

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
SUB-COMISSÃO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Determinantes de Ampla Escala das Associações entre Insetos e Plantas: Tefritídeos (Diptera) Endófagos de Capítulos de Asteráceas

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Paulo Inácio de Knegt
López de Prado
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Paulo Inácio de Knegt López de Prado

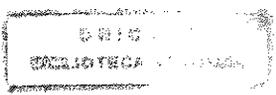
27/10/99
Thomas Michael Lewinsohn

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para a
obtenção do Título de Doutor em Ecologia.

00 0000 224

Orientador: Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

**Campinas
1999**



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
	P882d
V.	Ex.
TOMBO BC/	39835
PROC.	278/00
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	08/06/00
N.º CPD	

CM-00135789-1

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

P882d Prado, Paulo Inácio de Knegt López de
Determinantes de ampla escala das associações entre insetos e plantas:
tefrítídeos (Diptera) endófagos de capítulos de asteráceas/Paulo Inácio de
Knegt López de Prado. -- Campinas, SP: [s.n], 1999.
139f: ilus.

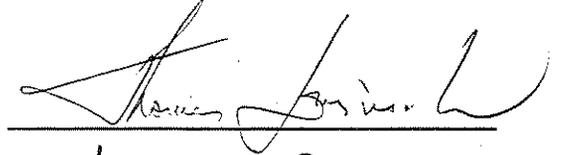
Orientador: Thomas Michael Lewinsohn
Tese(doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de
Biologia.

1. Interações-inseto-planta. 2. Ecologia de comunidades. 3. Macroecologia. I. Lewinsohn, Thomas Michael. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

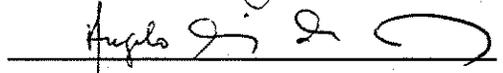
Campinas, 27 de outubro de 1999

Banca Examinadora:

Dr. Thomas Michael Lewinsohn (Orientador)



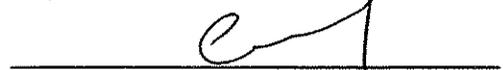
Dr. Ângelo Pires do Prado



Dr. Carlos Roberto Sorensen Dutra da Fonseca



Dr. George John Shepherd



Dra. Helena Castanheira de Morais



Dr. Flávio Antônio Maës dos Santos (Suplente)

Dra. Gislene Maria da Silva Ganade (Suplente)

São pessoas muito queridas, sem as quais eu não chegaria até aqui.
É a elas que dedico esta tese, com gratidão e carinho.

Por ordem de aparição nesta história:

Meus pais, Francisco e Johanna;
Meus irmãos, Marcos, Beth e Tiago;
Meu amigo e orientador, Thomas;
Meus filhos, Frederico e Helena;
Minha companheira, Adriana.

AGRADECIMENTOS

A meus pais, cujo o apoio irrestrito sempre me acompanhou, e foi decisivo para minha carreira. Pai e mãe, vocês são autores honorários desta tese! Obrigado.

A meus filhos queridos, Frederico e Helena, por sua presença luminosa em minha vida. E pelo carinho que sempre me deram, mesmo quando as ocupações da tese não me deixaram dar-lhes toda a atenção que merecem.

À terrível família Prado: Marcos, Cristiane, Beth, Zé Adriano, Tiago, Pará. A força que vocês me dão foi – e sempre será – o meu melhor combustível.

À Adri, que esteve firme ao meu lado, mesmo nos piores momentos. Meu super obrigado por tanta confiança, paciência, e carinho.

Aos meus queridos Zanfa, minha família de Campinas: Vilma, Cláudia, Celso, Ninha, Kali, Décio.

A meus caros amigos e amigas, que fazem a vida ficar leve: José Sabino, Soraia, Geraldinho, Tereza, Maurício, Lúcio, José Eugênio, Sílvia, Simone Siviero, Lúcia, Leila, Cláudia Magalhães, Raquelzinha, Alex Schiavetti, Maria Eugênia, Emerson, Adrianinha, Zeca, Zola, Élide, Miro, Sônia, Lúcia Manzochi, João Semir, Lu Alves, Pira, Andy, Ingrid e Zé, Isa, Renato, Rodrigo, Simone, Cláudia “La Canga”, Ricardo, Pacheco, Mônica, Leila, Farley, Emílio, Verinha, Tim, Silvana, Eusébio, Haroldo.

Ao Thomas, pela orientação, pelo apoio certo na hora exata, e pela amizade.

À brava equipe do Projeto Insetos de Campostas, pelo grande auxílio na coleta e processamento do material desta tese, e também pela convivência tão boa: Adrianinha, Tônico, Brunão, Marcelos “Valinhos”, Adalberto, Flavinha, Gabi, Vinícius, Zeca, Danda, Zé Carlos.

A meus colegas e minhas colegas do NEPAM, Lúcia, Leila, Sônia, Alpina, Simone, Archimedes, Rio, Glacir, Arleude, Celso, Vanderlei, Renata, e Neusa. Pelo ótimo convívio e pelo seu companheirismo.

A meus alunos do Curso de Ciências Biológicas da PUC/SP, com quem aprendi muito. Um obrigado especial ao Caê, e às “Biombélulas” Joana, Andréa, Carla, Gaël e Mariana.

Aos professores, Carlos Fonseca, Maria Alice Garcia, George Shepherd, e Ângelo Prado, pela leitura cuidadosa que fizeram da versão de pré-banca desta tese, e por suas valiosas sugestões.

Aos professores Carlos Fonseca, George Shepherd, Ângelo Prado, Helena Morais, Flávio Santos, e Gislene Ganade, pela sua participação na banca desta tese.

Aos Drs. João Semir, Roberto Esteves, Harold Robinson, Nélon Matzenbacher, e ao saudoso Dr. Hermógenes Leitão-Filho, pela orientação sobre a taxonomia de Asteráceas, e pela identificação do material botânico.

Ao Dr. Allen Norrbom, pela orientação na taxonomia de Tefritídeos, importantes sugestões para o capítulo 1, e identificação dos insetos.

À Sub-Comissão de Pós-Graduação em Ecologia, especialmente seus coordenadores, Dra. Fosca Pedini e Dr. João Vasconcelos Neto, pelo apoio e orientação. Também um agradecimento especial às secretárias da CPG – IB, e SCPG-Ecologia, Lia e Rejane, pela boa vontade e presteza com que sempre resolveram os inevitáveis problemas burocráticos que enfrentei.

A Rogério Parentoni, Nélon Matzenbacher e suas famílias, pelo pouso hospitaleiro e amigo, em nossas viagens de campo.

Ao Instituto Eschwege (UFMG), pelo uso de suas instalações e alojamentos em Diamantina, em nossas viagens de campo.

À Smithsonian Institution, pelo apoio financeiro para meu treinamento na taxonomia de Tefritídeos no Museum of Natural History, Washington.

Ao CNPq, FAPESP, e CAPES, pelo apoio financeiro a esta tese, através de minha bolsa de doutorado, e de auxílios aos trabalhos de campo e laboratório.

Só o mistério nos faz viver.

Federico Garcia Lorca

Ocupo muito de mim com o meu desconhecer.

Manoel de Barros

Não dá lucro, mas é divertido.

Frase em pára-choque de um velho caminhão

Sumário

Apresentação: Processos Locais e Regionais na Estruturação de Comunidades

Resumo	01
Abstract	02
Introdução	03
Referências Bibliográficas	09

Capítulo 1: A Fauna de Tefritidae (Diptera) Endófagos de Capítulos de Asteraceae no Brasil

Resumo	13
Abstract	15
Introdução	16
Procedimentos	18
Resultados e discussão	19
Caracterização geral da guilda	19
Notas sobre os gêneros obtidos	29
Referências Bibliográficas	35
Apêndice: Lista da espécies descritas de Tephritidae criadas de capítulos de Asteraceae do sul e sudeste do Brasil	40

Capítulo 2: Compartimentação das Associações entre Insetos e Plantas, e suas Conseqüências para a Estruturação de Comunidades

Resumo	48
Abstract	50
Introdução	52
Procedimentos	55

Capítulo 2 (cont.)

Resultados	63
Compartimentação	63
Conseqüências da Compartimentação	72
Discussão	77
Referências Bibliográficas	82
Apêndices.....	92

Capítulo 3: Associações Inseto-Planta no Nível Local e Regional:

Tephritidae e Vernoniae na Serra do Espinhaço

Resumo	95
Abstract	96
Introdução	97
Sistema de Estudo	98
Determinantes Biogeográficos das Associações.....	101
Interações Locais entre Atributos das Espécies	105
Conclusões	109
Referências Bibliográficas	111

Conclusão Geral: O Papel do Banco de Espécies Colonizadoras na

Composição das Comunidades de Insetos Fitófagos

Dinâmica Local e Regional das Associações entre Insetos e Plantas	118
O Conceito de Banco de Espécies Colonizadoras	121
Referências Bibliográficas	127

APRESENTAÇÃO

PROCESSOS LOCAIS E REGIONAIS NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES

RESUMO

Nesta tese, que está dividida em três capítulos, são analisadas as associações entre dípteros da família Tephritidae, e suas plantas hospedeiras, da família Asteraceae. O foco de análise é a predominância de especialistas entre tefritídeos de asteráceas, e algumas de suas conseqüências para a estruturação de suas comunidades. O primeiro capítulo reúne e analisa os registros de plantas hospedeiras destes insetos no Brasil, resultantes de 13 anos de inventários. Nele se confirma a tendência à especialização destes insetos, a exemplo do que já foi verificado em outras regiões do mundo. O segundo capítulo testa a hipótese de que, em virtude de sua especialização, os tefritídeos devem formar blocos de espécies que usam as mesmas plantas, o que os impede de interagir com espécies de outros blocos. Essa compartimentação da matriz de associações insetos-plantas é testada, e alguns de seus efeitos sobre as comunidades locais são discutidos. O terceiro capítulo propõe que a ocorrência de uma associação entre duas espécies em um local é o resultado da interação entre fatores locais e regionais. Essa abordagem é ilustrada com as associações entre tefritídeos e Vernoniae nos campos rupestres do Espinhaço mineiro, que se mostraram dependentes da distribuição regional das plantas, da especialização dos insetos, e do número de potenciais competidores em cada comunidade. A conclusão geral deste trabalho faz uma análise teórica do banco de espécies aptas a colonizar uma comunidade, como um dos determinantes da estrutura de comunidades locais.

ABSTRACT

This thesis examines the associations among fruit flies of the family Tephritidae, and its host plants, of the family Asteraceae. The prevalence of specialist among tefritids is investigated, along with some of its consequences for the community structure. The first chapter of this thesis compiles and analyzes the host records of fruit flies that breed in Asteraceae flowerheads in Brazil, resulting from 13 years of sampling. The specialization of these insects is confirmed, in accordance with what was already verified in other areas of the world. The second chapter tests the hypothesis that, by virtue of their specialization, tefritids should form blocks of species that use the same plants, preventing them to interact with species of other blocks. Such compartmentation of the matrix of associations of insect and plants is tested, and some of its effects on communities at local scale are discussed. The third chapter proposes that the occurrence of an association among two species in a local is the outcome of an interaction between local and regional factors. This approach is illustrated with the analysis of associations between tefritids and plants of the tribe Vernonieae recorded in the campos rupestres (rocky grasslands) of Espinhaço Mountain Chain, Minas Gerais. In this system, the occurrence of an association proved to be dependent of the regional distribution of the plants, the specialization of the insects, and of the number of potential competitors insects in each community. The general conclusion of this work is a theoretical analysis of the importance of the pool of species able to colonize a community, to the structure of communities at a local level.

INTRODUÇÃO

Comunidades são sistemas abertos, e sua organização depende disso. Elas estão ligadas a outras comunidades pelos elementos do meio físico, nos quais se estabelecem (atmosfera, crosta terrestre, oceanos e bacias hidrográficas), e pelo trânsito dos organismos, que as compõem (Holt 1993, Ricklefs & Schluter 1993, Brown & Lomolino 1998). Parte dos elementos que as constituem são exógenos, e muitos dos processos que determinam a relação entre estes elementos não ocorrem na escala da comunidade (Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993, Jablonski & Sepkoski 1996, Brown & Lomolino 1998). Esta concepção foi expressa de modo muito elegante por Brown & Gibson (1983), com a seguinte questão: se fôssemos capazes de construir uma barreira em torno de uma área, qual deveria ser seu tamanho, para que todos os seus parâmetros ecológicos fossem preservados? Em outras palavras, há alguma parte do planeta que possa ser isolada sem que se alterem os habitats, processos ecológicos e populações que nela ocorrem? Atualmente, não há tecnologia para realizar esse experimento, nem conhecimento para prever todas as suas conseqüências. A teoria ecológica tem hoje, todavia, uma clara percepção de que comunidades biológicas são o resultado de muitos processos, em escalas diferentes (Stenseth 1983, Ricklefs 1987, Cornell & Lawton 1992, Ricklefs & Schluter 1993). Por isso, é muito provável que nenhuma área, por maior que seja, abarque todos os processos que garantem sua integridade. Um dos resultados mais prováveis do isolamento seria a extinção local de espécies, pois muitas populações dependem de imigrantes para manter-se viáveis demograficamente e geneticamente, ou para se recompor após catástrofes (Gilpin & Hanski 1991, Brown & Lomolino 1998). O isolamento também permite a divergência genética, que, amplificada por processos estocásticos, como efeito do fundador e deriva genética, causaria uma diferenciação gradativa das populações isoladas, até que se tornassem espécies diferentes (Mayr 1963, Bush 1975, Templeton 1980, 1981). As comunidades também dependem de matéria e energia trazidas de outras áreas, por organismos, ou por processos do meio físico, como correntes, circulação atmosférica, e

geomorfogênese, que podem transferir elementos entre áreas extremamente distantes (Roughgarden *et al.* 1987, Jäger & Barry 1990, Ricklefs & Schluter 1993, Brown & Lomolino 1998). Devido a estas ligações, os processos ecológicos podem ter efeitos em escala global, como mostram as conseqüências das mudanças climáticas, em todo o planeta, causadas pelo El Niño, pela rarefação da camada de ozônio, e pelo efeito estufa (Vitousek 1992, Jäger & Barry 1990, Brown & Lomolino 1998).

A moderna teoria de ecologia de comunidades, entretanto, desenvolveu-se sem levar em consideração tais processos extrínsecos, ou de ampla escala (Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993, Brown 1995). Nas décadas de 1920 e 1930, os trabalhos de Lotka, Volterra, Gause e Nicholson inauguraram um fecundo paradigma, no qual as interações entre as espécies poderiam ser modeladas matematicamente. A variação do tamanho de uma população no tempo foi expressa como uma função de parâmetros demográficos de cada espécie, como sua taxa de crescimento intrínseco, a capacidade de suporte do meio, e os coeficientes de interação com as outras espécies (McIntosh 1985, Ricklefs & Schluter 1993). Estimando-se esses parâmetros, o futuro de uma comunidade poderia ser previsto com o sistema de equações de crescimento populacional das suas espécies. As comunidades, assim, passaram a ser vistas como o resultado das interações entre as espécies que as compõem. Estabeleceu-se a primazia dos processos locais, e da escala de tempo ecológico, adequados à modelagem matemática e à investigação experimental (McIntosh 1985, Ricklefs & Schluter 1993, Brown 1995). Até a década de 1970, este programa de pesquisa dominou de tal maneira a ecologia de comunidades, que esse período foi denominado “o eclipse da história” (Ricklefs 1987), ou de “determinismo local” (Ricklefs & Schluter 1993). Embora tenha dotado a ecologia evolutiva de um grau de rigor e quantificação inéditos até então, tal paradigma teve um êxito muito aquém de suas pretensões. A estrutura das comunidades não pode ser explicado sem o conhecimento de sua história. Acidentes biogeográficos, e a história evolutiva dos potenciais colonizadores, interferem no tamanho e

composição do elenco de espécies de uma comunidade (Strong 1979, Zwölfer 1982, Cornell 1985, Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993, Futuyma & Mitter 1996). As comunidades podem ter menos espécies do que sua dinâmica local permitiria, por exemplo, se há poucas espécies que podem colonizá-las, ou se a probabilidade de colonização é baixa (Strong 1979, Lawton 1984, Strong *et al.* 1984, Lawton *et al.* 1993, Poulin 1997). Mesmo em sistemas experimentais simples, um mesmo conjunto de espécies pode formar comunidades muito diferentes, em função da sua ordem de entrada (Robinson & Edgemon 1988, Drake 1991). Hoje está bem estabelecida a concepção de que processos nas escalas espaciais regionais a globais, e nas escalas de tempo evolutiva e geológica, são essenciais para se compreender o elenco de espécies que ocorre em uma comunidade (Cornell & Lawton 1992, Ricklefs & Schluter 1993, Brown 1995, Jablonski & Sepkoski 1996). Assim, esses elencos são interpretados como o saldo da interação entre processos de ampla escala, que adicionam espécie ao sistema, e processos locais, que as excluem (Fig. 1).

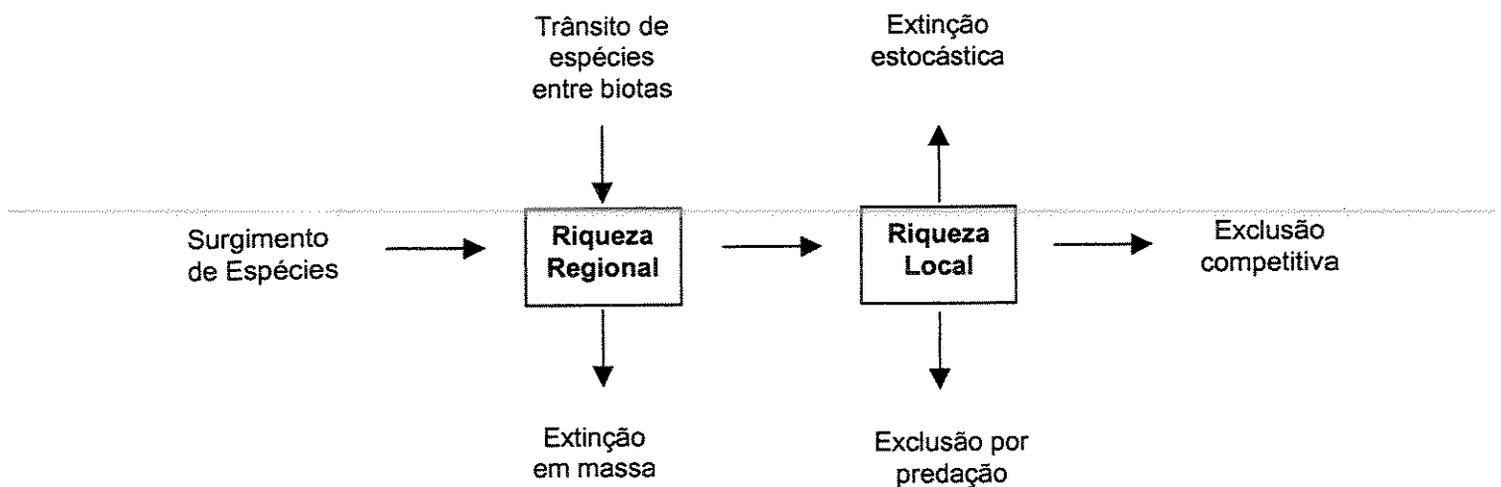


Figura 1. Influência dos processos regionais e locais na diversidade local e regional, segundo Ricklefs & Schluter (1993). As setas apontam a direção de acréscimo de diversidade. A seleção de hábitat (o inverso de diversidade beta) modula a relação entre diversidade regional e local.

Uma das principais razões para a criação desse modelo foi a impossibilidade de se explicar a estrutura de comunidades de insetos fitófagos apenas com processos locais, especialmente competição (Strong *et al.* 1984, Lawton 1984, Cornell & Lawton 1992). Modelos de exclusão competitiva e partilha de recursos tiveram pouco êxito em explicar a composição e riqueza dessas comunidades, que são melhor compreendidas se levados em consideração fatores regionais, evolutivos, e históricos, tais como tamanho do banco (“pool”) de colonizadores, distribuição e isolamento taxonômico das plantas hospedeiras, filogenia dos insetos, e o mero acaso (Strong 1979, Zwölfer 1982, Strong *et al.* 1984, Lawton 1984, Cornell 1985, 1993, Lewinsohn 1991, Lawton *et al.* 1993, Futuyma & Mitter 1996). É possível que muitas comunidades de insetos fitófagos não estejam saturadas, e, portanto, sejam menos influenciadas pelas interações entre os insetos, do que pelos processos que adicionam novas espécies ao sistema (Lawton 1984, Strong *et al.* 1984, Cornell 1985, Cornell & Lawton 1992). Com isso, uma das primeiras perguntas que se coloca é qual a importância de cada um destes processos na estruturação das comunidades (Ricklefs 1987). Esse programa de pesquisa reconhece, ainda, a necessidade de diferentes escalas de estudo, nas quais diferentes processos operam, e/ou são perceptíveis (Wiens 1989, Ricklefs & Schluter 1993, Brown 1995).

Nesta tese, analiso a influência da história evolutiva de um grupo de insetos fitófagos sobre a estrutura de suas comunidades. O sistema de estudo são as moscas da família Tephritidae, cujas larvas são endófagas de capítulos de plantas da tribo Vernonieae (Asteraceae). A hipótese é que a estrutura das comunidades de tefritídeos é fortemente determinada por uma restrição filogenética do grupo, que é sua tendência à especialização. Minha premissa é que padrões de ampla escala, como esse, são evidenciados comparando-se comunidades de diferentes locais, o que nos permite inferir porque as associações entre insetos e plantas se estabeleceram e se mantêm. O trabalho de Lewinsohn & Prado (no prelo), onde se propôs a hipótese desta tese, ilustra essa abordagem. Realizando inventários de endófagos de asteráceas em cinco áreas do

Espinhaço mineiro, esses autores identificaram dois padrões de associações entre os insetos e suas plantas hospedeiras. A lista de hospedeiras para todo o Espinhaço mostra que as espécies de mariposas da família Tortricidae são generalistas, normalmente usando plantas de duas ou mais tribos de asteráceas (Fig. 2a). O elenco de plantas usadas pelas espécies de Tortricidae variou muito entre diferentes áreas do Espinhaço (Fig. 3a), sugerindo que a parcela do seu universo de hospedeiras potenciais que é usada em cada comunidade depende de fatores locais. As espécies de Tephritidae, ao contrário, tendem a usar os mesmos gêneros de plantas em todas as localidades (Fig. 3b), e, portanto, parecem menos sujeitas a processos locais. Isto ocorre porque a maioria das espécies de tefritídeos está restrita a um gênero, ou poucos gêneros aparentados, de plantas (Fig. 2b). Esta tendência à especialização parece ser uma característica intrínseca da família, pois foi verificada em outras regiões do mundo (Straw 1989, Foote *et al.* 1993, Goeden 1997, Headrick & Goeden 1998, Norrbom *et al.* 1998).

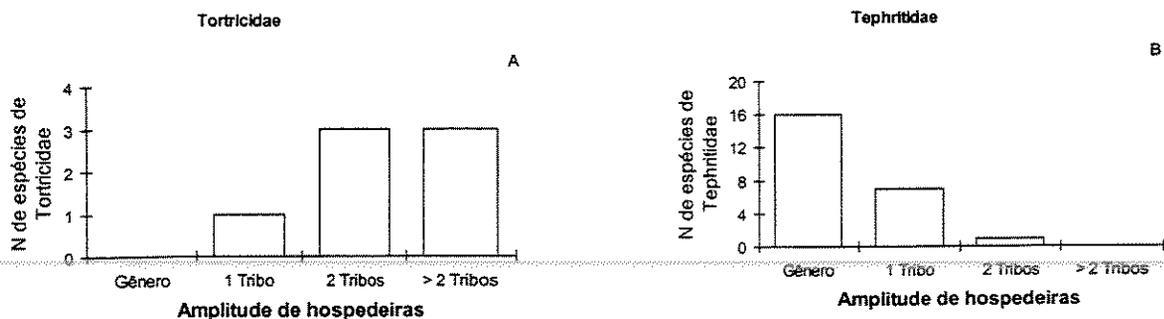


Figura 2. Número de espécies de (A) tortricídeos, (B) tefritídeos amostrados no Espinhaço mineiro, por classes de amplitude taxonômica de seus conjuntos de plantas hospedeiras. (Lewinsohn & Prado, no prelo).

A predominância de especialistas entre tefritídeos de asteráceas, e algumas de suas conseqüências para a estruturação de suas comunidades, são analisadas nesta tese, que está dividida em três capítulos. O primeiro capítulo reúne e analisa os registros de plantas hospedeiras

destes insetos no Brasil, resultantes de 13 anos de inventários. Nele se confirma a tendência à especialização destes insetos, a exemplo do que já foi verificado em outras regiões do mundo. O segundo capítulo testa a hipótese de que, em virtude de sua especialização, os tefritídeos devem formar blocos de espécies que usam as mesmas plantas, o que os impede de interagir com espécies de outros blocos. Essa compartimentação da matriz de associações insetos-plantas é testada, e alguns de seus efeitos sobre as comunidades locais são discutidos. O terceiro capítulo propõe que a ocorrência de uma associação entre duas espécies em um local é o resultado da interação entre fatores locais e regionais. Essa abordagem é ilustrada com as associações entre tefritídeos e Vernonieae, que se mostraram dependentes da distribuição regional das plantas, da especialização dos insetos, e do número de potenciais competidores em cada comunidade.

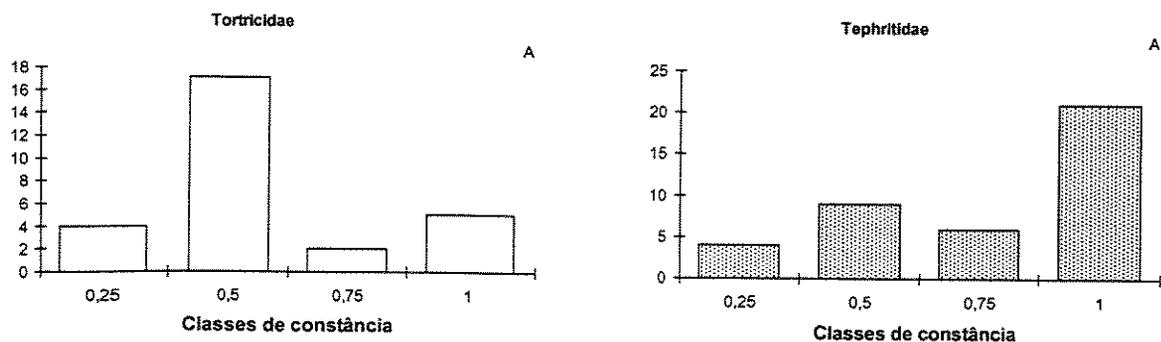


Figura 3. Constância espacial das associações entre (A) tortricídeos, (B) tefritídeos e os gêneros de plantas hospedeiras, no Espinhaço mineiro. O índice de constância é o número de locais em que a associação ocorre, dividido pelo número de locais onde ela poderia ocorrer (o máximo é cinco). (Lewinsohn & Prado, no prelo).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BROWN, J.H. 1995. **Macroecology**. Chicago, University of Chicago Press., 269 pp.

BROWN, J.H. & GIBSON, A.C. 1983. **Biogeography**. St. Louis, Mosby.

BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V. 1998. **Biogeography**. 2nd Ed. Sunderland, Sinauer., 692 pp.

BUSH, G.L. 1975. Modes of animal speciation. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 6: 339-364.

CORNELL, H.V. & LAWTON, J.H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **J. Animal Ecol.**, 61: 1-12.

CORNELL, H.V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. **Ecology**, 66: 1247-1260.

CORNELL, H.V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press. cap.22, pp.243-252.

DRAKE, J.A. 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. **Am. Nat.**, 137: 1-26.

FOOTE, R.H.; BLANC, F.L. & NORRBOM, A.L. 1993. **Handbook of the Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) of America North of Mexico**. Ithaca, Comstock., 571 pp.

FUTUYMA, D.J. & MITTER, C. 1996. Insect-Plant interactions: the evolution of component communities. **Phil. Trans. Roy. Soc. London**, 351: 1361-1366.

GILPIN, M.E. & HANSKI, I. 1991. **Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations**. London, Academic Press.

- GOEDEN, R.D. 1997. Symphagy among florivorous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in southern California. In: DETTNER, ed. **Vertical Food Web Interactions**. Berlin, Springer-Verlag. pp.39-52.
- HEADRICK, D.H. & GOEDEN, R.D. 1998. The biology of nonfrugivorous fruit flies. **Ann. Rev. Entomol.**, 43: 217-241.
- HOLT, R.D. 1993. Ecology at the Mesoscale: the Influence of Regional Processes on Local Communities. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, Chicago Univ. Press. pp.77-88.
- JABLONSKI, D. & SEPKOSKI, J.J. 1996. Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern. **Ecology**, 77: 1367-1378.
- JÄGER, J. & BARRY, R.G. 1990. Climate. In: TUNER II, B.L., CLARK, W.C., KATES, R.W., RICHARDS, J.F., MATHEWS, J.T. & MEYER, W.B., eds. **The Earth as Transformed by Human Action**. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 335-351.
- LAWTON, J.H. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities and vacant niches: the herbivores of bracken. In: STRONG, D. R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. & THISTLE, A. B., eds. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. Princeton, Princeton Univ. Press. pp.67-101.
- LAWTON, J.H.; LEWINSOHN, T.M. & COMPTON, S.G. 1993. Patterns of diversity for the insects herbivores on bracken. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press. pp.178-184.
- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in Flower Heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a tropical Case Study on Species Richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience. cap.23, pp.525-560.

- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, P.I.K.L. no prelo. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. In: FERNANDES, G. W., ed. **Serra do Cipó: Ecologia e Evolução**.
- MAYR, E. 1963. **Animal Species and Evolution**. Cambridge, Belknap Press of Harvard Univ. Press.
- MCINTOSH, R.P. 1985. **The Background of Ecology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- NORRBOM, A.L.; CARROLL, L.E.; FREIDBERG, A. 1998. Status of Knowledge of Tephritid Systematics. In: Thompson, F.C. (Ed.) **Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information**. Leiden, Backhuys Publishers.
- POULIN, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **28**: 341-358.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, **235**: 167-171.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, Chicago Univ. Press. cap.30, pp.350-363.
- ROBINSON, J.V. & EDGEMON, M.A. 1988. An experimental evaluation of the effect of invasion history on community structure. **Ecology**, **69**: 1410-1417.
- ROUGHGRADEN, J.; GAINES, S.D. & PACALA, S. 1987. Supply-side ecology: the role of physical transport processes. In: GILLER, P. & GEE, J., eds. **Organization of Communities: Past and Present**. Oxford, Blackwell Scientific Publications. pp.491-518.
- STENSETH, N.C. 1983. A coevolutionary theory for communities and food web configurations. **Oikos**, **41**: 487-495.
- STRAW, N.A. 1989. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. **Ecol. Ent.**, **14**: 455-462.

- STRONG, D.R. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. **Ann. Rev. Entomol.**, **24**: 89-119.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Oxford, Blacwell., 313 pp.
- TEMPLETON, A.R. 1980. The theory of speciation via the founder principle. **Genetics**, **94**: 1011-1038.
- TEMPLETON, A.R. 1981. Mechanisms of speciation: a population genetic approach. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **12**: 719-729.
- VITOUSEK, P.M. 1992. Global environmental change: An introduction. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **23**: 1-14.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. **Func. Ecol.**, **3**: 385-397.
- ZWÖLFER, H. 1982. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. CEC/IOBC Symposium, Athens, Nov. 1982.

CAPÍTULO 1

A FAUNA DE TEPHRITIDAE (DIPTERA) ENDÓFAGOS DE CAPÍTULOS DE ASTERACEAE NO BRASIL

RESUMO

Realizamos uma primeira caracterização da taxocenose de Tephritidae endófagos de capítulos de Asteraceae no Brasil, resultante de 13 anos de coletas nas regiões sul e sudeste do país. Os tefritídeos são a família mais diversificada e abundante de endófagos de Asteraceae no Brasil. De cerca de 1.800 amostras de capítulos de 435 espécies de Asteraceae, criamos 8.345 indivíduos de Tephritidae, pertencentes a 80 espécies, de 18 gêneros. Desses, pelo menos 30 espécies e três gêneros não estão descritos, e um terço da espécies descritas não eram registradas para o Brasil. A taxocenose é dominada por gêneros neotropicais (e.g., *Tomoplagia*, *Xanthaciura*, *Dictyotrypeta*, *Tetreuaresa* e *Trypanaresta*), que somam 80% das espécies e 90% dos espécimes obtidos. As espécies de Tephritidae estão em geral restritas a uma tribo de Asteraceae ou nível taxonômico inferior, e as hospedeiras principais de 80% das espécies pertencem a um único gênero ou grupo de gêneros afins. Há pouca variação geográfica nos táxons de plantas usadas por espécies e gêneros de tefritídeos, sugerindo que a especialização desse insetos é resultado de fortes restrições filogenéticas. As tribos de asteráceas mais diversificadas na região Neotropical, Vernonieae e Eupatorieae, são as que mostraram maior diversidade de tefritídeos associados, embora as Vernonieae possuam um número notavelmente maior de espécies e de especialistas. As Senecioneae, apesar de razoavelmente diversificadas, são raramente atacadas e não têm especialistas, ao contrário do observado em outras regiões do mundo. A distribuição geográfica e

plantas hospedeiras de cada gênero é comentada, e uma lista de hospedeiras e localidades de coletas das espécies identificadas é apresentada.

ABSTRACT

This study is a first characterization of the fauna of Tephritidae that breed in capitula of Asteraceae, resulting from 13 years of sampling in Southern and Southeastern Brazil. The Tephritidae is the most diverse and abundant family of endophages of Asteraceae flowerhead in Brazil. From approximately 1800 samples of capitula from 435 species of Asteraceae, we reared 8345 Tephritidae individuals, belonging to 80 species and 18 genera. Of these, at least 30 species and 3 genera are undescribed, and a third of the described species were not previously recorded to Brazil. The Tephritidae fauna in Brazilian Asteraceae flowerheads is dominated by Neotropical genera (e.g. *Tomoplagia*, *Xanthaciura*, *Dictyotrypeta*, *Tetreuaresta* and *Trypanaresta*) that represent 80% of the obtained species and 90% of the obtained individuals. The tephritid species in general are restricted to one tribe of Asteraceae, or to some lower taxonomic level. The main host plants for 75% of the tephritid species belong to one genus or group of related genera of host plants. Our host records for genera and species agree with the previously published records from other world regions, showing that there is little variation in the set of host plants of tephritid species and genera among areas. This suggests that host ranges of tephritids are under strong phylogenetic constraints. The most diverse tribes of Asteraceae in the Neotropics, Vernonieae and Eupatorieae, have the greatest diversity of associated tephritids, although Vernonieae has a greater number of specialist species. Although the tribe Senecioneae is moderately diversified in the studied area, it is rarely attacked and does not have specialist tephritid species, in contrast with other areas of the world. The geographic distribution and host plants for each genus are discussed, and a list of host plants and localities is presented.

INTRODUÇÃO

Os Tephritidae são muito conhecidos devido à importância econômica de muitas espécies da subfamília Trypetinae, cujas larvas são pragas de frutos carnosos (e.g. várias espécies dos gêneros *Anastrepha*, *Dacus*, *Bactrocera*, *Rhagoletis* e *Ceratitis*). Entretanto, a família mais importante de plantas hospedeiras de Tephritidae no mundo é Asteraceae (Zwölfer 1987, Foote *et al.* 1993). As larvas de quase todas as espécies da grande subfamília Tephritinae formam galhas ou se alimentam de capítulos; e algumas espécies da tribo Trypetini (subfamília Trypetinae) são brocadoras ou minadoras de Asteraceae (Foote *et al.* 1993, Norrbom 1987, Norrbom *et al.* 1998, Headrick & Goeden 1998). A associação com as asteráceas é antiga e parece ter sido uma das principais razões da diversificação dos Tephritidae (Zwölfer 1987, Straw 1989 b). A grande diversidade e distribuição cosmopolita da subfamília Tephritinae sugerem a ocorrência de uma grande irradiação, após a colonização das asteráceas. O conhecimento dos Tephritidae neotropicais é ainda incipiente, estando mais avançado para os grupos de importância econômica, especialmente o gênero *Anastrepha*. Para a maioria das espécies, principalmente os Tephritinae, há pouquíssima informação de sua biologia, e mesmo a taxonomia está bastante incompleta (Foote 1980, Foote *et al.* 1993, Headrick & Goeden 1998).

Em 1985 iniciou-se um levantamento sistemático dos endófagos de asteráceas no Brasil, com o objetivo principal de elucidar os determinantes de riquezas locais e regionais em comunidades de insetos fitófagos (Lewinsohn 1988, 1991). Setenta espécies de asteráceas representativas dos principais ambientes, modos de distribuição geográfica e grupos taxonômicos foram amostradas em oito áreas no sudeste do Brasil, entre 1985 e 1988. De 1995 a 1997 realizamos um inventário mais amplo, estendendo nosso universo amostral para toda a família Asteraceae, em 32 localidades nos Estados de Minas Gerais, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Adicionalmente, acumulamos outros registros em coletas esporádicas na região sudeste no

período de 1985 a 1998, e com trabalhos de menor amplitude, como Prado & Lewinsohn (1994), Almeida (1997), Ortiz (1997).

Os capítulos de asteráceas oferecem alimento concentrado em um sítio protegido, e, por isso, abrigam uma fauna rica e diversificada de insetos endófagos (Zwölfer 1979, 1982, 1987, Lewinsohn 1988, 1991). As fêmeas desses insetos põem seus ovos nos capítulos, no interior dos quais as larvas se desenvolvem, consumindo seiva, flores, óvulos e frutos (Zwölfer 1979, 1987, Straw 1989a,b, Gielis 1993, Gagné 1994, Almeida 1997, Headrick & Goeden 1998). No Brasil sul e sudeste, os endófagos de capítulos de asteráceas pertencem a três famílias de dípteros (Tephritidae, Cecidomyiidae e Agromizyidae) e quatro de microlepidópteros (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae, Gelechidae), totalizando pelo menos 117 espécies (Lewinsohn 1988, 1991, Lewinsohn & Prado no prelo, Lewinsohn *et al.* dados inéditos). Os Tephritidae estão sempre entre as famílias de maior riqueza de espécies e abundância em inventários de endófagos de capítulos nas regiões temperadas (Zwölfer 1982, 1987, Sobhiam & Zwölfer 1985, Straw 1989 b, Foote *et al.* 1993).

Embora os padrões de organização das guildas de endófagos de asteráceas amostradas já tenham sido parcialmente analisados (Lewinsohn 1991, Prado & Lewinsohn 1994, Lewinsohn & Prado no prelo) a relação dos gêneros e espécies que compõem essa guilda permanecia inédita. Neste trabalho reunimos os registros de Tephritidae criados de capítulos de asteráceas que coletamos ao longo de 13 anos em 45 localidades nas regiões sul e sudeste do Brasil. Caracterizamos essa taxocenose de insetos quanto à sua composição, distribuição e uso de hospedeiras. Também apresentamos uma lista das localidades de coleta e plantas hospedeiras das espécies descritas.

PROCEDIMENTOS

Os registros deste trabalho provêm dos levantamentos de endófagos de asteráceas que realizamos no sul e sudeste do Brasil entre 1995 e 1997, e do inventário de Lewinsohn (1988). Além desses levantamentos extensivos da fauna total de endófagos, incluímos dados de âmbito mais restrito, como um inventário intensivo de um ano dos tefritídeos da Tribo Vernoniae na Serra do Cipó (registros para o gênero *Tomoplagia*, já compilados por Prado & Lewinsohn, 1994, foram revistos e incluídos), endófagos de capítulos de *Praxelis clematidea* (Ortiz 1997) e *Trichogoniopsis adenantha* (Almeida 1997) na Serra do Japi (SP), e coletas esporádicas de Tephritidae de capítulos realizadas entre 1989 e 1998. No total, foram amostradas 56 localidades na regiões sul e sudeste, abrangendo a maioria de seus ambientes terrestres. As coletas cobrem também todas as estações do ano, embora tenham se concentrado nos períodos de floração e frutificação da maioria das espécies de plantas. Estes períodos variam entre áreas, e são, a grosso modo, primavera e verão na região sul, e inverno e verão na região sudeste. Para a análise dos padrões de uso de hospedeiras, riqueza de espécies e distribuição geográfica, usamos também os dados já publicados de Lewinsohn (1991), Foote (1980), Foote *et al.* (1993), Prado & Lewinsohn (1994) e Thompson (1998).

Em cada localidade, percorremos em média quatro pontos a uma distância mínima de 500 m, coletando capítulos com flores e com frutos. Setenta por cento das localidades foram visitadas mais de uma vez. Capítulos muito fechados (fase de pré-ântese) ou muito secos e abertos (fase final de dispersão) não foram coletados. A quantidade de capítulos coletada variou de acordo com seu tamanho e com a abundância da planta no ponto, variando entre poucas dezenas a milhares. Sempre que possível, padronizamos o volume da amostra entre 500 a 1000 ml de capítulos. Coletamos também pelo menos uma exsicata de cada planta, para identificação e testemunho. Os capítulos foram mantidos em potes de 500 ou 1000 ml, de plástico transparente e com tampa de tela, onde os insetos adultos emergem. No laboratório, os potes foram inspecionados a intervalos

regulares de um a quatro dias, para a retirada dos insetos adultos. Os insetos foram mantidos em geladeira a 15°C por cerca de 24 horas, para a que adquirissem sua coloração natural antes de serem fixados e montados em alfinetes. Após quinze dias sem nenhuma emergência, a inspeção dos potes era encerrada, o que normalmente ocorreu seis a oito semanas após a coleta dos capítulos.

Os espécimes de Tephritidae que relacionamos neste trabalho estão depositados nas coleções entomológicas do Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas e do Laboratório de Interações Insetos-Plantas do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas. Pequenas coleções representativas foram também depositadas no National Museum of Natural History (Washington, EUA), e no Museu de Zoologia de São Paulo. Os materiais testemunhos das plantas hospedeiras estão depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas, e algumas duplicatas foram depositadas no National Museum of Natural History (Washington, EUA).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Caracterização Geral da Entomofauna

Coletamos em torno de 1800 amostras de capítulos de 403 espécies de asteráceas, o correspondente a cerca de 20% do total de espécies descritas para o Brasil (Tabela 1).

Consideramos esta amostra representativa da flora de Asteraceae da região, já que a proporção de espécies amostradas em relação às espécies descritas (Barroso 1986) não varia muito entre tribos (de 18% a 28%, vide Tabela 1). Em 244 espécies de plantas registramos tefritídeos endófagos de capítulos, em um total de 80 espécies ou morfoespécies de 18 gêneros (Tabela 2). Os Tephritidae são a família mais importante de endófagos de capítulos no Brasil. Nos inventários totais de endófagos de capítulos, respondem por 66% das espécies, 55% dos gêneros e 40% dos espécimes

de insetos coletados. Esses resultados estão de acordo com inventários de entomofaunas de capítulos em outras regiões do mundo, nos quais os tefritídeos estão sempre entre as famílias mais abundantes e diversas (Zwölfer 1982, 1987, Sobhiam & Zwölfer 1985, Straw 1989 b, Foote *et al.* 1993).

Tabela 1 - Tribos de Asteraceae mais importantes no Brasil, e seu número de espécies descritas (de acordo com Barroso 1986). Também indicado, para cada tribo, o número de morfoespécies amostradas neste estudo, o percentual de espécies nas quais se registrou alguma espécie de tefritídeo, o total de espécies de tefritídeos associados com a tribo, e o número de espécies de tefritídeos exclusivos da tribo.

Tribo de Asteraceae	N spp no Brasil	N spp amostradas	% spp com tefritídeos	N spp de Tephritidae associados	N spp exclusivas de tefritídeos
Astereae	203	36	47	14	7
Cardueae	17	3	0	0	0
Eupatorieae	616	121	52	27	5
Heliantheae	236	45	80	19	7
Inuleae ¹	56	10	20	3	3
Lactuceae	17	4	0	0	0
Mutisieae ²	173	35	51	14	3
Senecioneae ³	83	22	18	4	1
Tageteae	21	4	75	2	0
Vernonieae	442	123	82	40	24
TOTAL⁴	1.900	403	61	80	50

1 - Incluindo Plucheae, Gnaphalieae and Inuleae s.s., posteriormente separadas em tribos (Bremer 1994).

2 - Incluindo as Barnadesioideae, posteriormente separadas em uma subfamília (Bremer 1994).

3 - O único espécime de *Lamproxynella separata* obtido foi criado de capítulos de *Senecio brasiliensis*, sendo considerado, com reservas, especialista da tribo Senecioneae.

4 - O total de espécies estimado por Barroso (1986) inclui as tribos Anthemideae, Calenduleae, Cotuleae, que não foram amostradas neste estudo.

Tabela 2 – Número de espécimes e de espécies de tefritídeos obtidos, por gênero. Também indicados os números de espécies identificadas e de espécies não descritas em cada gênero, e o número de espécies registradas na região Neotropical, de acordo com Norrbom *et al.* (1998).

Genus	N Ind. ¹	spp. ident..	spp. novas	spp. Total	spp Neotrop.*.
<i>Acinia</i>	37	2	0	3	9
<i>Acrotaeniini</i> gen.1	16	0	1	1	
<i>Acrotaeniini</i> gen.2	31	0	1	1	
<i>Acrotaeniini</i> gen.3	401	0	1	1	
<i>Cecidochara</i>	176	2	1	3	12
<i>Dictyotrypeta</i>	357	1	6	7	4
<i>Dioxyna</i>	153	3	0	3	5
<i>Dyseuaresta</i>	387	0	0	3	12
<i>Euarestoides</i>	98	0	1	1	3
<i>Lamproxynella</i>	1	1	0	1	8
<i>Paracantha</i>	16	1	0	1	7
<i>Plaumannimyia</i>	29	1	0	1	2
<i>Tetreuaresta</i>	347	0	3	5	19
<i>Tomoplagia</i>	3.097	12	13	25	45
<i>Trupanea</i>	713	0	0	8	80
<i>Trypanaresta</i>	112	3	0	5	17
<i>Urophora</i>	90	1	0	2	28
<i>Xanthaciura</i>	2.374	5	4	9	17
TOTAL	8.435	32	31	80	257

1 - Para possibilitar uma avaliação da importância relativa de cada gênero, apenas os espécimes provenientes dos inventários extensivos (que previam amostras de todas as tribos de plantas e de todos os gêneros de tefritídeos, ver Procedimentos) foram contabilizados nesta coluna.

As Tribos de Asteraceae com maiores números de espécies registradas no Brasil tenderam a ter o maior número de espécies de Tephritidae associados (Tabela 1). Há três exceções importantes a esse padrão. Comparando-se as duas maiores tribos de Asteraceae no Brasil, Eupatorieae e Vernonieae, observa-se que esta última possui uma riqueza maior de espécies de tefritídeos, e uma maior proporção de espécies de plantas com registros desses insetos (Tabela 1). A proporção de espécies de tefritídeos exclusivas nas tribos também é notavelmente maior entre as Vernonieae, e uma das menores nas Eupatorieae (Tabela 1). Duas explicações possíveis, não necessariamente exclusivas, são que as Vernonieae têm maior heterogeneidade química e

morfológica, ou que foram colonizadas por linhagens de tefritídeos intrinsecamente mais especializados. As espécies dos dois principais gêneros associados às Vernonieae, *Tomoplagia* e *Tetreuaresta*, estão normalmente restritos a gêneros afins de hospedeiras, ao contrário das espécies de *Xanthaciura*, *Cecidocharis* e *Trupanea*, os gêneros mais importantes associados a tribo Eupatorieae. Cinco das sete espécies de *Xanthaciura* primariamente associadas a Eupatorieae podem usar ocasionalmente plantas da tribo Heliantheae, que é um grupo irmão desta primeira (Bremer 1994), e, mais raramente, das tribos Astereae e Vernonieae. Duas das quatro espécies de *Cecidocharis* têm *Moquinia racemosa* como hospedeira ocasional, que não pertence à tribo Eupatorieae, embora seu *status* taxonômico seja controverso (Robinson 1994). Cinco das sete espécies de *Trupanea* amostradas podem ocorrer em Eupatorieae, mas apenas uma é exclusiva dessa tribo.

Outra exceção notável é a virtual ausência de tefritídeos endófagos de capítulos nas Senecioneae. De amostras de capítulos de 22 espécies de Senecioneae, criamos apenas exemplares únicos de *Dioxyna chilensis*, *Trypanaresta coelestina*, *Lamproxynella separata* (Apêndice), e *Trupanea* sp.. As Senecioneae não podem ser consideradas hospedeiras principais de nenhuma dessas espécies, embora o universo de hospedeiras de *L. separata* necessite ser melhor investigado (vide próxima seção). Na região Neártica, os capítulos de Senecioneae são usados por pelo menos dez espécies de Tephritidae, dos gêneros *Aciurina*, *Stenopa*, *Tephritis*, *Trupanea*, e *Campiglossa* (Foote et al. 1993). Como os dois últimos gêneros ocorrem na região Neotropical, a ausência de tefritídeos nas Senecioneae em nosso inventário não se explica pela falta de colonizadores potenciais. Tal padrão poderia ser explicado pela menor diversidade de espécies de Senecioneae no Brasil, se comparada com as outras tribos importantes (Tabela 1). Nas duas tribos menores e menos coletadas que Senecioneae, todavia, os tefritídeos estão melhor representados (Tabela 1). Em plantas da tribo Inuleae (gênero *Pluchea*), registramos três espécies de *Acinia* (37 espécimes no total), que são exclusivas dessa tribo (Tabela 2, e Apêndice).

Da mesma forma, o único gênero da tribo Tageteae que coletamos, *Porophyllum*, inclui hospedeiras principais de *Dioxya chilensis* (16 espécimes em *Porophyllum*, Apêndice) e de uma espécie não identificada de *Trupanea* (seis espécimes em *Porophyllum*). Conforme já assinalou Lewinsohn (1988), tal pobreza de espécies de Tephritidae especializados em Senecioneae em nosso inventário é o primeiro registro dessa natureza para toda uma tribo de Asteraceae em escala geográfica.

Em geral, os Tephritidae podem ser identificados acuradamente através de sua morfologia externa, sendo por vezes necessária a dissecação da terminália feminina (Foote *et al.* 1993). Com o auxílio do Dr. Allen Norrbom (Systematic Entomology Laboratory, USDA, Washington, um dos principais especialistas em Tephritidae neotropicais) alcançamos uma separação muito segura dos nossos espécimes em morfoespécies, muitas das quais foram identificadas até espécie. O Apêndice fornece a lista das 32 espécies identificadas, suas plantas hospedeiras e localidades de coleta. Dessas, um terço não havia sido registrada para o Brasil. Três gêneros presentes em nosso inventário, *Acinia*, *Euarestoides*, e *Paracantha*, não estavam registrados no Brasil (Norrbom *et al.* 1998).

A maior parte das morfoespécies não identificadas são espécies ainda não descritas, que totalizam, no mínimo, trinta (Norrbom, com. pess., Prado *et al.*, ms., Norrbom & Prado, ms.). As restantes pertencem a gêneros de difícil identificação devido à grande variabilidade morfológica intraespecífica, e/ou porque necessitam de revisões por causa de inconsistências em sua sistemática, como *Trupanea*, *Trypanaresta* e *Dyseuaresta* (Foote *et al.* 1993, Norrbom com. pess.). Obtivemos ainda três novos gêneros, todos pertencentes à Tribo Acrotaeniini, associados a plantas endêmicas de campos rupestres (Tabela 2). Além disto, as espécies de *Dictyotrypeta* amostradas pertencem a um novo gênero, em descrição (Norrbom & Prado, ms.).

A proporção de cerca de uma espécie desconhecida para cada três que obtivemos mostra como são pouco conhecidos os Tephritidae dos neotrópicos, e sugere a existência de um número

de espécies bem superior ao que hoje é registrado na região. Extrapolando a razão de 38% para o total de espécies de Tephritidae conhecidas na região Neotropical (716 spp., Norrbom *et al.* 1998), chegamos a cerca de 990 espécies, um número equivalente aos registrados para as regiões Afrotropical e Oriental, hoje consideradas as de maior riqueza de espécies de tefritídeos (Norrbom *et al.* 1998). Embora o número de espécies conhecidas nessas duas regiões também possa aumentar, devido a novos registros de ocorrências e novas descrições, a região Neotropical é a menos estudada das três (Foote *et al.* 1993), e, portanto, deve possuir uma maior parcela de sua fauna de Tephritidae desconhecida.

A guilda de Tephritidae de capítulos de Asteraceae que amostramos é dominada pelo gênero *Tomoplagia*, que responde por 31% do total de morfoespécies e 37% do total de espécimes obtidos (Tabela 2). O segundo e terceiro gêneros mais importantes, tanto em número de espécies quanto de espécimes são, respectivamente, *Xanthaciura* e *Trupanea* (Tabela 2). Seguem-se os gêneros *Dictyotrypeta*, *Tetreuaresta* e *Trypanaresta*, com sete a cinco morfoespécies e 2% a 4% dos espécimes cada (Tabela 2). Os doze gêneros restantes possuem no máximo três morfoespécies, e juntos respondem por 17% do total de espécimes (Tabela 2). Essa fauna é predominantemente neotropical, exceto pela presença dos gêneros *Trupanea*, *Urophora*, *Dioxyina* (de distribuição cosmopolita), *Acinia* (Américas e Paleártica) e *Paracantha* (Américas). Os demais gêneros são de origem neotropical, somando 80% das espécies e 90% dos espécimes obtidos. Deve-se notar, ainda, que para *Urophora*, ora constando como cosmopolita, as espécies americanas provavelmente são um grupo de origem separada das espécies Eurasiáticas (Steyskal 1979, Foote *et al.* 1993).

Embora nosso inventário restrinja-se a parte do Brasil, obtivemos em média 30% das espécies de tefritídeos registradas em toda região Neotropical, para cada gênero (Tabela 3). Para *Tomoplagia*, por exemplo, obtivemos 25 morfoespécies, para 47 espécies descritas dos neotrópicos (49%). Situação similar ocorre com os outros gêneros importantes em nossa amostra,

como *Xanthaciura* (9 morfoespécies para 17 descritas); *Trypanaresta* (6 : 17) e *Tetreuaresta* (5 : 19). Em todos esses casos, as proporções são altas porque obtivemos não só uma parcela representativa das espécies descritas, como também várias espécies ainda não descritas. De *Dictyotrypeta*, por exemplo, temos mais morfoespécies do que o número de espécies já descritas (7 : 4). Dos gêneros *Trupanea*, *Paracantha*, *Lamproxynella*, e *Urophora*, ao contrário, o número de morfoespécies que obtivemos é pequeno em relação ao total de espécies registradas na região Neotropical (7% a 15%, Tabela 2). Poucas espécies destes gêneros são registradas no Brasil (Thompson 1998), que, provavelmente, têm seus centros de diversidade em outras áreas da região Neotropical.

Os Tephritidae endófagos de capítulos são bastante especializados. Sessenta por cento das espécies foram obtidas de hospedeiras de um única tribo de Asteraceae ou categoria taxonômica inferior (Fig. 1). Considerando-se apenas as hospedeiras principais, a especialização dos tefritídeos é ainda mais acentuada. Foram consideradas hospedeiras ocasionais espécies de plantas das quais emergiram de um a cinco indivíduos da espécie de tefritídeo, em uma única amostra. Plantas das quais emergiram o tefritídeo em maior número de indivíduos, ou de mais de uma coleta, são consideradas hospedeiras principais (Ver Apêndice). As hospedeiras principais de 80% das espécies restringem-se a uma subtribo ou categoria inferior, e apenas 4% das espécies têm hospedeiras principais em mais de uma tribo (Fig. 2).

A oligofagia parece ser uma tendência geral dos Tephritinae, já que graus equivalentes de especialização foram observados nas regiões Neártica e Paleártica (Zwölfer 1982, Sobhiam & Zwölfer 1985, White & Elson-Harris 1992, Headrick & Goeden 1998). Nos Tephritidae, a utilização de capítulos depende de adaptações muito específicas à morfologia, química e fenologia da planta hospedeira, que em geral impedem o uso de plantas muito diferentes (Zwölfer 1982, 1987, Straw 1989 a, b).

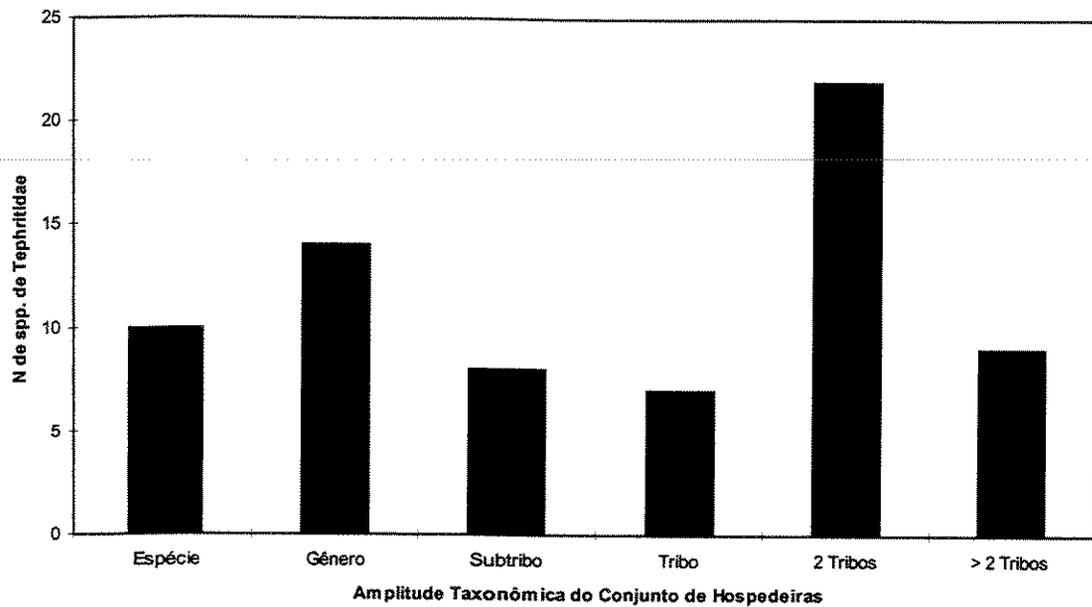


Figura 1 - Número de espécies de tefritídeos obtidas, por classe de amplitude taxonômica de seu conjunto total de hospedeiras (inclui hospedeiras principais e ocasionais, vide apêndice).

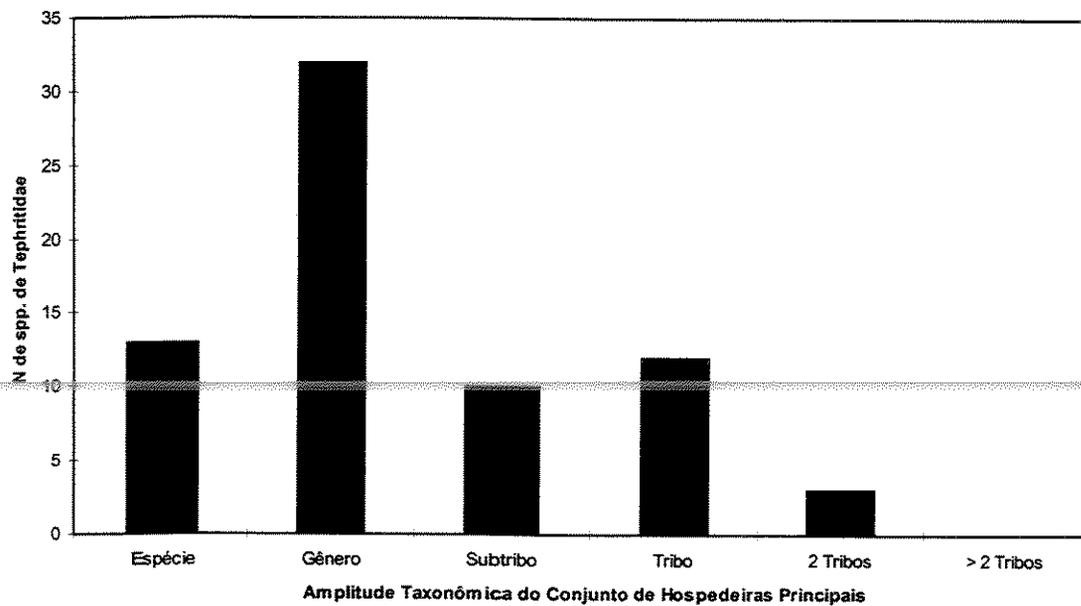


Figura 2 - Número de espécies de tefritídeos obtidas, por classe de amplitude taxonômica de seu conjunto hospedeiras principais.

Os gêneros de Tephritidae de capítulos também podem ser considerados especializados. Apenas três dos gêneros que amostramos têm hospedeiras principais em mais de duas tribos, sendo que dois deles, *Tomoplagia* e *Dictyotrypeta*, estão associados a três tribos, mas são compostos por espécies especialistas. *Tomoplagia* está predominantemente associado a uma única tribo (Vernonieae), com algumas espécies usando plantas das tribos Mutisieae ou Heliantheae. Duas espécies de *Dictyotrypeta* usam espécies das tribos relacionadas Vernonieae e Mutisieae, duas são especialistas da tribo Heliantheae, e as quatro restantes estão associadas a Vernonieae. O gênero restante, *Trupanea*, possui, de fato, diversas espécies generalistas, e foi registrado em pelo menos seis tribos de Asteraceae em outras regiões do mundo (Foote *et al.* 1993, White & Elson-Harris 1992).

Como será detalhado na próxima seção, nossos registros de hospedeiras são, com raríssimas exceções, concordantes com os poucos anteriormente existentes para os neotrópicos, e com os registros em outras regiões do mundo (Tabela 3, Foote *et al.* 1993, Thompson 1998). A reduzida variação dos universos de hospedeiras entre espécies de um mesmo gênero, mesmo entre regiões biogeográficas, sugere que o conjunto de plantas potencialmente utilizáveis por um táxon de Tephritidae sofre forte limitação filogenética, como sugerem Zwölfer (1982, 1987), Straw (1989 b), e Lewinsohn & Prado (no prelo).

Tabela 3 - Tribos de hospedeiras principais dos gêneros de Tephritidae de capítulos que ocorrem nas regiões Neotropical (este trabalho) e Neártica (Wasbauer 1972 e Foote *et al.* 1993). Tribos em ordem decrescente de número de gêneros de insetos associados, e gêneros de tefritídeos em ordem decrescente de número de tribos de plantas hospedeiras. Siglas das tribos nas colunas: **Ast**: tribo Astereae, **Car**: Cardueae, **Eup**: Eupatorieae, **Hel**: Heliantheae (s.l., inclui Helenieae, e Tageteae), **Inu**: Inuleae (s.l., inclui Gnaphalieae e Plucheae), **Mut**: Mutisieae, **Sen**: Senecioneae, **Ver**: Vernonieae.

Gênero de Tephritidae	Região	Tribo de Asteraceae							
		Hel	Ast	Eup	Mut	Car	Inu	Sen	Ver
<i>Trupanea</i>	NEOTROP	X	X	X	X		X		
	NEART	X	X	X	X		X	X	
<i>Tomoplagia</i>	NEOTROP	X			X				X
	NEART	X			X				X
<i>Urophora</i>	NEOTROP		X	X					
	NEART		X			X			
<i>Euarestoides</i>	NEOTROP				X				
	NEART	X	X						
<i>Xanthaciura</i>	NEOTROP	X		X					
	NEART	X		X					
<i>Paracantha</i>	NEOTROP	X							
	NEART	X				X			
<i>Acinia</i>	NEOTROP						X		
	NEART						X		
<i>Dioxyna</i>	NEOTROP	X							
	NEART	X	X						
<i>Dyseuaresta</i>	NEOTROP	X							
	NEART	X							
<i>Trypanaresta</i>	NEOTROP		X						
	NEART		X						

Notas sobre os Gêneros Obtidos

O gênero neotropical *Tomoplagia* possui 47 espécies descritas (Norrbon *et al.* 1998) e está primariamente associado à tribo Vernonieae. As hospedeiras principais de todas as espécies de *Tomoplagia* que amostramos pertencem a essa tribo, com exceção de *T. costalimai*, que usa capítulos de *Trixis* spp. (Tribo Mutisieae); de *T. trivittata*, que usa *Gochmatia* spp. (Mutisieae), e de *T. biseriata*, que usa *Calea* spp. (Heliantheae) (Apêndice). Das duas espécies que ocorrem nos Estados Unidos, *T. obliqua* foi registrada em pelo menos sete espécies de Vernonieae, e *T. cressoni* em *Trixis californica* e *Perezia microcephala* (Mutisieae) (Goeden & Headrick 1991, Foote *et al.* 1993). No Brasil, a associação com as Vernonieae já havia sido encontrada em um inventário local (Prado & Lewinsohn 1994), e dados esparsos registravam *T. rudolphi* em galhas caulinares de *Vernonanthura* spp. (Costa Lima 1934). Plantas das tribos Mutiseae e Heliantheae podem ser eventualmente usadas por algumas espécies de *Tomoplagia* (Apêndice). É possível, portanto, que o uso ocasional das Heliantheae e Mutisieae tenha possibilitado a evolução de algumas espécies associadas a essas tribos.

As espécies de *Tomoplagia* estão restritas a uma única tribo de hospedeiras ou categoria taxonômica inferior, embora a espécie mais polífaga, *T. incompleta*, possa ocasionalmente utilizar plantas das tribos Mutisieae e Eupatorieae, além de suas hospedeiras principais, da tribo Vernonieae (Apêndice, Prado e Lewinsohn 1994). O gênero *Tomoplagia* foi transferido da subtribo Platensiini para uma nova subtribo, Acrotaeniini (Norrbon 1987, Foote *et al.* 1993), que provavelmente tem origem neotropical. As hospedeiras conhecidas de outros Acrotaeniini (gêneros *Tetreaesta* e *Acrotaenia*) pertencem às tribos Vernonieae e Heliantheae (Foote *et al.* 1993, Apêndice). Entre as Vernonieae, a subtribo Lychnophorinae é virtualmente endêmica de campos rupestres, com maior diversidade no Espinhaço mineiro (Robinson *et al.* 1980, Robinson 1992, Bremer 1994). Obtivemos seis novas espécies de *Tomoplagia* especializados nessa

subtribo, que, devido à sua associação com plantas de distribuição restrita, não haviam sido coletadas ainda e provavelmente são também endêmicas dos campos rupestres (Prado *et al.* ms.).

Também de capítulos de Lychnophorinae obtivemos duas espécies de dois novos gêneros de Acrotaeniini. Uma delas usa espécies de *Lychnophora* spp., um gênero restrito aos campos rupestres e campos cerrados de altitude de Minas Gerais, Bahia e Goiás (Coile & Jones 1981, Robinson *et al.* 1980, Robinson 1992). A outra espécie foi registrada em *Lychnophora* spp. e também em *Eremanthus* spp., um gênero que ocorre em campos rupestres e cerrados do Brasil central e sudeste (MacLeish 1987). Cerca de quatrocentos espécimes de um terceiro gênero não descrito de Acrotaeniini foram criados de capítulos de *Wunderlichia mirabilis* (Mutisieae), uma asterácea primitiva, também restrita aos campos rupestres do Brasil central (Bremer 1994).

Xanthaciura é um gênero neotropical, com 17 espécies descritas (Norrbom *et al.* 1998). Ocorre amplamente nas regiões central, sudeste, sul e nordeste do Brasil, e está associado às tribos Heliantheae e Eupatorieae. Os poucos registros de hospedeiras publicados referem-se às três das quatro espécies que alcançam os Estados Unidos, *X. connexionis*, *X. insecta* e *X. tetraspina* (Foote *et al.* 1993), e indicam as mesmas tribos e gêneros de hospedeiras que o presente inventário. A quarta espécie a alcançar os Estados Unidos, *X. chrysur*a, não tinha hospedeiras conhecidas até o momento (Foote *et al.* 1993). Registramos nove espécies de *Xanthaciura* em capítulos de asteráceas, quatro delas ainda não descritas (Tabela 2). As espécies mais abundantes em nossas amostras foram *X. biocellata* e *X. chrysur*a, ambas associadas primariamente com diversos gêneros da tribo Eupatorieae (Apêndice). *Xanthaciura quadrisetosa* e as quatro espécies não descritas também estão associadas primariamente com a tribo Eupatorieae. *Xanthaciura insecta* está associada primariamente com a subtribo Coreopsidinae, da tribo Heliantheae, conforme indicam nossos registros dessa espécie em *Bidens* spp. (Apêndice), os de Wassbauer (1972), em *Bidens* spp. nos Estados Unidos, e os de Norrbom (em Foote *et al.* 1993) em *Bidens squarrosa* na Venezuela e *Dahlia coccinea* no México. A outra espécie

associada com a tribo Heliantheae é *Xanthaciura unipuncta*, que pode ainda usar algumas espécies de Eupatorieae (Apêndice).

O gênero *Trupanea* é um dos maiores entre os Tephritinae, contando com cerca de 200 espécies descritas, 80 das quais registradas na região neotropical (Norrbon *et al.* 1998). A identificação de suas espécies é extremamente difícil, e os neotrópicos carecem de uma revisão taxonômica adequada (Foote 1980, Foote *et al.* 1993). Em uma análise que ainda pode sofrer modificações, separamos nossos espécimes de *Trupanea* em oito morfoespécies, que estão associadas principalmente às tribos Eupatorieae, Astereae e Mutisieae. Essas mesmas tribos abrigam as hospedeiras conhecidas de *Trupanea* na região Neártica (Wassbauer 1972, Goeden 1985, Foote *et al.* 1993). No Chile, o gênero é registrado nas tribos Astereae e Heliantheae (Frías 1985). No presente estudo, as morfoespécies de *Trupanea* mostraram-se, na maioria, mais generalistas que as outras espécies de Tephritidae que amostramos. Seis delas foram registradas em duas a cinco tribos de Asteraceae, e, das seis morfoespécies de Tephritidae com hospedeiras principais em mais de uma tribo (Fig. 2), duas pertencem ao gênero *Trupanea*.

Dictyotrypeta e *Tetreuaresta* são gêneros exclusivamente neotropicais, com grande número de espécies ainda por descrever (Foote 1980, Norrbom & Prado *ms.*, Norrbom com. pess.). A sua delimitação não é bem estabelecida, e possivelmente são gêneros polifiléticos (Norrbon & Prado *ms.*, Norrbom com. pess.). A sua biologia é desconhecida, exceto para *Tetreuaresta obscuripennis*, que foi introduzida no Havaí para tentar controlar sua única hospedeira conhecida, *Elephantopus scaber* (Vernonieae) (White e Elson-Harris 1992, Foote *et al.* 1993). O gênero *Dictyotrypeta* é registrado em flores de Heliantheae por Foote *et al.* (1993). As cinco morfoespécies de *Tetreuaresta* que obtivemos estão associadas à plantas da tribo Vernonieae. Das sete morfoespécies de *Dictyotrypeta* obtidas, três usam plantas da tribo Vernonieae (incluindo *D. atacta*, ver Apêndice), duas usam plantas da tribo Heliantheae, e as duas restantes usam plantas das tribos Vernonieae e Mutisieae. As espécies de *Dictyotrypeta*

obtidas neste estudo não são congêneras com *D. syssema*, a espécie-tipo para o gênero, e serão transferidas para um novo gênero (Norrbon & Prado, ms.).

Trypanaresta é um gênero de origem neotropical, com 17 espécies descritas (Norrbon *et al.* 1998). A sinonimização de *Euarestoides arnaudi* com *E. flavus* e sua transferência para *Trypanaresta* (Thompson 1998) expandiu a distribuição do gênero para a região Neártica. *Trypanaresta* é muito relacionado com *Plaumannimyia* (que tem duas espécies descritas, restritas ao sul do Brasil) e *Euarestoides* (três espécies, América Central e EUA) (Norrbon *et al.* 1998). A literatura registra como hospedeiras dos dois primeiros gêneros plantas da tribo Astereae, principalmente do gênero *Baccharis* (Foote *et al.* 1993), o que está de acordo com nossos registros.

As duas espécies mais abundantes de *Trypanaresta* em nossas coletas, *T. coelestina* e *T. imitatrix*, foram obtidas de capítulos de diversas espécies de *Baccharis* (Apêndice) tanto de plantas masculinas quanto femininas. As três espécies restantes foram obtidas em pequeno número e de poucas coletas, também de plantas da tribo Astereae. Um indivíduo de *T. thomsoni* foi criado de capítulos de *Solidago chilensis* (Apêndice), dois indivíduos de uma morfoespécie não identificada foram criados de capítulos de *Conyza* spp. e de *Solidago chilensis*, e dois indivíduos de uma outra morfoespécie não identificada foram criados de capítulos de *Conyza bonariensis*.

Obtivemos também dez indivíduos de *Plaumannimyia pallens*, de capítulos de *Baccharis* spp. no sul do Brasil (Apêndice). Para o gênero *Euarestoides*, apenas as hospedeiras de *E. acutangulus* são conhecidas, e incluem espécies das tribos Heliantheae, Tageteae e Astereae (Foote *et al.* 1993). Neste inventário, obtivemos uma espécie não descrita de *Euarestoides*, de capítulos de quatro espécies de *Gochmatia* (Mutisieae) de Minas Gerais e Rio de Janeiro. Em sua composição atual, o gênero *Euarestoides* não era registrado para o Brasil (Thompson 1998).

Cecidochares é um gênero exclusivamente neotropical, embora a espécie mexicana *C. caliginosa* (transferido de *Procecidocharoides*, Thompson 1998) alcance o sul dos Estados Unidos. Existem 13 espécies descritas (Norrbom *et al.* 1998), e cerca de uma dezena por descrever (Norrbom, dados inéditos). As três espécies de *Cecidochares* que amostramos foram criadas de capítulos inalterados de plantas da Tribo Eupatorieae. As espécies com biologia conhecida estão associadas às Eupatorieae, embora sejam ganhadoras (Costa Lima 1934, Silva *et al.* 1968, Foote *et al.* 1993).

Dioxya é um gênero de ampla distribuição, com 13 espécies descritas. No Novo Mundo, suas hospedeiras pertencem, principalmente, às tribos afins Heliantheae e Tageteae. A espécie norte-americana *D. sororcula* é generalista, usando plantas das tribos Astereae, Heliantheae e Tageteae, ao passo que *D. thomae* foi registrada apenas em *Bidens bipinnata* e *Wedelia* sp. (Heliantheae) (Foote *et al.* 1993). Em nossas coletas, todas as hospedeiras principais de *D. thomae* e *D. peregrina* pertencem ao gênero *Bidens*. A terceira espécie que obtivemos, *D. chilensis*, foi criada de capítulos de *Isostigma* sp. (Heliantheae) e de *Porophyllum ruderale* (Tageteae) (Apêndice).

O gênero *Acinia* possui 13 espécies, distribuídas pelas Américas e região Paleártica (Norrbom *et al.* 1998). Obtivemos espécimes de *A. picturata* e de *A. aurata*, de capítulos de *Pluchea laxiflora* e *Pluchea sagittalis*, respectivamente (Apêndice). Uma terceira espécie não identificada, próxima de *A. ica*, foi obtida de capítulos de *Pluchea laxiflora* em Ouro Branco, Minas Gerais. Os únicos registros anteriores para as Américas são de *A. picturata* em *Pluchea* e *Tessaria* (Foote *et al.* 1993). Até o momento, portanto, as hospedeiras de *Acinia* no Novo Mundo estão restritas à tribo Plucheeae (Inuleae l.s.). Nenhuma espécie de *Acinia* era registrada para o Brasil (Thompson 1998), embora Foote (1980, na Tabela 1) indique ter examinado espécimes provenientes do Brasil.

Dyseuaresta é outro gênero neotropical pouco conhecido (Foote 1980, Foote *et al.* 1993), com 12 espécies descritas (Norrbon *et al.* 1998). Nossos registros e os de *D. mexicana* em *Melanthera* spp. (Wassbauer 1972) indicam que o gênero está primariamente associado à tribo Heliantheae. Obtivemos três espécies não descritas de *Dyseuaresta*, de capítulos de *Calea* spp. e *Aspilia* spp. (Heliantheae), sendo que duas delas ocorreram raramente também em plantas da tribo Eupatorieae.

O gênero *Lamproxynella* é exclusivamente neotropical, e é considerado muito próximo de *Dyseuaresta* (Foote *et al.* 1993). De suas oito espécies descritas, apenas *L. separarata* é registrada no Brasil. Em nossas coletas, obtivemos um exemplar dessa espécie, de capítulos de *Senecio brasiliensis* (Senecioneae) (Apêndice). Este dado, e o de duas outras espécies criadas de capítulos de Senecioneae no Chile (Norrbon, dados inéditos), são os únicos registros de hospedeiras para o gênero, e sugerem sua associação com a tribo Senecioneae.

Urophora também é um gênero de ampla distribuição, considerado polifilético (Steyskal 1979, Foote *et al.* 1993). As espécies americanas têm origem diversa das espécies do Velho Mundo, e devem ser transferidas para um novo gênero (Foote *et al.* 1993). A região Neártica possui sete espécies nativas de *Urophora*, uma neotropical, e oito introduzidas da região Paleártica (Foote *et al.* 1993). Para os neótrópicos estão descritas 33 espécies, todas presumivelmente nativas (Foote *et al.* 1993, Norrbom *et al.* 1998). As espécies neárticas formam um grupo natural, associado à subtribo Solidagininae (tribo Astereae). O único registro anterior para os neotrópicos é o de *U. regis* em *Koanophyllon polyodon* (Eupatorieae), em Porto Rico (Steyskal 1979). Registramos *U. paulensis* em cinco gêneros de Eupatorieae (Apêndice), sendo o principal endófago do gênero *Mikania*, cujas espécies possuem capítulos muito reduzidos (com no máximo 4 flores), e abrigam uma fauna de endófagos com poucas espécies. A outra espécie que obtivemos, ainda não identificada, foi criada de uma única amostra de capítulos, de *Baccharis articulata* (Astereae) (Apêndice). Esses registros indicam que o universo de

hospedeiras das espécies neotropicais é mais amplo, embora inclua a tribo Astereae, à qual estão restritas as espécies neárticas.

Paracantha é um gênero restrito ao novo mundo, cujo centro de origem não está estabelecido. Embora cinco de suas dez espécies ocorram na região Neártica, podendo alcançar o sul do Canadá, seus gêneros mais afins são todos neotropicais (Foote *et al.* 1993). Até o presente estudo, nenhuma espécie havia sido registrada para o Brasil, embora Foote (1980) assinale ter examinado espécimes brasileiros, em uma tabela de distribuição geográfica dos gêneros neotropicais (Tabela 1, de Foote 1980). As hospedeiras anteriormente conhecidas de *Paracantha* são os cardos do gênero *Cirsium* (tribo Cardueae) e diversas espécies de Heliantheae (Foote *et al.* 1993). Obtivemos indivíduos de *Paracantha australis* de cinco espécies de Heliantheae, em Minas Gerais, Rio Grande do Sul e Santa Catarina (Apêndice). No Brasil não há representantes nativos da tribo Cardueae, mas três espécies introduzidas no sul do país foram amostradas (*Cirsium vulgare*, *Arctium minus* e *Carduus nutans*). Embora tenhamos coletado grande volume de capítulos dessas plantas em sete localidades de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, não houve nenhuma emergência de *Paracantha*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, A.M. 1997. Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). **Tese de Mestrado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas
- BARROSO, G.M. 1986. **Sistemática das Angiospermas do Brasil**. Viçosa, Imprensa da Univ. Federal de Viçosa. Vol. 3
- BREMER, K. 1994. **Asteraceae: Cladistics and Classification**. Portland, Timber Press.
- COILE, N.C. & JONES, S.B.J. 1981. *Lychnophora* (Compositae: Vernonieae), a genus endemic to the Brazilian planalto. **Brittonia.**, 33: 528-542.

- COSTA LIMA, A. 1934. Notas sobre as tripetidas brasileiras (II). Espécies cecidógenas da América do Sul. **Arq. Inst. Biol. Veget.**, 1: 115-130.
- CRUTTWELL, R.E. 1974. Insects and mites attacking *Eupatorium odoratum* in the Neotropics. An annotated list of the insects and mites recorded from *Eupatorium odoratum*, with a key to the types of damage found in Trinidad. **Tech. Bull. Commonw. Inst. Biol. Control**, 17: 87-125.
- FOOTE, R.H. 1980. **Technical Bulletin, 1600: Fruit Fly Genera South of the United States**. Washington, U.S.Government., 79 pp.
- FOOTE, R.H.; BLANC, F.L. & NORRBOM, A.L. 1993. **Handbook of the Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) of America and North of Mexico**. Ithaca, Comstock., 571 pp.
- FRÍAS, D. 1985. Cuatro nuevas especies chilenas del genero *Trupanea* Schrank (Diptera: Tephritidae). **Revta. bras. Zool.**, 2: 363-381.
- GAGNÉ, R.J. 1994. **The Gall Midges of the Neotropical Region**. Ithaca, Cornell University Press.
- GIELIS, C. 1993. Generic revision of the superfamily Pterophoroidea (Lepidoptera). **Zool. Verhand.**, 290: 1-139.
- GIULIETTI, A.M. & PIRANI, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: HEYER, W. R. & VANZOLINI, P. E., eds. **Proceedings of a Workshop of Neotropical Distribution Patterns**. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências. pp.39-69.
- GOEDEN, R.D. 1985. Host-plant relations of *Trupanea* spp. (Diptera: Tephritidae) in Southern California. **Proc. Entomol. Soc. Wash.**, 87: 564-571.
- GOEDEN, R.D. & HEADRICK, D.H. 1991. Notes on the biology, hosts and immature stages of *Tomoplagia cressoni* Aczél in southern California (Diptera: Tephritidae). **Proc. Entomol. Soc. Wash.**, 93: 549-558.

- HEADRICK, D.H. & GOEDEN, R.D. 1998. The Biology of Nonfrugivorous Tephritid Fruit Flies. **Ann. Rev. Entomol.** **43**: 217-241.
- LEWINSOHN, T.M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. **Tese de doutorado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in Flower Heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a tropical Case Study on Species Richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience. pp.525-560.
- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, P.I.K.L. *no prelo*. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. In: FERNANDES, G. W., ed. **Serra do Cipó: Ecologia e Evolução**.
- MacLEISH, N.F.F. 1987. Revision of *Eremanthus* (Compositae: Vernonieae). **An. of Missouri Bot. Gard.**, **74**: 265-290.
- NORRBOM, A.L. 1987. A revision of the neotropical genus *Polionota* Wulp (Diptera: Tephritidae). **Folia Entomol. Mex.**, **73**: 101-123.
- NORRBOM, A.L.; CARROLL, L.E.; FREIDBERG, A. 1998. Status of Knowledge of Tephritid Systematics. In: Thompson, F.C. (Ed.) **Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information**. Leiden, Backhuys Publishers.
- NORRBOM, A.L. & PRADO, P.I.K.L. (ms) Revision of the genus *Dictyotrypeta* Hendel (Diptera: Tephritidae).
- ORTIZ, J.V.C. 1997. Respostas de Dípteros Endófagos de Capítulos de *Praxelis clematidea* (Grisebach) King & Robinson (Eupatorieae - Asteraceae) à Concentração de Recurso e ao Isolamento entre Plantas. **Tese de Mestrado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- PRADO, P.I.K.L. & LEWINSOHN, T.M. 1994. Genus *Tomoplagia* (Diptera: Tephritidae) in the

- Serra do Cipó, MG, Brazil: host ranges and notes of taxonomic interest. **Revta. bras. Ent.**, **38**: 680-699.
- PRADO, P.I.K.L., NORRBOM, A.L. & LEWINSOHN, T.M. (ms) New Species of *Tomoplagia* Coquillet from Capitula of Asteraceae in Brazil (Diptera: Tephritidae).
- ROBINSON, H. 1992. Notes on Lychnophorinae from Minas Gerais, Brazil, a synopsis of *Lychnophoriopsis* Schultz-Bip., and the new genera *Anteremanthus* and *Minasia* (Vernonieae: Asteraceae). **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **105**: 640-652.
- ROBINSON, H. 1994. Notes on the tribes Eremothamneae, Gundelieae, and Moquinieae, with comparisons of their pollen. **Taxon**, **43**: 33-44.
- ROBINSON, H.; BOHLMANN, F. & KING, R.M. 1980. Chemosystematic notes on the Asteraceae III. Natural subdivisions of the Vernonieae. **Phytologia**, **46**: 421-436.
- SILVA, A.G.A.; GONÇALVES, C.R.; GALVÃO, D.M.; GONÇALVES, A.J.L.; GOMES, J.; SILVA, M.N. & SIMONI, L. 1968. **Quarto Catálogo dos Insetos que Vivem nas Plantas do Brasil**. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura do Brasil.
- SOBHIAN, R. & ZWÖLFER, H. 1985. Phytophagous insects species associated with flower heads of Yellow Starthistle (*Centaurea solstitialis* L.). **Z. ang. Ent.**, **99**: 301-321.
- STEYSKAL, G. 1979. **Taxonomic Studies on Fruit Flies of the Genus *Urophora* (Diptera: Tephritidae)**. Washington, Entomological Society of Washington.
- STRAW, N.A. 1989a The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. **Ecol. Entomol.**, **14**: 443-454.
- STRAW, N.A. 1989b Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. **Ecol. Entomol.**, **14**: 455-462.
- THOMPSON, F.C. (Ed.) 1998. **Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information**. Leiden, Backhuys Publishers.
- WASBAUER, M.W. 1972. An annotated host catalog of the fruit flies of America north of

- Mexico (Diptera: Tephritidae). **Calif. Dep. Agric. Bur. Entomol. Occas. Pap.**, 19: 1-172.
- WHITE, I.M. & ELSON-HARRIS, M.M. 1992. **Fruit Flies of Economical Significance: Their Identification and Bionomics**. London, C.A.B. International / ACIAR., 601 pp.
- ZWÖLFER, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. **Fortschr. Zool.**, 25: 331-353.
- ZWÖLFER, H. 1982. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. **CEC/IOBC Symposium**, Athens, Nov.1982.
- ZWÖLFER, H. 1987. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. In: SCHULZE, E. D. & ZWÖLFER, H., eds. **Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis**. Berlin, Springer-Verlag. pp.301-319.
-

Apêndice

LISTA DA ESPÉCIES DESCRITAS DE TEPHRITIDAE CRIADAS DE CAPÍTULOS DE ASTERACEAE DO SUL E SUDESTE DO BRASIL

Este apêndice relaciona as espécies descritas de tefritídeos obtidas em nosso inventário, suas hospedeiras, e seus locais de coleta. Para cada espécie estão também indicados o número de amostras das quais foi obtida, e o número de indivíduos adultos emergidos. A nomenclatura e distribuição geográfica conhecida está de acordo com Norrbom *et. al.* (1998). As localidades estão agrupadas por estados, indicados por suas siglas. Plantas hospedeiras estão agrupadas por tribo, também indicadas. São consideradas hospedeiras ocasionais espécies de plantas das quais emergiram de um a cinco indivíduos da espécie de tefritídeo, em uma única amostra. Plantas das quais emergiram o tefritídeo em maior número de indivíduos, ou de mais de uma coleta, são consideradas hospedeiras principais.

Acinia aurata

~~2 amostras, 2 indivíduos.~~

Localidades: SP: Bertioga, Campinas.

Distribuição conhecida: Bolívia, Argentina.

Hospedeira principal: Inuleae: *Pluchea sagitalis*.

Acinia picturata

1 amostra, 5 indivíduos.

Localidade: SC: Matos Costa.

Distribuição conhecida: EUA, Am. Central ao sul de Guatemala, Índias Ocidentais, Havaí (introd.).

Hospedeira principal: Inuleae: *Pluchea laxiflora*.

Cecidochares connexa

10 amostras, 36 indivíduos.

Localidades: MG: Camanducaia, Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício, Serra do Cipó.

Distribuição conhecida: Venezuela, Argentina, Brasil.

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Chromolaena chaseae*, *Chromolaena cylindrocephala*, *Chromolaena squalida*, *Pseudobrickellia brasiliensis*.

Hospedeiras ocasionais: Eupatorieae: *Chromolaena ascendens*, *Chromolaena* sp., *Trichogonia salviaefolia*, *Trichogonia villosa*, Vernonieae: *Moquinia racemosa*.

Cecidochares fluminensis

3 amostras, 15 indivíduos.

Localidades: MG: Monte Verde, RJ: Itatiaia, SP: Campinas.

Distribuição conhecida: América Central, Trinidad, Venezuela, Guiana, Brasil (AM, RO, RJ, SP).

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Chromolaena maximiliani*, *Chromolaena laevigata*.

Dictyotrypeta atacta

8 amostras, 192 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Joaquim Felício, Serra do Cipó.

Distribuição conhecida: Brasil, Paraguai.

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Lessingianthus buddleiifolius*, *Lessingianthus coriaceus*, *Lessingianthus roseus*, *Lessingianthus vepretorum*.

Hospedeiras ocasionais: Vernonieae: *Proteopsis* sp., Eupatorieae: *Trichogonia villosa*.

Dioxyna chilensis

7 amostras, 77 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Joaquim Felício, RS: Guaíba, SP: Campinas.

Distribuição conhecida: Peru, Bolívia, Chile, Argentina.

Hospedeiras principais: Heliantheae: *Isostigma* sp., Tagetae: *Porophyllum ruderale*.

Hospedeiras ocasionais: Heliantheae: *Calea graminifolia*, Tagetae: *Porophyllum* sp., Senecioneae: *Senecio oxyphyllus*.

Dioxyna peregrina

6 amostras, 24 indivíduos.

Localidades: MG: Passa Quatro, SP: Bertioga, Campinas, Jundiá (Serra do Japi).

Distribuição conhecida: Brasil

Hospedeira principal: Heliantheae: *Bidens pilosa*.

Hospedeira ocasional: Eupatorieae: *Praxelis clematidea*.

Dioxyna thomae

3 amostras, 39 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício.

Distribuição conhecida: Índias Ocidentais, Guiana.

Hospedeiras principais: Heliantheae: *Bidens* spp. (duas espécies).

Lamproxynella separata

1 amostra, 1 indivíduo.

Localidade: MG: Poços de Caldas.

Distribuição conhecida: Brasil (SP), Argentina.

Host: Senecionieae: *Senecio brasiliensis* .

Paracantha australis

5 amostras, 16 indivíduos.

Localidades: MG: Serra do Cipó, Diamantina, RS: Cambará do Sul, SC: Bom Jardim da Serra, Lages.

Distribuição conhecida: Argentina, Uruguai.

Hospedeiras principais: Heliantheae: *Aspilia* sp., *Calea* spp. (pelos menos três espécies), *Verbesina subcordata*.

Plaumannimyia pallens

4 amostras, 10 indivíduos.

Localidades: RS: Guaíba, SC: Lages, Matos Costa, Pericó.

Distribuição conhecida: Brasil (SC).

Hospedeiras principais: Astereae: *Baccharis dracunculifolia*, *Baccharis punctulata*, *Baccharis uncinella*, *Baccharis* spp. (pelo menos outras duas espécies).

Tomoplagia argentiniensis

39 amostras, 300 indivíduos.

Localidades: ES: Linhares, MG: Serra do Cipó, Ouro Branco, RJ: Itatiaia, SP: Campinas, Ilha do Cardoso, Jundiá (Serra do Japi).

Distribuição conhecida: Brasil (MG, RJ, SP), Argentina.

Hospedeira principal: Vernoniaeae: *Cyrtocymura scorpioides*.

Tomoplagia biseriata

4 amostras, 29 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Grão Mogol, SC: Lages.

Distribuição conhecida: Equador, Brasil.

Hospedeiras principais: Heliantheae: *Calea nitida*, *Calea oxyleps*, *Calea* spp. (pelo menos outras duas espécies).

Tomoplagia costalimai

16 amostras, 83 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício, Serra do Cipó, RS:Guaíba, SC: Lages, Matos Costa, SP: Jundiá (Serra do Japi).

Distribuição conhecida: Argentina.

Hospedeiras principais: Mutisieae: *Trixis mollis*, *Trixis praestans*, *Trixis vauthieri*, *Trixis verbasciformis*.

Hospedeiras ocasionais: Mutisieae: *Jungia floribunda*.

Tomoplagia fiebrigi

5 amostras, 46 indivíduos.

Localidades: MG: Joaquim Felício, RS: Guaíba, SC: Lages.

Distribuição conhecida: Paraguai, Argentina.

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Vernonanthura aff. lucida*, *Vernonanthura nudiflora*.

Hospedeira ocasional: Vernonieae: *Vernonanthura tweediana*.

Tomoplagia formosa

12 amostras, 43 indivíduos.

Localidades: MG: Caraça, Diamantina, Serra do Cipó, PR: 20 km SE de Curitiba, RS: Guaíba, SC: Bom Jardim da Serra, Lages, São Joaquim.

Distribuição conhecida: Brasil (MG), Argentina.

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Chrysolaena flexuosa*, *Chrysolaena platensis*, *Lepidaploa salzmanii*.

Hospedeiras ocasionais: Vernonieae: *Chrysolaena herbacea*, *Lessingianthus (Oligocephalus) desertorum*, Heliantheae: *Verbesina* sp.

Tomoplagia incompleta

132 amostras, 512 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício, Passa-Quatro, Ouro Branco, Serra do Cipó, RJ: Itatiaia, RS: Capão Novo, Guaíba, SC: Bom Jardim da Serra, Lages, Mafra, Pericó.

Distribuição conhecida: Índias Ocidentais, Paraguai, Brasil (MG), Argentina.

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Chresta sphaerocephala*, *Chrysolaena flexuosa*, *Chrysolaena herbacea*, *Chrysolaena plantensis*, *Echinochorine schwenkiaefolia*, *Lepidaploa lilacina*, *Lepidaploa spixiana*, *Lepidaploa velutina*, *Lessingianthus (Oligocephalus) simplex*, *Lessingianthus carduoides*, *Lessingianthus linearis*, *Lessingianthus linearifolius*, *Lessingianthus psilophyllus*, *Lessingianthus pumilla*, *Lessingianthus roseus*, *Lessingianthus stoechas*, *Lessingianthus vepretorum*.

Hospedeiras ocasionais: Eupatorieae: *Chromolaena laevigata*, *Heterocondylus alatus*, *Mikania sessilifolia*, Mutisieae: *Gochnatia amplexifolia*, *Trixis vauthieri*, Vernonieae: *Chresta* sp., *Eremanthus* sp., *Lepidaploa* sp., *Lessingianthus (Oligocephalus) desertorum*, *Lessingianthus brevipetiolatus*, *Lessingianthus coriaceus*, *Lessingianthus glabratus*, *Lessingianthus hovaefolius*, *Lessingianthus poliphyllus*,

Lessingianthus rubricaulis, *Lessingianthus sellowii*, *Lessingianthus warmingianus*, *Minasia* sp.,
Vernonanthura incana, *Vernonanthura glanduloso-dentata*.

Tomoplagia minuta

40 amostras, 376 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Formiga, Grão Mogol, Monte Verde, Ouro Branco, Serra do Cipó, RS:
Cambará do Sul, SC: Lages, Matos Costa, Mafra.

Distribuição conhecida: Brasil (MG, SP, SC).

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Vernonanthura catharinensis*, *Vernonanthura chamaedrys*,
Vernonanthura mariana, *Vernonanthura membranacea*, *Vernonanthura montevidensis*, *Vernonanthura*
phosphorica, *Vernonanthura subverticillata*, *Vernonanthura westiniana*.

Hospedeira ocasional: Vernonieae: *Vernonanthura tweediana*.

Tomoplagia punctata

5 amostras, 24 indivíduos.

Localidades: MG: Grão Mogol, Joaquim Felício, Ouro Branco, RJ: Itatiaia, SP: Bertioga.

Distribuição conhecida: Argentina.

Hospedeira principal: Vernonieae: *Centratherum punctatum*.

Tomoplagia pseudopenicillata

14 amostras, 55 indivíduos.

Localidades: MG: Ouro Branco, Serra do Cipó, SP: Ilha do Cardoso, Campinas.

Distribuição conhecida: Brasil (MG, SP).

Hospedeira principal: Vernonieae: *Cyrtocymura scorpioides*.

Tomoplagia reimoseri

57 amostras, 1093 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Formiga, Grão Mogol, Joaquim Felício, Ouro Branco Serra do Cipó.

Distribuição conhecida: Trinidad, Venezuela, Paraguai, Brasil, Argentina.

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Vernonanthura glanduloso-dentata*, *Vernonanthura mariana*,
Vernonanthura membranacea, *Vernonanthura mucronulata*, *Vernonanthura phosphorica*, *Vernonanthura*
subverticillata, *Vernonanthura* spp. (pelo menos outras duas espécies).

Hospedeiras ocasionais: Astereae: *Baccharis* sp., Vernonieae: *Cyrtocymura scorpioides*, *Minasia* sp. .

Tomoplagia tripunctata

56 amostras, 133 indivíduos.

Localidades: MG: Caraça, Diamantina, Ouro Branco, Serra do Cipó.

Distribuição conhecida: Paraguai, Brasil.

Hospedeiras principais: Vernonieae: *Lessingianthus brevipetiolatus*, *Lessingianthus carduoides*,

Lessingianthus linearifolius, *Lessingianthus linearis*, *Lessingianthus psilophyllus*, *Lessingianthus roseus*, *Lessingianthus vepretorum*.

Hospedeiras ocasionais: Mutisieae: *Trixis vauthieri*, Vernonieae: *Lessingianthus pumilla*, *Lessingianthus rosmarinifolius*, *Lessingianthus stoechas*, *Lessingianthus tomentellus*.

Tomoplagia trivittata

2 amostras, 14 indivíduos.

Localidades: MG: Joaquim Felício, SP: Mogi Guaçu.

Distribuição conhecida: Brasil (MG, SP, MS), Argentina.

Hospedeiras principais: Mutisieae: *Gochnatia barrosii*, *Gochnatia floribunda*.

Trypanaresta coelestina

14 amostras, 76 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Ouro Branco, Passa Quatro, Serra do Cipó, PR: 25 km SE de Curitiba, RS: Camará do Sul, Santo Antônio da Patrulha, SC: Lages.

Distribuição conhecida: Brasil (PR, SC).

Hospedeiras principais: Astereae: *Baccharis dracunculifolia*, *Baccharis helichrysoides*, *Baccharis leucopappa*, *Baccharis ligustrina*, *Baccharis trinervis*.

Hospedeiras ocasionais: Astereae: *Baccharis serrulata*, *Baccharis* spp. (pelo menos outras duas espécies), Senecionieae: *Senecio selloi*.

Trypanaresta imitatrix

6 amostras, 11 indivíduos.

Localidades: MG: Ouro Branco, Serra do Cipó, PR: Parque Iguaçu, RS: Guaíba, SP: Campinas.

Distribuição conhecida: Brasil (de SP a SC), Argentina.

Hospedeiras principais: Astereae: *Baccharis dracunculifolia*, *Baccharis punctulata*, *Baccharis trinervis*, *Heterotalamus psiadioides*.

Trypanaresta thomsoni

8 amostras, 12 indivíduos.

Localidades: RJ: Maricá, SC: Santa Cecília, SP: Bertioga, Campinas.

Distribuição conhecida: Bolívia, Argentina.

Hospedeiras principais: Astereae: *Conyza canadensis*, *Conyza Bonariensis*.

Hospedeiras ocasionais: Astereae: *Solidago chilensis*, Inuleae: *Pluchea sagialis*.

Urophora paulensis

22 amostras, 55 indivíduos.

Localidades: MG: Camanducaia, Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício, Ouro Branco, Passa Quatro, Serra do Cipó, RJ: Maricá, SC: Lages, Mafra, SP: Bertioga, Campinas.

Distribuição conhecida: Trinidad, Paraguai, Brasil (SP).

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Ayapana amigdalina*, *Chromolaena laevigata*, *Mikania cipoensis*, *Mikania* aff. *micrantha*, *Mikania officinalis*, *Mikania sessilifolia*, *Praxelis clematidea*, *Stomatanthus polycephalus*.

Hospedeiras ocasionais: Eupatorieae: *Eupatorium costatipes*, *Chromolaena chaseae*, *Chromolaena odorata*, *Mikania retifolia*, *Mikania* sp., *Pseudobrickellia brasiliensis*.

Xanthaciura biocellata

112 amostras, 995 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício, Ouro Branco, Passa Quatro, Serra do Cipó, RJ: Engenheiro Passos, Maricá, RS: Gravataí, SP: Bertioga, Campinas.

Distribuição conhecida: Peru, Bolívia, Paraguai, Brasil, Uruguai, Argentina.

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Eupatorium costatipes*, *Ageratum fastigiatum*, *Ayapana amigdalina*, *Barrosoa betonicaeforme*, *Chromolaena barbasensis*, *Chromolaena chaseae*, *Chromolaena cylindrocephala*, *Chromolaena decumbens*, *Chromolaena horminoides*, *Chromolaena laevigata*, *Chromolaena maximiliani*, *Chromolaena minasgeraesensis*, *Chromolaena pungens*, *Chromolaena sagittifera*, *Chromolaena squalida*, *Heterocondylus alatus*, *Heterocondylus amphidictyus*, *Heterocondylus* sp., *Koanophyllum adamantium*, *Praxelis clematidea*, *Symphypappus cuneatus*, *Trichogonia apparicioi*, *Trichogonia hirtiflora*, *Trichogonia salviaefolia*, *Trichogonia villosa*.

Hospedeiras ocasionais: Eupatorieae: *Acritopappus longifolius*, *Pseudobrickellia brasiliensis*, *Campuloclinium campuloclinoides*, *Campuloclinium chlorolepis*, *Campuloclinium macrocephalum*, *Chromolaena matogrossensis*, *Chromolaena myriocephala*, *Chromolaena odorata*, *Chromolaena stachyophylla*, *Symphypappus cuneatus*, *Symphypappus reticulatus*, *Symphypappus* aff. *reticulatus*, *Trichogoniopsis adenantha*, Mutisieae: *Inulopsis scaposa*, Veroneae: *Lessingianthus (Oligocephalus) virgulatus*, *Lessingianthus hovaefolius*, *Lychnophora pseudovillosissima*, *Vernonanthura mariana*.

Xanthaciura chrysur

83 amostras, 565 indivíduos.

Localidades: MG: Arceburgo, Camanducaia, Caraça, Diamantina, entre Formiga e Divinópolis, Grão Mogol, Joaquim Felício, Monte Verde, Ouro Branco, Serra do Cipó, RJ: Engenheiro Passos, RS: Cambará do Sul, Guaíba, Gravataí, SC: Bom Jardim da Serra, Lages, Matos Costa, Mafra, Pericó, SP: Bertioga, Campinas, Ilha do Cardoso, Ilha Comprida, Jundiá (Serra do Japi).

Distribuição conhecida: EUA (Flórida), do México à Argentina.

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Ageratum conyzoides*, *Ageratum fastigiatum*, *Austroeupatorium inulaefolium*, *Barrosoa betonicaeformis*, *Campovassouria cruciata*, *Campuloclinium macrocephalum*,

Chromolaena chaseae, *Chromolaena cylindrocephala*, *Chromolaena horminoides*, *Chromolaena laevigata*, *Chromolaena maximiliani*, *Chromolaena minasgeraesensis*, *Chromolaena pungens*, *Chromolaena squalida*, *Hatschbachiella tweediana*, *Heterocondylus grandis*, *Heterocondylus* sp., *Trichogonia hirtiflora*, *Trichogoniopsis adenantha*.

Hospedeiras ocasionais: *Austroeupatorium picturatum*, *Chromolaena barbacensis*, *Chromolaena matogrossensis*, *Chromolaena myriocephala*, *Chromolaena* spp. (pelo menos outras duas espécies), *Grazilelia intermedia*, *Grazielia* sp., *Heterocondylus* sp., *Mikania cipoensis*, *Mikania cordifolia*, *Mikania micrantha*, *Mikania officinalis*, *Mikania sessilifolia*, *Vittetia orbiculata*, Heliantheae: *Aspilia pascaloides*, Vernonieae: *Eremanthus* sp. .

Xanthaciura insecta

3 amostras, 31 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Joaquim Felício, Ouro Branco.

Distribuição conhecida: EUA, Mexico à Venezuela, Índias Ocidentais.

Hospedeiras principais: Heliantheae: *Bidens brasiliensis*, *Bidens* sp. .

Xanthaciura quadrisetosa

9 amostras, 25 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Grão Mogol, Joaquim Felício, Ouro Branco, RS: Capão Novo, SC: Lages, SP: Piracicaba.

Distribuição conhecida: Bolívia, Brasil, Argentina.

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Ageratum conyzoides*, *Campovassouria cruciata*, *Koanophyllum thysanolepis*, *Mikania purpurascens*.

Hospedeiras ocasionais: Eupatorieae: *Symphypappus casarettoi*, Heliantheae: *Bidens* sp., *Calea nitida*.

Xanthaciura unipuncta

22 amostras, 79 indivíduos.

Localidades: MG: Diamantina, Guaíba, Grão Mogol, Joaquim Felício, Ouro Branco, Serra do Cipó, RJ: Engenheiro Passos, Maricá, SC: Lages, Pericó, SP: Bertioga, Campinas.

Distribuição conhecida: Guatemala a Colômbia e Trinidad, Paraguai, Brasil, Argentina.

Hospedeiras principais: Eupatorieae: *Campovassouria cruciata*, Heliantheae: *Aspilia cylindrocephala*, *Aspilia jolyana*, *Aspilia* spp. (pelo menos outras quatro espécies), *Wedelia paludosa*.

Hospedeiras ocasionais: Astereae: *Baccharis punctulata*, Eupatorieae: *Barrosoa betonicaeformis*, *Chromolaena squalida*, *Mikania purpurascens*, *Trichogonia villosa*, Heliantheae: *Aspilia montevidensis*, *Calea elongata*, *Calea* sp. Vernonieae: *Cyrtocymura scorpioides*.

CAPÍTULO 2

COMPARTIMENTAÇÃO DAS ASSOCIAÇÕES ENTRE INSETOS E PLANTAS, E SUAS CONSEQÜÊNCIAS PARA A ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES

RESUMO

A compartimentação de uma matriz de associações entre insetos e plantas foi quantificada em escala regional, e algumas de suas causas e conseqüências foram analisadas. Foram usados os registros das hospedeiras de tefritídeos (Diptera: Tephritidae) endófagos de capítulos de Vernoniae (Asteraceae) na região do Espinhaço Mineiro (Minas Gerais, Brasil), totalizando 36 espécies de tefritídeos em 83 espécies de plantas. A maioria dos insetos é especializada em plantas de uma única subtribo ou categoria taxonômica inferior. Uma análise de correspondência mostra que a matriz de associações é dividida em compartimentos bem delimitados, formados por conjuntos de insetos especializados em diferentes subtribos ou gêneros de plantas. Tais conjuntos são tratados como "guildas regionais", ou o banco de espécies aptas a usar um certo conjunto de plantas. A similaridade de hospedeiras entre insetos de uma mesma guilda é significativamente maior do que entre insetos de guildas diferentes. Aleatorizações de Monte Carlo foram usadas para comparar parâmetros da matriz observada com valores esperados, caso não existissem guildas. Foi usado o algoritmo de aleatorização RA3 ("zeros embaralhados"), que gera modelos nulos de comunidades em que a estrutura de guildas é eliminada, mas as amplitudes de nicho das espécies são mantidas. Foram feitas 4000 aleatorizações independentes, nas quais as espécies de insetos foram distribuída ao acaso pelo mesmo número de plantas hospedeiras em que foram registradas. O número de espécies com as quais cada espécie de inseto pode compartilhar

hospedeiras foi significativamente menor do que na ausência de guildas. A compartimentação não reduz a similaridade média de hospedeiras entre espécies de tefritídeos. A variância da similaridade de plantas hospedeiras dos insetos foi significativamente maior do que na ausência de guildas, o que é considerado outra evidência de compartimentação. Na escala regional, a compartimentação das associações inseto/planta reflete a forte especialização dos tefritídeos de capítulos, e possibilita redução da competição difusa entre os insetos. Este padrão, todavia, não pode ser atribuído à partilha de recursos, pois não reduz a sobreposição de nichos dos insetos. Informações de taxonomia e distância genética dos insetos permitem inferir que mais de uma linhagem de tefritídeos colonizou, e se diversificou em, cada compartimento. Em escala regional, as guildas são o banco (“pool”) de espécies aptas a usar uma classe de recursos, a partir do qual serão compostas as guildas locais. Sua composição é uma mistura de espécies de insetos que se associaram independentemente às mesmas plantas, e de espécies aparentadas, que herdaram a associação às mesmas plantas de um ancestral comum.

ABSTRACT

Compartmentation of associations between insects and plants was assessed on a regional scale, and some of their causes and consequences were analyzed. The data set used was the host records of tefritid flies (Diptera; Tephritidae) that breed in flowerheads of plants of the tribe Vernonieae (Asteraceae) in the Espinhaço Mountain range, Minas Gerais, Brazil. This association matrix had a total of 36 insect species on 83 plant species. Most of the insects were specialized in plants of a single subtribe, or some lower taxonomic level. A correspondence analysis (CA) showed that the association matrix is divided in well-delimited blocks of insects specialized on tribes or subtribes of plants. We called these blocks "regional guilds", to represent the source pool of insect species that could use each group of plants in each locality. Host similarity were significantly higher among insect species of the same guild, than among those from different guilds. Monte Carlo randomizations were used to compare matrix parameters with the expected values in the absence of guilds. The randomization algorithm used was RA3 ("scrambled zeroes"), which generates null models of matrices without guilds, but keeps the niche amplitude of insect species. In 4000 runs, insect species were assigned randomly to the same number of plant species they were recorded. The number of species that could share at least one host plant was smaller than the expected in the absence of guilds. Matrix compartmentation did not reduce mean host similarity among insects. The variance of host similarity among all insects were higher than expected by the null model, further evidence of compartmentation. On a regional scale, the compartmentation of insect/plant associations can be attributed to the marked specialization of flowerhead tefritids, and allows the reduction of diffuse competition among insects. However, this pattern could not be attributed to resource partitioning, since there was not a reduction in the mean niche overlap. Data on taxonomy and genetic of the tefritids suggest that more than one lineage colonized, and sometimes irradiated in, each compartment. Regionally, guilds can be seen as source pools of species able to use some resource, from which will be assembled local guilds. Regional guilds are

a mixture of insect species that associated with the same plants separately, and related species, that have inherited the association with the same plants from a common ancestor.

INTRODUÇÃO

Os atributos dos insetos fitófagos que permitem o uso de uma espécie de planta hospedeira em geral são específicos, limitando o uso de plantas muito diferentes (Straw 1989a, Jaenike 1990, Farrell & Mitter 1993, Thompson 1994, Futuyma & Mitter 1996). Assim, o universo de hospedeiras utilizáveis por uma espécie de inseto normalmente está restrito a um conjunto de plantas similares (Price 1980, Strong *et al.* 1984, Ward & Spalding 1993, Bernays & Chapman 1994). Apenas uma parcela desse elenco potencial de plantas hospedeiras é usada em cada momento e local, pois as diferentes condições e interações, que ocorrem em cada comunidade, impõem limites adicionais ao conjunto de plantas que pode ser usado (Fox & Morrow 1981, Bernays & Graham 1988, Thomas *et al.* 1990, Thompson 1994, Singer & Parmesan 1993). Fatores locais como a distribuição, abundância e fenologia das plantas (Holdren & Ehrlich 1982, Strong *et al.* 1984, Straw 1989a,b, How *et al.* 1993), a ação de parasitóides (Price *et al.* 1980, Zwölfer 1982a, Bernays & Graham 1988) e a competição entre os fitófagos (Zwölfer 1979, 1982a, b, 1984, Denno *et al.* 1995) determinam o elenco de plantas usadas pelos insetos nas comunidades, mas operam dentro dos limites do universo potencial de plantas hospedeiras, que é resultado da história evolutiva de cada inseto. O elenco potencial de hospedeiras é, portanto, a primeira restrição às associações entre insetos fitófagos e plantas, podendo influenciar a estrutura dos níveis de organização inferiores.

Os insetos fitófagos tendem a se especializar em plantas similares, e a maioria usa plantas de uma única família ou categoria taxonômica inferior (Strong *et al.* 1984, Ward & Spalding 1993, Bernays & Chapman 1994). Essa especialização dissociaria grupos de plantas aparentadas e seus insetos associados em compartimentos (Root 1973, Lawton & Pimm 1978), ou seja, conjuntos de espécies que interagem muito entre si, e pouco com outros conjuntos (Yodzis 1980, Pimm 1991). Se existem compartimentos, os insetos poderiam ser divididos em conjuntos de

espécies associadas aos mesmos táxons de plantas, que representariam diferentes tipos de recursos. Neste trabalho, uso o termo “guilda” para designar esses conjuntos, na matriz regional de associações, embora Jaksic (1981) proponha que se restrinja seu uso à grupos de espécies sintópicas.

Em sua definição original, guildas são grupos de espécies que usam os mesmos recursos de forma similar (Root 1967), o que não implica, necessariamente, que todas essas espécies coexistam. Ao contrário, supõe-se que as interações competitivas sejam mais acentuadas entre espécies de uma mesma guilda (Pianka 1980, Joern & Lawlor 1981, Law & Watkinson 1989), o que dificultaria sua coexistência. Os recursos em uma comunidade não são usados por todas as espécies aptas a fazê-lo, e cada nicho é ocupado por uma fração de um elenco maior, de ocupantes potenciais (MacArthur 1972, Strong *et al.* 1984, Cornell 1985, 1993, Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993b, Poulin 1997). O estudo dos determinantes dessas frações é um dos temas centrais da ecologia de comunidades (e.g. Pimm 1991, Ricklefs & Schluter 1993a, Brown 1995). Inger & Colwell (1977) usam o termo “filtros faunísticos”, para assinalar que o uso de cada recurso exige certos requisitos mínimos, o que restringe o elenco de espécies capazes de ocupar cada nicho nas comunidades. As guildas regionais podem ser interpretadas como conjuntos de espécies que partilham os requisitos para o uso de um mesmo recurso. Assim, estendido para a escala regional, o conceito de guilda define o banco (“pool”) de espécies aptas a utilizar cada classe de recursos, a partir do qual serão montadas as comunidades locais.

Quando as espécies se dividem em guildas, o número total de interações possíveis, e de espécies que coexistem, é reduzido (Pianka 1974, Joern & Lawlor 1981, Winemiller & Pianka 1990). Ao mesmo tempo, as interações devem tornar-se mais fortes entre as espécies de uma mesma guilda (Pianka 1980, Joern & Lawlor 1981, Law & Watkinson 1989, Winemiller & Pianka 1990).

A compartimentação das associações é especialmente esperada para insetos taxonomicamente aparentados, pois estes tendem a responder da mesma maneira às pressões seletivas exercidas pelas plantas (Futuyma & Gould 1979, Straw 1989a, Denno *et al.* 1995). As espécies da família Tephritidae (Diptera), cujas larvas são endófagas de capítulos de Compostas (Família Asteraceae) têm elencos de hospedeiras estreitos, fortemente determinados por restrições filogenéticas (Straw 1989a, Goeden 1997, Headrick & Goeden 1998, Lewinsohn & Prado no prelo, Capítulo 1). Nesse conjunto de insetos, aparentados e especialistas, distinguem-se grupos de espécies com elencos similares de hospedeiras potenciais (Capítulo 1). Neste capítulo, testei se esse padrão resulta na compartimentação das associações entre Tefritídeos e suas plantas hospedeiras, em escala regional. Sob a premissa de que um inventário das plantas usadas pelos insetos, em diferentes localidades, estime o seu elenco potencial de hospedeiras, foi analisada a matriz de associações entre Tefritídeos e plantas da tribo Vernonieae na região do Espinhaço mineiro (MG). O objetivo foi quantificar o grau de compartimentação da matriz de associações em escala regional, identificar algumas de suas conseqüências, e propor suas causas. As perguntas específicas que busquei responder foram:

1. A matriz de associações entre tefritídeos e plantas da tribo Vernonieae está organizada em compartimentos?
2. A compartimentação, caso exista, pode ser explicada pela tendência das espécies de insetos se restringirem a plantas filogeneticamente aparentadas?
3. As espécies de tefritídeos insetos estão separadas em guildas, associadas a diferentes grupos de plantas hospedeiras ?
4. Caso existam guildas, como isto afeta o número de interações entre os insetos, e sua intensidade?

PROCEDIMENTOS

Sistema de estudo

Os registros analisados neste trabalho fazem parte de um amplo inventário de insetos endófagos de capítulos de Compostas (família Asteraceae) no Brasil (Lewinsohn 1991, Lewinsohn *et al.* 1997, Capítulo 1). Os Tephritidae são a família mais diversificada e abundante de endófagos de capítulos de Asteraceae no Brasil, e, no momento, são o componente melhor conhecido dessa entomofauna (Capítulo 1). Neste trabalho são analisados os registros de Tefritídeos obtidos de capítulos de plantas da Tribo Vernonieae nos campos rupestres do Espinhaço mineiro (MG).

As Asteráceas são a maior família de angiospermas, e, embora cosmopolitas, ocorrem predominantemente em ambientes não florestais (Barroso 1986, Bremer 1994). As Vernonieae são uma das tribos de Compostas mais importantes dos neotrópicos, com abundância, riqueza de espécies e amplitude de distribuição comparáveis apenas às da tribo Eupatorieae (Barroso 1986, King & Robinson 1987, Bremer 1994). Tal importância acentua-se nos campos rupestres, nos quais concentram-se a maioria das espécies da subtribo Lychnophorinae, além de um grande número de espécies endêmicas da subtribo Vernoniinae (MacLeish 1987, Robinson 1988, 1990, 1992, Giulietti, no prelo). No Brasil, os capítulos das Vernonieae são atacados por larvas endófagas de três famílias de dípteros (Tephritidae, Agromizyidae e Cecidomyiidae) e quatro de microlepidópteros (Tortricidae, Pyralidae, Pterophoridae e Gelechiidae). Os tefritídeos são a família mais importante, somando cerca de 60% das espécies e metade do total de indivíduos coletados de capítulos de Vernonieae (Lewinsohn 1988, Lewinsohn & Prado no prelo, Capítulo 1).

Coletas de plantas de outras tribos indicam que os tefritídeos associados a Vernonieae formam um compartimento bem delimitado de especialistas (Capítulo 1). Das 36 espécies e morfoespécies de tefritídeos criadas de capítulos de Vernonieae no Espinhaço, apenas cinco

foram registradas também em plantas de outras tribos. Mesmo essas espécies mais generalistas ocorrem predominantemente em uma única tribo. Duas delas estão primariamente associadas à tribo Vernonieae (*Tomoplagia incompleta* e *Dictyotrypeta* sp.23), usando ocasionalmente espécies das tribos Eupatorieae e Mutisieae (Tabela 1). As outras três espécies, registradas em Vernonieae e em outras tribos, atacam preferencialmente as tribos Mutisieae ou Eupatorieae (Tabela 1, Capítulo1).

Tabela 1 - Espécies de tefritídeos registradas em Vernonieae e também em outras tribos de asteráceas no Espinhaço mineiro. Para cada espécie de inseto são indicados o número de espécies de hospedeiras (N hosp), e de amostras de capítulos (N col) em que foi registrada, e o número de indivíduos obtidos em cada tribo, neste trabalho. Note que, mesmo para estas espécies mais generalistas, os registros concentram-se em uma tribo de plantas hospedeiras.

Tribo das hospedeiras	Eupatorieae			Mutisieae			Vernonieae			
	Espécie de Inseto	N hosp	N col	N ind	N hosp	N col	N ind	N hosp	N col	N ind
	<i>Dictyotrypeta</i> sp.23				3	3	4	10	21	83
	<i>Dictyotrypeta</i> sp.b				3	3	13	2	2	4
	<i>Tomoplagia incompleta</i>	1	1	1	2	2	2	24	51	266
	<i>Trupanea</i> sp.5	8	19	67				2	2	5
	<i>Xanthaciura biocellata</i>	32	102	974	1	1	1	5	5	18
	<i>Xanthaciura chrysur</i>	17	38	327				1	1	1

Área de Estudo

A cadeia do Espinhaço é um conjunto de planaltos quartzíticos nos estados de Minas Gerais e Bahia, resultantes de soerguimentos paleozóicos. Seu aspecto geral é o de um espigão de

direção norte-sul centrado no meridiano 43° W (Pflug 1965, Saadi 1995). Os topos pouco erodidos dos planaltos, com altitudes em torno de 1000 m, formam unidades disjuntas ao longo da cadeia, denominadas localmente “serras”. Nestes locais ocorrem os campos rupestres, um complexo de fisionomias herbáceas de altitude, com plantas adaptadas a solos pobres e rasos e à afloramentos rochosos (Joly 1970, Giuliatti & Pirani 1988, Harley 1995). Para os propósitos deste trabalho, os campos rupestres da cadeia do Espinhaço constituem um conjunto de comunidades similares, mas isoladas o suficiente para que suas dinâmicas locais possam ser consideradas independentes (Lewinsohn & Prado, no prelo).

Os campos rupestres possuem grande diversidade florística, com elevado grau de endemismo (Giuliatti *et al.* 1987, Giuliatti & Pirani 1988, Hensold 1988, Harley 1995). As asteráceas estão sempre entre as três famílias mais importantes, com riquezas locais em torno de 100 a 200 espécies (Barroso 1957, Harley & Simmons 1986, Leitão Filho & Semir in Giuliatti *et al.* 1987, Hind 1995). Com base nesses inventários de floras locais, estima-se que as áreas de campos rupestres abriguem cerca de 1000 espécies de asteráceas, 60% a 70 % das quais endêmicas dessa formação vegetal (Semir, com. Pess.).

Coletas de capítulos e obtenção dos insetos

Entre fevereiro de 1995 e setembro de 1996 foram realizadas cinco viagens de coletas a cinco áreas de campo rupestre do Espinhaço mineiro: Grão Mogol, Serra do Cabral, Diamantina, Serra do Cipó, e Ouro Branco (Fig. 1). Em cada área, 5 a 10 pontos foram inspecionados em busca assistemática, coletando-se capítulos de todas as espécies da tribo Vernonieae encontradas. Para cada amostra, foi coletada uma exsicata da planta para testemunho.

Os capítulos foram mantidos em potes de 500 ou 1000 ml, de plástico transparente e com tampa de tela, onde os insetos adultos emergem. No laboratório, os potes foram inspecionados a intervalos regulares de um a quatro dias, para a retirada dos insetos adultos. Os insetos foram

mantidos em geladeira a 15°C por cerca de 24 horas, para que adquirissem sua coloração natural antes de serem fixados e montados em alfinetes. Após quinze dias sem nenhuma emergência, a inspeção dos potes era encerrada, o que normalmente ocorreu seis a oito semanas após a coleta dos capítulos. Os insetos e as plantas hospedeiras foram separados em morfoespécies, a maioria das quais foi identificada até espécie (Capítulo 1), com o auxílio de especialistas. Os espécimes de Tephritidae estão depositados na coleção entomológica do Laboratório de Interações Insetos-Plantas do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas. Os materiais testemunhos das plantas hospedeiras estão depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas.

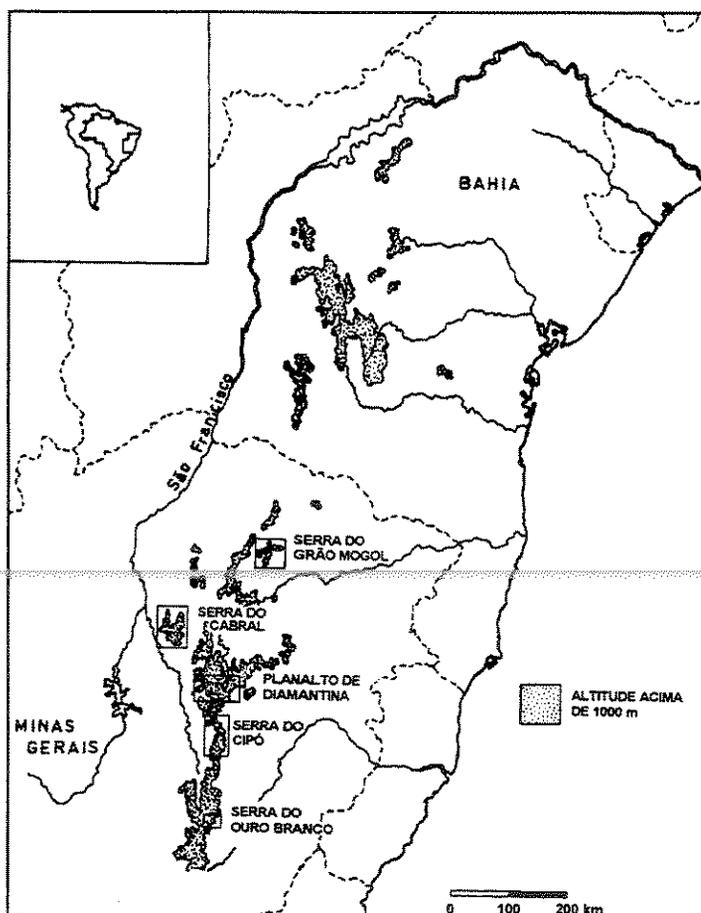


Figura 1 - Mapa da Cadeia do Espinhaço, com indicação das cinco áreas de coleta.

Análises estatísticas

A matriz de associações entre tefritídeos e Vernoniae possui l por c elementos, sendo suas l linhas as espécies de plantas e as c colunas as espécies de insetos. Cada elemento da matriz, a_{ij} , corresponde à associação entre uma espécie de planta (i) e uma espécie de tefritídeo (j). Neste trabalho, foi analisada a matriz binária, ou de presença/ausência das associações. Os elementos da matriz receberam valor 1, caso a associação tenha sido registrada em alguma coleta, e valor 0, no caso contrário.

Nessa matriz de associações, compartimentos são conjuntos de plantas usadas exclusivamente por insetos nelas especializados. Uma análise de correspondência, ou AC (Gauch 1982, Pielou 1984, Manly, 1994, ter Braak 1995), foi usada para identificar tais conjuntos. Embora seja usada para evidenciar a substituição gradual de espécies ao longo de um gradiente presumido (ter Braak & Prentice 1988, ter Braak 1995), a AC também é eficaz na detecção de descontinuidades (ter Braak 1995). Sendo um técnica de ordenação, a AC cria variáveis sintéticas ("eixos"), que expressam a similaridade entre elementos (e.g. espécies, amostras, hospedeiras), o que, portanto, permite ordená-los. O "escore" de cada elemento nos eixos, é o seu valor da variável sintética. A AC ordena elementos maximizando a correlação entre os escores dos elementos das linhas e das colunas de uma matriz de incidência (Manly 1994). Com a ordenação da matriz de associações pela AC, as espécies de plantas terão um escore similar ao das espécies de insetos que nelas ocorrem. Espécies de plantas e de insetos que formem um compartimento terão escores muito próximos, o que causa seu agrupamento. Ao contrário, espécies de insetos com universos de hospedeiras parcialmente sobrepostos serão ordenados em um gradiente. Como assinala ter Braak (1995), a AC evidencia a estrutura das matrizes de incidência, que pode ir de um gradiente contínuo de substituição de espécies (estrutura diagonal ou matriz de Petrie) à compartimentação completa (estrutura em blocos). Os autovalores dos eixos podem ir de zero a um, e aumentam com o grau de isolamento dos agrupamentos (ter Braak 1995). O autovalor

máximo ($\lambda = 1$) ocorre quando há um bloco completamente isolado, no caso, um grupo de espécies de insetos e plantas associados exclusivamente entre si. Assim, os compartimentos da matriz de associações entre tefritídeos e Vernoniæ foram definidos como agrupamentos de espécies nos eixos da AC, e os autovalores dos eixos da AC foram usados para expressar o seu grau de isolamento.

As espécies de insetos de um mesmo compartimento foram consideradas como de uma mesma guilda. A diferença dos elencos de hospedeiras entre as guildas de insetos foi testada com o MRPP (“Multi-Response Permutation Procedure”, McCune & Mefford 1997). O MRPP é um teste não paramétrico de diferenças entre grupos, definidos a priori. A distância média entre elementos dos grupos é comparada com o valor esperado, caso não existissem diferenças entre os grupos. A distância média esperada, e seu intervalo de confiança, são calculados de grupos de composição aleatória, gerados por permutações ao acaso, mas com o mesmo tamanho dos grupos originais (Biondini *et al.* 1985, Zimmerman *et al.* 1985, McCune & Mefford 1997). Para o teste de MRPP das guildas de tefritídeos foi usado o índice de distância percentual de Bray-Curtis (ou índice de Sorensen, ou índice de Czekanowski, Sneath & Sokal 1973, Greig-Smith 1983), o único adequado a dados binários disponível nas rotinas de MRPP (McCune & Mefford 1997, Slauson *et al.* 1998). No cálculo das distâncias médias, os elementos de grupos pequenos tiveram mais peso, dado pela ponderação recomendada por Mielke (1984):

$$p_i = n_i / N$$

onde p_i é o peso aplicado aos elementos do grupo i , n_i é o número de elementos do grupo i , e N é total de elementos, de todos os grupos.

Aleatorizações de Monte Carlo foram usadas para comparar parâmetros da matriz de associações com valores esperados, caso não existissem guildas de insetos. Foram feitas 4000 aleatorizações independentes, nas quais as espécie de insetos foram distribuída ao acaso pelo mesmo número de plantas hospedeiras em que foram registradas. Esse algoritmo de

aleatorização, proposto por Sale (1974), é conhecido como RA3 (Lawlor 1980), ou “zeros embaralhados” (Winemiller & Pianka 1990). Corresponde a permutar ao acaso os valores de cada coluna da matriz de associações, o que elimina guildas, mas mantém as amplitudes de nicho das colunas (Sale 1974, Lawlor 1980, Winemiller & Pianka 1990), no caso, das espécies de tefritídeos.

A aleatorização incluiu apenas as espécies de plantas que tiveram pelo menos uma espécie de tefritídeo associada. Com isso, o modelo nulo pressupõe que as espécies de *Vernoniae* sem registros de tefritídeos (Apêndice 3) não pertenciam ao universo de hospedeiras potenciais desses insetos. Optei por este modelo porque ele coloca um limite objetivo ao universo de hospedeiras potenciais, e também por ser mais conservador na detecção de compartimentos e de ausência de partilha de recursos, que são hipóteses testadas nesta tese.

Os seguintes parâmetros foram calculados das matrizes aleatorizadas:

1. Média da similaridade de hospedeiras das espécies de insetos. A similaridade de plantas hospedeiras entre cada par de espécies de tefritídeos foi calculada pelo índice de Jaccard (Sneath & Sokal 1973). A similaridade média da matriz de associações é dada pela soma das similaridades entre todos os pares, dividida pelo número de pares:

$$X = (\sum x_{ij}) / N$$

onde: x_{ij} = similaridade entre as espécies i, j

N = número de pares de espécies

2. Variância da similaridade de hospedeiras das espécies de insetos, ou seja, a soma dos desvios quadrados da similaridade de cada par em relação à média, dividido pelo número de pares, menos um:

$$s^2 = [\sum (x_{ij} - X)^2] / (N - 1)$$

3. Número médio de espécies “vizinhas”. Inger & Colwell (1977) e Winemiller & Pianka (1990) consideram espécies que usam os mesmos recursos “vizinhas”, pois seus nichos partilham o mesmo hiperespaço. Na matriz de associações regional, as espécies vizinhas são aquelas que têm pelo menos um recurso em comum, e, portanto, têm a chance de interagir em comunidades locais. O número de vizinhos foi calculado para cada espécie de tefritídeo contando-se o número de espécies com as quais tivessem pelo menos uma espécie de planta hospedeira em comum. A média foi calculada dividindo a soma do número de vizinhos de cada espécie de insetos pelo total de espécies de insetos.
4. Similaridade média por posto (“ranking”) de vizinhança. O vizinho com maior sobreposição será o “mais próximo”, no hiperespaço teórico onde se distribuem os nichos. Assim, é possível ordenar os vizinhos de cada espécie, pela sua similaridade ou sobreposição de nichos, e calcular a sobreposição média das espécies com os vizinhos de cada posto (Inger & Colwell 1977). Com as médias de sobreposições de nicho por posto de vizinhança, é possível testar mais acuradamente a estruturação da comunidade em guildas (Haefner 1988, Winemiller & Pianka 1990, Gotelli & Graves 1996). É esperado que a compartimentação em guildas eleve a sobreposição entre vizinhos mais próximos (das mesmas guildas), mas reduza entre vizinhos distantes, que, em geral, pertencem a guildas diferentes (Inger & Colwell 1977, Gotelli & Graves 1996). As sobreposições médias por posto de vizinhança dos insetos foram calculadas pelas médias das similaridades de hospedeiras (Jaccard) das espécies de tefritídeos com seu primeiro, segundo, etc, até o último vizinho.

A probabilidade dos parâmetros observados serem significativamente maiores, ou menores, do que o esperado pelo modelo nulo, é estimada pela proporção de matrizes aleatorizadas que tiveram valores menores, ou maiores, desses parâmetros (Manly 1991, Gotelli & Graves 1996).

RESULTADOS

Compartimentação

Foram obtidas 272 amostras de capítulos de 104 espécies ou morfoespécies de plantas, pertencentes a 17 gêneros e três subtribos da tribo Vernonieae (Apêndices 2 e 3). De 228 destas amostras (83 espécies de plantas), emergiram indivíduos adultos de 36 espécies de tefritídeos, pertencentes a sete gêneros (Apêndice 1).

Esses insetos mostraram em geral baixa amplitude taxonômica de hospedeiras. Vinte espécies estão restritas a uma única espécie ou gênero de planta, e apenas oito usam plantas de mais de uma subtribo (Fig. 2).

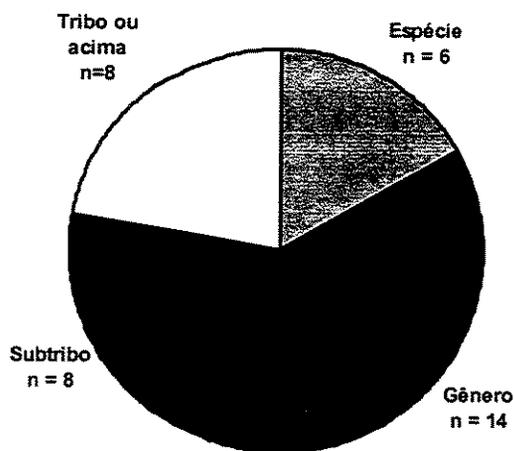


Figura 2 - Número de espécies de tefritídeos, por classes de amplitude taxonômica de seus conjuntos de plantas hospedeiras.

Três espécies de tefritídeos foram obtidas dos únicos representantes coletados de um gênero de hospedeira, sendo conservadoramente classificadas como especialistas em gêneros, e não em espécies de plantas. *Tomoplagia formosa* foi registrada na única espécie de *Chrysolaela* coletada no Espinhaço, *C. herbacea*. Esta espécie de *Tomoplagia* não é classificada como especialista desta espécie de hospedeira, e sim do gênero, porque foi criada de capítulos de outras

espécies de *Chrysolaena*, em outras regiões do Brasil (Capítulo1). *Tomoplagia argentiensis* e *T. pseudopenicillata* foram criadas exclusivamente de capítulos de *Cyrtocymura scorpioides*.

Como não há coletas de outras espécies de *Cyrtocymura* no Espinhaço, ou em outras localidades do Brasil (Capítulo 1), estas espécies de *Tomoplagia* estão provisoriamente classificadas como restritas a este gênero de hospedeira, embora possam ser especialistas de *C. scorpioides*. Da mesma forma, *Tomoplagia punctata* é classificada como restrita à subtribo *Centratheriinae*, por ter sido registrada apenas em *Centratherum punctatum*, único representante coletado da subtribo.

Apenas as espécies de tefritídeos que usam os mesmos táxons de plantas, podem, a princípio, interagir. Com 36 espécies de tefritídeos, é possível formar $36! / [(36-2)! \times 2!] = 630$ pares. Desses, 438 (70%) não podem interagir, porque as espécies de insetos usam plantas de subtribos ou gêneros diferentes (Fig. 3).

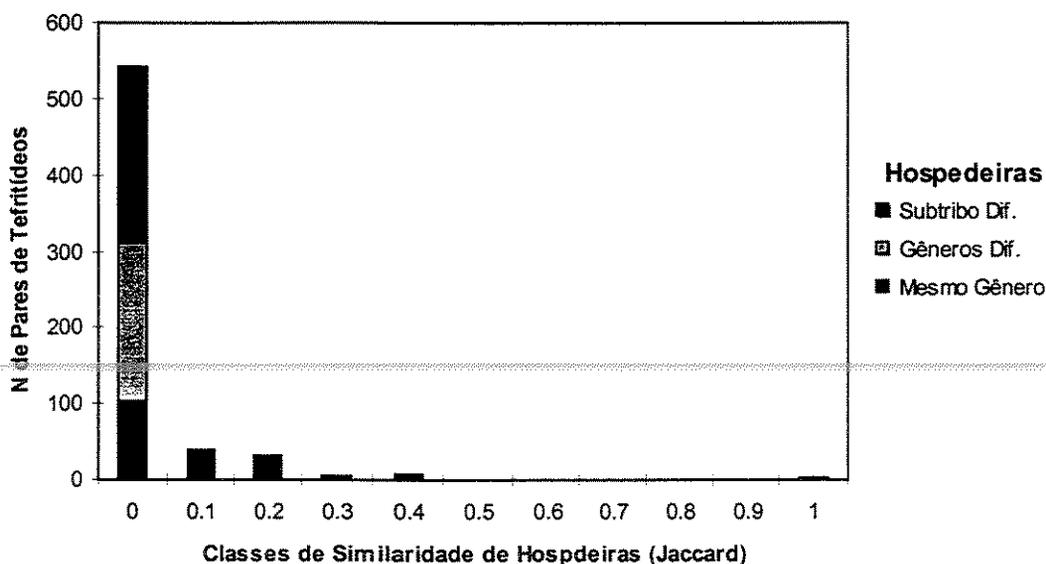


Figura 3 – Distribuição de frequência das similaridades de hospedeiras (Coeficiente de Jaccard) entre todos os pares de espécies de tefritídeos (n = 630). A primeira coluna (Jaccard = 0) indica o número de pares que não partilham nenhuma espécie de hospedeira (86% dos pares). Nela estão indicados quantos desses pares possuem similaridade nula porque estão associadas a plantas de gêneros, ou subtribos, diferentes (70% dos pares). A fração restante na coluna indica o número de pares que têm pelo menos um gênero de hospedeira em comum, mas com similaridade nula.

Dessa maneira, a especialização dos tefritídeos impõe uma forte limitação às interações entre esses insetos, pois impede um grande número de encontros das espécies nas plantas hospedeiras, na fase larval. O resultado é um grande número de pares de espécies com similaridade de hospedeiras nula, e alguns poucos pares com similaridade elevada (Fig. 3).

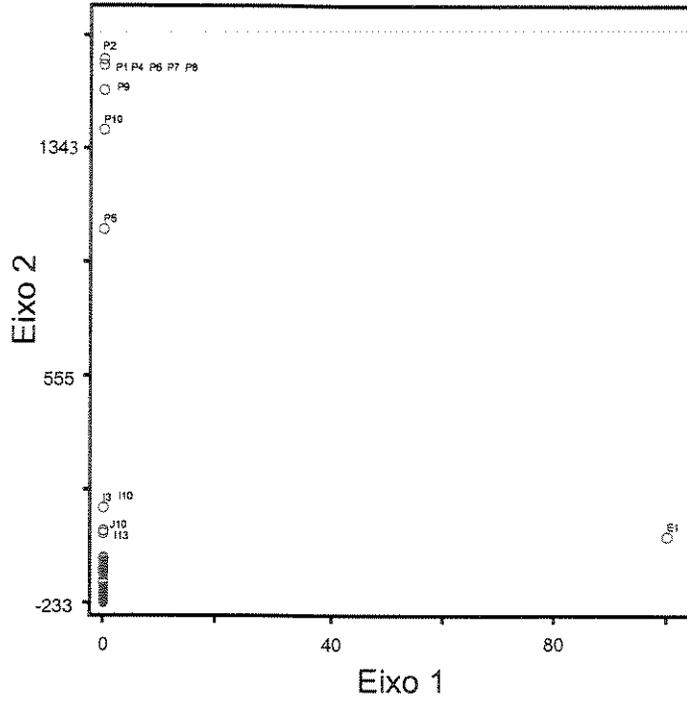
A ordenação das espécies de tefritídeos nos três primeiros eixos da análise de correspondência mostra quatro compartimentos bem delimitados, formados por plantas de um gênero ou subtribo, e seus insetos especialistas (Tabela 2, Fig. 4). Das 165 associações registradas entre tefritídeos e Vernoniaceae, apenas 12 não ocorrem dentro destes compartimentos. Os três eixos possuem autovalores iguais ou próximos de 1 (Apêndices 1 e 2), o que indica uma matriz estruturada em blocos isolados (ter Braak 1995).

O primeiro eixo da análise de correspondência separou *Tomoplagia argentiniensis* e *T. pseudopenicillata*, e sua única hospedeira, *Cyrtocymura scorpoides* (subtribo Vernoniinae, Fig. 4A-B, Tabela 2, Apêndices 1 e 2). Este é o único compartimento da fauna de tefritídeos completamente isolado, pois nem as espécies de insetos têm outras hospedeiras, nem a planta tem outros tefritídeos associados. Por essa razão, o eixo que discrimina esse bloco possui autovalor igual a um ($\lambda = 1,0$), e foi o primeiro extraído. O segundo eixo também indica um bloco bem delimitado ($\lambda = 0,951$), formado por *T. minuta*, *T. reimoseri* e *T. fiebrigi*, associadas exclusivamente a *Vernonanthura* spp. (subtribo Vernoniinae, Fig. 4A-B, Tabela 2, Apêndices 1 e 2). Estas são as únicas espécies de tefritídeos registradas neste gênero de planta, à exceção das ocorrências ocasionais das espécies generalistas *Xanthaciura biocellata* e *Tomoplagia* sp.m (Tabela 2), em *V. mariana*; e *V. ferruginea*, respectivamente.

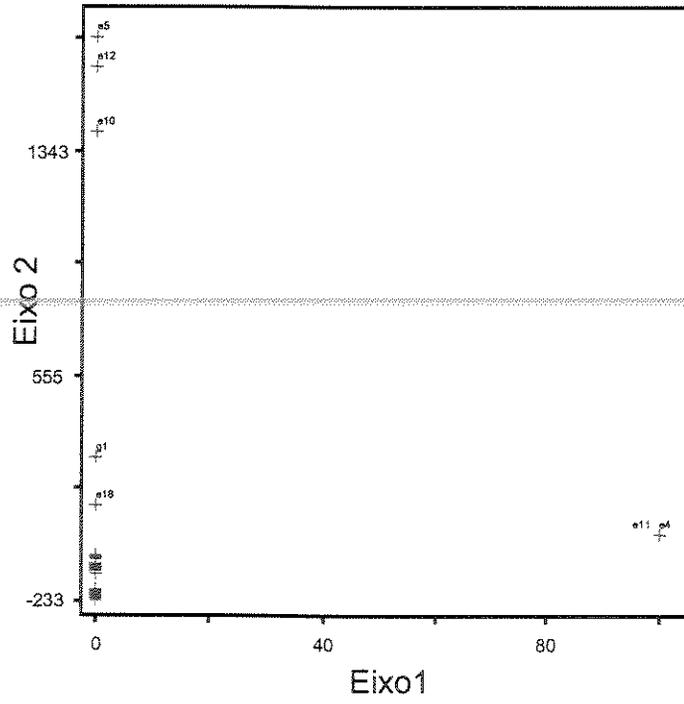
Figura 4 (Nas próximas duas páginas)- Ordenação das plantas e insetos no espaço definido pelos três primeiros eixos da análise de correspondência (RA). Embora estejam no mesmo espaço de ordenação (Manly 1994, ter Braak 1995), plantas e insetos foram representados em diagramas separados. **A** - primeiro e segundo eixos, ordenação das plantas. **B** - primeiro e segundo eixos, insetos; **C** - segundo e terceiro eixos, plantas; **D** - segundo e terceiro eixos, insetos. As cores dos símbolos das plantas indicam as espécies das subtribos Vernoniinae (azul), Lychnophorinae (vermelho), e Centratheriinae (preto). As espécies de plantas e de seus insetos associados ocupam a mesma região do diagrama, pois possuem escores similares. Assim, compartimentos são representados como agrupamentos de plantas e insetos no diagrama de ordenação (ver métodos). Legenda das plantas: **A1**: *Anteremanthus hatschbachii*, **B1**: *Centratherum punctatum*, **C1**: *Chresta sp.01*, **C2**: *Chresta sphaerocephala*, **D1**: *Chrysolaena herbacea*, **E1**: *Cyrtocymura scorpioides*, **F1**: *Echinocoryne holosericea*, **F2**: *Echinocoryne schwenkiaefolia*, **G1**: *Eremanthus aff. glomerulatus*, **G2**: *Eremanthus crotonoides*, **G3**: *Eremanthus eleagnus*, **G4**: *Eremanthus erythropappus*, **G5**: *Eremanthus glomerulatus*, **G6**: *Eremanthus incanus*, **G7**: *Eremanthus polycephalus*, **G8**: *Eremanthus sp.03*, **H1**: *Lepidaploa aff. rufogrisea*, **H2**: *Lepidaploa aurea*, **H3**: *Lepidaploa lilacina*, **H4**: *Lepidaploa rufogrisea*, **H5**: *Lepidaploa salzmännii*, **H6**: *Lepidaploa sp.01*, **H7**: *Lepidaploa spixiana*, **H8**: *Lepidaploa velutina*, **I1**: *Lessingianthus (Oligocephalus) aff. simplex*, **I2**: *Lessingianthus (Oligocephalus) simplex*, **I3**: *Lessingianthus (Oligocephalus) virgulatus*, **I4**: *Lessingianthus belidioides*, **I5**: *Lessingianthus brevipetiolatus*, **I6**: *Lessingianthus buddleiifolius*, **I7**: *Lessingianthus carduoides*, **I8**: *Lessingianthus coriaceus*, **I9**: *Lessingianthus glabratus*, **I10**: *Lessingianthus hoveaeifolius*, **I11**: *Lessingianthus linearifolius*, **I12**: *Lessingianthus linearis*, **I13**: *Lessingianthus psilophyllus*, **I14**: *Lessingianthus pumilla*, **I15**: *Lessingianthus roseus*, **I16**: *Lessingianthus rosmarinifolius*, **I17**: *Lessingianthus rubricaulis*, **I18**: *Lessingianthus tomentellus*, **I19**: *Lessingianthus vepretorum*, **I20**: *Lessingianthus warmingianus*, **J1**: *Lychnophora aff. pohlii*, **J2**: *Lychnophora candelabrum*, **J3**: *Lychnophora cipoensis*, **J4**: *Lychnophora diamantinana*, **J5**: *Lychnophora granmogolense*, **J6**: *Lychnophora marcgravii*, **J7**: *Lychnophora passerina*, **J8**: *Lychnophora pinaster*, **J9**: *Lychnophora pohlii*, **J10**: *Lychnophora pseudovillosissima*, **J11**: *Lychnophora rosmarinifolia*, **J12**: *Lychnophora salicifolia*, **J13**: *Lychnophora tomentosa*, **J14**: *Lychnophora villosissima*, **K1**: *Minasia alpestris*, **K2**: *Minasia scapigera*, **K3**: *Minasia sp.01*, **K4**: *Minasia sp.02*, **K5**: *Minasia sp.04*, **K6**: *Minasia sp.05*, **K7**: *Minasia sp.06*, **L1**: *Paralychnophora bicolor*, **M1**: *Piptolepis apiculata*, **M2**: *Piptolepis sp.01*, **M3**: *Piptolepis sp.02*, **N1**: *Proteopsis argentea*, **N2**: *Proteopsis sp.01*, **O1**: *Strophopappus bicolor*, **P1**: *Vernonanthura aff. laxa*, **P2**: *Vernonanthura aff. lucida sp.1*, **P3**: *Vernonanthura ferruginea*, **P4**: *Vernonanthura glanduloso-dentata*, **P5**: *Vernonanthura mariana*, **P6**: *Vernonanthura membranacea*, **P7**: *Vernonanthura mucronulata*, **P8**: *Vernonanthura phosphorica*, **P9**: *Vernonanthura subverticillata*, **P10**: *Vernonanthura westiniana*, **Q1**: Vernoniinae sp.19.

Legenda dos insetos: **a1**: Acrotaeniini gen. nov.1 sp.a, **b1**: Acrotaeniini gen. nov.2 sp.a, **c1**: *Dictyotrypeta atacta*, **c2**: *Dictyotrypeta sp.23*, **c3**: *Dictyotrypeta sp.6*, **c4**: *Dictyotrypeta sp.a*, **c5**: *Dictyotrypeta sp.b*, **d1**: *Tetreuaresta sp.a*, **d2**: *Tetreuaresta sp.c*, **d3**: *Tetreuaresta sp.d*, **d4**: *Tetreuaresta sp.e*, **e1**: *Tomoplagia aff. deflorata*, **e2**: *Tomoplagia aff. heringi*, **e3**: *Tomoplagia aff. rudolphi*, **e4**: *Tomoplagia argentiniensis*, **e5**: *Tomoplagia fiebrigi*, **e6**: *Tomoplagia formosa*, **e7**: *Tomoplagia gr. inc. sp.c*, **e8**: *Tomoplagia gr. inc. sp.d*, **e9**: *Tomoplagia incompleta*, **e10**: *Tomoplagia minuta*, **e11**: *Tomoplagia pseudopenicillata*, **e12**: *Tomoplagia reimoseri*, **e13**: *Tomoplagia sp.7*, **e14**: *Tomoplagia sp.7b*, **e15**: *Tomoplagia sp.8*, **e16**: *Tomoplagia sp.a*, **e17**: *Tomoplagia punctata*, **e18**: *Tomoplagia sp.i*, **e19**: *Tomoplagia sp.k*, **e20**: *Tomoplagia sp.l*, **e21**: *Tomoplagia sp.m*, **e22**: *Tomoplagia tripunctata*, **f1**: *Trupanea sp.5*, **g1**: *Xanthaciura biocellata*, **g2**: *Xanthaciura chrysur*,

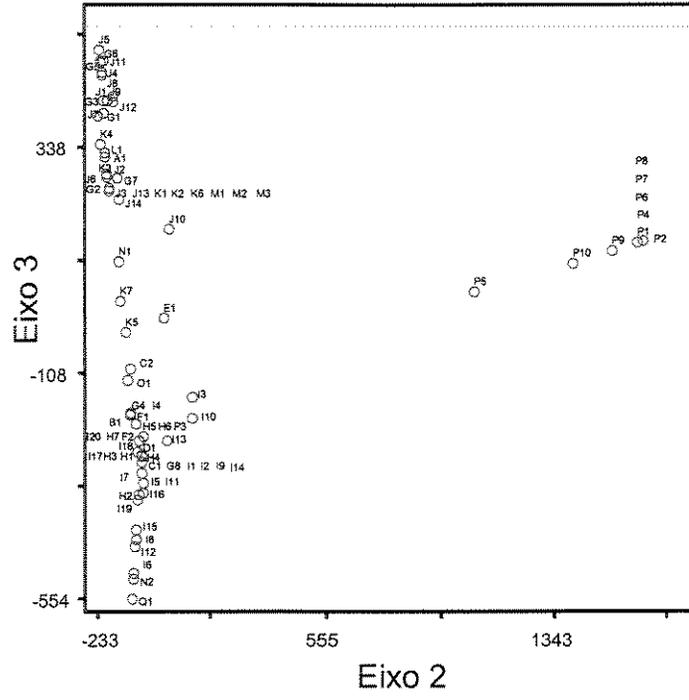
A



B



C



D

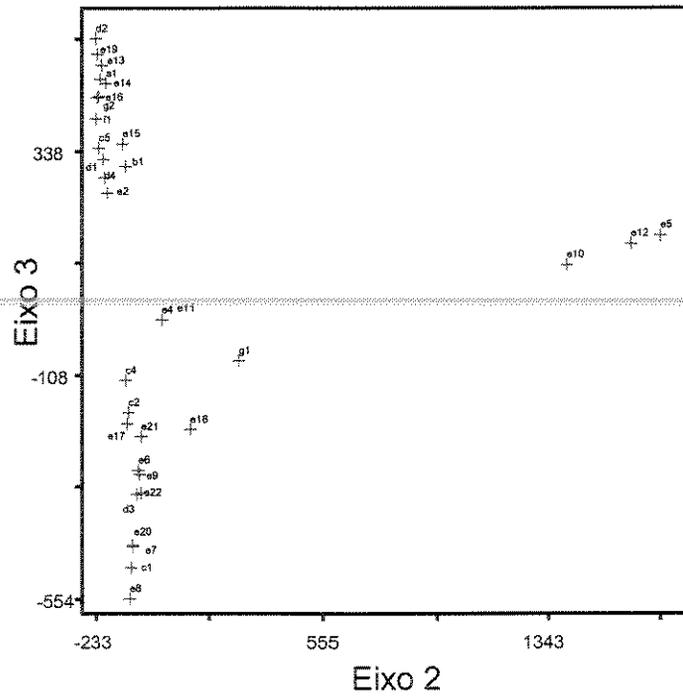


Tabela 2 - Matriz de associações entre as espécies de Tephritidae e os gêneros de Vernoniaceae, ordenados, a partir da análise de correspondência, para evidenciar sua compartimentação. A matriz indica o número de espécies de cada gênero de planta que é usado pelas espécies de tefritídeos. Os compartimentos, separados com a análise de correspondência (Fig. 3), estão delimitadas com retângulos. As guildas de tefritídeos, definidas como as espécies que ocupam cada compartimento (ver texto), estão separadas por linhas. A primeira linha da tabela mostra a subtribo dos gêneros das plantas (V = Vernoniinae, C = Centritheriinae, L = Lychnophorinae), e na última linha estão os números de espécies coletadas de cada gênero de planta. Duas morfoespécies de Vernoniinae, sem identificação de gênero, não estão representadas na matriz. Também não foi incluído na tabela o gênero *Stenocephalum* (Vernoniinae, duas espécies coletadas), no qual não foram registrados tefritídeos.

Tefritídeos	Subtribo das plantas															
	V	V	V	V	V	V	V	V	C	L	L	L	L	L	L	
	Cyrtocymura	Vernonanthura	Strophopappus	Chrysolea	Chresta	Lessingianthus	Lepidaploa	Echinocoryne	Centratherum	Proteopsis	Minasia	Piptolepis	Eremanthus	Lychnophora	Anteremanthus	Paralychnophora
Tomoplagia pseudopenicillata	1															
Tomoplagia argentiniensis	1															
Tomoplagia fiebrigi		1														
Tomoplagia minuta		3														
Tomoplagia reimoseri		8														
Dictyotrypeta sp.a			1		1											
Tomoplagia formosa				1												
Tomoplagia aff. deflorata						1										
Tomoplagia gr. inc. sp.c						3										
Tomoplagia gr. inc. sp.d						1										
Tomoplagia sp.i						1										
Tomoplagia sp.l						3										
Tomoplagia tripunctata						7										
Tomoplagia sp.m		1		1	1	4	6	2		1						
Dictyotrypeta sp.6								1								
Tetreaesta sp.d								2								
Dictyotrypeta atacta						4				1						
Tomoplagia aff. rudolphi						1				1						
Tomoplagia incompleta				1	2	14	4	1			1		1			
Xanthaciura biocellata		1				3									1	
Dictyotrypeta sp.23						4	1	2	1		1		1	1		
Tomoplagia punctata									1							
Dictyotrypeta sp.b											3					
Tomoplagia aff. heringi						1				1	6	3	3	6		1
Tetreaesta sp.a										1			1	1	1	1
Tetreaesta sp.c													1			
Tetreaesta sp.e													1			
Acrotaeniini gen nov.1 sp.a													3	4		
Tomoplagia sp.7													2	5		
Tomoplagia sp.k													3	2		
Acrotaeniini gen. nov.2 sp.a															4	
Tomoplagia sp.7b														2		
Tomoplagia sp.8														4		
Tomoplagia sp.a															1	1
Trupanea sp.5														1		1
Xanthaciura chrysur													1			
N de espécies de plantas	1	12	1	1	2	26	9	2	1	2	8	4	11	18	1	1

O terceiro eixo separou as demais espécies de tefritídeos em dois grandes blocos, associados, respectivamente, aos gêneros restantes da subtribo Vernoniinae, e à subtribo Lychnophorinae (Fig. 4C-D, Tabela 2, Apêndices 1 e 2). O isolamento desses blocos, apesar de elevado ($\lambda = 0,908$), é menor do que dos anteriores, devido à presença de algumas espécies generalistas:

- *Dictyotrypeta* sp.23 - A maioria de suas hospedeiras pertencem às Vernoniinae, embora este inseto tenha emergido também de duas amostras de capítulos de *Minasia* sp. 6, uma amostra de *Eremanthus erythropappus*, e uma de *Lychnophora villosissima* (Tabela 2).
- *Dictyotrypeta atacta* - associada com o *Lessingianthus* spp., embora cinco indivíduos tenham emergido de uma coleta de capítulos de *Proteopsis argentea* (Lychnophorinae), da Serra do Cabral (Tabela 2, Capítulo 1).
- *Tomoplagia incompleta* - está associada principalmente com o gênero *Lessingianthus* (Vernoniinae), mas usa ocasionalmente plantas de outras subtribos e tribos (Tabelas 1 e 2, Capítulo 1, Prado & Lewinsohn 1994).
- *Tomoplagia* sp.m - espécie não descrita, muito próxima de *T. incompleta*, usa primariamente o gênero *Lapidaploa* (Vernoniinae). É ocasionalmente registrada em *Vernonathura*, e em Lychnophorinae (Tabela 2).
- *Xanthaciura biocellata* - espécie generalista, primariamente associada à tribo Eupatoriaeae (Tabela 1, Capítulo 1). Nas coletas deste trabalho, usou plantas de três compartimentos (Tabela 2), com preponderância para *Lessingianthus* (três das cinco amostras, e 15 dos 18 indivíduos registrados em Vernoniinae).

A outra espécie de tefritídeo que foi obtida de hospedeiras de mais de um compartimento, *Tomoplagia* aff. *heringi*, não pode ser considerada generalista. Trezentos indivíduos dessa

espécie foram obtidos de 20 espécies de plantas da subtribo Lychnophorinae. O único registro discrepante é o de um indivíduo, obtido de *Chresta sphaerocephala*, espécie que já esteve classificada no gênero *Eremanthus* (Lychnophorinae), e cuja atual classificação entre as Vernoniinae é controversa (Bremer 1994). Assim, é possível que *Chresta* seja uma hospedeira ocasional de *T. aff. heringi*, ou seja alvo de erros de oviposição, devido à sua similaridades com as hospedeiras principais.

Nos dois compartimentos maiores, separados pelo terceiro eixo, há grupos de espécies de insetos associadas a diferentes gêneros de plantas. Esses grupos não estão completamente isolados, mas causam alguma subdivisão nos compartimentos. No compartimento de insetos associados à subtribo Vernoniinae (exceto *Cyrtocymura* e *Vernonanthura*), há seis espécies restritas ao gênero *Lessingianthus*, duas ao gênero *Lepidaploa*, uma a *Chrysolaena*, e uma aos gêneros *Chresta* e *Strophopappus* (Tabela 2). Há, ainda, uma especialista de *Centratherum punctatum* (subtribo Centratheriinae), *Tomoplagia punctata*, que foi incluída no bloco dos insetos de Vernoniinae (Fig. 4C-D, Tabela 2), pois sua planta hospedeira também é usada por *Dictyotrypeta* sp.23, que pertence a este bloco. No bloco dos tefritídeos associados à subtribo Lychnophorinae, distingue-se um subgrupo de três especialistas do gênero *Lychnophora*, quatro espécies restritas aos gêneros *Lychnophora* e *Eremanthus*, uma espécie especialista no gênero *Minasia*, e outras duas espécies virtualmente restritas ao gênero monotípico *Paralychnophora* (Tabela 2).

Ao contrário das plantas, muitas das espécies de tefritídeos de um mesmo compartimento não formam grupos delimitados taxonomicamente ou filogeneticamente, o que sugere que cada compartimento foi colonizado independentemente por mais de uma linhagem de tefritídeos. Os dois maiores compartimentos são ocupados por espécies de quatro e sete gêneros (Tabela 2), pertencentes a pelo menos três tribos da subfamília Tephritinae (Norrbom *et al.* 1998). As espécies dos outros dois compartimentos também parecem ser grupos polifiléticos, mesmo

pertencendo todas ao gênero *Tomoplagia*. Estudos com isoenzimas mostram que os pares *T. argentiniensis* / *T. pseudopenicillata* (associadas a *C. scorpoides*), e *T. reimoseri* / *T. minuta* (associadas a *Vernonanthura* spp.) têm menos similaridade genética entre si do que com espécies de *Tomoplagia* de outros compartimentos (Solferini *et al.* ms). Por outro lado, há também indícios de que parte da fauna de tefritídeos de cada compartimento tenha se originado pela colonização por uma espécie ancestral, e sua posterior irradiação. As quatro espécies de *Tomoplagia* associadas às Lychnophoriinae têm mais similaridade genética entre si do que com qualquer outra espécie analisada até o momento (Solferini *et al.* ms). Da mesma forma, *Tomoplagia incompleta* e *T. sp. m* possuem elevada similaridade genética, e uma marcante sinapomorfia da terminália masculina (Solferini *et al.* ms), sendo, possivelmente, espécies irmãs. Essas duas espécies usam praticamente os mesmos gêneros de hospedeiras (Tabela 2), embora *T. incompleta* ocorra com mais frequência em *Lessingianthus*, e *T. sp. m* em *Lepidaploa*.

Conseqüências da Compartimentação

Os resultados acima indicam que a fauna de tefritídeos estudada divide-se em guildas de espécies que usam os mesmos táxons de hospedeiras. Essas guildas foram delimitadas a partir dos compartimentos identificados pela AC (Tabela 2, Fig. 4, Apêndices 1 e 2).

O teste MRPP indicou que a diferença média de hospedeiras entre as espécies de tefritídeos de uma mesma guilda é significativamente menor do que entre espécies pertencentes a guildas diferentes. A distância percentual (Bray-Curtis) média entre insetos da mesma guilda é elevada ($\delta = 86\%$, Tabela 3), o que pode ser explicado pela estruturação dos dois maiores compartimentos em subcompartimentos de insetos especialistas, com pouca similaridade de hospedeiras entre si. Apesar disso, a distância média esperada, caso não existissem diferenças entre as guildas, é significativamente maior do que a observada ($\delta = 97\%$; $p < 0,001$, Tabela 3). A

diferença manteve-se significativa com os outros índices de distância e fórmulas de ponderação normalmente usados no MRPP (ver McCune & Mefford 1997).

Tabela 3 - Hospedeiras e composição das guildas de tefritídeos de Vernoniaceae, delimitadas a partir dos agrupamentos vistos na análise de correspondência (Fig. 4, Tabela 2, Apêndice 1). A diferença média de hospedeiras (distância de Bray-Curtis) entre as espécies da guilda é assinalada na última coluna. A última linha indica a média das distâncias intra-guildas observada, a esperada pela hipótese nula (distâncias intra e inter-grupos iguais, ver texto), e sua significância. Embora a primeira guilda possua uma distância interna muito inferior às demais, sua exclusão não afeta a significância do teste.

Plantas Hospedeiras	Composição	Bray-Curtis intra-guilda (δ)		
		OBS	ESP	p
<i>Cyrtocymura scorioides</i>	<i>Tomoplagia argentiniensis</i> , <i>Tomoplagia pseudopenicillata</i>	0,000		
<i>Vernonanthura</i> spp.	<i>Tomoplagia fiebrigi</i> , <i>Tomoplagia minuta</i> , <i>Tomoplagia reimoseri</i>	0,805		
Subtribos Vernoniinae (exceto <i>Cyrtocymura</i> e <i>Vernonanthura</i>)	<i>Dictyotrypeta atacta</i> , <i>Dictyotrypeta sp.23</i> , <i>Dictyotrypeta sp.a</i> , <i>Tetreuaresta sp.d</i> , <i>Tomoplagia aff. deflorata</i> , <i>Tomoplagia aff. Rudolphi</i> , <i>Tomoplagia formosa</i> , <i>Tomoplagia gr. inc. sp.c</i> , <i>Tomoplagia gr. inc. sp.d</i> , <i>Tomoplagia incompleta</i> , <i>Tomoplagia sp.h</i> , <i>Tomoplagia sp.i</i> , <i>Tomoplagia sp.l</i> , <i>Tomoplagia sp.m</i> , <i>Tomoplagia tripunctata</i> , <i>Xanthaciura biocellata</i>	0,931		
Subtribo Lychnophorinae	<i>Acrotaeniini gen. nov. 1 sp.a</i> , <i>Acrotaeniini gen. nov. 2 sp.a</i> , <i>Dictyotrypeta sp.b</i> , <i>Tetreuaresta sp.a</i> , <i>Tetreuaresta sp.c</i> , <i>Tetreuaresta sp.e</i> , <i>Tomoplagia aff. heringi</i> , <i>Tomoplagia sp.7</i> , <i>Tomoplagia sp.7b</i> , <i>Tomoplagia sp.8</i> , <i>Tomoplagia sp.a</i> , <i>Tomoplagia sp.k</i> , <i>Trupanea sp.5</i> , <i>Xanthaciura chrysur</i>	0,897		
Média de Todas as Guildas		0,859	0,965	<0,001

A distância entre as duas espécies de tefritídeos especialistas de *Cyrtocymura* é nula (Tabela 3), o que poderia estar reduzindo a distância média intra-grupos, e favorecendo a rejeição da hipótese nula. Por essa razão testei o isolamento das outras três guildas, sem *Cyrtocymura* e seus insetos. Ainda assim, a distância média entre insetos de uma mesma guilda é significativamente menor do que o esperado, na ausência de diferenças.

As larvas de diferentes espécies de tefritídeos só podem interagir diretamente se partilharem pelo menos uma espécie de hospedeira. Na matriz observada, o número médio de espécies com as quais cada espécie de tefritídeo poderia interagir ("vizinhos") é menor que na ausência de guildas. Cada espécie de tefritídeo teve hospedeiras em comum com uma média de 2,67 outras espécies. Um valor inferior, ou igual, a este não ocorreu em nenhuma das 4000 matrizes aleatorizadas (Tabela 4). O menor valor dessa média entre as matrizes aleatorizadas foi de 4,78 vizinhos.

Tabela 4 - Parâmetros observados da matriz de associações entre tefritídeos e Vernonieae, a média dos valores obtidos nas matrizes geradas aleatoriamente, e sua significância, estimada a partir da proporção de matrizes aleatorizadas que tiveram um valor do parâmetro igual ou mais extremo ao observado. Os "vizinhos" são espécies que tem pelo menos uma espécie de planta hospedeira em comum. A similaridade de hospedeiras foi medida pelo Índice de Jaccard.

Parâmetro	Observado	Média das Aleatorizações	p
Número médio de vizinhos	2,67	6,08	< 0,00025
Similaridade média de hospedeiras	0,0225	0,0207	0,23
Variância da similaridade de hospedeiras	0,0069	0,0042	0,05

A variância da similaridade de hospedeiras das espécies de tefritídeos foi significativamente maior do que o esperado pelo modelo nulo, o que pode ser explicado pela compartimentação da matriz de associações. As espécies de tefritídeos de uma mesma guilda possuem similaridades maiores do que se ocorressem independentemente por todas as plantas hospedeiras. Por outro lado, espécies de insetos de diferentes guildas possuem similaridades nulas, ou muito baixas. O resultado é uma matriz de similaridades com alguns valores excepcionalmente altos, e um grande número de valores muito baixos, ou nulos, o que eleva a variância da similaridade de hospedeiras.

A média da similaridade de hospedeiras entre as espécies de tefritídeos não foi significativamente diferente do esperado pelo modelo nulo (Tabela 4). A separação das espécies de tefritídeos em guildas não reduz, portanto, a sua sobreposição de uso de hospedeiras.

A similaridade de hospedeiras das espécies de tefritídeos com seus “vizinhos mais próximos” (espécies com as quais têm as maiores similaridades) é, em média, alta, mas cai rapidamente com os “vizinhos” mais distantes (Fig. 5). Nas aleatorizações, em média, as similaridades dos vizinhos mais próximos são menores, e decrescem mais lentamente, de modo que apenas a similaridade média ao primeiro vizinho é menor do que o valor observado (Fig. 5). Isto indica que os insetos têm maior similaridade de hospedeiras com seus vizinhos mais próximos, e menor similaridade com os vizinhos distantes, do que teriam na ausência de guildas. A similaridade média com o primeiro vizinho é significativamente maior do que o esperado (Fig. 6). Por outro lado, a similaridade média observada é significativamente menor, a partir do 12º vizinho (Fig. 6). Na matriz observada, nenhuma espécie de tefritídeo possui mais do que 15 vizinhos, o que resulta em uma média nula do 16º vizinho em diante (Fig. 5). Nas aleatorizações, isso só ocorreu em 4 matrizes ($p = 0,001$, Fig. 6).

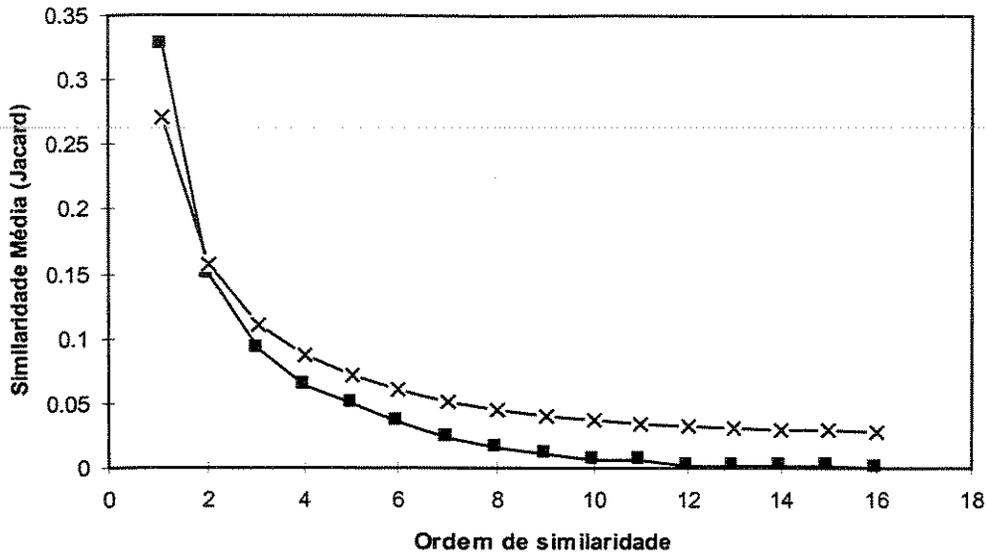


Figura 5 - Similaridade média de hospedeiras (Jaccard) das espécies de tefritídeos com seus “vizinhos”, em função do posto (“ranking”) de vizinhança. As cruzes indicam a média desses valores, nas 4000 matrizes geradas aleatoriamente. Os quadrados indicam os valores observados. Note que a sobreposição média observada só é superior à esperada para o primeiro vizinho mais próximo.

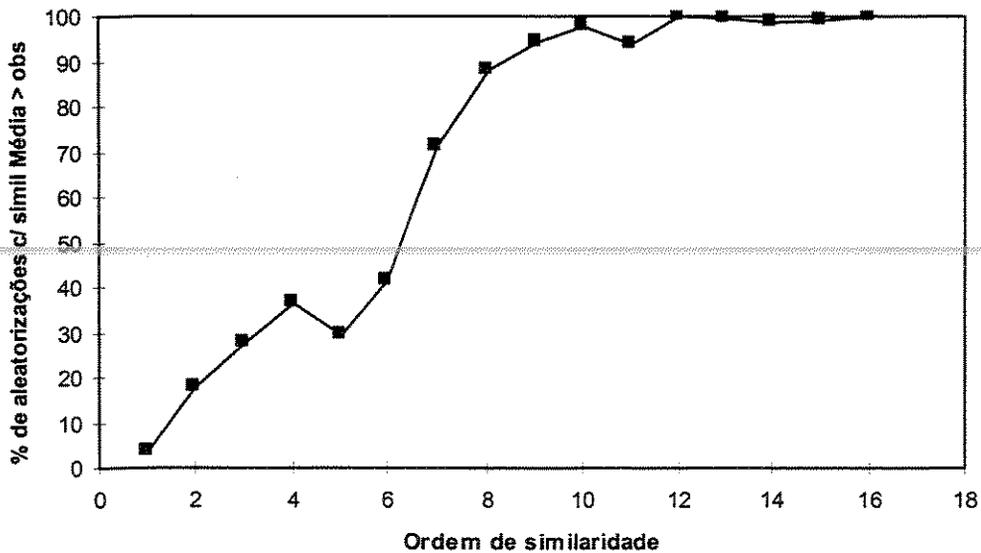


Figura 6 – Percentual das 4000 matrizes geradas aleatoriamente que tiveram similaridade média de hospedeiras (Jaccard) maior que, ou igual ao, valor observado, por posto de vizinhança. Apenas 140 aleatorizações (3,5%) tiveram uma similaridade com primeiro vizinho maior ou igual ao observado. Mais do que 95% das matrizes tiveram similaridades maiores do que as observadas do 12º vizinho em diante.

DISCUSSÃO

A maioria das espécies de tefritídeos usou uma pequena fração do total de espécies de plantas disponíveis, em geral similares taxonomicamente. A tendência a restringir-se a plantas de uma única tribo ou de categorias taxonômicas inferiores é um padrão comum em tefritídeos de capítulos (Straw 1989 a, Goeden 1997, Headrick & Goeden 1998, Norrbom *et al.* 1998, Capítulo 1), sugerindo que gêneros, subtribos e tribos de Asteráceas partilham características que limitam o ataque por esses insetos. A endofagia de capítulos exige um ajuste a atributos muito variáveis das hospedeiras, como sua fenologia, morfologia dos capítulos e química, que normalmente são mais similares entre plantas taxonomicamente mais próximas (Zwölfer 1982b, 1987, 1988, Straw 1989a,b). Diferenças nessas características entre plantas de táxons mais amplos seriam grandes o suficiente para torná-las um recurso heterogêneo demais para ser explorado.

Devido à sua oligofagia, os tefritídeos podem ser separados em guildas, associadas a diferentes táxons de Vernoniae. A análise de correspondência e o teste MRPP mostram que cada guilda de tefritídeos forma, com suas hospedeiras, blocos bem definidos, dentro dos quais ocorrem a maioria das interações. Dessa maneira, a fauna de tefritídeos de capítulos de Vernoniae do Espinhaço atende à definição de sistema compartimentado (May 1974, Yodzis 1980, Pimm 1991). Esses resultados corroboram a hipótese de que, devido à especialização dos insetos fitófagos, suas associações com as plantas hospedeiras devem estar compartimentadas em blocos de insetos que usam os mesmos táxons de plantas (Root 1973, Gilbert 1977, Lawton & Pimm 1978). Esse padrão pode ser obscurecido pela presença de generalistas (Futuyma & Gould 1979, Pimm & Lawton 1980), que estabelecem ligações entre os compartimentos. Neste trabalho, todavia, os insetos generalistas são minoritários, e, mesmos esses, possuem a maior parte das hospedeiras em um compartimento. Assim, a seletividade das espécies generalistas (e.g. Fox & Morrow 1981), pode ser um causa importante da compartimentação nas comunidades de insetos fitófagos; ao lado da preponderância de especialistas nesses sistemas.

Através da marcação com Fósforo-32, Wiegert *et al.* (1967) quantificaram o consumo por insetos de *Heterotheca subaxillaris* e *Erigeron canadensis* (Asteraceae), as duas espécies de ervas dominantes em uma sucessão em campo abandonado, na Carolina do Sul. De 16 espécies de insetos fitófagos nas quais o isótopo foi encontrado, 11 consumiram as duas espécies de plantas. Estas espécies mais generalistas mostraram uma forte preferência por *H. subaxillaris*, da qual incorporaram dez vezes mais isótopo, por massa corpórea (estimado pelo Índice de Transferência Trófica, Wiegert *et al.* 1967). Esses insetos são folívoros das ordens Homoptera e Orthoptera, e não têm tanta importância para a cadeia trófica de *E. canadensis*, que é baseada em afídeos e formigas (Wiegert *et al.* 1967). Dessa maneira, apesar da predominância de insetos generalistas, as duas espécies de plantas e seus herbívoros são sistemas com estruturas diferenciadas (Wiegert *et al.* 1967), e pouco conectados. Em um estudo similar, Shure (1973) comparou as espécies de insetos associados a *Raphanus raphanistrum* (Crucifereae) e *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae), quanto à abundância e índice de transferência trófica. Embora espécies de insetos que consumiram as duas plantas tenham captado cerca de 50% do isótopo transferido para os herbívoros (Pimm & Lawton 1980), amostras das mesmas espécies de plantas tiveram similaridade de insetos duas a quatro vezes maiores entre si, do que com amostras da outra espécie, tanto em termos de transferência trófica, quanto de abundância de indivíduos (Shure 1973).

Compartimentos só ocorrem se há convergência nos padrões de uso, ou seja, se todos os insetos respondem às mesmas características da plantas, ou a características que sejam correlacionadas (Futuyma & Gould 1979). É possível, portanto, que, ao analisar apenas uma família de insetos, este trabalho tenha aumentado as chances de se encontrar compartimentação, pois as espécies de uma mesma linhagem devem responder de maneira similar às pressões seletivas exercidas pelas plantas (Zwölfer 1982a, Straw 1989, Farrel *et al.* 1992). A especialização e a convergência das associações, todavia, ocorrem em graus variáveis entre as

linhagens de insetos fitófagos (Zwölfer 1982b, Jaenike 1990, Gaston *et al.* 1992, Thompson 1994, Menken 1996, Lewinsohn & Prado, no prelo). Por isso, acho que a compartimentação das associações, mostrada neste trabalho, não é um artefato, mas um fato biológico, decorrente da forte tendência à especialização dos tefritídeos de capítulos de asteráceas.

A comparação com os modelos nulos mostrou que a compartimentação reduziu o número de espécies de insetos que podem interagir, mas não aumenta a similaridade de hospedeiras os vizinhos mais próximos, em uma mesma guilda. Nas comunidades de peixes e de lagartos analisadas por Winemiller & Pianka (1990), a distância aos vizinhos mais próximos foi menor do que o esperado na ausência de guildas, embora as distâncias aos vizinhos mais distantes muitas vezes tenham sido maiores. Esses resultados estão de acordo com o conceito de que as guildas diminuem a competição difusa, mas intensificam as possibilidades de interação entre as espécies que convergem na utilização dos recursos (MacArthur 1972, Inger & Colwell 1977, Pianka 1974, 1980). Para esses autores, a compartimentação seria um arranjo ótimo para o qual as comunidades evoluiriam, pois minimizaria as interações competitivas, e permitiria a coexistência de um maior número de espécies. Alguns modelos teóricos formalizaram essa hipótese, provando matematicamente que a convergência no uso de recursos (e, portanto, a formação de guildas) pode ser vantajosa, pois, em certas circunstâncias, a redução da competição difusa é maior do que o aumento da competição com as espécies com as quais se converge (MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1972). Nesse caso, a soma do efeitos da competição é reduzida (MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1972, Pianka 1974), e, portanto, também a média dos coeficientes de competição entre todos os pares de espécies. Nas palavras de Pianka (1974), uma “sobreposição baixa com muitos competidores pode ser equivalente a uma sobreposição alta com poucos competidores”. Neste trabalho, entretanto, a comparação com matrizes aleatorizadas mostrou que a compartimentação não reduziu significativamente a

similaridade média de hospedeiras dos insetos. Isto indicando que o aumento da sobreposição de nichos dentro dos compartimentos não compensou a redução das sobreposições entre guildas.

Há outros estudos semelhantes, que também mostram que a compartimentação das comunidades não está necessariamente associada à redução da sobreposição média de nichos. Nos principais trabalhos que utilizaram técnicas de Monte Carlo para testar padrões de usos de recursos, há aleatorizações de 22 comunidades com o algoritmo RA3 (Tabela 4.4 de Gotelli & Graves 1996, acrescida dos trabalhos de Joern & Lawlor 1980, Lawlor 1980, e das comunidades de lagartos em Winemiller & Pianka 1990). Dessas, 12 tiveram sobreposições médias de nicho superiores às esperadas na ausência de guildas (gafanhotos em Sale 1974, e em Joern & Lawlor 1980, salamandras em Griffiths 1987, quatro comunidades de peixes e quatro de lagartos em Winemiller & Pianka 1990).

As relações da variância da sobreposição de nichos com a compartimentação são menos conhecidas. Neste trabalho, a variância da similaridade de hospedeiras entre os insetos é maior do que o esperado na ausência de guildas, o que interpreto como uma consequência da compartimentação. Comparadas com modelos nulos gerados com o RA3, as variâncias das sobreposições de nicho foram iguais às esperadas nas dez comunidades de lagartos analisadas por Lawlor (1980), significativamente maiores do que o esperado em Winemiller & Pianka (1990), significativamente menores em Joern & Lawlor (1980). Os dados não são suficientes para indicar um padrão geral, mas ampliam o leque de possibilidades. Modelos teóricos, baseados em competição, prevêem que a variância da sobreposição de nichos se reduza (Levins 1968), ou não se altere (Lawlor 1980), ao longo da história das comunidades. O aumento variância da sobreposição de nichos, causado pela compartimentação, não foi ainda analisado com a teoria ecológica, mas é estatisticamente plausível. Com o aumento da similaridade de nichos entre espécies de uma mesma guilda, e a sua redução entre espécies de guildas diferentes, a variância, e mesmo a média, das sobreposições de nicho da matriz de associações podem aumentar. Os

resultados de Winemiller & Pianka (1990) e deste trabalho mostram que esse é um padrão possível em matrizes de associação estruturadas em guildas.

Em resumo, a matriz regional de associações entre tefritídeos e Vernoniae, aqui estudada, mostrou uma forte estruturação em compartimentos, decorrente da especialização de grupos de insetos às mesmas plantas. Ao menos na escala adotada, este padrão não pode ser atribuído à partilha de recursos, uma vez que não minimiza a sobreposição de hospedeiras dos insetos. A especialização dos insetos parece ser uma consequência das restrições inerentes à sua história evolutiva, o que inclui a adaptação às plantas, a colonização de novas hospedeiras, e a diversificação dos insetos (Gilbert 1977, Zwölfer 1982b, 1987, 1988, Thompson 1994, Farrell *et al.* 1992, Farrell & Mitter 1993, Futuyma & Mitter 1996, Janz & Nylin 1998). São esses processos evolutivos que tornaram cada espécie apta a utilizar um certo conjunto de recursos (Ronquist & Nylin 1990, Brooks & McLennan 1993, Poulin 1997), e que, portanto, compõem as guildas, na escala regional. As guildas encontradas neste trabalho são formadas por insetos de diferentes linhagens filogenéticas, que usam plantas taxonomicamente aparentadas. Parte dessas linhagens de insetos irradiaram-se nos compartimentos, após sua colonização, o que pode ser explicado pela coevolução dos insetos e suas plantas hospedeiras (hipótese de “coevolução por fuga e radiação” Ehrlich & Raven 1964, Thompson 1994), ou pela colonização de uma linhagem pré-existente de plantas pelos insetos, seguida de sua diversificação (“evolução sequencial” Jermy 1984, Farrell *et al.* 1992, Farrell & Mitter 1993, Menken 1996). De uma forma ou de outra, as guildas de tefritídeos podem ser vistas como misturas de espécies que associaram-se independentemente às mesmas plantas, e de espécies aparentadas, que herdaram a associação às mesmas plantas de um ancestral comum.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARROSO, G.M. 1957. Flora do Itatiaia - I. Compositae. **Rodriguesia**, **20**: 175-241.
- BARROSO, G.M. 1986. **Sistemática das Angiospermas do Brasil**. Viçosa, Imprensa da Univ. Federal de Viçosa. Vol. 3
- BERNAYS, E. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology**, **69**: 886-892.
- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. 1994. **Host-Plant Selection by Phytophagous Insects**. London, Chapman & Hall.
- BIONDINI, M.E.; BONHAM, C.D. & REDENTE, E.F. 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. **Vegetatio**, **60**: 25-36.
- BREMER, K. 1994. **Asteraceae: Cladistics and Classification**. Portland, Timber Press.
- BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. 1993. Historical Ecology: Examining Phylogenetic Components of Community Evolution. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, University of Chicago Press. pp.267-280.
- BROWN, J.H. 1995. **Macroecology**. Chicago, University of Chicago Press., 269 pp.
- CORNELL, H.V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. **Ecology**, **66**: 1247-1260.
- CORNELL, H.V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press. cap.22, pp.243-252.
- DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S. & OTT, J.R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. **Ann. Rev. Entomol.**, **40**: 297-331.

- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, **18**: 586-608.
- FARRELL, B.D. & MITTER, C. 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press. cap.23, pp.253-266.
- FARRELL, B.D.; MITTER, C. & FUTUYMA, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. **Bioscience**, **42**: 34-42.
- FOX, L.R. & MORROW, P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? **Science**, **211**: 887-893.
- FUTUYMA, D.J. & GOULD, F. 1979. Associations of plants and insects in a deciduous forest. **Ecol. Monographs**, **49**: 33-50.
- FUTUYMA, D.J. & MITTER, C. 1996. Insect-Plant interactions: the evolution of component communities. **Phil. Trans. London Roy. Soc.**, **351**: 1361-1366.
- GASTON, K.J.; REAVEY, D. & VALLADARES, G.R. 1992. Intimacy and fidelity: internal and external feeding by the British microlepidoptera. **Ecol. Ent.**, **17**: 86-88.
- GAUCH, H.G.J. 1982. **Multivariate analysis in community ecology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- GILBERT, L.E. 1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. **Coll. Int. C.N.R.S.**, **265**: 399-413.
- GIULIETTI, A.M. & PIRANI, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: HEYER, W. R. & VANZOLINI, P. E., eds. **Proceedings of a Workshop of Neotropical Distribution Patterns**. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências. pp.39-69.

- GIULIETTI, A.M. no prelo. Flora: Diversidade, distribuição geográfica e endemismos. In: FERNANDES, G. W., ed. **Serra do Cipó: Ecologia e Evolução**. Belo Horizonte, Ateneu.
- GIULIETTI, A.M.; MENEZES, N.M.; PIRANI, J.R.; MEGURO, M. & WANDERLEY, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista de espécies. **Bol.Botanica**, 9: 1-151.
- GOEDEN, R.D. 1997. Syphagy among florivorous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in southern California. In: DETTNER, ed. **Vertical Food Web Interactions**. Berlin, Springer-Verlag. cap.3, pp.39-52.
- GOTELLI, N.J. & GRAVES, G.R. 1996. **Null Models in Ecology**. Washington, Smithsonian Inst. Press., 368 pp.
- GREIG-SMITH, P. 1983. **Quantitative Plant Ecology**. 3 Ed. Oxford, Blackwell Scientific Publications., 359 pp.
- GRIFFITHS, R.A. 1987. Microhabitat and seasonal niche dynamics of smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in mid-Wales. **J.Animal Ecol.**, 56: 441-451.
- HAEFNER, J.W. 1988. Assembly rules for Greater Antillean *Anolis* lizards - Competition and random models compared. **Oecologia**, 74: 551-565.
- HARLEY, R.M. 1995. Introduction. In: STANNARD, B.L. ed. **Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina, Brazil**. Kew, Royal Botanic Garden. pp. 1-42.
- HARLEY, R.M. & SIMMONS, N.A. 1986. **Florula of Mucugê, Chapada Diamantina, Brazil**. Kew, Royal Botanic Gardens.
- HEADRICK, D.H. & GOEDEN, R.D. 1998. The biology of nonfrugivorous fruit flies. **Ann. Rev. Entomol.**, 43: 217-241.
- HENSOLD, N. 1988. Morphology and systematics of *Paepalanthus* Subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). **Syst. Bot. Monogr.**, 23: 1-133.

- HIND, D.J.N. 1995. Compositae. In: STANNARD, B.L. ed., **Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina, Brazil**. Kew, Royal Botanic Garden. pp. 175-278.
- HOLDREN, C.E. & EHRLICH, P.R. 1982. Ecological determinants of food plant choice in the checkerspot butterfly *Euphydryas editha* in Colorado. **Oecologia**, **52**: 417-423.
- HOW, S.T.; ABRAHAMSON, W.G. & CRAIG, T.P. 1993. Role of host plant phenology in host use by *Eurosta solidaginis* (Diptera:Tephritidae) on *Solidago* (Compositae). **Environ. Entomol.**, **22**: 388-396.
- INGER, R. & COLWELL, R.K. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. **Ecol. Monographs**, **47**: 229-253.
- JAENIKE, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **21**: 243-273.
- JAKSIC, F.M. 1981. Abuse and misuse of the term 'guild' in ecological studies. **Oikos**, **37**: 397-400.
- JANZ, N. & NYLIN, S. 1998. Butterflies and plants: a phylogenetic study. **Evolution**, **52**: 486-502.
- JERMY, T. 1984. Evolution of insect/host plant relationships. **Am. Nat.**, **124**: 609-630.
- JOERN, A. & LAWLOR, L.R. 1980. Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparisons with neutral models. **Ecology**, **61**: 591-599.
- JOERN, A. & LAWLOR, L.R. 1981. Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. **Oikos**, **37**: 93-104.
- JOLY, A.B. 1970. **Conheça a Vegetação Brasileira**. São Paulo, EDUSP/Polígono.
- KING, R.M. & ROBINSON, H. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). **Monogr. Syst. Bot. Miss. Bot. Garden**, **22**: 1-581.
- LAW, R. & WATKINSON, A.R. 1989. Competition. In: CHERRETT, J. M., ed. **Ecological Concepts**. London, Blackwell. cap.8, pp.243-284.

- LAWLOR, L.R. 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *Am. Nat.*, **116**: 394-408.
- LAWTON, J.H. & PIMM, S.L. 1978. Population dynamics and the length of food chains (reply). *Nature*, **272**: 190.
- LEVINS, R. 1968. **Evolution in Changing Environments**. Princeton, Princeton Univ. Press., 120 pp.
- LEWINSOHN, T.M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. **Tese de Doutorado**. UNICAMP, Campinas.
- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in Flower Heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a tropical Case Study on Species Richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience. cap.23, pp.525-560.
- LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P.I.K.L.; SOLFERINI, V.N.; TRIGO, J.R.; ALMEIDA, A.M.; DORNELLES, A.P.; LOPES, M.A.B.; MACEDO, A.C.C. e BUYS, B.D. 1997. How feasible is a full-fledged model system for communities? Charting associations of Brazilian Asteraceae and their flowerhead feeders. In: **The Role of Model Systems in Ecological Research** (Abstracts of the 10th Bodega Conference). Bodega Bay, California, pp.31-35.
-
- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, P.I.K.L. no prelo. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. In: FERNANDES, G. W., ed. **Serra do Cipó: Ecologia e Evolução**.
- MacARTHUR, R.H. 1972. **Geographical Ecology**. New York, Harper & Row., 263 pp.
- MacARTHUR, R.H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, **101**: 377-385.
- MacLEISH, N.F.F. 1987. Revision of *Eremanthus* (Compositae: Vernonieae). *An. of Missouri Bot. Gard.*, **74**: 265-290.

- MANLY, B.F.J. 1991. **Randomization and Monte Carlo Methods in Biology**. London, Chapman & Hall.
- MANLY, B.F.J. 1994. **Multivariate statistical methods: a primer**. 2 Ed. London, Chapman & Hall.
- MAY, R.M. 1974. **Stability and Complexity in Model Ecosystems**. 2 Ed. Princeton, Princeton Univ. Press.
- MENKEN, S.B.J. 1996. Pattern and processes in the evolution of insect-plant associations: *Yponomeuta* as an example. **Entomol. Exp. Appl.**, **80**: 297-305.
- MIELKE, P.W.J. 1984. Meteorological applications of permutation techniques based on distance functions. In: KRISHNAIAH, P. R. & SEN, P. K., eds. **Handbook of Statistics**. Amsterdam, Elsevier. pp.813-830.
- Mc CUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1997. **PC-ORD for Windows - Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 3.0**. Gleneden Beach, MjM Software.
- NORRBOM, A.L.; CARROLL, L.E.; FREIDBERG, A. 1998. Status of Knowledge of Tephritid Systematics. In: Thompson, F.C. (Ed.) **Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information**. Leiden, Backhuys Publishers.
- PFLUG, R. 1965. A geologia da parte meridional da Serra do Espinhaco e zonas adjacentes. **Boletim do DNPM/DPPM**, **226**, Rio de Janeiro.
- PIANKA, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA**, **71**: 2141-2145.
- PIANKA, E.R. 1980. Guild structure in desert lizards. **Oikos**, **35**: 194-201.
- PIELOU, E.C. 1984. **The Interpretation of Ecological Data**. New York, Wiley.
- PIMM, S.L. 1991. **Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities**. Chicago, University of Chicago Press., 434 pp.

- PIMM, S.L. & LAWTON, J.H. 1980. Are food webs divided into compartments? **J. Anim. Ecol.** **49**: 879-898.
- POULIN, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **28**: 341-358.
- PRADO, P.I.K.L. & LEWINSOHN, T.M. 1994. Genus *Tomoplagia* (Diptera: Tephritidae) in the Serra do Cipó, MG, Brazil: host ranges and notes of taxonomic interest. **Revta. bras. Ent.**, **38**: 680-699.
- PRICE, P.W. 1980. **Evolutionary biology of parasites**. Princeton, Princeton Univ. Press.
- PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J.N. & WEIS, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **11**: 41-65.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, **235**: 167-171.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D., eds. 1993a. **Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, University of Chicago Press., 414 pp.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. 1993b. Species diversity: regional and historical influences. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, Chicago Univ. Press. cap.30, pp.350-363.
- ROBINSON, H. 1988. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) IV. The new genus, *Lessingianthus*. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **101**: 929-951.
- ROBINSON, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) VII. The genus *Lepidaploa*. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **103**: 464-498.
- ROBINSON, H. 1992. A new genus *Vernonanthura* (Vernonieae, Asteraceae). **Phytologia**, **73**: 65-76.

- RONQUIST, F. & NYLIN, S. 1990. Process and pattern in the evolution of species associations. **Syst. Zool.**, **39**: 323-344.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. **Ecol. Monographs**, **37**: 317-350.
- ROOT, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). **Ecol. Monographs**, **43**: 95-124.
- SAADI, A. 1995. A geomorfologia da Serra do Espinhaco em Minas Gerais e suas margens. **Geonomos**, **3**: 41-63.
- SALE, P. 1974. Overlap in resource use and interspecific competition. **Oecologia**, **17**: 245-256.
- SHURE, D.J. 1973. Radionuclide tracer analysis of trophic relationships in an old-field ecosystem. **Ecol. Monographs**, **43**: 1-19.
- SINGER, M.C. & PARMESAN, C. 1993. Sources of variations in patterns of plant-insect association. **Nature**, **361**: 251-253.
- SLAUSON, W.L.; CADE, B.S.; RICHARDS, J.D. 1998. User Manual for BLOSSOM Statistical Software. http://www.mesc.gov/Blossom_DOC/BUM.html
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. **Numerical Taxonomy**. San Francisco, Freeman., 573 pp.
- STRAW, N.A. 1989a. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. **Ecol. Ent.**, **14**: 455-462.
- STRAW, N.A. 1989b. The timing of ovoposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. **Ecol. Ent.**, **14**: 443-454.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Oxford, Blacwell., 313 pp.
- TER BRAAK, C.J.F. & PRENTICE, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. **Adv. Ecol. Res.**, **18**: 271-317.

- TER BRAAK, C.J.F. 1995. Ordination. In: JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F. & VAN TORGEREN, O.F.R., eds. **Data Analysis in Community and Landscape Ecology**. Cambridge, Cambridge University Press. pp.91-173.
- THOMAS, C.D.; VASCO, D.; SINGER, M.C.; NG, D.; WHITE, R.R. & HINKLEY, D. 1990. Diet divergence in two sympatric congeneric butterflies: community or species level phenomenon? **Evol. Ecol.**, 4: 62-74.
- THOMPSON, J.N. 1994. **The Coevolutionary Process**. Chicago, University of Chicago Press., 376 pp.
- WARD, L.K. & SPALDING, D.F. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. **Biol. J. Linn. Soc.**, 49: 257-276.
- WIEGERT, R.G.; ODUM, E.P. & SCHNELL, J.H. 1967. Forb-arthropod food chains in a one-year experimental field. **Ecology**, 48: 75-83.
- WINENILLER, K.O. & PIANKA, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecol. Monographs**, 60: 27-55.
- YODZIS, P. 1980. The connectance of real ecosystems. **Nature**, 284: 544-545.
- ZIMMERMAN, G.M.; GOETZ, H. & MIELKE, P.W.J. 1985. Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. **Ecology**, 66: 606-611.
- ZWÖLFER, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. **Fortschr.Zool.**, 25: 331-353.
- ZWÖLFER, H. 1982a. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. **CEC/IOBC Symposium**, Athens, Nov.1982.
- ZWÖLFER, H. 1982b. Patterns and driving forces in the evolution of plant-insect systems. In: VISSER, J. H. & MINKS, K., eds. **Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships**. Wageningen, Pudoc. pp.287-296.

- ZWÖLFER, H. 1984. Insects and thistle heads: resource utilization and guild structure. In:
DELFOSSE, E. S., ed. **Proceedings of VI International Symposium on Biological Control
of Weeds**. Vancouver, Agric. Can. pp.407-416.
- ZWÖLFER, H. 1987. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. In:
SCHULZE, E. D. & ZWÖLFER, H., eds. **Potentials and Limitations of Ecosystem
Analysis**. Berlin, Springer-Verlag. pp.301-319.
- ZWÖLFER, H. 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles.
Annual Review of Entomology, 33: 103-122.
-

Apêndice 1 - Espécies de tefritídeos amostradas de capítulos de Vernoniaceae neste trabalho, e seus escores nos três primeiros eixos da análise de correspondência. Os escores foram usados para ordenar os insetos, de modo a separar os quatro agrupamentos vistos nos diagramas de ordenação (ver Figs. 3 e 4). Neste apêndice, os quatro agrupamentos estão separados por linhas tracejadas. Esses grupos são considerados guildas, pois são formados por espécies de insetos que usam os mesmos conjuntos de plantas (ver texto, e Figs. 3 e 4, Tabela 4, e Apêndice 2). Também estão indicados os autovalores de cada eixo (λ). As espécies de insetos possuem escores próximos às de suas hospedeiras preferenciais. Assim, comparando este apêndice e o seguinte, vemos que o primeiro eixo separa *Tomoplagia argentiniensis* e *T. pseudopenicillata*, e sua única hospedeira, *Cyrtocymura scorpioides* (todos com escore = 100). O segundo eixo separa as plantas do gênero *Vernonanthura* e seus três tefritídeos especialistas, *T. reimoseri*, *T. minuta*, e *T. fiebrigi* (todos com escores acima de 1000). Por fim, o terceiro eixo separa as demais Vernoniaceae e seus tefritídeos associados (escores negativos), das Lychnophorinae, e respectivos tefritídeos (escores positivos).

Espécie de Inseto	Eixo 1 $\lambda_1 = 1,00$	Eixo 2 $\lambda_2 = 0,951$	Eixo 3 $\lambda_3 = 0,908$
<i>Tomoplagia argentiniensis</i>	100	0	0
<i>Tomoplagia pseudopenicillata</i>	100	0	0
<i>Tomoplagia fiebrigi</i>	0	1738	170
<i>Tomoplagia reimoseri</i>	0	1634	151
<i>Tomoplagia minuta</i>	0	1408	109
<i>Tetreaesta</i> sp.c	0	-233	561
<i>Tomoplagia</i> sp.k	0	-229	530
<i>Tomoplagia</i> sp.7	0	-214	508
Acrotaeniini gen nov.1 sp.a	0	-220	480
<i>Tomoplagia</i> sp.7b	0	-200	473
<i>Tomoplagia</i> sp.a	0	-225	448
<i>Xanthaciura chrysur</i>	0	-227	445
<i>Trupanea</i> sp.5	0	-232	401
<i>Tomoplagia</i> sp.8	0	-138	352
<i>Dictyotrypeta</i> sp.b	0	-224	342
<i>Tetreaesta</i> sp.a	0	-209	319
Acrotaeniini gen. nov.2 sp.a	0	-128	307
<i>Tetreaesta</i> sp.e	0	-205	285
<i>Tomoplagia</i> aff. <i>heringi</i>	0	-193	253
<i>Xanthaciura biocellata</i>	0	268	-80
<i>Dictyotrypeta</i> sp.a	0	-131	-120
<i>Dictyotrypeta</i> sp.23	0	-119	-184
<i>Tomoplagia</i> sp.h	0	-126	-207
<i>Tomoplagia</i> aff. <i>deflorata</i>	0	100	-217
<i>Tomoplagia</i> sp.i	0	100	-217
<i>Tomoplagia</i> sp.m	0	-77	-232
<i>Tomoplagia formosa</i>	0	-83	-300
<i>Tomoplagia incompleta</i>	0	-80	-306
<i>Tomoplagia tripunctata</i>	0	-73	-343
<i>Tetreaesta</i> sp.d	0	-89	-346
<i>Tomoplagia</i> gr. inc. sp.c	0	-103	-446
<i>Tomoplagia</i> sp.l	0	-106	-451
<i>Dictyotrypeta atacta</i>	0	-108	-492
<i>Tomoplagia</i> aff. <i>rudolphi</i>	0	-113	-553
<i>Tomoplagia</i> gr. inc. sp.d	0	-115	-554
<i>Dictyotrypeta</i> sp.6*			

* Excluída da análise de correspondência por ter apenas um indivíduo registrado em *Lepidaploa velutina*, na qual não foi registrado mais nenhum tefritídeo.

Apêndice 2 - Espécies de plantas nas quais foram registrados Tefritídeos, e seus escores nos três primeiros eixos da análise de correspondência. Os escores foram usados para ordenar as plantas de modo a separar os quatro agrupamentos vistos nos diagramas de ordenação (ver Figs. 3 e 4). Os grupos de plantas representam o conjunto de recursos usados pelas quatro guildas de tefritídeos (ver Figs. 3 e 4, Tabela 4, e Apêndice 1), e estão separados por linha tracejada. Também estão indicados os autovalores de cada eixo (λ). Outras explicações no apêndice anterior.

Subtribo	Espécie de Planta	Eixo 1 $\lambda_1 = 1,00$	Eixo 2 $\lambda_2 = 0,951$	Eixo 3 $\lambda_3 = 0,908$
V	<i>Cyrtocymura scorpioides</i>	100	0	0
V	<i>Vernonanthura aff. lucida</i> sp. 1	0	1652	154
V	<i>Vernonanthura aff. laxa</i>	0	1634	151
V	<i>Vernonanthura glanduloso-dentata</i>	0	1634	151
V	<i>Vernonanthura membranacea</i>	0	1634	151
V	<i>Vernonanthura mucronulata</i>	0	1634	151
V	<i>Vernonanthura phosphorica</i>	0	1634	151
V	<i>Vernonanthura subverticillata</i>	0	1547	135
V	<i>Vernonanthura westiniana</i>	0	1408	109
V	<i>Vernonanthura mariana</i>	0	1060	52
L	<i>Lychnophora aranmodiense</i>	0	-229	530
L	<i>Eremanthus incanus</i>	0	-222	510
L	<i>Lychnophora rosmarinifolia</i>	0	-214	508
L	<i>Eremanthus glomerulatus</i>	0	-224	505
L	<i>Lychnophora diamantinana</i>	0	-218	486
L	<i>Lychnophora pinaster</i>	0	-220	480
L	<i>Lychnophora pohlii</i>	0	-179	437
L	<i>Lychnophora aff. pohlii</i>	0	-201	431
L	<i>Eremanthus eleagnus</i>	0	-212	430
L	<i>Lychnophora salicifolia</i>	0	-180	427
L	<i>Eremanthus aff. glomerulatus</i>	0	-216	404
L	<i>Lychnophora passerina</i>	0	-232	401
L	<i>Minasia sp.02</i>	0	-224	342
L	<i>Paralychnophora bicolor</i>	0	-209	327
L	<i>Anteremanthus hatschbachii</i>	0	-209	319
L	<i>Lychnophora marcgravi</i>	0	-201	286
L	<i>Minasia sp.01</i>	0	-202	279
L	<i>Lychnophora candelabrum</i>	0	-163	278
L	<i>Eremanthus polycephalus</i>	0	-195	258
L	<i>Eremanthus crotonoides</i>	0	-193	253
L	<i>Lychnophora cipoensis</i>	0	-193	253
L	<i>Lychnophora tomentosa</i>	0	-193	253
L	<i>Minasia alpestris</i>	0	-193	253
L	<i>Minasia scapigera</i>	0	-193	253
L	<i>Minasia sp.05</i>	0	-193	253
L	<i>Piptolepis apiculata</i>	0	-193	253
L	<i>Piptolepis sp.01</i>	0	-193	253
L	<i>Piptolepis sp.02</i>	0	-193	253
L	<i>Lychnophora villosissima</i>	0	-161	235
L	<i>Lychnophora pseudovillosissima</i>	0	17	176
L	<i>Proteopsis argentea</i>	0	-160	113
L	<i>Minasia sp.06</i>	0	-156	34
L	<i>Minasia sp.04</i>	0	-136	-26
V	<i>Chresta sohaerocephala</i>	0	-118	-98
V	<i>Strophopappus bicolor</i>	0	-131	-120
V	<i>Lessingianthus (Oligocephalus) virgulatus</i>	0	95	-156
V	<i>Eremanthus erythropappus</i>	0	-119	-184
V	<i>Lessingianthus belidioides</i>	0	-119	-184
C	<i>Centratherum punctatum</i>	0	-120	-188
V	<i>Lessingianthus hoveaeifolius</i>	0	95	-197
V	<i>Echinocoryne holosericea</i>	0	-98	-208
V	<i>Lepidaploa saizmannii</i>	0	-77	-232
V	<i>Lepidaploa sp.01</i>	0	-77	-232
V	<i>Vernonanthura ferruginea</i>	0	-77	-232
V	<i>Lessingianthus psilophyllus</i>	0	9	-240
V	<i>Echinocoryne schwenkiaeifolia</i>	0	-92	-241
V	<i>Lepidaploa spixiana</i>	0	-92	-241
V	<i>Lessingianthus warmingianus</i>	0	-92	-241
V	<i>Lessingianthus tomentellus</i>	0	-96	-264
V	<i>Lepidaploa aff. rufoarisea</i>	0	-79	-269
V	<i>Lepidaploa liacina</i>	0	-79	-269
V	<i>Lessingianthus rubricaulis</i>	0	-79	-269
V	<i>Chrysolaena herbacea</i>	0	-79	-272
V	<i>Lepidaploa rufoarisea</i>	0	-80	-282
V	<i>Chresta sp.01</i>	0	-80	-306
L	<i>Eremanthus sp.03</i>	0	-80	-306
V	<i>Lessingianthus (Oligocephalus) aff. simplex</i>	0	-80	-306
V	<i>Lessingianthus (Oligocephalus) simplex</i>	0	-80	-306
V	<i>Lessingianthus albratus</i>	0	-80	-306
V	<i>Lessingianthus pumilla</i>	0	-80	-306
V	<i>Lessingianthus brevipetiolatus</i>	0	-76	-325
V	<i>Lessingianthus carduoides</i>	0	-76	-325
V	<i>Lessingianthus linearifolius</i>	0	-76	-325
V	<i>Lessingianthus rosmarinifolius</i>	0	-73	-343
V	<i>Lepidaploa aurea</i>	0	-89	-346
V	<i>Lessingianthus vepretorum</i>	0	-97	-359
V	<i>Lessingianthus roseus</i>	0	-98	-418
V	<i>Lessingianthus coriaceus</i>	0	-100	-438
V	<i>Lessingianthus linearis</i>	0	-106	-451
V	<i>Lessingianthus buddleifolius</i>	0	-109	-503
L	<i>Proteopsis sp.01</i>	0	-110	-516
V	<i>Vernoniinae sp.19</i>	0	-113	-553
V	<i>Lepidaploa velutina*</i>			

* Excluída da análise de correspondência por ter apenas um registro de um indivíduo de *Dictyotrypa* sp. 6, espécie que não foi registrada em nenhuma outra planta

Apêndice 3 - Espécies de plantas nas quais não foram registradas tefritídeos neste estudo. Espécies nas quais já foram registrados tefritídeos em outras ocasiões (Prado & Lewinsohn 1994, Capítulo 1 desta tese, e dados inéditos) estão em negrito.

Subtribo	Espécie
L	<i>Eremanthus</i> aff. <i>Eleagnus</i>
L	<i>Eremanthus</i> aff. <i>Goyazensis</i>
L	<i>Eremanthus eriopus</i>
L	<i>Lychnophora cryptomerioides</i>
L	<i>Lychnophora damasioi</i>
L	<i>Lychnophora ramosissima</i>
L	<i>Lychnophora rupestris</i>
L	<i>Minasia</i> sp.03
L	<i>Piptolepis ericoides</i>
V	<i>Lepidaploa</i> aff. <i>lilacina</i>
V	<i>Lessingianthus (Oligocephalus) desertorum</i>
V	<i>Lessingianthus</i> aff. <i>linearis</i>
V	<i>Lessingianthus cordiger</i>
V	<i>Lessingianthus durus</i>
V	<i>Lessingianthus</i> sp.05
V	<i>Lessingianthus</i> sp.06
V	<i>Stenocephalum apiculatum</i>
V	<i>Stenocephalum megapotamicum</i>
V	<i>Vernonanthura</i> aff. <i>glanduloso-dentata</i>
V	<i>Vernonanthura ignobilis</i>
V	<i>Vernoniinae</i> sp.17

CAPÍTULO 3

ASSOCIAÇÕES INSETO-PLANTA NO NÍVEL LOCAL E REGIONAL: TEPHRITIDAE E VERNONIEAE NA SERRA DO ESPINHAÇO¹.

RESUMO

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

¹ Este capítulo, com pequenas modificações, está sendo publicado como: Prado, P.I.K.L e Lewinsohn, T. M. (no prelo). Associações Inseto-Planta no Nível Local e Regional: Tephritidae e Vernoniae na Serra do Espinhaço. in: T. M. Lewinsohn e R. P. Martins (eds) Ecologia e Comportamento de Insetos. Oecologia Brasiliensis (Rio de Janeiro).

ABSTRACT

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

INTRODUÇÃO

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

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

1985,1993; Lawton, 1982, 1984; Zwölfer, 1987; Lewinsohn, 1988,1991; Root & Cappucino, 1992; Lawton *et al.*, 1993).

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

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

SISTEMA DE ESTUDO

Para desenvolver essas idéias, usaremos dados de nosso inventário de insetos associados a capítulos de Compostas (Família Asteraceae). As Asteráceas ou Compostas são a maior família de angiospermas, e, embora cosmopolitas, ocorrem predominantemente em ambientes não florestais (Barroso, 1986; Bremer, 1994). A inflorescência típica desta família é o capítulo, um conjunto de pequenas flores fixadas em um receptáculo plano e envoltas por séries de brácteas. Para os insetos, este arranjo oferece alimento concentrado em um sítio protegido, e, por isso, capítulos de Compostas abrigam uma fauna rica e diversificada de insetos endófagos (Zwölfer,

1979, 1987, 1988; Lewinsohn, 1988, 1991; Abrahamson & Weis, 1997). No Brasil, os endófagos de capítulos de Compostas pertencem principalmente a três famílias de Dípteros (Tephritidae, Cecidomyiidae e Agromyzidae) e quatro de microlepidópteros (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae, Gelechiidae), somando pelo menos 120 espécies (Lewinsohn, 1988, 1991; Lewinsohn *et al.*, 1997 e dados inéditos). As fêmeas põem seus ovos nos capítulos, no interior dos quais as larvas se desenvolvem, consumindo seiva, flores, óvulos e frutos (Zwölfer, 1979, 1988; Straw, 1989; Gielis, 1993; Gagné, 1994; Almeida, 1997).

Durante os anos de 1995 e 1996 coletamos capítulos de Compostas nas regiões Sul e Sudeste do Brasil. Os capítulos foram mantidos em potes plásticos com tampa de tela, onde emergiram os adultos. Esse inventário de insetos e suas plantas hospedeiras, iniciado em 1985 (Lewinsohn, 1988), registra até o presente mais de 1000 associações (Lewinsohn *et al.*, 1997, Capítulo 1, e dados inéditos). O presente trabalho concentra-se nos registros de Tefritídeos (Diptera) associados a plantas da tribo Vernonieae no Espinhaço mineiro, provenientes desse inventário. Esse subconjunto de dados foi obtido de coletas em cinco áreas de campo rupestre da Cadeia do Espinhaço (MG), que é um complexo de planaltos quartzíticos nos estados de Minas Gerais e Bahia, resultantes de soerguimentos paleozóicos (Fig. 1). Seu aspecto geral é o de um espigão de direção norte-sul centrado no meridiano 43° W (Saadi, 1995). Os topos pouco erodidos dos planaltos, com altitudes em torno de 1000 m, formam unidades disjuntas ao longo da cadeia, denominadas localmente “serras”. Nesses locais ocorrem os campos rupestres, um complexo de fisionomias herbáceas de altitude, com plantas adaptadas a solos pobres e rasos e a afloramentos rochosos (Joly, 1970; Giulietti & Pirani, 1988, Harley 1995).

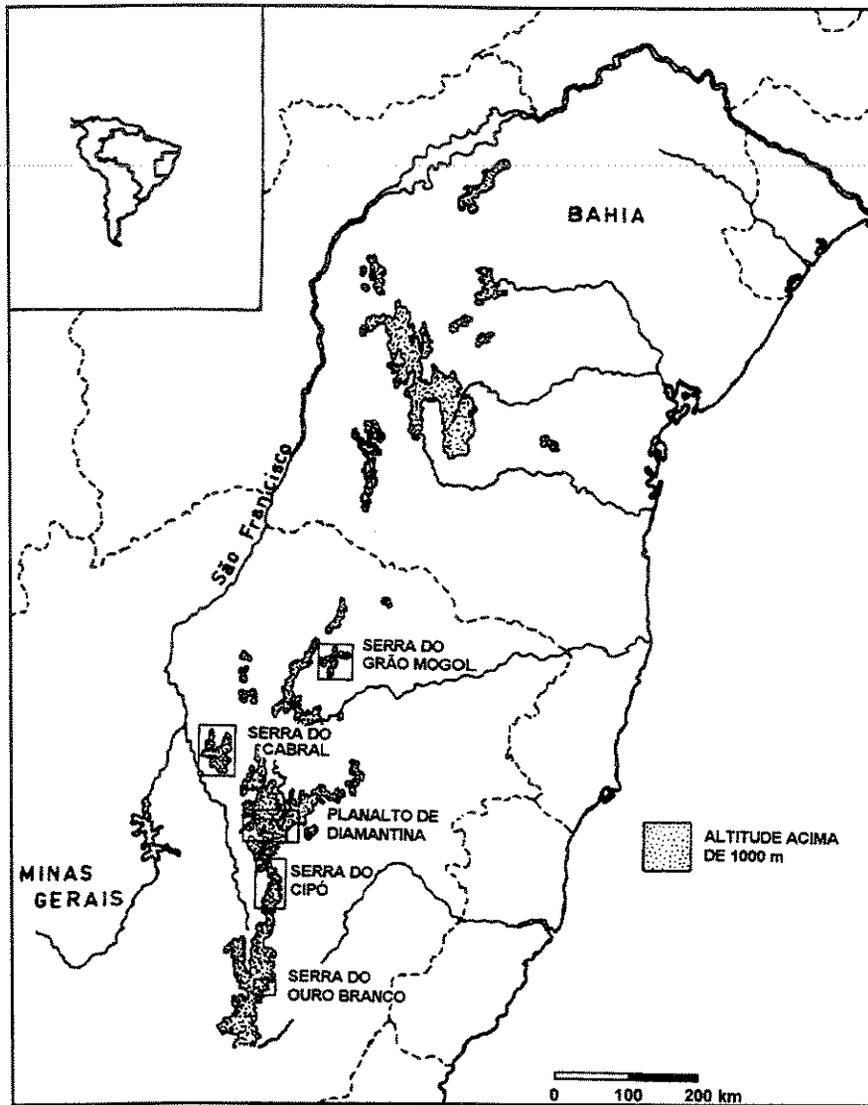


Figura 1 - Mapa da Cadeia do Espinhaço, com indicação das localidades de coleta. Em cada localidade, foram amostrados capítulos de Compostas em pelo menos quatro pontos, durante cinco viagens de coleta, entre fevereiro de 1995 e setembro de 1996. Adaptado de figura de Giulietti & Pirani (1988).

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

das Vernonieae, somando cerca de 60% das espécies encontradas em capítulos dessa Tribo (Lewinsohn, 1988, 1991; Lewinsohn & Prado, no prelo; Capítulo 1).

DETERMINANTES BIOGEOGRÁFICOS DAS ASSOCIAÇÕES

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

A disponibilidade da planta no local é, portanto, um determinante importante da matriz de associações. Em geral, as espécies de plantas foram observadas em poucas localidades (Fig. 3a), fazendo com que a similaridade do elenco de espécies de Vernonieae seja baixa entre locais (Jaccard médio = 0,176, Tabela 1). Áreas de campo rupestre tendem a ter comunidades vegetais diferentes, devido ao seu elevado grau de endemismo e grande diversidade de microhábitats (Giulietti & Pirani, 1988; Hensold, 1988, Harley 1995). As espécies de insetos, ao contrário, foram registradas em um maior número de localidades (Fig. 3b), o que torna as localidades mais similares quanto aos seus insetos do que às suas plantas (Jaccard médio = 0,534, Tabelas 1 e 2). Podemos também notar que a amplitude de distribuição geográfica das plantas segue uma distribuição decrescente usual (Fig. 3a), enquanto que os insetos têm uma distribuição bimodal em que a maioria das espécies ou é de ocorrência ampla, ou foi encontrada em uma só localidade, ao passo que poucas espécies têm frequência intermediária nas localidades que inventariamos. Este padrão está de acordo com a hipótese biogeográfica de Hanski (1982) que prevê a existência de dois grupos de espécies em uma região, as espécies “nucleares” (= “core”, mais frequentes e abundantes) e as “satélites” (de ocorrência marginal e baixa abundância). Embora os dados não permitam verificar se os tefritídeos de fato sustentam a hipótese de Hanski,

é bem provável que diferentes fatores influenciem a ocorrência de plantas e de insetos em escala geográfica.

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

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

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

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

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

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

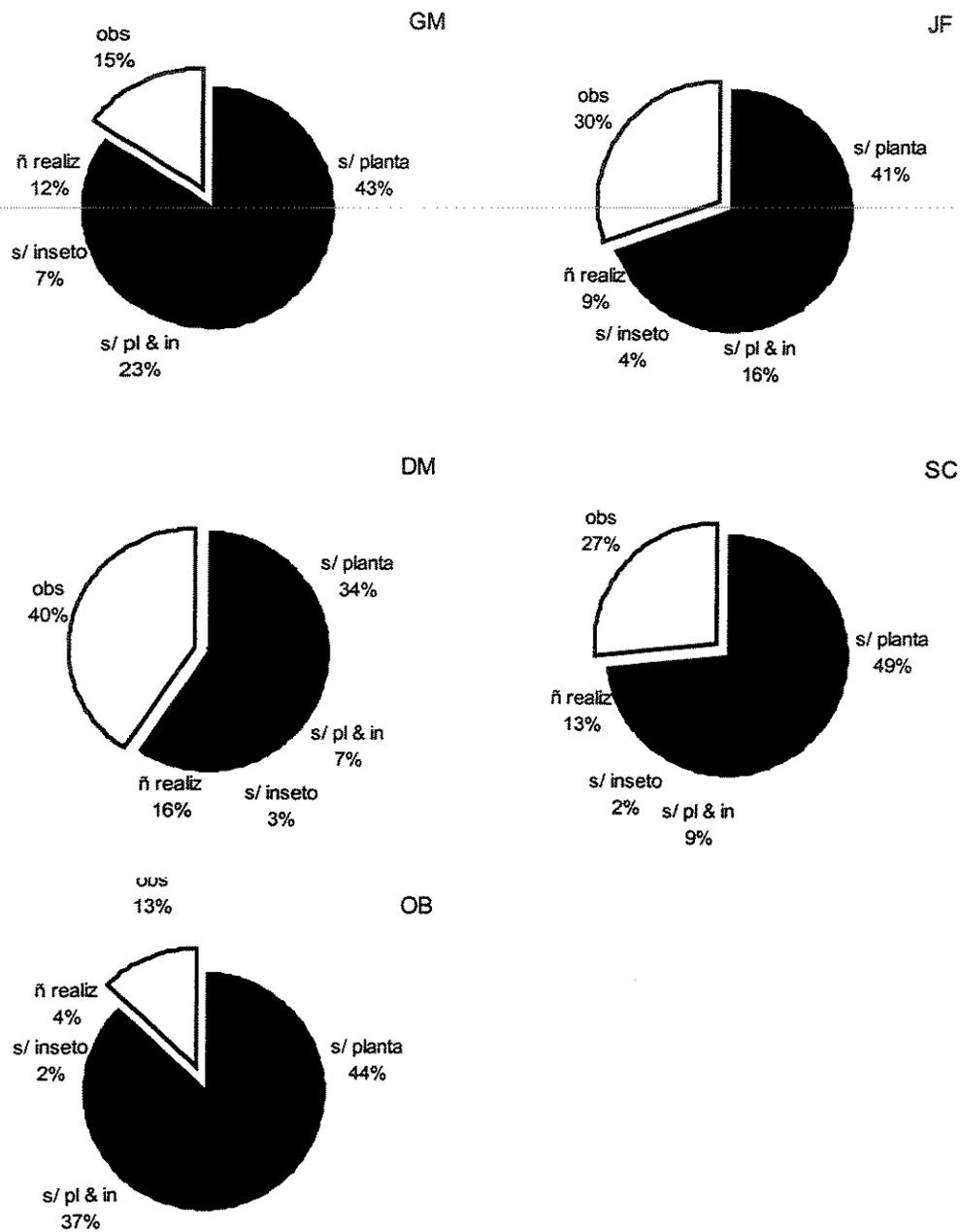


Figura 2 - Proporção do total de associações registradas no Espinhaço que ocorreram em cada localidade (setor em destaque). Os outros setores dos diagramas representam as proporções de associações que não ocorreram, classificadas pela razão de sua ausência. As siglas indicam as localidades de Grão Mogol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

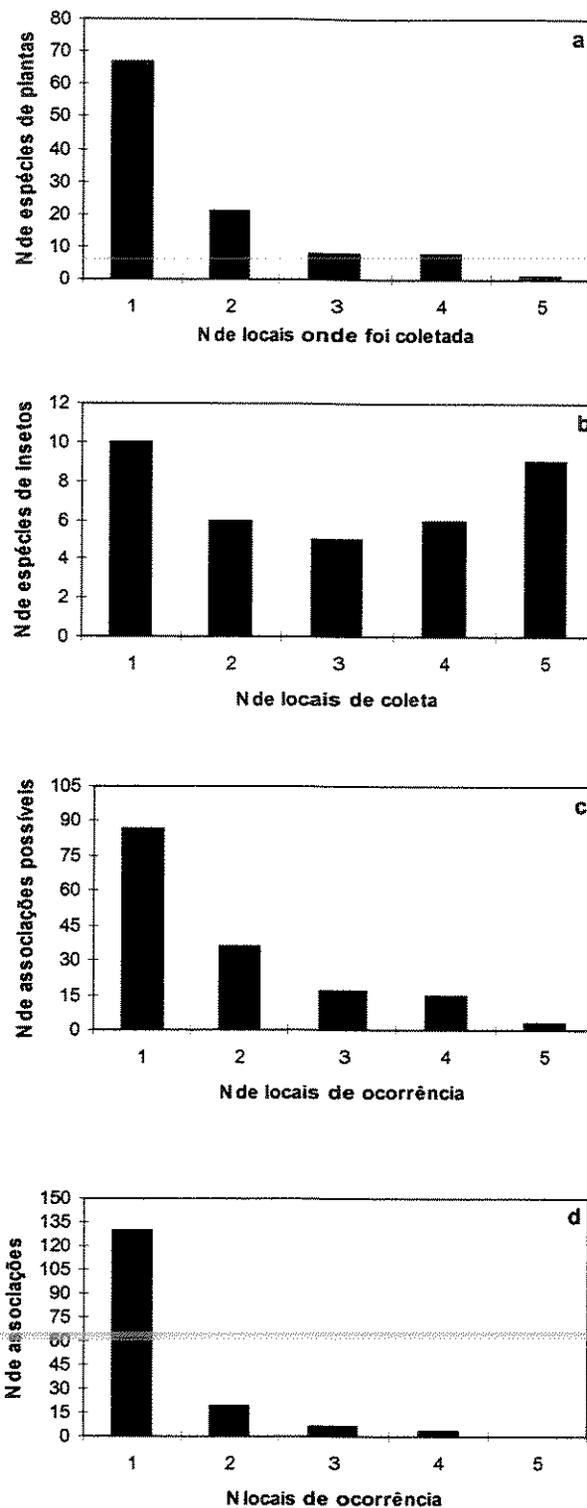


Figura 3 - Amplitude de ocorrência das espécies de plantas, de insetos e de suas associações. (a) Número de espécies de plantas por número de localidades nas quais foram coletadas. (b) Número de espécies de insetos por número de localidades nas quais foram coletados. (c) Número de associações potenciais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

A maior parte das espécies de plantas ocorre em poucas localidades, o que impõe um limite à ocorrência de cada associação inseto/planta, apesar da maior amplitude de distribuição dos insetos (Fig. 3c). O resultado são matrizes de associações diferentes em cada localidade (Jaccard médio = 0,076, Tabela 3), porque elencos similares de insetos encontram elencos diferentes de hospedeiras. Além disso, nem todas as associações que poderiam resultar desses encontros se realizam, como será discutido a seguir.

INTERAÇÕES LOCAIS ENTRE ATRIBUTOS DAS ESPÉCIES

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

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

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

Para investigarmos melhor a natureza destas associações separamos os tefritídeos em especialistas e generalistas. Esta separação foi fundamentada na distribuição de amplitude

taxonômica de hospedeiros que encontramos nesta família, e não no número absoluto de hospedeiros que cada uma apresenta (Lewinsohn, 1991). Consideramos como especialistas os insetos cujas hospedeiras conhecidas são restritas a uma subtribo, gênero ou espécie de planta. Tefritídeos generalistas são os que têm plantas hospedeiras conhecidas em mais de uma subtribo ou mais de uma tribo. Poucos tefritídeos ocorrem em hospedeiros de mais de duas tribos e quando isto acontece, a grande maioria das ocorrências concentra-se em uma ou duas delas (Capítulo 1).

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

O modelo de regressão logística ajustado indica que a probabilidade de ocorrência de uma associação depende da interação entre amplitude taxonômica das hospedeiras do inseto e número de espécies de tefritídeos que podem usar a planta no local (Tabela 4, Fig. 4).

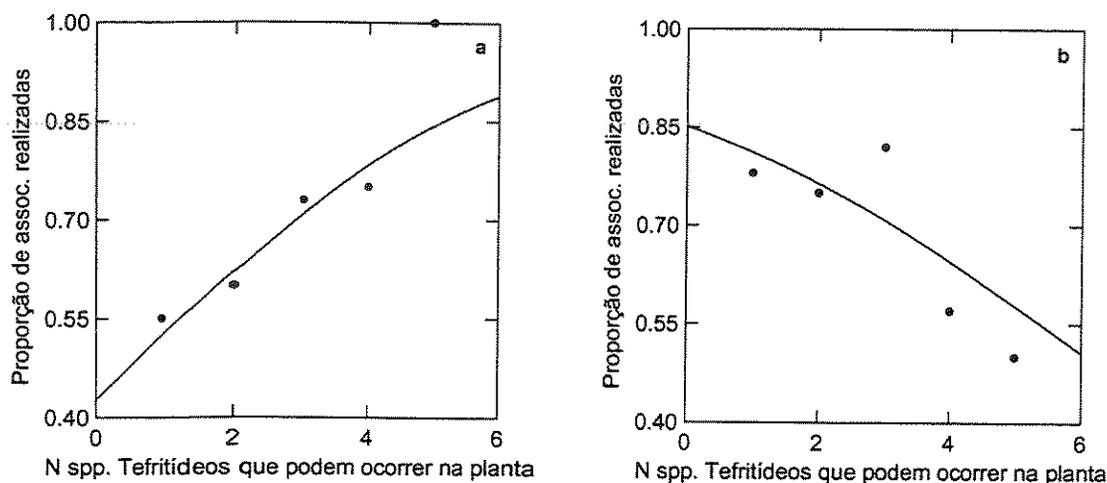


Figura 4 - Proporção das associações potenciais (passíveis de ocorrer no local pois planta e inseto estavam presentes) que foram observadas, por número de espécies de tefritídeos que podem utilizar a planta no local. (a) Associações com insetos generalistas (cujas hospedeiras abrangem mais de uma subtribo); (b) Associações com insetos especialistas (cujas hospedeiras se restringem a uma subtribo, gênero, ou espécie). Na regressão logística, os efeitos do grau de especialização dos insetos e da diversidade de tefritídeos localmente associados com a planta foram significativos. Os valores estimados pela regressão não se desviam significativamente dos valores observados (Teste de Hosmer-Lemeshow, $C = 0,74$; $p = 0,69$; 2 g.l.).

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

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

Associações envolvendo insetos generalistas têm maior probabilidade de ocorrer em plantas que podem ser usadas por muitas espécies de insetos no local (Fig. 4a, Tabela 4).

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

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

com diferentes hospedeiras resultarem de eventos evolutivos independentes, é menos provável que uma planta defendida acumule um grande número de insetos associados.

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

CONCLUSÕES

Há pouco mais de dez anos vem se firmando na teoria ecológica a concepção de que a estrutura de populações e comunidades depende não só de sua dinâmica local, como também de processos extrínsecos, operando em escalas espaciais e temporais maiores (e.g., Ricklefs, 1987; Foster *et al.*, 1990; Ricklefs & Schluter, 1993; Brown, 1995; Jablonski & Sepkoski, 1996). O conjunto de espécies presentes em um local, por exemplo, passou a ser visto como resultado do balanço entre processos evolutivos e biogeográficos, que adicionam espécies ao sistema, e as interações entre as espécies na comunidade, que limitam o número de espécies que podem coexistir (Ricklefs, 1987; Schluter & Ricklefs, 1993; Caley & Schluter, 1997). Em contraste com a ênfase dada à competição nas décadas de 60 e 70, no novo programa de pesquisa a importância de cada processo deixa de ser um pressuposto para ser uma das principais variáveis a investigar (Ricklefs, 1987; Lewinsohn, 1991; Lawton *et al.*, 1993; Schluter & Ricklefs, 1993).

Estendendo o raciocínio, podemos nos perguntar quais fatores determinam a ocorrência de uma associação de espécies em um dado local, da mesma forma que se investigam os determinantes da ocorrência das espécies. Nossos resultados indicam que também as associações

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

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

As associações de uma espécie raramente são as mesmas ao longo de toda a sua distribuição geográfica. Variações na composição das comunidades, e em características ambientais e populacionais, fazem com que diferentes associações se estabeleçam em cada local, gerando um mosaico regional (Pielou, 1974; Fox & Morrow, 1981; Singer & Parmesan, 1993; Thompson, 1994; Travis, 1996). Em um inventário de comunidades, as matrizes de associação observadas em cada local são frações do conjunto regional de associações. Identificar os

determinantes dessas frações é, portanto, uma maneira de compreender como as matrizes de associação se estabelecem.

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

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAHAMSON, W.G. & WEIS, A.E. 1997. **Evolutionary Ecology across Three Trophic Levels. Goldenrods, Gallmakers, and Natural Enemies**. Princeton, Princeton University Press.

ALMEIDA, A.M. 1997. Padrões de coocorrência em insetos endófitos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC.) (Asteraceae). **Tese de Mestrado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

BARROSO, G.M. 1986. **Sistemática das Angiospermas do Brasil. Vol. 3**. Viçosa, Imprensa da Universidade Federal de Viçosa.

BERNAYS, E. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology**, **69**: 886-892.

BREMER, K. 1994. **Asteraceae: Cladistics and Classification**. Portland, Timber Press.

BROWN, J.H. 1995. **Macroecology**. Chicago, University of Chicago Press.

CALEY, M.J. & SCHLUTER, D. 1997. The relationship between local and regional diversity. **Ecology**, **78**: 70-80.

- CORNELL, H. V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. **Ecology**, **66**: 1247-1260.
- CORNELL, H. V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, University of Chicago Press, pp. 243-252.
- DENNO, R.F., McCLURE, M.S. & OTT, J.R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. **Ann. Rev. Entomol.**, **40**: 297-331.
- DIRZO, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. In: DIRZO, R. & SARUKHAN, D., eds. **Perspectives on Plant Population Ecology**. Sunderland, Sinauer, pp. 141-165.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, **18**: 586-608.
- FARRELL, B.D. & MITTER, C. 1993. Phylogenetic Determinants of Insect/Plant Community Diversity. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, University of Chicago Press, pp. 253-266.
- FARRELL, B.D.; MITTER, C. & FUTUYMA, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. **Bioscience**, **42**: 34-42.
- FOSTER, D.R.; SCHOONMAKER, P.K. & PICKETT, S.T.A. 1990. Insights from paleoecology to community ecology. **Trends Ecol. Evolut.**, **5**: 119-123.
- FOX, L.R. & MORROW, P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? **Science**, **211**: 887-893.
- GAGNÉ, R.J. 1994. **The Gall Midges of the Neotropical Region**. Ithaca, Cornell University Press.
- GIELIS, C. 1993. Generic revision of the superfamily Pterophoroidea (Lepidoptera). **Zool. Verhandelingen**, **290**: 1-139.

- GIULIETTI, A.M. & PIRANI, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: HEYER, W. R. & VANZOLINI, P. E., eds. **Proceedings of a Workshop of Neotropical Distribution Patterns**. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, pp. 39-69.
- GIULIETTI, A.M. no prelo. Flora: Diversidade, distribuição geográfica e endemismos. In: FERNANDES, G. W., ed. **Serra do Cipó: Ecologia e Evolução**. Belo Horizonte, Ateneu.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, **38**: 210-221.
- HARLEY, R.M. 1995. Introduction. In: STANNARD, B. L., ed. **Flora of the Pico Das Almas, Chapada Diamantina, Brazil**, pp. 175-278.
- HENSOLD, N. 1988. Morphology and systematics of *Paepalanthus* Subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Syst. Bot. Mon.*, **23**: 1-133.
- HOSMER, D.W.J. & LEMESHOW, S. 1989. **Applied Logistic Regression**. New York, John Wiley & Sons.
- JABLONSKI, D. & SEPKOSKI, J.J. 1996. Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern. *Ecology*, **77**: 1367-1378.
- JAENIKE, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **21**: 243-273.
- JOERN, A. 1979. Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia*, **38**: 325-347.
- JOLY, A.B. 1970. **Conheça a Vegetação Brasileira**. Sao Paulo, EDUSP/Polígono.
- KENNEDY, C.E.J. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1984. The number of insects associated with British trees: a re-analysis. *J. Anim. Ecol.*, **53**: 455-478.
- KING, R.M. & ROBINSON, H. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monogr. Syst. Bot. Miss. Bot. Gard.*, **22**: 1-581.

- LAWTON, J.H. 1982. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. **J. Anim. Ecol.**, **51**: 573-595.
- LAWTON, J.H. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities and vacant niches: the herbivores of bracken. In: STRONG, D. R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. & THISTLE, A. B., eds. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. Princeton, Princeton Univ. Press, pp.67-101.
- LAWTON, J.H.; LEWINSOHN, T.M. & COMPTON, S.G. 1993. Patterns of diversity for the insects herbivores on bracken. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press, pp.178-184.
- LAWTON, J.H. & PRICE, P.W. 1979. Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. **J. Anim. Ecol.**, **48**: 619-637.
- LEWINSOHN, T.M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. **Tese de Doutorado**. UNICAMP, Campinas.
- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study on species richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience, pp.525-560.
- LEWINSOHN, T.M. & PRADO, P.I.K.L. no prelo. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. In: FERNANDES, G. W., ed. **Serra do Cipó: Ecologia e Evolução**.
- LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P.I.K.L.; SOLFERINI, V.N.; TRIGO, J.R.; ALMEIDA, A.M.; DORNELLES, A.P.; LOPES, M.A.B.; MACEDO, A.C.C. & BUYS, B.D. 1997. How feasible is a full-fledged model system for communities? Charting associations of Brazilian Asteraceae

- and their flowerhead feeders. In: **The Role of Model Systems in Ecological Research** (Abstracts of the 10th Bodega Conference). Bodega Bay, California, pp.31-35.
- LOUDA, S.M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. **Ecol. Monogr.**, **52**: 25-41.
- MACLEISH, N.F.F. 1987. Revision of *Eremanthus* (Compositae:Vernonieae). **Ann. Miss. Bot. Gard.**, **74**: 265-290.
- MICHAUD, J.P. 1990. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. **Oikos**, **57**: 276-277.
- PIELOU, E.C. 1974. Biogeographic range comparisons and evidence of geographic variation in host-parasite relations. **Ecology**, **55**: 1359-1367.
- PRICE, P.W. 1980. **Evolutionary Biology of Parasites**. Princeton, Princeton University Press.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, **235**: 167-171.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D., eds. 1993. **Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, University of Chicago Press.
- ROBINSON, H. 1988. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) IV. The new genus, *Lessingianthus*. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **101**: 929-951.
- ROBINSON, H. 1990. Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae) VII. The genus *Lepidaploa* **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **103**: 464-498.
- ROBINSON, H. 1992. Notes on Lychnophorinae from Minas Gerais, Brazil, a synopsis of *Lychnophoriopsis* Schultz-Bip., and the new genera *Anteremanthus* and *Minasia* (Vernonieae: Asteraceae). **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **105**: 640-652.
- ROOT, R.B. & CAPPUCCINO, N. 1992. Patterns in population change and the organization of the insect community associated with goldenrod. **Ecol. Monographs**, **62**: 393-420.

- ROSENTHAL, G.A. & BERENBAUM, M.R., eds. 1991. **Herbivores: their Interactions with Secondary Plant Metabolites. 1. The chemical participants.** 2a. Ed. New York, Academic Press.
- SAADI, A. 1995. A geomorfologia da Serra do Espinhaço em Minas Gerais e suas margens. **Geonomos**, **3**: 41-63.
- SCHLUTER, D. & RICKLEFS, R.E. 1993. Species diversity: An introduction to the problem. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives.** Chicago, The University of Chicago Press, pp.1-10.
- SINGER, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. **Evolution**, **25**: 383-389.
- SINGER, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution**, **37**: 389-403.
- SINGER, M.C. & PARMESAN, C. 1993. Sources of variations in patterns of plant-insect association. **Nature**, **361**: 251-253.
- STEINBERG, D. & COLLA, P. 1991. **LOGIT: a supplementary module for SYSTAT.** Evanston, SYSTAT Inc., 225 pp.
- STRAW, N.A. 1989. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. **Ecol. Ent.**, **14**: 455-462.
- STRONG, D.R. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. **Ann. Rev. Entomol.**, **24**: 89-119.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms.** Oxford, Blackwell.
- THOMPSON, J.N.. 1994. **The Coevolutionary Process.** Chicago, Univ. Chicago Press.

- THOMPSON, J.N. 1997. Conserving interaction biodiversity. In: PICKETT, S. T. A.; OSTFELD, R. S.; SHACHAK, M. & LIKENS, G. E., eds. **The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity**. New York, Chapman e Hall, pp.285-293.
- TRAVIS, J. 1996. The significance of geographical variation in species interactions. **Am. Nat.**, **148**: S1-S8.
- WARD, L.K. & SPALDING, D.F. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. **Biol. J. Lin. Soc.**, **49**: 257-276.
- ZWÖLFER, H. 1979. Strategies and couterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. **Fortsch. Zool.**, **25**: 331-353.
- ZWÖLFER, H. 1987. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. In: SCHULZE, E. D. & ZWÖLFER, H., eds. **Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis**. Berlin, Springer-Verlag, pp.301-319.
- ZWÖLFER, H. 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles. **Ann. Rev. of Entomol.**, **33**: 103-122.
-

CONCLUSÃO

O PAPEL DO BANCO DE ESPÉCIES COLONIZADORAS NA COMPOSIÇÃO DAS COMUNIDADES DE INSETOS FITÓFAGOS

Dinâmica Local e Regional das Associações entre Insetos e Plantas

A tendência à especialização dos insetos fitófagos é reconhecida há muito tempo (e.g. Brues 1924, 1946, Dethier 1954). Listas de hospedeiras indicam que a maioria das espécies de insetos usam plantas de uma família, ou de poucas famílias aparentadas (Price 1980, Strong *et al.* 1984, Ward & Spalding 1993, Bernays & Chapman 1994). Postula-se que os caracteres dos insetos que os habilitam a usar uma espécie de planta os impedem de usar plantas muito diferentes (Straw 1989, Jaenike 1990, Farrell & Mitter 1993, Thompson 1994, Futuyama & Mitter 1996). A necessidade de se adaptar à grande diversidade de defesas químicas das plantas seria a principal causa dessa restrição (Strong *et al.* 1984, Jaenike 1990, Bernays & Chapman 1994, Becerra 1997). Por outro lado, muitos autores vêm assinalando a labilidade das associações entre insetos e plantas (Zwölfer 1979, 1987, Bernays & Graham 1988, Thomas *et al.* 1990, Thompson 1988, 1994, Singer *et al.* 1993, Radtkey & Singer 1995, Singer & Thomas 1996).

Nem todas as plantas que poderiam ser usadas por uma espécie de inseto o são, devido a impedimentos locais, como abundância da planta, competição, e predação (Fox & Morrow 1981, Bernays & Graham 1988, Thomas *et al.* 1990, Thompson 1988, 1994, Singer & Parmesan 1993). Fatores locais também podem propiciar mudanças de preferência, ou colonização de novas hospedeiras, em poucas gerações dos insetos (Strong *et al.* 1984, Singer *et al.* 1993, Radtkey & Singer 1995). Assim, as associações de insetos fitófagos e plantas podem ser interpretadas tanto

como um fenômeno volátil, condicionado por processos ecológicos, quanto como um atributo relativamente estável das espécies envolvidas, resultante de sua história evolutiva. Essas concepções não são necessariamente incompatíveis, pois enfatizam processos em escalas diferentes. Os padrões de organização e seus possíveis determinantes dependem da escala de análise (Poulin 1997). A maioria das listas de hospedeiras de uma espécie de inseto, ou dos insetos associados a uma espécie de planta, são regionais, ou continentais. Essas listas reúnem associações que ocorreram em diferentes épocas, e locais, e que não necessariamente ocorrem nas mesmas comunidades (Thompson 1994, Poulin 1997). Nessa escala, estima-se o elenco total de espécies de insetos que podem se associar com cada espécie de planta, e vice-versa. Esses elencos se constituem com o surgimento, e permanência, de espécies com caracteres que as habilitem a se associar, e, assim, dependem dos processos de adaptação, especiação e extinção (Ricklefs & Schluter 1993, Thompson 1994, Poulin 1997). As comunidades são as arenas locais, onde parte das associações potenciais irão se concretizar. Interações entre as espécies de insetos fitófagos, por exemplo, ocorrem em escalas que vão de uma comunidade de plantas, até uma planta, ou parte dela (Zwölfer 1979, 1987, Poulin 1997, Almeida 1997), e tendem a se intensificar com a redução da escala de análise (Denno *et al.* 1995, Poulin 1997). Em resumo, os processos locais são a causa imediata da variação na estrutura das comunidades, mas a amplitude dessas variações é governada por fatores regionais e históricos.

Se as comunidades resultam de processos em várias escalas, o programa de pesquisa passa a ser a investigação de como esses processos se relacionam, para gerar os padrões que observamos (Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993). A figura 1 ilustra o modelo adotado nesta tese, para explicar as associações entre insetos fitófagos e plantas. Os insetos associados a uma espécie de planta em uma comunidade provêm de um conjunto maior, composto por todas as espécies de insetos aptos a usar a planta (Fig. 1).

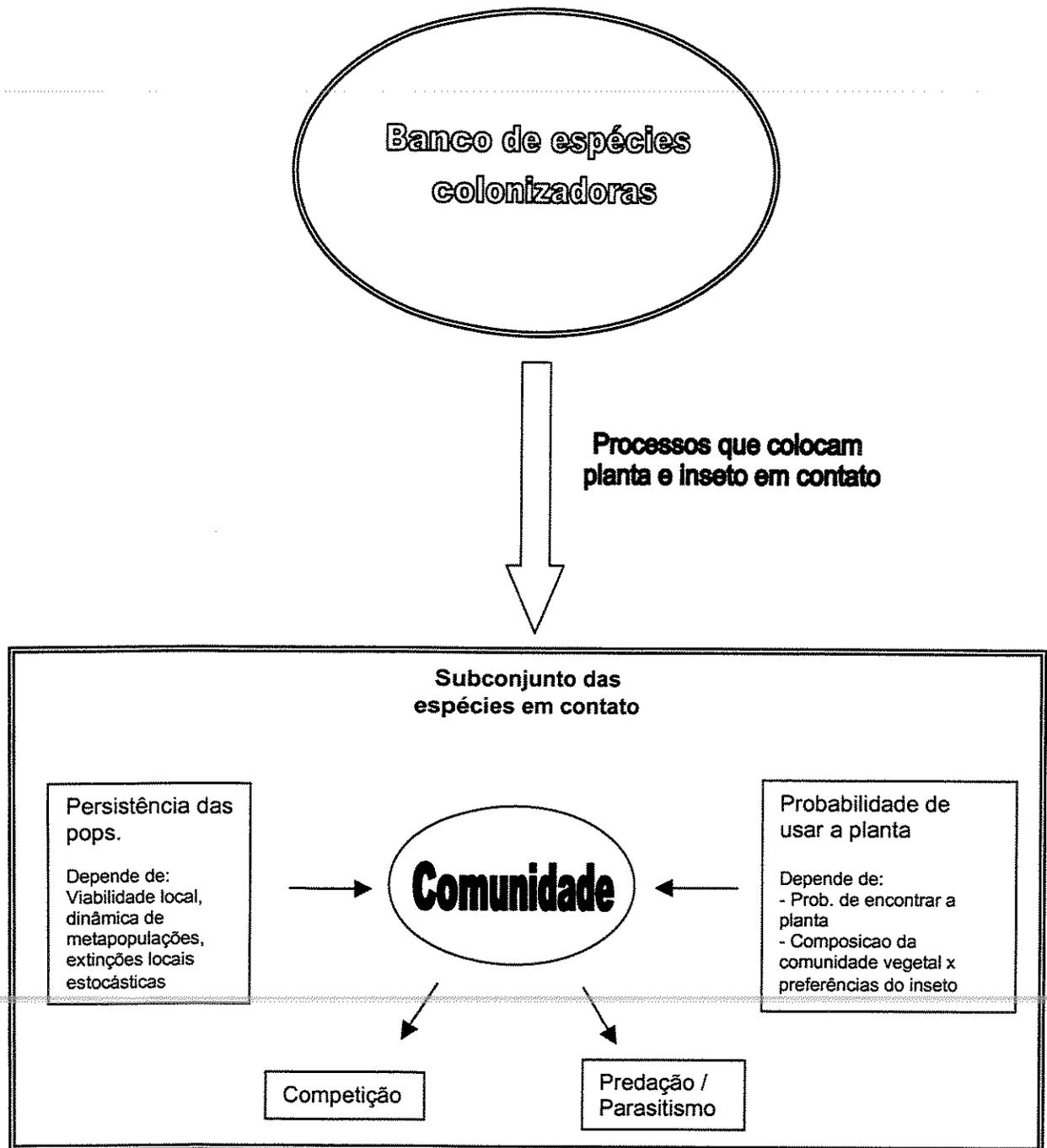


Figura 1 - Modelo dos processos locais e regionais que determinam o elenco de espécies de insetos que usam uma espécie de planta. As setas indicam a direção da transferência de espécies. As espécies de insetos aptas a usar a planta formam um banco ("pool"), a partir do qual serão compostas as comunidades. Para que isso ocorra, processos biogeográficos colocam populações do inseto e da planta em contato. Em cada localidade onde esse contato ocorra, a incorporação do inseto à fauna de fitófagos da planta depende da persistência de sua população no local, e na planta, e das interações locais com outras espécies (competidores, predadores, etc).

A fração desse banco (“pool”) de colonizadores potenciais que irá efetivamente compor cada comunidade local depende de duas classes de fatores: a) os processos que mantêm em contato as populações dos insetos com a população da planta; e b) os processos locais que determinam o estabelecimento e persistência das populações de insetos na população da planta (Fig. 1). Da mesma forma, as plantas usadas por cada espécie de inseto provêm de um banco de hospedeiras potenciais, que, uma vez colocadas em contato com a espécie de inseto, poderão ser usadas, em função de processos locais.

O conjunto de insetos aptos a usar um conjunto de plantas é o primeiro condicionante da organização das comunidades. A composição e riqueza desse banco de colonizadores depende dos padrões de especialização dos insetos. Assim, ao analisar como a oligofagia dos tefritídeos influencia suas associações com asteráceas, esta tese buscou avaliar as conseqüências da existência de um número finito de espécies de insetos que podem compor as comunidades. Nesse nível de análise, pretende-se elucidar os processos que tornam uma espécie de inseto apta a usar uma planta, vale dizer, investigar como é montado o banco de colonizadores.

O conceito de banco de espécies colonizadoras

O termo “banco de colonizadoras” expressa idéia de que as combinações de espécies que podem compor as comunidades não são ilimitadas. A história da fauna de mamíferos da América do Sul é um exemplo eloqüente dessa restrição. As espécies isoladas na América do Sul, com sua separação da Gondwana (160 m.a.), eram um conjunto idiossincrático, que deu origem a uma fauna endêmica e característica (Simpson 1980). A predominância de marsupiais, edentados, e de roedores caviomorfos, nesse continente explica-se pela composição do banco de espécies de mamíferos que inicialmente o colonizaram, e nele se irradiaram (Simpson 1980, Brown & Lomolino 1998). A formação do istmo do Panamá (3,5 m.a.) modificou o banco de colonizadoras, pois propiciou a invasão por muitos grupos de mamíferos norte-americanos.

Interações entre as espécies residentes e invasoras causaram profundas modificações nas comunidades, que hoje possuem uma composição muito diferente do período em que estiveram isoladas (Simpson 1980, Brown & Lomolino 1998). Assim, a existência de um conjunto finito de espécies aptas a colonizar um local, e/ou a usar certos recursos, é uma restrição de ampla escala à composição de uma comunidade, à qual as interações locais se subordinam.

Os efeitos do banco de colonizadores sobre a estrutura das comunidades sempre estiveram evidentes na biogeografia, mas foram incorporados à ecologia de comunidades tardiamente (Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1993, Brown 1995, Brown & Lomolino 1998). Estudos de insetos fitófagos forneceram algumas das principais evidências para que essa mudança ocorresse. Comparando os insetos associados à samambaia *Pteridium anquilinum* em diferentes locais do mundo, Lawton (1982, 1984), e Lawton *et al.* (1993) mostraram que algumas guildas (e.g. galhadores, minadores, brocadores) não se repetem, o que indicaria a ausência de espécies colonizadoras para certos recursos, em alguns locais. Os efeitos da pobreza do banco de colonizadores são evidentes em plantas exóticas, que em geral possuem menos insetos associados nos locais onde foram introduzidas, do que em sua região de origem, onde há mais espécies aptas a usá-las (revisão em Strong *et al.* 1984). De maneira similar, Cornell (1993) sugere que diferenças nos bancos de colonizadoras são a causa das grandes diferenças nos elencos de espécies de insetos que usam as árvores da Grã-Bretanha. Além disso, a riqueza de espécies de insetos é maior nos locais onde a planta hospedeira é mais amplamente distribuída, pois assim ela está em contato com um maior número de espécies de insetos (Lawton 1982, Strong *et al.* 1984). Correlações positivas entre amplitude de distribuição da planta e riqueza de sua fauna de insetos fitófagos (Lawton & Price 1979, Strong 1979, Lawton 1982, Kennedy & Southwood 1984, Zwölfer 1987, Lewinsohn 1991) sugerem que as comunidades não estão saturadas, ou seja, que sua riqueza depende apenas do número de espécies aptas a colonizá-las, e da probabilidade de colonização (Cornell 1985a,b, Lewinsohn 1991). A relação positiva entre riqueza regional e

local, em cinipídeos galhadores de carvalhos (Cornell 1985a), e em endófagos de capítulos de compostas (Lewinsohn 1991, Zwölfer 1987), é outro forte indício de ausência de saturação.

Em resumo, a estrutura das comunidades não poderá ser completamente compreendida sem que se leve em conta os processos que adicionam, e retiram, espécies aptas a ocupá-las (Fig. 2). A capacidade de usar um certo recurso pode ser um atributo que a espécie herdou de seus ancestrais, ou uma novidade evolutiva (Ronquist & Nylin 1990, Brooks & McLennan 1993). O primeiro caso, que poderia ser denominado “associação por descendência” (Fig. 2), é muito evidente em insetos fitófagos. Há uma forte tendência de espécies de insetos aparentados usarem plantas similares, taxonômica ou quimicamente, o que parece ser o resultado de seqüências de colonização e irradiação em um novo recurso (Ehrlich & Raven 1964, Gilbert 1977, Thompson 1994, Farrell *et al.* 1992, Farrell & Mitter 1993, Futuyma & Mitter 1996, Janz & Nylin 1998). Esse parece ter sido um processo importante na evolução de tefritídeos endófagos de capítulos, pois espécies de um mesmo gênero de inseto tendem a usar plantas das mesmas tribos, mesmo em escala continental (Straw 1989, Foote *et al.* 1993, Goeden 1997, Headrick & Goeden 1998, Norrbom *et al.* 1998, Capítulo 1). Tal padrão fez Zwölfer (1987) e Goeden (1997), propor que tribos e subtribos de asteráceas foram “plataformas de irradiação” para os tefritídeos, que, uma vez ocupadas por um ancestral, permitiram sua rápida diversificação. Assim, o elenco de hospedeiras dos tefritídeos sofre uma forte restrição filogenética, à qual estarão subordinados os demais processos que o determinam. O conjunto de possíveis hospedeiras de qualquer espécie de tefritídeo em qualquer local tenderá a estar circunscrito às tribos de plantas que seu gênero é capaz de usar. E, mesmo nessas tribos, a utilização de mais de um gênero de hospedeira é um evento pouco freqüente (Capítulo 1). Processos como competição, parasitismo, extinção, colonização de novas áreas ou de novas hospedeiras ocorrerão exclusivamente no âmbito de certos grupos de plantas, pré-determinados pela história evolutiva do inseto.

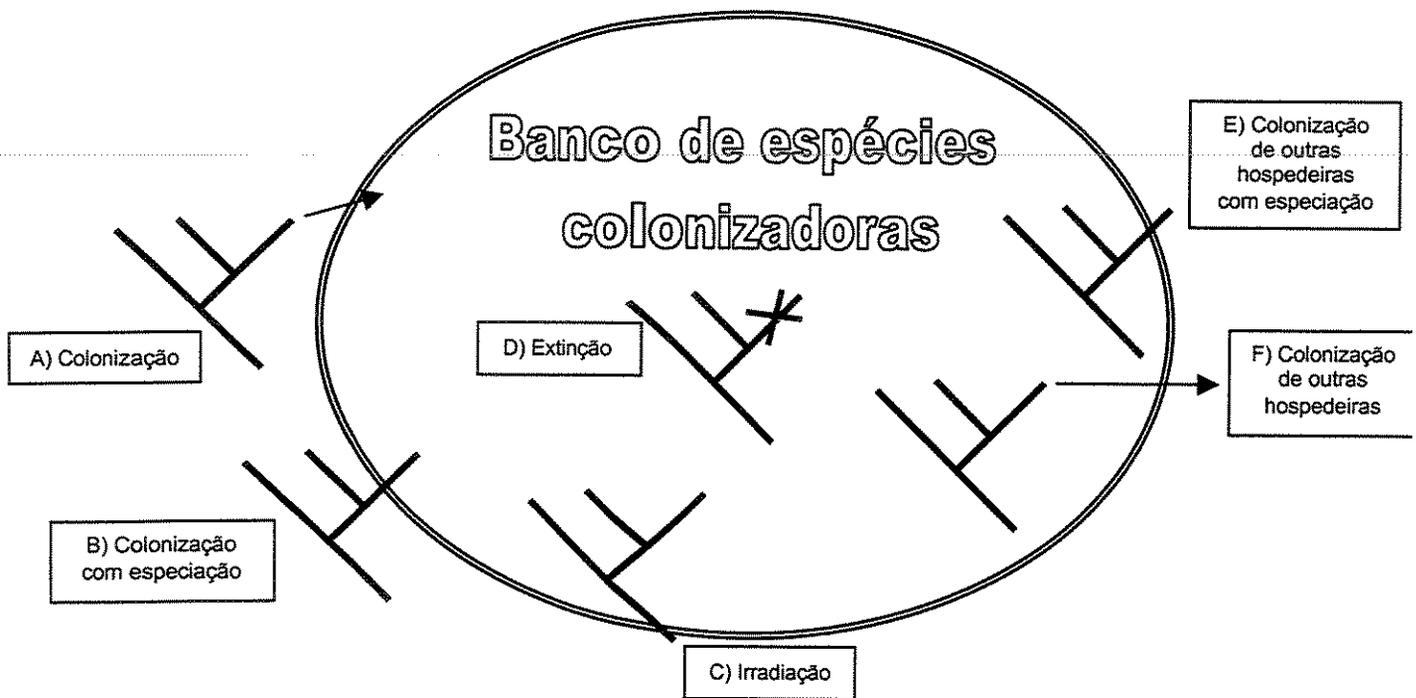


Figura 2. Modelo dos processos históricos e evolutivos que compõem o banco de espécies colonizadoras. Mudanças de hospedeiras adicionam ao banco espécies de linhagens que não estavam associadas à planta, o que pode ocorrer com o surgimento de uma nova espécie da linhagem (a), ou por mudanças no elenco de hospedeiras de uma espécie já existente (b). A irradiação evolutiva a partir de ancestrais que colonizaram a planta também adicionam espécies ao banco (c). Extinções (d), e mudanças de hospedeiras (e, f) excluem espécies do banco.

A irradiação de insetos que já usam a planta não é a única fonte de espécies para o banco de colonizadoras. Apesar das restrições filogenéticas, mudanças de preferência podem ocorrer, e permitem a invasão do banco por novas linhagens de insetos, assim como a evasão por espécies de linhagens que se diversificaram no banco (Fig. 2). Diferenças locais podem fazer com que espécies de plantas sejam incorporadas, ou excluídas do elenco de hospedeiras de algumas populações dos insetos. Se tiverem uma base genética, essas mudanças podem se propagar, e fixar-se, em alguns locais, criando um mosaico de populações com diferentes preferências. Essas preferências desaparecem, ou expandem-se, junto com as populações que as possuem. Assim, na presença do mosaico de interações, as associações que uma espécie mantém variam em função da persistência de suas populações. Como observa Thompson (1994), os padrões de uso de plantas

por insetos fitófagos são resultados de interações únicas entre inércia filogenética, oportunidades ecológicas, e pressões seletivas, próprias da história evolutiva de cada linhagem de insetos. O trabalho de Singer e colaboradores com a borboleta *Euphydryas editha* (Nymphalidae) reúne hoje o melhor conjunto de evidências empíricas para esse modelo. Populações desse inseto possuem diferenças acentuadas de uso e preferência de hospedeiras, que têm uma base genética demonstrada (Singer 1971, 1983, Singer & Parmesan 1993). Diferenças entre locais, tanto na estrutura genética dos insetos, quanto nos atributos das plantas, mantêm as diferenças, mesmo quando há fluxo de borboletas entre populações (Singer 1971, 1983, Singer & Parmesan 1993, Singer *et al.* 1993, Singer & Thomas 1996). A criação de clareiras de exploração madeireira em uma das áreas de estudo (Generals' Highway, AC), por exemplo, criou um novo ambiente, de onde a hospedeira principal da população, *Pedicularis semibarbata* (Scrophulariaceae) foi virtualmente excluída (Singer & Thomas 1996). Em cerca de seis anos, uma população com preferência genética por *Collinsia torreyi*, originalmente uma hospedeira secundária, ocupou as clareiras, onde essa planta era muito abundante (Singer *et al.* 1993, Singer & Thomas 1996). Diferenças na abundância e qualidade das duas espécies de plantas, entre clareiras e florestas, causaram uma forte diferença na sobrevivência de larvas, o que permitiu a rápida evolução de uma população adaptada a *C. torreyi* (Singer *et al.* 1993, Singer & Thomas 1996). Mudanças de preferências parecem ser freqüentes na história de *E. editha*. Uma análise filogenética, a partir de DNA mitocondrial, indicou que são necessários no mínimo 22 saltos de hospedeiras, para explicar os padrões de uso observados hoje em 24 populações (Radtkey & Singer 1995).

A colonização de novas hospedeiras e a associação por descendência não são modos excludentes de surgimento de novas associações, mas etapas de um mesmo processo. O banco de espécies aptas a usar uma planta enriquece-se por seqüências de colonização e irradiação (Ehrlich & Raven 1967, Zwölfer 1987, Farrell *et al.* 1992, Futuyma & Mitter 1996). Em comunidades jovens, a maior parte das adições ao banco será por colonização, normalmente de espécies

generalistas, e algumas especialistas pré-adaptadas. De fato, muitas plantas exóticas acumularam rapidamente faunas de insetos polípagos, nas regiões onde foram introduzidas (revisão em Strong *et al.* 1984). Caso já existam no local espécies de plantas similares, parte de seus especialistas estarão pré-adaptados à planta introduzida, podendo também usá-la (Strong *et al.* 1984). Poucos acréscimos ocorrem após esse acúmulo inicial, presumivelmente pelo esgotamento de espécies aptas a incorporar de imediato a nova hospedeira em sua dieta (Strong *et al.* 1984). Inicia-se então uma longa etapa, na qual a principal fonte de adições ao banco será a evolução de novas espécies capazes de usar a planta (Strong *et al.* 1984, Zwölfer 1987). Comunidades de especialistas representariam, portanto, um estágio avançado, no qual as espécies colonizadoras já puderam se adaptar e se diversificar (Zwölfer 1987, Andow & Imura 1994). O processo culminaria com a formação de “comunidades componentes” (Root 1973, Futuyma & Mitter 1996), nas quais linhagens de especialistas, e suas hospedeiras, formam uma rede de adaptações e interações numerosas e intensas, mas isolada de outras comunidades (Root 1973, Zwölfer 1987, Futuyma & Mitter 1996). Esse parece ser um modelo útil para descrever as comunidades de insetos fitófagos, dada a oligofagia dos insetos, e a conseqüente compartimentação de suas associações com as plantas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, A.M. 1997. Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). **Tese de Mestrado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ANDOW, D.A. & IMURA, O. 1994. Specialization of phytophagous arthropod communities on introduced plants. **Ecology**, **75**: 296-300.
- BECERRA, J.X. 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. **Science**, **276**: 253-256.
- BERNAYS, E. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology**, **69**: 886-892.
- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. 1994. **Host-Plant Selection by Phytophagous Insects**. London, Chapman & Hall.
- BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. 1993. Historical Ecology: Examining Phylogenetic Components of Community Evolution. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, University of Chicago Press. pp.267-280.
- BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V. 1998. **Biogeography**. 2 Ed. Sunderland, Sinauer., 692 pp.
- BROWN, J.H. 1995. **Macroecology**. Chicago, University of Chicago Press., 269 pp.
- BRUES, C.T. 1924. The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. **Am. Nat.**, **54**: 313-332.
- BRUES, C.T. 1946. **Insect Dietary**. Cambridge, Harvard Univ. Press.
- CORNELL, H.V. 1985a. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. **Ecology**, **66**: 1247-1260.

- CORNELL, H. V. 1985b. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated. **Am. Nat.**, **126**: 565-569.
- CORNELL, H. V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press. cap.22, pp.243-252.
- DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S. & OTT, J.R. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. **Ann. Rev. Entomol.**, **40**: 297-331.
- DETHIER, V.G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. **Evolution**, **8**: 33-54.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, **18**: 586-608.
- FARREL, B.D. & MITTER, C. 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press. cap.23, pp.253-266.
- FARRELL, B.D.; MITTER, C. & FUTUYMA, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. **Bioscience**, **42**: 34-42.
- FOOTE, R.H.; BLANC, F.L. & NORRBOM, A.L. 1993. **Handbook of the Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) of America North of Mexico**. Ithaca, Comstock., 571 pp.
- FOX, L.R. & MORROW, P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? **Science**, **211**: 887-893.
- FUTUYMA, D.J. & MITTER, C. 1996. Insect-Plant interactions: the evolution of component communities. **Phil. Trans. London Roy. Soc.**, **351**: 1361-1366.

- GILBERT, L.E. 1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. **Coll. Int. C.N.R.S.**, 265: 399-413.
- GOEDEN, R.D. 1997. Syphagy among florivorous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in southern California. In: DETTNER, ed. **Vertical Food Web Interactions**. Berlin, Springer-Verlag. cap.3, pp.39-52.
- HEADRICK, D.H. & GOEDEN, R.D. 1998. The biology of nonfrugivorous fruit flies. **Ann. Rev. Entomol.**, 43: 217-241.
- JAENIKE, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 21: 243-273.
- JANZ, N. & NYLIN, S. 1998. Butterflies and plants: a phylogenetic study. **Evolution**, 52: 486-502.
- KENNEDY, C.E.J. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1984. The number of insects associated with british trees: a re-analysis. **J. Animal Ecol.**, 53: 455-478.
- LAWTON, J.H. & PRICE, P.W. 1979. Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. **J. Animal Ecol.**, 48: 619-637.
- LAWTON, J.H. 1982. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. **J. Animal Ecol.**, 51: 573-595.
- LAWTON, J.H. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities and vacant niches: the herbivores of bracken. In: STRONG, D. R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L. G. & THISTLE, A. B., eds. **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. Princeton, Princeton Univ. Press. pp.67-101.
- LAWTON, J.H.; LEWINSOHN, T.M. e COMPTON, S.G. 1993. Patterns of diversity for the insects herbivores on bracken. In: RICKLEFS, R. E. e SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago, The University of Chicago Press, pp.178-184.

- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in Flower Heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a tropical Case Study on Species Richness. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W., eds. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, Wiley/Interscience. cap.23, pp.525-560.
- NORRBOM, A.L.; CARROLL, L.E.; FREIDBERG, A. 1998. Status of Knowledge of Tephritid Systematics. In: Thompson, F.C. (Ed.) **Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information**. Leiden, Backhuys Publishers.
- POULIN, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **28**: 341-358.
- PRICE, P.W. 1980. **Evolutionary biology of parasites**. Princeton, Princeton Univ. Press.
- RADTKEY, R.R. & SINGER, M.C. 1995. Repeated reversals of host-preference evolution in a specialist insect herbivore. **Evolution**, **49**: 351-359.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., eds. **Species Diversity in Ecological Communities**. Chicago, Chicago Univ. Press. cap.30, pp.350-363.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, **235**: 167-171.
- RONQUIST, F. & NYLIN, S. 1990. Process and pattern in the evolution of species associations. **Syst. Zool.**, **39**: 323-344.
- ROOT, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). **Ecol. Monographs**, **43**: 95-124.
- SIMPSON, G.G. 1980. **Splendid Isolation: The Curious History of Mammals in South America**. New Haven, Yale University Press.
- SINGER, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. **Evolution**, **25**: 383-389.

- SINGER, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution**, **37**: 389-403.
- SINGER, M.C. & THOMAS, C.D. 1996. Evolutionary responses of a butterfly metapopulation to human-induced and climate-caused environmental variation. **Am. Nat.**, **148**: s9-s39.
- SINGER, M.C. & PARMESAN, C. 1993. Sources of variations in patterns of plant-insect association. **Nature**, **361**: 251-253.
- SINGER, M.C.; THOMAS, C.D. & PARMESAN, C. 1993. Rapid human-induced evolution of insect-host associations. **Nature**, **366**: 681-683.
- STRAW, N.A. 1989. Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. **Ecol. Ent.**, **14**: 455-462.
- STRONG, D.R. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. **Ann. Rev. Entomol.**, **24**: 89-119.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Oxford, Blackwell., 313 pp.
- THOMAS, C.D.; VASCO, D.; SINGER, M.C.; NG, D.; WHITE, R.R. & HINKLEY, D. 1990. Diet divergence in two sympatric congeneric butterflies: community or species level phenomenon? **Evol. Ecol.**, **4**: 62-74.
-
- THOMPSON, J.N. 1988. Coevolution and alternative hypotheses on insect/plant interaction. **Ecology**, **69**: 893-895.
- THOMPSON, J.N. 1994. **The Coevolutionary Process**. Chicago, University of Chicago Press., 376 pp.
- WARD, L.K. & SPALDING, D.F. 1993. Phytophagous British insects and mites and their food-plant families: total numbers and polyphagy. **Biol. J. Linn. Soc.**, **49**: 257-276.
- ZWÖLFER, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. **Fortschr.Zool.**, **25**: 331-353.

ZWÖLFER, H. 1987. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems. In:
SCHULZE, E. D. & ZWÖLFER, H., eds. **Potentials and Limitations of Ecosystem
Analysis**. Berlin, Springer-Verlag. pp.301-319.