



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Departamento de Ecologia**



**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução**

**Efeitos diretos e indiretos de características de plantas sobre a  
similaridade na composição de insetos herbívoros e parasitoides  
associados à Asteraceae**

Vinícius Silva de Alvarenga

**Orientador:** Mário Almeida Neto

Goiânia - GO

2018

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR  
VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES  
NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico:     Dissertação     Tese

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

Nome completo do autor: Vinícius Silva de Alvarenga

Título do trabalho: Efeitos diretos e indiretos de características de plantas sobre a similaridade na composição de insetos herbívoros e parasitoides associados à Asteraceae

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento  SIM     NÃO<sup>1</sup>

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Vinicius Silva de Alvarenga  
Assinatura do(a) autor(a)<sup>2</sup>

Ciente e de acordo:

Mauro Amadeu Neto  
Assinatura do(a) orientador(a)<sup>2</sup>

Data: 09 / 04 / 2018

<sup>1</sup> Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

<sup>2</sup> A assinatura deve ser escaneada.



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Departamento de Ecologia**



**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução**

**Efeitos diretos e indiretos de características de plantas sobre a similaridade na composição de insetos herbívoros e parasitoides associados à Asteraceae**

Vinícius Silva de Alvarenga

**Orientador:** Mário Almeida Neto

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução para a obtenção do título de Mestre.

Goiânia - GO

2018

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Alvarenga, Vinicius Silva de

Efeitos diretos e indiretos de características de plantas sobre a similaridade na composição de insetos herbívoros e parasitoides associados à Asteraceae [manuscrito] / Vinicius Silva de Alvarenga. - 2018.

47 f.

Orientador: Prof. Dr. Mário Almeida Neto.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2018.

Bibliografia. Apêndice.

Inclui abreviaturas, gráfico, tabelas.

1. Análise de rota. 2. Insetos endófagos. 3. Interações tritróficas. 4. Plantas hospedeiras. 5. Parasitoides. I. Almeida Neto, Mário, orient.  
II. Título.

CDU 574



**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS - UFG  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO - PPGEE**

**ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 157**

Aos quinze dias do mês de março de dois mil e dezoito (15/03/2018), às quatorze horas (14h), no Auditório do ICB V, - Campus Samambaia - UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Mário Almeida Neto, ICB/UFG; Dra. Carolina Moreno dos Santos, ICB/UFG; Prof. Dr. Walter Santos de Araújo/Unimontes/MG;** para, em sessão pública presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de dissertação intitulada: **"Efeitos diretos e indiretos de características de plantas sobre a composição de insetos herbívoros e parasitoides associados à Asteraceae"**, em nível de mestrado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Vinicius Silva de Alvarenga**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente, que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi concedida à(o) autor(a) da dissertação que, em cerca de 40 minutos, procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu à(o) examinada(o), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da dissertação. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1127 de dezembro de 2012 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, a dissertação foi aprovada, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega da versão definitiva da dissertação na secretaria do programa, com as devidas correções sugeridas pela banca examinadora, no prazo de trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de pauta, às 16 h e 11 min., encerrou-se a sessão de defesa

e, para constar, eu, Suely Ana Ribeiro, secretária executiva da Universidade Federal de Goiás - UFG, lavrei a presente ata que, após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual teor.

*Mário Almeida Neto*  
**Prof. Dr. Mário Almeida Neto**  
**Presidente da Banca**  
**ICB/UFG**

*Carolina Moreno dos Santos*  
**Dra. Carolina Moreno dos Santos**  
**ICB/UFG**

*Walter Santos de Araújo*  
**Prof. Dr. Walter Santos de Araújo**  
**Unimontes/MG**

## **Agradecimentos**

Primeiro quero dizer que agradeço muito a todas as pessoas citadas abaixo e a Capes por contribuírem direta ou indiretamente com este trabalho e com minha formação, e que minha gratidão pelo que fizeram por mim vai muito além de duas folhas simples de tamanho A4.

Agradeço muito aos meus tios, Claudete e Ronaldo, por todo o apoio que me deram e por serem pessoas fantásticas que cuidaram de mim durante os meus primeiros anos em Goiânia. Como nasci e cresci em Catalão (Catcity), uma cidade com cerca de 100.000 habitantes, eles foram bem importantes durante a minha adaptação em Goiânia (Gyn), uma cidade 10 vezes maior.

À minha mãe, Lucilene Alvarenga, ao meu irmão, Heitor Alvarenga, ao meu outro irmão Norem Ceane (Futuro mestrando e doutorando em ecologia), a Siena Deyse Rodrigues, ao casal Tatiel e Kelly, e a família Gianelli (formada por Dona Marta, Marcia, Márcio, Lucas e Victor) com quem pude e posso contar em literalmente vários momentos de minha vida. Simplesmente, vocês são incríveis!

Ao professor Dr. (Super) Mário Almeida Neto por ter me orientado desde a minha graduação em Ecologia e Análise Ambiental, por ter me orientado durante este mestrado em Ecologia e Evolução, e por estar disposto (espero eu) a me orientar durante o doutorado em Ecologia e Evolução. Bom, se tudo ocorrer bem, como eu espero, ao final do doutorado, serão apenas 11 anos de UFG e 10 anos de LIEB, rs. Obrigado, Mário, por estar sempre disposto a me ajudar quando mais preciso de conselhos e ensinamentos sobre a vida e a ecologia, que vão desde a composição de músicas clássicas à composição de parasitoides associados à capítulos de Asteraceae. Além disso, muito obrigado por ser um excelente orientador e grande amigo que admiro muito. Mesmo agora depois de 6 anos de laboratório, continuo a pensar que o Laboratório de Interações Ecológicas e Biodiversidade (LIEB) é o mais legal da UFG. Dito isto, Mário, muito obrigado por tudo!

Ao André Rangel Nascimento por ser um grande amigo mesmo que esteja distante fisicamente. Como ele sempre diz: “hoje a distância entre duas pessoas é apenas física”! André, você me ensinou tudo e mais um pouco sobre o que sei em relação à ecologia e à morfologia de insetos parasitoides.

Aos integrantes atuais e passados do LIEB: Anderson Medina, Lucas Martins, Cristiele Valente, Daniella Frensel, Leonardo Bergamini, Angélica Mendes, Marcos Vieira, Júlio Grandez-Rios, Paula Tsujii (que virou a casaca), Paola Nobre (que foi junto com a Paulinha), Rafaella Cândido, Amanda Cardoso, Stênio (novo jovem padawan a trabalhar com ecologia de parasitoides), Hayanne Huchelly (obrigado pelos vários cafés e bombons), Rogério Silvero (futuro doutorando no LIEB em 2019) e prof. Dr. Walter Araújo (que foi membro da minha banca de TCC e será membro da minha banca de Mestrado). Sempre aprendo com vocês!

Aos outros grandes amigos da UFG: Jaqueline Silva Borges (que infelizmente se foi e deixou muita saudade!), Letícia (menina de Anápolis), Jessyka, Hallane, Dorine, Ubatan, Sandro, Marquito, Barros, Laio, Wanderwals, Gilson, Mayconight, Kelly Souza, Kaique ácido (Dr. em acidez nos comentários), Gustavo, Juliever (futuro Einstein), Wellington Pelota (Catalano, flamenguista, e amigo para todas as horas) e Lorena Ribeiro (futura ecóloga e analista ambiental).

Aos membros titulares e suplentes da minha banca: Dra. Carolina Moreno, Prof. Dr. Walter Araújo, Dr. Fernando Sobral e Prof. Dra. Luisa Carvalheiro, por gentilmente terem aceito meu convite. MUITÍSSIMO obrigado!

Por penúltimo, e não menos importante, agradeço muito a Capes por me conceder a bolsa de mestrado.

Por fim, obrigado a você por ler esta dissertação. Todos vocês me ajudaram muito!

## **Sumário**

	<b>Página</b>
Introdução geral	01
Referências	04
Manuscrito	09
Resumo	10
Abstract	11
Introdução	12
Métodos	15
Resultados	22
Discussão	24
Referências	29
Figuras	35
Apêndices	39
Considerações finais	47

## Introdução geral

Entender padrões de variação na diversidade de espécies é um objetivo fundamental que fornece informações relevantes sobre a estrutura de comunidades em ecologia (Price *et al* 1980; Hawkins 1994; Begon *et al* 2009). Há muito tempo os ecólogos buscam entender os fatores que explicam a variação na diversidade de espécies entre comunidades (Hawkins 1994; Begon *et al* 2009). Transpondo este raciocínio para as interações inseto-planta, estudos ecológicos também buscam entender quais fatores determinam a variação na diversidade de insetos entre espécies de plantas (Lewinsohn *et al* 2005; Brändle & Brandl 2006; Moreira *et al* 2016). Por praticidade, em geral, o conceito de diversidade local de espécies pode ser decomposto em diversidade- $\alpha$  e diversidade- $\beta$  (Brändle & Brandl 2006; Magurran 2011). Enquanto que a diversidade- $\alpha$  refere-se ao número de espécies de insetos associado a uma espécie de planta, a diversidade- $\beta$  representa a variação na composição de insetos entre espécies de plantas (Brändle & Brandl 2006).

A variação na composição de insetos entre plantas que coocorrem tem sido explicada por fatores relacionados às variações nas características filogenéticas, morfológicas e químicas das plantas (Becerra 1997; Peeters *et al* 2001; Ødegaard *et al* 2005; Morais *et al* 2011; Grandez-Rios *et al* 2015; Bergamini *et al* 2017). Estas características estão associadas à capacidade de plantas diferentes apresentarem maior ou menor similaridade na fauna de insetos devido às suas características. Dessa forma, considerando que interações inseto-planta podem ser filogeneticamente conservadas (Leppänen *et al* 2013; Bergamini *et al* 2017, mas veja Elias *et al* 2013), espera-se que quanto maior o conjunto de semelhanças entre as características das plantas mais similar são suas faunas de insetos.

Espécies de insetos diferentes podem responder de forma parecida às semelhanças entre as características das plantas (Peeters *et al* 2001). Por exemplo, muitos insetos herbívoros de linhagens distintas (e.g., lepidópteros e dípteros) podem compartilhar o mesmo hábito

alimentar (e.g., galhadores, minadores ou florívoros) quando estão nas suas fases imaturas (i.e., larva e ninfa), as quais dependem do estágio fenológico de suas plantas hospedeiras devido a três fatores. Primeiro, as espécies de herbívoros precisam localizar as espécies de plantas em um estado fenológico adequado (English-Loeb & Karban 1992; Albrechtsen 2000), que é determinado principalmente por variações sazonais de fatores climáticos (e.g., fotoperíodo, temperatura e precipitação) (Torres & Galetto 2011). Neste sentido, caso as espécies de herbívoros consigam usar mais de uma espécie de planta por causa de semelhanças fenológicas (e.g., produção de folhas ou flores) e químicas (Becerra 1997), o uso de hospedeiras alternativas pode aumentar a similaridade da fauna de herbívoros entre estas plantas. Segundo, a sincronia da produção de folhas ou flores entre as plantas parece ser uma característica conservada filogeneticamente em certas linhagens de plantas (Torres & Galetto 2011; Davies *et al* 2013). Uma consequência para a composição de herbívoros entre plantas é que devido à maior sincronia fenológica entre plantas mais aparentadas, estas devem apresentar maior similaridade de herbívoros. Terceiro, considerando que herbívoros generalistas possuem uma gama maior de hospedeiras do que herbívoros especialistas (Morais *et al* 2009), a abundância local das plantas pode determinar a variação na similaridade de herbívoros entre as mesmas. Neste caso, a similaridade de herbívoros seria maior entre plantas mais abundantes, pois estas compartilhariam um conjunto maior de herbívoros, principalmente de generalistas. Por outro lado, pouco se sabe sobre como características de plantas determinam a variação na composição de insetos não-herbívoros entre as mesmas (e.g., Price *et al* 1980; Moreira *et al* 2016).

Dentre os insetos não-herbívoros associados às plantas, os parasitoides se destacam devido sua enorme diversidade de espécies e sua função ecológica, como por exemplo, a regulação de populações de insetos herbívoros hospedeiros (Hawkins 1994; Godfray & Shimada 1999; Fernández & Sharkey 2006). De fato, grande parte da diversidade em

ecossistemas terrestres é devida ao sistema tri-trófico formado por plantas hospedeiras, insetos herbívoros e insetos parasitoides (Hawkins 1994; Price 2002). Em geral, os parasitoides também apresentam algum grau de especialização no uso de seus hospedeiros, de modo que hospedeiros filogeneticamente mais aparentados tendem a compartilhar os mesmos parasitoides (Bailey *et al* 2009; Elias *et al* 2013). Como parasitoides e plantas são níveis tróficos não-adjacentes, a variação na composição de parasitoides pode ser influenciada pela variação no nicho alimentar dos seus herbívoros hospedeiros (Hawkins *et al* 1990; Hawkins 1994). Neste caso, os herbívoros endófagos estão mais susceptíveis ao ataque de parasitoides por terem a locomoção reduzida em suas plantas hospedeiras (Askew & Shaw 1974; Hawkins *et al* 1990). Além disso, como as plantas atuam como uma barreira física que separa os parasitoides de seus endófagos hospedeiros, espera-se que as características das plantas também determinem a variação na composição de parasitoides associados às mesmas (Bailey *et al* 2009). Assim, hospedeiros em nichos alimentares similares, tais como endófagos de flores, apresentariam maior similaridade na composição de parasitoides devido também à semelhança entre as características de suas plantas hospedeiras.

Sistemas tri-tróficos formados por plantas hospedeiras, insetos endófagos e insetos parasitoides no Cerrado constituem um sistema de estudo interessante para avaliar quais os fatores determinantes da variação na composição de parasitoides entre plantas. Com mais de 2 milhões de km<sup>2</sup>, o Cerrado brasileiro é considerado a savana mais diversa e ameaçada do planeta e, por esta razão, é considerado um *hotspot* de biodiversidade (Myers *et al* 2000). No estado de São Paulo, apenas 14% de sua área é coberta pelo bioma, sendo que apenas cerca de 7% não foi alterada por ação humana (Durigan *et al* 2003). Mesmo que esta área seja considerada pequena, vários estudos têm demonstrado a alta diversidade de espécies de insetos e plantas na região (e.g., Lewinsohn 1991; Almeida *et al* 2005; Almeida *et al* 2006; Siqueira & Durigan 2007; Almeida-Neto *et al* 2011; Nascimento *et al* 2014). Em 2006, por exemplo,

foram identificadas 89 espécies de Asteraceae e 64 espécies de insetos endófagos em apenas oito locais de coleta de remanescente de cerrado *strictu sensu* no estado de São Paulo (Almeida *et al* 2006). Recentemente, Nascimento *et al* (2014) registraram 74 espécies de Asteraceae e 192 morfoespécies de insetos parasitoides em áreas de cerrado *strictu sensu*, campo sujo e cerradão, também no estado de São Paulo.

O presente estudo teve por objetivo entender como a composição de insetos parasitoides associados a insetos herbívoros endófagos de flores varia entre espécies de Asteraceae. Especificamente, avaliamos qual a importância relativa da distância filogenética, da sincronia do período de floração e da similaridade de abundância das plantas e da similaridade de seus herbívoros sobre a similaridade de parasitoides (Fig 1). A presente dissertação possui um capítulo, que será submetido à revista *Neotropical Entomology*.

## Referências

- Albrechtsen BR (2000) Flowering phenology and seed predation by a tephritid fly: escape of seeds in time and space. *Ecoscience* 7(4): 433-438.
- Almeida AM, Fonseca CR, Prado PI, Almeida-Neto M, Diniz S, Kubota U, Braun MR, Raimundo RLG, Anjos LA, Mendonça TG, Futada SM, Lewinsohn TM (2005) Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. *Biota Neotrop* 5(2): 27-43.
- Almeida AM, Fonseca CR, Prado PI, Almeida-Neto M, Diniz S, Kubota U, Braun MR, Raimundo RLG, Anjos LA, Mendonça TG, Futada SM, Lewinsohn TM (2006) Assemblages of endophagous insects on Asteraceae in São Paulo cerrados. *Neotrop Entomol* 35: 458-468.

- Almeida-Neto M, Prado PI, Lewinsohn TM (2011) Phytophagous insect fauna tracks host plant responses to exotic grass invasion. *Oecologia* 165: 1051-1062.
- Askew RR, Shaw MR (1974) An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain. *Biol J Linnean Soc* 6(4): 289-335.
- Bailey R, Schönrogge K, Cook JM, Melika G, Csóka G, Thuróczy C, Stone GN (2009) Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities. *PLoS Biology* 7(8): e1000179.
- Becerra JX (1997) Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276(5310): 253-256.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2009) *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. São Paulo, Artmed Editora, 738p.
- Bergamini LL, Lewinsohn TM, Jorge LR, Almeida-Neto M (2017) Manifold influences of phylogenetic structure on a plant-herbivore network. *Oikos* 126(5): 703-712.
- Brändle M, Brandl R (2006) Is the composition of phytophagous insects and parasitic fungi among trees predictable? *Oikos* 113(2): 296-304.
- Davies TJ, Wolkovich EM, Kraft NJB, Salamin N, Allen JM, Ault TR, Betancourt JL, Bolmgren K, Cleland EE, Cook BI, Crimmins TM, Mazer SJ, McCabe GJ, Pau S, Regetz J, Schwartz MD, Travers SE (2013) Phylogenetic conservatism in plant phenology. *J Ecol* 101(6): 1520-1530.
- Durigan G, Siqueira MF, Franco GADC, Bridgewater S, Ratter JA (2003) The vegetation of priority areas for cerrado conservation in São Paulo State, Brazil. *Edinb J Bot* 60: 217-241.
- Elias M, Fontaine C, van Veen FF (2013) Evolutionary history and ecological processes shape a local multilevel antagonistic network. *Curr Biol* 23(14): 1355-1359.

- English-Loeb GM, Karban R (1992) Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia* 89(4): 588-595.
- Fernández F, Sharkey MJ (2006) Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, 894p.
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT, Corff JL (2008) Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. *Ecol Entomol* 33(2): 276-285.
- Grandez-Rios JM, Bergamini LL, de Araújo WS, Villalobos F, Almeida-Neto M (2015) The effect of host-plant phylogenetic isolation on species richness, composition and specialization of insect herbivores: A comparison between native and exotic hosts. *PLoS One* 10(9): e0138031.
- Godfray HCJ, Shimada M (1999) Parasitoids as model organisms for ecologists. *Res Popul Ecol* 41(1): 3-10.
- Hawkins BA, Askew RR, Shaw MR (1990) Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids. *Ecol Entomol* 15(3): 275-280.
- Hawkins BA (1994) Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge, Cambridge University Press, 190p.
- Leppänen SA, Altenhofer E, Liston AD, Nyman T (2013) Ecological versus phylogenetic determinants of trophic associations in a plant-leafminer-parasitoid food web. *Evolution* 67(5): 1493-1502.
- Lewinsohn T (1991) Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study in species richness. In: Price P, Lewinsohn T, Fernandes G, Benson W (eds)

- Evolutionary ecology of plant-animal interactions: tropical and temperate perspectives. Wiley, New York, pp 525-559.
- Lewinsohn TM, Novotny V, Basset Y (2005) Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annu Rev Ecol Syst* 36:597-620.
- Magurran AE (2011) Medindo a diversidade biológica. Curitiba, Editora da UFPR, 262p.
- Morais HC, Hay JDV, Diniz IR (2009) Brazilian cerrado folivore and florivore caterpillars: how different are they? *Biotropica*, 41(4): 401-405.
- Morais HC, Sujii ER, Almeida-Neto M, De-Carvalho PS, Hay JD, Diniz IR (2011) Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica* 43: 467-472.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Nascimento AR, Almeida-Neto M, Almeida AM, Fonseca CR, Lewinsohn TM, Pentead-Dias A (2014) Parasitoid wasps in flower heads of Asteraceae in the Brazilian Cerrado: taxonomical composition and determinants of diversity. *Neotrop Entomol* 47(4): 298-306.
- Ødegaard R, Diserud OH, Østbye K (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecol Lett* 8: 612–617.
- Peeters PJ, Read J, Sanson GD (2001) Variation in the guild composition of herbivorous insect assemblages among co-occurring plant species. *Austral Ecol* 26(4): 385-399.
- Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11: 41-65.
- Siqueira MF, Durigan G (2007) Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. *Rev Bras Bot* 30(2): 233-243.

Torres C, Galetto L (2011) Flowering phenology of co-occurring Asteraceae: a matter of climate, ecological interactions, plant attributes or of evolutionary relationships among species? *Org Divers Evol* 11(1): 9-19.

\*Manuscrito a ser submetido à revista **Neotropical Entomology**

**Seção:** Ecology, Behavior and Bionomics

**Efeitos diretos e indiretos de características de plantas sobre a similaridade na composição de insetos herbívoros e parasitoides associados à Asteraceae**

V. S. Alvarenga<sup>1\*</sup>, M. Almeida-Neto<sup>2</sup>

1 Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás

2 Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia, GO, CEP 74001-970, Brasil

**\*Autor para correspondência:** Vinícius Silva de Alvarenga, Laboratório de Interações Ecológicas e Biodiversidade (LIEB), Departamento de Ecologia, UFG, CP 131, CEP 74001-970, Goiânia, Goiás. Fax: +55 62 3521119. E-mail: [vinicius.silva.alvarenga@gmail.com](mailto:vinicius.silva.alvarenga@gmail.com)

**Título abreviado:** Efeitos de características de plantas sobre a composição de insetos

## Resumo

Entender quais fatores influenciam a variação na composição de espécies em sistemas multitróficos é um objetivo fundamental em ecologia. Entretanto, estudos sobre a composição local de insetos parasitoides geralmente negligenciam a importância relativa das características de plantas consumidas por seus insetos herbívoros hospedeiros. Neste contexto, nosso objetivo foi avaliar os efeitos diretos e indiretos, mediados pela similaridade de herbívoros, da distância filogenética, da sincronia do período de floração e da similaridade de abundância das plantas sobre a similaridade de parasitoides. Como sistema de estudo, usamos espécies de Asteraceae, herbívoros endófagos de capítulos e insetos parasitoides. Usando análises de rotas, consideramos as similaridades de herbívoros e parasitoides entre pares de espécies de plantas em termos qualitativos (similaridade de Sørensen), quantitativos (similaridade de Bray-Curtis) e filogenéticos (similaridade de Sørensen taxonômica). Em geral, demonstramos que a similaridade de herbívoros é o principal determinante da similaridade de parasitoides. Mesmo que as características das plantas tenham explicado a menor parte da variação na similaridade de parasitoides, essas características tiveram importâncias relativas inconsistentes entre os índices de similaridade usados. Dessa forma, nossos resultados indicam que, apesar das espécies de plantas constituírem uma barreira adicional potencial para os parasitoides de herbívoros endófagos encontrarem os seus hospedeiros, os parasitoides de herbívoros em capítulos de Asteraceae não as enxergam dessa forma. Estes parasitoides respondem principalmente à variação composicional dos seus hospedeiros nas plantas que estes últimos consomem. Logo, demonstramos como as composições dos níveis tróficos superiores nesse sistema tri-trófico é estruturado diretamente e indiretamente por interações antagônicas.

**Palavras-chave:** Análise de rota, Insetos endófagos, Interações tritróficas, Plantas hospedeiras, Parasitoides.

## Abstract

Understanding how interactions between trophic levels structure species composition is one of the main goals of ecological studies. Mechanisms that explain the compositional structure of parasitoid insects usually neglect the direct and indirect effects of plants' characteristics, which can also determine the compositional structure of their host herbivore insects. In this context, our goal was to evaluate how plants' characteristics (abundance, floral phenology, and phylogenetic distance) and herbivores' compositional similarity determine parasitoids' compositional similarity. As study system, we used Asteraceae species, flower-head feeding insects, and parasitoids. Using path analysis, we considered parasitoids and herbivores' similarities, in qualitative (Sørensen similarity), quantitative (Bray-Curtis similarity), and phylogenetic proximity (taxonomic Sørensen similarity) terms. In general, we demonstrated that herbivores' similarity is the major predictor of parasitoids' similarity. Even though the effects of plants' characteristics explained the smallest part of the variation in parasitoids' similarity, these characteristics had inconsistent relative importance among the similarity indexes used here. Thus, our results indicate that although plant species constitute a potential additional barrier for the parasitoids of endophagous herbivores to find their insect hosts, herbivore parasitoids in flower heads of Asteraceae do not see the plant species in this way. The parasitoids respond mainly to the compositional variation of their insect hosts in the plant species that the latter consume. Therefore, we show how the composition of the upper trophic levels in this tri-trophic system is structured directly and indirectly by antagonistic interactions.

**Keywords:** Endophagous insects, Host-plant traits, Tritrophic interactions, Parasitic wasps, Path analysis.

## Introdução

Uma questão-chave em interações inseto-planta é entender os fatores que regulam a variação na composição de insetos entre espécies de plantas que coocorrem. Vários estudos têm demonstrado que a distância filogenética é um importante preditor das diferenças na composição de insetos herbívoros entre plantas (Ødegaard *et al* 2005; Brändle & Brandl 2006; Morais *et al* 2011; Grandez-Rios *et al* 2015; Bergamini *et al* 2017). Devido às maiores semelhanças morfológicas, químicas e fenológicas entre espécies de plantas muito aparentadas, o efeito da distância filogenética sobre a similaridade da fauna de herbívoros é em grande parte resultado da especialização dos insetos em plantas filogeneticamente aparentadas (Futuyma & Agrawal 2009; Bergamini *et al* 2017). Dessa forma, o uso de hospedeiras filogeneticamente próximas por espécies de herbívoros pode ser facilitado porque os herbívoros conseguem quebrar barreiras mais semelhantes entre plantas filogeneticamente próximas (Futuyma & Agrawal 2009). Por outro lado, pouco se sabe sobre como características de plantas determinam a variação na composição de insetos não-herbívoros entre as mesmas (e.g., Price *et al* 1980; Moreira *et al* 2016).

Os parasitoides se destacam entre os insetos não-herbívoros associados às plantas devido à enorme diversidade de espécies desta guilda (Hawkins 1994; Price 2002; Fernández & Sharkey 2006). Além disso, vários grupos de parasitoides se especializaram em usar insetos herbívoros endófagos (i.e., que se desenvolvem no interior das plantas) como hospedeiros (Nyman *et al* 2007; Fernández & Sharkey 2006). Para localizar seus hospedeiros os parasitoides usam sinais químicos e visuais emitidos pelas plantas (Price *et al* 1980; Hawkins 1994), mas a eficiência na detecção destes sinais depende do grau de especialização dos parasitoides (Vinson 1998; Oudenhove *et al* 2017). Parasitoides especialistas conseguem localizar seus hospedeiros mais facilmente entre as espécies de plantas (Oudenhove *et al* 2017). Logo, como as plantas atuam como uma barreira física que separa o parasitoide do seu

hospedeiro endófago (Hawkins *et al* 1990; Xi *et al* 2017), espera-se que características das plantas também possam influenciar a composição de parasitoides entre plantas.

A similaridade na composição de insetos herbívoros e parasitoides entre plantas também pode ser determinada pela conservação filogenética de interações entre espécies de níveis tróficos adjacentes (plantas e herbívoros e herbívoros e parasitoides) (Elias *et al* 2013; Bergamini *et al* 2017). A conservação filogenética de interações entre herbívoros e plantas gera um padrão no qual plantas filogeneticamente mais aparentadas possuem maior similaridade de herbívoros (Bergamini *et al* 2017; mas veja Elias *et al* 2013). De modo semelhante, herbívoros e parasitoides também podem ter interações filogeneticamente conservadas (Elias *et al* 2013), de modo que espécies de herbívoros mais aparentadas têm maior similaridade na fauna de seus parasitoides (Elias *et al* 2013; Leppänen *et al* 2013). Logo, espera-se que plantas mais aparentadas tenham maior similaridade de parasitoides por terem maior similaridade de herbívoros hospedeiros.

A similaridade das faunas de herbívoros e parasitoides entre espécies de plantas também pode ser explicada pela sincronia de eventos fenológicos, como a produção de folhas ou flores, das plantas. Em geral, herbívoros endófagos e parasitoides apresentam grau variado de especialização alimentar em relação aos seus hospedeiros (Hawkins 1994; Morais *et al* 2009; Salvo *et al* 2011). Muitas espécies de endófagos consomem apenas partes específicas de suas plantas hospedeiras (e.g., folhas ou flores) (Morais *et al* 2009), e muitas espécies de parasitoides parasitam apenas estágios de desenvolvimento específicos de seus herbívoros hospedeiros (Fernández & Sharkey 2006). Devido à especialização alimentar, ambos os grupos precisam localizar seus hospedeiros em um estado fenológico adequado. No entanto, os parasitoides também devem ser capazes de localizar as plantas que compõem a dieta alimentar dos seus insetos herbívoros hospedeiros (Hawkins 1994). Deste modo, diferenças fenológicas entre plantas podem ser uma barreira adicional sobre a ocorrência de parasitoides em plantas

distintas mesmo quando o herbívoro hospedeiro está presente em tais plantas. De fato, o período de ocorrência de muitas espécies de herbívoros que consomem flores tende a ser sincrônico com o período de floração de suas espécies hospedeiras (English-Loeb & Karban 1992; Albrechtsen 2000; Forkner *et al* 2008). Neste contexto, espera-se que a sincronia floral seja um fator determinante da similaridade na composição de herbívoros. De modo semelhante, espera-se também que a composição de parasitoides associados a estes herbívoros seja mais similar entre plantas que apresentam maior sincronia em sua fenologia floral. Ademais, uma outra consequência da maior sincronia de floração entre espécies é o aumento na probabilidade de visitação pelos parasitoides adultos que usam néctar e pólen das flores como recurso alimentar (Price *et al* 1980; Tooker *et al* 2000).

Outro fator que pode explicar como as composições de herbívoros e parasitoides variam entre espécies de plantas é a abundância local destas espécies. Diferenças nas abundâncias de plantas hospedeiras podem resultar em diferenças na abundância e riqueza de herbívoros associados devido ao efeito de amostragem passiva das interações (i.e., devido ao acúmulo aleatório de indivíduos e espécies por efeito probabilístico) (Herrera 2005). Além disso, a variação na abundância das plantas está relacionada à previsibilidade de recursos alimentares aos herbívoros (Cates 1980; Forkner *et al* 2008). Plantas mais abundantes são recursos mais previsíveis de serem localizados e colonizados pelos herbívoros, de modo que estas suportariam maior abundância e riqueza de herbívoros (Moreira *et al* 2016). Similarmente, plantas mais abundantes também teriam maior diversidade de parasitoides devido à maior disponibilidade e diversidade de herbívoros hospedeiros que as mesmas apresentam (Price *et al* 1980; Moreira *et al* 2016; Kishinevsky *et al* 2017). Como os estímulos químicos e visuais emitidos pelas plantas aos herbívoros e parasitoides variam em função da abundância de cada espécie (Wäschke *et al* 2014; Nitschke *et al* 2017), plantas com quantidades similares de indivíduos tendem a emitir estímulos com intensidades semelhantes aos dois níveis tróficos

superiores. Consequentemente, a similaridade da fauna de herbívoros e parasitoides seria maior entre plantas mais abundantes, pois as mesmas partilhariam um conjunto maior de espécies, principalmente de generalistas de ambos os grupos de insetos.

O sistema tritrófico formado por plantas da família Asteraceae, insetos herbívoros endófagos de flores e seus insetos parasitoides compõem um sistema interessante para avaliar como a composição de parasitoides varia entre as espécies de plantas. Asteraceae é uma das maiores famílias de plantas vasculares no Cerrado (Sano *et al* 2008), com maior representatividade em fitofisionomias de formações savânicas (Fonseca *et al* 2005). Dentre as espécies dessa família de plantas, os capítulos, conjunto de flores em um receptáculo comum cercado por brácteas (Funk *et al* 2009), variam em relação à morfologia e à fenologia (Funk *et al* 2009; Torres & Galetto 2011). Os capítulos são fontes de recurso alimentar e abrigo para os estágios imaturos de várias espécies das ordens Diptera, Lepidoptera e Coleoptera (Lewinsohn 1991; Almeida *et al* 2006). A fauna de parasitoides em capítulos de Asteraceae no Cerrado é composta predominantemente por espécies das superfamílias Chalcidoidea e Icheumonoidea (Nascimento *et al* 2014).

Neste estudo, investigamos se existem efeitos diretos das características das plantas sobre a similaridade de composição de insetos parasitoides e se esses efeitos podem ser mediados indiretamente pela similaridade na composição de insetos herbívoros hospedeiros (Fig 1). Especificamente, avaliamos qual a importância relativa dos efeitos diretos e indiretos da distância filogenética, da sincronia da fenologia floral, da similaridade de abundância das plantas e do efeito direto da similaridade de herbívoros sobre a similaridade de parasitoides entre as mesmas (Fig 1).

## **Métodos**

### *Área de estudo, amostragem e criação dos insetos*

Os dados de campo foram coletados ao longo de um ano (entre agosto de 2001 e agosto de 2002; ver Kubota 2003) em uma área de cerrado sentido restrito localizada na Reserva Biológica de Moji Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. O clima regional é caracterizado como Cwa com duas estações bem-definidas: invernos secos e verões chuvosos (Kottek *et al* 2006). Dentro da reserva, amostragens de plantas e coletas de capítulos para a criação dos insetos foram feitas em uma área de seis hectares previamente delimitada. Nesta área, 20 transectos fixos de 5m × 30m (150m<sup>2</sup>) foram aleatoriamente alocados para a contagem de indivíduos e o acompanhamento da fenologia floral de cada espécie de planta hospedeira. Somente as plantas que estavam floridas dentro dos transectos foram registradas para a medida de abundância local de cada espécie. Todos os transectos foram revisitados em intervalos de aproximadamente 15 dias, totalizando 26 eventos de amostragem.

Para a criação dos herbívoros endófagos e seus parasitoides, foram realizadas coletas de capítulos em até 30 indivíduos de cada espécie de planta nas áreas adjacentes dos transectos (Kubota 2003). Para garantir uma boa distribuição espacial dos capítulos amostrados um volume máximo de até 80ml de capítulos por planta individual foi coletado em cada período de amostragem. Os capítulos foram acondicionados em recipientes plásticos com a abertura coberta por filó de nylon (Kubota 2003). Consideramos 10 recipientes como o tamanho mínimo de amostra para cada espécie, caso contrário, a espécie não foi incluída nas análises. Os insetos foram criados em temperatura ambiente por cerca de dois meses, sendo vistoriados a cada dois dias. Os insetos endófagos foram identificados, em sua maioria, até o nível taxonômico de espécie. Embora os insetos da família Cecidomyiidae (Diptera) tenham sido identificados até gênero, os mesmos foram excluídos de todas as análises devido à dificuldade de morfoespeciação sem os estágios imaturos deste grupo. Os insetos parasitoides foram identificados e depositados no Laboratório de Interações Ecológicas e Biodiversidade (LIEB)

da Universidade Federal de Goiás (UFG). Em geral, os espécimes deste grupo foram identificados até o nível taxonômico de gênero, e, posteriormente, foram separados em morfoespécies.

*Características das plantas: sincronia floral, abundância e distância filogenética*

Para avaliar como a distância filogenética entre as espécies de Asteraceae explica a similaridade de parasitoides, usamos uma matriz de distância filogenética pareada entre gêneros dessa família. Esta medida foi originada de uma árvore filogenética ultramétrica elaborada por Jorge *et al* (2014) que contém 66 gêneros de Asteraceae, incluindo todos os gêneros registrados na Reserva Biológica de Mogi Guaçu. Espécies de um mesmo gênero foram consideradas politomias, de modo que a distância filogenética entre elas é igual a zero. Em árvores ultramétricas, a distância de todos os ramos terminais (espécies) até a raiz (ancestral comum entre todas as espécies) é padronizada. Por exemplo, suponha que o comprimento máximo da raiz até os ramos terminais seja 1. Quando medimos o parentesco entre duas espécies, se elas têm a distância máxima possível, compartilhando apenas a raiz como ancestral comum, a distância entre ambas seria 2. Para espécies que compartilham um ancestral comum mais recente, a distância entre elas é a soma da distância de cada uma até o ancestral comum.

Para a sincronia do período de floração entre espécies, construímos um índice de sincronia floral pareado entre as Asteraceae. Este índice refere-se à proximidade temporal (números de dias) que separam os picos de floração de duas espécies, considerando também a similaridade das abundâncias relativas destas espécies em seus respectivos picos. O pico de floração de cada espécie foi a data de amostragem em que cada uma apresentou maior quantidade de indivíduos floridos. Esta data foi convertida no dia do ano numa escala de 1 a 365. A abundância relativa de cada espécie foi calculada pela razão entre o número de

indivíduos floridos no pico de floração da espécie e o número total de indivíduos floridos amostrados. Para obter o índice de sincronia floral, multiplicamos o valor de proximidade temporal de picos de floração pelo valor de similaridade na abundância relativa nos picos de floração para cada par de espécies. Este procedimento foi feito em três etapas. Primeiro, calculamos a proximidade de picos de floração pareada entre todas as espécies, conforme a equação a seguir:

$$\text{Proximidade de picos de floração} = 1 - \frac{|\text{Diferença de dias entre os picos de floração}_{AB}|}{|\text{Diferença de dias máxima entre todos os picos}|} \quad \text{Eq. 1}$$

Onde a *Diferença de dias entre os picos de floração*  $_{AB}$  refere-se a menor diferença absoluta de dias no ano que separa os picos de floração das espécies **A** e **B**, e a *Diferença de dias máxima entre todos os picos* representa a diferença absoluta máxima de dias que separa os picos de floração considerando todas as espécies. A maior distância temporal (138 dias) que separa os picos de floração de duas espécies é representada pelas espécies *Conyza bonariensis* e *Moquiniastrum pulchrum*. O índice varia entre 0 (assincronia máxima) e 1 (sincronia máxima). Assim, valores próximos a 1 significam que os picos de floração de duas espécies tendem a ser sincrônicos. Segundo, calculamos a similaridade de abundância relativa das espécies em seus picos de floração, conforme a equação a seguir:

$$\text{Similaridade de abundância relativa} = 1 - |\text{Diferença de abundâncias relativas nos picos}_{AB}| \quad \text{Eq. 2}$$

Aqui, a *Diferença de abundância relativa nos picos de floração*  $_{AB}$  é a diferença absoluta das abundâncias relativas das espécies **A** e **B** em seus picos de floração. Este índice também varia

entre 0 (diferença máxima) e 1 (semelhança máxima). Por fim, ao multiplicarmos esses dois valores para cada par de espécies de Asteraceae, obtemos a *Sincronia floral* entre as espécies. Novamente, este índice varia entre 0 (ocorrência dos picos é muito distantes e uma espécie é muito mais abundante que a outra) e 1 (ocorrência dos picos é muito próxima e ambas as espécies têm a mesma abundância). Logo, valores próximos a 1 representam espécies que possuem floração sincrônica e quantidades similares de indivíduos floridos nestes períodos.

A similaridade de abundância das plantas foi medida pela comparação pareada do número de indivíduos de cada espécie em seu pico de floração. Usamos esta abordagem por causa do método empregado para estimar a abundância de cada espécie de planta (Kubota 2003). Deste modo, minimizamos o viés de contagens repetidas dos mesmos indivíduos floridos em amostragens consecutivas. Isto inflaria às estimativas de abundância para cada espécie devido à duração do período de floração entre as espécies variar muito (Fig S1). Ademais, o número de indivíduos floridos no pico de cada espécie foi altamente correlacionado com o número total de indivíduos amostrados, ambos log-transformados (Coeficiente de Pearson = 0,98;  $p < 0,0001$ ;  $n = 15$ ). Assim, para medir a similaridade de abundância pareada entre espécies, usamos a seguinte equação:

$$\text{Similaridade de abundância} = 1 - \frac{|\text{Diferença de abundância } \mathbf{AB}|}{|\text{Diferença de abundância máxima}|} \quad \text{Eq.3}$$

Onde a *Diferença absoluta de abundância A e B* é a diferença absoluta do número de indivíduos entre as espécies **A** e **B**, e a *Diferença absoluta de abundância máxima* é a diferença máxima do número de indivíduos entre todas as espécies (veja Fig S2). As maiores diferenças de abundância (88 indivíduos) no pico de floração são representadas pela comparação de *Moquiniastrum barrosoae* (a espécie mais abundante, com 89 indivíduos) com *Conyza*

*bonariensis*, *Choromoelaena levigata* e *Viguiera* sp1 (as espécies menos abundantes, com 1 indivíduo cada). Este índice também varia entre 0 (similaridade mínima) e 1 (similaridade máxima). Então, valores próximos a 1 representam espécies com quantidades de indivíduos mais similares.

De um total de 26 espécies de Asteraceae encontradas na área de estudo, 11 não foram incluídas nas análises por não apresentarem ao menos 10 indivíduos amostrados. As 15 espécies de plantas consideradas nas análises estão distribuídas em seis tribos de Asteraceae (Tabela S1) e apresentaram ampla variação em duração e período de suas florações (Fig S1) e em suas abundâncias (Fig S2).

#### *Similaridade composicional de insetos herbívoros e parasitoides*

Usamos os índices de similaridade de Sørensen (Sor), Bray-Curtis (BC) e Sørensen taxonômico (Ssor) (Magurran 2011; Pavoine & Ricotta 2014) para analisar se os padrões de similaridade composicional de herbívoros e parasitoides entre espécies de plantas dependem do uso de dados de abundância e distância taxonômica. Cada índice captura uma informação diferente sobre a similaridade de insetos (herbívoros ou parasitoides) entre plantas. O Sor foi usado para dados de presença de espécies de insetos de ambos os grupos em cada espécie de planta (Magurran 2011). O BC foi usado para dados de abundância de insetos em cada espécie de planta (Magurran 2011). No índice BC, devido à grande variação nas abundâncias de espécies de insetos entre as espécies de plantas, a abundância de cada espécie de inseto foi transformada com  $\log_2$  somado a um. Por fim, usamos o Ssor (similaridade composicional taxonômica) como medida alternativa à proximidade filogenética de espécies de insetos entre espécies de plantas (Pavoine & Ricotta 2014). De modo semelhante à interpretação da similaridade composicional com outros índices, valores de Ssor próximos a 1 sugerem que

espécies de insetos próximas taxonomicamente coocorrem em capítulos de espécies de Asteraceae. Para cada grupo de insetos, adotamos cinco categorias taxonômicas: Ordem, Família, Subfamília, Gênero e Espécie para os herbívoros e Superfamília, Família, Subfamília, Gênero e Espécie para os parasitoides. Preferimos usar um índice de similaridade taxonômica devido à escassez de filogenias robustas para os herbívoros e, principalmente, para os parasitoides. Ademais, o uso da taxonomia lineana pode detectar padrões de diversidade composicional similares àqueles detectados com filogenia datadas (Ricotta *et al* 2012). Os mesmos índices de similaridade foram aplicados às composições de herbívoros e parasitoides (i.e., Sor-herbívoros e Sor-parasitoides, BC-herbívoros e BC-parasitoides e Ssor-herbívoros e Ssor-parasitoides). Os índices Sor e BC foram calculados no programa *PAST* (Hammer *et al* 2001), enquanto o índice Ssor foi calculado com o algoritmo desenvolvido por Pavoine & Ricotta (2014) no programa R (R Development Core Team 2018).

#### *Análises de dados*

Para avaliar como as características das espécies de plantas e a similaridade de herbívoros determinam a similaridade de parasitoides, construímos um modelo de análise de rotas para cada índice de similaridade: Sor, BC e Ssor. Estas análises dividiram toda a variação na similaridade de parasitoides em dois componentes: um que é explicado apenas pela similaridade de herbívoros e outro que é explicado direta e indiretamente pelas características das plantas. Em todas as análises, consideramos comparações pareadas das composições de herbívoros e parasitoides entre espécies de Asteraceae como unidades amostrais, totalizando 105 comparações únicas da fauna de cada grupo entre as plantas.

Para cada índice de similaridade, o modelo de rotas selecionado foi gerado a partir de um modelo inicial saturado (Fig 1), o qual continha todos os efeitos, diretos e indiretos, possíveis. Em todos os modelos iniciais, as características das plantas foram consideradas

variáveis explanatórias (exógenas), a similaridade de herbívoros foi uma variável mediadora explanatória e resposta ao mesmo tempo (exógena e endógena) e a similaridade de parasitoides foi a variável resposta de interesse. O processo de seleção de modelo consistiu na exclusão sequencial dos efeitos diretos com menor valor de CR (*Critical Ratio*), o qual é obtido pelo valor de covariância estimada dividido pelo erro padrão. A cada exclusão, o valor de AIC (*Akaike Information Criterion*) do novo modelo de rota era comparado com o valor de AIC do modelo anterior. O modelo selecionado foi aquele com menor valor de AIC entre todos os modelos comparados desde que mantendo as variáveis respostas de interesse (i.e., similaridade da fauna de herbívoros e similaridade da fauna de parasitoides). Avaliamos a adequação dos modelos por meio do teste de  $\chi^2$  ajustado, referente ao ajuste geral do modelo proposto, e dos índices: RMSEA (*Root Mean Square Error of Approximation*), referente ao ajuste geral do modelo sendo mais robusto que o  $\chi^2$  ajustado (valor de referência: RMSEA < 0,08); TLI (*Tucker-Lewis Fit Index*), referente à comparação entre o modelo proposto e o modelo totalmente saturado (valor de referência: TLI > 0,90); CFI (*Comparative Fit Index*), referente ao ajuste geral do modelo considerando os parâmetros estimados (valor de referência: CFI > 0,90) (Hair *et al* 2005). Todas as análises de rotas foram feitas no programa AMOS 5.0 (Arbuckle 2003).

## **Resultados**

Um total de 8.974 insetos endófagos de 32 espécies e 3.326 insetos parasitoides de 58 morfoespécies emergiram dos capítulos. As espécies de herbívoros endófagos estão distribuídas em 19 gêneros e oito famílias nas ordens Diptera (20 espécies), Lepidoptera (seis espécies) e Coleoptera (cinco espécies) (Tabela S2). Já as espécies de parasitoides pertencem a 32 gêneros de 10 famílias distribuídas em quatro superfamílias: Chalcidoidea (41 espécies),

Ichneumonoidea (10 espécies), Cynipodea (seis espécies) e Ceraphronoidea (uma espécie) (Tabela S3).

O modelo de rotas selecionado para a similaridade na composição usando dados de presença de espécies de parasitoides (Sor) apresentou um ajuste adequado ( $\chi^2 = 2,19$ ; GL = 3, p-valor = 0,53; RMSEA = 0; TLI = 1; CFI = 1; AIC<sub>final</sub> = 36,18; AIC<sub>saturoado</sub> = 40) e explicou 43% da similaridade na fauna de parasitoides entre as plantas (Fig 2a). O principal fator determinante da similaridade de parasitoides foi o efeito direto positivo da similaridade na composição de herbívoros hospedeiros (Fig 2a; Tabela 1). Encontramos também um efeito direto negativo da similaridade de abundância das plantas (Fig 2a; Tabela 1). As outras características das plantas (i.e., distância filogenética e sincronia floral) tiveram apenas efeitos indiretos, mediados pela similaridade de herbívoros (Fig 2a; Tabela 1).

Similarmente, o modelo de análise de rotas selecionado para a similaridade com dados de abundância (BC) de espécies de parasitoides também apresentou bom ajuste ( $\chi^2 = 0,43$ ; GL = 1, p-valor = 0,51; RMSEA = 0; TLI = 1; CFI = 1; AIC<sub>final</sub> = 38,43; AIC<sub>saturoado</sub> = 40) e explicou 51% da similaridade de parasitoides entre as espécies de Asteraceae (Fig 2b). Similarmente ao modelo anterior, a similaridade de parasitoides foi explicada principalmente pela similaridade de herbívoros entre plantas (Fig 2b; Tabela 1). Apesar do efeito direto positivo, a distância filogenética das plantas teve um efeito indireto negativo duas vezes maior sobre a similaridade de parasitoides (Tabela 1), resultando assim um efeito total negativo (Tabela 1). Novamente, a similaridade de abundância das plantas teve efeito direto negativo sobre a similaridade de parasitoides (Fig 2b). Neste modelo, não encontramos um efeito da sincronia floral sobre as similaridades de herbívoros e parasitoides (Fig 2b).

Por fim, o modelo de rotas selecionado para explicar a similaridade filogenética na composição de parasitoides (Ssor) também apresentou um ajuste adequado ( $\chi^2 = 1,37$ ; GL = 2;

p-valor = 0,50; RMSEA = 0; TLI = 1; CFI = 1;  $AIC_{\text{final}} = 37,37$ ;  $AIC_{\text{saturado}} = 40$ ) e explicou 23% da variação na similaridade de parasitoides entre as espécies de Asteraceae (Fig 2c). A similaridade de parasitoides foi explicada principalmente pelo efeito direto positivo da similaridade de herbívoros (Fig 2c; Tabela 1). Em relação as características das plantas, todas apresentaram apenas efeitos indiretos ou não-significativos sobre a similaridade de parasitoides (Fig 2c; Tabela 1).

## Discussão

Neste estudo, demonstramos que a similaridade na composição parasitoides entre espécies de plantas é determinada principalmente pela similaridade de herbívoros hospedeiros. A distância filogenética, a sincronia floral e a similaridade de abundância das plantas tiveram pouca influência direta sobre a similaridade de parasitoides e apresentaram efeitos inconsistentes em relação às medidas de similaridade usadas. Quanto aos efeitos indiretos, mediados pela composição de herbívoros, encontramos efeitos consistentes apenas para a distância filogenética, a qual teve efeito total negativo sobre a similaridade na composição de parasitoides. Estes resultados indicam que os herbívoros hospedeiros exercem um papel mais importante sobre a variação na composição de parasitoides do que restrições relacionadas às características das plantas.

Os únicos efeitos consistentes encontrados usando as três medidas de similaridade (Sor, BC e Ssor) foram a redução na similaridade de herbívoros com o aumento da distância filogenética entre plantas e o aumento na similaridade da fauna de parasitoides entre plantas com maior similaridade em suas faunas de herbívoros. Uma provável explicação para este padrão é que os parasitoides respondem às diferenças composicionais de herbívoros endófagos em plantas filogeneticamente distantes (Nyman *et al* 2007; Bailey *et al* 2009; Peralta *et al*

2018), mas diferenças entre as características dessas plantas podem ser indissociáveis sob o ponto de vista dos parasitoides. Outros estudos têm mostrado que a variação no nicho alimentar dos endófagos pode exercer uma forte influência sobre a composição de parasitoides quando contrastamos faunas associadas a herbívoros hospedeiros com nichos alimentares distintos (e.g., espécies em folhas e flores) (Hawkins 1994; Nyman *et al* 2007; Bailey *et al* 2009; Hrcek *et al* 2013). Logo, uma maior semelhança do nicho alimentar das espécies de endófagos aumenta a chance destes herbívoros compartilharem uma composição similar de parasitoides (Nyman *et al* 2007; Bailey *et al* 2009). Em relação ao sistema tri-trófico do presente estudo, é plausível que espécies de parasitoides percebam os capítulos das plantas como um recurso menos heterogêneo em relação às características físicas e químicas das plantas (Salvo & Valladares 2004; Nitschke *et al* 2017) e mais heterogêneo em relação à fauna de herbívoros (Salvo & Valladares 2004; Salvo *et al* 2011).

Encontramos um efeito direto positivo menor do que um efeito indireto negativo da distância filogenética das plantas sobre a similaridade de parasitoides, resultando em efeito total negativo para as três medidas de similaridade. Por um lado, o efeito direto positivo pode ser devido às espécies de Asteraceae menos aparentadas apresentarem semelhanças em seus compostos químicos (Oguro & Sakai 2013) que potencialmente podem atrair parasitoides generalistas para seus capítulos. Parasitoides generalistas tendem a perceber os sinais químicos menos específicos emitidos pelas plantas (Oudenhove *et al* 2017). Este efeito apareceu somente no modelo que considera a abundância de parasitoides entre as plantas, indicando que parasitoides associadas à plantas menos aparentadas apresentam abundâncias similares entre estas plantas. Por outro lado, a ausência de efeito direto negativo neste caso indica que diferenças filogeneticamente estruturadas em atributos químicos e morfológicos das plantas não exercem uma restrição adicional consistente sobre a composição da fauna de parasitoides. Já o efeito indireto negativo da distância filogenética sobre a similaridade de parasitoides entre

as espécies de plantas pode ser explicado devido aos herbívoros respondem mais fortemente às diferenças morfológicas e químicas de suas plantas hospedeiras (Nyman *et al* 2007; Bailey *et al* 2009). Esta especialização dos parasitoides pode ser devido ao fato de que os herbívoros endófagos são especializados no consumo de capítulos de Asteraceae e no uso destas plantas como hospedeiras (Jorge *et al* 2014; Bergamini *et al* 2017), com linhagens de herbívoros surgindo em momentos diferentes ao longo da história evolutiva (Coleoptera, Lepidoptera e Diptera).

Contrariando nossa expectativa inicial, espécies de plantas com abundâncias mais similares apresentaram menor similaridade de parasitoides. Uma explicação para este resultado é a variação na detecção dos sinais químicos percebidos pelos parasitoides quando essas plantas estão sob o ataque de herbívoros (Hilker & McNeil 2008; Oudenhove *et al* 2017). Esta variação está relacionada ao grau de especialização dos parasitoides, de modo que parasitoides especialistas detectam sinais químicos mais específicos (Oudenhove *et al* 2017). Em uma comunidade de plantas caracterizada por espécies raras (e.g., a comunidade de Asteraceae amostrada aqui; Fig S2), estas espécies seriam detectadas mais facilmente pelos parasitoides especialistas e mais dificilmente pelos generalistas quando comparadas às plantas comuns (Hilker & McNeil 2008). Logo, mesmo que a maioria das espécies raras tenham quantidades similares de indivíduos floridos, é provável que a composição de parasitoides dessas plantas seja menos similar devido à composição de parasitoides especialistas potencialmente diferir entre as mesmas. Alternativamente, plantas raras também pode ser um obstáculo à colonização de parasitoides generalistas, pois estes conseguem detectar apenas parte dos compostos químicos emitidos pelas plantas (Oudenhove *et al* 2017). Em ambos os casos, a redução da similaridade de parasitoides entre plantas com abundâncias similares pode ser explicada pela especificidade dos parasitoides em relação à detecção de hospedeiros, em conjunto com o padrão de abundância da maioria das espécies de plantas. O efeito da similaridade de

abundância das plantas sobre a similaridade de parasitoides considerando a relação de parentesco entre estas espécies (Ssor) em capítulos de Asteraceae não foi significativo estatisticamente. Isto sugere que parasitoides de linhagens diferentes ocorrem em espécies de plantas com abundâncias similares.

A sincronia floral entre plantas teve um efeito positivo indireto sobre a similaridade de parasitoides. Este resultado indica que as espécies de parasitoides respondem diretamente à sincronia das espécies de herbívoros com o período de floração de suas plantas hospedeiras. Uma possível explicação para este efeito é a alta sincronia fenológica que os parasitoides precisam manter com os estágios de desenvolvimento de seus hospedeiros (Vinson 1998), em conjunto com as pistas emitidas pelas plantas que indicam a presença dos herbívoros nos seus capítulos (e.g., a formação de flores e duração do período de floração) (Kishinevsky *et al* 2017). O período de floração de muitas espécies de Asteraceae parece ser filogeneticamente conservado dentro de cada tribo (Torres & Galetto 2011). De fato, com exceção da tribo Vernonieae, a maioria das espécies pertencentes às demais tribos de Asteraceae amostradas aqui apresentaram alta sobreposição do período de floração (Fig S1). Dessa forma, o compartilhamento de uma fauna mais similar de parasitoides de estágios imaturos dos herbívoros (e.g., ovos ou primeiros instares larvais) seria benéfico para as plantas devido à redução futura da pressão de herbivoria nos capítulos (Price *et al* 1980; Vinson 1998).

De modo geral, as características das plantas explicaram pouco a variação na composição de parasitoides entre plantas, a qual foi determinada principalmente pela variação na composição de seus herbívoros hospedeiros. Estes parasitoides respondem principalmente à variação composicional dos seus hospedeiros nas plantas que estes últimos consomem. Ademais, a importância relativa de cada característica das plantas variou bastante dependendo do método usado para analisar a variação composicional de herbívoros e parasitoides entre plantas. Dessa forma, sugerimos que estudos futuros sobre variações composicionais de níveis

tróficos superiores em sistemas multitróficos devam considerar os efeitos diretos e indiretos de interações entre os níveis tróficos para entender como esses sistemas são estruturados.

## **Agradecimentos**

Nós somos gratos ao Umberto Kubota pela disponibilização dos dados e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa Mestrado ao Vinicius Silva de Alvarenga. Os insetos parasitoides foram identificados por Vinicius Silva de Alvarenga durante a sua Iniciação Científica com a ajuda de André Rangel Nascimento, a quem também somos gratos pela colaboração. Os comentários e sugestões de Anderson Matos Medina, Lucas Pereira Martins e Tatiel Venâncio Gonçalves sobre o presente texto também foram imprescindíveis para o desenvolvimento deste manuscrito.

## Referências

- Almeida AM, Fonseca CR, Prado PI, Almeida-Neto M, Diniz S, Kubota U, Braun MR, Raimundo RLG, Anjos LA, Mendonça TG, Futada SM, Lewinsohn TM (2006) Assemblages of endophagous insects on Asteraceae in São Paulo cerrados. *Neotrop Entomol* 35: 458-468.
- Arbuckle JL (2003) Amos 5 (computer software). Chicago, IL: Smallwaters.
- Bailey R, Schönrogge K, Cook JM, Melika G, Csóka G, Thuróczy C, Stone GN (2009) Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities. *PLoS Biology* 7(8): e1000179.
- Brändle M, Brandl R (2006) Is the composition of phytophagous insects and parasitic fungi among trees predictable? *Oikos* 113(2): 296-304.
- Cates RG (1980) Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia* 46(1): 22-31.
- English-Loeb GM, Karban R (1992) Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia* 89(4): 588-595.
- Elias M, Fontaine C, van Veen FF (2013) Evolutionary history and ecological processes shape a local multilevel antagonistic network. *Curr Biol* 23(14): 1355-1359.
- Fernández F, Sharkey MJ (2006) Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, 894p.

- Fonseca CR, Prado PI, Almeida-Neto M, Kubota U, Lewinsohn TM (2005) Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. *Ecol Entomol* 30(1): 36-46.
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT, Corff JL (2008) Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. *Ecol Entomol* 33(2): 276-285.
- Funk VA, Susanna A, Stuessy TF, Bayer RJ (2009) Systematics, evolution, and biogeography of Compositae. Vienna, International Association for Plant Taxonomy, 965p.
- Futuyma DJ, Agrawal AA (2009) Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106(43): 18054-18061.
- Grandez-Rios JM, Bergamini LL, de Araújo WS, Villalobos F, Almeida-Neto M (2015) The effect of host-plant phylogenetic isolation on species richness, composition and specialization of insect herbivores: A comparison between native and exotic hosts. *PloS One* 10(9): e0138031.
- Hair JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE, Tatham RL (2005) Análise multivariada de dados. São Paulo, Bookman, 688p.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1):9.
- Hawkins BA (1994) Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge, Cambridge University Press, 190p.
- Hawkins BA, Askew RR, Shaw MR (1990) Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids. *Ecol Entomol* 15(3): 275-280.

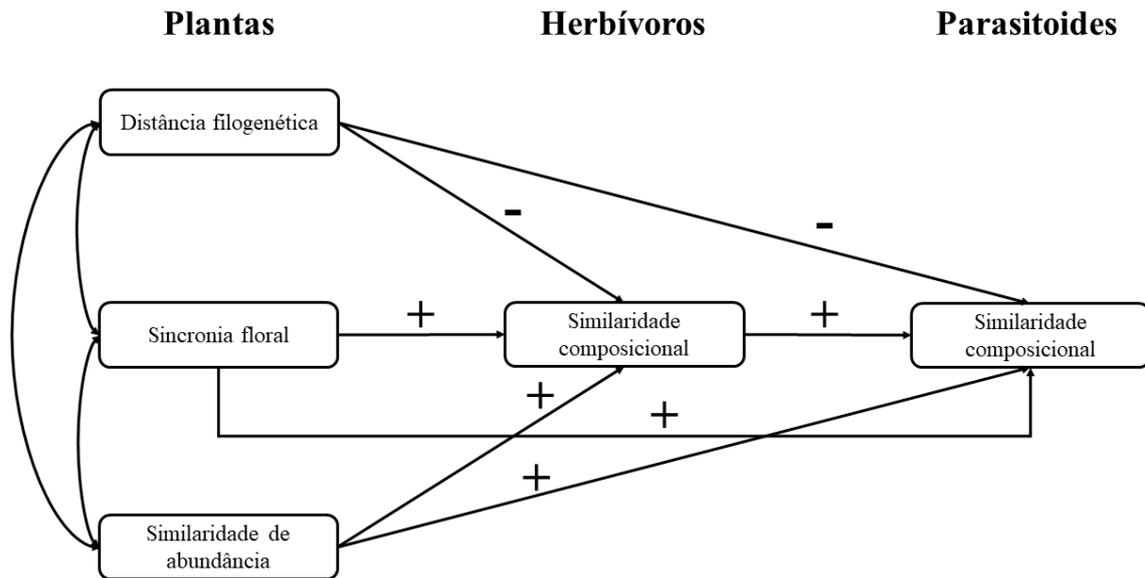
- Herrera CM (2005) Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany* 92(1): 13-20.
- Hilker M, McNeil J (2008) Chemical and behavioral ecology in insect parasitoids: how to behave optimally in a complex odorous environment. Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications, p.92-112. In Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen J (eds) Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. Oxford, Blackwell Publishing, 464p.
- Hreck J, Miller SE, Whitfield JB, Shima H, Novotny V (2013) Parasitism rate, parasitoid community composition and host specificity on exposed and semi-concealed caterpillars from a tropical rainforest. *Oecologia* 173(2): 521-532.
- Jorge LR, Prado PI, Almeida-Neto M, Lewinsohn TM (2014) An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. *Ecol Lett* 17(11): 1341-1350.
- Kishinevsky M, Keasar T, Bar-Massada A (2017) Parasitoid abundance on plants: effects of host abundance, plant species, and plant flowering state. *Arthropod Plant Interact* 11(2): 155-161.
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol Z* 15(3): 259-263.
- Kubota U (2003) Fenologia da comunidade de Asteraceae, variação temporal e determinantes locais de riqueza de insetos endófagos de capítulos. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), 82p.
- Leppänen SA, Altenhofer E, Liston AD, Nyman T (2013) Ecological versus phylogenetic determinants of trophic associations in a plant-leafminer-parasitoid food web. *Evolution* 67(5): 1493-1502.

- Lewinsohn TM (1991) Insects in flower heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness, p.525-559. In Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW (eds) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in Tropical and Temperate Regions*. New York, John Wiley & Sons, 693p.
- Lewinsohn TM, Novotny V, Basset Y (2005) Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 597-620.
- Magurran AE (2011) *Medindo a diversidade biológica*. Curitiba, Editora da UFPR, 262p.
- Morais HC, Hay JDV, Diniz IR (2009) Brazilian cerrado folivore and florivore caterpillars: how different are they? *Biotropica*, 41(4): 401-405.
- Morais HC, Sujii ER, Almeida-Neto M, De-Carvalho PS, Hay JD, Diniz IR (2011) Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica* 43: 467-472.
- Nascimento AR, Almeida-Neto M, Almeida AM, Fonseca CR, Lewinsohn TM, Pentead-Dias A (2014) Parasitoid wasps in flower heads of Asteraceae in the Brazilian Cerrado: taxonomical composition and determinants of diversity. *Neotrop Entomol* 47(4): 298-306.
- Nitschke N, Allan E, Zwölfer H, Wagner L, Creutzburg S, Baur H, Schmidt S, Weisser WW (2017) Plant diversity has contrasting effects on herbivore and parasitoid abundance in *Centaurea jacea* flower heads. *Ecol Evol* 7(22): 9319-9332.
- Nyman T, Bokma F, Kopelke JP (2007) Reciprocal diversification in a complex plant-herbivore-parasitoid food web. *Bmc Biology* 5(1): 49.
- Ødegaard R, Diserud OH, Østbye K (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecol Lett* 8: 612–617.

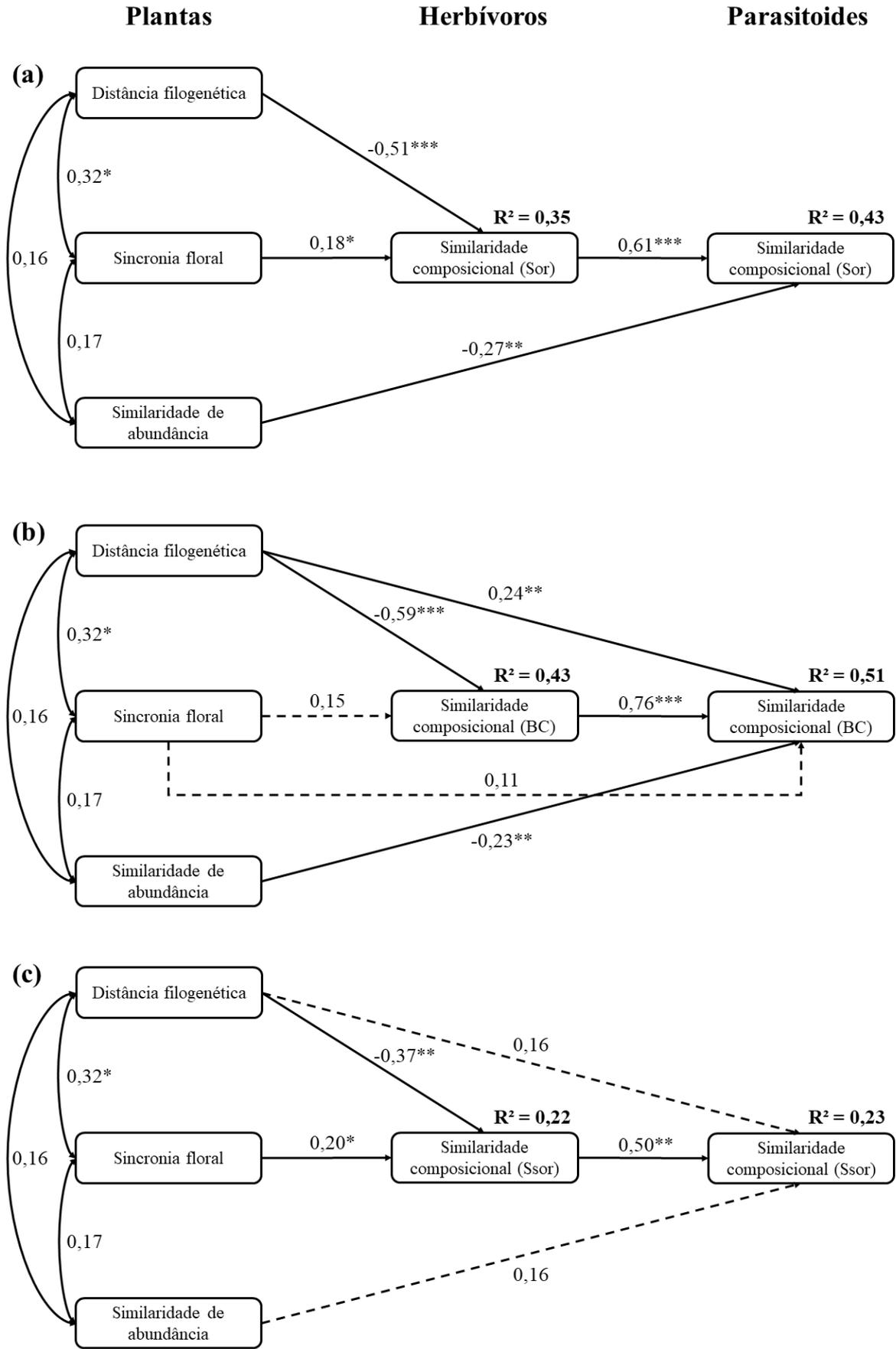
- Oguro M, Sakai S (2014) Difference in defense strategy in flower heads and leaves of Asteraceae: multiple-species approach. *Oecologia* 174(1): 227-239.
- Oudenhove L, Mailleret L, Fauvergue X (2017) Infochemical use and dietary specialization in parasitoids: a meta-analysis. *Ecol Evol* 7(13): 4804-4811.
- Pavoine S, Ricotta C (2014) Functional and phylogenetic similarity among communities. *Methods Ecol Evol* 5(7): 666-675.
- Peeters PJ, Read J, Sanson GD (2001) Variation in the guild composition of herbivorous insect assemblages among co-occurring plant species. *Austral Ecol* 26(4): 385-399.
- Peralta G, Frost CM, Didham RK (2018) Plant, herbivore and parasitoid community composition in native Nothofagaceae forests vs. exotic pine plantations. *J Appl Ecol* 00:1–11.
- Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11: 41-65.
- Price PW (2002) Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17(2): 241-247.
- R Development Core Team (2018) R.2.14.1 A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>.
- Ricotta C, Bacaro G, Marignani M, Godefroid S, Mazzoleni S (2012) Computing diversity from dated phylogenies and taxonomic hierarchies: does it make a difference to the conclusions? *Oecologia* 170(2): 501-506.

- Salvo A, Valladares GR (2004) Looks are important: parasitic assemblages of agromyzid leafminers (Diptera) in relation to mine shape and contrast. *J Anim Ecol* 73(3): 494-505.
- Salvo A, Valladares GR, Cagnolo L (2011) Parasitic assemblages on leafminers: a comparison of structure and function among host orders. *Stud Neotropical Fauna Environ* 46(1): 11-22.
- Sano SM, Almeida SP de, Ribeiro JF (2008) Cerrado: ecologia e flora (vol 1). Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 406p.
- Tooker JF, Hanks LM (2000) Flowering plant hosts of adult hymenopteran parasitoids of central Illinois. *Ann Entomol Soc Am* 93(3): 580-588.
- Torres C, Galetto L (2011) Flowering phenology of co-occurring Asteraceae: a matter of climate, ecological interactions, plant attributes or of evolutionary relationships among species? *Org Divers Evol* 11(1): 9-19.
- Vinson SB (1998) The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Bio control* 11(2): 79-96.
- Wäschke N, Hardge K, Hancock C, Hilker M, Obermaier E, Meiners T (2014) Habitats as complex odour environments: how does plant diversity affect herbivore and parasitoid orientation? *PLoS One* 9(1): e85152.
- Xi X, Yang Y, Segoli M, Sun S (2017) Plant-mediated resource partitioning by coexisting parasitoids. *Ecology* 98(6): 1660-1670.

## Figuras



**Fig 1.** Modelo conceitual formulado *a priori* sobre os fatores-chave que estruturam a similaridade composicional de parasitoides em capítulos de Asteraceae. Neste modelo, setas com flechas únicas representam os efeitos diretos da similaridade de herbívoros e diretos das características das plantas que eles consomem sobre a similaridade de parasitoides. Os símbolos de adição (+) e subtração (-) referem-se à direção positiva ou negativa do efeito esperado. Setas curvas com flechas duplas representam correlações lineares entre preditoras.



**Fig 2.** Diagramas de análises de rotas sobre os principais fatores determinantes da similaridade composicional de parasitoides em capítulos de espécies de Asteraceae, usando os índices de Sørensen (Sor; **a**), Bray-Curtis (BC; **b**) e Sørensen taxonômico (Ssor; **c**). Nestes diagramas, as setas com flechas únicas representam efeitos diretos de variáveis preditoras sobre as variáveis respostas, enquanto setas curvas com flechas duplas, as correlações entre variáveis preditoras. Os números sobre as setas são coeficientes de rota padronizados; aqueles ao lado direito das setas curvas são coeficientes de correlação de Pearson. Os asteriscos nos coeficientes de regressão referem-se à significância estatística de cada coeficiente: \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,005$ . Setas tracejadas demonstram ausência de efeito significativo ( $p > 0,05$ ).

**Tabela 1.** Efeitos diretos, indiretos e totais decompostos pelos três modelos de análise de rotas da similaridade de insetos parasitoides em capítulos de espécies de Asteraceae na Reserva Biológica de Mogi Guaçu (Estado de São Paulo, Brasil) apresentados na Fig 2. As abreviações Sor, BC e Ssor referem-se aos índices de similaridade de Sørensen, Bray-Curtis e Sørensen taxonômico, respectivamente.

Variáveis	Correlação (r)			Coeficientes								
	Sor   BC   Ssor			Direto (d)			Indireto (i)			Total (t = d + i)		
	Sor	BC	Ssor									
Similaridade de herbívoros	0,90	0,96	0,68	0,61	0,76	0,50	-	-	-	0,61	0,76	0,50
Distância filogenética	-0,23	0,24	0,17	-	0,24	0,16	-0,31	-0,45	-0,18	-0,31	-0,21	-0,02
Sincronia floral	0,29	0,32	0,15	-	0,11	-	0,11	0,11	0,10	0,11	0,22	0,10
Similaridade de abundância	-0,24	-0,27	-0,12	-0,27	-0,23	0,16	-	-	-	-0,27	-0,23	0,16

## Legendas dos apêndices

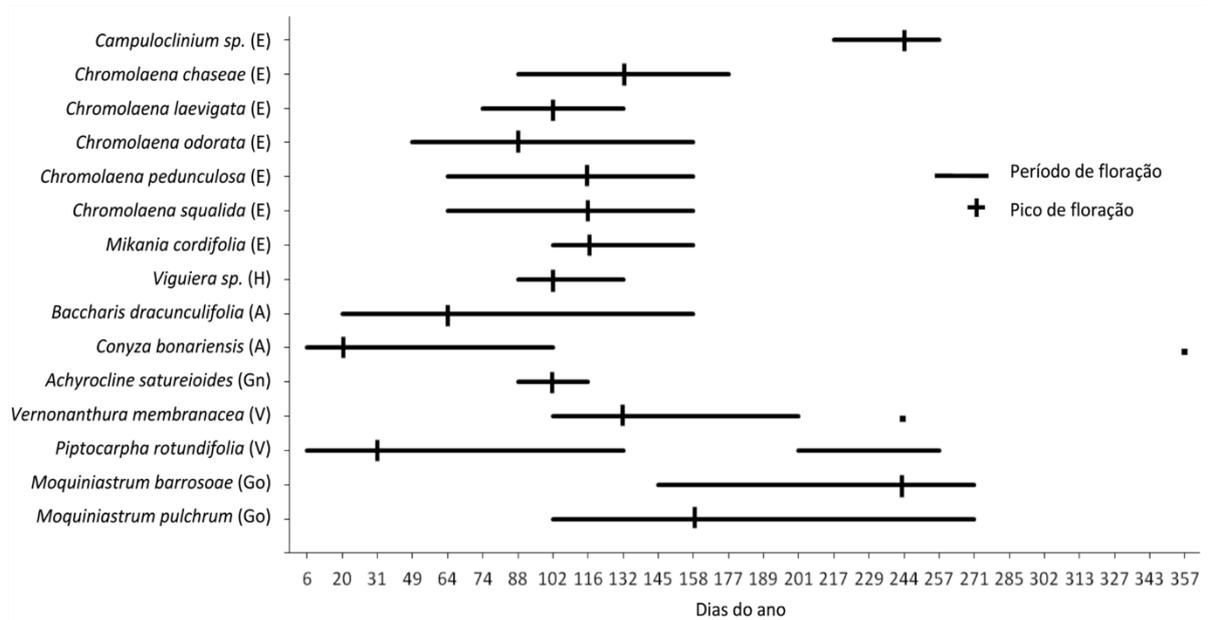
**Fig S1.** Período e pico de floração de cada espécie de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP

**Fig S2.** Abundância total e abundância no pico de floração de 15 espécies de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP.

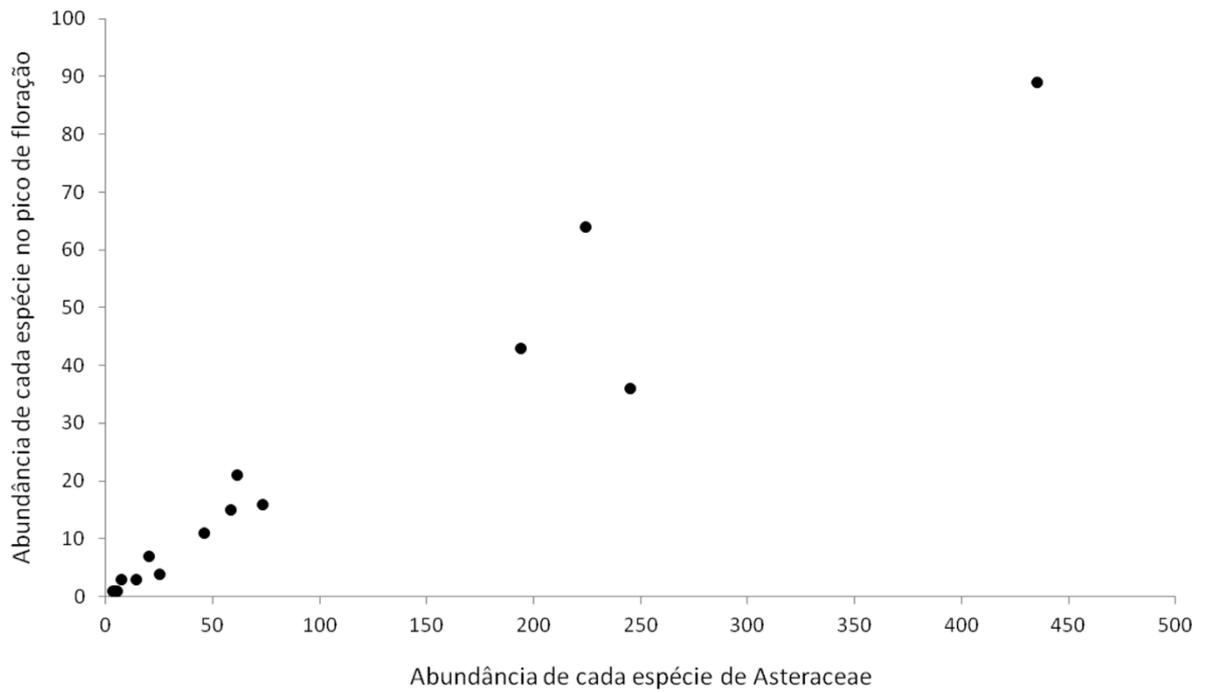
**Tabela S1.** Lista de espécies de Asteraceae das quais foram coletados capítulos para a criação dos insetos herbívoros e seus parasitoides

**Tabela S2.** Lista de espécies de insetos herbívoros que emergiram dos capítulos de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP

**Tabela S3.** Lista de espécies de insetos parasitoides que emergiram dos capítulos de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP



**Fig S1.** Período e pico de floração de cada espécie de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP. De cima para baixo, as tribos Eupatorieae (E), Heliantheae (H), Astereae (A), Gnaphalieae (Gn), Vernonieae (V), Gochnatieae (Go) estão organizadas a partir da tribo mais derivada até a tribo mais basal com base na história evolutiva de Asteraceae.



**Fig S2.** Abundância total e abundância no pico de floração de 15 espécies de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP.

**Tabela S1:** Lista de espécies de Asteraceae das quais foram coletados capítulos para a criação dos insetos herbívoros e seus parasitoides.

<b>Tribo</b>	<b>Espécie</b>
<b>Astereae</b>	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC. <i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist
<b>Eupatorieae</b>	<i>Campuloclinium</i> sp1 <i>Chromolaena chaseae</i> (B.L. Robinson) R.M. King & H. Robinson <i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Robinson <i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M. King & H. Robinson <i>Chromolaena pedunculosa</i> (Hook. & Arn.) R.M. King & H. Robinson <i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M. King & H. Robinson <i>Mikania cordifolia</i> Willd
<b>Gnaphalieae</b>	<i>Achyrocline satureioides</i> Gardner
<b>Heliantheae</b>	<i>Viguiera</i> sp1
<b>Gochnatieae</b>	<i>Moquiniastrum barrosoae</i> (Cabrera) G. Sancho <i>Moquiniastrum pulchrum</i> (Cabrera) G. Sancho
<b>Vernonieae</b>	<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker <i>Vernonanthura membranacea</i> (Gardner) H. Robinson

**Tabela S2:** Lista de espécies de insetos herbívoros que emergiram dos capítulos de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP.

Táxon	Número de indivíduos	Número de hospedeiras	Número de tribos hospedeiras
<b>DIPTERA</b>			
<b>Tephritidae</b>			
<i>Xanthaciura mallochi</i>	1723	3	2
<i>X. chrysur</i>	1617	8	1
<i>X. itirapinensis</i>	726	6	1
<i>X. biocellata</i>	66	3	1
<i>Cecidochares conexa</i>	8	4	2
<i>Cecidochares fluminensis</i>	42	2	1
<i>Tomoplagia</i> cf. <i>reimoseri</i>	60	1	1
<i>Tomoplagia</i> sp1	19	2	2
<i>Tomoplagia</i> sp2	13	3	2
<i>Tomoplagia minuta</i>	1	1	1
<i>Dyseuaresta</i> spB	20	2	2
<i>Neomyopites</i> sp1	13	4	1
<i>Trupanea</i> sp1	4	3	1
<i>Euarestoides</i> sp5	32	2	1
<i>Plaumannimyia</i> cf. <i>paulens</i>	1	1	1
<b>Agromyzidae</b>			
<i>Melanagromyza erechitides</i>	21	2	1
<i>Melanagromyza minimoides</i>	200	12	5
<b>Cecidomyiidae</b>			
<i>Dasineura</i> spp	1669	10	4
<i>Neolasioptera</i> spp	135	5	2
<i>Asphondylia</i> spp	32	6	2
<b>COLEOPTERA</b>			
<b>Apionidae</b>			
<i>Apion</i> sp1	403	4	1
<i>Apion</i> sp3	1606	4	2
<i>Apion</i> sp5	1	1	1
<i>Apion</i> sp6	1	1	1
<i>Apion</i> sp7	1	1	1
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>Gelechiidae</b>			

<i>Recurvaria</i> sp1	49	4	2
<i>Recurvaria</i> sp2	5	1	1
<b>Pterophoridae</b>			
<i>Adaina bipunctata</i>	21	2	2
<i>Lioptilodes parvus</i>	115	3	2
<b>Tortricidae</b>			
<i>Saphenista squalida</i>	208	10	4
<i>Argyrotaenia spheropa</i>	4	2	2
<b>Pyralidae</b>			
<i>Unadilla erronella</i>	65	10	3

---

**Tabela S3:** Lista de espécies de insetos parasitoides que emergiram dos capítulos de Asteraceae na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP.

Táxon	Número de indivíduos	Número de hospedeiras	Número de tribos hospedeiras
<b>CERAPHRONOIDEA</b>			
<b>Ceraphronidae</b>			
<i>Aphanogmus</i> sp1	5	1	1
<b>CHALCIDOIDEA</b>			
<b>Chalcididae</b>			
<i>Conura</i> sp2	1	1	1
<i>Conura</i> sp3	9	2	2
<i>Conura</i> sp6	5	2	2
<b>Eulophidae</b>			
<i>Aprostocetus</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp1	11	4	3
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp2	708	12	5
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp3	68	10	3
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp4	2	2	2
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp5	17	3	3
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp6	3	2	2
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp7	3	2	2
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp8	7	3	3
<i>A.</i> ( <i>Aprostocetus</i> ) sp9	4	1	1
<i>Anaprostocetus</i> sp1	212	14	4
<i>Anaprostocetus</i> sp2	1	1	1
<i>Elachertus</i> sp1	15	8	4
<i>Elachertus</i> sp2	4	1	1
<i>Euderus</i> sp1	2	2	2
<i>Galeopsomiya</i> sp1	40	7	3
<i>Horismenus</i> sp1	362	6	2
<i>Horismenus</i> sp2	31	8	3
<i>Paracrias</i> sp1	132	6	3
<i>Paragalopsomiya</i> sp1	1	1	1
<b>Eupelmidae</b>			
<i>Arthrolytus</i> sp1	65	4	2
<i>Arthrolytus</i> sp2	1	1	1
<b>Eurytomidae</b>			
<i>Eurytoma</i> sp1	38	2	2

<i>Phylloxeroxenus</i> sp1	57	7	3
<i>Phylloxeroxenus</i> sp2	27	7	3
<i>Rileyia</i> sp3	1	1	1
<i>Tenuipetiolus</i> sp2	2	2	2
<b>Pteromalidae</b>			
<i>Arthrolytus</i> sp1	65	4	2
<i>Eurydinoteloides</i> sp1	619	7	2
<i>Heteroschema</i> sp1	434	13	4
<i>Heteroschema</i> sp2	36	7	3
<i>Lycus</i> sp1	7	4	3
<i>Lycus</i> sp2	80	10	4
<i>Lycus</i> sp3	44	8	2
<i>Mauleus</i> sp1	1	1	1
<b>Torymidae</b>			
<i>Torymoides</i> sp2	4	2	2
<i>Torymus</i> sp1	14	3	3
<i>Torymus</i> sp3	3	2	2
<i>Torymus</i> sp5	1	1	1
<hr/>			
<b>CYNIPOIDEA</b>			
<b>Figitidae</b>			
<i>Agrostocynips</i> sp1	1	1	1
<i>Ganaspis</i> sp1	11	4	2
<i>Ganaspis</i> sp4	1	1	1
<i>Ganaspis</i> sp7	1	1	1
<i>Nordlandiella aff abdominales</i>	14	5	3
<i>Nordlandiella aff semirufa</i>	79	9	4
<hr/>			
<b>ICHNEUMONOIDEA</b>			
<b>Braconidae</b>			
<i>Bracon</i> sp1	9	4	3
<i>Bracon</i> sp2	14	7	2
<i>Bracon</i> sp3	5	2	2
<i>Chelonus (Microchelonus)</i> sp1	1	1	1
<i>Dolichogenidea</i> sp1	11	4	2
<i>Dolichogenidea</i> sp2	1	1	1
<i>Dolichogenidea</i> sp3	29	3	2
<i>Heterospilus</i> sp1	5	2	1
<b>Ichneumonidae</b>			
<i>Casitaria</i> sp1	1	1	1
<i>Temelucha</i> sp1	1	1	1
<hr/>			

## Considerações Finais

As características das plantas explicaram pouco a variação na composição de insetos parasitoides em capítulos de Asteraceae, a qual foi determinada principalmente pela variação na composição de insetos herbívoros hospedeiros entre as espécies dessa família de plantas. Consequentemente, variações locais na composição de herbívoros entre plantas hospedeiras podem ocasionar variações na composição de parasitoides associados às mesmas. Os resultados deste estudo sugerem que devido à especialização no uso de seus hospedeiros, herbívoros e parasitoides respondem de forma diferente às variações nas características das plantas: distância filogenética, similaridade de abundância e fenologia floral. Os efeitos de tais características sobre a composição de níveis tróficos superiores são menos importantes para a estrutura composicional do nível trófico não-adjacente (i.e., parasitoides). De fato, com exceção da similaridade de abundância, os efeitos da distância filogenética e da sincronia floral entre plantas foram mais importantes para explicar a similaridade de herbívoros do que a similaridade de parasitoides. Dessa forma, o presente estudo evidencia que espécies de plantas apresentam efeitos indiretos mais fortes, via composição de herbívoros, do que diretos, via características de plantas, sobre a variação na composição de parasitoides.