

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

MARINA REITER BRAUN

AGROMIZÍDEOS NEOTROPICAIS: DIVERSIDADE E USO
DE HOSPEDEIRAS

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
MARINA REITER BRAUN
Angelo Pires do Prado
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para a obtenção do Título de
Doutora em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Angelo Pires do Prado

Co-orientador: Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Campinas

2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

B738a Braun, Marina Reiter, 1977-
Agromizídeos neotropicais: diversidade e uso de
hospedeiras / Marina Reiter Braun. – Campinas, SP:
[s.n.], 2011.

Orientador: Angelo Pires do Prado.
Coorientador: Thomas Michael Lewinsohn.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Asteraceae. 2. Capítulo floral (Botânica). 3.
Endofagia. 4. Relação inseto-planta. 5. Agromyzidae.
I. Prado, Angelo Pires do, 1942-. II. Lewinsohn,
Thomas Michael, 1952-. III. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Neotropical Agromyzidae: diversity, and host-plant use

Palavras-chave em Inglês:

Asteraceae

Flower head (Botany)

Endophagy

Insect-plant relationship

Agromyzidae

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Doutor em Ecologia

Banca examinadora:

Angelo Pires do Prado [Orientador]

Adriana Monteiro de Almeida

Mário Almeida Neto

André Vitor Lucci de Freitas

João Vasconcellos Neto

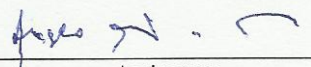
Data da defesa: 25-08-2011

Programa de Pós Graduação: Ecologia

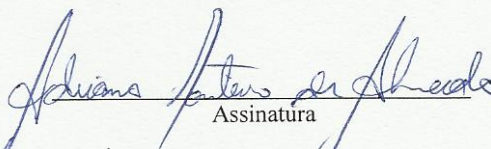
Campinas, 25 de agosto de 2011

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Angelo Pires do Prado (Orientador)


Assinatura

Profa. Dra. Adriana Monteiro Almeida


Assinatura

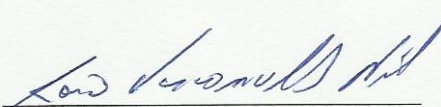
Prof. Dr . Mário Almeida Neto


Assinatura

Prof. Dr . Arício Xavier Linhares

Assinatura

Prof. Dr . João Vasconcellos Neto


Assinatura

Prof. Dr. André Lucci de Freitas


Assinatura

Prof. Dr. Miguel Francisco Souza Filho

Assinatura

Prof. Dr. Cristiano Agra Iserhard

Assinatura

Dedico essa tese aos meus filhos Caio e Ivan,
por serem a minha inspiração e motivação.

Agradecimentos

Inicialmente, devo agradecer ao acaso! Que me trouxe em 2002 para a Unicamp, vindo atrás de não sei o que, mas encontrando o meu caminho. E junto dele vieram momentos especiais, que me fizeram ficar por esses 10 anos de Barão Geraldo, Unicamp e Liip!

Ainda agradecendo aos momentos especiais, duas crianças maravilhosas surgiram no meu caminho! Caio e Ivan. Eles foram meu sonho, meu impulso, minha coragem e são o meu amor! A chegada desses dois figuras trouxe amadurecimento e desafios que me fazem sorrir, e muito!

Agradeço a minha Mãe Rose, a mulher forte que me ensina sempre. A Dona Ana, inspiração! Agradeço ao Guilherme, que esteve durante quase todo esse período acompanhando o processo e todas as mudanças que aconteceram nessa tese, e na minha vida.

Aos amigos, de lá até aqui. Aos que chegaram há pouco, mas para ficar. E principalmente aos Flautins Matuá, e a toda a família Matuá, por continuar me dando som, cores, oportunidades e experiências incríveis!

Tenho que agradecer a todos que já passaram pelo Liip. Mas principalmente a Adriana, Tehra, Silvia, Mário, Kubota, André, Ricardo, Paula, Rafael e ao caçula, porém não menos importante Léo!

As pessoas que ajudaram diretamente na tese devo agradecer, novamente, ao Leonardo Ré Jorge por sua dedicação a atenção com o capítulo III. Ao Marcoandre Savaris por fornecer os indivíduos coletados em Passo Fundo- Rio Grande do Sul. Ao Bruno Braun pela ajuda com a edição das imagens das estruturas morfológicas dos agromizídeos descritos no capítulo II.

Agradeço a paz, acolhimento e paciência do meu orientador Angelo Pires do Prado. E a dedicação, confiança, amizade e carinho imenso do meu co-orientador e amigo Thomas M. Lewinsohn.

Essa tese teve o financiamento do CNPq (142078/2007-1).

ÍNDICE

RESUMO.....	1
--------------------	----------

ABSTRACT.....	2
----------------------	----------

INTRODUÇÃO GERAL.....	3
------------------------------	----------

CAPÍTULO I

Braun, M.R.; Prado, A.P.; Lewinsohn, T.M. (2009) New species of Neotropical <i>Melanagromyza</i> Hendel (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae flower heads. <i>Zootaxa</i> , 2279, 51-59.....	8
--	---

CAPÍTULO II

New species and new host-plant relationships of Brazilian agromyzids.....	27
---	----

CAPÍTULO III

Estrutura das interações entre <i>Melanagromyza</i> e suas plantas hospedeiras.....	43
---	----

CONCLUSÃO FINAL.....	61
-----------------------------	-----------

ANEXO I.....	64
---------------------	-----------

ANEXO II.....	68
----------------------	-----------

RESUMO

Na presente tese foram descritas dez novas espécies de Agromyzidae endófagos de capítulos de Asteraceae. Essas espécies estão distribuídas nas duas subfamílias representadas nos gêneros *Melanagromyza*, *Ophyomyia* (Agromyzinae), *Calycomyza* e *Liriomyza* (Phytomyzinae). No gênero *Melanagromyza*, segundo maior da família, foram descritas sete novas espécies. Pela primeira vez foi encontrada nos gêneros *Calycomyza*, *Liriomyza* e *Ophyomyia* a herbivoria de capítulos de asteráceas. Além de aumentar o conhecimento sobre a diversidade do grupo, outra contribuição desta tese é a avaliação da especialização alimentar do grupo, que mantém o padrão da família com uma baixa proporção de generalistas. A partir dos dados de interação desses endófagos construímos uma rede de interações entre quinze espécies de *Melanagromyza* e suas plantas hospedeiras com o objetivo de avaliar sua estrutura de interações. Esta rede foi testada para investigar a existência de aninhamento e compartimentalização dessas interações. Outras questões investigadas foram a relação entre afinidade morfológica dos herbívoros e sua utilização de recursos, além do parentesco das plantas hospedeiras utilizadas pelas espécies de herbívoros. A estrutura de interações dessa rede possui um padrão bastante compartimentalizado, o que era esperado em interações de herbivoria entre insetos que apresentam alta especialização alimentar. Quanto aos efeitos do parentesco na estruturação da rede de interações, verificamos resultados diferentes para os insetos e as plantas. A classificação das espécies de *Melanagromyza* conforme sua morfologia genital não teve relação com o agrupamento dos herbívoros análise de agrupamento bidirecional. Por outro lado, para as plantas, observamos grande concordância entre a classificação taxonômica das espécies e os grupos formados a partir da análise de agrupamento bidirecional.

ABSTRACT

This study describes ten new species of endophagous Agromyzidae of Asteraceae flower-heads. Those species belong to genera of the two subfamilies, respectively *Melanagromyza*, *Ophyomyia* (Agromyzinae), *Calycomyza* and *Liriomyza* (Phytomyzinae). In *Melanagromyza*, the second largest genus in the family, seven new species were described. Herbivory of *Asteraceae* flower-heads was recorded for the first time in *Calycomyza*, *Liriomyza* and *Ophyomyia*. Besides increasing the knowledge of agromyzid diversity, this study contributes to the evaluation of host range patterns in the family, which confirms that most agromyzids are specialized on a plant genus or tribe, with a small percentage of generalistic species. From the feeding records between endophages and their host plants we built an interaction matrix, in order to evaluate their interaction structure. The network shows both a nested and a compartmented pattern, suggesting a compound structure. The structure of the analyzed network has both a nested and a compartmented pattern. Compartmentation is expected for interactions between herbivore insects with such specialized feeding habits. In addition, other issues were investigated in this study: Do morphologically similar herbivore species use the same plants? Are plants used by the same herbivore species phylogenetically related? Regarding the family relationship based on the interactions structure, we found divergent results for insects and for plants. The categorization of *Melanagromyza* species based on their male genital morphology showed no relation with the herbivore groups based on their host use in a bidirectional cluster analysis. On the other hand, plants showed strong agreement between the taxonomic affinities of the species and the groups based on their shared herbivores in the bidirectional analysis.

INTRODUÇÃO GERAL

Insecta é o filo animal que atrai o interesse entre os zoólogos há séculos, possivelmente devido à sua imensa diversidade e abundância. Estas são consequência, entre outros fatores, de sua adaptação a uma variedade bastante ampla de ambientes, e por ser o filo com a menor taxa de extinção em sua história evolutiva (Labandeira & Sepkoski 1993).

Carl Von Linnaeus, em 10 edições do *Systema Naturae*, no século XVIII, foi o primeiro a contribuir para a sistemática de vários Filos, dentre eles o Filo Insecta. Três décadas antes de Darwin publicar “A Origem das Espécies”, Kirby & Spence (1822) já haviam publicado quatro volumes de “Uma Introdução à Entomologia”. Desde as primeiras descrições de seres vivos até hoje, já foram descritas cerca de um milhão e setecentas mil espécies e delas aproximadamente 56% são insetos. Isso significa que cerca de três-quartos das espécies animais hoje descritas são insetos (Daly *et al.* 1998; Speight *et al.* 1999).

A ordem Diptera representa 12% da diversidade conhecida de insetos. Na região Neotropical já foram descritas cerca de 30.000 espécies dessa ordem, pertencentes a 3.433 gêneros e 116 famílias, de um total de 151 famílias no mundo (Amorim *et al.* 2002; Amorin & Papavero 2008). Nos últimos 40 anos, a publicação de catálogos e manuais de dípteros de todas as regiões do mundo contribuiu para padronizar os termos de anatomia utilizados na identificação de espécimes. Porém, a maioria dos catálogos para a região Neotropical foi publicada nas décadas de 60 e 70, e raramente foram atualizados (Amorim *et al.* 2002; Aguiar *et al.* 2009). Os especialistas em Diptera lideram na produção de trabalhos com filogenia, quando comparados a autores de outros grupos, porém, apenas cerca de um quarto desses trabalhos apresentam descrições de novas espécies (Aguiar *et al.* 2009).

Dentre os dípteros, cerca de 30% das espécies são herbívoros que se alimentam de distintos modos, seja como mastigadores, sugadores, galhadores ou minadores, em diferentes partes das suas plantas hospedeiras.

Na endofagia, o indivíduo passa parte de seu desenvolvimento, na maioria das vezes durante a fase larval, alimentando-se de tecidos internos da planta hospedeira, seja minando folhas, galhos ou raízes, seja em galhas ou predando sementes (Schoonhoven *et al.* 1998).

A herbivoria de sementes é comum dentre os dípteros, que podem preda uma única semente ou conjuntos de sementes, como é o caso da inflorescência típica das espécies da família Asteraceae, onde as flores e sementes ficam presas a um receptáculo e envoltas por uma série de brácteas. O capítulo das espécies dessa família é um ambiente seguro e favorável para o desenvolvimento da larva, que além de se alimentar no capítulo, seja de seiva, flores, óvulos ou frutos, geralmente empupam no mesmo, de onde emerge o indivíduo adulto (Lewinsohn 1988; Bremer 1994; Almeida *et al.* 2005).

Os dípteros das famílias Tephritidae e Agromyzidae são os principais responsáveis pela endofagia de capítulos de asteráceas nos cerrados brasileiros, representando cerca de 41% das 65 espécies de endófagos registrados (Almeida *et al.* 2005). Como o consumo de capítulos varia significativamente entre as espécies de herbívoros, seu impacto na produção de sementes viáveis da planta hospedeira pode variar. O gênero *Xanthaciura* (Tephritidae) chega a consumir cerca de 18% das sementes produzidas por sua planta hospedeira (*Chromolaena odorata* - Eupatorieae). Espécies como *Melanagromyza bidentis* e *M. neotropica* (Agromyzidae) se alimentam de 7,6% a 11,3% das sementes dos capítulos atacados, o que, entretanto, causa um impacto na produção de sementes pela planta hospedeira de menos de 0,1% (Almeida-Neto *et al.* 2010).

Na família Agromyzidae, os esforços na descrição de novas espécies foram, em sua grande maioria, feitos por Kenneth A. Spencer e seus colaboradores (Spencer 1966; Spencer & Stegmaier 1973; Spencer & Steyskal 1986; Spencer *et al.* 1992; Spencer 1996). Porém, grande parte das suas descrições foi feita em campanhas realizadas para identificar espécies pragas de cultivos pela América do Norte e América Central. A maioria de suas coletas era realizada buscando insetos sobre a vegetação atacada, ou então coletando folhas minadas ou galhas para criar os insetos adultos. Assim, espécies cujas larvas não provocam alterações visíveis foram muito pouco coletadas por ele. Durante suas investigações, Spencer descreveu diversas espécies. Porém por não ter criado a maior parte dos indivíduos que estudou, em muitos casos não foi registrada a interação das espécies de agromizídeos com suas plantas hospedeiras.

As espécies da família Agromyzidae apresentam pouca variação morfológica externa na maioria dos gêneros. Na morfologia interna, as fêmeas apresentam, também, pequena variação morfológica no aparelho reprodutor. Por isso o caráter mais utilizado na

identificação dos indivíduos é o aparelho reprodutor masculino (edeago), o que dificulta a identificação e descrição de novas espécies, resultando no pouco conhecimento que se tem sobre o grupo. Nos últimos dez anos foram descritas aproximadamente 350 espécies na família (Aguilar *et al.* 2009; Braun *et al.* 2009, Capítulo I).

O objetivo geral dessa tese foi o de enriquecer o conhecimento sobre a diversidade e distribuição de espécies de agromizídeos neotropicais endófagos de capítulos de asteráceas e elucidar o padrão de interações das espécies estudadas com suas plantas hospedeiras.

Para isso, no primeiro capítulo dessa tese (Braun *et al.* 2009), foram descritas cinco espécies novas do gênero *Melanagromyza*, onde estão relacionadas também suas plantas hospedeiras. O segundo capítulo descreve cinco outras novas espécies, sendo uma do gênero *Calycomyza*, uma *Liriomyza*, duas *Melanagromyza* e uma *Ophyomyia*. No terceiro capítulo o objetivo foi investigar (1) a estrutura das interações entre espécies de *Melanagromyza* e suas plantas hospedeiras; (2) a relação entre afinidades dos insetos baseadas, respectivamente em sua morfologia genital e nas plantas hospedeiras utilizadas e (3) verificar se plantas utilizadas pela mesma espécie de herbívoro tendem a ser mais aparentadas.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, A.P., dos Santos, B.F., Couri, M.S., Rafael, J.A., Costa, C., Ide, S., Duarte, M., Grazia, J., Schwertner, C.F., Freitas, A.V.L. & Azevedo, C.O. (2009) Insecta. In: Rocha, R.M. & Boeger, W.A. (Org.) *Estado da Arte e Perspectivas para a Zoologia no Brasil*. Ed. UFPR, Curitiba, 296 p.
- Almeida, A.M., Fonseca, C.R., Prado, P.I., Almeida-Neto, M., Diniz, S., Kubota, U., Braun, M.R., Raimundo, R.L.G., Anjos, L.A., Mendonça, T.G., Futada, S.M. & Lewinsohn, T.M. (2005) Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. *Biota Neotropica*, 5(2). <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/ptabstract?article+BN00105022005> . ISSN 1676-0603.
- Almeida-Neto, M., Kubota, U., Braun, M.R. & Lewinsohn, T.M. (2010) The impact of flower head endophages on seed set of a native population of *Chromolaena odorata* (L.) King & Robinson (Asteraceae). *Bioikos*, 24, 105-112.
- Amorim, D. de S., Silva, V.C. & Balbi, M.I.P.A. (2002) Estado do conhecimento dos Díptera neotropicais, p. 29-36. In: Costa, C., Vanin, S.A., Lobo, J.M. & Melic, A. (Eds.). *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PRIBES* Zaragoza, Sociedad Entomológica Aragonesa, CYTED, M3m Monografías Tercer Milênio.
- Amorin, D. de S. & Papavero, N. (2008) A journal for the systematics and biogeography of Neotropical Diptera, 250 years after the publication of the tenth edition of the *Systema Naturae*. *Neotropical Diptera*, 1, 1-5.
- Braun, M.R., Prado, A.P. & Lewinsohn, T.M. (2009) New species of Neotropical *Melanagromyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae) from Asteracea flower heads. *Zootaxa*, 2279, 51-59.
- Bremer, K. (1994) *Asteraceae: cladistics and classification*. Timber Press, Portland.
- Daly, H.V., Doyen, J.T. & Purcell III, A. H. (1998) *Introduction to Insect Biology and Diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- Kirby, W. & Spence, W. (1822) *An Introduction to Entomology: or Elements of the Natural History of Insects*. Longman, Hurst, Rees, Orme and Brown, London.
- Labandeira, C.C. & Sepkoski Jr., J.J. (1993) Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261, 310-315.

- Lewinsohn, T. M. (1988) *Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de compostas*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Schoonhoven, L.M., Jermy, T. & van Loon, J.J.A. (1998) *Insect-Plant Biology*. Chapman & Hall. London, UK.
- Speight, M.R., Hunter, M.D. & Watt, A.D. (1999) *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Blackwell Science, Oxford.
- Spencer, K.A. & Stegmaier, C.E. (1973) *Arthropods of Florida (EUA) and Neighboring Land Areas. Agromyzidae of Florida (USA) with a Supplement on Species from the Caribbean*. Florida Department of Agriculture and consumer services, Florida, 203 pp.
- Spencer, K.A. & Steyskal, G.C. (1986) *Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States*. U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook. n. 638. Washington, D.C., USA, 477 pp.
- Spencer, K.A. (1966) Notes on the Neotropical Agromyzidae (Diptera). *Papéis Avulsos de Zoologia* (São Paulo), 19, 142–150.
- Spencer, K.A. (1996) *Family Agromyzidae*. In: Evenhuis, N.L. (Ed.), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. (online version). Disponível em <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/agromyzidae.html> (Acessado em 18/6/2011)
- Spencer, K.A., Martinez, M. & Etienne, J. (1992) Les Agromyzidae (Diptera) de Guadeloupe. *Annales de la Société Entomologique de France*, 28, 251–302.

CAPÍTULO I : New species of Neotropical *Melanagromyza*
Hendel (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae flower heads

(Braun, M.R., Prado, A.P & Lewinsohn, T.M. (2009) New species of Neotropical *Melanagromyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae) from Asteracea flower heads. Zootaxa, 2279, 51-59)

INTRODUCTION

Agromyzidae (Diptera: Cyclorrhapha) is a large and worldwide fly family with approximately 2,860 known species (Scheffer *et al.* 2007). The agromyzid family is comprised exclusively of phytophagous flies whose larvae develop inside host-plant organs as strictly endophagous herbivores (Spencer 1990). Agromyzids are frequently called “leaf miner flies” because circa 80% of known agromyzid species feed within the leaf lamina in their larval stage (Spencer 1990); however, many species whose larvae feed cryptically inside plant organs are likely to be still undetected or undescribed.

Agromyzids are well documented for plants of economic importance (Spencer 1973, 1990) but far less known for non-commercial plants, especially in tropical countries. Association records between Agromyzidae and their host plants are naturally most frequent for those species whose larvae leave external marks on the plant, such as mines (Chen *et al.* 2003; Andersen *et al.* 2004). The Agromyzidae are extremely specialized, with about 95% of species feeding on only a single plant family, or even on a single or a few closely related plant species (Spencer 1990; Ward & Spaulding 1993; Scheffer & Wiegmann 2000).

In North America, extensive compilations of agromyzid occurrences list 15 species associated with Asteraceae flower heads, 13 of them belonging to the genus *Melanagromyza* Hendel (Spencer 1966; Spencer & Stegmaier 1973; Spencer & Steyskal 1986; Benavent-Corai & Peydró 2005). In the Neotropics, Lewinsohn (1991) found 14 agromyzid species feeding on flower heads in montane and coastal localities of southern Brazil. Eleven of these species belonged to the genus *Melanagromyza*, which is the second largest genus of the Agromyzidae with more than 358 described species (Scheffer *et al.* 2007). The majority of world species are internal stem borers, but in the tropical region many species feed in flower or seed heads. These are well-represented in Brazil, with eight

described species that develop in 19 plant species of the Asteraceae, most of which are host-specific (Spencer & Stegmaier 1973; Braun *et al.* 2008).

This genus is extremely uniform in adult morphology, and species identification generally requires dissection of male genitalia, like in species such *Melanagromyza bidentis*, *M. minima* and *M. minimoides*. (Spencer & Stegmaier 1973). For this reason, the number of Agromyzid species presently recognized in regional surveys represent only a fraction of actual agromyzid diversity (Scheffer *et al.* 2007).

Here we describe five new *Melanagromyza* species that are very similar in external morphology to *Melanagromyza bidentis*, *M. minima* and *M. minimoides*: *M. falciformis* sp. nov., *M. lanciformis* sp. nov., *M. longomembranacea* sp. nov., *M. multivora* sp. nov. and *M. vernoniaevora* sp. nov. All are seed-eaters which have been reared from a total of 15 different native host species of Asteraceae in Brazilian Cerrado.

MATERIALS AND METHODS

Data collection

Insects were recorded in samples in different Brazilian Cerrado physiognomies that vary from dense woodland to open grassland formations (Eiten 1972) obtained from 2000 to 2005 in 12 counties in the state of São Paulo. The samples were collected by Antonio Maximo, Guilherme Henrique de Aguirre, Joice Bariane, Mariana Portella, Marina Reiter Braun, Mário Almeida Neto, Mário Ferreira Neto, Martin Videla, Paulo Inácio Prado, Rafael Luiz Galdini Raimundo, Rosane C. Picon, Soraia Diniz, Umberto Kubota and Yu Jie Ahn. For further details on study sites see Almeida *et al.* (2005) and Fonseca *et al.* (2005).

In the laboratory, flower-head samples from each local population were kept separated in plastic containers covered with a mesh lid. Samples were checked for emerged

adult insects at least once per week. Each sample was maintained for a period of two months or until no emergences had occurred for at least two weeks.

Identification of many species of *Melanagromyza* is virtually impossible based on external characters; the species are usually separated by the male genitalia (Spencer & Stegmaier 1973). Genitalia were placed in 10% KOH at room temperature overnight to remove soft tissue, then washed in 70% ethanol and dissected in Euparal.

Reference genitalia for comparison were mounted on slides with Euparal and drawn with a camera lucida at 400X magnification. All other genitalia preparations were kept in glycerin in genitalia vials mounted on the pins beneath specimens. Types are deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) and the Museu de Zoologia "Prof. Dr. Adão José Cardoso" (ZUEC/UNICAMP), Campinas, Brazil. Some types were deposited with **genitalia** (coded as **G,XXXX**) and/or **left wing** (coded as **LW,XXXX**) mounted on slides with Euparal.

The eye measures were made at the largest width. Morphological terminology for the male genitalia follows Spencer and Stegmaier (1973) and Spencer and Steyskal (1986).

Revised key to *Melanagromyza* species (following on couplet 57 of Spencer & Steyskal 1986)

- 57 (56).** Male genitalia with aedeagus having conspicuous gap between basal and distiphallus complex.....*M. minima* (Malloch)
- . Aedeagus with only slight gap between basal sclerite and distiphallus complex.....58.
- . Aedeagus without gap between basal sclerite and distiphallus complex.....57a.

- 57a (56).** Medium coppery black specimen.....57b.
 -. Small greenish black specimen.....57c.
- 57b (57a).** Rectangular distiphallus and a narrow epandrium gap (Fig.5)
*M. lanciformis* sp. nov.
 -. Oval distiphallus length up to 0.070 mm, membrane length 0.275 to 0.32 mm
 (Fig.6).....*M. longomembranacea* sp. nov.
 -. Oval distiphallus length at least 0.075 mm, membrane length 0.18 to 0.20 mm
 (Fig.8B)..... *M. multivora* sp. nov.
- 57c (57a).** Rectangular distiphallus (Fig.9A).....*M. vernonieaeavora* sp. nov.
 -. Oval distiphallus with a winglike distal protuberance, epandrium with a hook-shaped gap
 (Figs. 1A, 2, 3).....*M. falciformis* sp. nov.
- 58.** Wing length in male normally 1.9 to 2.2 mm *M. minimoides* (Spencer)
 -. Wing length in male 1.85 mm*M. radicola* (Steyskal)

Taxonomy

***Melanagromyza falciformis* Braun & Prado, sp. nov.**

(Figures 1A, 1B, 2, 3)

Specimens examined

Holotype: m# (G, P0409), BRAZIL: SÃO PAULO: Mogi Guaçu, 26.iv.2001 (various collectors), ex *Baccharis dracunculifolia* (MZUSP). **Paratype:** 1 m#, São Carlos, 22°02'08"S 47°52'54"W, 18.iv.2004 (various collectors), ex *Baccharis dracunculifolia* (ZUEC/ UNICAMP).

Diagnosis

Small greenish black species, wing length in male 1.14 to 1.28 mm, side wings of distiphallus as an oval-shaped protuberance (Fig. 2).

Description

Male adult: Wing length 1.14 to 1.28 mm (n= 3, mean= 1.23 mm, sd= 0,081). Squamae gray, margin gray and fringe blackish brown.

Head: Head black. Eye width 0.32 to 0.34 mm (n= 4, mean= 0.33 mm, sd= 0.01) and frons width 0.19 to 0.21 mm (n=4, mean= 0.20 mm, sd= 0.01) not projecting above eye in profile; four orbital bristles, usually equal, orbital setulae reclinate; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending slightly beyond level of lower orbital bristle; gena one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Thorax and abdomen: Mesonotum greenish black, slightly shining particularly when viewed from rear, with two pairs of dorsocentral bristles; abdomen more brilliantly golden. Thorax length 0.69 to 0.73 mm (n=4, mean= 0.72 mm, sd= 0.02). Pleuron bristles: three on notopleuron, two on anepisternum and two on katepisternum. Only one bristle on postpronotum.

Male genitalia: Epandrium gap is hook-shaped (Fig. 3). Aedeagus as in Fig. 1A, 1B and Fig. 2.

Host plant/Biology: *Baccharis dracunculifolia* (Astereae), larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet is derived from the form of the epandrium gap.

Distribution: Mogi Guaçu (São Paulo) - Brazil.

Comments: This species is not distinguishable on external characters from *M. falciformis*. Distinguishable only by the shape of the epandrium gap (Fig. 3) and the distiphallus (Figs. 1A, 1B, 2).

***Melanagromyza lanciformis* Braun & Prado, sp. nov.**

(Figures 4, 5)

Specimens examined

Holotype: m# (G, LW, PDC200429-C), BRAZIL: SÃO PAULO: Itirapina, 22°15'56"S 47°47'48"W, 17.ii.2005 (various collectors), ex *Bidens gardneri* (MZUSP). **Paratypes:** 1 m# (LW, PDC040104-A), São Carlos, 22°04'06"S 47°52'56"W, 23.i.2005 (various collectors), ex *Viguiera arenaria*. 1 m# (G, LW, PDC050901-B), São Carlos, 22°05'46"S 47°49'57"W, 24.i.2005 (various collectors), ex *Viguiera arenaria*. 1 m# (LW, PDC200426), Itirapina, 22°15'56"S 47°47'48"W, 17.ii.2005 (various collectors) ex *Bidens gardneri* (ZUEC/ UNICAMP). 1 m# (LW, PDC081209), Ibaté, 21°58'09"S 47°56'56"W, 30.iv.2004 (various collectors), ex *Viguiera robusta*. 1 m# (G, LW, PDC050901-A), São Carlos, 22°05'46"S 47°49'57"W, 24.i.2005 (various collectors), ex *Viguiera arenaria*. 1 m# (LW, PDC200108), Itirapina, 22°15'56"S 47°47'48"W, 17.ii.2005 (various collectors), ex *Viguiera arenaria* (MZUSP).

Diagnosis

Medium coppery black species, wing length in male 1.6 to 1.78 mm, rectangular distiphallus and a narrow epandrium gap (Fig. 5).

Description

Male adult: Wing length 1.6 to 1.78 mm (n= 7, mean= 1.7 mm, sd= 0,068). Squamae gray, margin black and fringe blackish brown.

Head: Head black. Eye width 0.30 to 0.42 mm (n= 7, mean= 0.38 mm, sd= 0.03) and frons width 0.18 to 0.27 mm (n=7, mean= 0.24 mm, sd= 0.02) not projecting above eye in

profile; four orbital bristles, usually equal, orbital setulae reclinate; ocellar triangle medium, moderately shining, apex extending slightly beyond level of upper orbital bristle; gena one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Thorax and abdomen: Mesonotum coppery black, with two pairs of dorsocentral bristles; abdomen more brilliantly golden. Thorax length 0.70 to 0.96 mm (n=7, mean= 0.85 mm, sd= 0.08 mm). Pleuron bristles: two on notopleuron, two on anepisternum and two on katepisternum. Only one bristle on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus as in Fig. 11. Narrow epandrium gap (Fig. 5).

Host plant/Biology: *Bidens gardneri*, *Viguiera arenaria* and *V. robusta* (Heliantheae), larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet is derived from the form of the epandrium gap.

Distribution: Ibaté, Itirapina and São Carlos (São Paulo) - Brazil.

Comments: This species is the largest in this species group, the aedeagus is rectangular and the epandrium gap is very distinctive.

***Melanagromyza longomembranacea* Braun & Prado, sp. nov.**

(Figures 6, 7)

Specimens examined

Holotype: m# (G, PDC130107), BRAZIL: SÃO PAULO: Itirapina, 22°16'45"S 47°48'50"W, 12.ii.2005 (various collectors), ex *Bidens gardneri*. (MZUSP). **Paratypes:** 2 m#, Itirapina, same data as holotype; 1 m# (LW, PDC190105), Itirapina: 22°19'02"S 47°48'22"W, 17.ii.2005 (various collectors). (ZUEC/ UNICAMP). 2 m#, Itirapina, same data as holotype; 1 m# (LW, PDA131801), São Carlos, 22°06'50"S 47°49'07"W, 8.v.2005 (various collectors), ex *Bidens gardneri* (MZUSP).

Diagnosis

Small coppery black species, wing length in male 1.12 to 1.58 mm, distiphallus length up to 0.070 mm and membrane length 0.275 to 0.32 mm.

Description

Male adult: Wing length 1.38 to 1.58 mm (n= 7, mean= 1.44 mm, sd= 0.074). Squamae gray, margin gray and fringe blackish brown.

Head: Head brown. Eye width 0.33 to 0.40 mm (n= 10, mean= 0.37 mm, sd= 0.03) and frons width 0.21 to 0.26 mm (n=10, mean= 0.23 mm, sd= 0.02) not projecting above eye in profile; four orbital bristles, usually equal, orbital setulae reclinate; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending slightly beyond level of lower orbital bristle; Gena one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Thorax and abdomen: Mesonotum coppery black, slightly shining particularly when viewed from rear, with two pairs of dorsocentral bristles; abdomen more brilliantly coppery. Thorax length 0.73 to 0.9 mm (n=10, mean= 0.81 mm, sd= 0.08). Pleuron bristles: three on notopleuron, one on anepisternum and two on katepisternum. Only one bristle on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus as in Fig. 6 and epandrium as in Fig. 7.

Host plant/Biology: Host plant *Bidens gardneri* (Heliantheae), larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet is derived from the distinctive aedeagal membrane.

Distribution: Itirapina, São Carlos (São Paulo) - Brazil.

Comments: This species is not distinguishable on external characters from *M. multivora*. Small distiphallus in proportion to membrane.

***Melanagromyza multivora* Braun & Prado, sp. nov.**

(Figures 8A, 8B)

Specimens examined

Holotype: m# (LW, PDA100217-A), BRAZIL: SÃO PAULO: São Carlos, 22°04'06"S 47°52'35"W, 2.v.2004 (various collectors), ex *Mikania cordifolia* (MZUSP). **Paratypes:** 1 m#, Itirapina, 22°15'56"S 47°47'48"W, 28.iv.2004 (various collectors); 1 m# (LW, PDA100217-B), São Carlos, same data and local as holotype, ex *Mikania cordifolia*; 1 m# (LW, PDA1403-A), São Carlos, 22°10'03"S 47°47'16"W, 8.v.2004 (various collectors), ex *Trixis verbasciformis* (ZUEC/ UNICAMP). 1 m# (LW, PDA081111), Ibaté, 21°58'09"S 47°56'56"W, 30.iv.2004 (various collectors), ex *Mikania cordifolia*; 1 m# (G and LW, PDA140318-A); São Carlos, 22°10'03"S 47°47'16"W, 8.v.2004 (various collectors), ex *Trixis verbasciformis*; 1 m#, Itirapina, 22°19'02"S 47°48'22"W, 17.ii.2005 (various collectors), ex *Gochnatia polymorpha* (MZUSP).

Diagnosis

Small coppery black species, wing length in male 1.12 to 1.58 mm, distiphallus length at least 0.075 mm and membrane length 0.18 to 0.2 mm.

Description

Male adult: Wing length 1.12 to 1.4 mm (n= 14, mean= 1.28 mm, sd=0.076). Squamae gray, margin gray and fringe blackish brown.

Head: Head black. Eye width 0.26 to 0.36 mm (n= 16, mean= 0.30 mm, sd= 0.03) and frons width 0.16 to 0.22 mm (n=16, mean= 0.18 mm, sd= 0,02) not projecting above eye in profile; four orbital bristles, normally equal, orbital setulae reclinate in the opposite

direction of the frons; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending up to end of upper setulae; gena one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Thorax and abdomen: Mesonotum coppery black, slightly shining particularly when viewed from rear, with two pairs of dorsocentral bristles; abdomen more brilliantly coppery. Thorax length 0.56 to 0.78 mm (n=16, mean= 0.68 mm, sd= 0.06). Pleuron bristles: three on notopleuron, one on anepisternum and one on katepisternum. Only one bristle on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus as in Fig. 8A and 8B.

Host plant/Biology: *Campuloclinium chlorolepis*, *Mikania cordifolia* (Eupatorieae), *Gochnatia polymorpha*, *Gochnatia pulchra* (Gochnatioideae) and *Trixis verbasciformis* (Mutisieae), larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet is derived from the food habit. This species has apparent associations with at least four hosts in three subfamilies in the Asteraceae (of which two were in the former tribe Mutisieae).

Distribution: Ibaté, Itirapina, São Carlos (São Paulo) - Brazil.

Comments: This species is not distinguishable on external characters from *M. longomembranacea*. Distiphallus widest in the distal portion, with conspicuous sclerotization (Fig. 8A, 8B).

***Melanagromyza vernoniaevora* Braun & Prado, sp. nov.**

(Figures 9A, 9B)

Specimens examined

Holotype: m# (G, P1403), BRAZIL: SÃO PAULO: Assis, 28.v.2000 (various collectors), ex *Lepidaploa salzmannii* (MZUSP). **Paratypes:** 1 m# (LW, PDA020906), São Carlos, 22°07'04"S 47°50'46"W, 17.iv.2004 (various collectors); 1 m# (LW, PDA060408-A), Itirapina, 22°16'45"S 47°48'50"W, 28.iv.2004; 1 m# (LW, PDA181517-C), São Carlos, 21°57'56"S 47°53'16"W, 20.v.2004 (various collectors) (ZUEC/ UNICAMP). 1 m# (LW, PDA030301-A), São Carlos, 22°00'21"S 47°51'48"W, 18.iv.2004; 1 m# (LW, PDA040512), São Carlos, 22°02'08"S 47°52'54"W, 18.iv.2004 (various collectors); 1 m# (LW, PDA060408-B), Itirapina, 22°16'45"S 47°48'50"W, 28.iv.2004 (various collectors); 1 m# (LW, PDA201122), Itirapina, 22°17'32"S 47°48'20"W, 23.v.2004 (various collectors), ex *Vernonanthura membranacea* (MZUSP). 2 m# (1m# LW, PDB130303-B), São Carlos, 21°58'59"S 47°54'34"W, 28.viii.2004 (various collectors) (ZUEC/ UNICAMP). 1 m# (LW, PDB130303-A), São Carlos, 21°58'59"S 47°54'34"W, 28.viii.2004 (various collectors), ex *Vernonanthura ferruginea* (MZUSP).

Diagnosis

Small greenish black species, wing length in male 1.12 to 1.58 mm, distiphallus rectangular.

Description

Male adult: Wing length 1.22 to 1.58 mm (n= 29, mean= 1.42 mm, sd= 0.094). Squamae gray, margin gray and fringe blackish brown.

Head: Head black. Eye width 0.26 to 0.36 mm (n= 26, mean= 0.30 mm, sd= 0.02) and frons width 0.16 to 0.22 mm (n=26, mean= 0.18 mm, sd= 0.02) not projecting above eye in profile; four orbital bristles, upper bristles progressively larger than the lower ones, orbital

setulae reclinate; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending slightly beyond level of lower orbital bristle; gena one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Thorax and abdomen: Mesonotum greenish black, slightly shining particularly when viewed from rear, with two pairs of dorsocentral bristles; abdomen more brilliantly golden. Thorax length 0.65 to 0.86 mm (n=26, mean= 0.75 mm, sd= 0.05). Pleuron bristles: three on notopleuron, one on anepisternum and one on katepisternum. Only one bristle on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus as in Fig. 9A and 9B.

Host plant/Biology: *Chrysolaena platensis*, *Lepidaploa salzmännii*, *Vernonanthura ferruginea*, *V. membranacea* and *V. phosphorica* (Vernonieae).

Etymology: The specific epithet is derived from its food habit. This species is associated with a variety of hosts all in the tribe Vernonieae.

Distribution: Assis, Itirapina, São Carlos (São Paulo) - Brazil.

Comments: This species is not distinguishable on external characters from *M. falciformis*. Distinguishable only by the form of the distiphallus (Fig. 9A, 9B).

Legends of illustrations

FIGURE 1: Aedeagus of *Melanagromyza falciformis* **sp. nov.** (A) frontal view ;(B) side view.

FIGURE 2: Aedeagus of *Melanagromyza falciformis* **sp. nov.**, frontal view.

FIGURE 3: Epandrium of *Melanagromyza falciformis* **sp. nov.**

FIGURE 4: Aedeagus of *Melanagromyza lanciformis* **sp. nov.**

FIGURE 5: Epandrium of *Melanagromyza lanciformis* **sp. nov.**

FIGURE 6: Aedeagus of *M. longomembranacea* **sp. nov.** (A) frontal view; (B) side view.

FIGURE 7: Epandrium of *M. longomembranacea* **sp. nov.**

FIGURE 8: Aedeagus of *Melanagromyza multivora* **sp. nov.** (A) frontal view; (B) side view.

FIGURE 9: Aedeagus of *Melanagromyza vernoniaeavora* **sp. nov.** (A) frontal view; (B) side view.

Reference scale = 0,1 mm

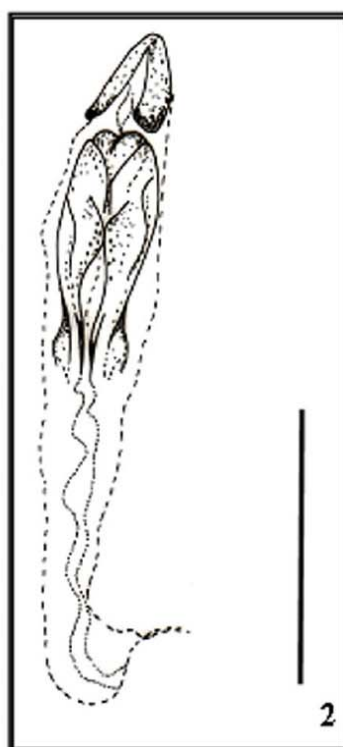
Photographs and drawn by Marina R. Braun.

REFERENCES

- Almeida, A.M., Fonseca, C.R., Prado, P.I., Almeida-Neto, M., Diniz, S., Kubota, U., Braun, M.R., Raimundo, R.L.G., Anjos, L.A., Mendonça, T.G., Futada, S.M. & Lewinsohn, T.M. (2005) Diversidade e ocorrência de Asteraceae em Cerrados de São Paulo. *Biota Neotropica*, 5, 1–17.
- Andersen, A., Sjørnsen, H. & Rafoss, T. (2004) Biodiversity of Agromyzidae (Diptera) on biologically and conventionally grown spring barley and grass field. *Biological Agriculture & Horticulture*, 22, 143–155.
- Benavent-Corai, J. Martinez, M. & Peydró, J.R. (2005) Catalogue of the host-plants of the World Agromyzidae (Diptera). *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura*, 37 (Suppl.), 1–97.
- Braun, M.R., Almeida-Neto, M., Loyola, R.D., Prado, A.P. & Lewinsohn, T.M. (2008) New host-plant records for Neotropical agromyzids (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae flower heads. *Neotropical Entomology*, 37, 97–99.
- Chen, X, Lang, F., Xu, Z., He, J. & Ma, Y. (2003) The occurrence of leafminers and their parasitoids on vegetables and weeds in Hangzhou area, Southeast China. *BioControl*, 48, 515–527.
- Dempewolf, M. (2004) *Arthropods of Economic Importance - Agromyzidae of the World* (CD-ROM). ETI. University of Amsterdam, Amsterdam.
- Eiten, G. (1972) Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, 38, 201–341.
- Fonseca, C.R., Prado, P.I., Almeida-Neto, M., Kubota, U. & Lewinsohn, T.M. (2005) Flower heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. *Ecological Entomology*, 30, 36–46.
- Lewinsohn, T. M. (1991) Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a case

- study on tropical 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*. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 525–560.
- Pruett, C. (1999) *Plagas insectiles principales en siembra directa y su manejo integrado en Santa Cruz, Bolivia*. Chillán, Chile, 24 pp.
- Scheffer, S.J. & Wiegmann, B.M. (2000) Molecular phylogenetics of the holly leafminers (Diptera: Agromyzidae: *Phytomyza*): species limits, speciation, and dietary specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17, 244–255.
- Scheffer, S.J., Winkler, I.S. & Wiegmann, B.M. (2007) Phylogenetic relationships within the leaf-mining flies (Diptera: Agromyzidae) inferred from sequence data from multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 756–775.
- Spencer, K.A. (1966) Notes on the Neotropical Agromyzidae (Diptera). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 19, 142–150.
- Spencer, K.A. (1973) *Agromyzidae (Diptera) of economic importance*. Dr. W. Junk, N. V., The Hague, Series Entomologica, 9, 418 pp.
- Spencer, K.A. (1990) *Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 444 pp.
- Spencer, K.A. (1996) Family Agromyzidae. *In*: Evenhuis, N.L. (Ed.), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. (online version). Available from: <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/agromyzidae.html> (Accessed 12 September 2006).
- Spencer, K.A. & Stegmaier, C.E. (1973) *Arthropods of Florida (EUA) and Neighboring Land Areas. Agromyzidae of Florida (USA) with a Supplement on Species from the Caribbean*. Florida Department of Agriculture and consumer services, Florida, 203 pp.
- Spencer, K.A. & Steyskal, G.C. (1986) *Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United*

- States. U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook. n. 638. Washington, D.C., USA, 477 pp.
- Spencer, K.A., Martinez, M. & Etienne, J. (1992) Les Agromyzidae (Diptera) de Guadeloupe. *Annales de la Société Entomologique de France*, 28, 251–302.
- Valladares, G., Diaz, N. & de Santis, L. (1982). Tres notas sobre dípteros agromícidos de la República Argentina y sus himenópteros parasitoides (Insecta). *Revista de la Sociedad entomológica Argentina*, 41, 319–330.
- Ward, K. & Spaulding, D.F. (1993) Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49, 257–276.
- Zerbino, M.S. (2001) Mosquita del capitulo del girasol *Melanagromyza minimoides*, nueva plaga. *Agrociencia*, 5, 90–91.





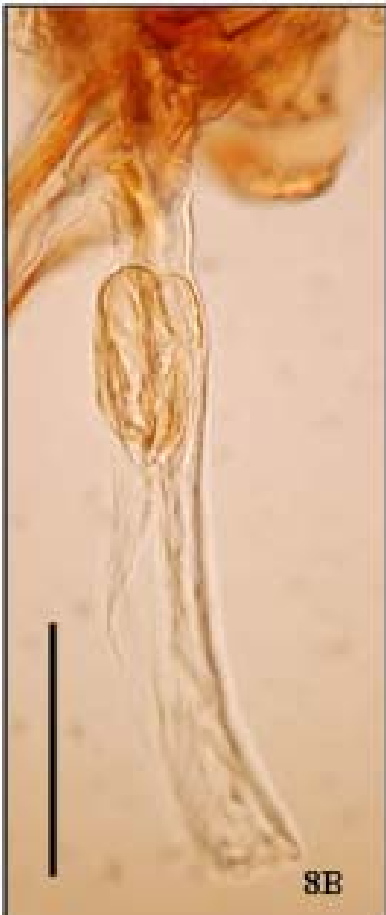
6



7



8A



8B



9A



9B

CAPÍTULO II : New species and new host-plant relationships of
Brazilian agromyzids

INTRODUCTION

Agromyzidae (Diptera: Cyclorrhapha) is a family of phytophagous flies with two subfamilies, the Agromyzinae and the Phytomyzinae (Spencer & Steyskal 1986), and approximately 2,870 known species. Its larvae feed and develop inside host-plant organs within leaves, stems, roots, flowers, or seeds (Spencer 1966; Scheffer *et al.* 2007; Braun *et al.* 2009). These larvae attack a broad variety of plant hosts, within more than 140 plant families representing all major terrestrial plant groups, with the exception of mosses and most gymnosperms (Spencer 1990; Benavent-Corai & Peydró 2005; Winkler *et al.* 2009).

Many species from this family are important crop pests as leafminers or seed eaters (Spencer 1973; Scheffer *et al.* 2000; Dempewolf 2004; Lambkin *et al.* 2008). Most of the pest species are polyphagous, yet this is not a common trait in the family; circa 95% of the known Agromyzidae are restricted to a single host tribe, genus or even species (Spencer 1990; Ward & Spaulding 1993; Braun *et al.* 2008). That is the case of flower-head feeding Brazilian Agromyzidae, most of which have hosts in only one tribe of Asteraceae (Braun *et al.* 2008; Braun *et al.* 2009).

In the Neotropical region, more than 160 genera of Asteraceae are hosts of Agromyzidae. Most of these flies use leaves or stems, but flower-head eaters also occur (Benavent-Corai *et al.* 2005). The flower-head eaters are represented in the subfamily Agromyzinae by several species of the genus *Melanogromyza* (Hendel). This is the only Agromyzinae genus that has flower-head eaters, while within the Phytomyzinae this feeding behavior is found in species of *Napomyza* and *Phytomyza* (Fallén).

The flower-head eaters are well represented in Brazil, with 13 described species that develop in more than 30 plant species of the Asteraceae, most of which are host-specific. So far, all of these species were described in *Melanogromyza* genus (Spencer & Stegmaier 1973; Braun *et al.* 2008; Braun *et al.* 2009). However Lewinsohn (1991), in coastal and mountainous areas, had already found individuals from the genus *Liriomyza* feeding in Asteraceae flower heads.

Here we describe five new species in *Calycomyza*, *Liriomyza*, *Melanogromyza* and *Ophiomyia* genera. For the first time flower-head feeding species are recorded in the genera *Ophiomyia* (Agromyzinae), *Calycomyza* and *Liriomyza* (Phytomyzinae).

MATERIALS AND METHODS

Insects were recorded in samples in different Brazilian physiognomies obtained from 1995 to 2009 in 13 counties in the states of Minas Gerais (5), Rio Grande do Sul (3), Rio de Janeiro (1), Santa Catarina (3) and São Paulo (1). The samples were collected by Adalberto J. Santos, Adriana M. Almeida, Alessandra P. Dornelles, Antonio Carlos C. Macedo, Érica P. Anseloni, Flávia Q. Batista, Joaquim C. Silva, Marcelo A. B. Lopes, Marcoandre Savaris, Mário Almeida-Neto, Paula Perre, Paulo Inácio Prado, Rosane Picon, Thomas M. Lewinsohn and Umberto Kubota.

In the laboratory, flower heads from each local population were kept separated in plastic containers covered with a mesh lid. Samples were checked for emerged adult insects at least once per week. Each sample was maintained for a period of two months or until no emergences stopped for at least two weeks.

Identification of many Agromyzidae species based solely on external characters is virtually impossible; the species are usually identified by the male genitalia (Spencer & Stegmaier 1973). Genitalia were placed in 10% KOH at room temperature overnight to remove soft tissue, then washed in 70% ethanol and dissected in Euparal.

Genitalia selected for reference were mounted on slides with Euparal and drawn with a camera lucida at 400X magnification. All other genitalia preparations were kept in glycerin in genitalia vials mounted on the pins beneath the specimens. Types are deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Terminology for morphology of male genitalia follows Spencer & Stegmaier (1973) and Spencer & Steyskal (1986).

Revised key to *Calycomyza*, *Liriomyza*, *Melanagromyza* and *Ophiomyia* species.

Added couplet to *Calycomyza* key (following on couplet 2 of Spencer & Stegmaier 1973)

2". Last section of vein M 3 + 4 at most 4 times length of penultimate: two upper orbital bristle; medium species; wing length 1.94 mm; flower-head eater.....*Calycomyza* sp. A.

Added couplet to *Liriomyza* key (following on couplet 6 of Spencer&Stegmaier 1973)

6” Femora yellow, flower-head eater.....*Liriomyza* sp. A.

Added couplet to *Melanagromyza* key (following on couplet 17 of Spencer&Steyskal 1986)

17” Long and fine epandrium gap as in Fig.8*Melanagromyza* sp. A.

17”” Falciform epandrium gap, aedeagus as in Fig 10, 11.
.....*Melanagromyza* sp. B.

Added couplet to *Ophiomyia* key (following on couplet 5 of Spencer&Stegmaier 1973)

5” Squamae fringe pale, gray; smaller species, wing length 1.4 to 1.73mm; flower-head eater.....*Ophiomyia* sp. A.

Taxonomy

***Calycomyza* sp. A**

(Figures 1, 2, 3, 4, 5)

Holotype: 1m# (G, PIC95206), BRAZIL, SANTA CATARINA: Bom Jardim da Serra, 28°20'09"S 49°37'71"W, 14.iv.2005 (various collectors), ex *Barrosoa betonicaeformis* (MZUSP).

Specimens examined: 1m#, 2f# (PIC95518), ex *Mikania hastatocordata*

Diagnosis

Base of antenna black, antenna yellow (Fig.1).

Description

Male adult: Wing length 1.94 mm. Squamae light yellow, margin light yellow and fringe white.

Head: Frons, face and lugune yellow, ocellar triangle black, palpus black. First and second antennal segment yellow, third antennal segment black. Orbits dark up to the upper orbital bristle (Fig. 1). Eye width 0.35 mm and frons width 0.21 mm slightly projecting above eye in profile; eye bare; seven orbital bristles, normally equal, straight orbital setulae. Two upper orbital bristles, four lower orbital bristles. Five minute reclined orbital setulae.

Thorax and abdomen: Mesonotum and scutellum dark brown. Notopleuron, anepisternum

and katepisternum dark brown with some yellow spots. Thorax length 0.97 mm. Pleuron bristles: one large and three small on notopleuron, one on anepisternum and two on katepisternum. Only one on postpronotum (Fig. 2)

Male genitalia: Aedeagus similar to that of the mining specie *Calycomyza prossima* (Frick) oval shaped sperm sac and circular distiphallus with a mild bulge in the distal portion as in Fig. 3 and 5. Epandrium with conspicuous patch of bristles typical of the genus, as in Fig. 3 and 4

Host plants/Biology: *Barrosoa betonicaeformis*, *Mikania hastatocordata* (Asteraceae: Eupatorieae), larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet is in honor of Dr. Angelo Pires do Prado.

Distribution: Bom Jardim da Serra - Santa Catarina (Brazil).

***Liriomyza* sp. A**

(Figures 6, 7)

Holotype: 1m# (PIC96071a) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, 29°03'18"S 50°05'98"W, 11.ii.1996 (various collectors), ex *Campovassouria cruciata* (MZUSP). **Paratype:** 1f# (PIC96071b), BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, 29°03'18"S 50°05'98"W, 11.ii.1996 (various collectors), ex *Campovassouria cruciata*.; 1m# (PIC96092a), 1f# (PIC96092b), BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, 29°03'18"S 50°05'98"W, 12.ii.1996 (various collectors), ex *Erigeron maximus*; 1f# (PIC96104), BRAZIL, SANTA CATARINA: Pericó, 29°09'11"S 49°41'32"W, 13.ii.1996 (various collectors), ex *Baccharis spicata*; 1m# (G, 27PF155), BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Passo Fundo, 28°14'74"S 52°21'05"W, 10.iv.2009 (collector, Marcoandre Savaris) ex *Baccharis spicata*; 1f# (PIC96199), BRAZIL, SANTA CATARINA: Urupema, 27°50'04"S 49°51'01"W, 12.ii.1996 (various collectors), ex *Vernonanthura catharinensis* (MZUSP).

Diagnosis

Small yellow species with brown spots (Fig. 6), wing length in male 1.23 to 1.70 mm.

Description

Male adult: Wing length 1.23 to 1.70 mm (n= 14, mean= 1.59 mm, sd= 0.14). Squamae

gray, margin grayish brown and fringe yellow.

Head: Head yellow brown. Eye width 0.23 to 0.29 mm (n= 10, mean= 0.26 mm, sd= 0.02) and frons width 0.12 to 0.21 mm (n=10, mean= 0.17 mm, sd= 0.03) not projecting above eye in profile; five orbital bristles, normally equal, orbital setulae proclinate inwards; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending slightly beyond level of lower ors; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent.

Torax and abdomen: Mesonotum shining brown, slightly shining particularly when viewed from rear. Torax length 0.67 to 0.88 mm (n=14, mean= 0.78 mm, sd= 0.06). Pleuron bristles: one on notopleuron, one on anepisternum and one on katepisternum. Only one large and three small on postpronotum (Fig. 6).

Male genitalia: Aedeagus as in Fig. 7. Surstylus with one strong bristle, as in Fig. 7.

Host plants/Biology: This specie is relatively generalistic in its host plant use, with five hosts in three Tribes: *Baccharis spicata* (Asteraceae: Astereae); *Erigeron maximus* (Asteraceae: Astereae), *Campovassouria cruciata*, *Mikania cordifolia* (Asteraceae: Eupatorieae); *Cyrtocymura scorpioides*, *Vernonanthura catharinensis* (Asteraceae: Vernonieae), larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet refers to the flower-head feeding habit.

Distribution: Camanducaia, Santana do Riacho - Minas Gerais; Cambará do Sul, Passo Fundo - Rio Grande do Sul; Bom Jardim da Serra, Pericó, Urupema - Santa Catarina (Brazil).

***Melanagromyza* sp. A**

(Figure 8)

Holotype: 1m# (PIC96090a) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul 29°03'78"S 50°06'09"W, 12.ii.1996 (various collectors), ex *Aspilia montevidensis* (MZUSP). **Paratype:** 1m# (13PF092) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL, Passo Fundo, 28°14'15"S 52°22'43"W, 08.iii.2009 (collector, Marcoandre Savaris), ex *Angelphytum oppositifolium*; 1m# (PIC996090b) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul 29°03'78"S 50°06'09"W, 12.ii.1996 (various collectors), ex *Aspilia montevidensis*; 1m# (PIC95240a) BRAZIL, SANTA CATARINA: Lages 27°55'51"S 50°03'95"W, 16.iv.1995 (various collectors), ex *Aspilia pascalioides*; 1m# (20PF120) BRAZIL, RIO GRANDE DO

SUL: Passo Fundo 28°12'.40"S 52°22'.19"W, 13.ii.2009 (collector, Marcoandre Savaris), ex *Verbesina sordescens*; 1m# (11PF081) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Passo Fundo, 28°13'49"S 52°24'96"W, 27.iii.2009 (collector, Marcoandre Savaris), ex *Viguiera anchusaefolia*; 1m# (PIC96145d) BRAZIL, SANTA CATARINA: Bom Jardim da Serra 28°19'16"S 49°37'18"W, 16.iv.1995 (various collectors), ex *Viguiera* sp.; 1m# (PIC96209) BRAZIL, SANTA CATARINA: Lages 27°56'91"S 49°56'21"W, 17.ii.1996 (various collectors), ex *Viguiera* sp. (MZUSP).

Diagnosis

Large coppery species, wing length in male 2.18 to 2.30 mm. Long and fine epandrium gap (Fig. 8)

Description

Male adult: Wing length 2.18 to 2.30 mm (n= 8, mean= 2.25 mm, sd=0.04). Squamae, margin and fringe faded brown.

Head: Head brown. Eye width 0.43 to 0.47 mm (n= 8, mean= 0.46 mm, sd= 0.01) and frons width 0.25 to 0.29 mm (n=8, mean= 0.27 mm, sd= 0.01) not projecting above eye in profile; six orbital bristles, normally equal, orbital setulae in two rows, inner proclinate and outer reclinate; ocellar triangle medium, moderately shining, apex extending up to end of upper setulae; gena one-sixth vertical height of eye; eyes with a small pilosity; arista only minutely pubescent.

Torax and abdomen: Mesonotum shining black and abdomen coppery. Torax length 1.16 to 1.23 mm (n=8, mean= 1.20 mm, sd= 0.02). Pleuron bristles: three on notopleuron, one on anepisternum and one on katepisternum. Only one on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus and epandrium as in Fig. 8. Is very characteristic the long and thin epandrium gap (Fig. 8).

Host plants/Biology: *Angelphytum oppositifolium*, *Aspilia cylindrocephala*, *A. montevidensis*, *A. pascalioides*, *Verbesina sordescens*, *Verbesina subcordata*, *Viguiera anchusaefolia*, *Zexmenia oppositifolia* (Asteraceae: Heliantheae) larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet refers to the epandrium gap form.

Distribution: Joaquim Felício, Santana do Riacho – Minas Gerais; Cambará do Sul, Passo Fundo - Rio Grande do Sul; Bom Jardim da Serra, Lages, Pericó – Santa Catarina (Brazil).

***Melanagromyza* sp. B**

(Figures 9, 10, 11)

Holotype: 1m# (PIC96629c), BRAZIL, MINAS GERAIS: Joaquim Felício 17°43'65"S 44°11'03"W, 03.ix.1996 (various collectors), ex *Aspilia* sp. (MZUSP). **Paratype:** 1f# (PIC96629a), BRAZIL, MINAS GERAIS: Joaquim Felício 17°43'65"S 44°11'03"W, 03.ix.1996 (various collectors), ex *Aspilia* sp.; 1m# (PIC96726), BRAZIL, MINAS GERAIS: Diamantina 18°18'07"S 43°49'84"W, 08.ix.1996 (various collectors), ex *Aspilia tomentosa*; 1m# (01PF001) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Passo Fundo, 28°13'58"S 52°24'96"W, 27.iii.2009 (collector, Marcoandre Savaris), ex *Aspilia montevidensis*; 1m# (G, 19PF113) BRAZIL, RIO GRANDE DO SUL: Passo Fundo 28°13'42"S 52°23'58"W, 13.ii.2009 (collector, Marcoandre Savaris) ex *Porophyllum ruderale* (MZUSP).

Description

Male adult: Wing length 2.1 to 2.15 mm (n= 5, mean= 2.13 mm, sd=0.02). Squamae and margin dark brown, fringe brown.

Head: Head dark brown. Eye width 0.45 to 0.49 mm (n= 5, mean= 0.47 mm, sd= 0.02) and frons width 0.27 to 0.28 mm (n=5, mean= 0.275 mm, sd= 0.01) not projecting above eye in profile; six orbital bristles, orbital setulae in two rows, inner proclinate and outer reclinate; ocellar triangle medium, moderately shining, apex extending up to end of upper setulae; gena one-sixth vertical height of eye; eyes with small pilosity; arista only minutely pubescent.

Torax and abdomen: Mesonotum dark brown. Torax length 0.99 to 1.01 mm (n=5, mean= 0.1 mm, sd= 0.01). Pleuron bristles: one on notopleuron, one on anepistenum and one on katapisternum. Only one on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus with a little resemble to *Melanagromyza neotropica*, as in Fig. 10 and 11. Epandrium as in Fig. 9.

Host plants/Biology: *Aspilia montevidensis*, *A. tomentosa* and *Calea elongata* (Asteraceae: Heliantheae), *Porophyllum ruderale* (Asteraceae: Tageteae) larva feeding and pupating in seed head.

Etymology: The specific epithet name is derived from the elegant aedeagus shape.

Distribution: Diamantina, Joaquim Felício - Minas Gerais; Passo Fundo - Rio Grande do Sul (Brazil).

***Ophyomyia* sp. A**

(Figures 12, 13, 14)

Holotype: 1m# (G, B10706), BRAZIL, SÃO PAULO: Campinas 22°49'25"S 47°04'16"W, 06.ix.2005 (various collectors), ex *Gnaphalium spicatum* (MZUSP).

Paratype: 1m# (B10703), BRAZIL, SÃO PAULO: Campinas 22°49'25"S 47°04'16"W, 06.ix.2005 (various collectors), ex *Gnaphalium spicatum*; 1m# (B20601), BRAZIL, SÃO PAULO: Campinas 22°49'25"S 47°04'16"W, 12.ix.2005 (various collectors), ex *Gnaphalium spicatum*; 1m# (PIC98151), BRAZIL, RIO DE JANEIRO: Resende 22°19'78"S 44°36'08"W, 08.v.1998 (various collectors), ex *Ageratum fastigiatum* (MZUSP).

Description

Male adult: Wing length 1.40 to 1.73 mm (n= 12, mean= 1.61 mm, sd= 0.09). Squamae brown margin light gray and fringe gray.

Head: Head shining black. Eye width 0.33 to 0.37 mm (n= 12, mean= 0.35 mm, sd= 0.01) and frons width 0.19 to 0.24 mm (n=12, mean= 0.21 mm, sd= 0.02) not projecting above eye in profile; five orbital bristles, orbital setulae reclinate; ocellar triangle large, moderately shining, apex extending slightly beyond level of lower ors; gena one-sixth vertical height of eye; eyes bare in both sexes; arista only minutely pubescent. Conspicuous facial keel (Fig. 12).

Torax and abdomen: Mesonotum blackish, slightly shining particularly when viewed from rear, abdomen black. Torax length 0.75 to 0.81 mm (n=10, mean= 0.78 mm, sd= 0.03). Pleuron bristles: two on notopleuron, one on anepistenum and one on katepisternum. Only one on postpronotum.

Male genitalia: Aedeagus as in Fig. 14. Epandrium as in Fig. 13.

Host plants/Biology: *Ageratum fastigiatum* (Asteraceae: Eupatorieae), *Gnaphalium spicatum* (Asteraceae: Gnaphalieae).

Etymology: A reference to the flower-head feeding habit of the larvae.

Distribution: Resende - Rio de Janeiro; Campinas - São Paulo (Brazil).

DISCUSSION

With regard to feeding habit, the genera *Ophiomyia* and *Melanagromyza* (subfamily Agromyzinae) were reported until now as feeding in leaves, stems or flower heads (or seeds), while the genera *Calycomyza* and *Liriomyza* (subfamily Phytomyzinae) were only known as leaf miners (Scheffer *et al.* 2007). *Ophiomyia* and *Melanagromyza* are sister genera whose larvae are mostly stem or root-borers (Fig. 15); for both genera, the Asteraceae is the major host family, representing respectively 32% and 37% of all known host species. The Asteraceae are also the single major host family of *Calycomyza* (47% of known species) and *Liriomyza* (38%); since, in both, leaf-mining is prevalent, we conjecture that flower-head feeding is a derived habit that arose independently in these not closely related genera (Scheffer *et al.* 2007).

The new feeding habit here recorded for *Calycomyza* and *Liriomyza* is well-established. Since our studies concentrated on this particular habit by field-collecting flower heads and rearing out all studied adults.

Agromyzidae host shifts and dietary specialization have been broadly associated with diversification and differentiation in host use by this group (Kulp 1968; Spencer 1990; Scheffer & Wiegmann 2000). It is easy to envisage the appearance of a new feeding habit within the Agromyzidae, associated with the possibility of host confusion by females as a possible way to host shifts (Larsson & Ekbom 1995). These shifts, when successful, would be followed by a strong selective pressure leading to a rapid change in feeding habit (Spencer 1973, 1990). According to Scheffer *et al.* (2007), flower head feeding is a derived habit that probably arose on different occasions within the Agromyzidae. This may happen as an organ shift within the same host species and, thereafter, open up opportunities for the inclusion or transfer to other hosts.

REFERENCES

- Benavent-Corai, M. & Peydró, J.R. (2005) Catalogue of the hosts-plants of the world Agromyzidae (Diptera), *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura*, 37 (Suppl.), 1–97.
- Braun, M.R., Almeida-Neto, M., Loyola, R.D., Prado, A.P. & Lewinsohn, T.M. (2008) New host-plant records for Neotropical agromyzids (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae flower heads. *Neotropical Entomology*, 37, 97-99.
- Braun, M. R., Prado, A.P. & Lewinsohn, T.M. (2009) New species of Neotropical *Melanagromyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae flower heads. *Zootaxa* 2279:51-59.
- Dempewolf, M. (2004) Arthropods of Economic Importance – Agromyzidae of the World (CD-ROM). ETI, University of Amsterdam, Amsterdam, Netherlands.
- Kulp, L. A. (1968) The taxonomic status of dipterous holly leaf miners (Diptera: Agromyzidae). University of Maryland Agric. Exp. Stat. Bull A 155: 1-42.
- Lambkin, C.L., Fayed, A., Manchester, C., La Salle, J., Scheffer, S.J. & Yeates, D.K. (2008) Plant hosts and parasitoid associations of leaf mining flies (Diptera: Agromyzidae) in the Canberra region of Australia. *Australian Journal of Entomology* 47:13-19.
- Larsson, S. & Ekbom, B. (1995) Oviposition Mistakes in Herbivorous Insects: Confusion or a Step Towards a New Host Plant? *Oikos* 72: 155-160.
- Lewinsohn, T. M. (1991) Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a case study on tropical 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*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 525-560.
- Scheffer, S.J. & Wiegmann, B.M. (2000) Molecular phylogenetics of the holly leafminers (Diptera: Agromyzidae: Phytomyza): species limits, speciation, and dietary specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17, 244–255.
- Scheffer, S.J., Winkler, I.S. & Wiegmann, B.M. (2007) Phylogenetic relationships within the leaf-mining flies (Diptera: Agromyzidae) inferred from sequence data from multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 756-775.
- Spencer, K.A. (1966) Notes on the Neotropical Agromyzidae (Diptera). *Papeis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 19, 142-150.

- Spencer, K.A. (1973) *Agromyzidae (Diptera) of economic importance*. Dr. W. Junk B. V. The Hague, Serie Entomologica, 418 pp.
- Spencer, K.A. (1990) *Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 444 pp.
- Spencer, K.A. & Stegmaier, C.E. (1973) *Arthropods of Florida (EUA) and Neighboring Land Areas. Agromyzidae of Florida (USA) with a Supplement on Species from the Caribbean*. Florida Department of Agriculture and consumer services, Florida, 203 pp.
- Spencer, K.A. & Steyskal, G.C. (1986) *Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States*. U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook. n. 638. Washington, E.U.A, 477 pp.
- Ward, K. & Spaulding, D.F. (1993) Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49, 257–276.
- Winkler, I.S., Scheffer, S.J. & Mitter, C. (2009). Molecular phylogeny and systematics of leaf-mining flies(Diptera: Agromyzidae): delimitation of *Phytomyza* Fallén sensu lato and included species groups, with new insights on morphological and host-use evolution. *Systematic Entomology* 34: 260–292.

Legends of illustrations

FIGURE 1-5: *Calycomyza* sp. A. **1**, face and antennae. **2**, male adult. **3**, male genitalia. **4**, epandrium. **5**, aedeagus.

FIGURE 6-7: *Liriomyza* sp. A. **6**, male adult. **7**, male genitalia.

FIGURE 8: *Melanagromyza* sp. A. male genitalia.

FIGURE 9-11: *Melanagromyza* sp. B. **9**, epandrium. **10**, aedeagus, frontal view. **11**, aedeagus, side view.

FIGURE 12-14: *Ophyomyia* sp. A. **12**, facial keel in male adult. **13**, epandrium. **14**, aedeagus.

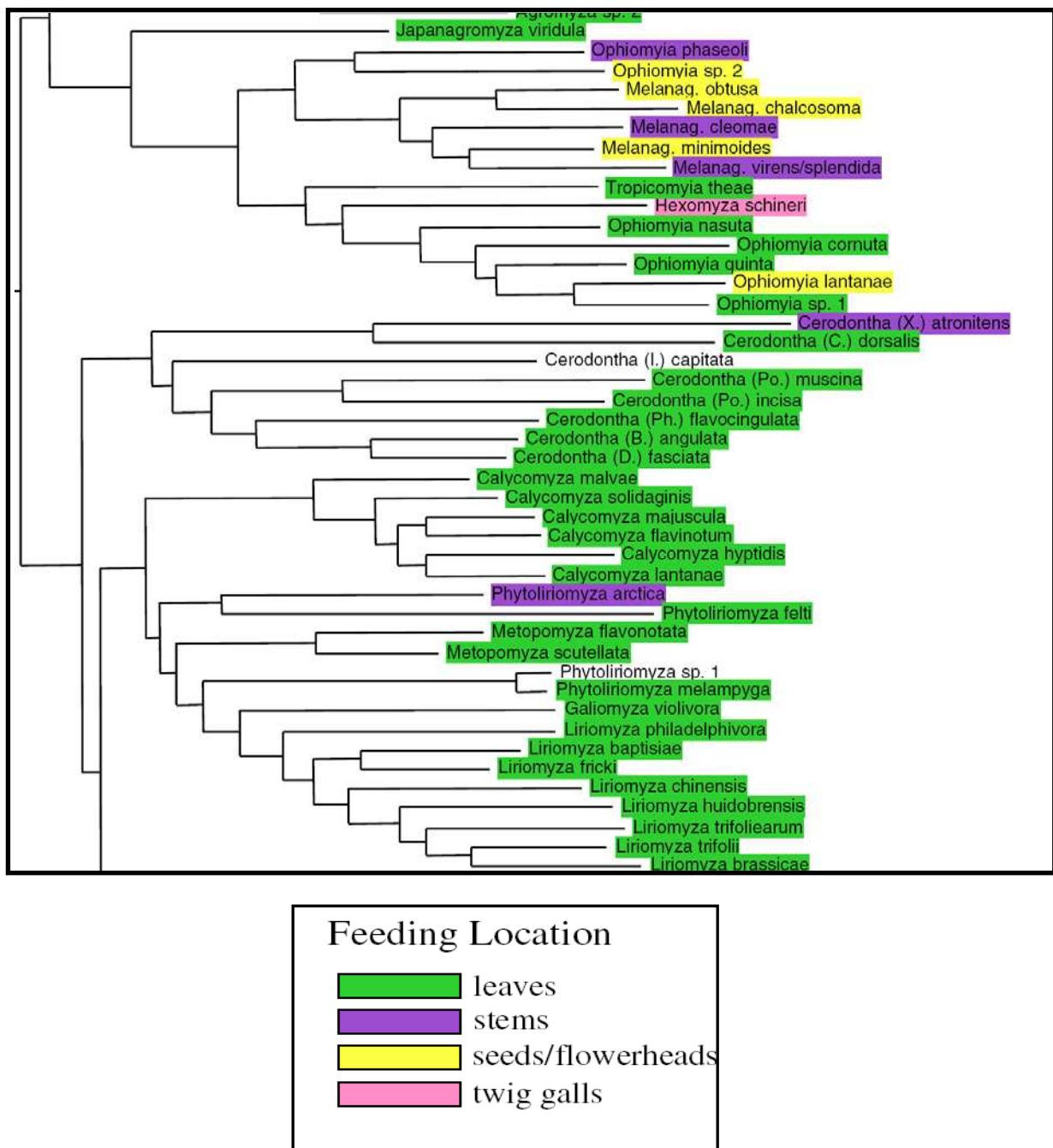
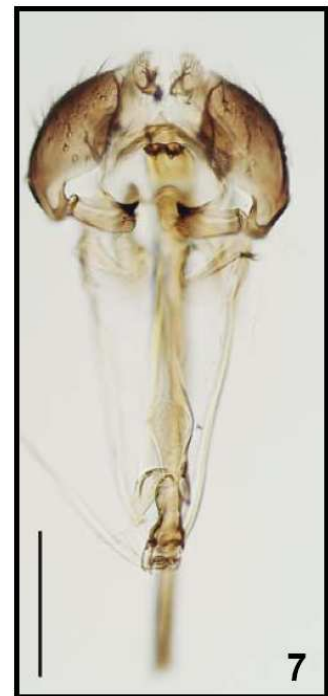
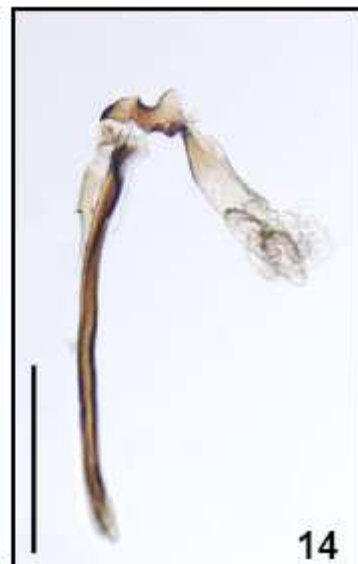
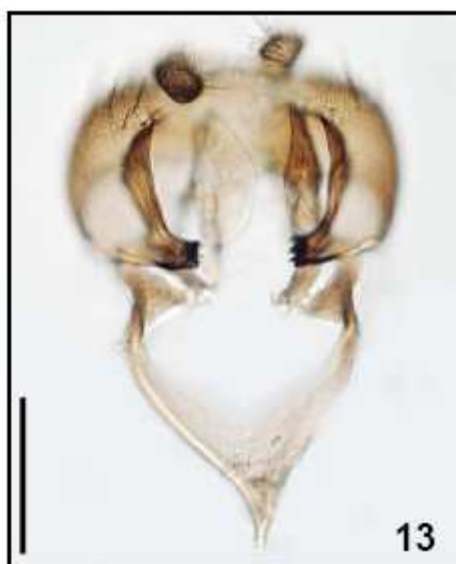


FIGURE 15: Bayesian phylogram indicating branch lengths and feeding location of larval stage for species with known larval habits (Adapted form Scheffer *et al.* 2007).





CAPÍTULO III: Estrutura das interações entre *Melanagromyza* e suas plantas hospedeiras

INTRODUÇÃO

As interações entre insetos fitófagos e suas plantas hospedeiras representam uma das áreas de amplo interesse em estudos de ecologia aplicada e evolutiva por envolver os grupos de maior diversidade e abundância. Apesar disso, essas interações são muito especializadas, ou seja, grande parte dos insetos herbívoros consome poucas espécies de plantas ou com plantas filogeneticamente relacionadas (Novotny *et al.* 2002; Dyer *et al.* 2007; Skoracka *et al.* 2010). Dada sua importância, a estrutura dessas interações tem sido investigada, juntamente com a estrutura de interações entre comunidades de mutualistas, como polinizadores e dispersores de sementes. Recentemente, Lewinsohn & Loyola (2006) propuseram uma abordagem para estudo e detecção de diferentes estruturas nessas redes de interações. Ao observar uma rede de interações como uma matriz com os animais nas linhas e as plantas nas colunas (ou vice-versa), cada célula representa uma interação possível, e a distribuição das interações que ocorrem nessa matriz configura diferentes padrões.

Os principais padrões propostos são gradientes, aninhamento e compartimentalização. Gradientes ocorrem quando as espécies são substituídas sequencialmente, gerando um padrão de interações em que apenas a região em torno da diagonal principal é ocupada por interações. Esse tipo de padrão é comum em dados de ocorrência de espécies entre locais, mas muito menos observado em redes de interação entre insetos e plantas. O aninhamento, por outro lado, ocorre quando, ao ordenar as linhas e colunas em ordem decrescente do número de interações, estas se concentram acima da diagonal secundária. Esse padrão foi detectado em muitos sistemas de interação, principalmente em redes mutualísticas, como redes de polinizadores ou dispersores com as respectivas plantas. A compartimentalização é observada quando há subgrupos que interagem preferencialmente dentro da rede. Esse tipo de estrutura é a mais observada em redes especializadas, como aquelas que ocorrem entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras (Lewinsohn & Prado 2006).

A formação de compartimentos é esperada nessas redes, dado que a grande maioria das espécies de insetos fitófagos se alimenta de poucas espécies de plantas, geralmente pertencentes ao mesmo gênero ou família (Fox & Morrow 1981; Bolnick *et al.* 2003; Magalhães *et al.* 2007). Além disso, diferentes hipóteses atribuem à troca de planta hospedeira e consequente diversificação um papel importante na geração da grande diversidade de insetos fitófagos (Strong *et al.* 1984; Farrell 1998). Em um contexto de co-especiação como o descrito acima, seria esperado que os compartimentos formados na rede de interações fossem constituídos de espécies aparentadas – tanto nas plantas como nos animais.

A especialização em herbívoros endófagos, que passam parte de seu desenvolvimento dentro de estruturas da planta hospedeira, tende a ser ainda maior, pois o inseto fica mais exposto às defesas químicas e físicas da planta (Mattson *et al.* 1988; Cornell 1989; Gaston *et al.* 1992). Insetos minadores de folhas e endófagos de capítulos da família Agromyzidae representam bem esse panorama de interação, em que grande parte das espécies está relacionada a poucas espécies de plantas hospedeiras (Spencer 1966; Spencer & Stegmaier 1973; Braun *et al.* 2009/Capítulo I) (Anexo 1 e 2).

Endófagos de capítulos de plantas da família Asteraceae são especialmente interessantes por apresentarem associações praticamente restritas a esta família, a qual é representada por cerca de 23.000 espécies distribuídas por quase todos os ambientes e continentes (Barroso 1986; Bremer 1994). A inflorescência típica desta família oferece às larvas desses insetos alimento (seiva, flores, óvulos e fruto) concentrado em um sítio protegido (Lewinsohn 1988; Abrahamson & Weis 1997). Em cerrados do Estado de São Paulo já foram encontradas cerca de 140 espécies de Coleoptera, Lepidoptera e Diptera utilizando 71 espécies de Asteraceae (Almeida-Neto 2006). Dentre os dípteros, a família Agromyzidae é representada por espécies nos gêneros *Calycomyza*, *Liriomyza*, *Ophiomyia* e *Melanagromyza*. O gênero *Melanagromyza*, além de ser o segundo maior gênero da família, é o mais diversificado em capítulos de asteráceas, com 15 espécies associadas a mais de 100 espécies de hospedeiras no Brasil.

As espécies de Agromyzidae apresentam pouca variação na morfologia externa entre espécies co-genéricas e até entre espécies de gêneros filogeneticamente próximos. A identificação dessas espécies é feita usualmente com base nas variações morfológicas do aparelho reprodutivo masculino (edeago) (Spencer 1969). Por esse motivo, no atual trabalho foi utilizada a variação da morfologia do edeago dessas espécies como indicativo das relações filogenéticas entre elas.

OBJETIVO

As questões investigadas nesse trabalho foram:

Qual a estrutura das interações entre espécies de *Melanagromyza* e suas plantas hospedeiras?
Espécies morfológicamente mais semelhantes utilizam plantas filogeneticamente mais próximas?
Plantas utilizadas pela mesma espécie de herbívoro são aparentadas?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e identificação

Os insetos foram obtidos a partir da amostragem dos capítulos de suas plantas hospedeiras em diferentes fisionomias vegetais brasileiras, realizadas de 1995 até 2009, em 13 municípios nos Estados de Minas Gerais (5), Rio Grande do Sul (3), Rio de Janeiro (1), Santa Catarina (3) e São Paulo (1).

A cada coleta, capítulos de asteráceas foram mantidos em laboratório para a obtenção de indivíduos adultos. Apenas capítulos maduros foram coletados e armazenados em recipientes de PVC transparentes, com boca larga e tampa de tela para permitir a ventilação. A criação de adultos foi mantida em laboratório por no mínimo dois meses, período limite para emergência dos adultos.

Para a identificação dos adultos criados a partir dos capítulos coletados, foi realizada a dissecação da genitália de todos os indivíduos machos, conforme o procedimento usual para este grupo (A. P. Prado, comunicação pessoal). O abdome é retirado e mantido por até 16 horas em solução de KOH (10%) a frio, e em seguida lavado em álcool 70%. A região do epândrio é retirada do pós-abdome e os edeagos são dispostos em lâminas, montados em Euparal com calços de vidro sob a lamínula quando necessário, e examinados em microscopia ótica simples e de interferência, em aumento de 400 vezes, sendo documentados em desenho e fotografia digital (v. capítulos anteriores).

Agrupamento

O agrupamento dos insetos foi realizado de acordo com as semelhanças no aparelho reprodutor masculino (edeago) das espécies. As 15 espécies do gênero *Melanagomyza* encontradas foram agrupadas em dois grupos e cinco subgrupos (Tab. 1).

A separação das espécies em grupos e subgrupos morfológicos foi baseada nas seguintes características:

Grupo 1: Distifalo mais longo que largo, com ápice agudo e com membrana curta. **Subgrupo 1:** distifalo afilado; **subgrupo 2:** distifalo retangular.

Grupo 2: Distifalo oval ou retangular, com membrana longa. **Subgrupo 1:** distifalo retangular; **subgrupo 2:** distifalo oval; **subgrupo 3:** distifalo de retangular a quadrado, com membrana longa.

TABELA1. Grupos e subgrupos de *Melanagromyza* de acordo as semelhanças da morfologia do edeago.

Espécie	Grupo	Subgrupo
<i>M. aculeata</i>	1	1
<i>M. elegans</i>	1	1
<i>M. erecthitidis</i>	1	1
<i>M. neotropica</i>	1	1
<i>M. chaptaliae</i>	1	2
<i>M. floris</i>	1	2
<i>M. wedelieae</i>	1	2
<i>M. bidentis</i>	2	1
<i>M. minima</i>	2	1
<i>M. minimoides</i>	2	1
<i>M. lanciformis</i>	2	2
<i>M. longomembranacea</i>	2	2
<i>M. multivora</i>	2	2
<i>M. falciformis</i>	2	3
<i>M. vernoniaevora</i>	2	3

Análise

A partir dos indivíduos analisados, construímos uma rede de interações quantitativa entre as 15 espécies de *Melanagromyza* e suas plantas hospedeiras. Para avaliar a estrutura de interações dessa rede, esta foi testada para a existência de aninhamento e compartimentalização das interações, empregando os procedimentos indicados por Lewinsohn *et al.* (2006).

A detecção de compartimentalização foi feita realizando primeiramente uma Análise de Correspondência (CA; –PCOrd v.6, McCune & Mefford 2011) da matriz qualitativa de ocorrência das espécies de *Melanagromyza* nas diferentes plantas hospedeiras. Os valores de cada espécie no primeiro eixo da CA foram utilizados para reordenar as linhas e colunas da matriz de interações. Essa matriz reordenada foi inspecionada para a existência de subgrupos com interações preferenciais.

A detecção de aninhamento foi feita reordenando as linhas e colunas da matriz de interações em ordem decrescente para o número de espécies com as quais cada espécie de planta ou inseto interage. A matriz resultante foi inspecionada para uma concentração de interações ocorrendo acima da diagonal secundária. Em seguida, foi calculada a métrica de aninhamento NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008), cuja significância foi avaliada contra randomizações com um modelo que dá igual probabilidade *a priori* à ocorrência de interação a todas as combinações de espécies de plantas e insetos. Este algoritmo é tido como adequado para matrizes de interações, embora isto ainda demande pesquisa adicional (Ulrich *et al.* 2009). A métrica NODF considera cada associação como um evento binário; também foi calculada a sua versão quantitativa WNODF, que pondera as associações pela sua frequência. Estas análises foram realizadas no programa NODF 1.0 (Ulrich 2010), usando 1.000 randomizações.

Para testar o efeito do parentesco, tanto entre plantas como entre herbívoros, nas interações, realizamos uma Análise de Agregação Bidirecional (Two-Way Cluster Analysis) no programa PCOrd v.6 (McCune & Mefford (2011) a partir da matriz de interações. A medida de similaridade utilizada para formar os grupos foi a distância relativa de Sorensen, e a média dos grupos foi utilizada para determinar a distância. Os padrões de agrupamento obtidos foram comparados com medidas de parentesco das espécies. Para os herbívoros, os grupos formados com base na morfologia do edeago foram comparados com o agrupamento obtido na análise de agrupamento bidirecional. Para as plantas, o agrupamento obtido nessa mesma análise foi comparado com os diferentes níveis taxonômicos – gêneros, subtribos e tribos.

RESULTADOS

Produzimos uma rede de interações com 15 espécies de *Melanagromyza* e 115 espécies de Asteraceae. As espécies de *Melanagromyza* estudadas se alimentam de 38 gêneros, pertencentes a 6 tribos. A estrutura de interações dessa rede possui um padrão claramente compartimentalizado, como demonstrado pela ordenação dessa rede a partir dos valores do primeiro eixo da Análise de Correspondência (Fig. 1A). Nessa figura, podemos perceber um agrupamento das interações, com subconjuntos das espécies interagindo preferencialmente. Na matriz reorganizada para aninhamento, pode-se detectar este padrão (Fig. 1B). O aninhamento significativo da rede de interações é confirmado estatisticamente tanto na versão binária (NODF

= 11,26; $p < 0,001$), como na quantitativa que considera o número de indivíduos de *Melanagromyza* criados de cada planta hospedeira (WNODF = 4.,08, $p < 0.001$).

Quanto à relação entre o parentesco e a estrutura da rede de interações, observamos resultados diferentes para os insetos e as plantas. A classificação das espécies de *Melanagromyza* quanto à sua morfologia reprodutiva não mostrou qualquer relação com os grupos de herbívoros formados a partir da análise de agrupamento bidirecional. Isso fica evidente na Fig. 2, em que podemos observar que o dendrograma dos insetos herbívoros a partir de sua alimentação não possuiu relação com os grupos estabelecidos *a priori* com base em sua morfologia genital.

Por outro lado, para as plantas, observamos forte concordância entre a classificação taxonômica das espécies e os grupos formados a partir da análise de agrupamento bidirecional. Como observado na Fig. 2 (com o auxílio do Apêndice 1 e 2), o dendrograma das plantas, gerado a partir das espécies de herbívoros que as utilizam, resgata boa parte das relações taxonômicas entre as espécies.

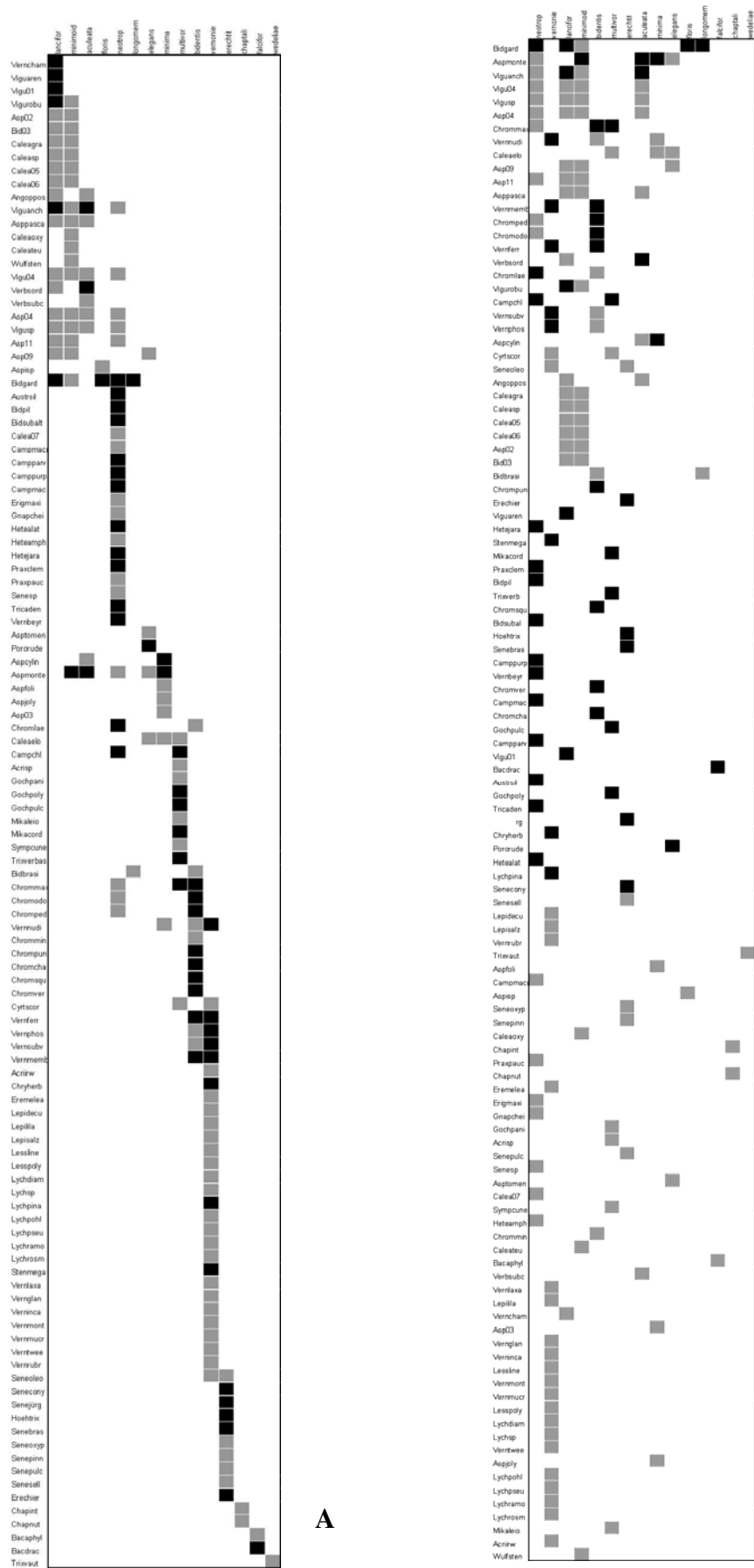


FIGURA 1. Matrizes de interação entre 15 espécies de *Melanagromyza* endófagos de capítulos de Asteraceae e as suas 115 espécies de planta hospedeira. Células em cinza representam interações observadas uma ou duas vezes, e células em preto representam interações observadas pelo menos três vezes. Linhas e colunas reordenadas de acordo com (A) os valores para as espécies no primeiro eixo de Análise de Correspondência, evidenciando o padrão de compartimentalização; (B) o número de interações de cada espécie, evidenciando o padrão de aninhamento.

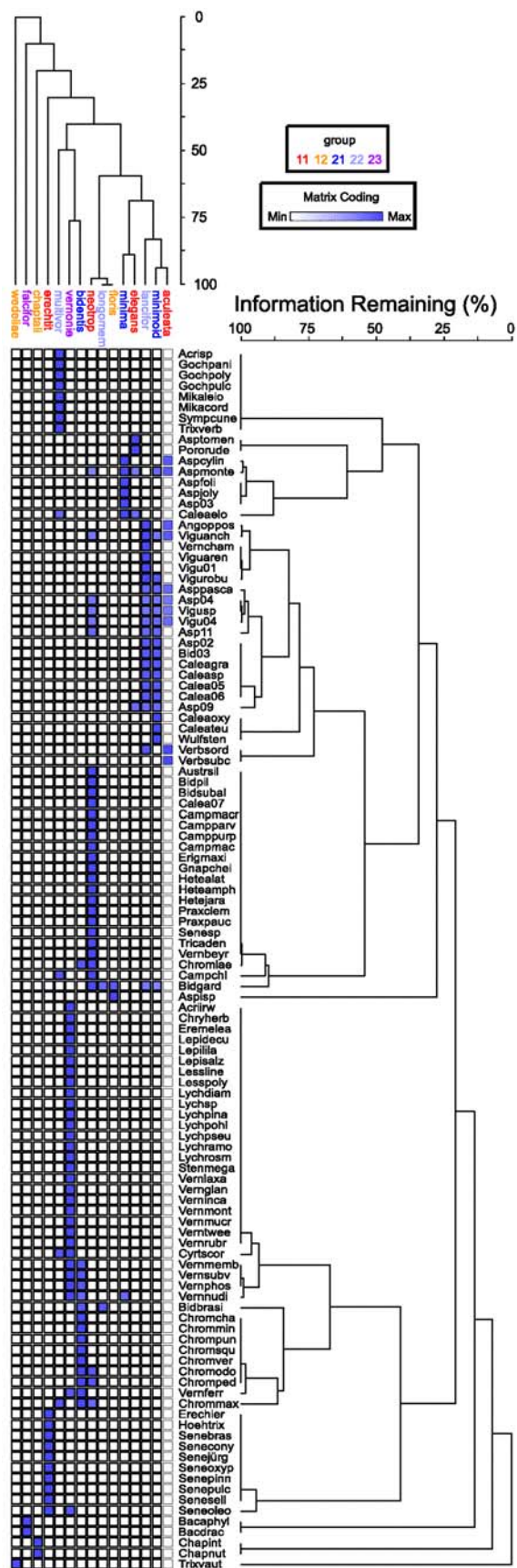


FIGURA 2: Resultados de análise de agrupamento bi-direcional da rede de interações entre 15 espécies de *Melanagromyza* endófagos de capítulos de Asteraceae e as suas 115 espécies de planta hospedeira. As colunas representam as espécies de *Melanagromyza*, com cores diferentes representando os grupos definidos pela morfologia do edeago. As linhas representam espécies de Asteraceae. As identidades das espécies de plantas e agromizídeos, juntamente com suas informações taxonômicas, estão disponíveis nos apêndices 1 e 2.

DISCUSSÃO

Neste trabalho caracterizamos a estrutura das interações entre agromizídeos endófagos de capítulos de Asteraceae e suas plantas hospedeiras na região neotropical, além de determinar a influência do parentesco entre as espécies de planta e de insetos nessa estrutura. Como observado para outros grupos de endófagos de capítulo de Asteraceae (Prado & Lewinsohn 2004), há um padrão compartimentalizado nessas interações. Além disto, foi demonstrado o aninhamento das associações entre asteráceas e agromizídeos, pelo alto valor tanto da métrica NODF como de sua versão quantitativa, WNODF (Almeida-Neto *et al.* 2008, Ulrich *et al.* 2009). A combinação de dois padrões – aninhamento e compartimentação - em matrizes de interação já foi reconhecida em estudos anteriores. De modo geral, os autores têm tratado tal combinação como uma simples mistura, sugerindo que os processos que produzem cada um são independentes e concorrem livremente para produzir qualquer padrão intermediário (Fortuna *et al.* 2010, Thébault & Fontaine 2010). Entretanto, uma outra possibilidade é que haja uma ordem hierárquica entre os padrões; mais precisamente, que a matriz de interações em que ambos são evidenciados, como no presente estudo, apresente compartimentos dentro dos quais as interações mostram-se aninhadas (Lewinsohn *et al.* 2006). Neste caso, os mecanismos que produzem cada padrão poderão ser igualmente hierarquizados, talvez operando em escalas distintas.

Contrariamente à expectativa inicial, não houve relação entre os compartimentos formados e o parentesco das espécies de herbívoros inferido a partir da morfologia de seus edeagos. Essa relação se deu, no entanto, para as espécies de planta, com grande parte dos grupos formados constituída de espécies do mesmo gênero ou sub-tribo. A seguir, discutiremos mais detalhadamente as consequências desses resultados para o conhecimento acerca do grupo, e no contexto da estrutura de redes de interações entre insetos fitófagos e plantas.

O padrão de interações compartimentalizado observado neste trabalho tem sido encontrado em redes de interação entre insetos herbívoros especializados e suas plantas hospedeiras (Prado & Lewinsohn 2004). Como cada espécie de herbívoro se alimenta de um grupo pequeno de plantas, geralmente aparentadas, essa limitação ao conjunto de plantas utilizadas é capaz de gerar padrões compartimentalizados. Esse tipo de estrutura era tradicionalmente atribuído à redes antagonísticas, enquanto um padrão aninhado seria observado preferencialmente em relações mutualísticas. Recentemente se propôs que a existência de padrões aninhados ou compartimentalizados pode ser mais relacionada ao nível de interdependência e “intimidade” (intimacy) a interação em questão, e não de acordo com sua natureza mutualística ou antagonística (Guimarães *et al.* 2007). Essa relação foi observada para os dois tipos de interação, tanto em redes mutualísticas entre formigas e plantas (Guimarães *et al.* 2007), como em diferentes guildas de herbívoros em florestas tropicais (Novotny *et al.* 2010). Isso sugere que no caso da interação observada neste trabalho também o fator fundamental gerando essa estrutura compartimentalizada é o fato de tratarem-se de insetos endófagos, que realizam o seu desenvolvimento dentro da planta. Esse tipo de estrutura tem sido associado a uma maior estabilidade presumida nessas redes de interação, tornando-as mais persistentes e resilientes a perturbações (Thébault & Fontaine 2010), retomando uma conclusão dos primeiros estudos de modelagem de redes tróficas artificiais, de que a compartimentação seria uma das alternativas que permitiriam a estabilidade e persistência de redes de maior diversidade (May 1973).

A formação de compartimentos nesse tipo de rede de interação pode se dar quando regras semelhantes determinam o conjunto de plantas utilizado por cada espécie de inseto (Prado & Lewinsohn 2004). Essa situação é bastante plausível no presente caso, já que todas as espécies pertencem ao gênero *Melanagromyza*. A questão principal que buscamos resolver foi determinar se a regra que determina esse uso de hospedeiras é influenciada pelo parentesco. A análise de agrupamento bidirecional nos permitiu detectar um uso preferencial de plantas aparentadas por parte das diferentes espécies de *Melanagromyza*, o que já pode responder pela compartimentalização observada. Por outro lado, espécies de herbívoros morfologicamente mais semelhantes, e por consequência provavelmente mais aparentadas, não foram observados em hospedeiras semelhantes. Podemos considerar duas hipóteses para esse padrão observado: primeiramente, a premissa de que a morfologia do edeago resgata satisfatoriamente as relações de parentesco dentro do gênero pode não se confirmar; segundo, a divergência entre espécies de *Melanagromyza* pode se dar por uma mudança relativamente drástica de planta hospedeira, em que

a nova hospedeira seria independente da hospedeira original (Spencer 1990; Scheffer *et al.* 2007). Discutiremos a seguir essas duas hipóteses mais detalhadamente.

A premissa de que a morfologia do edeago é um indicativo das relações filogenéticas remete ao fato de que essa característica tem sido tradicionalmente utilizada na taxonomia de espécies de agromizídeos. A delimitação de gêneros, realizada com base nesta estrutura genital, foi confirmada posteriormente em estudos de filogenia molecular (Scheffer *et al.* 2007). Além disso, a morfologia de estruturas está entre os caracteres com maior sinal filogenético. Assim, mesmo não testada, a hipótese de que o não agrupamento de espécies semelhantes decorra da ausência de sinal filogenético no edeago é pouco plausível. A segunda hipótese pressupõe que haja sinal filogenético na morfologia do edeago, e que portanto, a ausência de relação entre as hospedeiras utilizadas e a morfologia do edeago é resultado de mudanças no uso de hospedeiras em um ritmo rápido o suficiente para não deixar um sinal filogenético. Essa idéia é suportada pelo fato de que outras espécies de *Melanagromyza* têm um modo de alimentação bastante diferenciado, sendo na sua maioria minadores e brocadores. Spencer (1990) propôs que a especiação em Agromyzidae é rápida e se dá principalmente pela mudança de planta hospedeira ou modo de alimentação, o que está de acordo com os resultados observados no presente estudo e na hipótese proposta. Assim, apesar de não haver um padrão condizente com co-especiação ou diversificação reciprocamente associada entre os herbívoros e as plantas hospedeiras, estas devem exercer um papel determinante na história de vida e diversificação desse grupo.

REFERÊNCIAS

- Abrahamson, W.G. & Weis, A.E. (1997) *Evolutionary ecology across tree trophic levels. Goldenrods, gallmakers and natural enemies*. Princeton, Princeton University Press.
- Almeida-Neto, M. (2006) Efeito da degradação de habitat sobre a estrutura de interações entre plantas e insetos fitófagos. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
- Barroso, G. M. (1986) *Sistemática das Angiospermas do Brasil*. Vol. 3. Viçosa, Imprensa da Universidade Federal de Viçosa.
- Braun, M.R., Prado, A.P & Lewinsohn, T.M. (2009) New species of Neotropical *Melanagromyza* Hendel (Diptera: Agromyzidae) from Asteracea flower heads. *Zootaxa*, 2279, 51-59.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A, Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual speciation. *American Naturalist*, 161, 1–28
- Bremer, K. (1994) *Asteraceae: Cladistics and classification*. Timber Press, Portland, Oregon. 752pp.
- Cornell, H.V. (1989) Endophagous-ectophagous ratios and plant defence. *Evolutionary Ecology*, 3, 64-67.
- Dyer, L.A., Singer, M.S., Lill, J.T., Stireman, J.O., Gentry, G.L. & Marquis, R.J. (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448, 696–699.
- Farrell, B.D. (1998) ‘Inordinate fondness’ explained: why are there so many beetles? *Science*, 281, 555–559
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79, 811–817.
- Fox, L.R., Morrow, P.A. (1981) Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, 211, 887–893
- Gaston, K.J., Reavey, D. & Valladares, G.R. (1992) Intimacy and fidelity: internal and external feeding by the British microlepidoptera. *Ecological Entomology*, 17, 86- 88.
- Guimarães, P.R., Rico-Gray, V., Oliveira, P.S., Izzo, T.J., dos Reis, S.F. & Thompson, J.N. (2007) Interaction Intimacy Affects Structure and Coevolutionary Dynamics in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17, 1797:1803.

- Lewinsohn, T. M. (1988) Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de compostas. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- Lewinsohn, T.M., Loyola, R.D. & Prado, P.I. (2006) Matrizes, redes e ordenações: A detecção de estruturas em comunidades interativas. *Oecologia Brasiliensis*, 10, 90-104.
- Lewinsohn, T.M., Prado, P.I., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. (2006) Structure in plant-animal interactions assemblages. *Oikos*, 113, 174-184.
- Magalhães, S., Forbes, M.R., Skoracka, A., Osakabe, M., Chevillon, C. & McCoy, K. (2007) Host race formation in Acari. *Experimental and Applied Acarology*, 42, 225–238.
- Mattson, W.J., Lawrence, R.K., Haack, R.A., Herms, D.A. & Charles, P.J. (1988) Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. p. 3-38. In Mattson, W.J. & Bernard-Daga, C. *Mechanisms of woody plant defenses against insects. Search for pattern*. Springer, New York, EUA.
- May, R. M. (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. 256 pp.
- McCune, B. & M. Mefford (2011) *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Drozd, P. & Cizek, L. (2002) Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of Animal Ecology*, 71, 400–412
- Novotny, V., Miller, S.E., Bajé, J., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., Craft, K.J., Dem, F., Drew, R.A.I., Hulcr, J., Leps, J., Lewis, O.T., Pokon, R., Stewart, A.J.A., Samuelson, G.A. & Weiblen, G.D. (2010) Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant–herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1193–1203.
- Pillar, V.P. (2004) Tipos funcionais e a detecção de padrões em comunidades ecossistemas. Pp 73-90. In: A.S. Coelho; R.D. Loyola & M.B.G. Souza (eds.), *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. O Lutador, Belo Horizonte.
- Prado, P.I. & Lewinsohn, T.M. (2004) Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1168-1178.
- Scheffer, S.J. & Wiegmann, B.M. (2000) Molecular phylogenetics of the holly leafminers (Diptera: Agromyzidae: Phytomyza): species limits, speciation, and dietary specialization. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17, 244–255.

- Spencer, K.A. & Stegmaier C.E. (1973) *Arthropods of Flórida (EUA) and Neighboring Land Areas*, Vol. 7. *Agromyzidae of Flórida (EUA) with a Supplement on Species from the Caribbean, Flórida (EUA)*.
- Spencer, K. A. 1966. Notes on the Neotropical Agromyzidae (Diptera). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*. Secretaria da Agricultura. São Paulo, 19,142-150.
- Spencer, K.A., Martinez, M. & Etienne, J. (1992) Les Agromyzidae (Diptera) de Guadeloupe. *Annales de la Société Entomologique de France*, 28, 251-302.
- Spencer, K.A. (1990) *Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, T.R.E. (1984) *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific, Oxford p 313
- ter Braak, C.J.F. (1995) Ordination. Pp 91-173. In: R.H.G. Jongman; C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren; (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thébault, E. & Fontaine, C. (2010) Stability of Ecology Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science*, 329, 853-856.
- Pilar, V.P. (2004) Tipos funcionais e a detecção de padrões em comunidades ecossistemas. Pp 73-90. In: Coelho, A.S., Loyola, R.D. & Souza, M.B.G. (eds.), *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. O Lutador, Belo Horizonte.
- Skoracka, A., Smith, L., Oldfield, G., Cristofaro, M. & Amrine, J.W. (2010) Host-plant specificity and specialization in eriophytoid mites and their importance for the use of eriophytid mites as biocontrol agents of weeds. *Experimental and Applied Acarology*, 51, 93-113.
- ter Braak, C.J.F. (1995) Ordination. In: R.H.G. Jongman; C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren; (eds.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ulrich, W. (2010) NODF - a FORTRAN program for nestedness analysis. V. 1.0. Disponível em <http://www.home.umk.pl/~ulrichw/?Research:Software:NODF>.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., & Gotelli, N. J. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3-17.

APÊNDICE 1: Código e espécie dos insetos herbívoros da família Agromyzidae.

Código inseto	espécies
aculeata	<i>Melanagromyza aculeata</i>
bidentis	<i>Melanagromyza bidentis</i>
chaptalia	<i>Melanagromyza chaptaliae</i>
elegans	<i>Melanagromyza elegans</i>
erechitidis	<i>Melanagromyza erechitidis</i>
falciformis	<i>Melanagromyza falciformis</i>
floris	<i>Melanagromyza floris</i>
lanciformis	<i>Melanagromyza lanciformis</i>
longomembranaceae	<i>Melanagromyza longomembranaceae</i>
minima	<i>Melanagromyza minima</i>
minimoides	<i>Melanagromyza minimoides</i>
multivora	<i>Melanagromyza multivora</i>
neotropica	<i>Melanagromyza neotropica</i>
vernoniae	<i>Melanagromyza vernoniae</i>
wedeliae	<i>Melanagromyza wedeliae</i>

APÊNDICE 2: Código e espécie das plantas hospedeiras (Asteraceae) de *Melanagromyza* .

Código planta	Espécie	Código planta	Espécie
Acrisp	<i>Acritopappus indet.</i>	Heteamph	<i>Heterocondylus amphidictyus</i>
Acriirw	<i>Acritopappus irwinii</i>	Hetejara	<i>Heterocondylus jaraquense</i>
Angoppos	<i>Angelphytum oppositifolium</i>	Hoehtrix	<i>Hoehnephytum trioides</i>
Asptomen	<i>Aspilium aff. tomentosa</i>	Lepidecu	<i>Lepidaploa decumbens</i>
Aspcylind	<i>Aspilium cylindrocephala</i>	Lepilila	<i>Lepidaploa lilacina</i>
Aspfoli	<i>Aspilium foliacea</i>	Lepisalz	<i>Lepidaploa salzmännii</i>
Aspisp	<i>Aspilium indet.</i>	Lessline	<i>Lessingianthus linearis</i>
Aspjoly	<i>Aspilium jolyana</i>	Lesspoly	<i>Lessingianthus polyphyllus</i>
Aspmonte	<i>Aspilium montevidensis</i>	Lychdiam	<i>Lychnophora diamantina</i>
Asppasca	<i>Aspilium pascalioides</i>	Lychsp	<i>Lychnophora indet.</i>
Asp02	<i>Aspilium sp.02</i>	Lychpina	<i>Lychnophora pinaster</i>
Asp03	<i>Aspilium sp.03</i>	Lychpohl	<i>Lychnophora pohlii</i>
Asp04	<i>Aspilium sp.09</i>	Lychpseu	<i>Lychnophora pseudovillosissima</i>
Asp09	<i>Aspilium sp.09</i>	Lychramo	<i>Lychnophora ramosissima</i>
Asp11	<i>Aspilium sp.11</i>	Lychrosm	<i>Lychnophora rosmarinifolia</i>
Austrsil	<i>Austroeupeatorium silphifolium</i>	Mikaleio	<i>Mikania aff. leiolaena</i>
Bacaphyl	<i>Baccharis aphylla</i>	Mikacord	<i>Mikania cordifolia</i>
Bacdrac	<i>Baccharis dracunculifolia</i>	Pororude	<i>Porophyllum ruderales</i>
Bidbrasil	<i>Bidens brasiliensis</i>	Praxclem	<i>Praxelis clematidea</i>
Bidgard	<i>Bidens gardneri</i>	Praxpauc	<i>Praxelis pauciflora</i>
Bidpil	<i>Bidens sp.03</i>	Senebras	<i>Senecio brasiliensis</i>
Bid03	<i>Bidens subalternans</i>	Senecony	<i>Senecio conyzaeifolius</i>
Bidsubalt	<i>Bidens subalternans</i>	Senejürg	<i>Senecio jürgensenii</i>
Caleaelo	<i>Calea elongata</i>	Seneoleo	<i>Senecio oleosus</i>
Caleagra	<i>Calea graminifolia</i>	Seneoxyp	<i>Senecio oxyphyllus</i>
Caleasp	<i>Calea indet.</i>	Senepinn	<i>Senecio pinnatus</i>
Caleaoxy	<i>Calea oxylepis</i>	Senepulc	<i>Senecio pulcher</i>
Calea05	<i>Calea sp.05</i>	Senesp	<i>Senecio roxo-do-brejo</i>
Calea06	<i>Calea sp.06</i>	Senesell	<i>Senecio selloi</i>
Calea07	<i>Calea sp.07</i>	Stenmega	<i>Stenocephalum megapotamicum</i>
Caleateu	<i>Calea teucriifolia</i>	Sympcune	<i>Symphyopappus cuneatus</i>
Campchl	<i>Campuloclinium chlorolepis</i>	Tricaden	<i>Trichogoniopsis adenantha</i>
Campmacr	<i>Campuloclinium macrocephalum</i>	Trixvaut	<i>Trixis vauthieri</i>
Campparv	<i>Campuloclinium parvulum</i>	Trixverbasc	<i>Trixis verbasciformis</i>
Camppurp	<i>Campuloclinium purpurascens</i>	Verbsord	<i>Verbesina sordescens</i>
Campmac	<i>Campuloclinium macrocephalum</i>	Verbsubc	<i>Verbesina subcordata</i>
Chapint	<i>Chaptalia integerrima</i>	Vernlaxa	<i>Vernonanthura aff. laxa</i>
Chapnut	<i>Chaptalia nutans</i>	Vernbeyr	<i>Vernonanthura beyrichi</i>
Chromcha	<i>Chromolaena chaseae</i>	Verncham	<i>Vernonanthura chamaedrys</i>
Chromlae	<i>Chromolaena laevigata</i>	Vernferr	<i>Vernonanthura ferruginea</i>
Chrommax	<i>Chromolaena maximiliani</i>	Vernglan	<i>Vernonanthura glanduloso-dentata</i>
Chrommin	<i>Chromolaena minasgeraesensis</i>	Verninca	<i>Vernonanthura incana</i>
Chromodo	<i>Chromolaena odorata</i>	Vernmemb	<i>Vernonanthura membranacea</i>
Chromped	<i>Chromolaena pedunculosa</i>	Vernmont	<i>Vernonanthura montevidensis</i>
Chrompun	<i>Chromolaena pungens</i>	Vernmucr	<i>Vernonanthura mucronulata</i>
Chromsqu	<i>Chromolaena squalida</i>	Vernnudi	<i>Vernonanthura nudiflora</i>
Chromver	<i>Chromolaena verbenacea</i>	Vernphos	<i>Vernonanthura phosphorica</i>
Chryherb	<i>Chrysolaena herbacea</i>	Vernsubv	<i>Vernonanthura subverticillata</i>
Cyrtscor	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	Verntwee	<i>Vernonanthura tweediana</i>
Erechier	<i>Erechtites hieracifolia</i>	Vernrubr	<i>Vernonia rubricaulis</i>
Eremelea	<i>Eremanthus eleagnus</i>	Viguanch	<i>Viguiera anchusaefolia</i>
Erigrmaxi	<i>Erigeron maximus</i>	Viguaren	<i>Viguiera arenaria</i>
Gnapcheir	<i>Gnaphalium cheiranthifolium</i>	Vigurobu	<i>Viguiera robusta</i>
Gochpani	<i>Gochnatia paniculata</i>	Vigusp	<i>Viguiera sp.</i>
Gochpoly	<i>Gochnatia polymorpha</i>	Vigu01	<i>Viguiera sp.01</i>
Gochpulc	<i>Gochnatia pulchra</i>	Vigu04	<i>Viguiera sp.04</i>
Hetealat	<i>Heterocondylus alatus</i>	Wulfsten	<i>Wulffia stenoglossa</i>

CONCLUSÃO FINAL

Como visto nos capítulos I e II, foram identificadas dezoito espécies da família Agromyzidae, das quais dez são espécies novas, em quatro diferentes gêneros pertencentes às subfamílias Agromyzinae e Phytomyzinae. As larvas de todas essas espécies se alimentam de sementes em capítulos de 109 espécies de asteráceas hospedeiras, distribuídas em 37 gêneros de 7 tribos distintas (Anexo 1). No capítulo, as larvas se alimentam, empupam e da inflorescência emerge o adulto.

Os novos registros de gêneros de agromizídeos que utilizam capítulos de asteráceas como recurso levanta outras questões. Uma delas é a evolução do modo de alimentação na família Agromyzidae. Como visto no capítulo II, os agromizídeos minadores de folhas possivelmente são os ancestrais dos outros hábitos alimentares presentes na família, como a endofagia de capítulos.

O grau de especialização alimentar das novas espécies de herbívoros, descritas nesse trabalho, é muito semelhante ao das espécies já conhecidas da família. As espécies que apresentaram maior grau de polifagia foram *Melanagromyza vernieaevora* e *M. multivora*. A primeira espécie foi criada de 20 espécies de plantas, pertencentes a 12 gêneros, todas da tribo Vernonieae. Já para *M. multivora*, apesar de ter sido registrada até agora em somente nove espécies de plantas, suas hospedeiras estão distribuídas em quatro diferentes tribos da família Asteraceae (Eupatorieae, Heliantheae, Mutisiae e Vernonieae) (Anexo 1 e 2). É interessante citar também que *Liriomyza capitularis*, criada de seis espécies de plantas hospedeiras de três diferentes tribos de Asteraceae (Astereae, Eupatorieae e Vernonieae), pertence ao gênero polífago com maior importância econômica dentre os agromizídeos, por

causar sérios danos em diferentes tipos de cultivos em quase todos os continentes (Spencer 1990).

O trabalho contribui para o conhecimento da diversidade de espécies de Agromyzidae na Região Neotropical, da organização das interações entre os agromizídeos endófagos de capítulos e suas plantas hospedeiras, e da diversificação de modos de vida nos gêneros *Liriomyza* e *Calycomyza*.

Dentre as 18 espécies de agromizídeos estudadas na presente tese, apenas oito já haviam sido descritas, e pouco se conhecia sobre suas relações com as plantas hospedeiras, devido ao reduzido esforço anterior de coleta e criação de larvas nas plantas. A distribuição geográfica conhecida para essas espécies estava até então concentrada nos Estados Unidos da América e alguns países da América Central, com poucos registros na Venezuela e Argentina (Anexo 1) (Spencer 1966, 1973, 1990, 1996; Spencer & Stegmaier 1973; Valladares *et al.* 1982; Spencer & Steyskal 1986; Spencer *et al.* 1992).

O Capítulo III mostrou que a estrutura das interações entre os agromizídeos endófagos de capítulo e suas hospedeiras apresenta um padrão tanto aninhado como compartimentalizado. Porém, não houve relação entre os compartimentos formados e o parentesco inferido com base na morfologia do edeago, entre espécies de herbívoros. Esse padrão de interação é bastante comum em redes de interação entre insetos herbívoros especializados e suas plantas hospedeiras. Como esses agromizídeos se alimentam de um grupo pequeno de plantas, geralmente aparentadas, essa limitação ao conjunto de plantas utilizadas é capaz de gerar padrões compartimentalizados.

REFERÊNCIAS

- Spencer, K.A. (1966) Notes on the Neotropical Agromyzidae (Diptera). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 19, 142–150.
- Spencer, K.A. (1973) *Agromyzidae (Diptera) of economic importance*. Dr. W. Junk, N. V., The Hague, Series Entomologica, 9, 418 pp.
- Spencer, K.A. (1990) *Host specialization in the World Agromyzidae (Diptera)*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 444 pp.
- Spencer, K.A. (1996) Family Agromyzidae. In: Evenhuis, N.L. (Ed.), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. (online version). Available from: <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/agromyzidae.html> (Accessed 12 September 2006).
- Spencer, K.A. & Stegmaier, C.E. (1973) *Arthropods of Florida (EUA) and Neighboring Land Areas. Agromyzidae of Florida (USA) with a Supplement on Species from the Caribbean*. Florida Department of Agriculture and consumer services, Florida, 203 pp.
- Spencer, K.A. & Steyskal, G.C. (1986) *Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States*. U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook. n. 638. Washington, D.C., USA, 477 pp.
- Spencer, K.A., Martinez, M. & Etienne, J. (1992) Les Agromyzidae (Diptera) de Guadeloupe. *Annales de la Société Entomologique de France*, 28, 251–302.
- Valladares, G., Diaz, N. & de Santis, L. (1982). Tres notas sobre dípteros agromícidos de la República Argentina y sus himenópteros parasitoides (Insecta). *Revista de la Sociedad entomológica Argentina*, 41, 319–330.

ANEXO 1 : Agromizidae endófagos de capítulos, suas plantas hospedeiras e sua distribuição geográfica. Autor: ¹Braun&Prado; ²Malloch; ³Spencer. Tribo: A= Astereae; E= Eupatorieae; G= Gnaphalieae; H= Heliantheae; M= Mutisieae; S= Senecioneae; V= Vernoniaceae FL= Flórida; SP= São Paulo; MG=Minas Gerais; RS=Rio Grande do Sul, SC=Santa Catarina, RJ=Rio de Janeiro; PR=Paraná; AR=Araguaia; OH=Ohio.

Agromizídeo	Tribo	Subtribo	Planta hospedeira	País	UF	Município
<i>Calycomyza angeli</i> sp nov.	E	Gyptidinae	<i>Barrosoa betonicaeformis</i>	Brasil	RS	Guaíba
	E	Mikaniinae	<i>Mikania hastatocordata</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
<i>Lirionomyza capitulares</i> sp nov.	A	Asterinae	<i>Baccharis spicata</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	A	Asterinae	<i>Erigeron maximus</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	E	Disynaphiinae	<i>Campovassouria cruciata</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	E	Mikaniinae	<i>Mikania cordifolia</i>	Brasil	SC	Bom Jardim da Serra
	V	Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	Brasil	SC	Pericó
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura catharinensis</i>	Brasil	SP	Itirapina
<i>Melanagromyza aculeata</i> sp nov.	H	Ecliptinae	<i>Angelphytum oppositifolium</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	H	Ecliptinae	<i>Zexmenia oppositifolia</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	H	Helianthinae	<i>Viguiera anchusaefolia</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	H	Verbesininae	<i>Aspilula cylindrocephala</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	H	Verbesininae	<i>Aspilula montevidensis</i>	Brasil	SC	Bom Jardim da Serra
	H	Verbesininae	<i>Aspilula pascalioides</i>	Brasil	SC	Lages
	H	Verbesininae	<i>Verbesina sordescens</i>	Brasil	SC	Pericó
	H	Verbesininae	<i>Verbesina subcordata</i>			
<i>Melanagromyza bidentis</i> ³	E	Praxelinae	<i>Chromolaena chaseae</i>	Brasil	MG	Grão Mogol
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena laevigata</i>	Brasil	MG	Ibitipoca
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena maximilianii</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena odorata</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena pedunculosa</i>	Brasil	MG	Sta. Rita do Passa Quatro
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena pungens</i>	Brasil	RS	Guaíba
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena squalida</i>	Brasil	SC	Lages
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena verbenacea</i>	Brasil	SP	Águas de Santa Bárbara
	H	Coreopsidinae	<i>Bidens brasiliensis</i>	Brasil	SP	Agudos
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura ferruginea</i>	Brasil	SP	Assis
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura membranacea</i>	Brasil	SP	Bauru
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura nudiflora</i>	Brasil	SP	Ibaté
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura phosphorica</i>	Brasil	SP	Itirapina
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura subverticillata</i>	Brasil	SP	Mogi Guaçu
				Brasil	SP	Pedregulho
				Brasil	SP	Rifaina
				Brasil	SP	São Carlos
				EUA	FL	Miami
				Trinidade	*	St. Augustine
				Venezuela	AR	Cagua
<i>Melanagromyza chaptaliae</i> ³	M	Mutisieinae	<i>Chaptalia integerrima</i>	Brasil	MG	Grão Mogol
	M	Mutisieinae	<i>Chaptalia nutans</i>	Brasil	SP	São Carlos
				EUA	FL	Dade Co.
				EUA	FL	Homestead
<i>Melanagromyza elegans</i> sp nov.	H	Melampodiinae	<i>Calea elongata</i>	Brasil	MG	Diamantina
	H	Pectidinae	<i>Porophyllum ruderale</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	H	Verbesininae	<i>Aspilula tomentosa</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	H	Verbesininae	<i>Aspilula montevidensis</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
<i>Melanagromyza erechthitidis</i> ³	S	Senecioninae	<i>Erechtinides hieracifolia</i>	Brasil	MG	Ibitipoca
	S	Senecioninae	<i>Hoehnephytum trixoides</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	S	Senecioninae	<i>Senecio brasiliensis</i>	Brasil	PR	Jaguariaíva
	S	Senecioninae	<i>Senecio conyzaeifolius</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	S	Senecioninae	<i>Senecio jurgensii</i>	Brasil	RS	Gravataí
	S	Senecioninae	<i>Senecio oleosus</i>	Brasil	RS	Guaíba
	S	Senecioninae	<i>Senecio oxyphyllus</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	S	Senecioninae	<i>Senecio pinnatus</i>	Brasil	RS	Sto. Antônio da Patrulha

ANEXO 1 : continuação

Agromizideo	Tribo	Subtribo	Planta hospedeira	País	UF	Município
	S	Senecioninae	<i>Senecio pulcher</i>	Brasil	SC	Bom Jardim da Serra
	S	Senecioninae	<i>Senecio selloi</i>	Brasil	SC	Lages
				Brasil	SC	Matos Costa
				Brasil	SC	Pericó
				Brasil	SP	Itirapina
				Brasil	SP	São Carlos
				EUA	FL	Dade Co.
				EUA	FL	Hialeah
<i>Melanagromyza falciformis</i> ¹	A	Asterinae	<i>Baccharis aphylla</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	A	Asterinae	<i>Baccharis dracunculifolia</i>	Brasil	SP	Mogi Guaçu
				Brasil	SP	São Carlos
<i>Melanagromyza floris</i> ³	H	Verbesininae	<i>Aspilid indet.</i>	Brasil	SP	Águas de Santa Bárbara
	H	Coreopsidinae	<i>Bidens gardneri</i>	Brasil	SP	Agudos
				Brasil	SP	Assis
				Brasil	SP	Itirapina
				Brasil	SP	Martinópolis
				Brasil	SP	Pedregulho
				Brasil	SP	São Carlos
				EUA	FL	Dade Co.
				EUA	FL	Miami
				Venezuela	*	Cagua
<i>Melanagromyza lanciformis</i> ¹	H	Coreopsidinae	<i>Bidens gardneri</i>	Brasil	MG	Diamantina
	H	Ecliptinae	<i>Zexmenia oppositifolia</i>	Brasil	MG	Grão Mogol
	H	Helianthinae	<i>Viguiera anchusaefolia</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	H	Helianthinae	<i>Viguiera arenaria</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	H	Helianthinae	<i>Viguiera robusta</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	H	Melampodiinae	<i>Calea graminifolia</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	H	Verbesininae	<i>Aspilid pascaloides</i>	Brasil	SC	Bom Jardim da Serra
				Brasil	SC	Lages
				Brasil	SC	Pericó
				Brasil	SP	Ibaté
				Brasil	SP	Itirapina
				Brasil	SP	Martinópolis
				Brasil	SP	Pedregulho
				Brasil	SP	São Carlos
<i>Melanagromyza longomembranacea</i> ²	H	Coreopsidinae	<i>Bidens brasiliensis</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	H	Coreopsidinae	<i>Bidens gardneri</i>	Brasil	SP	Assis
				Brasil	SP	Itirapina
				Brasil	SP	São Carlos
<i>Melanagromyza minima</i> ²	H	Melampodiinae	<i>Calea elongata</i>	Brasil	MG	Diamantina
	H	Verbesininae	<i>Aspilid cylindrocephala</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	H	Verbesininae	<i>Aspilid foliacea</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	H	Verbesininae	<i>Aspilid jolyana</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	H	Verbesininae	<i>Aspilid montevidensis</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	V	Vernoniae	<i>Vernonanthura nudiflora</i>	Brasil	RS	Guaíba
				Brasil	RS	Passo Fundo
				Brasil	SC	Pericó
				EUA	FL	Dade Co.
				EUA	FL	Fairchild Tropical Garden
				EUA	FL	Miami
				Jamaica	*	Mounte Diavolo
<i>Melanagromyza minimoides</i> ³	H	Coreopsidinae	<i>Bidens gardneri</i>	Argentina	*	Alta Gracia
	H	Helianthinae	<i>Viguiera anchusaefolia</i>	Brasil	MG	Diamantina

ANEXO 1 : continuação

Agromizideo	Tribo	Subtribo	Planta hospedeira	País	UF	Município
	H	Helianthinae	<i>Viguiera robusta</i>	Brasil	MG	Grão Mogol
	H	Helianthinae	<i>Wulffia stenoglossa</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	H	Melampodiinae	<i>Calea graminifolia</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	H	Melampodiinae	<i>Calea oxylepis</i>	Brasil	RS	Cambará do Sul
	H	Melampodiinae	<i>Calea teucrifolia</i>	Brasil	SC	Bom Jardim da Serra
	H	Verbesininae	<i>Aspilia montevidensis</i>	Brasil	SC	Lages
	H	Verbesininae	<i>Aspilia pascalioides</i>	Brasil	SC	Pericó
				Brasil	SP	Itirapina
				EUA	FL	Brevard Co.
				EUA	FL	Dade Co.
				EUA	FL	Dodge Is.
				EUA	FL	Geneva
				EUA	FL	Hialeah
				EUA	FL	Miami
				EUA	FL	Rockledge
				EUA	FL	Seminole Co.
				EUA	FL	Watson Is.
				EUA	OH	Kent
<i>Melanagromyza multivora</i> ¹	E	Ageratinae	<i>Acratiopappus indet.</i>	Brasil	MG	Diamantina
	E	Disynaphiinae	<i>Symphopappus cuneatus</i>	Brasil	MG	Grão Mogol
	E	Gyptidinae	<i>Campuloclinium chlorolepis</i>	Brasil	MG	Ibitipoca
	E	Mikaniinae	<i>Mikania aff. leiolaena</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	E	Mikaniinae	<i>Mikania cordifolia</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena maximilianii</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	H	Melampodiinae	<i>Calea elongata</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	M	Gochnatiinae	<i>Gochnatia paniculata</i>	Brasil	SP	Ibaté
	M	Gochnatiinae	<i>Gochnatia polymorpha</i>	Brasil	SP	Itirapina
	M	Gochnatiinae	<i>Gochnatia pulchra</i>	Brasil	SP	Pedregulho
	M	Nassauviinae	<i>Trixis verbasciformis</i>	Brasil	SP	São Carlos
	V	Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>			
<i>Melanagromyza neotropica</i> ³	A	Conyzinae	<i>Erigeron maximus</i>	Brasil	MG	Diamantina
	E	Ayapaninae	<i>Heterocondylus alatus</i>	Brasil	MG	Ibitipoca
	E	Ayapaninae	<i>Heterocondylus amphidictyus</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	E	Ayapaninae	<i>Heterocondylus jaraquense</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	E	Eupatoriinae	<i>Austroeupatorium silphifolium</i>	Brasil	RJ	Itatiaia
	E	Gyptidinae	<i>Campuloclinium chlorolepis</i>	Brasil	RJ	Visconde de Mauá
	E	Gyptidinae	<i>Campuloclinium macrocephalum</i>	Brasil	RS	Gravataí
	E	Gyptidinae	<i>Campuloclinium parvulum</i>	Brasil	RS	Guaíba
	E	Gyptidinae	<i>Campuloclinium purpurascens</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	E	Gyptidinae	<i>Campuloclinium macrocephalum</i>	Brasil	SC	Bom Jardim da Serra
	E	Gyptidinae	<i>Trichogoniopsis adenantha</i>	Brasil	SC	Cambará do Sul
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena laevigata</i>	Brasil	SC	Pericó
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena maximilianii</i>	Brasil	SP	Campos do Jordão
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena odorata</i>	Brasil	SP	Itirapina
	E	Praxelinae	<i>Chromolaena pedunculosa</i>	Brasil	SP	Mogi Guaçu
	E	Praxelinae	<i>Praxelis clematidea</i>	Brasil	SP	São Carlos
	E	Praxelinae	<i>Praxelis pauciflora</i>	Brasil	SP	Sta. Rita do Passa Quatro
	G	Gnaphaliinae	<i>Gnaphalium cheiranthifolium</i>			
	H	Coreopsidinae	<i>Bidens gardneri</i>			
	H	Coreopsidinae	<i>Bidens pilosa</i>			
	H	Coreopsidinae	<i>Bidens subalternans</i>			
	H	Helianthinae	<i>Viguiera anchusaefolia</i>			
	H	Melampodiinae	<i>Calea indet.</i>			
	H	Verbesininae	<i>Aspilia montevidensis</i>			

ANEXO 1 : continuação

Agromizideo	Tribo	Subtribo	Planta hospedeira	País	UF	Município
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura beyrichi</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura tweediana</i>			
<i>Melanagromyza vernoniaeavora</i> ¹	V	Lychnophorinae	<i>Eremanthus eleagnus</i>	Brasil	MG	Diamantina
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora diamantinana</i>	Brasil	MG	Grão Mogol
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora indet.</i>	Brasil	MG	Ibitipoca
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora pinaster</i>	Brasil	MG	Joaquim Felício
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora pohlui</i>	Brasil	MG	Ouro Branco
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora pseudovillosissima</i>	Brasil	MG	Santana do Riacho
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora ramosissima</i>	Brasil	RJ	Visconde de Mauá
	V	Lychnophorinae	<i>Lychnophora rosmarinifolia</i>	Brasil	RS	Gravatá
	V	Vernoniinae	<i>Chrysolaena herbacea</i>	Brasil	RS	Guaíba
	V	Vernoniinae	<i>Chrysolaena platensis</i>	Brasil	RS	Passo Fundo
	V	Vernoniinae	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	Brasil	RS	Torres
	V	Vernoniinae	<i>Lepidaploa decumbens</i>	Brasil	SC	Lages
	V	Vernoniinae	<i>Lepidaploa lilacina</i>	Brasil	SC	Matos Costa
	V	Vernoniinae	<i>Lepidaploa salzmanni</i>	Brasil	SP	Agudos
	V	Vernoniinae	<i>Lessingianthus linearis</i>	Brasil	SP	Assis
	V	Vernoniinae	<i>Lessingianthus polyphyllus</i>	Brasil	SP	Ibaté
	V	Vernoniinae	<i>Stenocephalum megapotamicum</i>	Brasil	SP	Itirapina
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura aff. laxa</i>	Brasil	SP	Mogi Guaçu
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura ferruginea</i>	Brasil	SP	São Carlos
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura glanduloso-dentata</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura incana</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura membranacea</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura montevidensis</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura mucronulata</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura nudiflora</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura phosphorica</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura subverticillata</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonanthura tweediana</i>			
	V	Vernoniinae	<i>Vernonia rubricaulis</i>			
<i>Melanagromyza wedeliae</i> ³	M	Nassauviinae	<i>Trixis vauthieri</i>	Brasil	SP	Martinópolis
				EUA	FL	Dade Co.
				EUA	FL	Fairchild Tropical Garden
				EUA	FL	Marathon
				EUA	FL	Miami
<i>Ophiomyia floris</i> sp. nov.	E	Ageratinae	<i>Ageratum fastigiatum</i>	Brasil	RJ	Visconde de Mauá
	G	Gnaphalinae	<i>Gnaphalium spicatum</i>	Brasil	SP	Campinas

SCIENTIFIC NOTE

New Host-Plant Records for Neotropical Agromyzids (Diptera: Agromyzidae) from Asteraceae Flower Heads

MARINA R. BRAUN^{1,2}, MÁRIO ALMEIDA-NETO^{1,2}, RAFAEL D. LOYOLA^{1,2}, ANGELO P. PRADO³ AND THOMAS M. LEWINSOHN¹¹Lab. Interações Insetos-Plantas, Depto. Zoologia; ²Programa de Pós-Graduação em Ecologia, IB;³Depto. Parasitologia, Univ. Estadual de Campinas - UNICAMP, C. postal 6109, 13083-970, Campinas, SP
marinareiter@gmail.com, marioeco@gmail.com, avispa@gmail.com, aprado@unicamp.br, thomasl@unicamp.br*Neotropical Entomology* 37(1):097-099 (2008)

Novos Registros de Plantas Hospedeiras para Agromizídeos (Diptera: Agromyzidae) Neotrópicos Endófagos de Capítulos de Asteráceas

RESUMO - A família Agromyzidae contém aproximadamente 2.500 espécies fitófagas conhecidas. Aqui são apresentados 22 novos registros de associação entre agromizídeos e suas plantas hospedeiras. Foram realizadas coletas entre 2002 e 2005 em remanescentes de cerrado no estado de São Paulo. As oito espécies de agromizídeos registradas pertencem ao gênero *Melanagromyza* Hendel e foram coletadas em 18 espécies de Asteraceae. Este é o primeiro estudo detalhado sobre associações entre agromizídeos não-minadores e suas plantas hospedeiras no Brasil.

PALAVRAS-CHAVE: Cerrado, endofagia, interação inseto-plantas, *Melanagromyza*

ABSTRACT - Agromyzidae is a large and cosmopolitan fly family with approximately 2,500 known species. Here we present 22 new records of agromyzid-host plant associations. Plants were sampled from 2002 to 2005 in São Paulo state, Brazil. A total of eight agromyzid species were reared from 18 Asteraceae host species. The genus *Melanagromyza* Hendel was the commonest. This is the first detailed study reporting associations between non-leafmining Agromyzidae and their host plants in Brazil.

KEY WORDS: Cerrado, endophagy, herbivory, insect-plant interaction, *Melanagromyza*

Agromyzidae is a large and worldwide fly family with approximately 2,500 known species (Spencer 1996). The agromyzid family is comprised exclusively by phytophagous flies whose larvae develop inside host-plant organs, as strictly endophagous herbivores (Spencer 1990). Agromyzids are frequently called "leaf miner flies" because circa 80% of known agromyzid species feed within the leaf lamina in their larval stage (Spencer 1990). Among non-leaf miners, larvae feed and develop in other plant organs, such as roots, stems, and flower heads (Spencer & Steyskal 1986); these other habits are likely to be under-represented because they are less conspicuous than mines.

Host plant records of agromyzids are well documented for plants of economic importance (Spencer 1973a, 1990) but far less known for non-commercial plants, especially in tropical countries. However, the latter can be natural repositories for both potential weed control and pest agromyzid species and for their natural enemies (Schuster *et al.* 1991). Moreover, every record of interaction between herbivores and their host plants (i.e., the diversity of interactions) is itself important in representing community biodiversity (Lewinsohn 1991, Lewinsohn *et al.* 2005). In addition to the information bias towards economically important plants, association records

between Agromyzidae and their host plants are naturally most frequent for those species whose larvae leave external marks on the plant, such as mines (Chen *et al.* 2003, Andersen *et al.* 2004). Probably for this reason, host plant records of agromyzids in flower heads of Asteraceae are uncommon in the literature (but see Spencer 1973b, Lewinsohn 1991, Spencer *et al.* 1992). In fact, asteracean flower heads are food resources of a speciose fauna of endophagous insects (Zwölfer 1988, Gagné 1994, Almeida *et al.* 2005).

In North America, extensive compilations of agromyzid occurrences list 13 species associated with Asteraceae flower heads, all of them belonging to the genus *Melanagromyza* Hendel (Spencer 1969, Spencer & Stegmaier 1973, Spencer & Steyskal 1986). In the Neotropics, Lewinsohn (1991) found 14 agromyzid species feeding on flower heads in montane and coastal localities of southern Brazil. Eleven of these species belonged to the genus *Melanagromyza* and three to *Liriomyza* Mik., the latter being recorded for the first time feeding on New World Asteraceae flower heads.

Recently, Benavent-Corai *et al.* (2005) published a revision of the world Agromyzidae host-plant interactions. Following this revision, our paper presents six new host-genus records (*Aspilota*, *Campuloclinium*, *Hoehnephytum*,

Trixis, *Vernonanthura*, *Wulffia*) which represent an important increase in the host-plant feeding knowledge for this insect family.

Here we present new records of associations with host plants (Asteraceae) for agromyzid species found in the Brazilian Cerrado. Plant-agromyzid associations were recorded in samples obtained from 2000 to 2005 in 12 counties in the state of São Paulo, Brazil (see Table 1). The sampled areas were located in different Cerrado physiognomies that vary from dense woodlands to open grassland formations (Eiten 1972). For further details on study sites see Almeida et al. (2005) and Fonseca et al. (2005).

In the laboratory, flower head samples from each local population were kept separated in plastic containers covered with a mesh lid. Samples were checked for the presence of emerged adult insects at least once per week. Each sample was followed for two months or until emergence rates became insignificant. We have no indication of diapause in tropical

agromyzids. The insects were pinned, labeled and identified based on the available literature (e.g., Spencer 1990, Spencer et al. 1992) and by comparison with specimens deposited at the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo and borrowed from the Natural History Museum, London. Voucher specimens were deposited at Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC).

A total of eight species of agromyzids were reared from samples of Cerrado plants in São Paulo. The genus *Melanagromyza* was the commonest (n = 691 specimens). In fact, this is considered the largest genus of Agromyzidae in the Neotropics, with more than 280 described species (Spencer & Stegmaier 1973) (Table 1).

Agromyzid species were reared from 18 Asteraceae species distributed in ten genera and five tribes (Table 1). We recorded 23 agromyzid-asteracean associations, of which 22 are totally new. To our knowledge, the only previously published association was that between *Melanagromyza erechthitidis*

Table 1. New Asteraceae host plant species recorded for Neotropical agromyzid species in this study. All plants were sampled in Cerrado remnants in the state of São Paulo, Brazil. (Tribes: E = Eupatorieae, V = Vernonieae, M = Mutisieae, S = Senecioneae, H = Heliantheae. Obs.: K & R stands for King & H. Robinson).

Agromyzidae species	Host plants	Plant tribes	Counties in São Paulo state
<i>Melanagromyza bidentis</i> Spencer	<i>Chromolaena chaseae</i> (B. Robinson) K&R	E	Ibaté, São Carlos
	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) K&R	E	Águas Sta. Bárbara, Itirapina, São Carlos
	<i>Chromolaena pedunculosa</i> (Hook & Arn.) K&R	E	Águas Sta. Bárbara, Agudos, Ibaté, Itirapina, Mogi Guaçu, São Carlos
	<i>Chromolaena pungens</i> (Gardner) K&R	E	Águas Sta. Bárbara, Ibaté, Itirapina, Pedregulho, São Carlos, Sta. R. P. Quatro
	<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) K&R	E	Itirapina, Pedregulho, São Carlos, Sta. R. P. Quatro
	<i>Chromolaena verbenacea</i> (DC.) K&R	E	Bauru
	<i>Vernonanthura ferruginea</i> (Less.) H. Rob.	V	Itirapina, São Carlos
	<i>Vernonanthura membranacea</i> (Gardn.) H. Rob.	V	Assis, Bauru, Itirapina, Pedregulho, Rifania, São Carlos
	<i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H. Rob.	V	Itirapina
<i>M. chaptaliae</i> Spencer	<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart	M	São Carlos
<i>M. erechthitidis</i> Spencer	<i>Hoehnephytum trixoides</i> (Gardn.) Cabrera	S	Itirapina
	<i>Aspilia</i> sp.	H	Pedregulho
<i>M. floris</i> Spencer	<i>Bidens gardneri</i> Baker	H	Águas Sta. Bárbara, Agudos, Assis, Itirapina, Martinópolis, Pedregulho, São Carlos
<i>M. minima</i> Malloch	<i>Bidens gardneri</i> Baker	H	Itirapina, Martinópolis, Pedregulho, São Carlos
	<i>Viguiera arenaria</i> Baker	H	Itirapina, São Carlos
	<i>Viguiera robusta</i> Gardn.	H	Ibaté, São Carlos
<i>M. minimoides</i> Spencer	<i>Bidens gardneri</i> Baker	H	Itirapina
	<i>Wulffia stenoglossa</i> (Cass.) DC.	H	Itirapina
<i>M. neotropica</i> Spencer	<i>Campuloclinium chlorolepis</i> (Baker) K&R	E	São Carlos
	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) K&R	E	Mogi Guaçu
	<i>Chromolaena pedunculosa</i> (Hook & Arn.) K&R	E	Itirapina
<i>M. wedeliae</i> Spencer	<i>Trixis vauthieri</i> DC.	M	Martinópolis

Spencer and *Erechtites hieracifolius* (L.) Raf. (Senecioneae), known from Spencer (1966). All other agromyzids were reared from plants species that, until now, had never been recorded as hosts for this insect family (see Table 1).

A large proportion of agromyzids tend to be associated with phylogenetically closely related plants (Spencer 1990). For instance, *Melanagromyza bidentis* Spencer was recorded by Spencer (1966, 1973) feeding on plants of the tribe Heliantheae, and here it was found in host plants of the Eupatorieae, which is considered a sister tribe of the former (Bremer 1994). However, we also recorded this species in host plants of the tribe Vernonieae, which is not phylogenetically close to the above mentioned tribes (Bremer 1994). *M. bidentis* may warrant further investigation on its taxonomic status.

For other *Melanagromyza* species (e.g., *M. chaptaliae* Spencer, *M. erechitidis*, *M. floris* Spencer, *M. minima* Spencer, *M. minimoides* Spencer) the new records do not represent novel host tribes. Although a polyphagous feeding pattern has been found within this genus. Similar results were found for *M. neotropica* Spencer, whose new records point to a specialized feeding pattern.

To the best of our knowledge, this is the first paper reporting associations between non-leafmining Agromyzidae and their host plants in Brazil.

Acknowledgements

Marina R. Braun received a scholarship from FMB, Mário Almeida-Neto was supported by FAPESP (03/02548-1), Rafael D. Loyola was supported by CNPq (140267/2005-0), and Thomas M. Lewinsohn was funded by FAPESP (04/15482-1) and CNPq (306049/2004-0).

References

- Almeida, A.M., C.R. Fonseca, P.I. Prado, M. Almeida Neto, S. Diniz, U. Kubota, M.R. Braun, R.L.G. Raimundo, L.A. Anjos, T.G. Mendonça, S.M. Futada & T.M. Lewinsohn. 2005. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. *Biota Neotrop.* 5: <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN00105022005>. ISSN 1676-0603.
- Andersen, A., H. Sjursen & T. Rafoss. 2004. Biodiversity of Agromyzidae (Diptera) and biologically and conventionally grown spring barley and grass field. *Biol. Agric. Hortic.* 22: 143-155.
- Benavent-Corai, J., M. Martinez & R. Jimenez Peydró. 2005. Catalogue of the host-plants of the world Agromyzidae (Diptera). *Boll. Zool. Agrar. Bachic. Serie II.* 37: 1-97.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae: Cladistics and classification. Timber Press, Portland, 752p.
- Chen, X, F. Lang, Z. Xu, J. He & Y. Ma. 2003. The occurrence of leafminers and their parasitoids on vegetables and weeds in Hangzhou area, Southeast China. *BioControl* 48: 515-527.
- Eiten, G. 1972. Cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38: 201-341.
- Fonseca, C.R., P.I. Prado, M. Almeida Neto, U. Kubota & T.M. Lewinsohn. 2005. Flower heads, herbivores, and their parasitoids: Food web structure along a fertility gradient. *Ecol. Entomol.* 30: 36-46.
- Gagné, R.J. 1994. The gall midges of the Neotropical region. Cornell Univ. Press, Ithaca, 352p.
- Lewinsohn, T.M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a case study on tropical species richness, p.525-560. In P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 639p.
- Lewinsohn, T.M., V. Novotny & Y. Basset. 2005. Insects on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36: 597-620.
- Schuster, D.J., J.P. Gilreath, R.A. Wharton & P.R. Seymour. 1991. Agromyzidae (Diptera) leafminers and their parasitoids in weeds associated with potato in Florida. *Environ. Entomol.* 20: 720-723.
- Spencer, K.A. 1966. Notes on the Neotropical Agromyzidae (Diptera). *Pap. Avulsos Zool.* 19: 142-150.
- Spencer, K.A. 1969. The Agromyzidae of Canada and Alaska. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 64: 1-311.
- Spencer, K.A. 1973a. Agromyzidae (Diptera) of economic importance. Dr. W. Junk B. V. The Hague, *Serie Entomologica*, 418p.
- Spencer, K.A. 1973b. The Agromyzidae (Diptera) of Venezuela. *Rev. Fac. Agrom. Mar.* VIII: 5-107.
- Spencer, K.A. 1990. Host specialization in the world Agromyzidae (Diptera). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 444p.
- Spencer, K.A. 1996. Australasian/Oceanian Diptera Catalog - Web Version. URL: <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/agromyzidae.html>. Accessed in 12/09/2006.
- Spencer, K.A. & C.E. Stegmaier. 1973. Arthropods of Florida (EUA) and neighboring land areas, v. 7. Agromyzidae of Florida (USA) with a Supplement on Species from the Caribbean. *Fla. Dep. Agri. Cons. Serv.*, Gainesville, 205p.
- Spencer, K.A. & G.C. Steyskal. 1986. Manual of the Agromyzidae (Diptera) of the United States. U. S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook. n. 638. Washington, U.S.A.
- Spencer, K.A., M. Martinez & J. Etienne. 1992. Les Agromyzidae (Diptera) de Guadeloupe. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 28: 251-302.
- Zwölfer, H. 1988. Species richness, species packing, and evolution in insect-plant systems, p.301-319. In E.D. Schulze & H. Zwölfer (eds.), *Potentials and limitations of ecosystem analysis*. Springer-Verlag, Berlin, 435p.

Received 28/IX/06. Accepted 18/IV/07.