivíduos, data e local de coleta sobre a variável de tamanho.

Para o conjunto de medidas descontadas do tamanho, as diferenças entre indivíduos de diferentes hospedeiras, sexos, locais e datas de coleta foram testadas com uma análise de variância multivariada (MANOVA, Dillon & Goldstein, 1984; Bernstein et al., 1988, Mardia et al. 1992). Esta análise testa simultaneamente a diferença entre conjuntos de médias, da mesma maneira que uma ANOVA testa diferenças entre médias de diferentes amostras. Em uma MANOVA, todavia, são levadas em consideração as covariâncias entre as medidas, o que elimina a informação redundante devido a diferenças quanto a medidas correlacionadas (Dillon & Goldstein, 1984; Bernstein et al., 1988, Mardia et al. 1992). Por esta razão, os resultados de uma MANOVA podem ser muito diferentes dos obtidos pela combinação das ANOVAs de cada medida.

Quando detectadas diferenças significativas, é preciso identificar qual a sua magnitude entre cada grupo e quais variáveis mais concorrem para a diferenciação. Para tanto foi utilizada uma análise discriminante linear, procedimento originalmente proposto por Fisher em 1936 para dados morfométricos. Embora esta análise seja usada também para classificar indivíduos em categorias pré-definidas, ela pode ser utilizada para a exploração das diferenças indicadas pela MANOVA, de uma maneira análoga aos testes a posteriori empregados após uma ANOVA (Chatfield & Collins, 1986; Mardia et al., 1992).

A análise discriminante fornece as combinações das medidas que melhor separam grupos definidos a priori (Dillon & Goldstein, 1984; Manly, 1986; Bernstein et al., 1988). Estas combinações, denominadas eixos discriminantes ou canônicos, são simplesmente equações lineares do tipo:

$$Y = a_1x_1 + a_2x_2 + a_3x_3 \dots + a_ix_i$$

onde x_i são as variáveis originais padronizadas e a_i seus respectivos coeficientes, denominados coeficientes canônicos, que expressam a importância de cada variável para a diferenciação dos grupos, ponderada pela sua covariância com as demais variáveis. A participação de cada variável em um eixo também pode ser medida pelo seu "peso", que é a sua correlação com o eixo discriminante. A maioria dos autores recomenda que os pesos sejam utilizados na interpretação dos eixos, uma vez que os coeficientes canônicos podem indicar falsos padrões devido à correlação entre suas respectivas variáveis (Dillon & Goldstein, 1984; Bernstein et al., 1988).

Os eixos canônicos são extraídos de modo a maximizar a variância entre grupos e minimizar a intra-grupos, fornecendo a melhor discriminação possível. O número de eixos que podem ser obtidos é de $1 - \text{mínimo}(\text{número de variáveis}, \text{número de grupos})$.

Normalmente um a três eixos são suficientes para a discriminação, o que proporciona uma redução considerável da dimensionalidade do problema. A posição de um elemento ao longo do eixo, ou score, é dada por Y , e assim é possível analisar a distribuição dos objetos em um espaço discriminante de pouca variáveis (os eixos) derivadas de um grande número de medidas. A distância euclidiana entre os centróides dos grupos no espaço discriminante reflete o seu grau de diferenciação, e é denominada Distância de Mahalanobis (Dillon & Goldstein, 1984; Bernstein et al., 1988).

Cada eixo discriminante possui seu coeficiente de correlação canônica (R), que expressa a correlação entre o eixo e a separação dos grupos no espaço discriminante. Elevado ao quadrado, esta quantidade fornece o coeficiente de determinação (R^2), que expressa o percentual da variação total dos dados explicada pelo eixo (Bernstein et al., 1988). A cada eixo corresponde ainda um autovalor (L), que se relaciona com o coeficiente de correlação canônica pela fórmula:

$$R = [L / (1+L)]^{1/2}$$

A razão entre o autovalor de um eixo e a soma de todos os autovalores ($L/\text{somatório } L$) fornece a fração da variância explicada (variância entre grupos) pela qual este eixo responde (Dillon & Goldstein, 1984; Bernstein et al., 1988).

Para serem utilizados como fatores nas ANOVA's e MANOVA's, as datas e pontos de coleta foram agrupados, visando reduzir o desbalanceamento do desenho amostral e aumentar o número de observações por fator. As datas de coleta foram agregadas em quatro classes:

- Estação Seca de 89 (coletas entre julho a outubro de 1989)
- Estação Chuvosa de 89 (novembro de 1989 a março de 1990)
- Estação Seca de 90 (abril a julho de 1990)
- Estação Seca de 92 (abril a julho de 1992)

Para T. incompleta os pontos de coleta foram agrupados em:

- Área 1: coletas do Km 94 ao 111 da rodovia MG-010
- Área 2: coletas entre os Km 113 a 121
- Área 3: coletas entre os Km 124 a 128

Para T. tripunctata foi necessário outro agrupamento:

- Área 1: coletas entre os Km 109 a 117

- Área 2: coletas no Km 121
- Área 3: coletas entre os Km 124 a 128

Embora um pouco diferentes, as duas classificações dos locais de coleta buscaram contrastar as áreas baixas (900 a 1000 m de altitude, Km 94 a 118), com influência de vegetação de cerrado; das áreas altas (1100 a 1250 m, Km 124 a 134), onde predominam os campos abertos pedregosos e gramíneos. Na medida do possível buscou-se delimitar uma faixa de transição, a área 2.

O número de indivíduos de cada espécie coletados em cada área e época definidos acima estão nas tabelas 4 e 5.

3.2.2. MEDIDAS DA TERMINÁLIA FEMININA

Para este conjunto de medidas a variável de tamanho corporal foi definida como a "área da asa", dada por:

$$AA = \text{Ln} (CA \times LA)$$

o logaritmo natural do produto do comprimento pela largura da asa (ver Tab. 2 e Fig. 1a para a definição destas medidas).

A utilização de outra variável de tamanho corporal foi necessária porque alguns dos espécimes sorteados estavam com o tórax deformado ou a cabeça perdida, impossibilitando a tomada de algumas das medidas utilizadas no componente de tamanho corporal do item anterior. Estes indivíduos mal conservados foram desprezados nas análises anteriores, o que não foi possível na presente, devido ao pequeno número de indivíduos sorteados.

Do ponto de vista teórico, para insetos que são bons voadores o tamanho corporal deve manter uma relação estreita com a área alar, pois dela depende a sustentação do animal no ar (Starmer & Wolf, 1989). Em termos empíricos a "área da asa" mostrou uma correlação acentuada com a outra variável de tamanho corporal (primeiro eixo do PCA) tanto em *T. incompleta* ($r = 0,99$; $p < 0,001$) quanto em *T. tripunctata* ($r = 0,88$; $p < 0,001$).

As diferenças entre os conjuntos de medidas das populações obtidas de diferentes hospedeiras foram testadas através de uma análise de covariância multivariada (MANCOVA). Este procedimento é idêntico à MANOVA, exceto pelo fato de que as diferenças entre as categorias são testadas após ter sido descontado o efeito de uma ou mais covariáveis (Wilkinson, 1990).

No caso, a variável de tamanho foi utilizada como covariável, e assim testaram-se as diferenças nas medidas dos acúleos independentes do tamanho corporal.

A análise discriminante seguiu o mesmo procedimento, utilizando portanto apenas a parcela das medidas dos acúleos não explicada pela variação do tamanho corporal. Com isto os eixos canônicos resultantes podem ser interpretados como componentes de forma.

TABELA 4 - *T. tripunctata* : número de indivíduos de cada hospedeira utilizados nas análises quantitativas. Os pontos de coleta foram agrupados em três classes ("áreas") e as datas em quatro ("épocas"). Detalhes no ítem de procedimentos. LINR: indivíduos coletados de *L. linearis*, PSIL: de *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*

ÉPOCA	LINR ÁREAS			PSIL ÁREAS			ROSE ÁREAS			TOTAL
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
SECA 89	0	0	15	3	1	1	0	9	0	29
CHUVA 89	2	0	15	0	0	11	5	1	2	36
SECA 90	0	0	0	2	0	4	0	0	2	8
SECA 92	0	0	3	4	0	7	0	0	5	19
TOTAL	2	0	33	9	1	23	5	10	9	92

TABELA 5 - *T. incompleta* : número de fêmeas de cada hospedeira utilizados nas análises quantitativas. Os pontos de coleta foram agrupados em três classes ("áreas") e as datas em quatro ("épocas"). Detalhes no ítem de procedimentos. RUFO: indivíduos coletados de *L. rufo-grisea*, SPIX: de *L. spixiana*, SCHW: *E. schwenkiaefolia*, LINR: *L. linearis*, PSIL: *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*

ÉPOCA	LINR	PSIL	ROSE	RUFO	SCHW	SPIX	TOTAL
	ÁREA	ÁREA	ÁREA	ÁREA	ÁREA	ÁREA	
	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	1 2 3	
SECA 89	0 0 0	1 5 4	1 0 0	0 0 0	5 3 0	6 10 0	35
CHUVA 90	0 1 5	0 1 4	25 4 0	0 0 0	0 2 0	4 1 0	47
SECA 90	0 0 0	0 1 0	0 0 0	0 0 0	13 5 3	1 1 0	24
SECA 92	1 0 1	35 0 10	0 0 0	8 2 0	3 7 3	3 5 0	78
TOTAL	1 1 6	36 7 18	26 4 0	8 2 0	21 17 6	14 17 0	184

3.2.3. "TAMANHO" E "FORMA": UMA BREVE DEFINIÇÃO DE TERMOS

Os ítems anteriores descreveram como as medidas do corpo e acúleo foram decompostas em tamanho e forma, duas grandezas latentes cujos estimadores mais apropriados variam de acordo com os objetivos do estudo (Mosimann & Malley, 1979, Rohlf & Bookstein, 1987; Bookstein, 1989). No caso desta tese, a decomposição foi utilizada por que é possível que as diferenças morfológicas dependentes e independentes do tamanho corporal não possuam o mesmo valor como indicadores de diferenciação genética (a validade deste conceito é examinada em detalhes na discussão).

Por esta razão, buscou-se variáveis compostas que fossem simplesmente boas indicadoras do tamanho geral dos insetos, sem a preocupação em investigar as relações alométricas entre as medidas. Os componentes de forma das medidas foram obtidos através de transformações que as tornassem independentes da variável de tamanho corporal.

O procedimento de transformação e a variável de tamanho utilizada foram diferentes para as medidas do corpo e do acúleo (vide ítems e), embora ambos obedeçam à mesma lógica e forneçam resultados equivalentes. Nos dois métodos toda a variação alométrica, isto é, diferenças geométricas associadas à mudanças no tamanho, é incorporada à variável de tamanho (Bookstein, 1989). Logo, para este estudo o termo "forma" significa toda variação independente de alometria em um conjunto de medidas (Mosimann & James, 1979; Bookstein et al., 1985; Bookstein, 1989).

Estas definições são necessárias devido à grande variedade de conotações atribuídas ao binômio "tamanho e forma" em biometria (Mosimann & Malley, 1978; Bookstein, 1989). A definição destas duas categorias está intimamente relacionada com o procedimento utilizado para separá-las, e em muitos estudos a concordância com os pressupostos e conseqüências do método utilizado não é explicitada (Mosimann & Malley, 1978; Mosimann & James, 1979; Bookstein, 1989).

Para as medidas do corpo, portanto, o termo "tamanho" será utilizado como sinônimo de "posição no primeiro eixo do PCA de covariâncias das medidas"; e o termo forma como sinônimo de "posição no subespaço definido pela projeção ortogonal das medidas sobre o primeiro componente do PCA de covariâncias destas mesmas medidas".

Para as análises das medidas do acúleo as palavras "tamanho" e "forma" correspondem, respectivamente, ao logaritmo natural da "área da asa" (conforme definida no ítem), e aos resíduos das regressões das medidas em função desta variável de tamanho.

3.3. COMPARAÇÕES ENTRE MATRIZES DE SIMILARIDADE

As matrizes de similaridade morfológica das plantas e dos insetos foram comparadas através do teste de Mantel (1967), que calcula o coeficiente de correlação entre cada elemento de duas matrizes simétricas. Embora seja possível realizar testes paramétricos, a significância destes coeficientes normalmente é testada pela comparação com as correlações obtidos entre um grande número de permutações aleatórias das matrizes originais (Rohlf, 1992).

Nesta tese cada coeficiente de correlação foi comparado com 500 aleatorizações das matrizes originais, através da rotina MXCOMP do programa NTSYS 1.70 (Rohlf, 1992).

4. CRUZAMENTOS ENTRE MORFOS DE Tomoplagia tripunctata

Em T. tripunctata, após a identificação de dois morfos de pigmentação associados a diferentes hospedeiras (veja nos resultados, adiante), foi possível testar a existência de isolamento reprodutivo pré-copulatório entre estes morfos através de experimentos de cruzamento.

Os experimentos foram realizados com indivíduos obtidos de capítulos de Lessingianthus linearis, coletados em outubro de 1992, no Km 124 da Rodovia MG-010. Machos e fêmeas virgens com idade de emergência de 10 a 20 dias foram mantidos em caixas plásticas transparentes de 25x13x10 cm com água e alimento (dieta de glicose e hidrolisado de proteína). Foram realizados os seguintes cruzamentos:

- 1) Um macho do morfo escuro x duas fêmeas do morfo escuro.
- 2) Três machos do morfo claro x três fêmeas do morfo claro.
- 3) Três machos do morfo escuro x três fêmeas do morfo claro.
- 4) Três machos do morfo claro x três fêmeas do morfo escuro.

O experimento teve início no dia 09/11/92, e após dez dias as fêmeas foram dissecadas em solução de NaCl (0,86%) a fim de se verificar se houve transferência de espermatozoides para as suas espermatecas. A porção posterior das vísceras abdominais foi montada entre lâmina lamínula e as espermatecas examinadas ao microscópio sob aumento de 1000 vezes, com iluminação de contraste de fase.

RESULTADOS

1. Tomoplagia tripunctata

1.1. CARACTERES QUALITATIVOS

Cinco de sete características estudadas apresentaram variação relevante:

- 1) A porção posterior do pósnoto ocorre em duas cores, negro brilhante ou castanho claro;
- 2) Na frente, um par de vitas pode estar presente, pouco delineado ou ausente;
- 3) No terceiro tergito abdominal, um par de manchas negras laterais pode ocorrer ou não;
- 4) No catepisterno ocorre uma mancha negra de tamanho variável. Este caráter, relativamente contínuo, foi categorizado em duas classes: metade ou menos do catepisterno coberto por mancha negra; ou dois terços ou mais do segmento ocupado pela mancha.
- 5) Três padrões de vitas longitudinais são observados no scutum: ausentes; três listras claras; ou quatro listras negras, as duas laterais em geral incompletas.

À exceção da ocorrência de vitas na frente, todos estes caracteres estão muito correlacionados, conforme mostram os coeficientes de correlação de Spearman (Tab 6). Estas correlações indicam a existência de dois morfotipos básicos, um mais pigmentado, com uma mancha grande no catepisterno, pósnoto negro e listras pretas no scutum; e outro mais claro, com pósnoto castanho, listras claras no scutum e um par de manchas no terceiro tergito abdominal.

TABELA 6 - *T. tripunctata*, coeficientes de correlação de Spearman entre o grau de pigmentação em cinco caracteres. Os valores em negrito são significativos a ($p < 0,05$; $N = 112$). Os números entre parênteses indicam o número de estados de cada caráter.

CARÁTER	1	2	3	4	5
1. Cor do pósnoto (2)	1,00				
2. Mancha no catepisterno (2)	0,62	1,00			
3. Manchas abdominais (2)	-0,60	-0,41	1,00		
4. Vitas do scutum (3)	0,67	0,45	-0,45	1,00	
5. Vitas na Frente (3)	0,06	0,06	0,03	0,05	1,00

Os modelos log-lineares mostraram uma forte associação entre a pigmentação do pósnoto, catepisterno, scutum e abdômen com a planta hospedeira (Tabs. 7 a 10). Note-se, todavia, que estes quatro testes não fornecem evidências independentes entre si de diferenciação morfológica em função da hospedeira, pois os caracteres são fortemente associados (Tab. 6).

O estado mais pigmentado do pósnoto, do catepisterno e do scutum predominam entre os indivíduos de L. roseus, ocorrendo com uma frequência de 100 a 86% (Figs. 2 a 4). Em L. psilophyllus, ao contrário, predominam indivíduos com o estado mais claro, enquanto que em L. linearis os dois estados ocorrem aproximadamente na mesma proporção (Figs. 2 a 4)

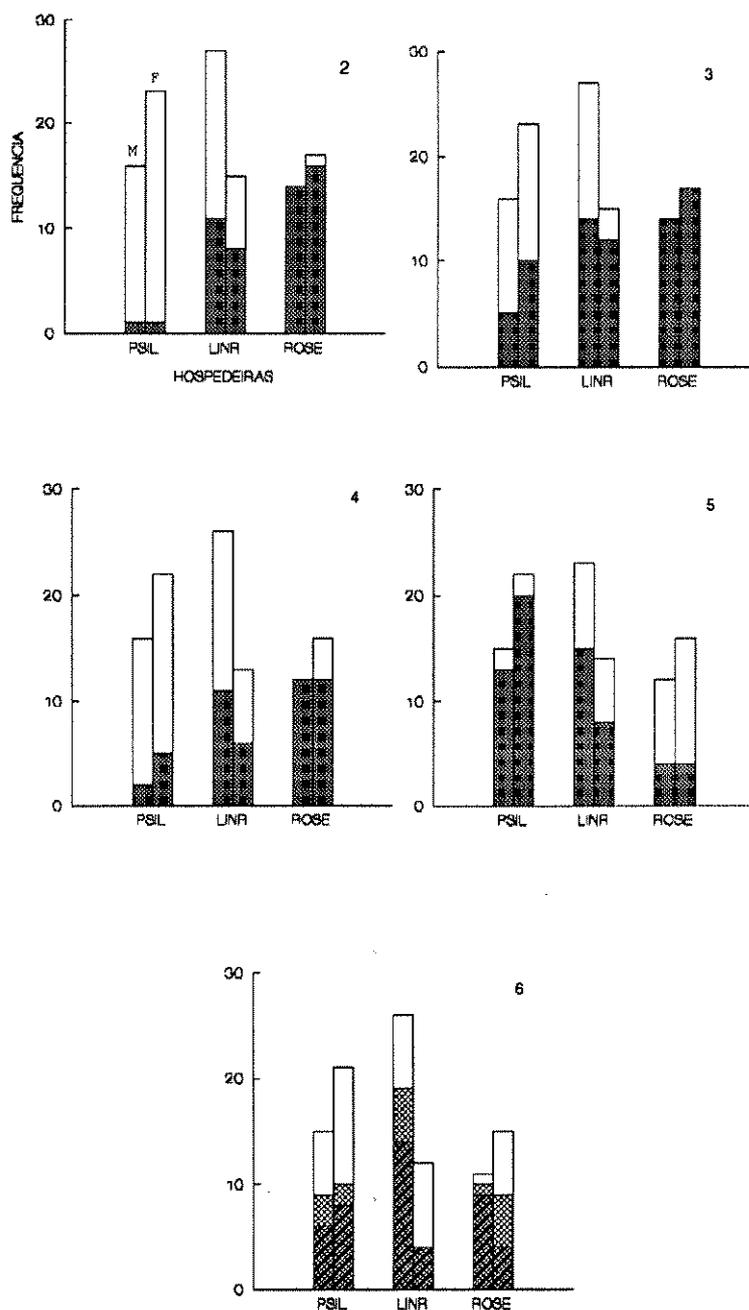
Este padrão se inverte para a pigmentação abdominal. O estado mais pigmentado (presença de manchas no terceiro tergito) é mais freqüente entre os indivíduos obtidos de L. psilophyllus e mais raro nos indivíduos de L. roseus (Fig. 5).

A presença de vitas na frente está significativamente associada ao sexo (Tab. 11), sendo mais freqüente nos machos em todas as hospedeiras (Fig. 6). A coloração do catepisterno também parece associada ao sexo, como mostra o valor de G próximo do significativo para a interação entre estes dois fatores ($p=0,08$; Tab. 8). Uma mancha grande no catepisterno ocorre em 43% das fêmeas obtidas de L. psilophyllus e em 80% das de L. linearis, contra 31% e 48% nos machos, respectivamente (Fig. 3).

Valores de G significativos ou próximos do significativo sugerem uma associação entre sexo e hospedeira (Tabs. 7 a 11). As fêmeas são mais abundantes que os machos na população proveniente de L. psilophyllus, enquanto que a tendência inversa ocorre em L. linearis (Figs. 2 a 6). Na população coletada de L. roseus machos e fêmeas estão presentes nas mesmas proporções (Fig. 2 a 6).

Em seu conjunto, os modelos log-lineares indicam que as populações provenientes de diferentes plantas possuem diferentes proporções dos dois morfotipos definidos anteriormente. O morfo mais escuro predomina na população associada a Lessingianthus roseus, enquanto que os indivíduos provenientes de L. psilophyllus são na maioria claros. Os dois morfos ocorrem aproximadamente nas mesmas frequências entre os indivíduos que emergem de L. linearis.

A presença de vitas na frente não está associada com a planta hospedeira, mas está ligada ao sexo. Também a coloração do catepisterno parece estar associada ao sexo, pelo menos entre os indivíduos coletados de L. linearis. Por fim, há diferenças entre as razões sexuais das populações provenientes das diferentes hospedeiras.



FIGURAS 2 a 6- *T. tripunctata* : número de machos (M) e fêmeas (F) com o estado pigmentado (barras escuras) e claro (barras brancas) de cinco caracteres, em cada hospedeira. LINR: indivíduos coletados de *L. linearis*, PSIL: de *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*. **FIGURA 2** - Pósnoto: negro ou castanho. **FIGURA 3** - mancha grande ou pequena no catepisterno. **FIGURA 4** - Scutum: com vitas negras ou claras. **FIGURA 5** - Abdômen: com um par de manchas no 3^o tergito ou sem este par. **FIGURA 6** -com vitas na frente presentes, fracas (barras quadriculadas) ou ausentes.

TABELA 7 - *T. tripunctata*, associação entre coloração do pósnoto (negro ou castanho), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Pósnoto	1,0	2	0,610
Sexo x Hospedeira	5,8	2	0,090
Sexo x Pósnoto	1,1	1	0,780
Hospedeira x Pósnoto	66,6	2	<0,001

TABELA 8 - *T. tripunctata*, associação entre a porção negra do catepisterno (1/2 ou menos ou 1/3 ou mais), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Catepist.	0,6	2	0,730
Sexo x Hospedeira	6,5	2	0,054
Sexo x Catepist.	3,7	1	0,080
Hospedeira x Catepist.	34,0	2	<0,001

TABELA 9 - *T. tripunctata*, associação entre pigmentação do scutum (vitas negras ou claras), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Scutum	3,7	2	0,160
Sexo x Hospedeira	9,3	2	0,060
Sexo x Scutum	3,7	1	0,860
Hospedeira x Scutum	33,6	2	<0,001

TABELA 10 - *T. tripunctata*, associação entre pigmentação abdominal (par de manchas presente ou ausente no 3^o tergito), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Abdômen	0,5	2	0,750
Sexo x Hospedeira	4,5	2	0,140
Sexo x Abdômen	0,7	1	0,690
Hospedeira x Abdômen	25,5	2	<0,001

TABELA 11 - *T. tripunctata*, associação entre pigmentação da frente (vitas ausentes, fracas ou presentes), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Frente	6,6	4	0,160
Sexo x Hospedeira	13,3	2	0,036
Sexo x Frente	13,6	2	0,031
Hospedeira x Frente	10,0	4	0,490

1.2. CARACTERES QUANTITATIVOS

1.2.1. TAMANHO

Conforme detalhado na metodologia, o primeiro eixo do PCA da matriz de covariâncias das medidas foi definido como uma variável de tamanho. No primeiro componente obtido para as medidas de *T. tripunctata* os pesos de cada medida são da mesma magnitude e sinal (Tab. 12), o que o torna uma boa variável sintética de tamanho (Jolicoeur, 1963).

O tamanho médio em *T. tripunctata* é significativamente diferente entre indivíduos provenientes de diferentes hospedeiras e entre sexos; mas não entre localidades ou datas de coleta (Tab. 13).

Testes a posteriori mostraram que as fêmeas são significativamente maiores que os machos ($p < 0,01$; Fig. 7) e que os indivíduos que emergiram de *L. roseus* são

significativamente maiores dos que emergiram de L. psilophyllus e L. linearis (Fig. 8, $p < 0,005$). Esta diferença de tamanho corporal em função da hospedeira parece estar associada ao maior tamanho médio dos capítulos de L. roseus, que têm cerca de três vezes a biomassa seca dos de L. linearis e L. psilophyllus (Tab. 3).

TABELA 12 - Peso das medidas no primeiro eixo dos PCA's de T. tripunctata e T. incompleta. Também indicado o percentual da variância total dos dados explicados pelos eixos.

MEDIDA	<u>T. tripunctata</u>	<u>T. incompleta</u>
ASA1	0,0362	0,0893
ASA2	0,0637	0,1520
ASA3	0,0599	0,1254
ASA4A	0,0769	0,1404
ASA8	0,0847	0,1620
ASA10	0,0693	0,0897
ASA9	0,0740	0,1501
FRONTE	0,0743	0,1769
ALARHB	0,0777	0,1445

Variância		
Explicada (%)	59	87

TABELA 13 - T. tripunctata : ANOVA dos escores no eixo de tamanho em função da planta hospedeira, sexo, data e área de coleta.

FATOR	SOMA DOS QUADRADOS	G.L.	MÉDIA QUADRÁTICA	F	p
HOSPEDEIRA	0,446	2	0,223	6,200	0,003
SEXO	0,271	1	0,271	7,531	0,007
DATA	0,068	3	0,023	0,633	0,596
ÁREA	0,016	2	0,008	0,227	0,798
ERRO	2,988	83	0,036		

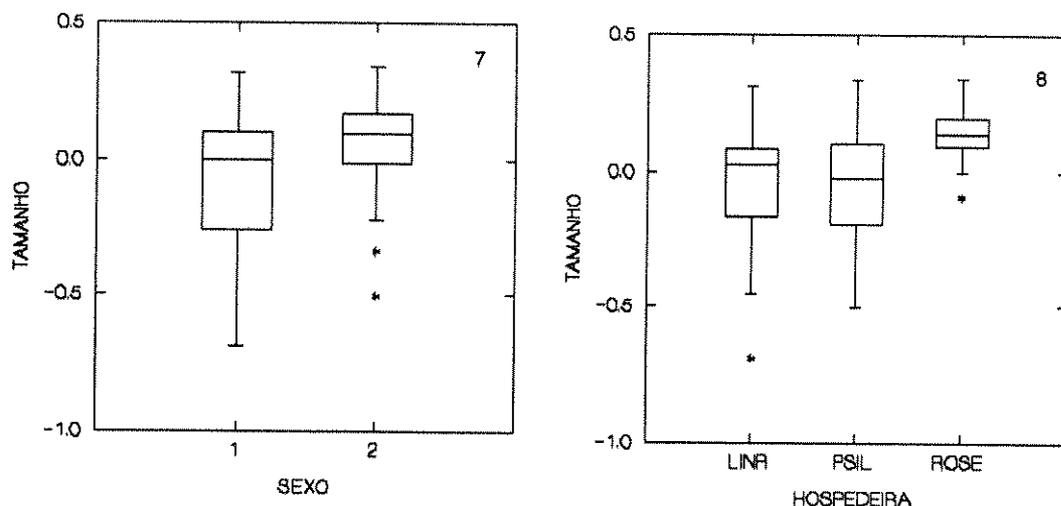


FIGURA 7 - *T. tripunctata* : "box plot" dos escores de machos (1) e fêmeas (2) no eixo de tamanho. Em um "box plot" o retângulo delimita 50% das observações, e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição, exceto os pontos extremos ("outliers"), que estão representados por asteriscos (Hoaglin et al. 1983).

FIGURA 8 - *T. tripunctata* : "box plot" dos escores no eixo de tamanho dos indivíduos provenientes de cada hospedeira. LINR: indivíduos coletados de *L. linearis*, PSIL: de *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*.

1.2.2. FORMA

1.2.2.1. MEDIDAS DO CORPO

A tabela 14 mostra os resultados da MANOVA das medidas descontadas de tamanho em função da hospedeira, sexo, data e local de coleta. Esta análise indica diferenças significativas entre os conjuntos de medidas de indivíduos provenientes de áreas e hospedeiras diferentes.

Para investigar a natureza destas diferenças, foram realizadas análises discriminantes em função destes dois fatores significativos. O cálculo dos eixos discriminantes foi feito no espaço canônico definido pela MANOVA em função de hospedeira e área de coleta. Com este procedimento cada análise discriminante é realizada com as medidas descontadas do efeito do outro fator, e assim os eixos discriminantes obtidos para um fator utilizam apenas a variação das medidas não explicada pelo outro.

Foi obtido um eixo discriminante significativo para planta hospedeira e outro para área de coleta. O peso de cada medida nestes dois eixos está listado na tabela 15, onde vemos também os níveis de significância dos eixos e seus autovalores e coeficientes de determinação.

O eixo discriminante em função da espécie de hospedeira explica 25% da variância total das medidas projetadas e 81% da variância devido às hospedeiras (Tab. 15). Este eixo indica uma variação da largura da frente e das medidas longitudinais da

asa (principalmente ASA4A) no sentido oposto ao das medidas transversais da asa (Tab. 15). As principais diferenças de forma devido à planta hospedeira são portanto as proporções: largura da frente/comprimento das nervuras transversas da asa; e comprimento das nervuras longitudinais/comprimento das nervuras transversas.

TABELA 14 - *T. tripunctata* : MANOVA das medidas do corpo descontadas do tamanho em função da planta hospedeira, sexo, data e área de coleta.

FATOR	LAMBDA DE WILKS	G.L.	F	p
HOSPEDEIRA	0,772	16; 152	1,683	0,050
SEXO	0,924	8; 76	0,786	0,616
DATA	0,733	24; 221	1,043	0,413
ÁREA	0,710	16; 152	1,773	0,040

A figura 9 mostra a distribuição das coordenadas, ou escores, das populações associadas a cada hospedeira no eixo discriminante. Os escores elevados dos indivíduos provenientes de *L. roseus* mostram que estes possuem frente mais larga e asas mais longas e estreitas, tendência oposta à observada entre os indivíduos obtidos de *L. psilophyllus* (Fig. 9). A população associada a *L. linearis* ocupa a posição intermediária neste gradiente morfométrico. As distâncias de Mahalanobis entre estas populações confirmam a diferenciação entre os indivíduos de *L. psilophyllus* e *L. roseus* e posição intermediária dos de *L. linearis* (Tab. 16).

O primeiro eixo discriminante por área de coleta responde por outros 25% da variância total e por 79% da variância entre áreas (Tab. 15). Este eixo indica como principais diferenças de forma devido ao local de coleta as proporções: distância entre as cerdas alar e umeral/medidas longitudinais das asas; e largura da frente/medidas longitudinais das asas (Tab. 15). Escores elevados neste eixo discriminante representam portanto um maior comprimento da asa em relação à largura da frente e ao comprimento do tórax.

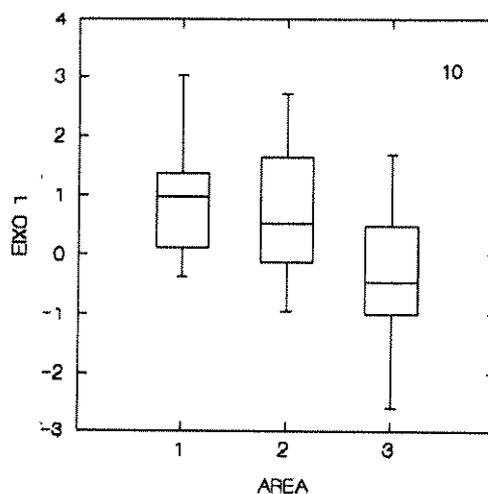
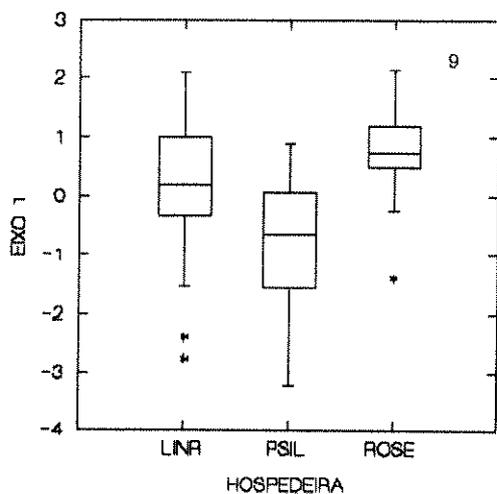
Estas proporções parecem diminuir em direção às áreas de coleta mais altas, conforme indicam os menores escores dos indivíduos obtidos nestas áreas (Fig. 10). A matriz de distâncias de Mahalanobis mostra que os indivíduos provenientes da área mais são bem diferenciados dos obtidos nas outras duas (Tab. 17).

Não há correlações significativas entre os escores dos indivíduos nos eixos discriminante por hospedeira e por área (Tab. 18). Isto significa que as duas discriminantes estão detectando processos independentes de diferenciação morfológica. A ausência de correlação entre os eixos discriminantes e o eixo de tamanho (Tab. 18) era esperada, e confirma a eficácia do método de Burnaby (1966) em descontar o efeito de tamanho em análises morfométricas.

TABELA 15 - *T. tripunctata*, medidas do corpo descontadas do tamanho : peso das medidas nos eixos significativos das discriminantes por planta hospedeira e por área de coleta. Também indicados a significância, autovalor (L) e coeficiente de determinação (R^2) de cada eixo; bem como a razão entre L e o somatório dos autovalores de cada discriminante (L/SL).

MEDIDA	EIXOS DISCRIMINANTES	
	HOSPEDEIRA 1^o	ÁREA 1^o
ASA2	0,082	0,299
ASA3	0,095	0,547
ASA4A	0,359	0,282
ASA8	-0,482	0,067
ASA10	-0,269	0,039
ASA9	-0,426	0,095
FRONTE	0,671	-0,117
ALARHB	-0,029	-0,312

P	0,016	0,011
L	0,325	0,328
R^2	0,245	0,247
L/SL	0,809	0,787



T. tripunctata, medidas do corpo descontadas do tamanho: **FIGURA 9** - "box plot" dos escores no eixo discriminante por hospedeira dos indivíduos provenientes de cada hospedeira. **FIGURA 10** - "box plot" dos escores no eixo discriminante por área de coleta dos indivíduos provenientes de cada área.

TABELA 16 - *T. tripunctata*, medidas do corpo descontadas do tamanho: Distâncias de Mahalanobis entre os centróides das amostras de cada hospedeira.

	1	2	3
1. <i>L. linearis</i>	0		
2. <i>L. psilophyllus</i>	0,957	0	
3. <i>L. roseus</i>	0,538	1,495	0

TABELA 17 - *T. tripunctata*, medidas do corpo descontadas do tamanho: Distâncias de Mahalanobis entre os centróides das amostras de cada área de coleta.

	1	2	3
1. Área 1	0		
2. Área 2	0,208	0	
3. Área 3	1,319	1,111	0

TABELA 18 - *T. tripunctata*, medidas do corpo descontadas do tamanho: correlação entre os escores dos indivíduos nos eixos discriminantes significativos por hospedeira e área de coleta (vide Tab. 15) e no eixo de tamanho. Nenhuma das correlações é significativa ($p > 0,05$)

	TAMANHO	HOSPEDEIRA	ÁREA
TAMANHO	1,00		
HOSPEDEIRA	0,00	1,00	
ÁREA	0,00	0,13	1,00

1.2.2.2. MEDIDAS DOS ACÚLEOS

Os conjuntos de medidas dos acúleos descontados do efeito da covariável de tamanho diferem significativamente entre populações provenientes de diferentes hospedeiras (Lambda de Wilks = 0,283; $F = 3,87$; $p < 0,001$; 10 por 44 g.l.).

A análise discriminante forneceu um eixo significativo ($p < 0,001$), que basicamente representa o comprimento do acúleo (Tab. 19). Com efeito, os pesos das

medidas transversais são pequenos o suficiente para se concluir que as diferenças entre indivíduos provenientes de diferentes hospedeiras restringem-se às medidas longitudinais (Tab. 19).

A relação entre o comprimento total do acúleo e a variável de tamanho pode ser vista na figura 11. As regressões entre estas duas medidas são significativas para as populações provenientes de *L. psilophyllus* e *L. roseus* (Tab. 20). A ausência de significância para a população de *L. linearis* (Tab. 20) deve-se à sua bimodalidade: ela parece conter dois grupos que seguem duas retas diferentes, uma próxima da de *L. roseus* (grupo 1) e outra da de *L. psilophyllus* (grupo 2, Fig. 11). Quando analisados separadamente, estes dois grupos fornecem regressões significativas, apesar de seus pequenos tamanhos amostrais (Tab.20).

TABELA 19 - *T. tripunctata*, medidas do acúleo descontadas da área da asa (covariável tamanho): peso das medidas no primeiro eixo, significativo, da discriminante por planta hospedeira. Também indicados a significância, autovalor (L) e coeficiente de determinação (R^2) do eixo: e a razão entre L e o somatório dos autovalores da discriminante (L/SL).

MEDIDA	PESOS
AC1	0,896
AC2	0,345
AC3	0,009
AC4	0,138
AC5	-0,190

P	0,001
L	2,093
R^2	0,677
L/SL	0,936

As retas de regressão das populações coletadas de *L. psilophyllus*, *L. roseus* e dos dois grupos de *L. linearis* possuem inclinações estatisticamente iguais ($p = 0,84$; Tab. 21). A inclinação comum estimada para as quatro retas é de 0,482, valor estatisticamente igual a 0,5 ($F=0,100$; $p=0,75$; 1 por 25 g.l.), o que indica uma relação isométrica entre o comprimento do acúleo e a área da asa.

Por outro lado, como está evidente na figura 11, as retas possuem interceptos significativamente diferentes ($p < 0,001$; Tab. 21). A reta da população associada a *L. roseus* possui um intercepto significativamente menor do que o da população associada a *L. psilophyllus* (teste de Tukey; $p < 0,001$). Os dois grupos de *L. linearis* possuem interceptos significativamente diferentes (teste de Tukey; $p < 0,001$), sendo o

intercepto para o grupo 1 igual ao da reta de L. roseus ($p=0,94$) e para o grupo 2 ao de L. psilophyllus ($p=0,53$).

O intercepto comum aos indivíduos de L. roseus e do grupo 1 de L. linearis é de -0,687; enquanto que para L. psilophyllus e o grupo 2 o valor estimado é de -0,480.

TABELA 20 - T. tripunctata : regressões do logaritmo natural do comprimento total do acúleo em função da variável de tamanho corporal "área da asa" ($\ln ASAC + \ln ASAL$) para os espécimes provenientes de cada espécie de hospedeira.

HOSPEDEIRA	N	CONSTANTE	INCLINAÇÃO	r	p
<u>L. psilophyllus</u>	10	0,174	0,442	0,923	<0,001
<u>L. roseus</u>	10	-0,719	0,484	0,595	0,07
<u>L. linearis</u>	10	7,465	-0,009	0,011	0,98
<u>L. linearis</u> grupo 1 *	6	-2,937	0,619	0,937	0,006
<u>L. linearis</u> grupo 2 *	4	-1,224	0,714	0,990	0,007

* Sub-grupos de L. linearis, de acordo com a figura 11.

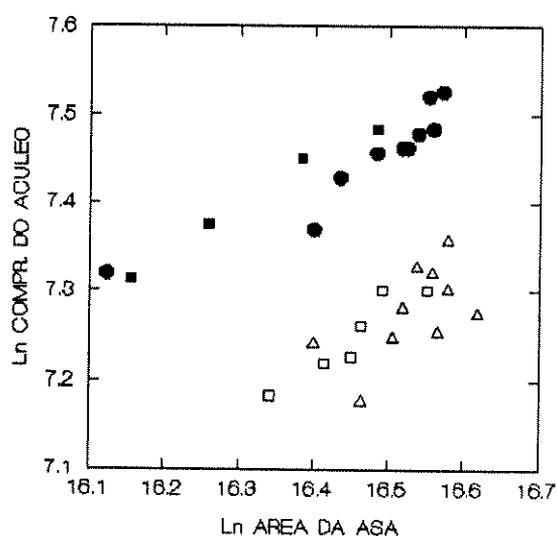


FIGURA 11 - T. tripunctata : logaritmo natural do comprimento total do acúleo (AC1 + AC2) em função da variável de tamanho "área da asa". Indivíduos coletados de L. linearis, "grupo 1" (quadrados brancos), indivíduos coletados de L. linearis, "grupo 2" (quadrados pretos), de L. psilophyllus (círculos) e de L. roseus. (triângulos).

TABELA 21 - *T. tripunctata*: análise de covariância para a comparação das retas de regressão do logaritmo do comprimento do acúleo vs. área da asa para as amostras de *L. psilophyllus*, *L. roseus* e os dois grupos de *L. linearis* (ver Tab. 20). Não há interação significativa entre os fatores hospedeira e área da asa ($F = 0,283$; $p = 0,837$; 3 / 22 graus de liberdade), indicando que todas as inclinações são estatisticamente iguais.

FATOR	SOMA DOS QUADRADOS	G.L.	MÉDIA QUADRÁTICA	F	p
HOSPEDEIRA	0,282	3	0,094	70,42	<0,001
ÁREA DA ASA	0,066	1	0,066	99,89	<0,001
ERRO	0,024	25	0,001		

1.3. CRUZAMENTOS ENTRE MORFOS

Os experimentos de cruzamento entre os morfos de coloração de *T. tripunctata* foram realizados apenas para verificar a transferência de esperma, e assim não houve um acompanhamento sistemático da atividade dos insetos. Apesar disto, foram observados dois eventos de cópula no cruzamento 1 (m. escuro x f. escura) nos dias 11/11 e 16/11; e outros dois no cruzamento 3 (m. escuro x f. clara), nos mesmos dias. A cópula ocorrida no cruzamento 3 no dia 11/11 foi a única observada até seu termo, tendo durado quatro horas e dezessete minutos (das 10:55 às 15:12).

Durante o experimento três fêmeas morreram, impossibilitando sua dissecação. Entre as sobreviventes, apenas uma (cruzamento 3) não continha espermatozóides em suas espermatecas (Tab. 22). Ocorreram, portanto, eventos de transferência efetiva de espermatozóides em todos os cruzamentos (Tab. 22).

TABELA 22 - *T. tripunctata* : experimento de cruzamento entre os morfos de coloração. Estão indicados os números de fêmeas em cada cruzamento fecundadas (*), não fecundadas (0) e mortas no decorrer do experimento (+).

CRUZAMENTO		MORFOS	
		CLARO	ESCURO
UM	MACHOS		1
	FÊMEAS		2 (2*)
DOIS	MACHOS	3	
	FÊMEAS	3 (1+, 2*)	
TRÊS	MACHOS		3
	FÊMEAS	2 (1 ⁰ , 1*)	
QUATRO	MACHOS	3	
	FÊMEAS		3 (2+, 1*)

2. Tomoplagia incompleta

2.1. CARACTERES QUALITATIVOS

Uma das características marcantes do gênero *Tomoplagia* é o conjunto de cinco bandas castanho-amareladas oblíquas de suas asas (Aczél, 1955a, Foote, 1980). As espécies *T. argentiniensis* e *T. incompleta* caracterizam-se pela ausência da banda sub-apical, sendo que em um grande número de indivíduos desta última verificamos a redução também da banda pré-basal. Além deste caráter, outros três mostraram variabilidade:

- 1) presença ou ausência de uma mancha negra no anepímero, acima da inserção do último par de pernas;
- 2) presença ou ausência de um par de manchas laterais no terceiro tergito abdominal;

3) O pósnoto, de cor castanha, pode ou não pode apresentar uma mancha negra de tamanho variável. Este caráter foi categorizado em duas classes: mancha negra cobrindo 1/3 ou menos do pósnoto ou mancha cobrindo metade ou mais do pósnoto.

Os caracteres qualitativos de *T. incompleta* estão correlacionados, embora a associação seja menos estrita que em *T. tripunctata* (Tab. 23). A única exceção é a ausência de correlação significativa entre a coloração das asas e presença de manchas no terceiro tergito abdominal (Tab. 23).

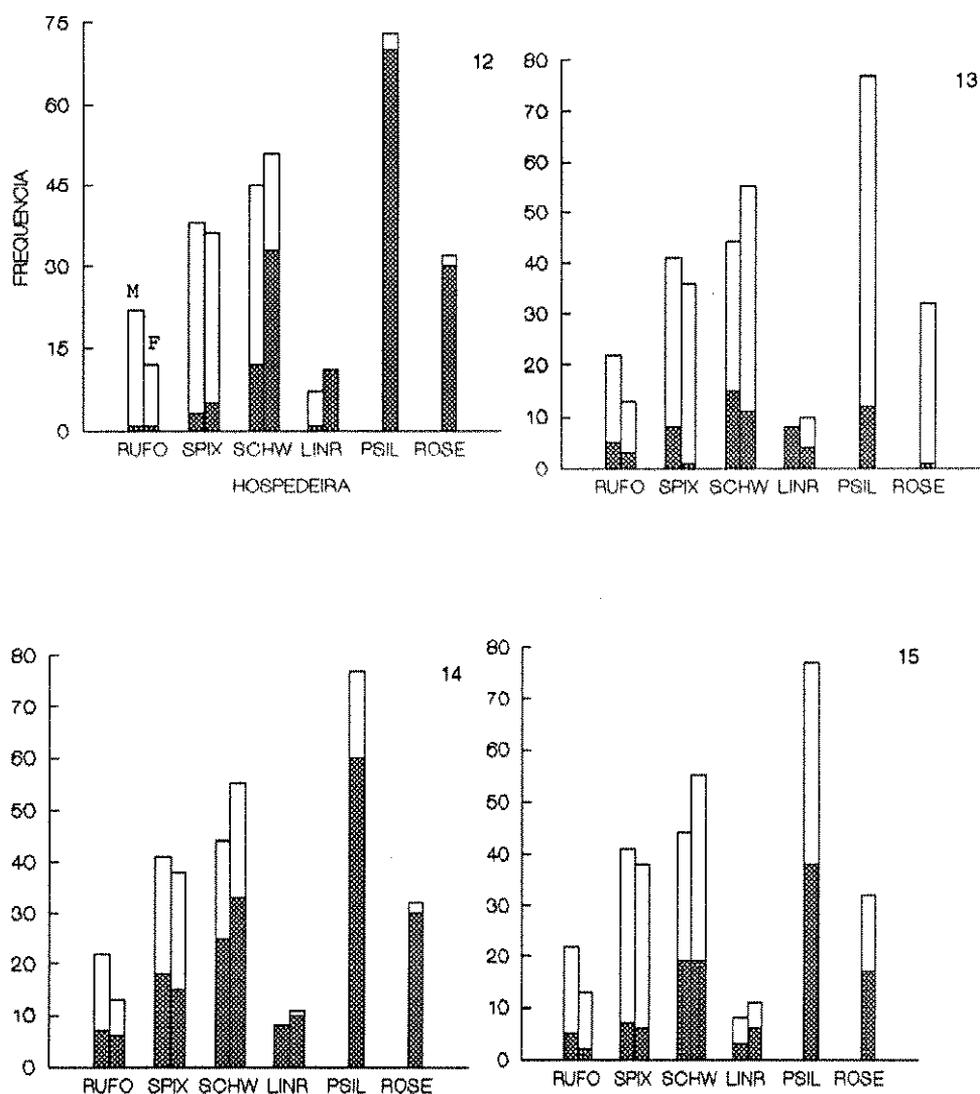
Assim, também é possível definir dois morfos de *T. incompleta*: um mais pigmentado, com a banda alar pré-basal completa, uma mancha negra acima do último par de pernas e metade ou mais do pósnoto de cor preta; e o outro mais claro, com a banda pré-basal reduzida, sem mancha acima do último par de pernas e com o pósnoto todo castanho ou com uma pequena porção preta.

TABELA 23 - *T. incompleta*, coeficientes de correlação de Spearman entre o grau de pigmentação em quatro caracteres. Os valores em negrito são significativos a ($p < 0,05$; $N = 355$). Os números entre parênteses indicam o número de estados de cada caráter.

CARÁTER	1	2	3	4
1. Banda na asa (2)	1,00			
2. Mancha no anepímero (2)	0,41	1,00		
3. Manchas abdominais (2)	0,09	0,28	1,00	
4. Cor do pósnoto (2)	0,36	0,47	0,21	1,00

Os modelos log-lineares mostraram uma acentuada dependência parcial entre padrão de pigmentação alar, sexo e planta hospedeira (Tab. 24). A interação significativa entre sexo e hospedeiras reflete a notável diferença na razão sexual das populações em diferentes plantas. Não foi obtido nenhum macho de *L. psilophyllus* e *L. roseus*, apesar de terem sido coletados mais de uma centena de indivíduos (Figs. 12 a 15). A predominância de fêmeas também ocorre em *L. linearis*, sendo que a tendência inversa é observada em *L. rufo-grisea*. As populações de *E. schwenkiaefolia* e *L. spixiana* têm razões sexuais próximas de um (Figs. 12 a 15). Existe uma associação significativa também entre a coloração das asas e a hospedeira, descontados os efeito do sexo (Tab. 24). O morfo menos pigmentado, com a banda pré-basal incompleta, predomina entre machos e fêmeas das populações de *L. rufo-grisea* e *L. spixiana*, ao passo que a quase totalidade das fêmeas de *L. roseus* e *L. psilophyllus* são do morfo pigmentado (Fig. 12).

Os testes de associação indicam ainda a ligação entre sexo e padrão de asa (Tab. 24). Descontado o efeito do hospedeiro, as fêmeas têm maior probabilidade de possuir a banda pré-basal completa. Isto pode ser bem notado nas populações de *L. linearis* e *E. schwenkiaefolia* (Fig. 12).



FIGURAS 12 a 15 - *T. incompleta* : número de machos e fêmeas com o estado pigmentado (barras escuras) e claro (barras brancas) de quatro caracteres, em cada hospedeira. RUFO: indivíduos coletados de *Lepidaploa rufo-grisea*, SPIX: de *L. spixiana*, SCHW: *Echinocoryne schwenkiaefolia*, LINR: *Lessingianthus linearis*, PSIL: *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*. FIGURA 12 - Banda alar completa ou reduzida. FIGURA 13 - Abdômen: com um par de manchas no terceiro tergito ou sem este par. FIGURA 14 - Mancha no anepímero, acima da coxa 3, presente ou ausente. FIGURA 15 - Pósnoto: 2/3 ou mais negro ou metade ou menos.

TABELA 24 - *T. incompleta* , associação entre estado da banda alar pré-basal (reduzida ou completa), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Asa	8,1	5	0,154
Sexo x Hospedeira	37,8	5	<0,001
Sexo x Asa	25,2	1	<0,001
Hospedeira x Asa	108,6	5	<0,001

TABELA 25 - *T. incompleta* , associação entre a presença de um par de manchas no 3º tergito abdominal, planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Abdômen	6,8	5	0,234
Sexo x Hospedeira	103,9	5	<0,001
Sexo x Abdômen	10,2	1	<0,005
Hospedeira x Abdômen	28,0	5	<0,001

TABELA 26 - *T. incompleta* , associação entre a presença de uma mancha negra anepímero, planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Anepímero	2,7	5	0,751
Sexo x Hospedeira	95,6	5	<0,001
Sexo x Anepímero	0,2	1	0,700
Hospedeira x Anepímero	45,2	5	<0,001

TABELA 27 - T. incompleta, associação entre porção negra do pósnoto (1/2 ou menos ou 1/3 ou mais), planta hospedeira e sexo. Os valores de G e respectivos p's referem-se à significância da interação entre as variáveis assinaladas, estimada por meio de um modelo log-linear.

VARIÁVEIS	G	G.L.	p
Sexo x Hospedeira x Pósnoto	1,1	5	0,954
Sexo x Hospedeira	103,1	5	<0,001
Sexo x Pósnoto	0,4	1	0,547
Hospedeira x Pósnoto	26,6	5	<0,001

Os modelos log-lineares para a tabela de contingência entre sexo, hospedeira e pigmentação abdominal também indicam fortes dependências parciais entre estes três fatores (Tab. 25).

A presença do par de manchas no terceiro tergito abdominal é mais freqüente entre machos. Os principais desvios ocorrem entre os indivíduos provenientes de L. linearis, E. schwenkiaefolia e L. spixiana; onde a mancha ocorre em 100%, 34% e 20% dos machos, contra 40%, 20% e 3% das fêmeas (Fig. 13).

A freqüência dos padrões de pigmentação abdominal também são significativamente diferentes entre populações associadas a diferentes hospedeiros (Tab. 25). O par de manchas no terceiro tergito ocorre a uma freqüência acima do esperado em machos e fêmeas provenientes de L. linearis e entre fêmeas de E. schwenkiaefolia; sendo menos freqüente entre machos e fêmeas associados a L. spixiana e entre as fêmeas de L. roseus (Fig. 13).

Também para a presença de mancha no anepímero e para coloração do pósnoto os estados mais pigmentados são mais freqüentes nas espécies de Lessingianthus (Figs. 14 e 15). Há uma dependência parcial significativa entre estes dois caracteres e a planta hospedeira (Tabs. 26 e 27), mas não há evidência de associação com o sexo (Tabs. 26 e 27).

Em resumo, os caracteres de coloração das asas, pósnoto e anepímero estão fortemente ligados e exibem padrões congruentes de associação com o sexo e hospedeira. Há uma predominância de indivíduos mais pigmentados nas populações que emergiram de L. roseus, L. psilophyllus e L. linearis, contra uma maior proporção de indivíduos menos pigmentados em L. rufo-grisea e L. spixiana. Em E. schwenkiaefolia os dois morfos ocorrem aproximadamente na mesma proporção. As populações associadas a diferentes hospedeiras também diferem quanto à razão sexual.

A pigmentação abdominal apresentou padrões próprios de associação com os demais caracteres morfológicos e com a planta hospedeira. A presença de manchas no terceiro tergito abdominal está associada aos estados mais pigmentados do pósnoto e do anepímero, mas é independente do padrão de coloração das asas (Tab. 23). Quanto à

associação com a planta hospedeira, a pigmentação abdominal segue um padrão diferente do observado para os outros três caracteres (Fig. 13).

Os dois caracteres com associação significativa com o sexo seguem tendências opostas: o estado mais pigmentado de asa predomina entre as fêmeas, enquanto que o estado de maior pigmentação abdominal ocorre com maior frequência nos machos (Figs. 12 e 13).

2.2. CARACTERES QUANTITATIVOS

Devido à forte associação entre sexo e hospedeiras existente em *T.incompleta*, foram analisadas apenas as medidas das fêmeas, que foram obtidas em um maior número de hospedeiras, datas e áreas (Tab. 5).

3.2.1. TAMANHO

Assim como em *T. tripunctata*, o primeiro eixo do PCA de covariância das medidas do corpo apresenta pesos da mesma magnitude e sinal (Tab. 12), podendo portanto ser utilizado como uma variável de tamanho.

A relação direta entre biomassa média do capítulo da espécie de planta hospedeira e tamanho médio dos insetos é bem evidente entre as fêmeas de *T.incompleta* (Fig. 16). As diferenças de tamanho em função da hospedeira são significativas (Tab. 28).

Existem também diferenças significativas de tamanho entre indivíduos coletados em épocas e locais diferentes (Tab. 28). Os testes a posteriori indicaram que os espécimes coletados na estação chuvosa de 1989 são significativamente maiores que os coletados nas estações secas de 1989 e 1992 ($p < 0,05$, Fig. 17); e que os indivíduos coletados nas áreas 1 e 2 são significativamente menores que os coletados na área 3 ($p < 0,001$, Fig. 18).

Deve-se notar, todavia, que estes resultados podem estar sendo influenciados pelo forte desbalanceamento das amostras, pois indivíduos coletados das diferentes hospedeiras não foram obtidos em igual número de todas as épocas e áreas. O exame da tabela 5 mostra cinco desvios importantes: 1) trinta das vinte e nove fêmeas obtidas de *L. roseus* foram coletadas no período chuvoso de 1989, somando 62% do total de indivíduos coletados nesta época; 2) Nenhum indivíduo foi obtido de *L. spixiana* ou *L. rufo-grisea* na área mais alta; 3) mais da metade dos espécimes obtidos de *L. psilophyllus* provêm de uma única coleta (área 1, na estação seca de 1992); 4) metade dos indivíduos obtidos de *L. spixiana* são da estação seca de 1989, somando 46% dos espécimes coletados nesta época; 5) os poucos indivíduos obtidos de *L. linearis* foram coletados em duas datas apenas, e provêm em sua maioria da área 3.

O resultado destes desvios é uma forte associação entre planta hospedeira, data e área de coleta, o que dificulta quantificar a influência de cada um destes fatores sobre o tamanho médio dos insetos. Formalmente, a correlação entre fatores inviabiliza uma ANOVA, pois um dos seus pressupostos é a independência das variáveis explanatórias (Zar, 1984; Sokal & Rohlf, 1981).

Uma maneira simples de identificar os fatores explanatórios relevantes é analisar os efeitos de uma variável mantida as demais constantes.

Foi possível comparar as diferenças de tamanho devido às hospedeiras dos indivíduos coletadas na área 2 durante a estação seca de 1989, e na área 1 durante a estação seca de 1992 (Tab. 29). Nestas duas sub-amostras há diferenças altamente significativas de tamanho médio entre indivíduos provenientes de diferentes hospedeiras (Tab. 29). Assim como no conjunto geral de dados, os espécimes de maior tamanho provêm das espécies de plantas com os maiores capítulos (Tab. 29).

Quatro combinações de hospedeira e área de coleta forneceram tamanhos amostrais adequados para o teste do efeito da época do ano sobre o tamanho corporal (Tab. 30). Na sub-amostra dos espécimes coletados de *L. psilophyllus* na área mais alta os indivíduos obtidos na estação chuvosa de 1989 são significativamente menores que os demais (Tab. 30). Embora ligeiramente acima do nível de significância ($p=0,076$), a mesma tendência é observada entre os indivíduos provenientes de *L. spixiana* na área mais baixa (Tab. 30). Entre os indivíduos coletados de *E. schwenkiaefolia* na área intermediária não há efeito significativo da data, mas os indivíduos coletados na estação chuvosa também possuem o menor tamanho médio (Tab. 30).

As análises de variância em cinco combinações de planta hospedeira e data de coleta mostram que os indivíduos coletados na área mais alta são de fato significativamente maiores que os demais (Tab. 31).

TABELA 28 - T. incompleta : ANOVA dos escores no eixo de tamanho em função da planta hospedeira, data e área de coleta.

FATOR	SOMA DOS QUADRADOS	G. L.	MÉDIA QUADRÁTICA	F	P
HOSPEDEIRA	15,47	5	3,09	53,41	<0,001
DATA	0,56	3	0,19	3,20	0,025
ÁREA	1,59	2	0,80	13,76	<0,001
ERRO	10,02	173	0,058		

TABELA 29 - T. incompleta: ANOVAs dos escores no eixo do tamanho em função da planta hospedeira em duas sub-amostras de indivíduos coletados na mesma época e local. Para os contrastes a posteriori, as amostras estão ordenadas da maior para a menor média, e as linhas ligam as médias estatisticamente iguais (Teste de Tukey, $p > 0,05$). F: indivíduos coletados *L. rufo-grisea*, P: de *L. psilophyllus*, W: de *E. schwenkiaefolia*, X: de *L. spixiana*.

AMOSTRA	F	G.L.	p	CONTRASTES (TUKEY)
Área 2, Seca de 1989	14,42	2; 15	<0,001	P W X ————— —————
Área 1, Seca de 1990	11,54	3; 45	<0,001	P W X F ————— —————

TABELA 30 - T. incompleta: ANOVAs dos escores no eixo do tamanho em função da época de coleta em quatro sub-amostras de indivíduos coletados da mesma hospedeira e local. Para os contrastes a posteriori, as amostras estão ordenadas da maior para a menor média, e as linhas ligam as médias estatisticamente iguais (Teste de Tukey, $p > 0,05$, exceto para o último contraste, onde $p = 0,08$). S89: indivíduos coletados durante a estação seca de 1989; S90: seca de 1990; S92: seca de 1992 e C89: estação chuvosa de 1989.

AMOSTRA	F	G.L.	p	CONTRASTES (TUKEY)
<i>L. psilophyllus</i> , Área 2	4,76	2; 15	0,025	S89 S92 C89 ————— —————
<i>E. schwenkiaefolia</i> , Área 1	0,10	2; 18	0,909	S92 S90 S89 ————— —————
<i>E. schwenkiaefolia</i> , Área 2	0,79	3; 13	0,520	S89 S92 S90 C89 ————— —————
<i>L. spixiana</i> , Área 1	3,58	2; 10	0,067	S92 S89 C89 ————— —————

TABELA 31 - T. incompleta: ANOVAs dos escores no eixo do tamanho em função do local de coleta em cinco sub-amostras de indivíduos coletados na mesma época e hospedeira. Para os contrastes a posteriori, as amostras estão ordenadas da maior para a menor média, e as linhas ligam as médias estatisticamente iguais (Teste de Tukey, $p > 0,05$). A1, A2, A3: indivíduos coletados nas áreas 1, 2 e 3, respectivamente.

AMOSTRA	F	G.L.	p	CONTRASTES (TUKEY)		
<u>L. psilophyllus</u> , Seca de 1992	4,30	1; 43	0,044	A3	A1	
				—	—	
<u>L. roseus</u> , Chuvosa de 1989	0,70	1; 27	0,411	A2	A1	
				—	—	
<u>E. schwenkiaefolia</u> , Seca de 1990	7,05	2; 18	0,005	A3	A2	A1
				—	—	—
<u>E. schwenkiaefolia</u> , Seca de 1992	9,69	2; 10	0,005	A3	A2	A1
				—	—	—
<u>E. spixiana</u> , Seca de 1989	0,09	1; 14	0,770	A2	A1	
				—	—	

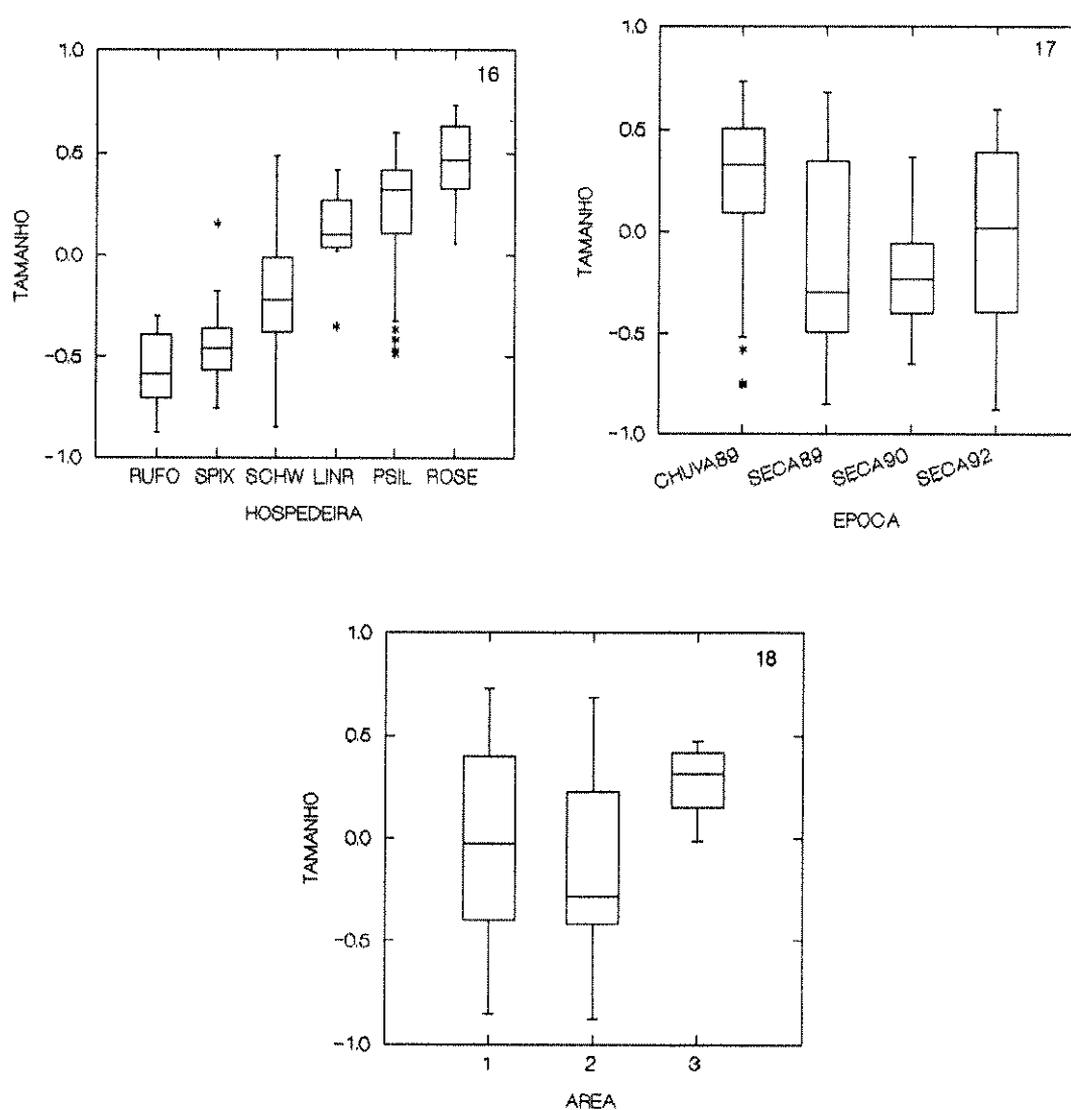


FIGURA 16 - *T. incompleta* : "box plot" dos escores no eixo de tamanho dos indivíduos provenientes de cada hospedeira. RUFO: indivíduos coletados de *Lepidaploa rufo-grisea*, SPIX: de *L. spixiana*, SCHW: *Echinocoryne schwenkiaefolia*, LINR: *Lessingianthus linearis*, PSIL: *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*. As hospedeiras estão ordenadas pelo tamanho médio de seus capítulos.

FIGURA 17 - *T. incompleta* : "box plot" dos escores no eixo de tamanho dos indivíduos provenientes de cada data de coleta.

FIGURA 18 - *T. incompleta* : "box plot" dos escores no eixo de tamanho dos indivíduos provenientes de cada área de coleta.

2.2.2. FORMA

2.2.2.1. MEDIDAS DO CORPO

A MANOVA das medidas descontadas do tamanho indica diferenças altamente significativas entre os conjuntos de medidas das fêmeas provenientes de hospedeiras e área de coleta diferentes (Tab. 32). As diferenças de forma devido à data de coleta parecem não ser significativas, embora estejam bem próximas do valor crítico ($p=0,058$; Tab. 32).

Conforme mencionado anteriormente, há um acentuado desbalanceamento do desenho amostral, o que obriga a um exame mais cuidadoso destes resultados. · exemplo das análises de tamanho, foram realizadas MANOVAs e discriminantes para sub-amostras em que dois fatores são constantes para que a importância do terceiro seja avaliada. Embora incompleto, este procedimento pode revelar padrões comuns entre as análises, auxiliando na identificação dos fatores explanatórios relevantes.

As MANOVAs mostraram que o conjunto de medidas descontadas do tamanho difere significativamente entre hospedeiras (Tab. 33), mas não entre datas de coleta (Tab. 34). A MANOVA por área de coleta indicou diferenças significativas em apenas uma das cinco sub-amostras testadas (indivíduos coletados de *E. schwenkiaefolia* na estação seca de 1990, Tab. 35).

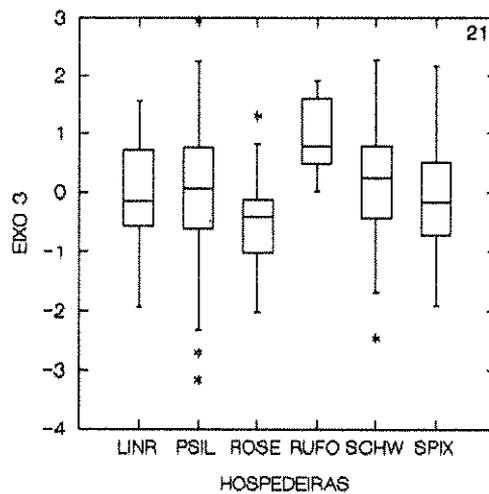
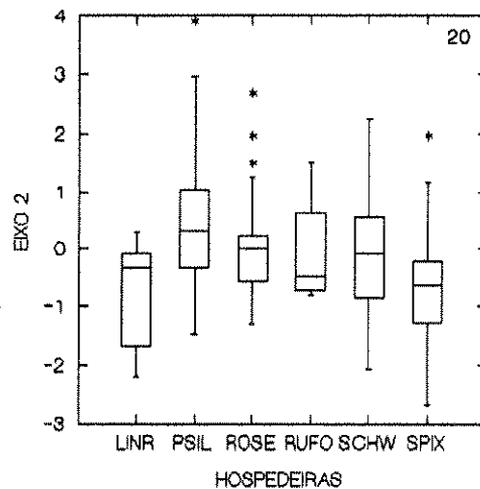
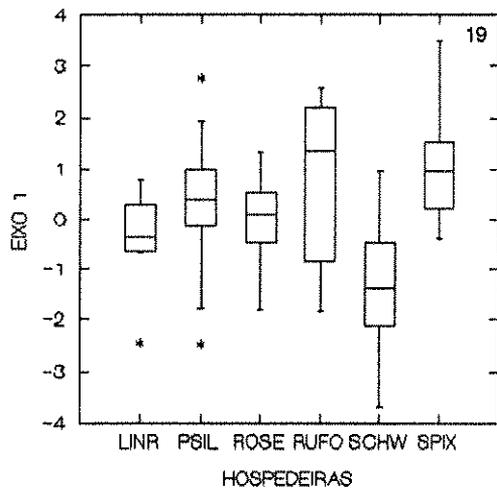
Comparados com a MANOVA da amostra geral (Tab. 32), estes resultados confirmam de forma inequívoca apenas a diferenciação de forma em função da hospedeira.

A análise discriminante por planta hospedeira forneceu três eixos significativos (Tab. 36), que juntos explicam 60% da variação total das medidas descontadas de tamanho e 91% da variação devido às hospedeiras (variância explicada).

O primeiro eixo responde por 65% da variância explicada, e reflete diferenças nas proporções das medidas ASA3, ASA10 e ALARHB contra ASA9, ASA2 e ASA8 (Tab. 36). A distribuição dos escores mostra que este eixo separa os indivíduos que emergiram de capítulos de *E. schwenkiaefolia* daqueles provenientes de *L. spixiana* e *L. rufo-grisea*. As populações obtidas das outras três hospedeiras ocupam posição intermediária neste gradiente morfométrico (Fig. 19).

O segundo eixo representa 17% da variância explicada e pode ser interpretado como as razões FRONTE/ASA3 e ASA2/ASA3 (Tab.36). O eixo separa os indivíduos associados a *L. psilophyllus*, que possuem os maiores valores destas proporções; dos indivíduos obtidos de *L. spixiana* e *L. linearis*, que têm os menores valores (Fig. 20).

O terceiro eixo responde por apenas 9% da variância explicada, refletindo principalmente a proporção das medidas das asas ASA2 e ASA10 contra a largura da frente (Tab. 36). Este eixo distingue os indivíduos coletados de *L. rufo-grisea*, que possuem os maiores valores destas proporções (Fig. 21).



T. incompleta, medidas do corpo descontadas do tamanho: "box plots" dos escores discriminantes por hospedeira dos indivíduos provenientes de cada hospedeira. RUFO: indivíduos coletados de *Lepidaploa rufo-grisea*, SPIX: de *L. spixiana*, SCHW: *Echinocoryne schwenkiaefolia*, LINR: *Lessingianthus linearis*, PSIL: *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roscus*. FIGURA 19 - Primeiro eixo discriminante. FIGURA 20 - Segundo eixo discriminante. FIGURA 21 - Terceiro eixo discriminante.

TABELA 32 - T. incompleta : MANOVA das medidas do corpo descontadas do tamanho em função da planta hospedeira, data e área de coleta.

FATOR	LAMBDA DE WILKS	G.L.	F	p
HOSPEDEIRA	0,489	40; 726	3,238	<0,001
DATA	0,810	24; 482	1,511	0,058
ÁREA	0,799	16; 332	2,465	0,002

TABELA 33 - T. incompleta: MANOVAs das medidas descontadas de tamanho em função da planta hospedeira em duas sub-amostras de indivíduos coletados na mesma época e local.

AMOSTRA	LAMBDA DE WILKS	G.L.	F	p
Área 1, Seca de 1989	0,095	16; 16	2,25	0,058
Área 2, Seca de 1990	0,411	24; 110	1,66	0,042

TABELA 34 - T. incompleta: MANOVAs das medidas descontadas de tamanho em função da época de coleta em quatro sub-amostras de indivíduos coletados da mesma hospedeira e local.

AMOSTRA	LAMBDA DE WILKS	G.L.	F	p
<i>L. psilophyllus</i> , Área 3	0,114	16; 16	1,96	0,090
<i>E. schwenkiaefolia</i> , Área 2	0,079	24; 18	1,05	0,460
<i>E. schwenkiaefolia</i> , Área 1	0,244	16; 22	1,41	0,220
<i>L. spixiana</i> , Área 1	0,057	16; 6	1,19	0,440

TABELA 35 - T. incompleta: MANOVAs das medidas descontadas de tamanho em função do local de coleta em cinco sub-amostras de indivíduos coletados na mesma hospedeira e época.

AMOSTRA	LAMBDA DE WILKS	G.L.	F	p
L. <u>psilophyllus</u> , Seca de 92	0,717	8; 36	8,36	0,110
L. <u>roseus</u> , Chuvosa de 89	0,669	8; 20	8,20	0,330
E. <u>schwenkiaefolia</u> , Seca de 90	0,084	16; 22	16,22	0,010
E. <u>schwenkiaefolia</u> , Seca de 92	0,025	16; 6	16,60	0,200
L. <u>spixiana</u> , Seca de 89	0,325	8; 7	8,70	0,220

TABELA 36 - T. incompleta, medidas do corpo descontadas do tamanho : peso das medidas nos eixos significativos da discriminante por planta hospedeira. Também indicados a significância, o autovalor (L), o coeficiente de determinação (R^2) de cada eixo (R^2); e a razão entre L e o somatório dos autovalores da discriminante (L/SL).

MEDIDA	EIXOS DISCRIMINANTES		
	1 ^o	2 ^o	3 ^o
ASA2	-0,302	0,373	0,593
ASA3	0,435	-0,218	0,059
ASA4A	-0,035	-0,067	0,063
ASA8	-0,207	0,107	-0,268
ASA10	0,387	-0,073	0,346
ASA9	-0,370	0,103	0,033
FRONTE	0,051	0,452	-0,668
ALARHB	0,342	-0,165	0,176

p	<0,001	0,001	0,046
L	0,624	0,162	0,087
R^2	0,384	0,140	0,080
L/SL	0,651	0,169	0,091

A tabela 37 mostra a matriz de distância de Mahalanobis entre os centróides das populações provenientes de cada hospedeira. Estas distâncias estão representadas em um plano na figura 26 c, através de um ordenamento multidimensional (MDS). Esta técnica faz a representação gráfica de uma matriz de similaridades ou dissimilaridades, distribuindo os elementos em um espaço cartesiano de modo que suas distâncias neste

plano reflitam da melhor maneira possível os valores da matriz original (Torgerson, 1958; Kruskal, 1964).

Foi utilizado um MDS linear, ou seja, há uma relação linear entre as distâncias de Mahalanobis e as distâncias euclidianas no plano do MDS (Wilkinson, 1990). A forte correlação entre estas distâncias ($r=0,98$) mostra que o MDS está representando a matriz original de forma muito fiel.

O MDS indica a diferenciação morfológica dos indivíduos criados dos três gêneros de hospedeiras (Fig. 26 c). As maiores diferenças são entre os insetos obtidos das duas espécies de Lepidaploa com os de E. schwenkiaefolia. As amostras das três espécies de Lessingianthus ocupam posição intermediária entre estes dois grupos e possuem aproximadamente a mesma similaridade com ambos (Fig. 26 c).

TABELA 37 - T. incompleta, medidas do corpo descontadas do tamanho: Distâncias de Mahalanobis entre os centróides das amostras de cada hospedeira.

	1	2	3	4	5	6
1. <u>E. schwenkiaefolia</u>	0					
2. <u>L. rufo-grisea</u>	2,27	0				
3. <u>L. spixiana</u>	2,21	1,11	0			
4. <u>L. linearis</u>	1,13	1,73	1,27	0		
5. <u>L. psilophyllus</u>	1,73	1,16	1,17	1,44	0	
6. <u>L. roseus</u>	1,39	1,63	1,15	0,96	0,74	0

2.2.2.2. MEDIDAS DOS ACÚLEOS

As medidas dos acúleos descontadas da covariável de tamanho diferem significativamente entre hospedeiras (Lambda de Wilks = 0,278; $F = 3,09$; $p < 0,001$; 25 por 187 g.l.).

A análise discriminante em função da hospedeira forneceu três eixos significativos, que juntos respondem por 95% da variação independente de tamanho (Tab. 38).

O primeiro eixo representa uma redução do comprimento distal do acúleo contra um aumento das demais medidas, especialmente as de largura distal (Tab. 38). Este eixo separa os indivíduos obtidos das espécies de Lessingianthus dos provenientes de E. schwenkiaefolia, enquanto os indivíduos obtidos de L. spixiana e L. rufo-grisea ocupam a posição intermediária (Fig. 22).

O segundo eixo pode ser interpretado como a razão comprimento/largura do acúleo (Tab. 38), e separa as populações associadas a L. psilophyllus e L. roseus das demais (Fig. 23). O terceiro eixo representa uma redução da largura e comprimento distais do acúleo contra um aumento das medidas proximais (Tab. 38). Este eixo pode

ser interpretado como um redução apical do acúleo, que parece ser mais acentuada nas populações obtidas das espécies de *Lessingianthus*, pois seus escores são maiores que os dos indivíduos provenientes de *L. rufo-grisea*, *L. spixiana* e *E. schwenkiaefolia* (Fig. 24).

A tabela 39 mostra a matriz de distâncias de Mahalanobis entre os centróides das amostras de cada hospedeira. Assim como para as medidas de corpo, sua representação em MDS ($r=0,99$) mostra que a discriminante separam os indivíduos obtidos dos três gêneros de hospedeiras (Fig. 26 d), embora a distância da amostra de *L. linearis* às das outras duas espécies de *Lessingianthus* seja equivalente à distância entre *E. schwenkiaefolia* e as espécies de *Lepidaploa* (Fig. 26 d).

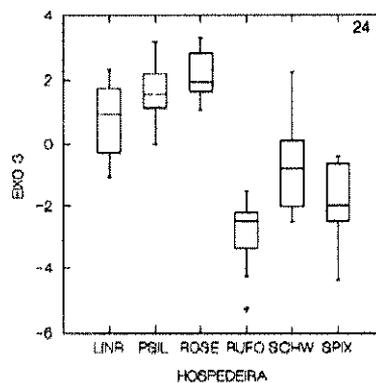
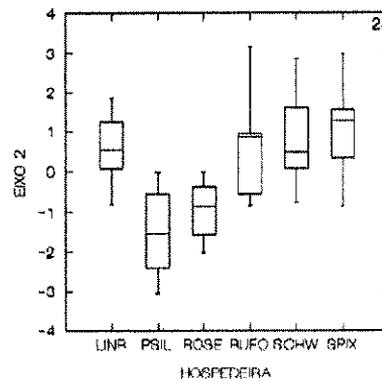
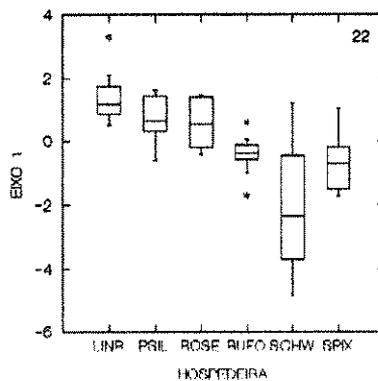
TABELA 38 - T. incompleta, medidas do acúleo descontadas da área da asa (covariável de tamanho); peso das medidas nos eixos significativos da discriminante por planta hospedeira. Também indicados a significância, autovalor (L) e coeficiente de determinação (R^2) dos eixos; e a razão entre L e o somatório dos autovalores da discriminante (L/SL).

MEDIDA	EIXOS		
	1 ^o	2 ^o	3 ^o
AC1	0,269	-0,531	0,586
AC2	-0,279	0,241	-0,384
AC3	0,060	0,553	0,736
AC4	0,444	0,481	0,522
AC5	0,695	0,259	-0,217

P	0,001	0,002	0,030
L	0,815	0,415	0,258
R^2	0,449	0,293	0,205
L/SL	0,508	0,259	0,161

TABELA 39 - *T. incompleta*, medidas do acúleo descontadas da área da asa (covariável de tamanho): Distâncias de Mahalanobis entre os centróides das amostras de cada hospedeira.

	1	2	3	4	5	6
1. <i>E. schwenkiaefolia</i>	0					
2. <i>L. rufo-grisea</i>	2,78	0				
3. <i>L. spixiana</i>	1,82	1,14	0			
4. <i>L. linearis</i>	3,70	4,22	3,48	0		
5. <i>L. psilophyllus</i>	4,27	5,23	4,62	2,40	0	
6. <i>L. roseus</i>	4,13	5,37	4,64	2,19	0,72	0



T. incompleta, medidas do acúleo descontadas da área da asa (covariável de tamanho): dos escores discriminantes por hospedeira dos indivíduos provenientes de cada hospedeira. RUFO: indivíduos coletados de *Lepidaploa rufo-grisea*. SPIX: de *L. spixiana*. SCHW: *Echinocoryne schwenkiaefolia*. LINR: *Lessingianthus linearis*. PSIL: *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*. FIGURA 22 - Primeiro eixo discriminante. FIGURA 23 - Segundo eixo discriminante. FIGURA 24 - Terceiro eixo discriminante.

DISCUSSÃO

1. DIFERENÇAS MORFOLÓGICAS ENTRE INDIVÍDUOS PROVENIENTES DE DIFERENTES HOSPEDEIRAS

1.1. A VALIDADE DE SE INFERIR DIFERENCIAÇÃO GENÉTICA POR MEIO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

Nas duas espécies estudadas há uma evidente diferenciação morfológica de populações provenientes de diferentes hospedeiras. Este polimorfismo ligado ao hospedeiro possui quatro possíveis causas (Diehl & Bush, 1984; Seitz & Komma, 1984; Futuyma & Peterson, 1985): 1) Diferentes respostas de um mesmo genótipo às características de cada hospedeira (polifenismo); 2) polimorfismos genéticos balanceados; 3) Isolamento genético parcial de indivíduos que exploram diferentes hospedeiras (biotipos) e 4) Co-ocorrência de espécies crípticas com sobreposição parcial de dietas.

Os padrões encontrados devem portanto ser interpretados em termos dos graus de diferenciação genética e de isolamento reprodutivo das populações estudadas.

Embora seja razoável supor uma correspondência entre diferenciação genética e morfológica (Hubby & Throckmorton, 1968; Lewontin, 1974; Templeton, 1981; Arthur, 1984), uma não comprova necessariamente a outra. É preciso saber a extensão com que os organismos estudados são capazes de responder a variações ambientais através de modificações puramente fenotípicas. Os polifenismos são eventos comuns, e muitas vezes geram diferenças morfológicas surpreendentes (Shapiro, 1976; Diehl & Bush, 1984; Downes, 1990).

Deve-se lembrar, ainda, que as diferenças genotípicas nem sempre se manifestam ao nível morfológico, conforme demonstra a existência das espécies crípticas. Com efeito, a evolução de alguns grupos é marcada por uma notável constância morfológica (Larson, 1989; Sturmbauer & Meyer, 1992). Em tefritídeos há diversos casos de espécies crípticas, que muitas vezes só podem ser seguramente separadas por meio de registros de hospedeiras, eletroforese, medidas do corpo ou detalhes da terminália (White & Elson-Harris, 1992).

Assim, o valor de um caráter como indicador de diferenças genéticas está inversamente correlacionado com sua variância ambiental e com o número de genótipos que podem gerá-lo. Em outras palavras, considerado o elenco de fenótipos produzidos por cada genótipo sob as diferentes condições estudadas, isto é, a sua norma de reação (Gupta & Lewontin, 1982), será bom indicador um caráter que: 1) pertencer a uma norma de reação de pequena amplitude e 2) pertencer a uma única norma de reação.

Em consonância com estes critérios, os estudos morfológicos tradicionalmente presumem que as diferenças de forma são melhores indicadoras de diferenças genéticas que o tamanho (Gould, 1971; Daly, 1985). Este conceito baseia-se na premissa de que mudanças de forma exigem um rearranjo mais profundo do genótipo, pois envolvem a modificação de vários caracteres e talvez de complexos gênicos co-adaptados (Gould,

1971; Arthur, 1984). Alterações de tamanho, ao contrário, possuiriam bases genéticas e fisiológicas mais simples, sendo as respostas mais frequentes dos organismos às flutuações ambientais (Gould, 1971). Assim, seria provável que as normas de reação para tamanho tenham maior amplitude que as para forma.

Caracteres neutros são bons indicadores de isolamento reprodutivo, pois como estão livres do controle da seleção natural evoluem mais rápida e estocasticamente (Kimura, 1982, 1983; Futuyma, 1986). Com a redução ou interrupção do fluxo gênico, estes caracteres passam a evoluir independentemente em cada população, divergindo devido ao acúmulo aleatório de mutações diferentes. Esta divergência é mais acentuada em populações pequenas, sob a ação da deriva genética e do efeito do fundador (Futuyma, 1986).

Diferenças quanto a caracteres neutros são portanto evidências de redução do fluxo gênico, pois caso contrário seriam esperadas as mesmas frequências alélicas em todas as populações. A limitação deste tipo de inferência é que a aparente ausência de valor adaptativo de um caráter pode decorrer da incapacidade do observador em detectá-la (Lewontin, 1974).

Caracteres com grande influência sobre a aptidão, ao contrário, possuem taxas de evolução lentas, desde que se mantenha o mesmo ótimo adaptativo. Populações sob as mesmas forças seletivas, estejam isoladas ou não, devem possuir fenótipos médios similares, o que pode decorrer da eliminação dos genótipos que produzem fenótipos sub-ótimos (seleção normalizante, Waddington, 1957). Também é provável que a seleção natural canalize a expressão de genótipos diferentes para a produção do fenótipo mais apto (Fisher, 1930; Falconer, 1981), conforme demonstra a conhecida relação inversa entre herdabilidade e valor adaptativo de um caráter (Lewontin, 1974; Falconer, 1981).

Por estas razões, a similaridade quanto a caracteres adaptativos nem sempre é indicativo de similaridade genética entre populações. Por outro lado, diferenças nestes caracteres sugerem um ambiente seletivamente heterogêneo, o que pode gerar polimorfismos balanceados, conforme discutido na introdução desta tese. A probabilidade de que diferenças morfológicas potencialmente adaptativas sejam polimorfismos genéticos, e não plasticidade fenotípica, deve aumentar em função de três atributos do caráter: 1) sua complexidade estrutural, 2) o grau de diferença entre os seus diferentes estados e 3) a intensidade de canalização do(s) genótipo(s) que o produz(em).

Embora estas generalizações pareçam razoáveis, é preciso levar em consideração que muitos polifenismos adaptativos envolvem profundas alterações estruturais, comportamentais e fisiológicas. Entre os insetos há exemplos notáveis, como as fases solitárias e gregárias em gafanhotos, a influência das condições ambientais sobre a produção de formas aladas em afídeos ou a diferenciação em castas entre os insetos sociais (Diehl & Bush, 1984).

1.2. DIFERENÇAS DE TAMANHO

A variação de tamanho não pode ser atribuída a priori a polifenismos, pois muitos estudos mostraram que diferenças de tamanho representam uma parcela importante da variação genética entre populações (Atchley & Hensleigh, 1974; Daly, 1985; Robertson, 1987). O tamanho é um dos atributos mais importantes de uma espécie, determinando aspectos relevantes de sua ecologia (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984). De fato, o tamanho é frequentemente relacionado com o nicho, e o conceito de dissimilaridade morfológica mínima entre espécies competidoras baseia-se em diferenças de tamanho (Hutchinson, 1959; MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1986).

No presente trabalho, todavia, o componente puramente fenotípico da variação de tamanho parece ser grande, devido à sua correlação positiva com a biomassa média dos capítulos da espécie hospedeira. As diferenças de tamanho médio entre indivíduos emergentes de diferentes espécies de plantas podem ser atribuídas à relação direta entre o tamanho dos adultos e a quantidade de recurso consumido na fase larvária, pois este é um fato comumente observado em insetos (e.g. Brues, 1946; Robertson, 1963; Sokoloff, 1966; Kneidel, 1985; Starmer & Wolf, 1989).

Esta associação entre os tamanhos do animal e dos capítulos de suas hospedeiras podem ter conseqüências ecológicas e evolutivas importantes. Se uma redução do tamanho corporal implicar em menor fecundidade, longevidade ou qualquer outra característica relacionada à aptidão dos indivíduos, seria esperada uma preferência pelas espécies de hospedeiras com os maiores capítulos. Esta preferência, por outro lado, levaria a uma maior competição por estas plantas, aumentando a qualidade relativa de outras espécies de menores capítulos mas menos exploradas. Isto elevaria a aptidão dos indivíduos capazes de utilizar os fens marginais do universo de hospedeiras da espécie, o que cria um cenário de múltiplos picos adaptativos cujas alturas variam em função das abundâncias relativas das espécies hospedeiras e a intensidade com que são utilizadas.

Um relevo dinâmico como este aumenta as chances da população ou parte dela mover-se entre os picos, favorecendo a diversificação genética. Tal previsão está de acordo com os resultados dos modelos de seleção dependente de frequência de Rosenzweig (1978), Pimm (1978) e Wilson & Turelli (1986).

Obviamente, a situação proposta não se restringe a diferenças de tamanho do capítulo, podendo ser estendida a qualquer atributo das espécies hospedeiras que tenham grande influência sobre a aptidão dos insetos. Se o efeito de um atributo é similar para várias espécies que exploram a planta - como parece ser caso do tamanho do capítulo - também a competição interespecífica poderá influenciar o relevo adaptativo.

A diferença de tamanho devido à hospedeira pode ainda causar o isolamento reprodutivo entre indivíduos que se desenvolveram em plantas diferentes. A exemplo de outros tefritídeos, a cópula de *Tomoplagia* é demorada, cerca de quatro a oito horas, período durante o qual o macho permanece sobre a fêmea e é carregado por ela (observações pessoais para *T. tripunctata* e *T. heringi* e Goeden & Headrick, 1991, para *T. cressoni*). É possível portanto que uma diferença acentuada de tamanho entre macho e fêmea dificulte ou impossibilite o acasalamento. Esta hipótese é facilmente testável, pois a manutenção destes animais em cativeiro não oferece problemas.

1.3. DIFERENÇAS INDEPENDENTES DO TAMANHO

1.3.1. PIGMENTAÇÃO

Diferenças intraespecíficas de pigmentação são comuns em tefritídeos (e.g. Zwölfer, 1972; White & Marquadt, 1989; White & Elson-Harris, 1992, Prado & Lewinsohn, no prelo) e aparentemente não possuem importância adaptativa.

A natureza razoavelmente descontínua dos padrões de pigmentação estudados sugere uma base genética simples. Por outro lado, é sabido que a pigmentação em muitos insetos é influenciada pela temperatura, umidade, fotoperíodo e nutrição durante o desenvolvimento (Knight, 1924; Brues, 1946; McFarlane, 1964; Brakefield, 1984; Heal, 1989).

Em *T. tripunctata* as amostras de *L. roseus* e *L. psilophyllus* possuem frequências muito diferentes de indivíduos mais pigmentados e mais claros, enquanto *L. linearis* possui frequências intermediárias entre estes extremos. Este padrão de similaridade morfológica em função da planta hospedeira repete-se para as medidas do corpo e do acúleo (ver adiante), mas não coincide com as diferenças morfológicas das plantas, pois os capítulos de *L. psilophyllus* são mais similares aos de *L. roseus* do que aos de *L. linearis* (Fig. 26 a). A única característica que distingue os capítulos de *L. roseus* dos de *L. psilophyllus* é o seu tamanho, e assim talvez seja este o fator relacionado à diferenciação morfológica de *T. tripunctata*.

Em *T. incompleta* há uma correlação significativa entre as matrizes de similaridade de pigmentação das amostras obtidas de cada hospedeira (Tab. 40) e a matriz de similaridade morfológica de capítulos das plantas hospedeiras ($r=0,63$; $p=0,046$; Tabs. 41 e 42). As representações em MDS destas duas matrizes (Figs. 26 a,b) mostram que a principal diferença entre elas é que na amostra obtida de *E. schwenkiaefolia* há uma proporção aproximadamente igual de insetos claros e escuros (Fig. 26 b), embora os capítulos desta espécie de hospedeira sejam bem similares aos de *Lepidaploa*, onde predominam os indivíduos claros (Fig. 26 a).

De qualquer forma, a congruência entre estes dois padrões indicam que a pigmentação em *T. incompleta* está relacionada a características dos capítulos de suas hospedeiras.

Sendo a estrutura da planta com a qual estes insetos interagem diretamente, o capítulo deve ser um fator importante na determinação tanto de polimorfismos quanto de polifenismos. Características dos capítulos como o tamanho, número de séries de brácteas e pilosidade dos aquênios devem ter importância microclimática e nutricional. O tamanho e características das brácteas involucrais são utilizado pelas fêmeas para reconhecer as hospedeiras e fases fenológicas apropriadas à oviposição (Zwölfer, 1972, 1982; Berube, 1978 b; Straw, 1989 a, b). A morfologia dos capítulos pode ainda impedir ou dificultar a oviposição de espécies que não possuam certas adaptações morfológicas e comportamentais (Zwölfer, 1982; White & Marquadt, 1989; Straw, 1989 a, b).

Vemos na figura 25 que as diferenças quanto aos caracteres qualitativos em *T. incompleta* pode ser interpretada como um gradiente de pigmentação em função do tamanho médio do capítulo da planta hospedeira. As plantas com menores capítulos (*L. rufo-grisea* e *L. spixiana*) possuem maior proporção de insetos claros, que raramente emergem das plantas com capítulos grandes (*L. linearis*, *L. psilophyllus* e *L. roseus*).

Assim, é possível que a intensidade de pigmentação dos adultos seja uma resposta à quantidade de recurso disponível para as larvas, a exemplo do que parece ocorrer com o tamanho. Neste caso, espera-se que nas populações associadas a cada hospedeira os maiores indivíduos sejam mais pigmentados. A tabela 43 mostra o tamanho médio dos dois morfos de pigmentação de cada caráter nas populações de cada hospedeira. Nas populações coletadas de *L. spixiana* os indivíduos com o padrão alar pigmentado são significativamente maiores que os de padrão claro (Tab. 43). A mesma tendência é observada para a pigmentação do pósnoto na população associada a *E. schwenkiaefolia* (Tab. 43). Entre os espécimes coletados de *L. psilophyllus*, no entanto, o padrão se inverte: os indivíduos com os estados menos pigmentados do anepímero, pósnoto e abdômen são significativamente maiores do que aqueles com os estados mais pigmentados (Tab. 43). Nos demais casos não há diferenças significativas de tamanho em função da pigmentação (Tab. 43).

Não há, portanto, uma relação inequívoca entre pigmentação e tamanho corporal. Isto sugere que a pigmentação não está relacionada com a quantidade de alimento consumido pela larva, embora possa ainda tratar-se de um polifenismo mediado por outros aspectos do hospedeiro (e.g. compostos secundários).

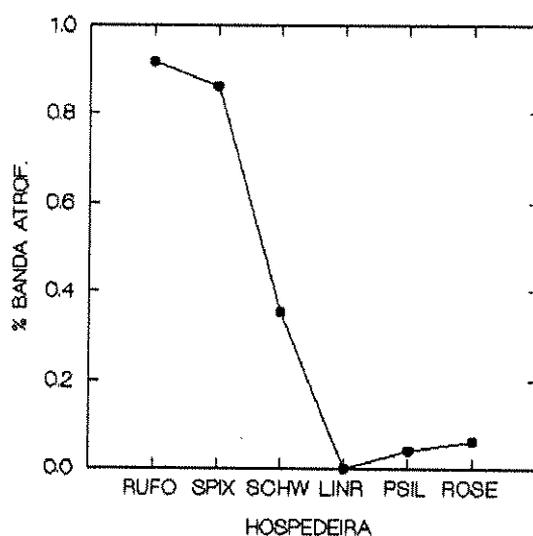


FIGURA 25 - *T. incompleta* : proporção de indivíduos do morfo de asa menos pigmentado (banda pré-basal atrofiada) nas populações coletadas de cada hospedeira. RUFO: indivíduos coletados de *Lepidaploa rufo-grisea*, SPIX: de *L. spixiana*, SCHW: *Echinocoryne schwenkiaefolia*, LINR: *Lessingianthus linearis*, PSIL: *L. psilophyllus* e ROSE: de *L. roseus*. As hospedeiras estão em ordem crescente de tamanho de capítulo.

TABELA 40 - T. incompleta, dissimilaridade* das amostras de cada hospedeira de acordo com os caracteres qualitativos.

	1	2	3	4	5	6
1. <i>E. schwenkiaefolia</i>	0					
2. <i>L. rufo-grisea</i>	0,61	0				
3. <i>L. spixiana</i>	0,60	0,22	0			
4. <i>L. linearis</i>	0,55	1,11	1,14	0		
5. <i>L. psilophyllus</i>	0,39	0,99	0,97	0,28	0	
6. <i>L. roseus</i>	0,51	1,07	1,04	0,38	0,21	0

* Distância euclidiana a partir da proporção nas amostras de indivíduos do estado mais pigmentado de cada caráter.

TABELA 41 - Similaridade* estrutural das plantas hospedeiras segundo características de seus capítulos (Tab. 3).

	1	2	3	4	5	6
1. <i>E. schwenkiaefolia</i>	1					
2. <i>L. rufo-grisea</i>	0,52	1				
3. <i>L. spixiana</i>	0,67	0,47	1			
4. <i>L. linearis</i>	0,43	0,36	0,50	1		
5. <i>L. psilophyllus</i>	0,39	0,35	0,25	0,67	1	
6. <i>L. roseus</i>	0,41	0,37	0,17	0,52	0,69	1

* Coeficiente de Gower para dados mistos.

TABELA 42 - T. incompleta : correlações entre as matrizes de similaridade morfológica dos insetos criados de cada planta hospedeira (caracteres qualitativos, medidas do corpo e medidas do acúleo) e da matriz de similaridade morfológica das respectivas plantas hospedeiras. Os valores em negrito foram maiores do que 95% das correlações entre 500 permutações aleatórias das matrizes originais, e assim podem ser interpretados como significativos a 5%.

	1	2	3	5
1. Hospedeiras (Tab. 41)	1			
2. Qualitativos (Tab. 40)	0,65	1		
3. Med. corpo (Tab. 37)	0,13	0,16	1	
4. Med. acúleo (Tab. 39)	0,80	0,76	0,12	1

TABELA 43 - *T. incompleta* : escores médios no eixo de tamanho dos indivíduos por classe de pigmentação, para as populações coletadas de cada hospedeira. Indicadas as médias \pm desvios padrão* o número de observações (N) e a significância da diferença entre as médias dos dois estados de pigmentação (teste t).

HOSP.	PIGM**	ASA			ANEPÍMERO			PÓSNOTO			ABDÔMEN				
		m \pm s	N	p	m \pm s	N	p	m \pm s	N	p	m \pm s	N	p		
RUFO	C	DADOS			-508 \pm 153	5	0,366	-517 \pm 194	8	0,095	-619 \pm 220			7	0,316
	E	INSUFICIENTES			-637 \pm 258	5		-795 \pm 124	2		-464 \pm 175			3	
SPIX	C	-505 \pm 142	26	0,003	-498 \pm 140	18	0,272	-480 \pm 191	25	0,412	DADOS				
	E	-220 \pm 227	4		-421 \pm 242	12		-403 \pm 174	5		INSUFICIENTES				
LINR	C	DADOS			DADOS			185 \pm 155	3	0,894	236 \pm 164			4	0,243
	E	INSUFICIENTES			INSUFICIENTES			167 \pm 170	4		93 \pm 98			3	
PSIL	C	398 \pm 86	2	0,340	331 \pm 201	15	0,054	334 \pm 186	28	0,001	271 \pm 231			52	0,001
	E	200 \pm 291	59		166 \pm 303	46		57 \pm 318	33		166 \pm 319			9	
ROSE	C	356 \pm 258	2	0,423	447 \pm 179	2	0,918	503 \pm 198	14	0,246	DADOS				
	E	467 \pm 83	28		461 \pm 189	28		423 \pm 171	16		INSUFICIENTES				
SCHW	C	DADOS			-233 \pm 244	16	0,338	-283 \pm 287	26	0,003	-188 \pm 331			32	0,604
	E	INSUFICIENTES			-138 \pm 324	27		-005 \pm 272	17		-131 \pm 246			4	

* Os escores médios e respectivos desvios-padrão foram multiplicados por 100 para facilitar a visualização na tabela

** Classes de pigmentação dos caracteres: Claro (C) ou escuro (E).

1.3.2. MEDIDAS DO CORPO

As diferenças na forma do corpo observadas neste estudo não parecem possuir nenhum significado adaptativo evidente. Suas causas mais prováveis são portanto polifenismos ou isolamento genético.

Apesar da suposição de que as diferenças de forma sejam boas indicadoras de diferenças genéticas, elas muitas vezes refletem variações ambientais. Em algumas espécies de *Drosophila*, por exemplo, as proporções entre as asas e o corpo podem ser alteradas em função da temperatura durante a fase de larva (Robertson, 1987; Starmer & Wolf, 1989; Thomas, 1993). Capítulos de diferentes espécies de hospedeiras certamente possuem características nutricionais e microclimáticas diferentes, estando aptos a causar polifenismos como este.

Em *T. incompleta*, as diferenças de forma de corpo entre indivíduos criados de diferentes hospedeiras não está correlacionada com as diferenças estruturais dos

capítulos ($r=0,13$; $p=0,33$; Tab. 42). Os insetos criados das espécies de Lepidaploa possuem as medidas do corpo mais similares aos de Lessingianthus do que de E. schwenkiaefolia (Fig. 26 c), embora os capítulos destes dois primeiros gêneros sejam bastante diferentes (Fig. 26 a).

Para as duas espécies de Tomoplagia, as discriminantes por hospedeira não explicam percentuais consideráveis da variância das medidas do corpo (40% para T. incompleta e 75% para T. tripunctata), e que são bem maiores do que as parcelas não explicadas pelas medidas dos acúleos (5% e 22%, respectivamente). Isto pode indicar que outros fatores explanatórios relevantes não foram considerados, ou que as medidas do corpo descontadas do tamanho possuem uma maior variabilidade intrínseca.

1.3.3. MEDIDAS DOS ACÚLEOS

O acúleo dos tefritídeos possui uma clara função adaptativa, e suas dimensões estão ajustadas ao substrato de oviposição (Zwölfer, 1987; White & Marquadt, 1989; Straw, 1989 a).

Características do substrato de oviposição são um importante fator seletivo da morfologia dos acúleos. Em algumas espécies de tefritídeos, a incapacidade em explorar certas hospedeiras potenciais parece estar mais relacionada com obstáculos à oviposição oferecidos por características do capítulo (tamanho, forma das brácteas, etc) do que propriamente por fatores químicos (Berube, 1978 a; White & Marquadt, 1989, Straw, 1989 b). Em laboratório, populações de Ceratitis capitata (Tephritidae) mantidas com substratos artificiais de diferentes diâmetros apresentaram diferenças significativas na largura média dos acúleos após três a cinco gerações (Jones et al. 1993).

Outra indicação de um valor adaptativo elevado dos acúleos é a sua pequena variabilidade morfológica intraespecífica em relação à interespecífica. Por esta razão, os acúleos fornecem em geral bons caracteres sistemáticos em tefritídeos (White & Elson-Harris, 1992), inclusive no gênero Tomoplagia (Prado & Lewinsohn, no prelo).

É possível, portanto, que as diferenças morfológicas dos acúleos observadas em T. tripunctata e em T. incompleta sejam pelo menos em parte adaptativas, e decorram da heterogeneidade estrutural de seus respectivos conjuntos de hospedeiras.

Em T. tripunctata há uma clara diferenciação do comprimento do acúleo em função da hospedeira. Os indivíduos criados de L. roseus possuem acúleos mais curtos que os criados de L. psilophyllus, e a sobreposição entre estes dois grupos é mínima (Fig. 11). A razão média entre os comprimentos é de 1,19, comparável às razões entre os quatro biótipos de Tephritis conura descritos por Zwölfer & Römstock-Volkl (1991), que vão de 1,29 a 1,05.

Existem correlações significativas entre o comprimento do acúleo e o tamanho do capítulo da hospedeira em muitas espécies de tefritídeos europeus (Zwölfer, 1982, 1987), o que é interpretado por este autor como adaptações ao substrato de oviposição. Em parte destes casos, todavia, o maior comprimento do acúleo pode ser explicado pelo maior tamanho corporal dos insetos (Kirk, 1991) e portanto não representa necessariamente um ajuste adaptativo à planta hospedeira.

Em T. tripunctata, entretanto, as diferenças são independentes do tamanho, pois embora o comprimento do acúleo aumente com a área da asa, os indivíduos criados de

L. psilophyllus e L. roseus seguem diferentes equações de crescimento isométrico destas medidas.

As diferenças de comprimento do acúleo são ainda diferentes e bem maiores do que as diferenças de tamanhos corporais. A razão entre as áreas médias das asas das amostras de L. psilophyllus e L. roseus é de 0,95 ($143,2 \text{ mm}^2 / 151,5 \text{ mm}^2$). Se os indivíduos destas duas amostras seguissem a mesma equação isométrica de crescimento, a razão média entre os correspondentes comprimentos de acúleo seria de $(0,95)^{1/2} = 0,98$. Assim, se as diferenças de comprimento de acúleo fossem causadas apenas pelas diferenças de tamanho corporal, os acúleos dos indivíduos provenientes de L. psilophyllus seriam em média 2% mais curtos que os dos provenientes de L. roseus, ao invés de serem 19% mais longos.

Isto mostra que as diferenças nos acúleos em T. tripunctata resultam de modificações do padrão de crescimento desta estrutura em relação ao corpo. Estas diferenças certamente não são uma resposta direta ao tamanho dos capítulos, pois eles são bem maiores em L. roseus do que em L. psilophyllus (Tab. 3). Seu significado adaptativo pode estar relacionado com outros aspectos importantes da oviposição, tais como a fase fenológica utilizada ou a região do capítulo em que é introduzido o acúleo (Zwölfer, 1982; Straw, 1989 a,b; Eber et al., 1991).

Em T. incompleta, as análises discriminantes por planta hospedeira explicam uma parcela muito maior da variação das medidas do acúleo do que do corpo (95% contra 65%, Tabs. 36 e 38). As medidas do acúleo possuem portanto um maior poder discriminatório, gerando maiores distâncias de Mahalanobis entre as populações das diferentes plantas hospedeiras (Tabs. 37 e 39).

Isto mostra que, em comparação com as medidas do corpo, as medidas do acúleo possuem uma menor variância dentro de cada hospedeira em relação à variância entre hospedeiras. Em outras palavras, os acúleos possuem uma maior constância morfológica em função da hospedeira.

O padrão de diferenciação morfológica dos acúleos em função da planta hospedeira (Fig. 26 d) é muito congruente com o de similaridade estrutural das plantas (Fig. 26 a). As correspondentes matrizes de distância estão muito correlacionadas ($r=0,80$; $p=0,004$; Tab. 42), mostrando que indivíduos com acúleos similares emergem de espécies de plantas com capítulos similares.

Estes resultados indicam uma estreita associação entre as morfologias do acúleo de T. incompleta e do capítulo da planta hospedeira. As diferenças intraespecíficas decorrentes desta associação são comparáveis às diferenças entre espécies de Chactorellia (Tephritidae) medidas por White & Marquadt (1989). Estes autores utilizaram duas medidas da asa e duas do acúleo em uma discriminante, que gerou distâncias de Mahalanobis equivalentes a muitas das distâncias entre amostras de T. incompleta criadas de diferentes espécies de hospedeiras (Tabs. 44 e 39). Seus resultados mostram, ainda, que a distância média à espécie mais próxima é de 2,75, um valor muito inferior às distâncias médias entre as amostras de T. incompleta obtidas de Lessingianthus e Lepidaploa (4,59), e de Lessingianthus e E. schwenkiaefolia (4,03).

O universo de hospedeiras de T. incompleta parece representar, portanto, um conjunto heterogêneo de forças seletivas bastante intensas. Como discutido anteriormente, estas são condições bastante favoráveis ao surgimento de polimorfismos adaptativos.

TABELA 44 - Distâncias de Mahalanobis* entre espécies de *Chaetorellia* (Tephritidae), no espaço definido por uma discriminante com medidas da asa e acúleo. Nas diagonais estão indicadas as distâncias médias entre coletas da espécie em diferentes épocas e locais.

	1	2	3	4	5
1. <i>C. acrolophi</i>	0,80				
2. <i>C. australis</i>	2,35	1,08			
3. <i>C. conjuncta</i>	4,65	2,86	0,88		
4. <i>C. hestia</i>	6,20	3,85	3,14	0,36	
5. <i>C. jaceae</i>	3,06	5,09	7,69	8,78	1,33

* Calculadas a partir das coordenadas dos centróides em White & Marquadt (1989).

1.3.4. RELAÇÕES ENTRE OS CARACTERES QUALITATIVOS E QUANTITATIVOS

Em *T.incompleta*, os três conjuntos de caracteres indicam uma diferenciação das populações provenientes dos diferentes gêneros de hospedeiras (Figs. 26 b,c,d), embora existam algumas discordâncias importantes.

Os caracteres qualitativos separam os espécimes obtidos das espécies de *Lepidaploa* (*L. rufo-grisea* e *L. spixiana*) dos provenientes das três espécies de *Lessingianthus* (*L. linearis*, *L. psilophyllus* e *L. roseus*). Os indivíduos coletados da única espécie de *Echinocoryne* (*E. schwenkiaefolia*) ocupam a posição intermediária entre estes dois grupos (Fig. 26 b). Também quanto às medidas do acúleo, há uma grande diferenciação dos indivíduos obtidos de *Lessingianthus* e *Lepidaploa* (Fig. 26 d), mas a população de *E. schwenkiaefolia* não apresenta uma morfologia intermediária, sendo mais similar aos indivíduos de *Lepidaploa* (Fig. 26 d).

Apesar destas diferenças, as matrizes de similaridade quanto a estes dois conjuntos de caracteres (Tabs 39 e 40) estão significativamente correlacionadas entre si ($r=0,76$; $p=0,042$; Tab. 42) e com a similaridade estrutural dos capítulos das hospedeiras (Tab. 39, Fig. 26 a). Como é provável que as diferenças de pigmentação sejam neutras e as do acúleo sejam adaptativas, as explicações mais prováveis para esta congruência são: 1) Os atributos das plantas que selecionam a morfologia do acúleo são os mesmos ou estão correlacionados com atributos causadores de polifenismos de pigmentação; 2) ligação genética entre um polimorfismo adaptativo de acúleo e outro neutro de pigmentação; 3) Isolamento de populações que exploram diferentes hospedeiras, levando à divergência dos caracteres neutros e a adaptações a atributos específicos de cada planta.

Para as medidas do corpo, as populações coletadas de *Lepidaploa* são mais similares às de *Lessingianthus* do que à de *E. schwenkiaefolia* (Fig. 26 c). Este padrão

não é significativamente congruente com os gerados pelos outros dois conjuntos de caracteres ou com a similaridade morfológica das plantas (Tab. 42). Comparando as matrizes de distância de Mahalanobis para as medidas do corpo e do acúleo (Tabs. 37 e 39), vemos que a principal diferença entre elas é a diferenciação das amostras de Lessingianthus. Os indivíduos criados destas plantas são similares aos de Lepidaploa quanto às medidas do corpo, mas muito diferentes quanto à morfologia do acúleo (Tabs. 37 e 39). As distâncias entre as amostras de L. spixiana, L. rufo-grisea e E. schwenkiaefolia são aproximadamente as mesmas para os dois conjuntos de caracteres (Tabs. 37 e 39).

Assim, as diferenças de pigmentação e de morfologia do acúleo em T. incompleta devem possuir causas comuns ou correlacionadas, que estão ligadas à morfologia dos capítulos das plantas hospedeiras. As diferenças de forma do corpo, ao contrário, devem possuir causas diferentes, e que não estão ligados aos caracteres dos capítulos analisados neste estudo.

Outra questão de interesse em T. incompleta é se existe alguma correspondência entre os seus padrões de diferenciação morfológica e as relações filogenéticas entre as suas hospedeiras. O gênero Echinocoryne parece ser derivado de Lepidaploa, e certamente é mais relacionado a este do que a Lessingianthus (Robinson, 1987a,b). Caso as diferenças entre as populações de T. incompleta seguissem a filogenia de suas hospedeiras, o padrão esperado seria a separação das populações associadas a E. schwenkiaefolia das provenientes de Lessingianthus. Os espécimes obtidos de Lepidaploa deveriam ocupar uma posição intermediária entre estes extremos, estando provavelmente mais próximos da população associada a Echinocoryne.

Este arranjo teórico não corresponde exatamente a nenhum dos padrões de diferenciação obtidos, embora as amostras de Lessingianthus e Lepidaploa estejam sempre bem separadas. Para as medidas do corpo e de pigmentação a população associada a E. schwenkiaefolia é diferenciada mas está mais próxima das populações provenientes de Lessingianthus (Figs. 26 b,c). Logo, estas diferenças morfológicas podem ser adaptações ou polifenismos ligados a caracteres ancestrais e paralelismos comuns a E. schwenkiaefolia e às espécies de Lessingianthus analisadas.

Para as medidas do acúleo, a população de E. schwenkiaefolia é mais similar às de Lepidaploa, mas as amostras de Lessingianthus estão igualmente distante das duas (Figs. 26 d). Este é todavia o padrão mais congruente com a filogenia das hospedeiras, e é significativo que isto ocorra com o conjunto de caracteres que devem guardar uma forte relação funcional com as plantas. Assim, é possível que durante a sua diversificação evolutiva as hospedeiras tenham desenvolvido características com potencial para limitar o ataque por tefritídeos, embora estas características não tenham necessariamente evoluído em resposta ao ataque.

Em resumo, os três conjuntos de caracteres mostraram diferenças entre as populações T. incompleta associadas aos diferentes gêneros de hospedeiras. Estes resultados sugerem que os gêneros de plantas exploradas por T. incompleta representam recursos bem diferenciados, e que esta heterogeneidade do universo de hospedeiras é uma importante causa de diferenciação morfológica na espécie. Esta diferenciação parece estar parcialmente relacionada com a filogenia das espécies hospedeiras e com aspectos estruturais de seus capítulos, embora não seja possível separar completamente estes dois fatores.

Os três conjuntos de caracteres estudados mostraram padrões de diferenciação em função da hospedeira parcialmente divergentes. Isto é esperado, pois é provável que os caracteres tenham diferentes herdabilidades, valores adaptativos e amplitudes de norma de reação. Estas razões e o fato de que os organismos sofrem diversas pressões seletivas diferentes fazem com que o genótipo não evolua em uníssono ou em uma única direção (Lewontin, 1974).

Neste sentido é notável a congruência dos padrões de diferenciação dos caracteres de pigmentação, medidas do corpo e medidas do acúleo verificada em *T. tripunctata*. Nos três casos há uma separação morfológica entre os indivíduos obtidos de *L. psilophyllus* e *L. roseus*, com a população associada a *L. linearis* ocupando uma posição intermediária (Figs. 2 a 6, 9 e 11). O isolamento genético parece ser a explicação mais razoável para uma divergência congruente quanto a caracteres tão diferentes.

Os espécimes de *T. tripunctata* estudados parecem portanto pertencer a duas variedades: uma escura, de fronte mais larga, asas mais longas e estreitas e acúleos proporcionalmente mais curtos, que predomina em *L. roseus*; e outra mais clara, de fronte estreita, asas curtas e acúleos mais longos, associada a *L. psilophyllus*. Em *L. linearis* elas parecem ocorrer em igual freqüência. Embora muito provavelmente estes morfos resultem de diferenciação genética, o grau de isolamento entre eles é uma questão em aberto.

Os experimentos de cruzamento mostraram que machos dos dois morfos são capazes de copular e transferir esperma para fêmeas dos morfos opostos, o que diminui a probabilidade de que os "morfos" sejam na realidade espécies crípticas. A teoria do reforço ("reinforcement") prevê que espécies aparentadas em simpatria devem possuir mecanismos fortes de isolamento reprodutivo pré-zigótico (Futuyma, 1986; Maynard-Smith, 1989). Comparando 118 pares de espécies de *Drosophila*, Coyne & Orr (1988) verificaram que em simpatria o isolamento pré-zigótico entre espécies com grande similaridade genética é intenso e evolui mais rapidamente que o pós-zigótico.

O isolamento pré-copulatório em tefritídeos deve ser importante, pois a cópula é em geral demorada e deixa o casal muito vulnerável (e.g. Goeden, 1987; Headrick & Goeden, 1990; Goeden & Headrick, 1991; esta tese). De fato, em muitas espécies há uma corte elaborada, que pode envolver a formação de "leks" e a liberação de ferormônios (e.g. Tauber & Toschi, 1965; Zwölfer, 1972; Berube, 1978 b, Prokopy, 1980; Jenkins, 1990; Headrick & Goeden, 1990, Goeden & Headrick, 1991).

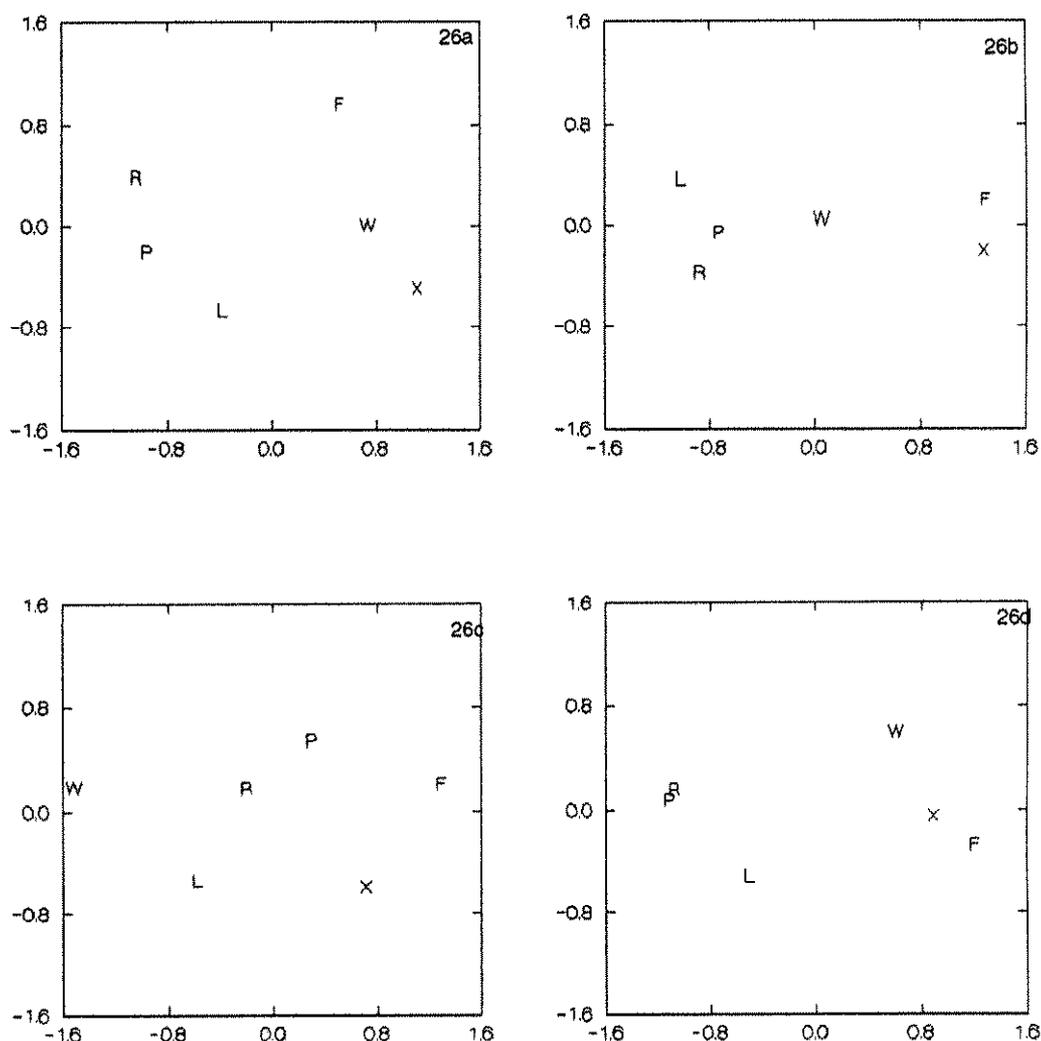


FIGURA 26 - *T. incompleta*. Representações em MDS das matrizes de similaridade morfológica das plantas hospedeiras e dos insetos criados delas. A distância entre os pontos nos gráficos é proporcional à sua dissimilaridade. **A** - Similaridade das hospedeiras, a partir da morfologia dos capítulos (Tab. 41) fidelidade da representação: $r=0,96$; **B** - Similaridade das amostras de *T. incompleta* de cada hospedeira segundo os caracteres qualitativos, $r=0,99$ (Tab. 40); **C** - Similaridade das amostras segundo as medidas do corpo, $r=0,98$ (Tab. 37); **D** - Similaridade das amostras segundo as medidas do acúleo, $r=0,99$ (Tab. 39). F: *Lepidaploa rufo-grisea*, X: *L. spixiana*, W: *Echinocoryne schwenkiaefolia*, L: *Lessingianthus linearis*, P: *L. psilophyllus* e R: *L. roseus*.

Por outro lado, o experimento de cruzamento foi feito em condições muito artificiais e não prova que o isolamento pré-copulatório não ocorra na natureza. Muitas espécies podem ser cruzadas em condições artificiais e mesmo produzir híbridos parcialmente férteis, como no caso clássico das espécies crípticas *Drosophila pseudoobscura* e *D. persimilis* (Lewontin, 1974). Em tefritídeos, já foram obtidas em laboratório cópulas interespecíficas para os gêneros *Urophora* e *Chaetorellia* (Zwölfer, 1974, apud Zwölfer & Römstok-Völkl, 1991).

2. DIFERENÇAS MORFOLÓGICAS ENTRE INDIVÍDUOS COLETADOS EM DIFERENTES LOCAIS E DATAS

Em *T. incompleta*, a ANOVA indicou diferenças de tamanho entre épocas e pontos de coleta, mas um exame mais cuidadoso mostrou que parte destas diferenças decorrem do desbalanceamento amostral.

Na análise geral os indivíduos coletados na estação chuvosa parecem ser maiores. Esta tendência parece estar relacionada ao fato de que *L. roseus* floresce na estação chuvosa, ao contrário das demais hospedeiras. Dos 30 insetos obtidos desta planta, 29 foram coletados no período chuvoso de 1989, somando 62% do total dos espécimes coletados nesta época (Tab. 5). Como os indivíduos que emergem de *L. roseus* são consideravelmente maiores (Fig. 16), a variação temporal do tamanho dos insetos é na verdade um reflexo da variação sazonal na disponibilidade de hospedeiras com diferentes tamanhos de capítulos.

Quando este efeito é eliminado, através das análises de sub-amostras de cada hospedeira e local, não há indicações de um maior tamanho dos indivíduos na estação chuvosa. Ao contrário, em alguns casos parece ocorrer a tendência inversa, ou seja, um menor tamanho dos espécimes coletados nesta época (Tab. 30).

As diferenças entre locais indicam um maior tamanho dos insetos nos pontos mais altos. A exemplo do efeito da data de coleta, estas diferenças também poderiam ser uma decorrência indireta da maior abundância de hospedeiras de capítulos grandes nas áreas mais altas. De fato, as duas espécies com os menores capítulos (*L. spixiana* e *L. rufo-grisea*) ocorrem nas áreas mais baixas, e todos os indivíduos obtidos destas plantas provêm das áreas 1 e 2 (Tab. 5). Por outro lado, *E. schwenkiaefolia*, que possui o terceiro menor capítulo, é comum tanto nas áreas altas quanto nas baixas, sendo que 35% dos indivíduos obtidos na área média e 20% dos obtidos na área alta provêm desta espécie de hospedeira (Tab. 5). Note-se ainda que 26 dos 30 indivíduos que emergiram de *L. roseus* (a espécie de maiores capítulos) foram obtidos de plantas coletadas na área baixa (Tab. 5).

O maior tamanho dos indivíduos de *T. incompleta* nas áreas mais altas parece portanto ser independente da distribuição espacial de hospedeiras com diferentes tamanhos de capítulos. De fato, esta tendência permanece mesmo quando sub-amostras de cada hospedeira e data são analisadas separadamente (Tab. 31).

A temperatura durante o desenvolvimento pode influenciar o tamanho dos adultos. Em geral, larvas mantidas em temperaturas mais baixas geram adultos maiores (Brues, 1946), o que foi provado experimentalmente para várias espécies de *Drosophila* (Sokoloff, 1966; Robertson, 1987; Starmer & Wolf, 1989). Esta poderia ser a causa do maior tamanho dos indivíduos de *T. incompleta* provenientes das áreas mais altas. Neste caso, seria esperado um menor tamanho dos indivíduos coletados na estação quente (chuvosa), o que parece ocorrer pelo menos em alguns casos.

Em *T. tripunctata* as diferenças de forma entre locais de coleta sugerem um gradiente altitudinal das razões tórax/asa e cabeça/asa (Tab. 15 e 16, Fig. 10). Também neste caso uma das possíveis causas são as diferenças climáticas entre áreas, pois a temperatura durante a fase larval também é capaz de influenciar as proporções entre partes do corpo, como já foi mencionado anteriormente.

3. DIFERENÇAS DAS RAZÕES SEXUAIS ENTRE AS AMOSTRAS DE DIFERENTES HOSPEDEIRAS

Em *T. tripunctata* as razões sexuais da amostra de *Lessingianthus linearis* parecem ser diferentes das de *L. psilophyllus* e *L. roseus*. Estes resultados devem ser considerados com reservas, já que nas tabelas de contingência há muitas células com contagens esperadas inferiores a 5. Nestes casos, os testes de verossimilhança tendem a rejeitar a hipótese nula com uma probabilidade superior ao nível de significância estabelecido (Zar, 1984). Como a significância das interações entre sexo e hospedeira estão entre 14 a 4% (Tabs. 7 a 11), as diferenças das razões sexuais em *T. tripunctata* carecem de uma confirmação mais segura.

Caso estas diferenças sejam reais, uma possível causa poderia ser a mortalidade dependente do sexo em algumas plantas. Outra hipótese é a de que as fêmeas seriam capazes de controlar a razão sexual de suas oviposições, otimizando-as em função de alguma característica das hospedeiras.

As diferenças das razões sexuais das amostras de *T. incompleta* de diferentes hospedeiras são notáveis, principalmente se considerado que elas não ocorrem nesta magnitude em nenhuma outra espécie de *Tomoplagia* coletada em grande número na área (observação pessoal).

Em *T. incompleta* as fêmeas emergem predominantemente das plantas com os maiores capítulos (*L. roseus*, *L. psilophyllus* e *L. linearis*). Estas diferenças também poderiam ser explicadas pelas duas hipóteses levantadas para *T. tripunctata*, ou seja, oviposição ou mortalidade diferencial.

O primeiro caso poderia refletir uma estratégia das mães para maximizar a fecundidade de suas filhas. Naturalmente, esta hipótese presume que o sucesso reprodutivo das fêmeas seja muito mais afetado por um aumento de tamanho do que o dos machos.

A segunda hipótese seria possível, por exemplo, se as fêmeas, por possuírem um maior tamanho, não conseguissem completar o desenvolvimento em capítulos pequenos. Neste caso, a mortalidade diferencial em função da hospedeira decorrente seria uma forte pressão seletiva para o desenvolvimento de mecanismos de seleção como o previsto pela primeira hipótese.

Uma terceira possibilidade, que considero a mais provável, é que os machos ocorrem em dois morfos, um dos quais foi descrito como outra espécie, *T. aberrans*. Esta espécie, descrita a partir de um macho coletado em Uberaba (Aczél, 1954) possui a terminália muito diversa das demais espécies do gênero, mas indistinguível da de *T. incompleta*. Na Serra do Cipó foram obtidos apenas machos de *T. aberrans* de um total de 108 indivíduos, coletados justamente das espécies de plantas onde predominam fêmeas de *T. incompleta* (Tab. 1). Se combinados, o total de machos de *T. aberrans* e de fêmeas de *T. incompleta* coletados na Serra do Cipó fornecem uma razão sexual de 1,12, estatisticamente igual a 1,0 (Qui-quadrado = 0,87; $p = 0,35$). Por fim, já foi observado um evento de cópula entre as duas espécies em cativeiro (V.N. Solferini, com. pess.).

Se T. aberrans é de fato um morfo de T. incompleta, a sua ocorrência apenas em algumas das hospedeiras desta última (Tab. 1) seria mais um indicativo do isolamento genético de T. incompleta em função das plantas hospedeiras; ou mesmo da existência de espécies crípticas, uma das quais com dimorfismo sexual.

RESUMO

- Este tese investigou a existência de diferenciação morfológica em função da planta hospedeira em Tomoplagia incompleta e T. tripunctata (Diptera: Tephritidae), cujas larvas são endófagas de inflorescências de compostas (Asteraceae) da tribo Vernonieae. Foram utilizados espécimes emergidos de capítulos de seis espécies de três gêneros de plantas para T. incompleta e de três espécies de um gênero para T. tripunctata. As inflorescências foram coletados na Serra do Cipó (Santana do Riacho, MG).
- Três conjuntos de caracteres morfológicos foram analisados em cada espécie: padrões de pigmentação corporal, medidas do corpo (tórax, asa e cabeça) e medidas do acúleo ("ovipositor"). As medidas foram decompostas em tamanho e forma. Para as medidas do corpo, o tamanho foi definido como o primeiro eixo do PCA da matriz de suas covariâncias. Para as medidas do acúleo, o logaritmo área da asa foi utilizada como variável de tamanho.
- Nas duas espécies estudadas, as proporções de indivíduos muito pigmentados e pouco pigmentados são significativamente diferentes entre as populações provenientes de diferentes espécies de hospedeiras.
- Em T. incompleta, as razões sexuais são diferentes em cada espécie hospedeira, sendo que em duas espécies de plantas não se obteve nenhum macho em mais de uma centena de indivíduos coletados. A causa mais provável deste resultado é a existência de dois morfos masculinos, um dos quais está descrito como outra espécie, T. aberrans.
- As razões sexuais de T. tripunctata em cada espécie hospedeira parecem ser diferentes, embora em grau muito menos acentuado que em T. incompleta. Estas diferenças carecem de confirmação mais rigorosa, pois sua significância estatística está bem próxima do valor crítico.
- O tamanho corporal médio de indivíduos obtidos de diferentes hospedeiras é diferente e está correlacionado com a biomassa média do capítulo de cada espécie de planta. Isto sugere uma relação direta entre tamanho do adulto e quantidade de alimento consumido na fase larvária.
- Também foram testadas diferenças de tamanho entre sexos em T. tripunctata, o que mostrou que as fêmeas desta espécie são maiores que os machos. Não há diferenças de tamanho entre os indivíduos desta espécie devido à data ou local de coleta.
- Em T. incompleta há diferenças significativas de tamanho entre datas e locais de coleta. Os indivíduos coletados das área mais altas da Serra (ca. 1300 m) possuem tamanhos médios significativamente maiores. Insetos coletados na estação chuvosa possuem tamanhos médios maiores que os coletados na estação seca, o que parece ser um

reflexo da variação sazonal de espécies hospedeiras com diferentes tamanhos de capítulo. Quando analisados separadamente, os espécimes obtidos de algumas hospedeiras mostram a tendência inversa, i.e., são significativamente menores na estação chuvosa.

- Nas duas espécies, as medidas do corpo e do acúleo, descontadas do tamanho corporal, diferem significativamente entre indivíduos provenientes de diferentes espécies de plantas. Estes resultados são interpretados como diferenciação de forma em função da hospedeira.
- Para T. tripunctata há ainda diferenças significativas de forma entre pontos de coleta, indicando que indivíduos coletados nas áreas mais altas possuem asas proporcionalmente maiores.
- Em T. tripunctata a pigmentação, a forma do corpo e a forma do acúleo seguem o mesmo padrão de divergência em função da hospedeira, o que sugere uma causa comum, possivelmente genética.
- Em T. incompleta, os três conjuntos de caracteres discriminam as populações associadas aos diferentes gêneros de hospedeiras, mas os padrões de diferenciação não são totalmente congruentes. Testes de Mantel indicaram correlações significativas entre as matrizes de similaridade das populações quanto aos caracteres de pigmentação e das medidas dos acúleos, e destas com a matriz de similaridade morfológica das plantas hospedeiras. Para nenhum dos três conjuntos de caracteres o padrão de similaridade morfológica dos insetos coincide exatamente com a filogenia proposta para os gêneros de suas plantas hospedeiras.

SUMMARY

- This thesis investigated the morphological differences between individuals associated with different hosts plants in Tomoplagia incompleta and T. tripunctata. The larvae of these tephritid flies develop in the flower heads of plants of the Asteraceae tribe Vernoniae. Adults of T. incompleta were reared from six species of three genera of host plants, and those of T. tripunctata from three species of one genus. Flower heads were collected in the Serra do Cipó, Santana do Riacho County, Minas Gerais.
- Three distinct character sets were used, namely, body pigmentation, body measures and aculeus ("ovipositor") measures. Morphometric characters were partitioned into size and shape components. The first axis of a covariance PCA was the size variable for the body measures set. In the aculeus measures set, the logarithm of wing area was used an indicator of body size.
- In both species there was a significant difference in the frequency of darker and lighter individuals in each plant species.
- Samples of T. incompleta from different host plants showed quite different sex ratios, and not a male was obtained from two plant species, in more than one hundred individuals reared. This is probably caused by the occurrence of two male morphs, one of them being described as a distinct species, T. aberrans.
- Smaller sex ratio differences between host plants seem to occur in T. tripunctata, but these results are in need of further confirmation, because their statistical significance is very near the critical level.
- Mean body sizes of individuals reared from different plants are different and correlated with mean host flowerhead biomass. This result suggests a relationship between adult size and the amount of food available during larval stage.
- Size differences between sexes were tested in T. tripunctata, showing that females are larger than males. There is no size differences between sample sites or seasons in this species.
- In T. incompleta there were significant size differences between sample sites and seasons. Body size is greater in insects from the higher areas (1300 m) and in the wet season. The temporal difference probably results from the seasonal availability of host plant species with flower heads of different sizes. By analysing the samples of each host independently, the reverse seasonal trend was shown in some of them, that is, the body size was smaller in the wet season and larger in the dry season.
- In both species there are significant host-related differences in the size-free measures of body and aculeus. These findings were interpreted as host-related shape differences.
- In T. tripunctata there are also shape differences between sample sites. Individuals from higher areas have larger wings relative to body size.

- In T. tripunctata the host-related differences for body pigmentation, body morphometrics and aculeus morphometrics follow the same pattern. Such a congruence suggests a common cause, probably with a genetic base.
- The samples of T. incompleta reared from each host genus were well discriminated by the three character sets, but the host-related differentiation patterns were not the same. A Mantel test showed a significant congruence between the host-related similarity matrices for body pigmentation and aculeus measures. Moreover, they were also congruent with a flowerhead morphological similarity matrix of host plants species. None of the host-related differentiation patterns matches exactly with the proposed phylogeny of host genera.

LITERATURA CITADA

- ÁCZEL, M. 1954. Generos y especies de la tribus Trypetini: 4. El genero Rhagoletrypeta y nuevas especies de Tomoplagia y de Zonosemata (Diptera, Tephritidae). **Dusenía**, 5: 132-165.
- ÁCZEL, M. 1955. The comparative morphology of the Tomoplagia Coquillet species (Diptera, Tephritidae). **Dusenía**, 6: 139-170.
- ÁCZEL, M.L. 1955. Fruit Flies of the Genus Tomoplagia Coquillet (Diptera: Tephritidae). **U.S.Natl.Mus.Proc.**, 104: 321-411. (ilustr.)
- ARTHUR, W. 1984. **Mechanisms of morphological evolution**. Chichester, Wiley.
- ATCHELEY, W.R. & HESLEIGH, D.A. 1974. The congruence of morphometric shape in relation to genetic divergence in four races of morabine grasshoppers (Orthoptera: Eumastacidae). **Evolution**, 28: 416-427.
- BAUMANN, T. & BRANDL, R. 1993. Evolution of host relationships in the Genus *Isocolus* Forst. (Hymenoptera: Cynipidae) on *Centaurea* (Asteraceae). **Biochem. Syst. Ecol.**, 21: 341-349.
- BERNSTEIN, I.H.; TENG, G.K. & GRABIN, C.P. 1988. **Applied multivariate analysis**. New York, Spriger-Verlag.
- BERUBE, D.E. 1978a. The basis of host plant specificity in *Tephritis dilacerata* and *T. formosa* (Dipt.:Tephritidae). **Entomophaga**, 23: 331-338.
- BERUBE, D.E. 1978b. Larval descriptions and biology of *Tephritis dilacerata* (Dip.: Tephritidae), a candidate for the biocontrol of *Sonchus arvensis* in Canada. **Entomophaga**, 23: 69-82.
- BOOKSTEIN, F.L. 1989. "Size and shape": a comment on semantics. **Syst. Zool.**, 38: 173-180.
- BOOKSTEIN, F.L.; CHERNOFF, B.; ELDER, R.; HUMPRIES, J.; SMITH, G. & STRAUSS, R. 1985. **Morphometrics in evolutionary biology, the geometry of size and shape change, with examples from fishes**. Philadelphia, Acad. Nat. Sci. (Special publication #15).
- BRITO DA CUNHA, A. & DOBZHANSKY, T. 1954. A further study of chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni* and its relation to the environment. **Evolution**, 8: 119-134.
- BRUES, C.T. 1946. **Insect Dietary**. Cambridge, Harvard Univ. Press.

- BURNABY, T.P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. **Biometrics**, **22**: 96-110.
- BUSH, G.L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae). **Evolution**, **23**: 237-251.
- BUSH, G.L. 1975. Sympatric Speciation in Phytophagous Parasitic Insects. In: PRICE, P. W., ed. **Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites**. New York, Plenum Press. pp.339-364.
- BUSH, G.L. & DIEHL, S.R. 1982. Hosts shifts, genetic models of sympatric speciation and the origin of parasitic insects species. In: VISSER, J. H. & MINKS, A. K., eds. **Insects and Hosts Plants**. Wageningen, Pudoc. pp.297-305.
- CHATFIELD, C. & COLLINS, A.J. 1986. **Introduction to multivariate analysis**. London, Chapman & Hall., 246 pp.
- COYNE, J.A. & ORR, H.A. 1988. Patterns of speciation in *Drosophila*. **Evolution**,
- DALY, H.V. 1985. Insect morphometrics. **Ann. Rev. Entomol.**, **30**: 415-438.
- DETHIER, V.G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. **Evolution**, **8**: 33-54.
- DIEHL, S. & BUSH, G.L. 1989. The role of habitat preference in adaptation and speciation. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A., eds. **Speciation and its Consequences**. Sunderland, Sinauer Ass. pp.345-365.
- DIEHL, S. & BUSH, G.L. 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. **Ann. Rev. Entomol.**, **29**: 471-504.
- DILLON, W.R. & GOLDSTEIN, M. 1984. **Multivariate analysis. Methods and applications**. New York, John Wiley & Sons.
- DOBZHANSKY, T. 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. **Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.**, **20**: 1-15.
- DOBZHANSKY, T. & PAVLOVSKY, O. 1971. An experimentally created incipient species of *Drosophila*. **Nature**, **23**: 286-292.
- DOWNES, B.J. 1990. Host-induced morphology in mites: implications for host-parasite coevolution. **Syst. Zool.**, **39**: 162-168.
- EBER, S.; STURM, P. & BRANDL, R. 1991. Genetic and morphological variation among biotypes of *Tephritis bardanae*. **Biochem. Syst. Ecol.**, **19**: 549-557.
- EVERITT, B.S. 1977. **The analysis of contingency tables**. London, Chapman & Hall.
- FALCONER, D.S. 1981. **Introduction to Quantitative Genetics**. 2 Ed. London, Longman.

- FARRELL, B.D.; MITTER, C. & FUTUYMA, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. **Bioscience**, **42**: 34-42.
- FIENBERG, S.E. 1978. **The analysis of cross-classified categorical data**. Massachusetts, MIT Press.
- FISHER, R.A. 1930. **The Genetical Theory of Natural Selection**. Oxford, Clarendon Press.
- FOOTE, R.H. 1980. **Technical Bulletin, 1600: Fruit Fly Genera South of the United States**. Washington, U.S.Government., 79 pp.
- FUTUYMA, D.J. 1983. Selective factors in the evolution of host choice by insects. In: AHMAD, S., ed. **Herbivorous Insects: Host-Seeking Behaviour and Mechanisms**. New York, Academic Press. pp.227-244.
- FUTUYMA, D.J. 1986. **Evolutionary Biology**. 2 Ed. Sunderland, Sinauer Associates Inc., 600 pp.
- FUTUYMA, D.J. 1989. Macroevoolutionary consequences of speciation: inferences from phytophagous insects. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A., eds. **Speciation and its Consequences**. Sunderland, Sinauer Ass. pp.557-578.
- FUTUYMA, D.J. & MAYER, G.C. 1980. Non-allopatric speciation in animals. **Syst. Zool.**, **29**: 223-229.
- FUTUYMA, D.J. & PETERSON, S.C. 1985. Genetic variation in the use of resources by insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **30**: 217-238.
- GOEDEN, R.D. 1987. Life history of *Trupanea conjuncta* (Adams) on *Trixus californica* Kellog in southern California (Dipt.:Tephritidae). **Pan-Pacific Entomol.**, **63**: 284-291.
- GOEDEN, R.D. & HEADRICK, D.H. 1991. Notes on the biology, hosts and immature stages of *Tomoplagia cressoni* Áczel in southern California (Diptera: Tephritidae). **Proc.Entomol.Soc.Wash.**, **93**: 549-558.
- GOULD, S. 1971. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. **Am. Nat.**, **105**: 113-136.
- GUPTA, A.P. & LEWONTIN, R.C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. **Evolution**, **36**: 934-948.
- HEADRICK, D. & GOEDEN, R.D. 1990. Life history of *Paracantha gentilis* Hering (Diptera: Tephritidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, **83**: 776-785.
- HEAL, J.R. 1989. Variation and seasonal changes in hoverflies species: interactions between temperature, age and genotype. **Biol. J. Linn. Soc.**, **36**: 251-269.
- HENDEL, F. 1914. Die bohrfliegen Südamerikas. **Abhandl. Ber. zool.-anthrop.-ethnog. Mus. Dresden**, **14**: 1-84.

- HOAGLIN, D.C.; MOSTELLER, F. & TUKEY, J.W. 1983. **Understanding robust and exploratory data analysis**. New York, John Wiley & Sons., 447 pp.
- HUBBY, J.L. & THROCKMORTON, L.H. 1968. Protein differences in *Drosophila*, IV. A study of sibling species. **Am. Nat.**, **102**: 193-205.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. **Am. Nat.**, **93**: 145-159.
- HUXLEY, J.S. 1972. **Problems of Relative Growth**. 2 Ed. New York, Dover. (1st ed. London, Methuen, 1932)
- JENKINS, J. 1990. Mating behaviour of *Aciurina mexicana* (Áczel) (Diptera:Tephritidae). **Proc.Entomol.Soc.Wash.**, **92**: 66-75.
- JOLICOEUR, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. **Biometrics**, **19**: 497-499.
- JONES, S.R.; ZAPATER, M.C. & KIM, K.C. 1993. Morphological adaptation to different artificial oviposition substrates in the aculeus of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, **86**: 153-157.
- KIMURA, M. 1982. The neutral theory as a basis for understanding the mechanism of evolution and variation at the molecular level. In: KIMURA, M., ed. **Molecular Evolution, Protein Polymorphism and the Neutral Theory**. Tokyo and Berlin. Japan Scientific Societies Press and Springer Verlag. pp.3-56.
- KIMURA, M. 1983. **The Neutral Theory of Molecular Evolution**. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- KIRK, W.D.J. 1991. The size relationship between insects and their hosts. **Ecol. Ent.**, **16**: 351-359.
- KNEIDEL, K.A. 1985. Patchiness, aggregation and the coexistence of competitors for ephemeral resources. **Ecol. Ent.**, **10**: 441-448.
- KNIGHT, H.H. 1924. The nature of the color patterns in Heteroptera with data on the effect produced by temperature and humidity. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, **27**: 258-274.
- KONDRASHOV, A.S. & MINA, M.V. 1986. Sympatric speciation: When is it possible ? **Biol. J. Linn. Soc.**, **27**: 201-223.
- KRUSKAL, J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. **Psychometrika**, **29**: 1-27.
- LARSON, A. 1989. The relationship between speciation and morphological evolution. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A., eds. **Speciation and its Consequences**. Sunderland, Sinauer Ass. pp.579-598.

- LEVENE, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am. Nat.*, **83**: 331-333.
- LEVINS, R. 1968. **Evolution in Changing Environments**. Princeton, Princeton Univ. Press., 120 pp.
- LEVINS, R. & MacARTHUR, R. 1966. The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: variations on a theme by Howard Levene. *Am. Nat.*, **100**: 585-589.
- LEWINSOHN, T.M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. **Tese de Doutorado**. UNICAMP, Campinas.
- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in Flower Heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a tropical Case Study on Species Richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience. cap.23, pp.525-560.
- LEWONTIN, R.C. 1974. **The Genetics Basis of Evolutionary Change**. New York, Columbia Univ. Press.
- MacARTHUR, R.H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, **101**: 377-385.
- MACKAY, T. 1980. Genetic variance, fitness, and homeostasis in varying environments: an experimental check to the theory. *Evolution*, **34**: 1219-1222.
- MACKAY, T. 1981. Genetic variation in varying environments. *Genet. Res.*, **37**: 79-94.
- MANLY, B.F.J. 1986. **Multivariate statistical methods: a primer**. London, Chapman & Hall.
- MANN, W. & BRANDL, R. 1992. Patterns of divergence within the genus *Urophora* inferred from mtDNA restriction fragments. *Biochem. Syst. Ecol.*, **20**: 597-603.
- MANTEL, N.A. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, **27**: 209-220
- MARDIA, K.V.; KENT, J.T. & BIBBY, J.M. 1992. **Multivariate Analysis**. London, Academic Press Ltd., 518 pp.
- MAYNARD SMITH, J. 1966. Sympatric speciation. *Am. Nat.*, **100**: 637-650.
- MAYNARD-SMITH, J. 1970. Genetic polymorphism in a varied environment. *Am. Nat.*, **104**: 487-490.
- MAYNARD SMITH, J. 1989. **Evolutionary Genetics**. Oxford, Oxford Univ. Press., 325 pp.

- MAYR, E. 1963. **Animal Species and Evolution**. Cambridge, Belknap Press of Harvard Univ. Press.
- MAYR, E. 1970. **Populations, Species and Evolution**. Cambridge, Belknap Press.
- MAYR, E. 1976. Sympatric Speciation. In: MAYR, E., ed. **Evolution and the Diversity of Life, Selected Essays**. Cambridge, Belknap Press. pp.144-175.
- McFARLANE, J.E. 1964. Factors affecting growth and wing polymorphism in *Grylodes sigillatus* (Walk.): dietary protein level and a possible effect of photoperiod. **Can. J. Zool.**, **42**: 767-771.
- MITTER, C. & FUTUYMA, D.J. 1979. Population genetic consequences of feeding habits in some forest Lepidoptera. **Genetics**, **92**: 1005-1021.
- MOSIMANN, J.E. & JAMES, F.C. 1979. New statistical method for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. **Evolution**, **33**: 444-459.
- MOSIMANN, J.E. & MALLEY, J.D. 1979. Size and shape variables. In: ORLOCI, L.; RAO, C. R. & STILELER, W. M., eds. **Multivariate Methods in Ecological Work**. Fairland, International Co-operative Publishing House. pp.175-189.
- NORRBON, A.L. & KIM, K.C. 1988. Revision of the *schausi* group of *Anastrepha* Schiner (Diptera: Tephritidae), with a discussion on the terminology of the female terminalia in the Tephritoidea. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, **81**: 164-173.
- PATERNIANI, E. 1969. Selection for reproductive isolation between two populations of maize, *Zea mays* L. **Evolution**, **23**: 534-547.
- PATTERSON, H.E.H. 1981. The continuous search for the unknown and unknowable: a critique of contemporary ideas on speciation. **S. Afr. J. Sci.**, **77**: 113-119.
- PETERS, R.H. 1983. **The Ecological Implications of Body Size**. New York, Cambridge Univ. Press.
- PIMENTEL, D.; SMITH, G.J.G. & SOANS, J. 1967. A population model of sympatric speciation. **Am. Nat.**, **101**: 493-504.
- PIMM, S.L. 1978. Sympatric speciation: a simulation model. **Biol. J. Linn. Soc.**, **11**: 131-139.
- POWELL, J.R. 1971. Genetic polymorphism in varied environments. **Science**, **174**: 1035-1036.
- POWELL, J.R. & WISTRAND, H. 1978. The effects of heterogeneous environments and a competitor on genetic variation in *Drosophila*. **Am. Nat.**, **112**: 935-947
- PRADO, P.I.K.L. & LEWINSOHN, T.M. no prelo. Genus *Tomoplaga* (Diptera: Tephritidae) in the Serra do Cipó, MG, Brazil: host ranges and notes of taxonomic interest. **Revta. bras. Ent.**

- PRICE, P.W. 1980. **Evolutionary biology of parasites**. Princeton, Princeton Univ. Press.
- PROKOPY, R.J. 1980. Mating behavior of frugivorous Tephritidae in nature. **Proc. Symp. on Fruit Fly Problems, XVI Int. Congr. Entomol.**, 37- 46. Kyoto Ntl. Inst. Agric. Sci., Yatabe.
- ROHLF, F.J. 1992. **NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (version 1.70)**. Setauket, Applied Biostatistics Inc.
- ROHLF, F.J. & BOOKSTEIN, F.L. 1987. A comment on the shearing as a method for "size correction". **Syst. Zool.**, **36**: 356-367.
- ROBERTSON, F.W. 1963. The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 6. The genetic correlation between the duration of larval period and body size - in relation to diet. **Genet. Res.**, **4**: 74-92.
- ROBERTSON, F.W. 1987. Variation of body size within and between wild populations of *Drosophila buzzatii*. **Genetica**, **72**: 111-126.
- ROBINSON, H. 1987a. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae). II. A new genus, *Echynocorine*. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **100**: 584-589.
- ROBINSON, H. 1987b. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) VII. The genus *Lepidaploa*. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **103**: 464-498.
- ROSENZWEIG, M.L. 1978. Competitive speciation. **Biol. J. Linn. Soc.**, **10**: 274-289.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1984. **Scaling: Why Is Animal Size So Important ?** New York, Cambridge Univ. Press.
- SCHOENER, T.W. 1986. Resource partitioning. In: KIKKAWA, J. & ANDERSON, D. J., eds. **Community Ecology, Pattern and Process**. London, Blackwell Scientific Publications. pp.91-126.
- SCUDDER, G.G.E. 1974. Species concepts and speciation. **Can. J. Zool.**, **52**: 1121-1134.
- SEITZ, A. & KOMMA, M. 1984. Genetic polymorphism and its ecological background in Tephritid populations (Diptera: Tephritidae). In: WOHRMANN, K. & LOESCHKE, V., eds. **Population Biology and Evolution**. Berlin, Springer-Verlag. pp.141-158.
- SHAPIRO, A.M. 1976. Seasonal polyphenism. **Evol. Biol.**, **9**: 259-333.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. **Numerical Taxonomy**. San Francisco, Freeman., 573 pp.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. **Biometry**. 2 Ed. S. Francisco, Freeman.

- SOKOLOFF, A. 1966. Morphological variation in natural and experimental populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. **Evolution**, **20**: 49-71.
- STARMER, W.T. & WOLF, L.L. 1989. Causes of variation in wing loading among *Drosophila* species. **Biol. J. Linn. Soc.**, **37**: 247-261.
- STRAW, N.A. 1989a. The timing of ovoposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. **Ecol. Ent.**, **14**: 443-454.
- STRAW, N.A. 1989b. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. **Ecol. Ent.**, **14**: 455-462.
- STREAMS, F.A. & PIMENTEL, D. 1961. Effects of migration on the evolution of populations. **Am. Nat.**, **95**: 201-210.
- STRONG, D.R. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. **Ann. Rev. Entomol.**, **24**: 89-119.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Oxford, Blackwell., 313 pp.
- STURGEON, K.B. & MITTON, J.B. 1986. Allozyme and morphological differentiation of mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae) associated with host tree. **Evolution**, **40**: 290-302.
- STURMBAUER, C. & MAYER, A. 1992. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. **Nature**, **358**: 578-581.
- TAUBER, C.A. & TAUBER, M.J. 1989. Sympatric speciation in insects: perception and perspective. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A., eds. **Speciation and its Consequences**. Sunderland, Sinauer Ass. pp.307-344.
- TAUBER, M.J. & TOSCHI, C.A. 1965. Life history and mating behaviour of *Tephritis stigmatica* (Coquillet) (Diptera: Tephritidae). **Pan-Pacif. Entomol.**, **41**: 73-79.
- TEMPLETON, A.R. 1981. Mechanisms of speciation: a population genetic approach. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **12**: 719-729.
- THODAY, J.M. 1972. Disruptive selection. **Proc. R. Soc. Lond. B.**, **182**: 109-143.
- THODAY, J.M. & GIBSON, J.B. 1970. The probability of isolation by disruptive selection. **Am. Nat.**, **104**: 219-230.
- THOMAS, R.H. 1993. Ecology of body size in *Drosophila buzzati*: untangling the effects of temperature and nutrition. **Ecol. Ent.**, **18**: 84-90.
- TORGERSON, W.S. 1958. **Theory and Methods of Scaling**. New York, Wiley.
- VAN VALEN, L. 1965. Morphological variation and the width of the ecological niche. **Am. Nat.**, **99**: 377-389.

- VIA, S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. **Ann. Rev. Entomol.**, **35**: 421-446.
- WADDINGTON, C.H. 1957. **The Strategy of the Genes**. London, Allen and Unwin.
- WHITE, I.M. & ELSON-HARRIS, M.M. 1992. **Fruit Flies of Economical Significance: Their Identification and Bionomics**. London, C.A.B. International / ACIAR., 601 pp.
- WHITE, I.M. & MARQUARDT, K. 1989. A revision of the genus *Chaetorellia* Hendel (Diptera: Tephritidae) including a new species associated with spotted knapweed, *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae). **Bull. ent. Res.**, **79**: 453-487.
- WILKINSON, L. 1990. **SYSTAT: The System for Statisticians**. Evaston, SYSTAT Inc., 676 pp.
- WILSON, D.S. 1989. The diversification of single gene pools by density and frequency-dependent selection. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A., eds. **Speciation and its Consequences**. Sunderland, Sinauer Ass. pp.366-385.
- WILSON, D.S. & TURELLI, M. 1986. Stable underdominance and the evolution of empty niches. **Am. Nat.**, **127**: 835-850.
- ZAR, J.H. 1984. **Biostatistical Analysis**. 2 Ed. New Jersey, Prentice Hall., 717 pp.
- ZWÖLFER, H. 1970. Project 19. Natural enemies of star thistle (*Centaurea solstitialis*) (for California). In: **Commonwealth Institute of Biological Control, Report of work carried out during 1969**. Slough, Commonw. Agric. Bur. pp.36-37.
- ZWÖLFER, H. (1972) Investigations on *Chaetorellia* sp. associated with *Centaurea solstitialis*. Weed Project for the University of California, Division of Biological Control, Report No.7.
- ZWÖLFER, H. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. CEC/IOBC Symposium, Athens, Nov.1982.
- ZWÖLFER, H. 1987. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. In: SCHULZE, E. D. & ZWÖLFER, H., eds. **Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis**. Berlin, Springer-Verlag. pp.301-319.
- ZWÖLFER, H. & ROMSTÖCK-VÖLKL, M. 1991. Biotypes and the Evolution of Niches in Phitophagous Insects on Cardueae Hosts. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience. cap.21, pp.487-508.

APÊNDICE

TABELA I - *T. tripunctata*, espécimes utilizados neste trabalho: Planta hospedeira, local (quilometragem ao longo da rodovia MG-010) e data de coleta dos capítulos e número de indivíduos obtidos.

HOSPEDEIRA	KM	DATA	N
<u>L. linearis</u>	114	JUN 90	2
	124	SET 89	1
	124	NOV 89	3
	124	JUL 92	4
	126	AGO 89	10
	126	OUT 89	1
	126	NOV 89	3
	126	DEZ 89	1
	128	AGO 89	1
	128	SET 89	2
	128	OUT 89	3
	128	NOV 89	8
	128	DEZ 89	1
	<u>L. psilophyllus</u>	111	MAI 92
111		JUL 92	2
114		AGO 89	2
117		SET 89	1
117		ABR 90	2
121		SET 89	1
124		SET 89	1
124		JUN 90	3
124		MAI 92	3
124		JUL 92	6
128		FEV 90	10
128		ABR 90	4
<u>L. roseus</u>		109	DEZ 89
	109	JUN 90	1
	111	NOV 89	2
	111	DEZ 89	1
	121	OUT 89	11
	121	NOV 89	4
	124	NOV 89	1
	124	MAI 92	5
	126	FEV 90	1
	126	MAI 90	2

TABELA II - *T. incompleta*, espécimes utilizados neste trabalho: Planta hospedeira, local (quilometragem ao longo da rodovia MG-010) e data de coleta dos capítulos e número de indivíduos obtidos.

HOSPEDEIRA	KM	DATA	N
<u>E. schwenkiaefolia</u>	107	AGO 89	6
	107	MAI 90	6
	107	JUL 90	2
	109	JUL 89	2
	109	AGO 89	5
	109	MAI 90	14
	109	JUL 90	2
	111	OUT 89	2
	111	MAI 90	2
	111	MAI 92	1
	111	JUL 92	4
	113	MAI 92	14
	114	JUL 89	2
	114	AGO 89	2
	117	AGO 89	1
	117	SET 89	4
	117	OUT 89	1
	117	NOV 89	2
	117	ABR 90	3
	117	MAI 90	2
121	AGO 89	2	
121	MAI 90	7	
124	JUL 90	8	
124	JUL 92	6	
<u>L. rufo-grisea</u>	94	ABR 92	6
	94	MAI 92	22
	107	MAI 90	2
	114	MAI 92	5
<u>L. spixiana</u>	107	AGO 89	4
	107	SET 89	1
	107	NOV 89	2
	107	MAI 90	1
	107	JUL 90	1
	107	JUL 92	5
	109	JUL 89	1
	109	AGO 89	9
	109	SET 89	6
	109	JUL 90	1
<u>L. spixiana</u>	111	OUT 89	3
	111	NOV 89	8
	111	ABR 90	1
	111	MAI 90	2
	111	JUL 90	1
	111	JUL 92	3
	113	JUL 92	12
	114	AGO 89	9
	114	SET 89	3
	114	NOV 89	3
	114	JUL 90	3
121	SET 89	1	

TABELA II - (Continuação)

HOSPEDEIRA	KM	DATA	N
<u>L. linearis</u>	111	JUL 92	1
	117	NOV 89	1
	121	AGO 89	3
	124	NOV 89	1
	124	JUL 92	1
	126	NOV 89	2
	128	NOV 89	12
	128	DEZ 89	1
	<u>L. psilophyllus</u>	111	SET 89
111		MAI 92	2
111		JUL 92	43
114		AGO 89	1
114		JUL 90	1
117		AGO 89	1
117		SET 89	1
117		MAR 90	1
121		SET 89	1
121		ABR 90	1
124		AGO 89	4
124		JUL 92	16
128		MAR 90	4
<u>L. roseus</u>		109	NOV 89
	109	DEZ 89	3
	109	JUN 90	2
	111	SET 89	1
	111	NOV 89	2
	121	NOV 89	2
	121	DEZ 89	2
	107	JUL 92	1
	113	MAI 92	2

TABELA III - *T. tripunctata* : fêmeas das quais foram feitas lâminas dos acúleos, por espécie hospedeira, local (quilometragem ao longo da rodovia MG-010) e data de coleta.

HOSPEDEIRA	LOCAL	DATA	N
<i>L. linearis</i>	114	JAN90	1
	124	JUL92	1
	124	NOV89	1
	126	AGO89	2
	126	DEZ89	1
	128	DEZ89	1
	128	NOV89	1
	128	OUT89	1
	128	SET89	1
	<i>L. psilophyllus</i>	111	JUL92
111		MAI92	1
117		ABR90	1
121		SET89	1
124		JUL92	1
124		JAN90	1
124		MAI92	1
128		ABR90	2
128		FEV90	1
<i>L. roseus</i>		109	DEZ89
	111	DEZ89	1
	111	NOV89	1
	121	NOV89	1
	121	OUT89	2
	124	MAI92	1
	124	MAI92	1
	124	NOV89	1
	126	MAI90	1

TABELA IV - *T. incompleta* : fêmeas das quais foram feitas lâminas dos acúleos, por espécie hospedeira, local (quilometragem ao longo da rodovia MG-010) e data de coleta.

HOSPEDEIRA	LOCAL	DATA	N
<i>L. rufo-grisea</i>	94	ABR92	3
	94	MAI92	5
	114	MAI92	1
<i>L. linearis</i>	111	JUL92	1
	117	NOV89	1
	124	JUL92	1
	128	DEZ89	1
	128	NOV89	6
<i>L. psilophyllus</i>	111	JUL92	1
	111	MAI92	1
	111	SET89	1
	114	AGO89	1
	114	JUL90	1
	117	AGO89	1
	117	MAR90	1
	117	SET89	1
	121	ABR90	1
	121	SET89	1
	124	AGO89	1
	124	JUL92	1
	128	MAR90	1
<i>L. roseus</i>	109	DEZ89	2
	109	JAN90	2
	109	NOV89	2
	111	NOV89	1
	111	SET89	1
	121	DEZ89	1
	121	NOV89	1
	<i>E. schwenkiaefolia</i>	109	JUL89
109		MAI90	1
111		JUL92	1
111		MAI92	1
114		JUL89	1
117		ABR90	1
117		NOV89	1
124		JUL90	1
124		JUL92	1
<i>L. spixiana</i>		107	JUL92
	107	NOV89	1
	109	JUL89	1
	109	SET89	1
	111	MAI90	1
	111	NOV89	1
	111	OUT89	1
	114	JUL90	1
	114	NOV89	1
	114	SET89	1