

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**VESPAS PARASITÓIDES EM CAPÍTULOS DE ASTERACEAE:
CARACTERIZAÇÃO DA FAUNA, DISTRIBUIÇÃO E PADRÕES DE ASSOCIAÇÃO
NO CERRADO DO ESTADO DE SÃO PAULO**

André Rangel Nascimento

São Carlos – UFSCar

2014

**VESPAS PARASITOIDES EM CAPÍTULOS DE ASTERACEAE:
CARACTERIZAÇÃO DA FAUNA, DISTRIBUIÇÃO E PADRÕES DE ASSOCIAÇÃO
NO CERRADO DO ESTADO DE SÃO PAULO**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**VESPAS PARASITÓIDES EM CAPÍTULOS DE ASTERACEAE:
CARACTERIZAÇÃO DA FAUNA, DISTRIBUIÇÃO E PADRÕES DE ASSOCIAÇÃO
NO CERRADO DO ESTADO DE SÃO PAULO**

Tese de doutorado apresentado pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em ciências.

Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Aluno: André Rangel Nascimento

São Carlos – UFSCar

2014

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

N244vp

Nascimento, André Rangel.

Vespas parasitoides em capítulos de *Asteraceae* :
caracterização da fauna, distribuição e padrões de
associação no cerrado do estado de São Paulo / André
Rangel Nascimento. -- São Carlos : UFSCar, 2014.
88 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos,
2014.

1. Ecologia de comunidades. 2. Parasitoide. 3. Plantas. 4.
Herbívoros. 5. Insetos endófagos. I. Título.

CDD: 574.5247 (20^a)

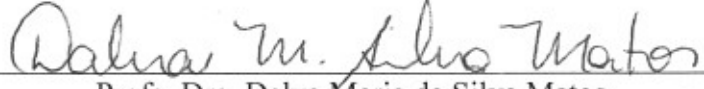
ANDRÉ RANGEL NASCIMENTO

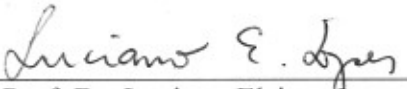
Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.


Aprovada em 28 de abril de 2014

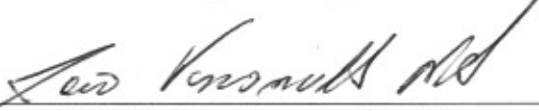
BANCA EXAMINADORA

Presidente 
Prof. Dra. Angélica M. P. M. Dias
(Orientadora)

1º Examinador 
Prof. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
PPGERN/UFSCar

2º Examinador 
Prof. Dr. Luciano Elsinor Lopes
PPGCAm/UFSCar

3º Examinador 
Prof. Dr. Valmir Antonio Costa
Inst. Biológico/Campinas-SP

4º Examinador 
Prof. Dr. João Vasconcellos Neto
UNICAMP/Campinas-SP

In memoriam:

Rodrigo Pereira Canales

Drº. Igor Aurélio Silva

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer:

À Prof^ª. Angélica Maria Penteado Martins Dias pela amizade, paciência, por acreditar e me apoiar em meu projeto de passar grande parte de meu doutorado fora da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). Seus ensinamentos sobre morfologia, curadoria e identificação de parasitoides foram os principais fundamentos para a conclusão deste trabalho. Por que tive o exemplo de sua paixão pelo trabalho que desenvolve, hoje sou um aficionado pelos himenópteros parasitoides.

Ao Prof^º. Mário Almeida Neto da Universidade Federal de Goiás (UFG) pela grande amizade e apoio nos momentos difíceis, sobre tudo no momento de minha chegada ao centro oeste. Sou grato por disponibilizar os parasitoides para que eu pudesse trabalhar e pela enorme paciência para me orientar em muitos momentos importantes para a conclusão deste trabalho. Um brinde a todas as cervejas que tomamos juntos!

À minha namorada Clara Luz pela grande parceria e apoio em todos os momentos de dificuldades e alegrias durante a realização deste trabalho. Toda a minha gratidão!

Ao Prof^º. Thomas M. Lewinsohn da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), pela parceria nos capítulos deste trabalho, por disponibilizar informações importantes para a realização das análises de dados e aceitar que eu pudesse contribuir um pouco com as pesquisas outrora feitas em seu laboratório.

À Prof^ª. Helena C. de Moraes pela boa recepção em seu laboratório na Universidade de Brasília (UNB) pelas agradáveis conversas na hora do cafezinho e por me ajudar muito durante minha estadia na Colina.

À Prof^ª. Ivone R. Diniz pela receptividade da Universidade de Brasília (UNB) pela parceria em alguns trabalhos que realizamos.

Ao Prof^º. Carlos Roberto Fonseca e Prof^ª. Adriana Monteiro de Almeida da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) por permitirem que eu identificasse as vespas parasitoides de seus projetos de pesquisas e por contribuírem com revisões prévias de parte deste trabalho.

Aos Prof^{@s}. Valmir Costa, Jober Sobczak, Alaíde Gessner, Dalva Matos, Juliano Fiorelini e Odete Rocha pelas correções e críticas a este trabalho e por aceitarem fazer parte da banca de defesa desta tese.

Aos amigos do laboratório de ecologia de insetos da UNB, Gera Freire, Ivan Malinov, Cíntia Lepesqueur, Marina Neis, Neuzinha e Michael, Sheila Sherrer, Laura, Ricardo, Jhonathan de Oliveira e ao Prof^o. Raimundo Henriques meu grande abraço.

Ao Prof^o. Adriano Mello (UFG) por me aceitar por algumas semanas em seu laboratório e por todos os ensinamentos durante o curso do R.

Ao Prof^o. Maurício Bini (UFG) por me conceder um local tranquilo para que eu pudesse passar horas estudando a morfologia dos diversos parasitoides que identifiquei e pelo curso de análises multivariadas.

Ao Prof^o. Paulo de Marco (UFG) pela simpatia e por compartilhar “grandes causos” de sua vida.

Ao Prof^o. Rogério Bastos (UFG) pelos momentos dos cafés e suas boas conversas sobre futebol.

Aos amigos do Laboratório de Interações Ecológicas e Biodiversidade (LIEB/ UFG) Vinícius *Padawan*, Lucas Gontijo, Walter Araújo, Júlio *Machupichu*, Cristiele Barbosa, Leonardo Bergamini, Marcos Vieira, Paola e Paula.

Aos amigos dos laboratórios da UFG, Clarissa Ruas, Fábio Carvalho, Marcelanga, Rodrigo Mello, Renanzinho, Sara Lodi, Rafael Félix, Priscila Lemes, Fernanda, Daniel Paiva, Mirian, Dênis Nogueira, Poliana, Carol Caiado, Carol Moreno, Prof^o. Arthur Bispo, Carol Costa, Andressa Gatti, Albert, Dilermando, Nelson, Carlos, Felipe, Tailise Dias, e a tantos outros que não me lembro, não devido à falta de consideração ou carinho, mas sim pela falta de fosfato no momento.

Aos grandes amigos da UFSCar Clóvis Sormus, Eduardo *Sono*, Helena Onody, Luiza Camargo, Ivy Frizzo, Juliano Fiorelini, Carolzinha, Carol mamãe, Luciana e Marcelo Fernandes, Puli, Ana Paula, Bernardo, Prof^o Manoel, Cássia, Dora, Cleuza, Beth e Airton.

A minha solidariedade a todos da família de Renata Canales, mãe de Rodrigo, sempre terão o meu amor e carinho.

Ao amigo Igor Aurélio Silva que foi um dos grandes incentivadores no início de minha jornada nos estudos de interações tritróficas. Estou certo que deixou uma grande marca nos corações de todos que o conheceram.

À minha família que sempre me apoiou e com quem eu posso contar em absolutamente todos os momentos de minha vida, agradeço a eterna amizade de meu pai, ao amor absoluto de minha mãe e a todas as minhas seis irmãs que nunca me faltam com o carinho.

E por último, e não menos importante, ao meu grande pequeno filho Felipe, se faltei pela presença espero que um dia me desculpe, mas saiba que em momento algum deixou de estar em meu coração e pensamentos. Este trabalho é em grande parte feito para você.

Gostaria muito de não me esquecer de agradecer a todas as pessoas e instituições que, direta ou indiretamente, contribuíram para este trabalho, mas o cansaço e preocupações do momento torna inevitável algumas injustiças. Portanto a aqueles que não menciono, mil perdões.

RESUMO

O presente estudo representa o primeiro e mais completo levantamento da fauna de vespas parasitoides associados a herbívoros endófagos de capítulos de Asteraceae. As coletas de dados foram realizadas em 36 remanescentes de Cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. Um total de 15.372 espécimes de 192 morfoespécies de Hymenoptera foram criados a partir dos capítulos de 74 espécies da família Asteraceae. As famílias Eulophidae (Chalcidoidea) e Braconidae (Ichneumonoidea) representaram mais da metade das espécies encontradas. Além de apresentar uma rica fauna de parasitoides, este estudo também aborda questões ecológicas a respeito dos principais determinantes da riqueza de parasitoides na savana brasileira. A oferta dos recursos tem papel fundamental na determinação da riqueza das espécies de parasitoides. No primeiro capítulo desta tese verificamos o papel da distribuição geográfica das plantas sobre o acúmulo de espécies de inimigos naturais de seus herbívoros endófagos. No segundo capítulo verificamos através de uma análise de rota qual foi o efeito da riqueza e diversidade filogenética locais das espécies de plantas e de seus herbívoros endófagos de capítulos sobre a riqueza local de parasitoides. No terceiro capítulo testamos através de uma análise de aleatorização, se os padrões das proporções das espécies dos três níveis tróficos entre as fisionomias foram consistentes ou se estocásticos. Concluimos que tanto plantas como seus herbívoros associados exercem um papel fundamental na determinação da riqueza de espécies de parasitoides no domínio do Cerrado. Os temas contidos nesta tese foram organizados em capítulos independentes e estão elaborados em formato de artigos para as revistas *Neotropical Entomology*, *Insect Conservation and Diversity* e *Biota Neotropica*.

Palavras-chave: Parasitoides, capítulos de Asteraceae, herbívoros, interações tritróficas, fisionomias de Cerrado.

ABSTRACT

This is the first and most complete study of parasitoid wasps fauna associated with endophagous herbivores reared from flower-heads of Asteracea. A total of 36 remnants of Cerrado were sampled around São Paulo states, Brazil. 15,372 specimens of 192 species of parasitoid wasps were reared from 74 species of family Asteraceae. The subfamilies Eulophidae (Chalcidoidea) and Braconidae (Ichneumonoidea) represented most than a half of parasitoid wasps species. In addition to presenting a rich fauna of parasitoids, this study also addresses ecological issues regarding the main determinants of the parasitoid species richness from Brazilian savannah. The availability of food resources has crucial role in determining the species richness of parasitoids. In the first chapter of this thesis, we verified the role of geographical distribution of plants on the accumulation of natural enemies of their endophagous herbivores. In the second chapter, we verified through a path analysis which was the effect of local richness and phylogenetic diversity of plant species and their herbivores endophagous of flower-heads on local parasitoid species richness. In the third chapter we tested through an analysis of randomization if the patterns of the proportions of species of three trophic levels were consistent or stochastic. We conclude that both plants and their associated herbivores play a key role in determining the species richness of parasitoids in the Cerrado biome and the principals determinants of parasitoid wasps species richness were geographical distribution of plants, plant and herbivore richness, and the phytophysiognomy where species live. Due copyrights, all chapters of this thesis can be found published online in *Neotropical Entomology*, *Insect Conservation and Diversity* and *Biota Neotropica* magazines.

Keywords: parasitoids wasps, herbivores endophagous, flower-heads, tritrophic interactions, Cerrado physiognomies.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figure 1.1:** Distribution of the Cerrado domain in Brazil. Sampled cerrado localities in the state of São Paulo are demarked with open and solid black circles. Open circles represent the sites sampled in FONSECA et al. (2005) and solid black circles indicate sites sampled in ALMEIDA-NETO et al. (2011). 14
- Figure 1.2:** Taxonomic characterization of the parasitoid fauna reared in Asteraceae flower-heads in cerrado remnants in São Paulo as percentages of (A) total abundance and (B) total species richness of the Hymenoptera superfamilies. 18
- Figura 1.3:** Taxonomic characterization of the chalcidoid wasps reared in Asteraceae flower-heads in cerrado remnants in the São Paulo as percentages of (A) total abundance and (B) total species richness of the Chalcidoidea families. 19
- Figura 1.4:** Path analysis model for parasitoid species richness associated with Asteraceae species in cerrado remnants in São Paulo. Host-plant commonness: number of localities where each Asteraceae species was found (a measure of their commonness within the study region). Sampled flower heads: total dry weight of flower head per plant species. Herbivore richness: species richness of endophagous herbivores reared in flower-heads of Asteraceae. Parasitoid richness: species richness of parasitoid wasps reared in flower-heads of Asteraceae. The dotted arrow represents no significant relationship. See Figure 4 and Methods for further details. 20
- Figura 1.5:** Total incidence of 192 parasitoid species associated with flower-heads of Asteraceae in 36 remnants of Cerrado in state of São Paulo, Brazil. 21
- Figura 2.1:** Path models for (a) parasitoid species richness and (b) the average taxonomic distinctness (AvTD) of parasitoids richness explained by plant species richness, AvTD of plants, herbivores species richness, AvTD of herbivores and sampling effort (dry weight of sampled flower heads - log-transformed), host plant richness, host plant taxonomic level, herbivore taxonomic level, and proportion of exotic host plants. Numbers associated with paths between variables are path coefficients presented as standardized values (scaled by the standard deviations of the variables). Continuous arrows represent significant effects (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$). Dashed arrow: $P > 0.05$ (n.s.). 45
- Figura 2.2:** Linear relationships between host plant richness and herbivore richness (solid gray circles and gray line) and between host plant richness and parasitoid richness. All variables are log-transformed. Host plant species richness explained 83.1% and 68.5% of the variation in herbivore species richness ($F = 82.8$; $p < 0.0001$) and parasitoid species richness ($F = 34.7$; $p < 0.0001$), respectively. 46
- Figura 3.1:** Locais de coleta de dados em 21 remanescentes do sudeste do domínio de Cerrado localizados no estado de São Paulo, Brasil. Áreas de amostragem são representados como círculos para cerrado aberto (OC), triângulos para cerrado *sensu stricto* SS e quadrados para cerradão (WD). 66
- Figura 3.2:** Diagramas de Venn mostrando o número de espécies de plantas, insetos herbívoros e vespas parasitoides associadas a três fisionomias de Cerrado. O número de espécies compartilhadas entre cerrado fisionomia é indicado na área onde os

círculos sobrepostos. A porção colorida indica a riqueza de espécies exclusivas de cada nível trófico em diferentes fisionomias representadas pelas cores: vermelho = riqueza de espécies exclusivas de campo cerrado (OC); azul = riqueza de espécies exclusivas de cerrado *sensu stricto* (SS); verde = riqueza de espécies exclusivas de cerradão (WD). As diferenças de tamanhos dos círculos é referente à proporção relativa de espécies entre fisionomias.....70

Figura 3.3: Box-plot da riqueza média das espécies dos três níveis tróficos e três fisionomias diferentes de 21 remanescentes de Cerrado do estado de São Paulo, Brasil. Teste MANOVA mostram diferenças significativas dentro e entre as distribuições de riqueza média entre as fisionomias de cerrado e entre os níveis tróficos (ver Tabela 1). Testes comparações múltiplas de Fisher (LSD) apresentam padrões semelhantes de distribuição de riqueza média entre os níveis tróficos (OC = SS > WD) que podem ser observadas neste gráfico. As siglas significam: OC = campo cerrado, SS = cerrado *sensu stricto*, WD = cerradão.....71

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.1:** Asteraceae species from 36 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The tribes of the Asteraceae are in bolder letters followed respectively by their subtribes and genera in subsequent lines; (N = number of parasitoid reared from genera of flower-heads; R = plant species richness).34
- Tabela 1.2:** Parasitoids wasps reared from flower-heads of the 74 Asteraceae species in 76 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The superfamilies are in bolder letters followed respectively by their families, subfamilies and genera in subsequent lines (N = individuals abundances by genera of parasitoid; R = species richness by genera of parasitoid).35
- Tabela 2.1:** Species richness and average taxonomic distinct (AvTD) of endophagous herbivores and their parasitoids reared from Asteraceae's species from 18 Cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil.....54
- Tabela 2.2:** Asteraceae sampled 18 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The tribes are in bolder letters followed respectively by their subtribes and genera in subsequent lines.55
- Tabela 2.3:** Endophagous herbivores reared from flower-heads of the 74 Asteraceae species in 18 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The orders are in bolder letters followed respectively by their superfamilies, families, subfamilies and genera in subsequent lines57
- Tabela 2.4:** Parasitoids of endophagous herbivores reared from flower-heads of the 74 Asteraceae species in 18 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The orders are in bolder letters followed respectively by their superfamilies, families, subfamilies and genera in subsequent lines59
- Tabela 2.5:** Explanatory models for parasitoid species richness and AvTD of parasitoids according to models in Fig.1. The table shows direct and indirect coefficients and their relative contributions to the explained variation (r^2) in parasitoid species richness and AvTD of parasitoids. Explanatory variables with significant effects are in bold.63
- Tabela 3.1:** Espécies da família Asteraceae de 21 remanescentes de cerrado do estado de São Paulo, Brasil. OC = campo cerrado, SS = cerrado sensu stricto, WD = cerradão, Incidência = número de áreas cujo as espécies foram coletadas.77
- Tabela 3.2:** Espécies de herbívoros de capítulos de Asteraceae de 21 remanescentes de cerrado do estado de São Paulo, Brasil. OC = campo cerrado, SS = cerrado sensu stricto, WD = cerradão, Incidência = número de áreas cujo as espécies foram coletadas.79
- Tabela 3.3:** Espécies de vespas parasitoides de herbívoros de capítulos de Asteraceae de 21 remanescentes de cerrado do estado de São Paulo, Brasil. OC = campo cerrado, SS = cerrado sensu stricto, WD = cerradão, Incidência = número de áreas cujo as espécies foram coletadas.81

LISTA DE ANEXOS

- Anexo 1:** Áreas de cerrado amostradas nos municípios de São Carlos (região delimitada acima do recorte no mapa em detalhe) e Itirapina (região delimitada abaixo no recorte no mapa em detalhe). Os pontos no mapa mostram a localização de cada uma das vinte áreas de estudo do primeiro projeto amostradas em Almeida-Neto *et al.* 2010. As fotos ilustram as diferenças de adensamento da vegetação.....86
- Anexo 2:** Alguns insetos endófitos de capítulos de Asteraceae representados no presente estudo: (A) *Recurvaria* sp.1 (Lepidoptera: Gelechiidae), (B) *Lioptilodes parvus* (Lepidoptera: Pterophoridae), (C) *Apion* sp (Lepidoptera: Pterophoridae), (D) *Asphondylia* sp (Diptera: Cecidomyiidae), (E) *Neolasiptera* sp (Diptera: Cecidomyiidae), (F) *Melanagromyza* spII (Diptera: Agromyzidae), (G) *Xanthaciura itirapinensis* (Diptera: Tephretidae), (H) *Neomyopites* sp (Diptera: Tephretidae), (I) *Cecidochares* sp.B (Diptera: Tephretidae).....87
- Anexo 3:** Exemplos de interações entre microhimenópteros parasitoides de insetos fitófagos de capítulos de Asteraceae amostrados no presente estudo. (A) *Prodecatoma* sp.1 (Hosp: *Cecidochares* sp.E, Planta: *Chromolaena chaseae*), (B) Eurytomidae (Hosp: *Cecidochares connexa*; Planta: *Chromolaena pedunculosa*); (C) *Perissocentrus* sp.1 (Hosp: não-identificado; Planta: *Chromolaena squalida*); (D) *Eupelmus* (*Eupelmus*) sp.1 (Hosp: *Xanthaciura mallochii*, Planta: *Heterocondylus alatus*); (E) *Ganaspis* sp.1 (Hosp: *Melanagromyza bidentis*; Planta *Vernonanthura ferruginea*); (F) *Nordlandiella semirufa* sp.2 (Hosp: *Melanagromyza* sp.3; Planta *Vernonanthura membranacea*); (G) *Bracon* sp.3 (Hosp: *Cecidochares connexa*; Planta: *Chromolaena pedunculosa*); (H) *Bracon* sp.2 (Hosp: Lepidoptera não-identificado; Planta: *Chromolaena squalida*).88

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
RESUMOS DOS CAPÍTULOS	4
Capítulo 1: Vespas parasitoides em capítulos de Asteraceae do Cerrado brasileiro: composições taxonômicas e determinantes da diversidade.....	4
Cápítulo 2: Como as plantas e herbívoros influenciam a diversidade local de parasitoides?.....	5
Cápítulo 3: Riqueza de espécies de parasitoides e herbívoro associados à capítulos de Asteraceae entre diferentes fisionomias de Cerrado	5
REFERÊNCIA	7
CAPÍTULO 1: PARASITOID WASPS IN FLOWER-HEADS OF ASTERACEAE IN THE BRAZILIAN CERRADO: TAXONOMICAL COMPOSITION AND DETERMINANTS OF DIVERSITY	11
1.1. INTRODUCTION.....	11
1.2. METHODS	13
1.2.1. <i>Study areas and sampling design</i>	13
1.2.2. <i>Data analysis</i>	16
1.3. RESULTS.....	17
1.4. DISCUSSION	21
1.4.1. <i>Taxonomical composition</i>	21
1.4.2. <i>Why does parasitoid species richness vary so much among plant species?....</i>	24
1.5. ACKNOWLEDGMENTS	25
1.6. REFERENCES	26
CAPÍTULO 2: HOW DO PLANTS AND HERBIVORES INFLUENCE THE LOCAL DIVERSITY OF PARASITIDS?	38
2.1. INTRODUCTION.....	38
2.2. METHODS	40
2.2.1. <i>Study area and sampling design</i>	40
2.3. RESULTS.....	43
2.4. DISCUSSION	46
2.5. ACKNOWLEDGMENTS	48
2.6. REFERENCES	49

CAPÍTULO 3: PARASITOIDES E HERBÍVOROS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE ASTERACEAE E SEUS PADRÕES DE RIQUEZAS EM DIFERENTES FISIONOMIAS DE CERRADO	64
3.1. INTRODUÇÃO	64
3.2. MÉTODOS	65
3.2.1. Área de estudo e desenho amostral	65
3.2.2. Análises de dados	67
3.3. RESULTADOS.....	68
3.4. DISCUSSÃO.....	71
3.5. REFERÊNCIAS	74
ANEXOS.....	84

INTRODUÇÃO GERAL

Insetos parasitoides são organismos que, ao longo do desenvolvimento de seu estágio larval, vivem associados se alimentando interna ou externamente a um único organismo hospedeiro, que acaba morrendo com o término do desenvolvimento do parasitoide (GODFRAY, 1994; QUICKE, 1997). Estima-se que aproximadamente 10% das espécies de insetos nos ecossistemas terrestres são parasitoides (HASSEL, 2000) e, destes, ao menos 80% são representantes da ordem Hymenoptera, também conhecidos como vespas parasitoides ou Hymenoptera Parasitica (QUICKE, 1997).

Tão diverso quanto o número de espécies de vespas parasitoides também é o espectro de hospedeiros que utilizam, variando de embriões em sementes (*Prodecatoma*: Eurytominae e *Allorhogas*: Doryctinae; MACEDO et al., 1989; DALMOLIN, 2004), algumas espécies de aranhas (*Hymenoepimecis*: Pimplinae; SOBCZAK et al., 2009), pulgões (*Aphidius*: Aphidiinae), tripes (*Ceranisus*: Entedoninae), entre outros (GAULD, BOLTON, 1988). Porém a grande maioria das espécies atacam insetos herbívoros classificados dentro das ordens taxonômicas Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Heteroptera (QUICKE, 1997).

O total de espécies associadas às cadeias alimentares das quais os parasitoides fazem parte (principalmente plantas, insetos herbívoros e parasitoides) compreendem mais da metade das espécies de metazoários (HAWKINS; LAWTON, 1987; LASALLE, 1993). Por estabelecerem grande quantidade de interações, a ação dos parasitoides sobre seus hospedeiros tem importância fundamental na manutenção da estabilidade dos ecossistemas. A ação dos parasitoides resulta na redução da densidade populacional de espécies hospedeiras, principalmente daquelas que são dominantes sobre uma dada fonte de recurso. Esta redução populacional possibilita a coexistência de espécies potencialmente competidoras levando a um aumentando na riqueza local e, conseqüentemente, ao aumento da complexidade dos ecossistemas (LASALLE, 1993; MONMANY, AIDE, 2009). Por conta desta habilidade regulatória, os parasitoides podem ser considerados espécies chaves nos ecossistemas, cuja ausência pode levar a um descontrolado aumento populacional de seus hospedeiros e a extinção local de inúmeras espécies por competição de recursos (LASALLE, 1993; GOMEZ, ZAMORA, 1994). Apesar dos parasitoides serem reconhecidos como espécies chaves para os ecossistemas, a biodiversidade e biologia dos insetos parasitoides são relativamente pouco

conhecidas, sobretudo na região Neotropical (FERNÁNDEZ, SHARKEY, 2006; GAULD, HANSON, 2006).

A região Neotropical abrange uma vasta área que cobre desde a região sul da América do Norte, toda América Central e Caribenha até o sudeste da América do Sul (ANTONELLI, SANMARTÍN, 2011). Esta região abriga grande diversidade de espécies e seis dos principais *hotspots* de diversidade do planeta (MYERS et al., 2000). Dentre as regiões neotropicais que se destacam com maior diversidade de espécies encontra-se o domínio do Cerrado, com mais de 200.000 espécies estimadas, representando aproximadamente 15% de toda diversidade do planeta (DIAS, 2008; LEWINSOHN, 2006).

O Cerrado se estende por aproximadamente dois milhões de km² sendo o segundo maior domínio vegetacional encontrado no Brasil, perdendo apenas para a floresta Amazônica (OLIVEIRA, MARQUIS, 2002; BRIDGEWATER et al., 2004). Abriga alta heterogeneidade ambiental, sendo composto por um gradiente de vegetação que varia entre campos abertos (campo limpo e campo sujo) até densas florestas (cerradão) entremeadas por vastos sistemas de matas galerias (OLIVEIRA-FILHO, RATTER 2002; SILVA et al., 2008). O regime climático do cerrado é do tipo tropical úmido, Aw segundo sistema de KÖEPPEN (1948) determinado por invernos secos e verões úmidos (OLIVEIRA, MARQUIS, 2002) com precipitação variando entre 800 – 2.000 mm anuais (DIAS, 1996; RATTER, 1997). As plantas do Cerrado se desenvolvem sobre um extenso mosaico de solos com diferentes características de acidez, nutricional e hídrica que desempenham importante papel na determinação da riqueza local das plantas (REATTO et al., 2008). Existem aproximadamente 160.000 espécies de plantas dentre as diferentes fisionomias do Cerrado, sendo que as famílias Leguminosae e Asteraceae são as mais bem representadas em número de espécies (RATTER, 1997).

A família Asteraceae é mais rica dentre as dicotiledôneas com 23.000 espécies distribuídas ao redor do globo, exceto na Antártida (PANERO, FUNK, 2008; FUNK et al., 2009). Sua origem data do Oligoceno (28 – 23 MA), com evidências palinológicas de que ocorreu na América Sul, precisamente na região da Patagônia (KATINAS et al., 2007). A família Asteraceae apresenta um grande número de espécies na região do Cerrado e constitui importante componente do estrato herbáceo deste ambiente, com cerca de 560 espécies conhecidas (FILGUEIRAS, 2002). As sementes das Asteraceae são na sua grande maioria anemocóricas e desenvolvem-se em um tipo especial de inflorescências denominadas capítulos (FUNK et al., 2009). Estas sementes contêm grande teor energético em sua

biomassa (FENNER, THOMPSON, 2005) e vêm sendo largamente estudadas em ecologia, principalmente por servir de alimento para uma grande quantidade de espécies de insetos herbívoros endófagos (ZWOLFER, 1988; LEWINSOHN, 1991; FONSECA et al., 2005; ALMEIDA et al., 2006; ALMEIDA-NETO et al., 2011).

Estudos recentes levantam importantes questões sobre os principais determinantes da riqueza e da composição de insetos herbívoros endófagos de capítulos de Asteraceae no Cerrado. Em geral, estes insetos respondem principalmente às variações locais da riqueza de suas plantas hospedeiras (FONSECA et al., 2005; ALMEIDA et al., 2006; DINIZ et al., 2012), resultando numa relação positiva entre a riqueza das plantas e a riqueza de seus herbívoros associados (ALMEIDA-NETO et al., 2011; DINIZ et al., 2012). Parte da explicação desta relação herbívoro-planta se deve à alta especificidade dos herbívoros, com relativamente pouca sobreposição de nichos. Segundo PRADO, LEWINSOHN (2004), em torno de 77% das espécies da família Tephritidae, moscas endófagas de capítulos, são restritas à uma única subtribo, sendo que mais da metade das espécies são associadas a uma única espécie ou gênero de Asteraceae. Outro ponto importante entre endófagos e Asteraceae é o grau de incidência das espécies hospedeiras, ou seja, quanto maior o número de áreas que uma espécie de planta ocupa, maior será a riqueza de herbívoros que ela comporta (ALMEIDA et al., 2006). Sendo assim, o aumento das atividades antrópicas, como o aumento dos desmatamentos para implantação de pastagem e agricultura, resulta em redução das áreas de ocorrência e diminuição da riqueza local das espécies de Asteraceae. Esta expansão tem sido apontada como o principal fator na redução da diversidade local e regional das espécies de Asteraceae de seus insetos endófagos associados (ALMEIDA-NETO et al., 2011; DINIZ et al., 2012).

Apesar de ser relativamente grande a quantidade de estudos sobre os padrões ecológicos dos herbívoros e Asteraceae do Cerrado, ainda se tem pouco sobre os padrões ecológicos que determinam as comunidades de seus parasitoides associados. As defesas químicas e físicas das plantas têm como alvo a redução da herbivoria de seus tecidos, mas podem diretamente reduzir a atividade dos parasitoides ou, indiretamente afetá-los por conta da redução do acesso e da qualidade de seus herbívoros hospedeiros (VISON, 1976). Por outro lado, a riqueza local dos parasitoides pode ter relação direta com a variação da riqueza local de insetos hospedeiros (HAWKINS, GAGNÉ, 1989). Sabe-se que o aumento na qualidade nutricional do solo de Cerrados tem um efeito direto negativo nas atividades dos parasitoides de herbívoros de capítulos de Asteraceae (FONSECA et al., 2005; DIAS et al.,

2010). Tais estudos se baseiam na abundância dos parasitoides associados aos herbívoros de capítulos e não realizam um levantamento abrangente sobre quais são as espécies de vespas parasitoides que ocorrem neste sistema.

O presente estudo tem como objetivo geral caracterizar a composição taxonômica e compreender os principais processos ecológicos determinantes da riqueza de vespas parasitoides associados a herbívoros de capítulos de Asteraceae na porção sudeste do domínio do Cerrado. Os temas contidos nesta tese foram organizados em capítulos independentes e estão elaborados em formato de artigos para as revistas *Neotropical Entomology*, *Insect Conservation and Diversity* e *Biota Neotropica*. Apresento a seguir um breve resumo de cada capítulo e seus aspectos principais.

RESUMOS DOS CAPÍTULOS

Capítulo 1: Vespas parasitoides em capítulos de Asteraceae do Cerrado brasileiro: composição taxonômica e determinantes da diversidade.

Este estudo fornece o primeiro levantamento da fauna de parasitoides criados em capítulos de Asteraceae do Cerrado brasileiro. Foram investigados a importância relativa da riqueza de herbívoros e da incidência das espécies de plantas nas diferenças da riqueza de espécies de parasitoides entre as espécies de plantas. Um total de 15.372 espécimes de 192 morfoespécies de Hymenoptera foram criados a partir dos capítulos de 74 espécies da família Asteraceae (veja Anexos). Chalcidoidea e Ichneumonoidea foram as superfamílias mais comuns sendo Eulophidae e Braconidae as principais famílias de vespas parasitoides encontradas. *Singletons* e *doubletons* foram responsáveis por 45% da riqueza total de espécies de parasitoides. O número de vespas parasitoides por espécie de planta variou de 1 a 67 e a variação na riqueza de espécies de parasitoides entre plantas foi explicada, principalmente, pelo número total de locais em que as espécies de plantas foram registradas. Cerca de 63% das espécies de parasitoides foram restritas a três espécies de Asteraceae ou menos. Este estudo apresenta uma rica fauna de Hymenoptera parasitoides associada à capítulos de Asteraceae do Cerrado brasileiro e o papel da distribuição geográfica das plantas como determinante da riqueza regional dos parasitoides.

Cápítulo 2: Como as plantas e herbívoros influenciam a diversidade local de parasitoides?

A importância relativa dos grupos de espécies dos níveis tróficos inferiores para a diversidade de espécies de grupos de níveis tróficos superiores ainda não é bem compreendida. Este estudo investigou a extensão em que os herbívoros hospedeiros e suas plantas hospedeiras contribuem para a diversidade local de parasitoides que dependem, direta ou indiretamente, de ambos os grupos de espécies como recurso alimentar ou abrigo para completar o seu desenvolvimento. Esta pesquisa utilizou o sistema tritrófico composto por espécies de Asteraceae, herbívoros endófagos associados aos seus capítulos e suas vespas parasitoides, amostrados em remanescentes de Cerrado. A riqueza de espécies e a distinção taxonômica média foram usadas como medidas complementares à diversidade de espécies de cada grupo trófico. Foram usadas análises de rota para controlar as possíveis diferenças de esforço amostral e a correlação entre as variáveis explicativas. A riqueza de espécies de plantas apresentou apenas um efeito indireto mediado por herbívoros na riqueza de espécies dos parasitoides, o que significa que a perda de plantas promoveu a mesma taxa de perda da riqueza de espécies tanto em herbívoro quanto em parasitoides. Por outro lado, existiram efeitos diretos e indiretos da riqueza de espécies de plantas na distinção taxonômica média dos parasitoides, o que implica que a perda de espécies de plantas no Cerrado promove uma perda acelerada da diversidade filogenética dos parasitoides.

Cápítulo 3: Riqueza de espécies de parasitoides e herbívoros associados à capítulos de Asteraceae entre diferentes fisionomias de Cerrado

A maioria das espécies de organismos é restrita a uma estreita faixa de condições ambientais e de recursos alimentares. Desta forma, ambientes mais complexos e heterogêneos, apresentam maior amplitude de nichos, sendo capazes de abrigar maiores riquezas de espécies. Um dos ambientes mais heterogêneos na região Neotropical é o domínio do Cerrado. O Cerrado compreende um mosaico de fisionomias encontrados em diferentes características de solo, umidade e temperatura. Esta alta heterogeneidade ambiental serve de residência para um grande número de espécies capazes de lidar com o conjunto de filtros ambientais que caracterizam essas fisionomias. No presente estudo foram utilizadas as riquezas de espécies de parasitoides e herbívoros associados à capítulos de Asteraceae em diferentes fisionomias de Cerrado para verificar os padrões das proporções de riqueza de espécies entre diferentes fisionomias comparando os três níveis tróficos. Testes de

aleatorização foram realizados para verificar se a probabilidade em que as proporções das riquezas e exclusividades de espécies entre as fisionomias diferem do esperado ao acaso. Um total de 268 espécies dentre parasitoides, herbívoros e plantas foram amostradas. Parasitoides apresentaram maior riqueza, exclusividade e espécies compartilhadas entre fisionomias do que as plantas e herbívoros. Todos os níveis tróficos apresentaram um padrão nas proporções de riquezas de espécies entre fisionomias em todos os diferentes níveis tróficos maiores que o esperado pelo acaso. Os padrões das proporções das riquezas e exclusividades de espécies entre as fisionomias entre os níveis tróficos não foram diferentes do esperado ao acaso. As riquezas médias das espécies foram significativamente diferentes entre as fisionomias dentro e entre os níveis tróficos. Aparentemente, diferentes processos ecológicos inerentes a cada uma das diferentes fisionomias caracterizam os padrões das diferenças entre as proporções de riqueza e exclusividade de espécies entre as fisionomias para os diferentes níveis tróficos.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.M., KUBOTA U., FONSECA, C.R., BRAUN, M.R., PRADO, P.I., RAIMUNDO, R.L.G., ALMEIDA-NETO, M., ANJOS, L.A., DINIZ, S., MENDONÇA, T.G., FUTADA, S.M., LEWINSOHN, T.M. Assemblages of endophagous insects on Asteraceae in São Paulo cerrados. **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 4, p. 458–468, 2006.
- ALMEIDA-NETO, M., PRADO, P. I. P., LEWINSOHN, T. M. Phytophagous insect fauna tracks host plant responses to exotic grass invasion. **Oecologia**, v. 165, n. 4, p. 1051–1062, abr. 2011.
- ANTONELLI, A., SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403–414, 2011.
- BRIDGEWATER, S., RATTER, J.A., RIBEIRO, J. F. Biogeographic patterns, diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 12, p. 2295–2317, nov. 2004.
- DALMOLIN, A., MELO, G.A.R., PERIOTO, N.W. Novas espécies de Prodecatoma (Hymenoptera, Eurytomidae) associadas a galhas em frutos de duas espécies de Psidium L. (Myrtaceae), com comentários sobre *Prodecatoma spermophaga* Costa-Lima. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 48, n. 4, p. 519–528 Dec. 2004.
- DIAS, A.T.C., TRIGO, J.R., LEWINSOHN, T.M. Bottom-up effects on a plant-endophage-parasitoid system: The role of flower-head size and chemistry. **Austral Ecology**, v. 35, p. 104–115, Fev. 2010.
- DIAS, B.F.S. Cerrados: uma caracterização. In: _____ (Ed.). Alternativas de desenvolvimento dos cerrados: Manejo e conservação dos recursos naturais renováveis. 1. ed. Brasília: Fundação Pró-Natureza, p. 11–25. 1996.
- DIAS, B.F.S. Conservação da biodiversidade no bioma Cerrado: histórico dos impactos antrópicos no bioma Cerrado. In: FALEIRO, F., FARIAS-NETO, A. (Eds.). Savanas: desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, p. 303–333. 2008.

- DINIZ, S., LEWINSOHN, T.M., PRADO, P.I. Comparing assemblages of Asteraceae and their insect herbivores under different land-use regimens. **Austral Ecology**, v. 37, n. 4, p. 419–428, jun. 2012.
- FENNER, M., THOMPSON, K. The ecology of seeds. Cambridge, UK: Cambridge University Press, p. 259. 2005.
- FERNÁNDEZ, F., SHARKEY, M.J. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá D. C.: [s.n.]. p. 924. 2006.
- FILGUEIRAS, T. DE S. Herbaceous plant communities. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna. New York: Columbia University Press, p. 121–139. 2002.
- FONSECA, C.R., PRADO, P.I., ALMEIDA-NETO, M., KUBOTA, U., LEWINSOHN, T.M. Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. **Ecological Entomology**, v. 30, n. 1, p. 36–46, fev. 2005.
- FUNK, V.A., SUSANNA, A., STUESSY, T.F., BAYER, R.J. Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae. Vienna: International Association for Plant Taxonomy, XXXIV, p. 965. 2009.
- GAULD, I., BOLTON, B. The Hymenoptera. London, Oxford: Oxford University Press in association with British Museum (Natural History), p. 332. 1988.
- GAULD, I., HANSON, P. Hymenoptera de la región **Neotropical**. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 77, 2006. p. 1–994
- GODFRAY, H.C.J. Parasitoids. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, p. 473. 1994.
- GOMEZ, J.J.M., ZAMORA, R. Top-Down Effects in a Tritrophic System: Parasitoids Enhance Plant Fitness. **Ecology**, v. 75, n. 4, p. 1023, jun. 1994.
- HASSEL, M.P. The spatial and temporal dynamics of host-parasitoids interactions. Oxford, UK.: Oxford University Press, p. 208. 2000.
- HAWKINS, B.A., GAGNÉ, R.J. Determinants of assemblage size for the parasitoids of Cecidomyiidae (Diptera). **Oecologia**, v. 81, n. 1, p. 75–88, 1989.
- HAWKINS, B.A., LAWTON, J.H. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. **Nature**, v. 326, n. 6115, p. 788–790, 23 abr. 1987.

- KATINAS, L., CRISCI, J.V., TELLERÍA, M.C., BARREDA, V., PALAZZESI, L. Early history of Asteraceae in Patagonia: Evidence from fossil pollen grains. **New Zealand Journal of Botany**, v. 45, n. 4, p. 605–610, dez. 2007.
- KOEPPEN, W. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Mexico (Mexico). Fondo de Cultura Economica, p. 478. 1948.
- LASALLE, J. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity. In: LASALLE, J., GAULD, I.D. (Eds.). *Hymenoptera and Biodiversity*. [s.l: s.n.]. p. 197–215. 1993.
- LEWINSOHN, T. Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study in species richness. In: PRICE, P.W., LEWINSOHN, T.M., FERNANDES, G.W., BENSON, W.W. (Eds.). *Evolutionary ecology of plant-animal interactions: tropical and temperate perspectives*. New York: Wiley, p. 639. 1991.
- LEWINSOHN, T.M. Avaliação do Estado do Conhecimento da Biodiversidade Brasileira. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, p. 271. 2006.
- MACÊDO, M.V., MONTEIRO, R.F. Seed Predation by a Braconid Wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera) **Journal of the New York Entomological Society** v. 97, n. 3 jul., pp. 358-362. 1989.
- MONMANY, A.C., AIDE, T. M. Landscape and community drivers of herbivore parasitism in Northwest Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, v. 134, n. 3-4, p. 148–152, dez. 2009.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A., KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–8, 24 fev. 2000.
- OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. New York: Columbia University Press, p. VII-398. 2002.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., RATTER, J.A. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, p. 91–120. 2002.
- PANERO, J.L., FUNK, V.A. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 47, n. 2, p. 757–82. Maio, 2008.

- QUICKE, D.L.J. Parasitic wasps. 1st. ed. London: Chapman & Hall, p. 470. 1997.
- RATTER, J.A. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. **Annals of Botany**, v. 80, n. 3, p. 223–230, Set. 1997.
- REATTO, A. CORREIA, J.R., SPERA, S.T., MARTINS, E.S. Solos do bioma do cerrado: aspectos pedológicos. In: SUELI MATIKO SANO; ALMEIDA, S. P. DE; FELIPE RIBEIRO, J. (Eds.). Cerrado: ecologia e flora. Brasília, DF: Embrapa, p. 107–149. 2008.
- SILVA, L.C.R., STERNBERG, L., HARIDASAN, M., HOFFMANN, W.A., MIRALLES-WILHELM, F., FRANCO, A.C. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. **Global Change Biology**, v. 14, n. 9, p. 2108–2118, set. 2008.
- SOBCZAK, J.F., LOFFREDO, A.P.S., PENTEADO-DIAS, A.M., GONZAGA, M.O. Two new species of Hymenoepimecis (Hymenoptera : Ichneumonidae : Pimplinae) with notes on their spider hosts and behaviour manipulation. **Journal of Natural History**, v. 43, n. 43-44, p. 2691–2699, 13 out. 2009.
- VINSON, S. B. Host Selection by Insect Parasitoids. **Annual Review of Entomology**, 21(1), 109–133, 1976.
- ZWOLFER, H. Evolutionary and Ecological Relationships of the Insect Fauna of Thistles. **Annual Review of Entomology**, v. 33, p. 103–122, 1988.

CAPÍTULO 1: PARASITOID WASPS IN FLOWER-HEADS OF ASTERACEAE IN THE BRAZILIAN CERRADO: TAXONOMICAL COMPOSITION AND DETERMINANTS OF DIVERSITY

1.1. INTRODUCTION

Plant diversity is a major, if not the main, predictor of insect diversity, especially of phytophages and their natural enemies (ØDEGAARD, 2000, LEWINSOHN et al., 2005, GERING et al., 2007). If the positive relationship between plant and insect diversity recorded at local scales also holds true at larger spatial scales, such as entire biomes or continents, then the Neotropical region probably harbors the world's most diverse entomofauna among all biogeographical domains. Considering that about 37% of all seed plant species are native to the neotropics (ANTONELLI, SANMARTÍN, 2011), we could suppose that at least one-third of all insect species should also be found in the same region. However, the Neotropical entomofauna is mostly unknown, and some of the most diverse insect groups are still poorly studied. This is especially true for parasitoid wasps, for which only 11,000 species have been described for the neotropics (FERNÁNDEZ, SHARKEY, 2006). As a consequence of this knowledge gap, any extensive sample of Neotropical parasitoid assemblages usually contains a large proportion of undescribed species (Linnean shortfall) and many first occurrences of described ones (Wallacean shortfall; see LOMOLINO, 2004). In addition, because parasitoid wasps are frequently sampled through attraction and trapping techniques (e.g., Malaise or yellow pan traps), there is little biological information about the plants and herbivore hosts used by the parasitoids. Insect-plant systems that allow the rearing of the parasitoids directly on their hosts can help to overcome this information gap (LEWINSOHN, 1991). In this study, we present a taxonomic characterization of the parasitoid wasps reared from Asteraceae flower-heads in remnants at the southern boundary of the Brazilian Cerrado.

The Cerrado is the world's most species-rich savanna, harboring at least 11,600 plant species (REZENDE et al., 2008), of which almost 40% are endemic to this biome (MYERS et al., 2000). The Cerrado biome is a biodiversity hotspot which was estimated to have lost 5-15 thousand specialized insect herbivores by the geographic

contraction of the host plants (FONSECA, 2009). These extinctions of insect herbivores, of course, are expected to generate a number of associated co-extinctions of their parasitoids, increasing the urgency of parasitoid inventories. DIAS (1996) estimated the insect fauna at 90,000 species in the Cerrado, and some studies have suggested a high level of endemism for some groups (e.g., BROWN, GIFFORD, 2002; CAMARGO, BECKER, 1999). There are very few studies on parasitoid wasps from the Brazilian Cerrado, and these studies have focused on the description of a few species (e.g. HERRERA, PENTEADO-DIAS, 2011; NASCIMENTO, PENTEADO-DIAS, 2011).

Asteraceae is the second-largest plant family in the Brazilian Cerrado (WARMING, 1892; REZENDE et al., 2008), after Fabaceae. Both the density and richness of Asteraceae species are higher in more open types of cerrado vegetation, such as the cerrado *sensu stricto* and the campo cerrado (FONSECA et al., 2005; FILGUEIRAS, 2002; ALMEIDA-NETO et al., 2010). The inflorescences of Asteraceae, also known as flower-heads, constitute an important resource for many herbivore insects (LEWINSOHN, 1991; PRADO, LEWINSOHN, 2004; ALMEIDA et al., 2006). Many flower-head-feeding insects lay their eggs on the flower-heads, where their larvae feed and develop (ZWÖLFER, ROMSTÖCK-VÖLKL, 1991; LEWINSOHN, 1991; GAGNÉ, 1994; PRADO, LEWINSOHN, 2002). The major taxonomic groups of flower-head-feeding insects are three Diptera families (Agromyzidae, Cecidomyiidae, and Tephritidae), several Lepidoptera families (Gelechiidae, Geometridae, Pterophoridae, Pyralidae, and Tortricidae), and Coleoptera (Apionidae) among the endophages (ALMEIDA et al., 2006; ALMEIDA-NETO et al., 2011). Although some studies have reported a large number of parasitoids reared in Asteraceae flower-heads (FONSECA et al., 2005; DIAS et al., 2010), no study has provided a comprehensive taxonomic characterization of the parasitoid wasps attacking flower-head-feeding herbivores.

The availability of food resources is the major bottom-up determinant of species richness (KELLY, SOUTHWOOD, 1999). The geographical range of resources plays a central role in how species are distributed, comprising a cascade effect in the distribution of tritrophic interactions (DYER, 2007). Thus, one should expect that parasitoid wasps respond not only to changes in their insect hosts, but also to changes in host-plants mediated by their association with host-herbivores. In the plant-herbivore

interactions in flower-heads of the Asteraceae in the Brazilian Cerrado, the abundance, geographical range, richness, and phylogeny of host-plants are important factors determining the richness of their associated herbivores (FONSECA et al., 2005; PRADO, LEWINSOHN, 2004; ALMEIDA et al., 2006).

In this study, we performed the largest systematic inventory of parasitoid wasps associated to Asteraceae flower-heads in the Brazilian Cerrado aiming to answer the following questions: (1) What is the taxonomic composition of the flower-head parasitoid fauna in terms of genera and higher taxa? (2) What is the species richness of parasitoid wasps associated with different Asteraceae taxonomic groups? and (3) What is the relative importance of the plant commonness and insect herbivore richness to explain the variation in parasitoid species richness across host plant species?

1.2. METHODS

1.2.1. *Study areas and sampling design*

Asteraceae plants and their flower-heads were sampled in 36 cerrado areas comprising distinct vegetation physiognomies of the Brazilian Cerrado, which ranges from open grasslands (*Campo sujo*) to woodland vegetation (*Cerradão*). The sampled cerrado remnants are located in the state of São Paulo, Brazil, within the coordinates 51°06' to 47°09' W and 20°07' to 22°50'S (Figure 1.1). The regional climate is classified as Cwa according to KÖPPEN (1948), and it is characterized by rainy summers and dry winters.

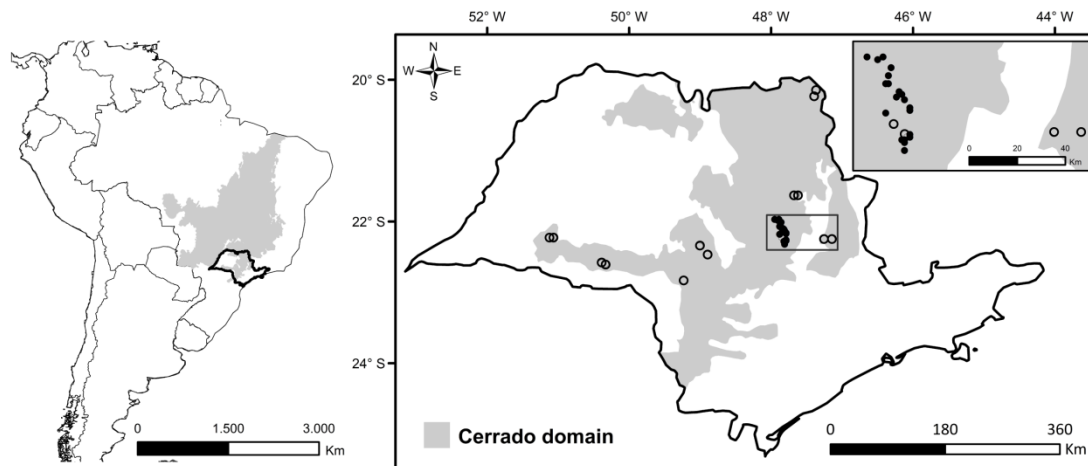


Figure 1.1: Distribution of the Cerrado domain in Brazil. Sampled cerrado localities in the state of São Paulo are demarked with open and solid black circles. Open circles represent the sites sampled in FONSECA et al. (2005) and solid black circles indicate sites sampled in ALMEIDA-NETO et al. (2011). The points are referring to following municipalities: Águas de Santa Bárbara, Agudos, Assis, Bauru, Ibaté, Itirapina, Pedregulho, Martinópolis, Mogi-Guaçu, Rifaina, Santa Rita do Passa-Quatro e São Carlos.

The parasitoid wasps analyzed here were sampled in two studies focusing on interactions between Asteraceae and their flower-head herbivorous insects in cerrado remnants in the state of São Paulo (FONSECA et al., 2005; ALMEIDA-NETO et al., 2010). In the first study (FONSECA et al., 2005), the flower-heads were sampled from April to May 2000, a major reproductive period for the Eupatorieae and Vernonieae tribes. The second study (ALMEIDA-NETO et al., 2010), the flower-heads were sampled during three periods from 2001 to 2002, including the same period cited above (April to May 2001) and two other major reproductive periods for other Asteraceae tribes (August to September 2001 and January to February 2002).

In both studies, all sites were sampled within 45 days. The first one (FONSECA et al., 2005) was undertaken in 16 cerrado remnants relatively distant from each other (mean distance = 198.27 km), the second one (ALMEIDA-NETO et al., 2011) was conducted in a smaller geographic area centered in 20 cerrado remnants in the counties of São Carlos and Itirapina (mean distance = 14.89 km). Fifteen randomly placed transects of 5 m x 30 m were used to determine the species richness of Asteraceae in each cerrado remnant. FONSECA et al. (2005) study kept the flower-head samples in plastic containers of 500 ml, while in the study conducted by ALMEIDA-NETO et al. (2011) the flower-head samples were kept in plastic containers of 80 ml (or less, if that amount was not available). In both studies the containers were covered with

mesh lids and kept in the laboratory with no control of air temperature or humidity. The flower-head samples were checked for the presence of adult insects once or twice weekly for a period of two months, or until the emergence rate of adult insects became insignificant. Most insects were reliably identified at least to the genus level. The number of sampled flower-heads per plant species correlated highly with the local density of Asteraceae populations and the mean number of flower-heads per individual plant (Pearson's correlation coefficients > 0.85 and $P < 0.001$ for all correlations).

Some herbivore groups feed externally on Asteraceae flower-heads (beetles, caterpillars, grasshoppers, bugs, and thrips), but these insects seem to be less common and less specialized than the endophagous herbivores, whose larvae feed on plant tissue within the flower-heads (LEWINSOHN 1988). Exophagous insects were not kept or recorded in either FONSECA et al. (2005) or ALMEIDA-NETO et al. (2011); consequently, the insects recorded in this study emerged from internal parts of the flower-heads. Based on the visual inspection of host remains found inside the flower-heads (~ 3000 flower-heads were individually inspected) and based on the known biology of the genus and subfamilies (GIBSON et al., 1997; WHARTON et al., 1997; FERNÁNDEZ, SHARKEY, 2006), we ascertain that the majority of hymenoptera recovered are parasitoids of the endophytic herbivores. Some species of hymenoptera probably are hyperparasitoids while a few ones have no apparent host, thus meaning that they can be herbivores.

Almost all plants were identified to the species level (see FONSECA et al., 2005; ALMEIDA-NETO et al., 2010). Among the insects, many herbivore species could be identified to the species level, but the parasitoid wasps and microlepidoptera herbivores were mostly identified to the genus or subfamily level and then sorted into operational taxonomic units. Herbivore insects from the families Cecidomyiidae (Diptera) and Apionidae (Coleoptera) were not included in the analysis, because they were identified to the genus level and then separated into morphospecies in only one of the above-cited field studies. Voucher specimens were deposited in the Universidade Federal de Goiás (UFG), in the Universidade Estadual de Campinas Herbarium (UEC) and in the Universidade Federal de São Carlos (DCBU). Details regarding the sampling and identification of plants and herbivore insects are in FONSECA et al. (2005) and ALMEIDA-NETO et al. (2011).

Identification of the parasitoid wasps was undertaken using specialized literature for the Neotropical, Nearctic, and Gondwanic genera of the parasitoid superfamilies. To identify Chalcidoidea families, we used GIBSON et al. (1997) and BOUCEK (1988); HAYAT (1983) for Aphelinidae; BOUCEK, DELVARE (1992) for Chalcididae; NOYES (1980) for Encyrtidae; BURKS (1971) for Eurytomidae; GIBSON (1995) for Eupelmidae; LIN et al. (2007) and TRIAPITSYN (2006) for Mymaridae; FERNÁNDEZ, SHARKEY (2006) and GIBSON et al. (1997) for Perilampidae. For Ichneumonidea, we used GAULD (1997, 2000) and FERNÁNDEZ, SHARKEY (2006) for most genera. SANDONATO et al. (2010) was used for the subfamily Campopleginae, and WHARTON et al. (1997) was used as a complementary reference for Braconidae. Dichotomous keys in FERNÁNDEZ, SHARKEY (2006) were used for the superfamilies Cynipoidea, Ceraphronoidea, Platygastroidea, and Chrysoidea. For some genera of Cynipoidea, we also used QUINLAN (1986), DIAZ, GALLARDO (2000), BUFFINGTON (2004), GUIMARÃES et al. (2005), and OVRUSKI et al. (2007).

1.2.2. Data analysis

We used path analysis (SHIPLEY, 2000; GRACE, 2006) to investigate whether the relative importance of plant commonness (i.e. the number of sampled remnants where the plant species occurs) and the number of species associated to plant (i.e. potential of parasitoid's hosts) can explain the variation of the number of parasitoid species reared in each plant species. In order to control for possible confounding effects related to differences in sampling effort, we summed the total dry weight (g) of flower-heads sampled for each plant species measured after insect emergence. The path analysis was based on the following rationale: (i) plant commonness was considered an exogenous variable that potentially affects all other variables; (ii) the species richness of herbivore species associated with each plant species entered the model both as an exogenous variable that explains differences in parasitoid species richness among the plant species and as an endogenous variable influenced by plant commonness; and (iii) sampling effort (weight of sampled flower-heads) entered the model as a mediator variable because it increased with the number of sites where the plant species were found and thus, could affect the number of parasitoid species through a passive sampling effect. Model fit was assessed through a chi-squared test and by examining the

Tucker-Lewis Fit Index (TLI), the Comparative Fit Index (CFI), and the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA). We used the approach introduced by MACCALLUM et al. (1996) to verify the statistical power of the path model. Statistical power was calculated using RMSEA through the R code developed by PREACHER, COFFMAN (2006). Normality was checked using Mardia's test, and outliers were inspected using Mahalanobis distance. Normality requirements were checked and a logarithmic transformation was used for the weight of the sampled flower-heads. The path analyses were constructed and analyzed using AMOS 5.0 (ARBUCKLE, 2003).

1.3. RESULTS

Overall, 15,372 specimens of hymenopterans were reared from flower-heads of 74 Asteraceae species in 36 genera (Table 1.1). We found a total of 192 morphospecies of parasitoid wasps, comprising 103 genera from 42 subfamilies, 18 families and six superfamilies (Table 1.2). Ninety-five percent of the parasitoid morphospecies were identified to the genus level and the other five percent were identified to the subfamily level. Singletons and doubletons accounted for 56 and 20 respectively of the parasitoid morphospecies (45% of total richness), whereas the five more abundant parasitoid wasps represented 52% of the total sampled specimens. The sampled parasitoid wasps from Asteraceae flower-heads was dominated by a few species of Eulophidae (*Horismenus* sp1 and *Aprostocetus* sp2), Pteromalidae (*Heteroschema* sp1), and Braconidae (*Bracon* sp2).

Chalcidoidea was the most common superfamily, both in terms of species richness and abundance (Fig. 1.2A, B), being represented by 11 families. Within Chalcidoidea, no family was clearly dominant in terms of species richness (Fig. 1.2b), but the Eulophidae and Pteromalidae together accounted for 83% of the Chalcidoidea abundance. The Ichneumonoidea superfamily accounted for 19% of parasitoid richness and for 9.7% of the total abundance (Fig. 2A, B), being mostly represented by the Braconidae family both in terms of species richness (80.6%) and abundance (97%). The superfamilies Platygastroidea and Cynipoidea accounted for 14% (26 morphospecies) and 5% (10 morphospecies) of the parasitoid species, respectively. However, while Platygastroidea represented only 1.2% (184 individuals) of the reared parasitoid

individuals, Cynipoidea accounted for 4.8% (732 individuals) of the total abundance of parasitoid wasps. The other two superfamilies (Ceraphronoidea and Chrysidoidea) were represented by only one species each, which together comprised 31 parasitoid individuals.

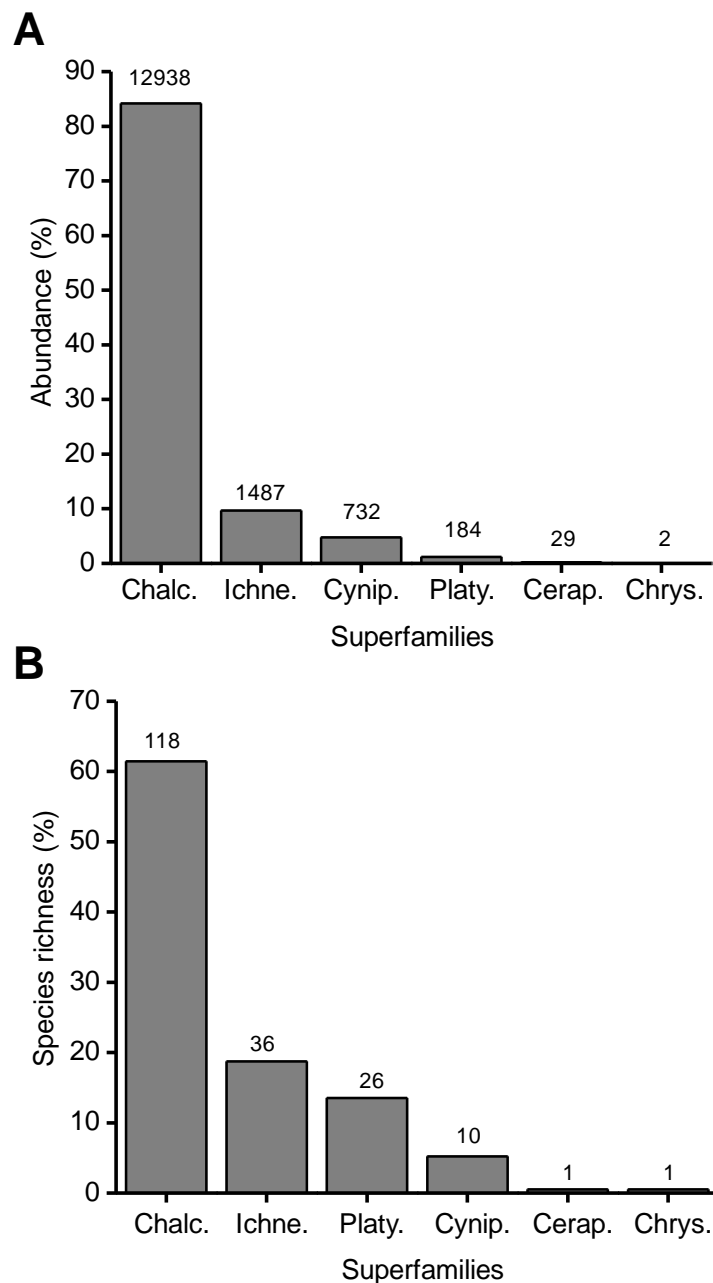


Figure 1.2: Taxonomic characterization of the parasitoid fauna reared in Asteraceae flower-heads in cerrado remnants in São Paulo as percentages of (A) total abundance and (B) total species richness of the Hymenoptera superfamilies. Chalc. = Chalcidoidea; Ichne. = Ichneumonidae; Cynip. = Cynipoidea; Platy. = Platygastridae; Cerap. = Ceraphronidae; Chrys. = Chrysidoidea).

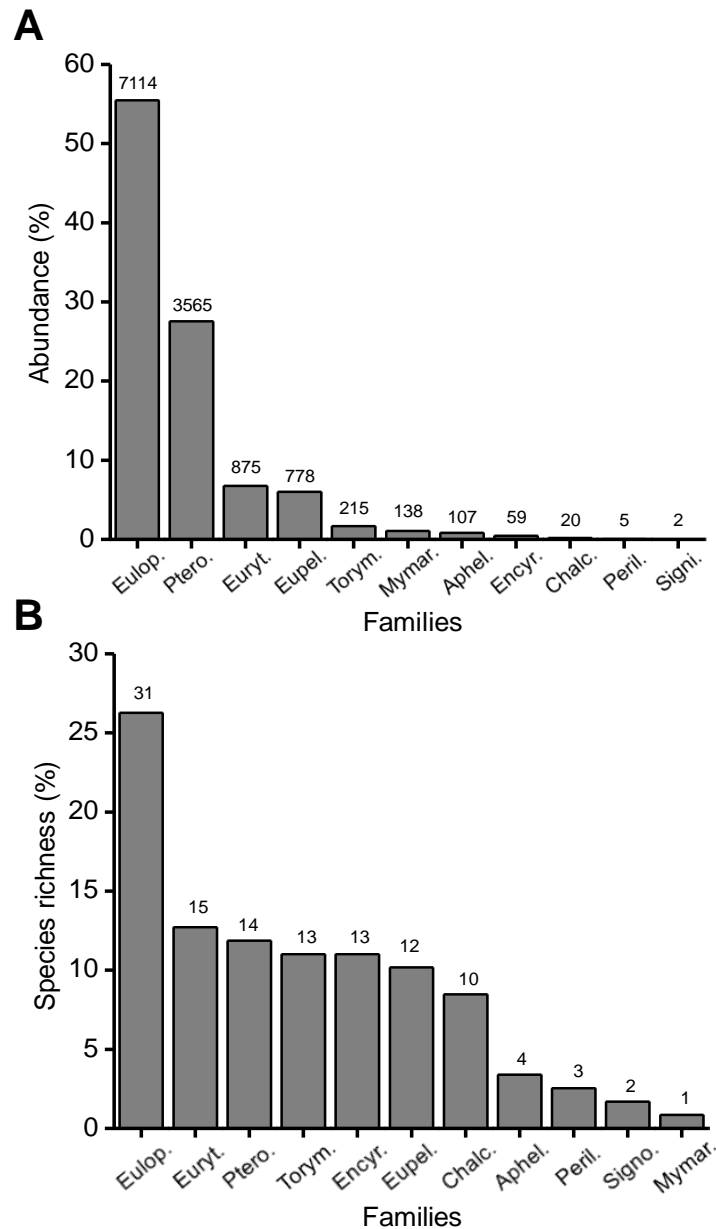


Figure 1.3: Taxonomic characterization of the chalcidoid wasps reared in Asteraceae flower-heads in cerrado remnants in the São Paulo as percentages of (A) total abundance and (B) total species richness of the Chalcidoidea families. Eulop. = Eulophidae; Ptero. = Pteromalidae; Euryt. = Eurytomidae; Eupel. = Eupelmidae; Torym. = Torymidae; Mymar. = Mymaridae; Aphel. = Aphelinidae; Encyr. = Encyrtidae; Chalc. = Chalcididae, Signi. = Signiphoridae.

The mean number of parasitoid wasps species per plant species was 14.3 (± 16.1 SD), ranging from 1 (in 10 plant species) to 67 (in *Vernonanthura membranaceae*) species. The path model explained 89% of the variation in parasitoid species richness among the plant species (Fig. 3). Overall, there was a good fit between the model and the observed data ($\chi^2 = 0.41$, $df = 1$, $p = 0.520$; CFI = 1.000; TLI = 1.016; RMSEA < 0.001, p -value for the test of close fit = 0.544). Both herbivore

richness and plant commonness had positive direct effects on the number of parasitoid wasps recorded in the plant species. We found that the effect of the plant commonness variable was almost twice as high as the effect of the herbivore richness (standardized regression weights: 0.324 and 0.602). Plant commonness also showed positive direct effects on the total weight of sampled flower-head and on the herbivore richness per plant species (Fig. 1.4). Thus, plant commonness determined the number of parasitoid species associated with each plant species both directly (through the spatial turnover of parasitoids) and indirectly (mediated by the number of herbivore species on each host plant species). Our findings, using only the species recorded during the April-May sampling period, produced qualitatively identical results.

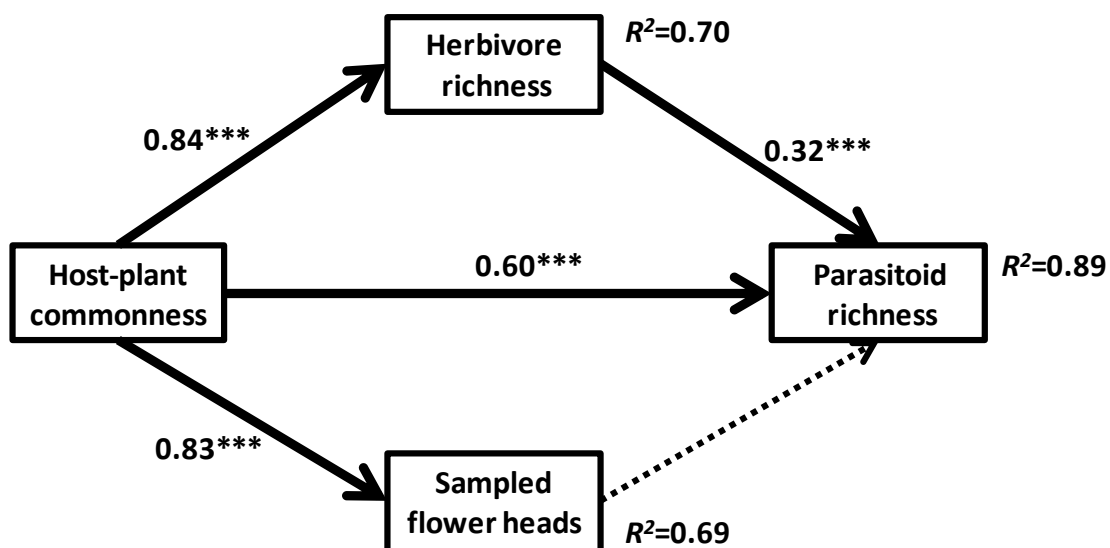


Figure 1.4: Path analysis model for parasitoid species richness associated with Asteraceae species in cerrado remnants in São Paulo, Brazil. Host-plant commonness: number of localities where each Asteraceae species was found (a measure of their commonness within the study region). Sampled flower heads: total dry weight of flower head per plant species. Herbivore richness: species richness of endophagous herbivores reared in flower-heads of Asteraceae. Parasitoid richness: species richness of parasitoid wasps reared in flower-heads of Asteraceae. The dotted arrow represents no significant relationship. See Figure 4 and Methods for further details.

About 63% of the parasitoid species were found on three or fewer species of Asteraceae, with a mean number of 5.5 (± 7.7 SD) plant species per parasitoid. The commonness pattern of the parasitoid wasps indicates that the distribution of most

species is restricted to a few sites. While 59.9% (136 morphospecies) of the parasitoid species were sampled in three or less areas, only 13.7% (31 morphospecies) of the parasitoid wasps were recorded in more than half of the sites (Fig. 5). We also found a low similarity in parasitoid species composition among the sites (mean Jaccard coefficient = 0.27), thus confirming that there is high spatial turnover of the parasitoid species.

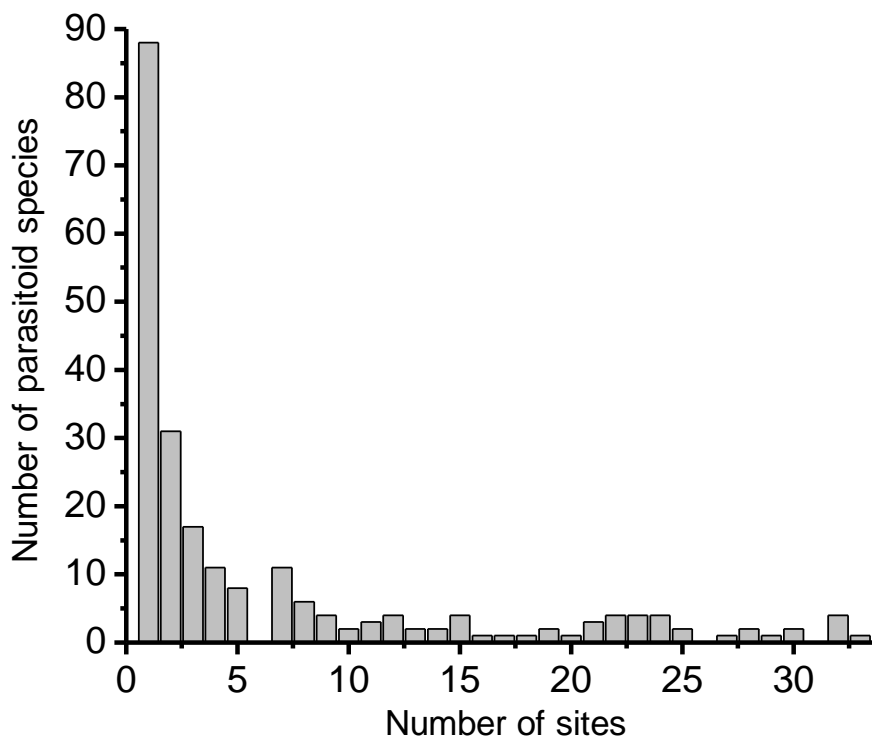


Figure 1.5: Total incidence of 192 parasitoid species associated with flower-heads of Asteraceae in 36 remnants of Cerrado in state of São Paulo, Brazil. Number of sites represents the total of remnants that the parasitoid species were recorded.

1.4. DISCUSSION

1.4.1. *Taxonomical composition*

This is the first extensive survey of Hymenoptera in flower-heads of Asteraceae in the Neotropical region. In the last two decades, different ecological and evolutionary aspects of the trophic system consisting of Asteraceae and flower-head endophages have been studied in the neotropics (LEWINSOHN, 1991; PRADO, LEWINSOHN, 2004; FONSECA et al., 2005; ALMEIDA et al., 2006; DINIZ et al.,

2010; ALMEIDA-NETO et al., 2011; PERRE et al., 2011). In the present study, we show that there is an equally rich fauna of parasitoid wasps associated with the flower-heads of Asteraceae. The parasitoid fauna associated of Asteraceae flower-heads was comprised of insects from six superfamilies, being dominated by Chalcidoidea, the largest superfamily of parasitoid wasps in the world, as well as Ichneumonoidea. This dominance by chalcidoid wasps has been found in other guilds of endophagous herbivores in the Brazilian Cerrado (URSO-GUIMARÃES et al., 2003; ARAÚJO et al., 2011), as well as in other biomes (ROTT, GODFRAY, 2000; VALLADARES, SALVO, 2001).

Among the chalcidoid families, Eulophidae was the most speciose, comprising together one third of all chalcidoid species. Species from the Eulophidae family were recorded in flower-heads of 19 genera of Asteraceae, comprising almost half of the total abundance of parasitoids. According to ARAÚJO et al., (2011), eulophids are the most abundant parasitoid family in galling hosts in the Brazilian Cerrado. Eulophids have also been shown to be a dominant parasitoid family among leaf-miners (SALVO, VALLADARES, 1998; ROTT, GODFRAY, 2000; SALVO et al., 2013).

Pteromalidae was the second most representative family of Chalcidoidea, comprising about one quarter of all sampled individuals. Because this family is one of the least studied taxonomic groups of parasitoids in the neotropics (FERNÁNDEZ; SHARKEY, 2006), the occurrence of unidentified Pteromalidae genera is common in neotropical parasitoid assemblages (e.g., SALVO, VALLADARES, 1998; LEWIS et al., 2002; SALVO et al., 2013). The pteromalid genus *Heteroschema* Gahan, 1919, was the most abundant within the Pteromalidae family, comprising 60% of all pteromalid specimens. This genus has been recorded as a parasitoid of Agromyzidae leaf-miners and Tephritidae in flower-heads of Asteraceae (GRAHAM, 1987). In this study, the morphospecies *Heteroschema* sp1 was recorded in 47 plant species from 25 genera, indicating that it is a generalist parasitoid species.

Ichneumonoidea was the second-largest superfamily recorded in the flower-heads of Asteraceae, being largely represented by Braconidae family. In all, we found 36 Ichneumonoidea (30 Braconidae and six Ichneumonidae), indicating that many lineages of this superfamily are able to exploit the rich host fauna in Asteraceae flower-heads. The braconids were, indeed, the second-richest family of parasitoid wasps

recorded in the flower-heads. Through observation of individual flower-heads, we noted that many braconids are primary parasitoids, mainly of Tephritidae (Diptera) and microlepidoptera species.

Although not abundant compared to other parasitoid groups, the superfamily Platygastroidea was third in species number (26 morphospecies). The genus *Trissolcus* (Scelionidae) was the most abundant and species-rich within this superfamily, however, according to the literature (JOHNSON 1987), its species are mostly parasitoids of Pentatomidae and a few other Heteroptera groups. In addition, many species within the subfamilies Scelioninae, Teleasinae and Telenominae are egg parasitoids of insects and (MASNER, 1993). Therefore, we suspect that these species are not associated with the typical groups of flower-head endophagous herbivores, but instead with occasional external sap-sucking insects, and even spiders. Many species of the Platygastriinae subfamily are parasitoids of Cecidomyiidae (MASNER, 1993), and this is probably the case here, because the cecidomyiids are one of the most species-rich families of herbivores associated with flower-heads of Asteraceae in the Brazilian Cerrado (ALMEIDA-NETO et al., 2011).

The superfamily Cynipoidea was less speciose than Platygastroidea, but we recorded four times more parasitoids species from the former than from the latter. All cynipoid species in flower-heads were from the subfamily Eucoilinae. These cynipoids are predominantly larval endoparasitoids of Diptera, attacking mainly Tephritidae, Agromyzidae, Anthomyiidae, and Chloropidae inside live plant tissues (BUFFINGTON, RONQUIST, 2006). The species *Nordlandiella* aff. *semirufa* (Kieffer) comprised more than one half of all Cynipoidea specimens. BUFFINGTON (2004) recorded *N.* aff. *semirufa* as a parasitoid of *Melanagromyza* spp. Hendel (Diptera: Agromyzidae) species infesting flower-heads of *Bidens pilosa* L. and *Bidens* sp. In the current study, *N.* aff. *semirufa* was recorded in 20 plant species from 12 genera.

The superfamilies Ceraphronoidea and Chrysoidea were especially scarce in our samples, with only one species found in each one, and a total of 29 and two individuals, respectively. The biology of the Ceraphronoidea is mostly unknown, but among the species with known hosts are known, there are many hyperparasitoids or primary parasitoids of Cecidomyiidae, Coleoptera, Lepidoptera, and Thysanoptera (MASNER, 1993, 2006). Thus it is likely that *Aphanogmus* sp. recorded in this study is a parasitoid of an herbivore or a parasitoid species associated with the flower-heads.

The genus of the only Chrysoidea we found, *Goniozus* sp., is known to be comprised by ectoparasitoids of immature stages of microlepidoptera (Gelechiidae, Pyralidae, and Tortricidae) (GORDH; MOCZAR, 1990). Therefore, despite the rarity of this species in our samples, it is also likely to belong to the tritrophic system comprised by Asteraceae, flower-head endophages and parasitoids.

While a few abundant species from just three families (Eulophidae, Pteromalidae and Braconidae) constituted more than half of the parasitoid individuals in our study, the majority of parasitoid wasps were represented by only one or two specimens. This highly unequal abundance distribution is common among terrestrial insects in tropical ecosystems (NOVOTNY, BASSET, 2000). However, the presence of so many singletons and doubletons raises questions about the role of rare parasitoid species in this tritrophic system. The abundant parasitoid species likely to depend on the most abundant herbivore species that feed within the flower-heads and, according to their level of host specificity; they also depend on particular Asteraceae species in some cases. On the other hand, the parasitoid species from which only a few individuals were reared can be either truly specialist species whose hosts are locally rare, or generalist parasitoid species that opportunistically parasitise herbivores in flower-heads. The occurrence of rare herbivore species in Asteraceae flower-heads alone does not explain why there were so many rare parasitoids species. The less abundant herbivores are not necessarily explored by less abundant parasitoids. Only a detailed study on the biological aspects of the parasitoids in flower-heads could elucidate the trophic pattern of rare parasitoid species.

This study also shows that most parasitoid wasps in flower-heads were found in a small number of sites and in few plant species. Host specificity is a partial explanation for the high number of parasitoid species that are spatially scarce. If a parasitoid species is a specialist that uses only rare host species or that uses only herbivore species restricted to a few rare host plants, then the parasitoid will also be geographically restricted, though it may be locally abundant.

1.4.2. *Why does parasitoid species richness vary so much among plant species?*

At first glance, the answer to this question would be that because parasitoids depend on herbivores, the more herbivore species are associated with a

given plant species, the more parasitoid species will be found on that host plant. Ultimately, this answer would also imply that the predictors of herbivore richness on plants would be basically the same for the parasitoid richness on plants. However, our findings show that the answer is more complex. Using a path model that accounted for the effect of herbivore richness, we found that plant commonness has a stronger effect explaining differences in parasitoid species richness among plant species.

A likely explanation for this result is that the species composition of parasitoids in Asteraceae flower-heads vary greatly from site to site, thus meaning that plant species accumulate parasitoid species mostly over their geographical range than through the average local richness of the herbivore insects associated with them. Plant species occurring in more sites tend to live in more diverse environmental. Consequently, if a fraction of the insect species is restricted to certain environmental conditions, the plants will be exposed to different insect faunas of both herbivores and parasitoids.

Our findings thus suggest that the accumulation of parasitoid species on plant species is mainly determined by the regional commonness of the plants rather than the number of herbivore species associated with the plants. Whether the same pattern holds true for other plant-herbivore-parasitoid systems is an open question. Because the magnitude of the among-site heterogeneity will determine the relative importance of local environmental filters to the occurrence of species, we suspect that similar patterns are likely to be found in biomes or regions characterized by high habitat heterogeneity, such as the Brazilian Cerrado.

1.5. ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to various colleagues for their valuable help with field work, and to Marina R. Braun, Sérgio Vanin, José R. Mermudes, João Semir, Roberto L. Esteves, and Mara Magenta for providing or confirming identification of insects and plants. A.R.N. was supported by CAPES Grant.

1.6. REFERENCES

- ALMEIDA, A.M., KUBOTA U., FONSECA, C.R., BRAUN, M.R., PRADO, P.I., RAIMUNDO, R.L.G., ALMEIDA-NETO, M., ANJOS, L.A., DINIZ, S., MENDONÇA, T.G., FUTADA, S.M., LEWINSOHN, T.M. Assemblages of endophagous insects on Asteraceae in São Paulo cerrados. **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 4, p. 458–468, 2006.
- ALMEIDA-NETO, M., PRADO, P.I., KUBOTA, U., BARIANI, J.M., AGUIRRE, G.H., LEWINSOHN, T.M. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado. **Plant Ecology**, v. 209, n. 1, p. 109–122, 10 2010.
- ALMEIDA-NETO, M., PRADO, P.I., LEWINSOHN, T.M. Phytophagous insect fauna tracks host plant responses to exotic grass invasion. **Oecologia**, v. 165, n. 4, p. 1051–1062, 2011.
- ANTONELLI, A., SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403–414, 2011.
- ARAÚJO, W., SANTOS, B., GOMES-KLEIN, V. Insect galls from Serra dos Pirineus, GO, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 2, p. 357–365, 2011.
- ARBUCKLE, J.L. Amos 5 (computer software) Chicago, IL Smallwaters, , 2003.
- BODE, R., KESSLER, A. Herbivore pressure on goldenrod (*Solidago altissima* L., Asteraceae): its effects on herbivore resistance and vegetative reproduction. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 795-801, 2012.
- BOUCEK, Z. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species. CAB International, Wallingford, Oxon, U.K.: Cambrian News Ltd; Aberystwyth, Wales, p. 832, 1988.
- BOUCEK, Z., DELVARE, G. On the New World Chalcididae (Hymenoptera). **Memories of the American Entomological Institute**, v. 53, p. 1–446, 1992.
- BROWN, K.S., GIFFORD, D.R. Lepidoptera in the cerrado landscape and the conservation of vegetation, soil and topographical mosaics. In: OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural*

- History of a Neotropical Savanna. New York: Columbia University Press, p. 201–217, 2002.
- BUFFING, M. Taxonomic notes on *Nordlandiella* Diaz and *Ganaspidium* Weld (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 106, p. 192–198, 2004.
- BUFFINGTON, M., RONQUIST, F. Familia Figitidae. In: Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá D.C., Colombia: Sociedad Colombiana de Entomología de Bogotá, p. 811–823, 2006.
- BURKS, B.D. A Synopsis of the genera of the family Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Transactions of the American Entomological Society**, v. 97, n. 1, p. 1–89, 1971.
- CAMARGO, A.J.A., BECKER, V.O. Saturniidae (Lepidoptera) from the Brazilian Cerrado: Composition and Biogeographic Relationships1. **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 696–705, 1999.
- DIAS, A.T.C., TRIGO, J.R., LEWINSOHN, T.M. Bottom-up effects on a plant-endophage-parasitoid system: The role of flower-head size and chemistry. **Austral Ecology**, v. 35, p. 104–115, 2010.
- DIAS, B.F.S. Cerrados: uma caracterização. In: _____ (Ed.) Alternativas de desenvolvimento dos cerrados: Manejo e conservação dos recursos naturais renováveis. 1. ed. Brasília: Fundação Pró-Natureza, p. 11–25, 1996.
- DIAZ, N., GALLARDO, F. Cynipoidea parasitoids of dung-flies in Brazil. II (Insecta: Hymenoptera). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 29, n. 3, p. 469–474, 2000.
- DINIZ, S., PRADO, P.I., LEWINSOHN, T.M. Species richness in natural and disturbed habitats: Asteraceae and flower-head insects (Tephritidae: Diptera). **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 2, p. 163–171, 2010.
- DYER, L. Tropical tritrophic interactions: Nasty hosts and ubiquitous cascades. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). Tropical forest community ecology. Oxford: Blackwell Science, p. 275–293, 2007.
- FAGUNDES, M., FERNANDES, G.W. Insect herbivores associated with *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae): responses of gall-forming and free-feeding

- insects to latitudinal variation. **Revista de Biología Tropical** 59:1419-1432, 2011.
- FERNÁNDEZ, F., SHARKEY, M.J. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Bogotá D. C.: [s.n.], p. xxx + 894 pp. 2006.
- FILGUEIRAS, T.S. Herbaceous plant communities. In: OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, p. 121–139, 2002.
- FLORES, A.F.H., PENTEADO-DIAS, A.M. Five new species of the genus *Sphelodon* (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Brazil with a key to the Neotropical species. **Revista de Biología Tropical** 59:1621-1635, 2011.
- FONSECA, C.R., PRADO, P.I., ALMEIDA-NETO, M., KUBOTA, U., LEWINSOHN, T.M. Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. **Ecological Entomology**, v. 30, n. 1, p. 36–46, fev. 2005.
- FONSECA, C.R. The silent mass extinction of insect herbivores in biodiversity hotspots. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1507–15, 2009.
- GAGNÉ, R. *The Gall Midges of the Neotropical Region*. Ithaca: Cornell University Press, p. 356, 1994.
- GAULD, I. Ichneumonidae of Costa Rica, 2. Gainesville, Florida, USA: **Memories of American Entomological Institute**. v. 3p. p 485, 1997.
- GAULD, I. Ichneumonidae of Costa Rica. 3. ed. [s.l.] **Memories of American Entomological Institute**, p. 453 pp, 2000.
- GERING, J.C., DERENNAUX, K.A., CRIST, T.O. Scale dependence of effective specialization: its analysis and implications for estimates of global insect species richness. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 1, p. 115–125, 2007.
- GIBSON, G. Parasitic wasps of the subfamily Eupelminae: classification and revision of the world genera (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). Gainesville, Florida, USA: **Memmoirs on Entomology, International**, v. 5, p. 426, 1995.

- GIBSON, G.A.P., HUBER, J.T., WOOLLEY, J.B. Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). Ottawa: National Research Council, p. 794, 1997.
- GORDH, G., MOCZAR, L. A catalog of the world Bethyridae (Hymenoptera: Aculeata). **Memories of the American Entomological Institute**, v. 46, p. 1–364, 1990.
- GRACE, J.B. Structural Equation Modeling and Natural Systems. New York: Cambridge University Press, p. 365, 2006.
- GRAHAM, M. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera. **Bulletin of the British Museum (Natural History)**, v. 55, n. 1, p. 1–394, 1987.
- GUIMARAES, J.A., GALLARDO, GALLARDO, F.E., DIAZ, N.B. Contribution to the systematic of *Odontosema* Kieffer (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). **Transactions of the American Entomological Society**, v. 131, n. 3/4, p. 457–461, 2005.
- HAWKINS, B.A., LAWTON, J.H., Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. **Nature** 326: 788-790, 1987.
- HAYAT, M. The genera of Aphelinidae (Hymenoptera) of the world. **Systematic Entomology** 8:63-102, 1983.
- KELLY, C.K., SOUTHWOOD, T.R.T. Species richness and resource availability: A phylogenetic analysis of insects associated with trees. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 96, p. 8013–8016, 1999.
- KÖPPEN, W. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica, México DF, p 478, 1948.
- LEWINSOHN, T.M. Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de compostas. PhD thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil, 1988.
- LEWINSOHN, T.M. Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study in species richness. In: PRICE, P. et al. (Eds.). Evolutionary

ecology of plant-animal interactions: tropical and temperate perspectives. New York: Wiley, p. 639, 1991.

- LEWINSOHN, T.M., NOVOTNY, V., BASSET, Y. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 597–620, 2005.
- LEWIS, O.T., MEMMOTT, J., LASALLE, J., LYAL, C.H.C., WHITEFOORD, C., GODFRAY, H.C.J. Structure of a diverse tropical forest insect–parasitoid community. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, p. 855–873, 2002.
- LIN, N., HUBER, J., LASALLE, J. The Australian genera of Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Zootaxa**, v. 1596, p. 1–111, 2007.
- LOMOLINO, M.V. Conservation biogeography. In: LOMOLINO, M.V. (Ed.). Directions in the geography of nature. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, p. 293–296, 2004.
- MACCALLUM, R.C., BROWNE, M.W., SUGAWARA, H.M. Power analysis and determination of sample size for covariance structure modeling. **Psychological Methods**, v. 1, n. 2, p. 130–149, 1996.
- MASNER, L. Superfamily Platygastroidea. In: GOULET, H., HUBER, J. (Eds.). Hymenoptera of the world: an identification guide to families. Ottawa, Canada: Research Branch, Agriculture Canada, p. 558–565, 1993.
- MASNER, L. Superfamilia Ceraphronoidea. In: FERNÁNDEZ, F., SHARKEY, M. (Eds.). Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical. Bogotá D.C.: Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, p. 785–792, 2006.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A., KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–8, 2000.
- NASCIMENTO, A.R., PENTEADO-DIAS, A.M. New species of *Chelonus* (*Microchelonus*) Szépligeti, 1908 (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) from Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 2, p. 511–515, 2011.

- NOVOTNY, V., BASSET, Y. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. **Oikos**, v. 89, n. 3, p. 564–572, 2000.
- NOYES, J. A review of the genera of Neotropical Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Bulletin of the British Museum (Natural History)**, v. 41, n. 3, p. 107–253, 1980.
- ØDEGAARD, F. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 71, n. 4, p. 583–597, 2000.
- OVRUSKI, S.M., WHARTON, R.A., RULL, J., GUILLÉN, L. *Aganaspis alujai* (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae), a new species attacking *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae) in the Neotropical region. **Florida Entomologist**, v. 90, n. 4, p. 626–634, 2007.
- PERRE, P., LOYOLA, R.D., LEWINSOHN, T.M., ALMEIDA-NETO, M. Insects on urban plants: contrasting the flower head feeding assemblages on native and exotic hosts. **Urban Ecosystems**, v. 14, n. 4, p. 711–722, 28, 2011.
- PRADO, P.I., LEWINSOHN, T.M. The fauna of Tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 104, p. 1007–1028, 2002.
- PRADO, P.I., LEWINSOHN, T.M. Compartments in insect – plant associations and their. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, p. 1168–1178, 2004.
- PREACHER, K., COFFMAN, D. Computing power and minimum sample size for RMSEA [Computer software], 2006. Disponível em: <<http://quantpsy.org/>>
- QUINLAN, J. A key to the Afrotropical genera of Eucoilidae (Hymenoptera), with a revision of certain genera. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology**, v. 52, n. 4, p. 243–366, 1986.
- REZENDE, A.V., WALTER, B.M.T., FAGG, C.W., FELFILI, J.M., JÚNIOR, M.C.S., NOQUEIRA, P.E., MENDONÇA, R.C., FILGUEIRAS, T.S., SANO, S.M., ALMEIDA, S.P., RIBEIRO, J.F. Cerrado: Ecologia e Flora. 1. ed. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, p. 876, 2008.
- ROTT, A.S., GODFRAY, H.C.J. The structure of a leafminer-parasitoid community. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, n. 2, p. 274–289, 2000.

- SALVO, A., VALLADARES, G. Taxonomic Composition of Hymenopteran Parasitoid Assemblages from Agromyzid Leaf-miners Sampled in Central Argentina. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 33, n. 2, p. 116–123, 1998.
- SALVO, A., VALLADARES, G.R., CAGNOLO, L. Parasitic assemblages on leafminers: a comparison of structure and function among host orders. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 46, n. 1, p. 11–22, 2013.
- SANDONATO, D.L., ONODY, H.C., PENTEADO-DIAS, A.M. Fauna de Campopleginae (Hymenoptera, Ichneumonidae) em hortas orgânicas em Araraquara e São Carlos, SP, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 2, p. 117 – 121, 2010.
- SHIPLEY, B. Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations, and causal inference. Oxford, UK: Oxford University Press, p. 317, 2000.
- TRIAPITSYN, S.V. A key to the Mymaridae (Hymenoptera) egg parasitoids of proconiine sharpshooters (Hemiptera: Cicadellidae) in the Nearctic region, with description of two new species of *Gonatocerus*. **Zootaxa**, v. 1203, p. 1–38, 2006.
- URSO-GUIMARÃES, M., SCARELI-SANTOS, C., BONIFÁCIO-SILVA, A. Occurrence and characterization of entomogen galls in plants from natural vegetation areas in Delfinópolis, MG, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n. 4, p. 705–715, 2003.
- VALLADARES, G., SALVO, A. Community dynamics of leafminers (Diptera: Agromyzidae) and their parasitoids (Hymenoptera) in a natural habitat from Central Argentina. **Acta Oecologica**, v. 22, p. 301–309, 2001.
- WARMING, E. Lagoa Santa, contribuição para a geografia fitobiológica. In: WARMING, E., FERRI, M. (Eds.). Lagoa Santa e a vegetação dos cerrados brasileiros. Belo Horizonte: Itatiaia, 1892. p. 1–282.
- WHARTON, R., MARSH, P., SHARKEY, M. Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera). International Society of Hymenopterists, Washington, p. 439, 1997.

ZWÖLFER, H., ROMSTÖCK-VÖLKL, M. Biotypes and the evolution of niches in phytophagous insects on Cardueae hosts. In: PRICE, P.W., LEWINSOHN, T.M., FERNANDES, G.W., BENSON, W.W. (Eds.). Plant–animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York: Wiley, p. 639, 1991.

Table 1.1: Asteraceae species from 36 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The tribes of the Asteraceae are in bolder letters followed respectively by their subtribes and genera in subsequent lines; (N = number of parasitoid reared from genera of flower-heads; R = plant species richness).

Tribe	Subtribe	Genus	R	N	
Astereae	Asterinae	<i>Conyza</i>	1	60	
		<i>Baccharis</i>	3	136	
Eupatorieae	Ageratinae	<i>Ageratum</i>	1	12	
	Ayapaninae	<i>Hoehnephytum</i>	1	14	
		<i>Heterocondylus</i>	1	542	
	Gyptidinae	<i>Trichogonia</i>	1	16	
		<i>Campuloclinium</i>	2	285	
	Mikaniinae	<i>Mikania</i>	4	3259	
	Praxelinae	<i>Praxelis</i>	2	6	
		<i>Koanophyllon</i>	1	12	
		<i>Grazielia</i>	1	40	
		<i>Chromolaena</i>	8	5668	
Gnaphalieae	Gnaphaliinae	<i>Achyrocline</i>	1	68	
Gochnatieae	Gochnatinae	<i>Gochnatia</i>	3	501	
Helenieae	Pectidinae	<i>Porophyllum</i>	2	16	
Heliantheae	Coreopsidinae	<i>Isostigma</i>	1	1	
		<i>Bidens</i>	1	199	
	Helianthinae	<i>Tithonia</i>	1	1	
		<i>Viguiera</i>	3	93	
		<i>Calea</i>	1	1	
	Melamponiinae	<i>Wulffia</i>	1	11	
		<i>Dimerostemma</i>	1	22	
	Mutisieae	Mutisiinae	<i>Chaptalia</i>	1	22
		Naussauviinae	<i>Trixis</i>	2	128
	Plucheeae	Plucheeae	<i>Pterocaulon</i>	3	54
Senecioneae	Senecioninae	<i>Emilia</i>	1	8	
		<i>Erechtites</i>	1	88	
Vernonieae	Chrestinae	<i>Chresta</i>	1	9	
	Elephantopodinae	<i>Elephantopus</i>	4	415	
		<i>Orthopappus</i>	2	567	
	Piptocarhpinae	<i>Piptocarpha</i>	1	613	
	Vernoniinae	<i>Stenocephalum</i>	2	20	
		<i>Chrysolaena</i>	1	102	
		<i>Lepidaploa</i>	4	188	
		<i>Lessingianthus</i>	5	487	
	<i>Vernonanthura</i>	5	1708		
Total			74	15372	

Table 1.2: Parasitoids wasps reared from flower-heads of the 74 Asteraceae species in 36 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The superfamilies are in bolder letters followed respectively by their families, subfamilies and genera in subsequent lines (N = individuals abundances by genera of parasitoid; R = species richness by genera of parasitoid).

Superfamily	Family	Subfamily	Genus	R	N
Ceraphronoidea	Ceraphronidae	Aphanogmus group	<i>Aphanogmus</i>	1	29
Chalcidoidea	Aphelinidae	Aphelininae	<i>Aphelinus</i>	2	76
			<i>Aphytis</i>	1	1
			<i>Centrodora</i>	1	30
	Chalcididae	Chalcidinae	<i>Brachymeria</i>	1	2
			<i>Conura</i>	6	15
			<i>Melanosmicra</i>	1	1
		Haltichellinae	<i>Notaspidium</i>	2	2
	Encyrtidae	Encyrtinae	<i>Aseirba</i>	1	1
			<i>Cirrhencyrtus</i>	1	1
			<i>Encyrtidae</i>	2	2
			<i>Hemencyrtus</i>	1	5
			<i>Metaphycus</i>	2	9
			<i>Ooencyrtus</i>	2	2
			<i>Zaomma</i>	1	5
		Tetracneminae	<i>Anagyrus</i>	3	34
	Eulophidae	Elasminae	<i>Elasmus</i>	2	5
		Entedoninae	<i>Horismenus</i>	4	2659
			<i>Miotropis</i>	1	8
			<i>Paracrias</i>	1	77
			Unidentified	1	2
		Euderinae	<i>Euderus</i>	2	47
			Unidentified	1	1
		Eulophinae	<i>Elachertus</i>	1	16
			<i>Paraonlinx</i>	1	4
		Tetrastichinae	<i>Anaprostocetus</i>	3	853
			<i>Aprostocetus</i>	7	3184
			<i>Galeopsomiya</i>	2	275
			<i>Kocaagizus</i>	1	1
			<i>Oomyzus</i>	1	17
			<i>Paragaleopsomiya</i>	1	20
			<i>Pentastichus</i>	1	4
			<i>Quadrastichus</i>	1	1
	Eupelmidae	Eupelminae	<i>Anastatus</i>	1	2
			<i>Brasema</i>	4	99
			<i>Eupelmus</i>	5	675
			<i>Omegeanastatus</i>	1	1
			Unidentified	1	1
	Eurytomidae	Eurytominae	<i>Bruchophagus</i>	1	257
			<i>Eurytoma</i>	2	59

Continue

Continuation

Superfamily	Family	Subfamily	Genus	R	N		
Chalcidoidea	Eurytomidae	Eurytominae	<i>Eurytomocharis</i>	1	71		
			<i>Phylloxeroxenus</i>	2	256		
			<i>Prodecatoma</i>	1	202		
			<i>Tenuipetiolus</i>	3	21		
			Rileynae	<i>Rileya</i>	5	9	
			Mymaridae	Mymarinae	<i>Acmopolynema</i>	1	138
					<i>Perilampus</i>	3	5
					<i>Herbertia</i>	1	2
			Perilampidae	Perilampinae	<i>Collentis</i>	1	3
					<i>Anisopteromalus</i>	1	1
	Pteromalidae	Pteromalinae	<i>Eurydinoteloides</i>	1	291		
			<i>Heteroschema</i>	3	2458		
			<i>Lycus</i>	3	742		
			<i>Mauleus</i>	1	10		
			Unidentified	3	58		
			Signiphoridae	Signiphorinae	<i>Chartocerus</i>	1	1
					<i>Thysanus</i>	1	1
			Torymidae	Toryminae	<i>Perissocentrus</i>	2	7
					<i>Podagrion</i>	1	7
					<i>Pseudotorymus</i>	1	5
	<i>Torymoides</i>	2			39		
	<i>Torymus</i>	6			150		
	<i>Zaglyptonotus</i>	1			7		
<i>Goniozus</i>	1	2					
Chrysoidea	Bethylidae	Bethylinae	<i>Agrostocynips</i>	1	119		
Cynipoidea	Figitidae	Eucoilinae	<i>Eutrias</i>	1	2		
			<i>Ganaspis</i>	5	135		
			<i>Kleydotoma</i>	1	1		
			<i>Nordlandiella</i>	2	475		
			<i>Bassus</i>	2	15		
			<i>Aphidius</i>	2	3		
Ichneumonoidea	Braconidae	Agathidinae	<i>Lysiphlebus</i>	1	1		
			Aphidiinae	<i>Blacus</i>	1	1	
				<i>Bracon</i>	5	1136	
		Blacinae	<i>Chelonus</i>	1	46		
			Braconinae	<i>Phanerotoma</i>	2	6	
		<i>Pseudophanerotoma</i>		1	1		
		<i>Heterospilus</i>		1	84		
		Cheloninae	<i>Iare</i>	1	28		
			Doryctinae	<i>Meteorus</i>	1	1	
		<i>Hormius</i>		1	2		
		<i>Macrocentrus</i>		1	3		
		Euphorinae	Hormiinae	<i>Macrocentrus</i>	1	3	
				<i>Apanteles</i>	2	4	
				<i>Apanteles</i>	2	4	

Continue

Continuation

Superfamily	Family	Subfamily	Genus	R	N		
Ichneumonoidea	Braconidae	Microgastrinae	<i>Dolichogenidea</i>	3	101		
			<i>Exoryza</i>	1	2		
			<i>Pseudapanteles</i>	1	1		
				Opiinae	<i>Opius</i>	1	3
				Rogadinae	<i>Aleiodes</i>	1	3
				Anomaloninae	<i>Ophionellus</i>	1	3
			Ichneumonidae	Anomaloninae	<i>Phaenolabrorichus</i>	1	1
				Campopleginae	<i>Casinaria</i>	1	1
					<i>Hyposoter</i>	1	3
				Cremastrinae	<i>Eutanygaster</i>	1	3
					<i>Temelucha</i>	2	35
		Platygastroidea	Platygastridae	Platygastrinae	<i>Inostemma</i>	3	7
					<i>Platygaster</i>	1	19
<i>Synopeas</i>	1				5		
Unidentified	5				25		
	Scelionidae		Scelioninae	<i>Baryconus</i>	1	1	
<i>Gryon</i>				1	6		
			Telenominae	<i>Telenomus</i>	4	14	
				<i>Trissolcus</i>	10	107	
Total				192	15372		

CAPÍTULO 2: HOW DO PLANTS AND HERBIVORES INFLUENCE THE LOCAL DIVERSITY OF PARASITIDS?

2.1. INTRODUCTION

The availability and diversity of resources have been shown to be key drivers of the local species richness of herbivores and higher trophic levels (KELLY, SOUTHWOOD, 1999). In a trophic network perspective, food resources are the main descriptors of interaction specialisation and niche overlap between species. Except for omnivores, co-occurring species from different trophic levels have no overlap in their feeding niches and therefore depend on different sets of resources. However, this does not preclude the possibility that resources from lower trophic levels have indirect cascading effects on higher trophic level groups. This study uses a tritrophic system composed of plants, herbivores and parasitoids.

Parasitoids play an important top-down role in many groups of herbivores, and often enhance the primary productivity of terrestrial ecosystems (ASKEW, SHAW, 1986; LASALLE, 1993; GOMEZ, ZAMORA, 1994). Most parasitoid species have been shown to lay their eggs on a restricted set of phylogenetically related host species of herbivorous insects (DESNEUX et al., 2009, 2012; LEPPÄNEN et al., 2013). Therefore, the greater the local diversity of host herbivores, the higher the diversity of parasitoids species tends to be. Many studies have also shown that plants might play an important role in parasitoid specialisation because parasitoids usually have to search and access their hosts inside plant organs (HAWKINS et al., 1990; BARBOSA et al., 1991; GEERVLIET et al., 1994; BAILEY et al., 2009; DIAS et al., 2010). Host plants can also act as biotic filters determining the possible interactions between parasitoids and their host insects (SPERBER et al., 2004; SÄÄKSJÄRVI et al., 2006; FRASER et al., 2007).

Besides determining the diversity of feeding niches, higher diversities of both plants and herbivores are also related to the spatial and temporal availability of resources for parasitoids (DAWAH et al., 1995; VALLADARES, SALVO, 2001; STIREMAN III, SINGER 2003; BAILEY et al., 2009; ELIZALDE, FOLGARAIT, 2010). However, the importance of plant diversity for the diversity of parasitoids

remains much less understood than the effects of their herbivorous hosts. If plants have a direct positive influence on the diversity of parasitoids, all else being constant (including herbivore species composition), an increase in plant diversity should promote an increase in parasitoid diversity. Such an effect could be explained by plant-related constraints (plant chemistry, morphology or phenology), hindering some parasitoid species from consuming all potential herbivore hosts. Consequently, such a constraint would imply an increase of feeding specialisation, decreasing the potential competition among parasitoids and increasing niche segregation.

Parasitoids of endophagous herbivores are probably more influenced by plant diversity than parasitoids of external feeders because the former have to be able to find hosts that develop concealed in plant tissues; moreover they also have to deal more intimately with plant defences.

The tritrophic system used in this study is comprised of endophagous herbivores which develop inside the flower heads of Asteraceae and the parasitoid wasps also associated with the flower heads. The study was conducted in the cerrado vegetation in the state of São Paulo, whose last remnants are under high threat (DURIGAN et al., 2007).

The Cerrado domain is the largest Neotropical savanna, covering about 2 millions km² in central Brazil (OLIVEIRA, MARQUIS, 2002). The cerrado vegetation comprises a mosaic ranging from open grasslands (called *campo limpo*) to woodland savannas (called *cerradão*; COUTINHO, 1978). Asteraceae is the second-largest plant family in the Brazilian Cerrado, with about 1,100 recorded species (SANO et al., 2008). The flower heads of Asteraceae are used as shelter and food source by endophagous insects (LEWINSOHN, 1991) from several families (specialy Coleoptera: Apionidae; Diptera: Agromyzidae, Cecydomyiidae, Tephritidae; Lepidoptera: Gelechiidae, Pterophoridae, Tortricidae, and others). There is also a rich assemblage of parasitoid wasps that explore the immature herbivores developing inside flower heads. NASCIMENTO et al. (Capítulo 1) showed that the parasitoid fauna associated with flower heads of Asteraceae in remnants of the Brazilian Cerrado is composed of at least 18 families of Hymenoptera, mostly represented by Eulophidae (Chalcidoidea) and Braconidae (Ichneumonoidea).

This study aimed to assess the relative contribution of plants and of herbivores as determinants of the local diversity of parasitoids wasps within Asteraceae

flower heads in remnants of the Brazilian Cerrado. Specifically, we intended to answer the following questions: (1) What are the relative roles of the species richness of herbivores and plants as determinants of the local species richness of parasitoid wasps of endophagous insects? (2) How does the phylogenetic distinctness of plants and herbivores influence the species richness and phylogenetic distinctness of parasitoid wasps?

If plants play a more important role as determinants of parasitoid diversity than herbivores, we should find a positive effect of plant diversity on parasitoid diversity which is not mediated by the variation in herbivore species diversity. Regarding the effect of plant phylogenetic distinctness on parasitoid species diversity, it could result from phylogenetically structured plant traits restricting the use of associated herbivores. If there is a phylogenetically structured plant-related barrier, then we predict an effect of plant phylogenetic distinctness on parasitoid diversity that is not mediated either by herbivore species richness or by the phylogenetic distinctness of herbivores.

2.2. METHODS

2.2.1. Study area and sampling design

The samplings of Asteraceae, flower head herbivores and parasitoid wasps were conducted in 18 cerrado remnants (Table 2.1) located at the southern limit of the Brazilian Cerrado in São Paulo State. The regional climate shows marked seasonality with rainy summers and dry winters, classified as Cwa according to KÖPPEN's (1948) system. The region is mostly characterised by generally poor, acid, well-drained, and deep soils with high levels of exchangeable aluminum (RUGGIERO et al., 2002). There is a gradient of soil fertility within the set of cerrado remnants and this has a strong effect on herbaceous plants, mainly because the canopy structure inhibits the solar incidence, thereby limiting the development of herbaceous species (FONSECA et al., 2005). Thus most Asteraceae species are herbaceous and they develop better in open environments. In order to reduce the possible disturbance-related effects related to human land use, only cerrado remnants within the cerrado stricto sensu

were used. This kind of vegetation is dominated by shrubs and small trees interspaced by a layer of herbaceous plants that includes many species of Asteraceae.

All data analysed here resulted from two study projects, which used similar sampling methodologies (FONSECA et al., 2005; ALMEIDA-NETO et al., 2011). The samples were undertaken from April to May 2000 and 2001, a major reproductive period for the largest tribes of Asteraceae in the region (Eupatorieae and Vernonieae) within a time window of 45 days. The species richness of Asteraceae was determined by the sampling of 15 transects of 5m x 30m randomly placed within the areas. For each species of Asteraceae, approximately 500ml (FONSECA et al., 2005) or 80ml (ALMEIDA-NETO et al., 2011) of flower heads were sampled in each cerrado remnant. Although there were some differences in sampling effort between the two original studies, it is unlikely that such differences would have an important effect here because these differences were taken into account in the statistical analyses (see Data analysis). The present study used data from nine cerrado remnants sampled in FONSECA et al. (2005) and the other nine cerrado remnants from ALMEIDA-NETO et al. (2011).

In the laboratory, sampled flower heads were kept in plastic containers covered with mesh lids for at least 2 months. The emergence of adult insects was checked once or twice weekly. After the period of emergence of insects, all flower heads of Asteraceae contained within each plastic container were dried and weighted as a measure of sample effort. Both FONSECA et al. (2005) and ALMEIDA-NETO et al. (2011) found a strong positive correlation between the number of sampled flower heads per plant species, the local density of the Asteraceae populations and the mean number of flower heads per individual plant (Pearson's correlation coefficients > 0.85 and $P < 0.001$ for the all correlations).

Most host plants and herbivore insects could be identified at the species level (see FONSECA et al., 2005; ALMEIDA-NETO et al., 2010). Regarding the parasitoid wasps, they were mostly identified to the genus or subfamily level and then sorted into operational taxonomic units. Herbivores from the families Cecidomyiidae (Diptera) and Apionidae (Coleoptera) were not included in the analysis, because they were identified to the genus level and then separated into morphospecies in only one of the two above-cited original studies (ALMEIDA-NETO et al., 2011). Approximately

95% of parasitoid wasps were identified at the genus level with few (10 morphospecies) identified at the subfamily level (Nascimento et al. Capítulo 1).

2.2.2. Data analysis

The phylogenetic distinctness was calculated for each one of the three trophic levels using the average taxonomic distinctness (AvTD) as a surrogate measure (WARWICK, CLARKE, 1995; CLARKE, WARWICK, 2001). AvTD is calculated by summing the path lengths through a taxonomic tree connecting every pair of species in the list, and dividing by the number of paths (CLARKE et al., 1998; CLARKE, WARWICK, 2001).

Two path analyses (GRACE, 2006) were performed to examine the extent to which plants and herbivores influence parasitoid species richness and the AvTD of parasitoids (Figure 2.1). These analyses allowed us to factor out the direct effect of plants on parasitoids, as well as the indirect effect mediated by the herbivores. The path models differed only by the response variable investigated: parasitoid species richness in the first model and the AvTD of parasitoids in the second. Specifically, the path models were designed to evaluate how parasitoid species richness and the AvTD of parasitoids are potentially influenced by sampling effort, species richness of plants and herbivores, and the AvTD of plants and herbivores. The total log-transformed dry weight of sampled flower heads at each site was used as a measure of sampling effort. Because a standard volume of flower heads per plant species was sampled at each site, the number of Asteraceae species certainly determines the total weight of sampled flower heads, thus this total was used as the explanatory variable. AvTD is an average measure of pairwise distances that is independent of species richness (CLARKE et al., 1998) so species richness could be included in models.

Model fit was assessed through the chi-squared test and by examining the Tucker-Lewis Fit Index (TLI), the Comparative Fit Index (CFI), and the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA). We used the approach introduced by MACCALLUM et al. (1996) to check the statistical power of the path models. Statistical power was calculated using RMSEA through the R code developed by PREACHER, COFFMAN (2006). Normality was checked using Mardia's test, and outliers were inspected using the Mahalanobis distance. AvTD was calculated through

the software PRIMER 5.0 software (PRIMER-E, 2000) and path analyses were performed via AMOS 5.0 software (ARBUCKLE, 2003).

2.3. RESULTS

A total of 7,286 individuals of parasitoid wasps were reared from 61 Asteraceae species (see Table 2.1) from which 67 species of herbivores from 29 genera and seven families were recorded (Table 2.2). The parasitoids were sorted into 147 morphospecies, comprising 100 genera, 42 subfamilies, 18 families, and six superfamilies (Table 2.3). Most parasitoids belong to the Chalcidoidea (61% of the total), with Eulophidae (22 species), Eupelmidae (12 species) and Pteromalidae (11 species) together accounting for 50% of the Chalcidoidea species. Ichneumonoidea was the second richest superfamily of parasitoid wasps (27 species), and was mostly represented by the family Braconidae (21 species). The mean species richness of parasitoids per site (34 ± 12.5 standard deviation [SD]) was approximately three times higher than the mean species richness of Asteraceae (11.3 species ± 3.9 SD) and about twice the mean species richness of herbivorous insects (16.2 species ± 5.4 SD).

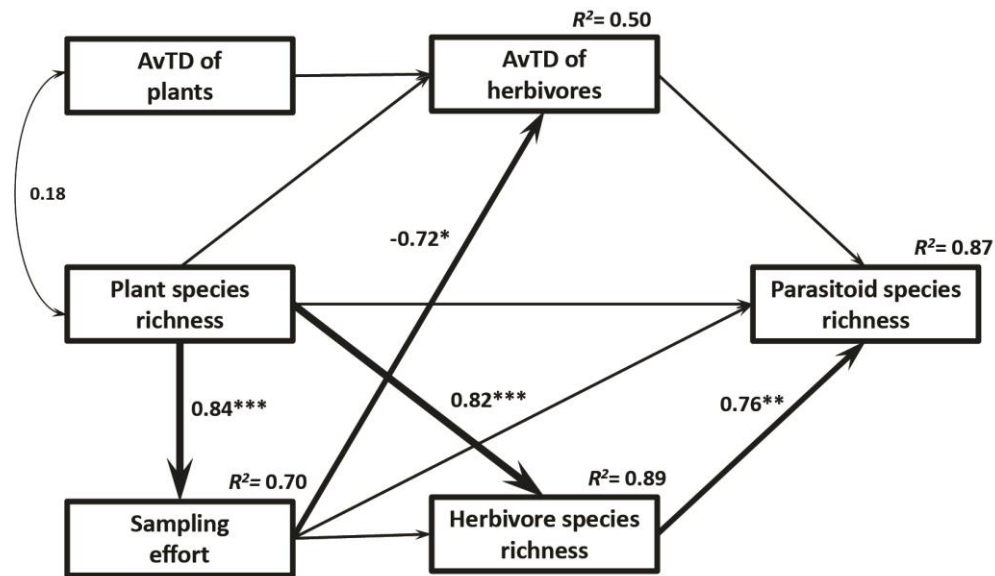
Overall, there was a good fit between the path models and the observed data for both for the model with parasitoid species richness ($\chi^2 = 2.9$, $P = 0.566$; CFI = 1.000; TLI = 1.043; RMSEA < 0.001, P-value for the test of closeness of fit = 0.587; statistical power = 0.990) and the model with AvTD of parasitoids as final response variable ($\chi^2 = 2.7$, $P = 0.600$; CFI = 1.000; TLI = 1.058; RMSEA < 0.001, P-value for the test of closeness of fit = 0.620; statistical power = 0.978) as response variables. The path model explained 87% of the variation in the species richness of parasitoids, with herbivore species richness as the only significant causal variable (Fig. 2.1a, Table 2.2). In this model, plant richness had only an indirect positive effect on parasitoid species richness, by way of herbivore richness. However, there was no effect of AvTD of plants on parasitoid species richness. The lack of a direct effect of host plant richness on parasitoid species richness (i.e. an effect not mediated by herbivore species richness) indicates that rate of increase in herbivore species richness with the increase in host-plant richness is similar to the rate of increase in parasitoid richness as a function of host plant richness. A comparison of the regression slopes of the two regressions confirmed this prediction by showing no significant difference between the regression

slopes of herbivore richness (regression coefficient: 0.909) and parasitoid richness as linear functions of host plant richness (Fig. 2.2; t-test: -0.8740; P=0.388).

The AvTD of parasitoids was also largely explained by the path model, but in contrast with parasitoid species richness, we found significant positive effects of both plant species richness and the AvTD of herbivores on the average taxonomic distinctness of parasitoids (Fig. 2.1b, Table 3.2).

Sampling effort (log dry weight of flower heads), showed an unexpected significant negative effect on the AvTD of parasitoids, which followed on a similar negative effect on the AvTD of herbivores. This effect was identical in the path models for parasitoid richness and parasitoid AvTD, because the pertinent variables, sampling effort and herbivore AvTD were the same in both models.

(a)



(b)

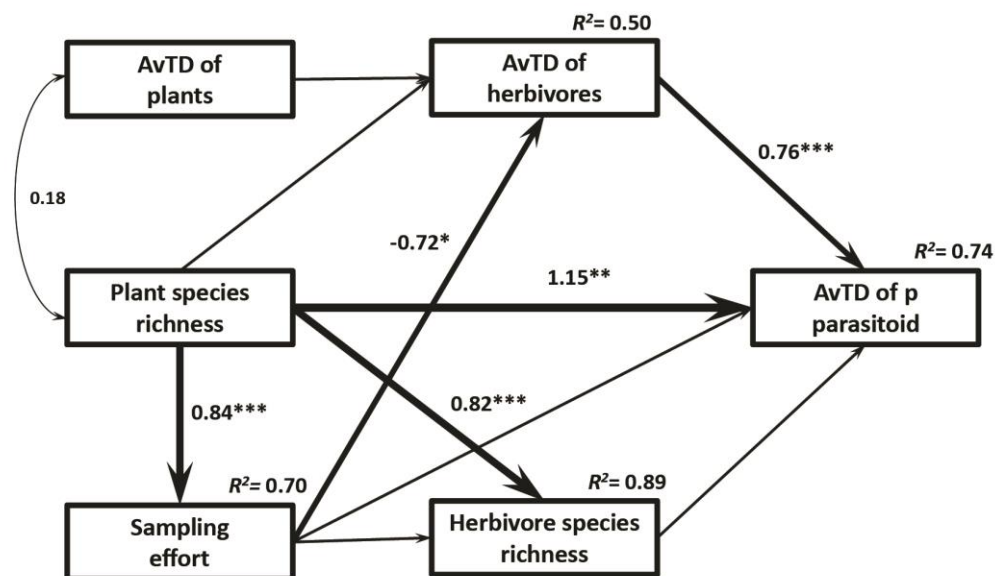


Figure 2.1: Path models for (a) parasitoid species richness and (b) the average taxonomic distinctness (AvTD) of parasitoids richness explained by plant species richness, AvTD of plants, herbivores species richness, AvTD of herbivores and sampling effort (dry weight of sampled flower heads - log-transformed), host plant richness, host plant taxonomic level, herbivore taxonomic level, and proportion of exotic host plants. Numbers associated with paths between variables are path coefficients presented as standardized values (scaled by the standard deviations of the variables). Continuous arrows represent significant effects (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$). Dashed arrow: $P > 0.05$ (n.s.).

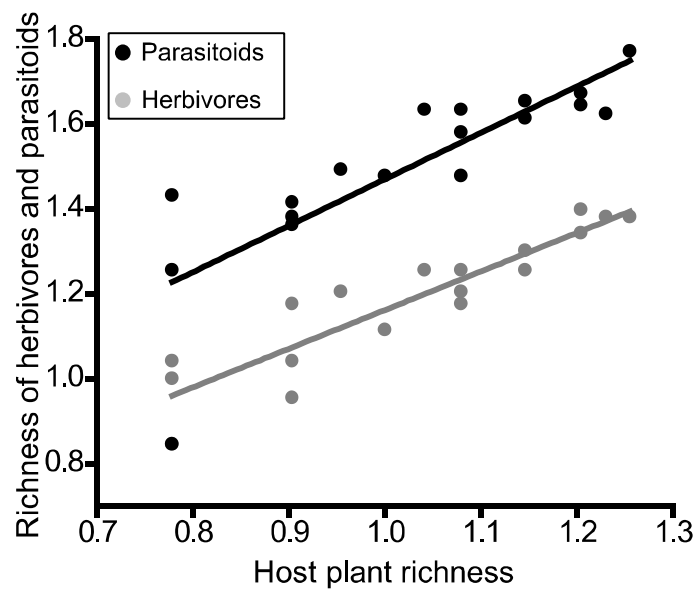


Figure 2.2: Linear relationships between host plant richness and herbivore richness (solid gray circles and gray line) and between host plant richness and parasitoid richness (solid black circles and black line). All variables are log-transformed. Host plant species richness explained 83.1% and 68.5% of the variation in herbivore species richness ($F = 82.8$; $p < 0.0001$) and parasitoid species richness ($F = 34.7$; $p < 0.0001$), respectively.

2.4. DISCUSSION

Using a tritrophic system composed of Asteraceae, endophagous herbivores associated with flower heads and the parasitoid wasps, this study showed that the species richness of host plants have only an indirect positive effect on parasitoid species richness which is mediated by herbivore species richness. We also find that the rate of increase in herbivore species richness with the increase in host-plant richness is similar to the rate of increase of plant and parasitoid richness. The strong positive effect of herbivore richness on parasitoid richness has been reported by many independent studies (HADDAD et al., 2001; TYLIANAKIS et al., 2006; ELIZALDE, FOLGARAIT, 2010; SCHERBER et al., 2010), in accordance with the widely supported ecological generalization that a greater variety of resources supports a greater diversity of consume (HUTCHINSON, 1959; HUNTER; PRICE, 1992).

Some studies have shown that plant richness plays a major role in determining parasitoid species richness (SPERBER et al., 2004; SÄÄKSJÄRVI et al., 2006), but in these cases the parasitoid assemblage have not been sampled directly from

plants. A singular feature of the present study is that the sampled plants are all hosts of a well-defined guild of herbivorous insects and the parasitoids were reared from the herbivores' host plants. These parasitoids have to be able to find hosts whose development occurs inside flower heads, which are less apparent for the parasitoids compared to external plant-feeders. The assessment of plant species richness in standardized samples allowed us to construct a model that integrates existing interactions between plants, herbivores and parasitoids, which are key drivers of functional processes in most terrestrial ecosystems.

This study also evaluated how the species richness and the taxonomic distinctness of plants and herbivores influence the average level of taxonomic distance between the parasitoid species (AvTD), a surrogate for the phylogenetic diversity of the parasitoid assemblages. We found that the greater the species richness of host-plants, the greater the taxonomic distinctness of the parasitoid assemblages, as shown by the positive direct effect of plant species richness on the AvTD of parasitoids. Although the AvTD of herbivores also had a positive effect on the AvTD of parasitoids, the positive effect of plant richness was not mediated either by herbivore species richness or by the AvTD of herbivores. A possible explanation for this effect is that the likelihood of the same herbivore species being used by parasitoids from different higher-level taxa increases if the herbivore occurs on different plant species.

Studies regarding coevolutionary processes involving tritrophic interactions of plants, herbivores and parasitoids are still relatively recent and are not yet conclusive (LOPEZ-VAAMONDE et al., 2003; IVES, GODFRAY, 2006; DESNEUX et al., 2009, 2012; LEPPÄNEN et al., 2013). Both host herbivores and their host plants have morphological, phenological and defence-related traits that act together as constraints to parasitoids, thereby making it theoretically costly for a single parasitoid species to consume a generalist herbivore concealed on different hosts, or many distinct herbivore hosts on a single host plant species. If plant features govern parasitoid seeking and oviposition behaviour (VINSON, 1976), one would expect plant taxonomic distinctness rather than plant richness to be coupled more strongly to parasitoid distinctness, like we found. Studies of tritrophic systems composed by leaf-miners and their host plants and parasitoids have revealed a strong phylogenetic signal in the occurrence on the herbivores' host plants (IVES, GODFRAY, 2006; LEPPÄNEN et al., 2013). LEPPÄNEN et al. (2013), for instance, found evidence of host-parasitoid conspeciation,

in which the plants there is a stronger phylogenetic association between plants and parasitoids than between leaf-miners and parasitoids.

An implication of our findings is that the local extinction of plant species promotes not only the loss in parasitoid species richness, but also a decrease in phylogenetic diversity of parasitoids. However, while reductions in the parasitoid species richness as a consequence of plant decrease seem to occur at the same proportion, the effect of plant species loss is likely leading to a faster decrease in parasitoid phylogenetic diversity. The further consequences of these cascade effects in other species groups as well as in ecosystem function and services remain unclear.

2.5. ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to various colleagues for their valuable help with field work, and to Marina R. Braun, Sérgio Vanin, José R. Mermudes, João Semir, Roberto L. Esteves, and Mara Magenta for providing or confirming identification of insects and plants. A.R.N. was supported by CAPES Grant.

2.6. REFERENCES

- ALMEIDA, A.M., KUBOTA U., FONSECA, C.R., BRAUN, M.R., PRADO, P.I., RAIMUNDO, R.L.G., ALMEIDA-NETO, M., ANJOS, L.A., DINIZ, S., MENDONÇA, T.G., FUTADA, S.M., LEWINSOHN, T.M. Assemblages of endophagous insects on Asteraceae in São Paulo cerrados. *Neotropical Entomology*, v. 35, n. 4, p. 458–468, 2006.
- ALMEIDA-NETO, M., PRADO, P.I., KUBOTA, U., BARIANI, J.M., AGUIRRE, G.H., LEWINSOHN, T.M. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado. *Plant Ecology*, v. 209, n. 1, p. 109–122, 10 2010.
- ALMEIDA-NETO, M.; PRADO, P. I. P.; LEWINSOHN, T. M. Phytophagous insect fauna tracks host plant responses to exotic grass invasion. ***Oecologia***, v. 165, n. 4, p. 1051–1062, 2011.
- ARBUCKLE, J. L. Amos 5 (computer software)Chicago, ILSmallwaters, 2003.
- ASKEW, R. R., SHAW, M. R. Parasitoid communities: their size, structure and development. In: WAAGE, J., GREATHEAD, D. (Eds.). *Insect Parasitoids*, 13th Symposium of Royal Entomological Society of London. London: now Elsevier: Academic Press, p. 225–264, 1986.
- BAILEY, R., SCHÖNROGGE, K., COOK, J.M., MELIKA, G., CSÓKA, G., THURÓCZY, C., STONE, G.N. Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities. ***PLoS biology***, v. 7, n. 8, p. e1000179, 2009.
- BARBOSA, P., GROSS, P., KEMPER, J. Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. ***Ecology***, v. 72, n. 5, p. 1567–1575, 1991.
- CLARKE, K.R., WARWICK, R.M., PIENKOWSKI, M.W., WATKINSON, A.R. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. ***Journal of Applied Ecology***, v. 35, p. 523–531, 1998.
- CLARKE, K., WARWICK, R. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. ***Marine Ecology Progress Series***, v. 216, p. 265–278, 2001.

- COUTINHO, L. O conceito de cerrado. **Revista brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17–23, 1978.
- DAWAH, H.A., HAWKINS, B.A., CLARIDGE, M.F. Structure of the parasitoid communities of grass-feeding chalcid wasps. **Journal of Animal Ecology**, v. 64, p. 708–720, 1995.
- DESNEUX, N., BARTA, R.J., HOELMER, K.A., HOPPER, K.R., HEIMPEL, G.E. Multifaceted determinants of host specificity in an aphid parasitoid. **Oecologia**, v. 160, n. 2, p. 387–98, 2009.
- DESNEUX, N., BLAHNIK, R., DELEBECQUE, C.J., HEIMPEL, G.E. Host phylogeny and specialisation in parasitoids. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 453–60, 2012.
- DIAS, A. T. C., TRIGO, J. R., LEWINSOHN, T. M. Bottom-up effects on a plant-endophyte-parasitoid system: The role of flower-head size and chemistry. **Austral Ecology**, v. 35, p. 104–115, 2010.
- DURIGAN, G., SIQUEIRA, M.F., FRANCO, G.A.D.C. Threats to the Cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. **Scientia Agricola**, 64, 355-363, 2007.
- ELIZALDE, L., FOLGARAIT, P.J. Host diversity and environmental variables as determinants of the species richness of the parasitoids of leaf-cutting ants. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 12, p. 2305–2316, 2010.
- FONSECA, C.R., PRADO, P.I., ALMEIDA-NETO, M., KUBOTA, U., LEWINSOHN, T.M. Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. **Ecological Entomology**, v. 30, n. 1, p. 36–46, 2005.
- FRASER, S.E.M., DYTHAM, C., MAYHEW, P.J. Determinants of parasitoid abundance and diversity in woodland habitats. **Journal of Applied Ecology**, v. 44, n. 2, p. 352–361, 2007.
- GEERVLIET, J.B.F., VET, L.E.M., DICKE, M. Volatiles from damaged plants as major cues in long-range host-searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 73, n. 3, p. 289–297, 1994.
- GOMEZ, J., ZAMORA, R. Top-down effects in a tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. **Ecology**, v. 75, n. 4, p. 1023–1030, 1994.

- GRACE, J.B. *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. New York: Cambridge University Press, p. 365, 2006.
- HADDAD, N.M., TILMAN, D., HAARSTAD, J., RITCHIE, M., KNOPS, J.M. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. **The American Naturalist**, v. 158, n. 1, p. 17–35, 2001.
- HAWKINS, B., ASKEW, R., SHAW, M. Influences of host feeding-niche and foodplant type on generalist and specialist parasitoids. **Ecological Entomology**, v. 15, p. 275–280, 1990.
- HUNTER, M., PRICE, P. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 724 – 732, 1992.
- HUTCHINSON, G. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, v. 93, p. 145 – 159, 1959.
- IVES, A.R., GODFRAY, H.C.J. Phylogenetic analysis of trophic associations. **The American Naturalist**, v. 168, n. 1, p. E1–14, 2006.
- KELLY, C.K., SOUTHWOOD, T.R.T. Species richness and resource availability: A phylogenetic analysis of insects associated with trees. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 96, p. 8013–8016, 1999.
- KOEPPEN, W. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico (Mexico). Fondo de Cultura Economica, 1948. p. p 478
- LASALLE, J. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity. In: LASALLE, J., GAULD, I. D. (Eds.). *Hymenoptera and Biodiversity*. [s.l: s.n.]. p. 197–215. 1993
- LEPPÄNEN, S. A. et al. Ecological versus phylogenetic determinants of trophic associations in a plant-leafminer-parasitoid food web. *Evolution; international journal of organic evolution*, v. 67, n. 5, p. 1493–502, 2013.
- LEWINSOHN, T. Insects in flower heads of asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study in species richness. In: PRICE, P. et al. (Eds.). *Evolutionary ecology of plant-animal interactions: tropical and temperate perspectives*. New York: Wiley, p. 639, 1991.

- LOPEZ-VAAMONDE, C., GODFRAY, H.C.J., COOK, J.M. Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths. **Evolution**, v. 57, n. 8, p. 1804–21, 2003.
- MACCALLUM, R.C., BROWNE, M.W., SUGAWARA, H.M. Power analysis and determination of sample size for covariance structure modeling. **Psychological Methods**, v. 1, n. 2, p. 130–149, 1996.
- NASCIMENTO, A.R., et al. Parasitoid wasps in flower heads of Asteraceae in the Brazilian Cerrado: taxonomic characterization and determinants of diversity. *Neotropical Entomology*, (*in review*).
- OLIVEIRA, P.S., MARQUIS, R.J. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. New York: Columbia University Press, p. VII-398, 2002
- PREACHER, K., COFFMAN, D. Computing power and minimum sample size for RMSEA [Computer software], 2006. Disponível em: <<http://quantpsy.org/>>
- PRIMER-E. Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research Plymouth Plymouth Marine Laboratory, , 2000.
- RUGGIERO, P.G.C., BATALHA, M.A., PIVELLO, V.R., MEIRELLES, S.T. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 160, p. 1–16, 2002.
- SÄÄKSJÄRVI, I.E., RUOKOLAINEN, K., TUOMISTO, H., HAATAJA, S., FINE, P.V.A., CÁRDENAS, G., MESONES, I., VARGAS, V. Comparing composition and diversity of parasitoid wasps and plants in an Amazonian rain-forest mosaic a Amazonian rain-forest mosaic. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 167–176, 2006.
- SCHERBER, C., EISENHAUER, N., WEISSER, W.W., SCHMID, B., VOIGT, W., FISCHER, M. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. **Nature**, v. 468, n. 7323, p. 553–6, 25 nov. 2010.
- SPERBER, C.F., NAKAYAMA, K., VALVERDE, M.J., NEVES, F.S. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, p. 241–251, 2004.

- STIREMAN III, J., SINGER, M. Determinants of parasitoid-host associations: insights from a natural tachinid-lepidopteran community. **Ecology**, v. 84, n. 2, p. 296–310, 2003.
- TYLIANAKIS, J.M., TSCHARNTKE, T., KLEIN, A.M. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid host interactions across a tropical habitat gradient. **Ecology**, v. 87, n. 12, p. 3047–3057, 2006.
- VALLADARES, G., SALVO, A. Community dynamics of leafminers (Diptera: Agromyzidae) and their parasitoids (Hymenoptera) in a natural habitat from Central Argentina. **Acta Oecologica**, v. 22, p. 301–309, 2001.
- WARWICK, R., CLARKE, K. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, v. 129, p. 301–305, 1995.

Table 2.1: Species richness and average taxonomic distinct (AvTD) of endophagous herbivores and their parasitoids reared from Asteracea's species from 18 Cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil.

Site code	Plant richness	AvTD of plants	Herbivore richness	AvTD of herbivores	Parasitoid richness	AvTD of parasitoids
Site 01	12	79.09	16	75.37	30	84.64
Site 02	6	82.67	11	84.24	27	83.02
Site 03	11	85.09	18	71.93	43	83.68
Site 04	6	81.33	7	80.36	7	81.90
Site 05	14	76.92	20	81.46	45	87.58
Site 06	6	85.33	10	74.55	18	78.56
Site 07	14	81.10	18	82.63	41	86.12
Site 08	8	72.14	11	80.56	23	85.77
Site 09	8	87.86	9	85.19	24	86.52
Site 10	17	86.38	24	66.00	42	82.39
Site 11	8	82.12	15	78.89	26	82.28
Site 12	12	83.74	15	74.60	38	86.83
Site 13	18	82.42	24	74.15	59	86.99
Site 14	9	80.73	16	72.50	31	81.63
Site 15	10	81.54	13	74.15	30	83.59
Site 16	16	85.22	22	73.67	44	87.84
Site 17	16	86.15	25	70.67	47	85.07
Site 18	12	83.39	18	74.62	43	85.27

Table 2.2: Asteraceae sampled in 18 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The tribes are in bolder letters followed respectively by their, subtribes and genera in subsequent lines.

Tribe	Subtribe	Genus	Species
Eclipdinae	Astereae	<i>Baccharis</i>	<i>Baccharis coridifolia</i> <i>Baccharis dracunculifolia</i>
		<i>Conyza</i>	<i>Conyza canadensis</i>
Gochnatinae	Gochnatieae	<i>Gochnatia</i>	<i>Gochnatia pulchra</i>
	Helenieae	<i>Porophyllum</i>	<i>Porophyllum ruderales</i>
	Heliantheae	<i>Austroeupatorium</i>	<i>Austroeupatorium inulaefolium</i>
		<i>Bidens</i>	<i>Bidens gardneri</i>
		<i>Calea</i>	<i>Calea verticillata</i>
		<i>Dimerostemma</i>	<i>Dimerostemma rotundifolium</i>
		<i>Viguiera</i>	<i>Viguiera arenaria</i> <i>Viguiera robusta</i>
		<i>Wulffia</i>	<i>Wulffia stenoglossa</i>
Mikaniinae	Mutisieae	<i>Chaptalia</i>	<i>Chaptalia integerrima</i>
		<i>Trixis</i>	<i>Trixis verbasciformis</i>
Plucheeae	Plucheeae	<i>Pluchea</i>	<i>Pluchea sagittalis</i>
		<i>Pterocaulon</i>	<i>Pterocaulon rugosum</i>
Senecioninae	Eupatorieae	<i>Campuloclinium</i>	<i>Campuloclinium chlorolepis</i> <i>Campuloclinium hirsutum</i>
		<i>Chromolaena</i>	<i>Chromolaena chaseae</i> <i>Chromolaena horminoides</i> <i>Chromolaena laevigata</i> <i>Chromolaena odorata</i> <i>Chromolaena pedunculosa</i> <i>Chromolaena pungens</i> <i>Chromolaena squalida</i> <i>Chromolaena subvelutina</i> <i>Chromolaena verbenacea</i>
		<i>Mikania</i>	<i>Mikania cordifolia</i>
		<i>Praxelis</i>	<i>Praxelis clematidea</i>
		<i>Trichogonia</i>	<i>Trichogonia salviaefolia</i>
Vernoniinae	Gnaphalieae	<i>Achyrocline</i>	<i>Achyrocline satureioides</i>
	Vernonieae	<i>Elephantopus</i>	<i>Elephantopus biflorus</i> <i>Elephantopus mollis</i>
		<i>Lepidaploa</i>	<i>Lepidaploa canescens</i> <i>Lepidaploa rufogrisea</i> <i>Lepidaploa salzmännii</i>
		<i>Lessingianthus</i>	<i>Lessingianthus bardanoides</i> <i>Lessingianthus buddleiifolius</i>
		<i>Orthopappus</i>	<i>Orthopappus angustifolius</i> <i>Orthopappus sp.02</i>
		<i>Piptocarpha</i>	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>

Continue

Continuation

Tribe	Subtribe	Genus	Species
Vernoniinae	Vernonieae	<i>Stenocephalum</i>	<i>Stenocephalum apiculatum</i>
			<i>Stenocephalum megapotamicum</i>
		<i>Vernonanthura</i>	<i>Vernonanthura membranacea</i>
			<i>Vernonanthura phosphorica</i>

Table 2.3: Endophagous herbivores reared from flower-heads of the 74 Asteraceae species in 18 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The orders of insects are in bolder letters followed respectively by their superfamilies ,families, subfamilies and genera in subsequent lines

Order	Superfamily	Family	Subfamily	Genus	Species						
Diptera	Opomyzoidea	Agromyzidae	Agromyzinae	<i>Melanagromyza</i>	<i>Melanagromyza bidentis</i>						
					<i>Melanagromyza floris</i>						
					<i>Melanagromyza indet.</i>						
					<i>Melanagromyza minima</i>						
					<i>Melanagromyza neotropica</i>						
					<i>Melanagromyza</i> sp. 3						
					<i>Melanagromyza</i> sp.1						
					<i>Melanagromyza</i> sp.2						
					<i>Melanagromyza</i> sp.3						
					<i>Melanagromyza</i> sp.5						
					Tephritoidea	Tephritidae	Oedaspidinae	<i>Cecidochares</i>	<i>Cecidochares connexa</i>		
									<i>Cecidochares fluminensis</i>		
									<i>Cecidochares</i> sp.E		
									Tephritinae	<i>Caenoriata</i>	<i>Caenoriata pertinax</i>
										<i>Dictyotrypeta</i>	<i>Dictyotrypeta</i> sp.6
		<i>Dictyotrypeta</i> sp.Nova									
	<i>Dioxyna</i>	<i>Dioxyna chilensis</i>									
		<i>Dioxyna thomae</i>									
	<i>Dyseuaresta</i>	<i>Dyseuaresta</i> sp.B									
		<i>Euarestoides</i>	<i>Euarestoides</i> sp.1								
			<i>Euarestoides</i> sp.5								
		<i>Neomyopites</i>	<i>Neomyopites paulensis</i>								
		<i>Paroxyna</i>	<i>Paroxyna</i> sp.1								
		<i>Tetreuaresta</i>	<i>Tetreuaresta</i> aff. <i>obscuriventris</i>								
			<i>Tetreuaresta</i> sp.1								
			<i>Tetreuaresta</i> sp.2								
		<i>Trupanea</i>	<i>Trupanea</i> sp.10								
			<i>Trupanea</i> sp.5								
			<i>Trupanea</i> sp.PD3								
		<i>Xanthaciura</i>	<i>Xanthaciura biocellata</i>								
			<i>Xanthaciura chrysur</i>								
		<i>Xanthaciura insecta</i>									
		<i>Xanthaciura itirapinensis</i>									

Continue

Continuation

Order	Superfamily	Family	Subfamily	Genus	Species				
Diptera	Tephritoidea	Tephritidae	Trypetinae	<i>Xanthaciura</i>	<i>Xanthaciura mallochi</i> <i>Xanthaciura quadrisetosa</i>				
				<i>Tomoplagia</i>	<i>Tomoplagia achromoptera</i> <i>Tomoplagia aff.fiebrigi</i> <i>Tomoplagia costalimai</i> <i>Tomoplagia incompleta</i> <i>Tomoplagia minuta</i> <i>Tomoplagia reimoseri</i> <i>Tomoplagia rupestris</i> <i>Tomoplagia</i> sp.1 <i>Tomoplagia</i> sp.3 <i>Tomoplagia trivittata</i>				
				Lepidoptera	Gelechioidea	Blastobasidae	Blastobasidae	<i>Blastobasidae</i>	<i>Blastobasidae</i> sp.3 <i>Blastobasidae</i> sp.4
							Gelechiidae	Agonoxenidae	<i>Recurvaria</i>
				Pterophoroidea	Pterophoridae	Pterophorinae	Gelechiinae	Gelechiinae	Gelechiinae sp.A
							<i>Adaina</i>	<i>Adaina bipunctata</i> <i>Adaina fuscahodias</i>	
				Pyraloidea	Pyralidae	Phycitinae	<i>Lioptilodes</i>	<i>Lioptilodes parvus</i>	
							Phycitinae	Phycitinae sp.5	
							<i>Rotruda</i> <i>Unadilla</i>	<i>Rotruda</i> sp.1 <i>Unadilla erronella</i>	
				Tortricoidea	Tortricidae	Tortricidae	Pyralidae	Pyralidae	Pyralidae indet.
							Olethreutinae	<i>Epinotia</i>	<i>Epinotia</i> sp.1
							Tortricidae	Tortricidae	Tortricidae indet.
							Tortricinae	<i>Argyrotaenia</i>	<i>Argyrotaenia</i> sp.A
							Cochylini	Cochylini	Cochylini sp.A Cochylini sp.F Cochylini sp.G
							<i>Cochylis</i>	<i>Cochylis</i> cf. <i>sagittigera</i>	
							<i>Phalonidia</i>	<i>Phalonidia squalida</i> <i>Phalonidia unguifera</i>	
				<i>Platphalonidia</i>	<i>Platphalonidia fusifera</i>				

Tabela 2.4: Parasitoids of endophagous herbivores reared from flower-heads of the 74 Asteraceae species in 18 cerrado remnants of the São Paulo State, Brazil. The superfamilies of Hymenoptera are in bolder letters followed respectively by their superfamilies, families, subfamilies and genera in subsequent lines

Superfamily	Family	Subfamily	Genus	Species
Ceraphronoidea	Ceraphronidae	Aphanogmus group	<i>Aphanogmus</i>	<i>Aphanogmus</i> sp.1
Chalcidoidea	Aphelinidae	Aphelininae	<i>Aphelinus</i>	<i>A. (Aphelinus)</i> sp.1 <i>A. (Aphelinus)</i> sp.2
			<i>Centrodora</i>	<i>Centrodora</i> sp.1
	Chalcididae	Chalcidinae	<i>Brachymeria</i>	<i>Brachymeria</i> sp.1
			<i>Conura</i>	<i>Conura</i> sp.2 <i>Conura</i> sp.3 <i>Conura</i> sp.4 <i>Conura</i> sp.5 <i>Conura</i> sp.6
			<i>Melanosmicra</i>	<i>Melanosmicra</i> sp.1
		Haltichelinae	<i>Notaspidium</i>	<i>Notaspidium</i> sp.2
	Encyrtidae	Encyrtinae	<i>Aseirba</i>	<i>Aseirba</i> sp.1
			<i>Encyrtidae</i>	<i>Encyrtidae</i> sp.2
			<i>Hemencyrtus</i>	<i>Hemencyrtus</i> sp.1
			<i>Metaphycus</i>	<i>Metaphycus</i> sp.1 <i>Metaphycus</i> sp.2
			<i>Zaomma</i>	<i>Zaomma</i> sp.1
		Tetracneminae	<i>Anagyrus</i>	<i>Anagyrus</i> sp.1 <i>Anagyrus</i> sp.2 <i>Anagyrus</i> sp.3
	Eulophidae	Elasminae	<i>Elasmus</i>	<i>Elasmus</i> sp.1
		Entedoninae	<i>Horismenus</i>	<i>Horismenus</i> sp.1 <i>Horismenus</i> sp.2 <i>Horismenus</i> sp.4
			<i>Miotropis</i>	<i>Miotropis</i> sp.1
			<i>Paracrias</i>	<i>Paracrias</i> sp.1
		Euderinae	<i>Euderus</i>	<i>Euderus</i> sp.1
		Eulophinae	<i>Elachertus</i>	<i>Elachertus</i> sp.1
			<i>Paraonlinx</i>	<i>Paraonlinx</i> sp.1
		Tetrasthichinae	<i>Anaprostocetus</i>	<i>Anaprostocetus</i> sp.1 <i>Anaprostocetus</i> sp.3
			<i>Aprostocetus</i>	<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.1 <i>A. (Aprostocetus)</i> sp.2 <i>A. (Aprostocetus)</i> sp.3 <i>A. (Aprostocetus)</i> sp.4 <i>A. (Aprostocetus)</i> sp.5
		Tetrasthichinae	<i>Aprostocetus</i>	<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.6 <i>A. (Aprostocetus)</i> sp.7
			<i>Galeopsomyia</i>	<i>Galeopsomyia</i> sp.1

Continue

Continuation

Superfamily	Family	Subfamily	Genus	Species
Chalcidoidea	Eulophidae	Tetrasthichinae	<i>Galeopsomyia</i>	<i>Galeopsomyia</i> sp.2
			<i>Paragaleopsomyia</i>	<i>Paragaleopsomyia</i> sp.1
			<i>Pentastichus</i>	<i>Pentastichus</i> sp.1
	Eupelmidae	Eupelminae	<i>Anastatus</i>	A. (<i>Anastatus</i>) sp.1
			<i>Brasema</i>	<i>Brasema</i> sp.1
				<i>Brasema</i> sp.2
				<i>Brasema</i> sp.3
				<i>Brasema</i> sp.4
				EUEPELMIDAE
			<i>Eupelmus</i>	<i>E. (Eupelmus)</i> sp.1
				<i>E. (Eupelmus)</i> sp.2
				<i>E. (Eupelmus)</i> sp.3
				<i>E. (Eupelmus)</i> sp.4
				<i>E. (Eupelmus)</i> sp.5
				<i>Omeganastatus</i>
				<i>Omeganastatus</i> sp.1
				<i>Bruchophagus</i>
				<i>Bruchophagus</i> sp.1
	Eurytomidae	Eurytominae	<i>Eurytoma</i>	<i>Eurytoma</i> sp.1
				<i>Eurytoma</i> sp.2
			<i>Eurytomocharis</i>	<i>Eurytomocharis</i> sp.1
			<i>Phylloxeroxenus</i>	<i>Phylloxeroxenus</i> sp.1
				<i>Phylloxeroxenus</i> sp.2
			<i>Prodecatoma</i>	<i>Prodecatoma</i> sp.1
			<i>Tenuipetiolus</i>	<i>Tenuipetiolus</i> sp.1
				<i>Tenuipetiolus</i> sp.2
				<i>Rileyia</i>
				<i>Rileyia</i> sp.3
			Mymaridae	Mymarinae
	Perilampidae	Perilampinae	<i>Perilampus</i>	<i>Perilampus</i> sp.1
				<i>Perilampus</i> sp.2
Pteromalidae	Hebertinae	<i>Herbertia</i>	<i>Herbertia</i> sp.1	
	Pteromalinae	<i>Anisopteromalus</i>	<i>Anisopteromalus</i> sp.1	
		<i>Eurydinoteloides</i>	<i>Eurydinoteloides</i> sp.1	
		<i>Heteroschema</i>	<i>Heteroschema</i> sp.1	
		<i>Heteroschema</i> sp.2		
		<i>Heteroschema</i> sp.3		
		<i>Lyracus</i>		
		<i>Lyracus</i> sp.1		
		<i>Lyracus</i> sp.2		
		<i>Lyracus</i> sp.3		
	<i>Mauleus</i>			
	<i>Mauleus</i> sp.1			
	PTEROMALINAE	PTEROMALINAE sp.1		
Signiphoridae	Signiphorinae	<i>Chartocerus</i>	<i>Chartocerus</i> sp.1	
Signiphoridae	Thysaninae	<i>Thysanus</i>	<i>Thysanus</i> sp.1	
Torymidae	Toryminae	<i>Perissocentrus</i>	<i>Perissocentrus</i> sp.1	
		<i>Pseudotorymus</i>	<i>Pseudotorymus</i> sp.1	

Continue

Continuation

Superfamily	Family	Subfamily	Genus	Species						
Chalcidoidea	Torymidae	Toryminae	<i>Torymoides</i>	<i>Torymoides</i> sp1 <i>Torymoides</i> sp2						
			<i>Torymus</i>	<i>Torymus</i> sp1 <i>Torymus</i> sp2 <i>Torymus</i> sp3 <i>Torymus</i> sp4 <i>Torymus</i> sp6						
			<i>Zaglyptonotus</i>	<i>Zaglyptonotus</i> sp1						
			<i>Goniozus</i>	<i>Goniozus</i> sp1						
			Chrysoidea	Bethylidae	Bethylinae	<i>Agrostocynips</i>	<i>Agrostocynips</i> sp1			
						<i>Eutrias</i>	<i>Eutrias</i> sp1			
			Cynipoidea	Figitidae	Eucoilinae	<i>Ganaspis</i>	<i>Ganaspis</i> sp1 <i>Ganaspis</i> sp2 <i>Ganaspis</i> sp3 <i>Ganaspis</i> sp5			
						<i>Nordlandiella</i>	<i>N. aff. abdominalis</i> <i>N. aff. semirufa</i>			
						Ichneumonoidea	Braconidae	Agathidinae	<i>Bassus</i>	<i>Bassus</i> sp2
									<i>Aphidius</i>	<i>Aphidius</i> sp1
Aphidiinae	<i>Lysiphlebus</i>	<i>Lysiphlebus</i>								
	Braconinae	<i>Bracon</i>						<i>Bracon</i> sp1 <i>Bracon</i> sp2 <i>Bracon</i> sp3 <i>Bracon</i> sp5		
Cheloninae		<i>Chelonus</i>						<i>C. (Microchelonus)</i> sp1		
		<i>Phanerotoma</i>						<i>Phanerotoma</i> sp2		
Doryctinae		<i>Heterospilus</i>						<i>Heterospilus</i> sp1		
		<i>Iare</i>						<i>Iare rochae</i>		
Euphorinae	<i>Meteorus</i>	<i>Meteorus</i> sp1								
Hormiinae	<i>Hormius</i>	<i>Hormius</i> sp1								
Macrocentrinae	<i>Macrocentrus</i>	<i>Macrocentrus</i> sp1								
Microgastrinae	<i>Apanteles</i>	<i>Apanteles</i> sp2								
	<i>Dolichogenidea</i>	<i>Dolichogenidea</i> sp1 <i>Dolichogenidea</i> sp2 <i>Dolichogenidea</i> sp3								
	<i>Exorysa</i>	<i>Exorysa</i> sp.n.1								
Ichneumonidae	Ichneumonidae	Opiinae	<i>Opius</i>	<i>Opius</i> sp1						
		Rogadinae	<i>Aleiodes</i>	<i>Aleiodes</i> sp1						
		Anomaloninae	<i>Ophionellus</i>	<i>O. aff. albofacialis</i>						
		<i>Phaenolabrorychus</i>	<i>Phaenolabrorychus</i> sp.n.							
		Campopleginae	<i>Casinaria</i>	<i>Casinaria</i> sp1						
	<i>Hyposoter</i>	<i>Hyposoter</i> sp1								
	Cre mastinae	<i>Eutanygaster</i>	<i>Eutanygaster</i> sp. n.							

Continue

Tabela 2.5: Explanatory models for parasitoid species richness and AvTD of parasitoids according to models in Fig.1. The table shows direct and indirect coefficients and their relative contributions to the explained variation (r^2) in parasitoid species richness and AvTD of parasitoids. Explanatory variables with significant effects are in bold.

Path models for	Explanatory variables	Correlation (r)	Effect			Determination	
			Direct (d)	Indirect (i)	Total ($e = d + i$)	Effect ($e \times d$)	Total ($r \times d$)
Parasitoid richness	Plant richness	0.894	0.155	0.736	0.891	0.138	0.139
	AvTD of plants	0.176		-0.630	-0.630		
	Herbivore richness	0.909	0.759		0.759	0.576	0.690
	AvTD of herbivores	-0.428	0.224		0.224	0.050	-0.096
	Sampling effort	0.781	0.154	-0.541	-0.387	-0.060	0.120
AvTD of parasitoids	Plant richness	0.577	1.153	-0.517	0.636	0.733	0.665
	AvTD of plants	-0.160		-0.214	-0.214		
	Herbivore richness	0.405	-0.523		-0.523	0.274	-0.212
	AvTD of herbivores	0.219	0.761		0.761	0.579	0.167
	Sampling effort	0.423	0.392	-0.621	-0.229	-0.090	0.166

Only paths towards the final response variables are presented. Model components presented according to Lewinsohn (1991).

CAPÍTULO 3: PARASITOIDES E HERBÍVOROS ASSOCIADOS A CAPÍTULOS DE ASTERACEAE E SEUS PADRÕES DE RIQUEZAS EM DIFERENTES FISIONOMIAS DE CERRADO

3.1. INTRODUÇÃO

Cerca de metade de toda a riqueza de espécies terrestres compreendem insetos parasitoides, seus herbívoros hospedeiros e as plantas que são a base desta cadeia trófica (LASALLE, 1993; STRONG et al., 1984). Um dos principais determinantes que explica parte desta riqueza é a alta especificidade das espécies pelos seus recursos alimentares (LEWINSOHN et al., 2005; NOVOTNY et al., 2010). Desta forma, quanto maior a oferta de diferentes recursos alimentares, maior a riqueza de espécies a estes associados (KELLY, SOUTHWOOD, 1999). Portanto, é plausível esperar que um aumento na riqueza local de espécies de plantas tenha um efeito positivo sobre o aumento na diversidade dos herbívoros (LEWINSOHN et al., 2005; ALMEIDA et al., 2006) e um consequente aumento dos predadores a eles associados (DINNAGE et al., 2012). Por sua vez, devido às especializações adaptativas das plantas aos diferentes ambientes, a riqueza de espécies de plantas tem como um dos principais preditores o aumento da heterogeneidade ambiental (FINE et al., 2006; KREFT, JETZ, 2007). Desta forma, espera-se que o aumento da heterogeneidade ambiental também tenha efeitos positivos sobre os insetos associados às plantas.

O Cerrado é formado por um mosaico de fisionomias que variam desde campos abertos, até formações savânicas e florestais (GOODLAND, POLLARD, 1973; COUTINHO, 1990; FURLEY, 1999). Trata-se de um bom modelo para se estudar o efeito da heterogeneidade ambiental sobre a riqueza das espécies. Os diferentes tipos de fisionomias do cerrado são caracterizados principalmente pela proporção do estrato herbáceo em relação ao estrato arbóreo-arbustivo (OLIVEIRA-FILHO, RATTER, 2002). A densidade de árvores determina a cobertura do dossel, a qual, por sua vez, determina em grande diferenças na luminosidade, na umidade, nas propriedades do solo, atuando como filtros ambientais para diversos grupos de vegetais (GOODLAND, POLLARD, 1973; OLIVEIRA-FILHO, RATTER, 2002; BRIDGEWATER et al., 2004; HOFFMANN et al., 2005) e também para os

insetos que dependem tanto das plantas quanto das condições microclimáticas locais (MARQUIS et al., 2001; FINE et al., 2006).

De acordo com os estudos de GONÇALVES-ALVIM, FERNANDES (2001a, 2001b), a composição de insetos herbívoros galhadores em áreas de cerrado segue padrão similar ao observado em suas plantas hospedeiras, pois ambos os níveis tróficos apresentam maior similaridade de espécies nas fisionomias campo cerrado e cerrado *sensu stricto* em relação ao cerradão. Por outro lado, mariposas da subfamília Arctiinae apresentam maior similaridade de espécies entre cerrado *sensu stricto* e cerradão do que entre campo cerrado (FERRO, DINIZ, 2007). O padrão da riqueza de espécies de insetos ao longo do gradiente de fisionomias de cerrado ainda permanece incerto e varia de acordo com o grupo taxonômico estudado, porém, existem fortes evidências que a disponibilidade de recursos desempenha um importante papel na determinação da variação da composição de espécies entre fisionomias de Cerrado (FONSECA et al., 2005; ALMEIDA-NETO et al., 2011).

No presente estudo avaliamos quão congruentes são as diferenças na riqueza de espécies associadas a três diferentes fisionomias (campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão), usando um sistema de três níveis tróficos formado por plantas da família Asteraceae, os insetos herbívoros associados aos capítulos das plantas e as vespas parasitoides desses herbívoros. Os capítulos de Asteraceae comportam uma rica fauna de insetos endófagos (LEWINSOHN 1991, ALMEIDA et al. 2006). A família Asteraceae foi escolhida como modelo deste estudo devido à sua representatividade de riqueza de espécies no Cerrado sendo a segunda família de plantas mais rica em espécies (BATALHA et al., 2001; REZENDE et al., 2008). De forma geral, esperamos compreender quais são os padrões das distribuições das riquezas de espécies entre as fisionomias de cerrado.

3.2. MÉTODOS

3.2.1. Área de estudo e desenho amostral

Os dados do presente estudo foram originalmente coletados por ALMEIDA-NETO (2006) e FONSECA ET AL. (2006). Foram selecionadas 21 localidades em 10 municípios do São Paulo, na porção sudeste do domínio do Cerrado (Figura 1). As fisionomias de cerrado foram categorizadas da seguinte forma: (1) campo cerrado (CC), áreas

com estrato herbáceo bem desenvolvido e menos de 30% de cobertura arbustivo-arbórea; (2) cerrado *sensu stricto* (SS), vegetação com um componente arbustivo característico, com cobertura herbácea desenvolvida e árvores esparsas, e cobertura do dossel variando entre 30% a 50%; 3) cerradão (CD), com grande ocorrência de árvores de 8 a 15 metros de altura e cobertura do dossel acima de 50% (GOODLAND, POLLARD, 1973; COUTINHO, 1978; OLIVEIRA-FILHO, RATTER, 2002). Ao todo, foram amostradas seis, oito e sete áreas de CC, SS e CD, respectivamente. O clima da região apresenta marcada sazonalidade, com verões chuvosos e invernos secos (Cwa de acordo com o sistema de KOEPPEN, 1948), que influencia na variação anual de abundância e riqueza dos insetos (SILVA et al., 2011). Com o intuito de minimizar o efeito da sazonalidade das espécies na composição das comunidades, as amostragens de plantas e insetos foram realizadas dentro de um intervalo de 45 dias entre os meses de abril e maio de 2000 (FONSECA et al., 2005) e 2002 (ALMEIDA-NETO 2006), exatamente durante o período reprodutivo das duas maiores tribos de Asteraceae no Cerrado: Eupatorieae e Vernoniaeae.

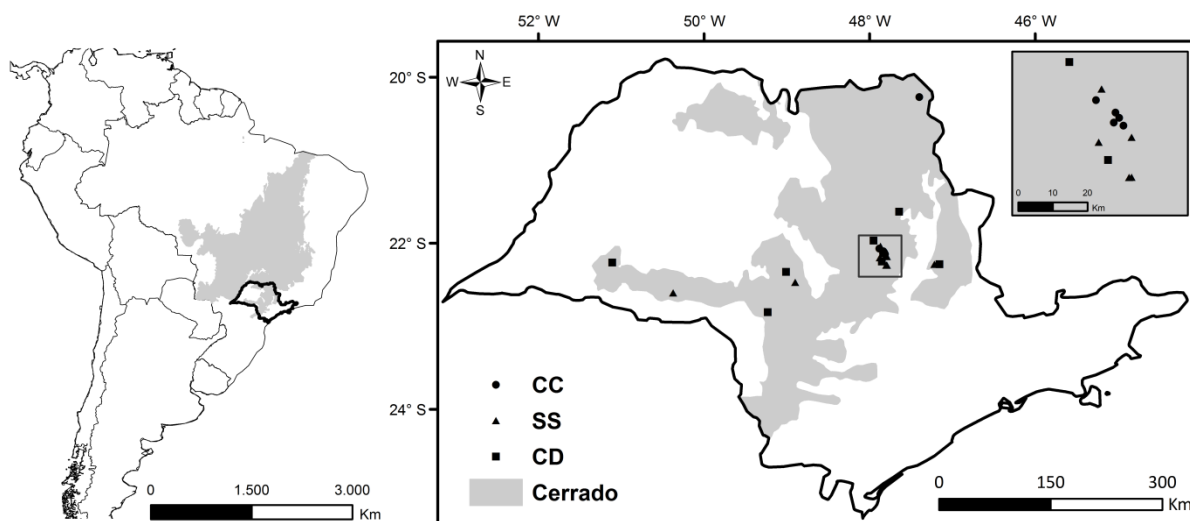


Figura 3.1: Locais de coleta de dados em 21 remanescentes do sudeste do domínio de Cerrado localizados no estado de São Paulo, Brasil. Áreas de amostragem são representados como círculos para cerrado cerrado (CC), triângulos para cerrado *sensu stricto* (SS) e quadrados para cerradão (CD).

Selecionamos 11 remanescentes de cerrado originalmente amostrados por FONSECA et al. (2005), e mais dez remanescentes de cerrado provenientes de ALMEIDA-NETO (2006). As áreas de cerrado do primeiro estudo apresentam uma distribuição mais ampla (distância média = 182.6 km, Figura 1A), enquanto as áreas amostradas no segundo estudo estão concentradas nos arredores dos municípios de Itirapina e São Carlos (distância

média entre as áreas = 11.37 km, Figura 1B). Em cada remanescente de cerrado foram demarcados aleatoriamente 15 transectos de 5 m x 30 m. Dentro de cada transecto as espécies de Asteraceae foram registradas. Para cada espécie de Asteraceae, aproximadamente 500 ml (FONSECA et al., 2005.) ou 80ml (ALMEIDA-NETO et al., 2011) de capítulos foram amostrados em cada remanescente de cerrado.

No laboratório, os capítulos amostrados foram acondicionados em recipientes plásticos e cobertos com tecido de *nylon* por pelo menos dois meses. Os insetos herbívoros das famílias Cecidomyiidae (Diptera) e Apionidae (Coleoptera) foram devidamente morfoespeciados apenas em ALMEIDA-NETO (2006). Portanto, no presente estudo não contabilizamos as duas famílias de herbívoros citadas acima nas análises, para minimizar qualquer viés nos resultados devido às diferenças entre as identificações das espécies.

3.2.2. Análises de dados

Para avaliar as diferenças na riqueza de espécies entre as três fisionomias criamos um teste de aleatorização baseado na soma das diferenças pareadas de riqueza entre as fisionomias (DifRiqObs). Para cada fisionomia a riqueza de cada um dos três grupos avaliados (plantas, herbívoros e parasitoides) foi calculada somando-se o número de espécies que foram registradas em pelo menos um remanescente daquela fisionomia. O teste de aleatorização consistiu basicamente da comparação do valor observado da soma das diferenças pareadas de riqueza entre as fisionomias, subtraindo-se a maior riqueza pela menor riqueza em cada uma das três comparações. Este valor observado foi então comparado a um conjunto de 1000 valores esperados (DifRiqEsp), calculado a partir de um modelo de aleatorização no qual a presença das espécies foi realocada entre os remanescentes de cerrado, mantendo inalterada o número original de remanescentes nos quais cada espécie ocorreu. Dessa forma, uma espécie presente em n remanescentes apresenta probabilidade $n/21$ de ocorrer em qualquer um dos 21 remanescentes durante a aleatorização. Este teste foi realizado separadamente para plantas, herbívoros e parasitoides. De modo similar, testamos também as diferenças no número de espécies exclusivas de cada fisionomia. A única diferença nesse caso é que, ao invés de usarmos os valores de riqueza, calculamos, para cada fisionomia, o número de espécies observadas exclusivamente em remanescentes daquela fisionomia.

Para avaliar a congruência nos padrões de diferenças de riqueza de espécies entre os três grupos de espécies investigados, comparamos o valor da soma das diferenças de

DifRiqObs entre os três grupos (Σ DifRiqObs) com 1000 valores de DifRiqEsp usando a mesma regra de realocação das presenças das espécies descrita acima. Um segundo teste de aleatorização foi conduzido para avaliar diferenças no padrão de distribuição de espécies exclusivas (i.e. presentes em apenas uma fisionomia) entre os três grupos de espécies. Os resultados avaliaram se o valor total das somas das diferenças de cada nível trófico entre as fisionomias de cerrado diferem do que é esperado pelo acaso. A hipótese nula neste segundo teste é que as proporções das riquezas e exclusividade de espécies entre as fisionomias entre os níveis tróficos não diferem do que é esperado ao acaso. Se a hipótese nula for rejeitada podemos interpretar que as proporções tanto das riquezas quanto das exclusividades de espécies são consistentes entre os três níveis tróficos e que nenhum nível trófico em particular apresenta uma maior diferença que outro em relação à distribuição da riqueza dos três níveis tróficos.

Para testar diferenças na riqueza média de plantas, herbívoros e parasitoides entre as fisionomias de cerrado realizamos uma análise múltipla de variância (MANOVA). Associado com o teste de MANOVA nós realizamos uma comparação múltipla (LSD) de Fisher para distinguir as médias das riquezas de espécies de cada nível trófico entre as fisionomias.

3.3. RESULTADOS

De um total de 50 espécies de plantas registradas nos 21 remanescentes de cerrado (Tabela 3.1), 33 (66%) foram registradas em campo cerrado, 29 (58%) em cerrado *sensu stricto* e 23 (46%) em cerradão. A análise de aleatorização revelou que a diferença encontrada é significativamente maior do que o esperado caso as espécies fossem redistribuídas entre as áreas mantendo inalterada a incidência original de cada espécie (TAP: $P=0,007$). Aproximadamente um quarto das espécies de plantas ocorreram em pelo menos um remanescente de cada fisionomia. As fisionomias com maior número de espécies compartilhadas foram as formações abertas de campo cerrado e cerrado *sensu stricto*, com um total de sete espécies (Figura 3.2). O número de espécies exclusivas em campo cerrado (13 espécies) foi significativamente maior do que em cerrado *sensu stricto* e cerradão (TAP: $P=0,035$), as quais apresentaram sete espécies exclusivas cada.

As 66 espécies de herbívoros identificados (Tabela 3.2) apresentaram um padrão de distribuição da riqueza entre as fisionomias muito semelhante ao padrão encontrado para as plantas. O campo cerrado abrigou a maior riqueza de herbívoros (46 espécies), seguido pelo cerrado *sensu stricto* (44 espécies) e cerradão (36 espécies). Assim como observado para as plantas, detectamos diferença significativa na distribuição de espécies entre as fisionomias (TAP: $P=0,008$). Um terço das espécies de herbívoros ocorreram em pelo menos um remanescente de cada uma das três fisionomias de cerrado. A quantidade de espécies exclusivas foi semelhantes entre áreas de cerrado aberto (13 espécies) e cerrado *sensu stricto* (11 espécies), claramente menores em áreas de cerradão (TAP: $P=0,020$) (Figura 3.2).

Diferentemente do que foi observado para plantas e herbívoros, para as 152 espécies de parasitoides registrados encontramos uma maior riqueza total em cerrado *sensu stricto* (106 espécies) e nenhuma diferença entre campo cerrado (92 espécies) e cerradão (75 espécies; Figura 3.2; TAP: $P=0,003$). Aproximadamente um terço das espécies de parasitoides (49 espécies) ocorreram em pelo menos um remanescente de cada fisionomias. Também encontramos diferença significativa no número de espécies de parasitoides exclusivas de cada fisionomia (TAP: $P=0,006$), com uma maior riqueza de espécies exclusivas em cerrado *sensu stricto* (34 espécies), seguido pelo campo cerrado (29 espécies) e cerradão (15 espécies) (Figura 3.2).

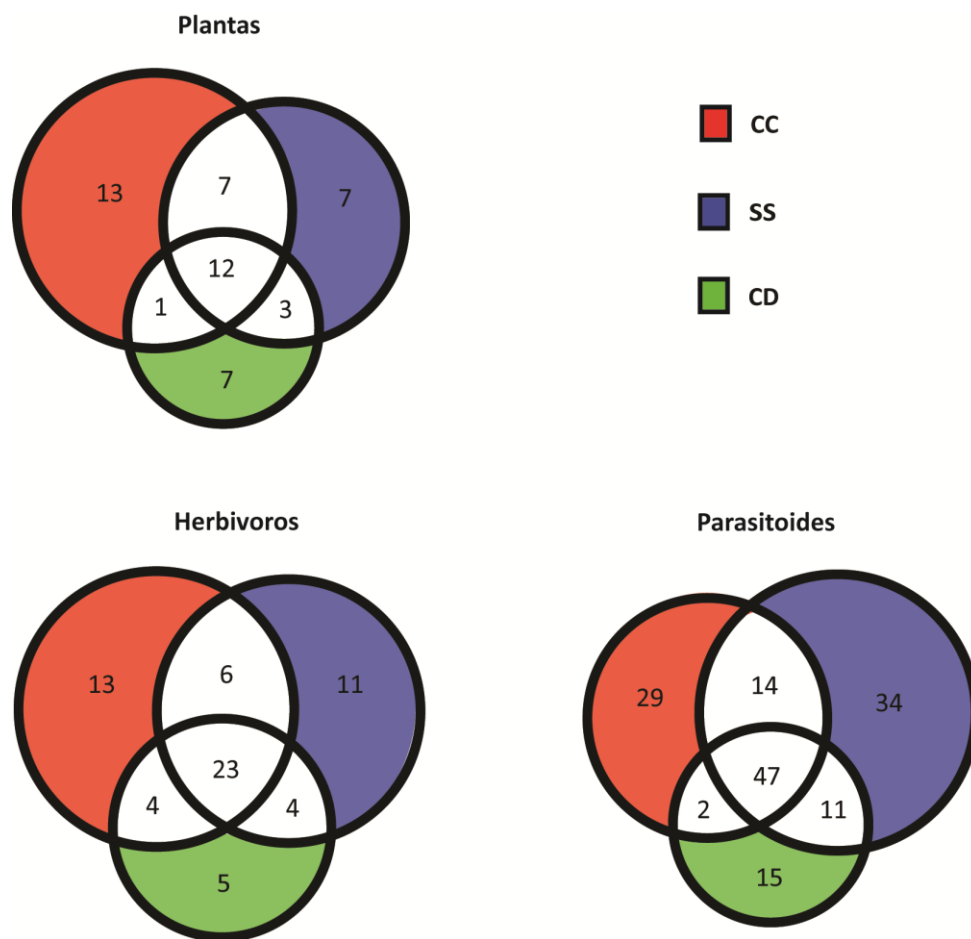


Figura 3.2: Diagramas de Venn mostrando o número de espécies de plantas, insetos herbívoros e vespas parasitoides associadas a três fisionomias de Cerrado. O número de espécies compartilhadas entre cerrado fisionomia é indicado na área onde os círculos sobrepostos. A porção colorida indica a riqueza de espécies exclusivas de cada nível trófico em diferentes fisionomias representadas pelas cores: vermelho = riqueza de espécies exclusivas de campo cerrado (CC); azul = riqueza de espécies exclusivas de cerrado *sensu stricto* (SS); verde = riqueza de espécies exclusivas de cerradão (CD). As diferenças de tamanhos dos círculos são referentes à proporção relativa de espécies entre fisionomias.

Embora tenha havido diferença na ordem de distribuição da riqueza de plantas e herbívoros em relação aos parasitoides, a mesma não foi suficiente para produzir uma diferença significativa no padrão global de distribuição dos três grupos de espécies entre as três fisionomias ($\Sigma\text{DifRiqObs} = 76$, $p = 0,73$).

Encontramos diferença significativa na riqueza média de plantas, herbívoros e parasitoides entre as três fisionomias de cerrado (Figura 3.33; MANOVA: $F_{21,6} = 2.6$, $p < 0,05$). Nos três grupos estudados a riqueza foi menor em remanescentes de cerradão, porém não diferiu entre as áreas de cerrado *sensu stricto* e campo cerrado (Plantas: $F_{21,2} = 7.51$, $p < 0,05$; Herbívoros: $F_{21,2} = 7.09$, $p < 0,05$; Parasitoides: $F_{21,2} = 8.98$, $p < 0,05$).

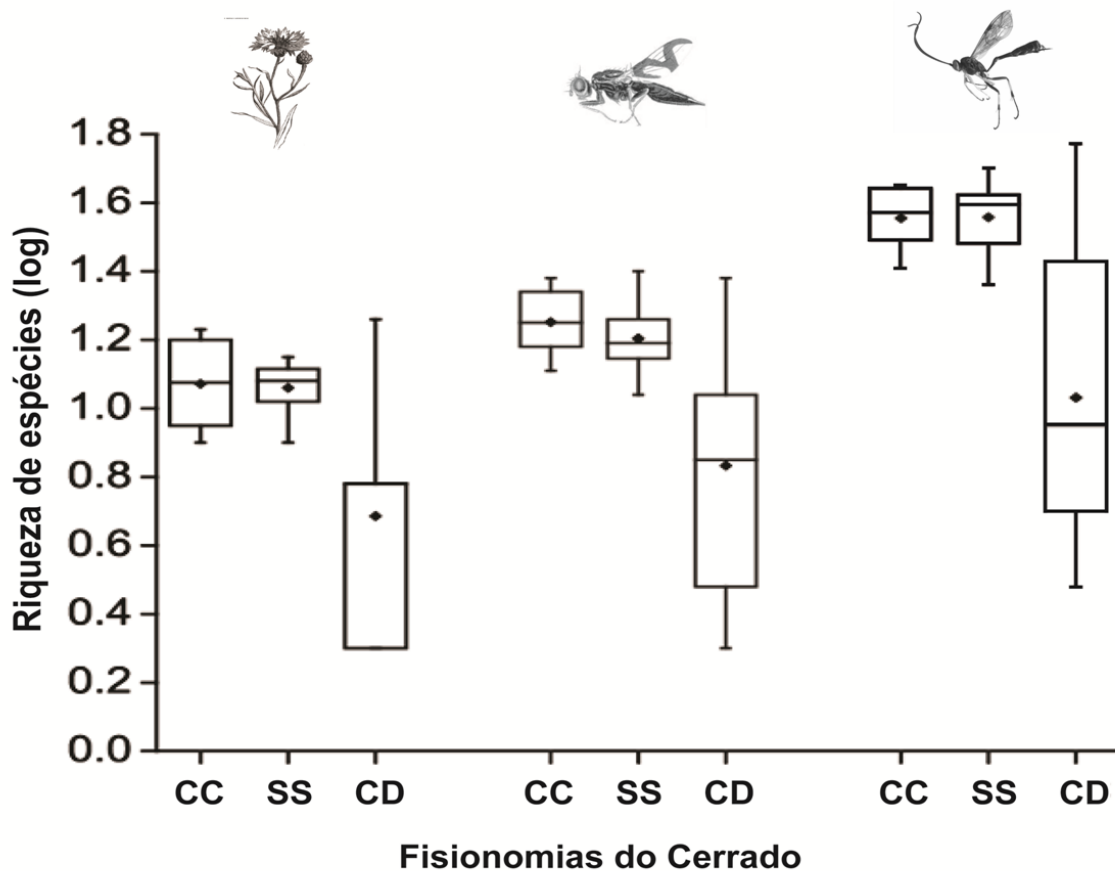


Figura 3. 3: Box-plot da riqueza média das espécies dos três níveis tróficos e três fisionomias diferentes de 21 remanescentes de Cerrado do estado de São Paulo, Brasil. Teste MANOVA mostram diferenças significativas dentro e entre as distribuições de riqueza média entre as fisionomias de cerrado e entre os níveis tróficos (ver Tabela 1). Testes comparações múltiplas de Fisher (LSD) apresentam padrões semelhantes de distribuição de riqueza média entre os níveis tróficos (CC = SS > CD) que podem ser observadas neste gráfico. As siglas significam: CC = campo cerrado, SS = cerrado *sensu stricto*, CD = cerradão.

3.4. DISCUSSÃO

O padrão de distribuição da riqueza de espécies de parasitoides entre as fisionomias diferiu dos padrões encontrados para a distribuição da riqueza de plantas e herbívoros entre fisionomias. Os parasitoides apresentaram maior riqueza de espécies em cerrado *sensu stricto* enquanto as plantas e os herbívoros apresentaram maior riqueza de espécies em campo cerrado (Figura 3.2). Apesar de o campo cerrado se tratar da fisionomia que abriga a maior riqueza de espécies de herbívoros e potenciais hospedeiros para os

parasitoides, o cerrado *sensu stricto* possui uma maior complexidade estrutural, o que favorece uma maior diversificação de nichos, fontes de recursos, abrigos contra predadores e condições climáticas adversas para os parasitoides adultos enquanto buscam pelos hospedeiros. Embora o cerradão, assim como o cerrado *sensu stricto*, apresente algumas características ambientais que poderiam favorecer a manutenção das populações e diversidade de espécies de parasitoides, a baixa densidade e diversidade de Asteraceae em áreas de cerradão têm um forte efeito negativo sobre a riqueza de herbívoros e, portanto, de parasitoides.

O campo cerrado e o cerrado *sensu stricto* foram mais similares entre si no que diz respeito à riqueza, quantidade de espécies exclusivas e quantidade de espécies comuns tanto de plantas quanto de herbívoros. Estes resultados são similares aos padrões de riquezas encontrados em insetos galhadores e suas plantas hospedeiras por GONÇALVES-ALVIM, FERNANDES (2001a, 2001b), os quais encontraram maior similaridade de espécies de plantas e insetos do campo cerrado com cerrado *sensu stricto* do que com cerradão. A similaridade das plantas entre as fisionomias mais abertas do cerrado, associada à alta dependência dos herbívoros pelas suas espécies de plantas hospedeiras, constitui uma explicação plausível para as semelhanças nos padrões de distribuição da riqueza de espécies encontrados entre campo cerrado e cerrado *sensu stricto* em relação ao cerradão.

As fisionomias do cerrado apresentam marcada diferença entre si no que diz respeito às suas riquezas de espécies de plantas, herbívoros e parasitoides. Este fato se dá em grande parte devido às quantidades de espécies exclusivas em cada fisionomia. As espécies são exclusivas por serem especialistas em uma fonte de recurso específica encontrada apenas em uma determinada fisionomia. A ausência local destes recursos serve como filtros ambientais para o estabelecimento das espécies.

Nenhum nível trófico em particular apresentou maior diferença que outro em relação à distribuição da riqueza dos três grupos (plantas, herbívoro e parasitoide) entre fisionomias, sendo o padrão das diferenças das espécies entre as fisionomias consistentes. Estes resultados reforçam a ideia de que diferentes processos ecológicos oriundos das diferentes fisionomias atuam sobre as espécies e, de alguma forma, determinam os padrões de distribuição das espécies observados entre as fisionomias igualmente entre os níveis tróficos.

A distribuição das espécies de herbívoros e, conseqüentemente, dos seus parasitoides nos diferentes ambientes dependem, em grande parte, dos fatores que

determinam a composição e estrutura das comunidades de plantas (LEWINSOHN et al., 2005). Alguns fatores abióticos locais exclusivos para cada fisionomia, tais como microclima e solo, exercem uma grande pressão adaptativa para o estabelecimento das espécies atuando como filtros ambientais. Desta forma, as espécies de plantas são selecionadas de acordo com suas tolerâncias aos diferentes estresses ambientais (FINE et al., 2004; FINE et al., 2006; KREFT, JETZ, 2007) nas diferentes fisionomias. Quanto mais distintos são os ambientes em relação às suas condições ambientais, mais distintos entre si serão as composições das espécies de plantas, com conseqüente efeito sobre a composição de herbívoros e de seus parasitoides. Este processo fica evidente entre o campo cerrado e o cerradão, as fisionomias mais distintas entre si neste estudo. O resultado desta distinção ambiental entre o cerradão e o campo cerrado é a pequena quantidade de espécies compartilhadas apenas por estas duas fisionomias, que na sua maioria compartilham espécies generalistas que são comuns a todas as fisionomias (Figura 3.2).

Neste estudo concluímos que os padrões das proporções das riquezas e exclusividades de plantas, herbívoros e parasitoides encontradas entre as fisionomias de cerrado são constantes entre os níveis tróficos e provavelmente são resultados de diferentes processos ecológicos exclusivos a cada fisionomia. Devido à alta dependência pelas suas plantas hospedeiras, os herbívoros apresentam um padrão de distribuição de riqueza de espécies entre as fisionomias de cerrado semelhantes ao padrão encontrado na distribuição da riqueza de espécies das plantas, ambos com maiores riquezas de espécies no campo cerrado. Já os parasitoides apresentam o padrão de distribuição da riqueza diferenciado dos níveis tróficos inferiores provavelmente por dependerem da heterogeneidade ambiental encontrada no cerrado *sensu stricto* para assegurar a sobrevivência de suas larvas. Existem diferenças significativas na distribuição da riqueza de espécies entre os níveis tróficos entre as fisionomias. De forma geral, ambientes mais abertos de cerrado apresentam padrões, tanto da riqueza média, quanto da distribuição das riquezas entre fisionomias, distintos do cerradão e a riqueza total e média de parasitoides e a sua distribuição de riqueza entre as fisionomias foram distintos para plantas e herbívoros.

3.5.REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.M., KUBOTA U., FONSECA, C.R., BRAUN, M.R., PRADO, P.I., RAIMUNDO, R.L.G., ALMEIDA-NETO, M., ANJOS, L.A., DINIZ, S., MENDONÇA, T.G., FUTADA, S.M., LEWINSOHN, T.M. Assemblages of endophagous insects on Asteraceae in São Paulo cerrados. *Neotropical Entomology*, v. 35, n. 4, p. 458–468, 2006.
- ALMEIDA-NETO, M., PRADO, P.I., KUBOTA, U., BARIANI, J.M., AGUIRRE, G.H., LEWINSOHN, T.M. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado. *Plant Ecology*, v. 209, n. 1, p. 109–122, 10 2010. ALMEIDA-NETO, M.; PRADO, P. I. P.; LEWINSOHN, T. M. Phytophagous insect fauna tracks host plant responses to exotic grass invasion. *Oecologia*, v. 165, n. 4, p. 1051–1062, 2011.
- BATALHA, M.A., MANTOVANI, W., MESQUITA-JÚNIOR, H.N. Vegetation structure in cerrado physiognomies in South-eastern Brazil. ***Brazilian Journal of Biology***, v. 61, n. 3, p. 475–483, 2001.
- BRIDGEWATER, S., RATTER, J.A., RIBEIRO, J.F. Biogeographic patterns, -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. ***Biodiversity and Conservation***, v. 13, n. 12, p. 2295–2317, 2004.
- COUTINHO, L. O conceito de cerrado. ***Revista brasileira de Botânica***, v. 1, p. 17–23, 1978.
- COUTINHO, L. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: GOLDAMMER, J.G. ***Fire in the tropical biota***. Berlin Heidelberg, Springer, p. 82–105, 1990.
- Dinnage, R., Cadotte, M.W., Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Tilman, D. Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. ***Ecology Letters***, v. 15, n. 11, p. 1308–17, 2012.
- FERRO, V.G., DINIZ, I.R. Composição de espécie de Arctiidae (Insecta, Lepidoptera) em áreas de Cerrado. ***Revista Brasileira de Zoologia***, v. 24, n. 3, p. 635–646, 2007.
- FINE, P.V.A., MILLER, Z.J., MESONES, I., IRAZUZTA, S., APPEL, H.M., STEVENS, M.H.H., SÄÄKSJÄRVI, I., SCHULTZ, J.C., COLEY, P.D. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. ***Ecology***, v. 87, n. 7, p. 150–162, 2006.

- FINE, P.V.A., MESONES, I., COLEY, P.D. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. **Science** (New York, N.Y.), v. 305, n. 5684, p. 663–5, 2004.
- FONSECA, C.R., PRADO, P.I., ALMEIDA-NETO, M., KUBOTA, U., LEWINSOHN, T.M. Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. *Ecological Entomology*, v. 30, n. 1, p. 36–46, 2005.
- FURLEY, P. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, p. 223–241, 1999.
- GONÇALVES-ALVIM, S.J., FERNANDES, G.W. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. **Biodiversity and Conservation**, v. 10, p. 79–98, 2001a.
- GONÇALVES-ALVIM, S.J., FERNANDES, G.W. Comunidades de insetos galhadores (Insecta) em diferentes fisionomias do cerrado em Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, p. 289–305, 2001b.
- GOODLAND, R., POLLARD, R. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **Journal of Ecology**, v. 61, n. 1, p. 219–224, 1973.
- HOFFMANN, W.A., SILVA, E.R., MACHADO, G.C., BUCCI, S.J., SCHOLZ, F.G., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. **Oecologia**, v. 145, n. 2, p. 307–316, 2005.
- KELLY, C.K., SOUTHWOOD, T.R. Species richness and resource availability: A phylogenetic analysis of insects associated with trees. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 96, p. 8013–8016, 1999.
- KOEPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Mexico (Mexico). Fondo de Cultura Economica, p. 478, 1948.
- KREFT, H., JETZ, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 14, p. 5925–30, 3 abr. 2007.
- LASALLE, J. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity. In: LASALLE, J.; GAULD, I. D. (Eds.). *Hymenoptera and Biodiversity*. [s.l: s.n.]. p. 197–215. 1993.
- LEWINSOHN, T. Insects in flower heads of asteraceae in southeast Brazil: a tropical case study in species richness. In: PRICE, P. et al. (Eds.). *Evolutionary ecology of*

- plant-animal interactions: tropical and temperate perspectives. New York: Wiley, p. 639, 1991.
- LEWINSOHN, T.M., NOVOTNY, V., BASSET, Y. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 597–620, 2005.
- MARQUIS, R.J., DINIZ, I.R., MORAIS, H.C. Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 1, p. 127–148, 2001.
- NOVOTNY, V., MILLER, S.E., BAJE, L., BALAGAWI, S., BASSET, Y., CIZEK, L., CRAFT, K.J., DEM, F., DREW, R.A.I., HULCR, J., LEPS, J., LEWIS, O.T., POKON, R., STEWART, A.J.A., SAMUELSON, G.A., WEIBLEN, G.D. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. **The Journal of animal Ecology**, v. 79, n. 6, p. 1193–203, nov. 2010.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., RATTER, J. A. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press. p. 91–120, 2002.
- REZENDE, A.V., WALTER, B.M.T., FAGG, C.W., FELFILI, J.M., JÚNIOR, M.C.S., NOQUEIRA, P.E., MENDONÇA, R.C., FILGUEIRAS, T.S., SANO, S.M., ALMEIDA, S.P., RIBEIRO, J.F. *Cerrado: Ecologia e Flora*. 1. ed. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, p. 876, 2008.
- SILVA, N.A.P., FRIZZAS, M.R., OLIVEIRA, C.M. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 55, p. 79–87, 2011.
- STRONG, D. R. J.; LAWTON, J. H.; SOUTHWOOD, T. R. E. **Insects on plants: Community patterns and mechanisms**. Oxford, UK. Blackwell, 1984.

Tabela 3.1: Espécies da família Asteraceae de 21 remanescentes de cerrado do estado de São Paulo, Brasil. CC = campo cerrado, SS = cerrado sensu stricto, CD = cerradão, Incidência = número de áreas cujo as espécies foram coletadas.

Tribo	Espécie	CC	SS	CD	Incidência
Astereae	<i>Baccharis dracunculifolia</i>	X	X	X	5
	<i>Baccharis subdentata</i>		X		2
	<i>Conyza canadensis</i>		X		1
Eupatorieae	<i>Campuloclinium chlorolepis</i>	X	X	X	5
	<i>Campuloclinium hirsutum</i>			X	1
	<i>Chromolaena chaseae</i>	X	X	X	9
	<i>Chromolaena horminioides</i>	X			1
	<i>Chromolaena laevigata</i>		X	X	8
	<i>Chromolaena minasgeraisensis</i>	X	X		4
	<i>Chromolaena odorata</i>	X	X	X	9
	<i>Chromolaena pedunculosa</i>	X	X	X	9
	<i>Chromolaena pungens</i>	X	X	X	9
	<i>Chromolaena squalida</i>	X	X	X	9
	<i>Grazielia</i> sp.1		X		1
	<i>Koanophyllon</i> sp.2		X		1
	<i>Mikania cordifolia</i>	X	X	X	10
	<i>Mikania</i> sp.1	X	X		4
	<i>Praxelis</i> sp.1	X			1
<i>Trichogonia salviaefolia</i>		X		1	
Gnaphalieae	<i>Achyrocline satureioides</i>	X	X	X	8
Gochnatieae	<i>Gochnatia pulchra</i>	X	X	X	11
Helenieae	<i>Porophyllum ruderale</i>	X			1
	<i>Porophyllum</i> sp.1		X		1
Heliantheae	<i>Bidens gardneri</i>	X	X		6
	<i>Dimerostemma rotundifolium</i>	X			1
	<i>Tithonia diversifolia</i>	X			1
	<i>Viguiera arenaria</i>	X			1
	<i>Viguiera robusta</i>			X	1
	<i>Wulffia stenoglossa</i>			X	1
Mutisieae	<i>Trixis verbasciformis</i>	X		X	2
Plucheeae	<i>Pterocaulon rugosum</i>	X			1
Senecioneae	<i>Emilia sonchifolia</i>	X			1
Vernonieae	<i>Elephantopus biflorus</i>	X	X		2
	<i>Elephantopus micropappus</i>	X			1
	<i>Elephantopus mollis</i>	X			1
	<i>Lepidaploa canescens</i>			X	1
	<i>Lepidaploa psilostachya</i>	X	X		3
	<i>Lepidaploa salzmanii</i>		X	X	3
	<i>Lepidaploa</i> sp.1		X	X	2
	<i>Lessingianthus bardanoides</i>	X	X		8
	<i>Lessingianthus laevigatus</i>			X	1

Continua

Continuação

Tribo	Espécie	CC	SS	CD	Incidença
Vernonieae	<i>Lessingianthus</i> sp.1			X	1
	<i>Lessingianthus</i> sp.3		X		1
	<i>Orthopappus angustifolius</i>	X	X		3
	<i>Orthopappus</i> sp.2		X		1
	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	X	X	X	15
	<i>Stenocephalum apiculatum</i>	X			2
	<i>Stenocephalum megapotanicum</i>	X			1
	<i>Vernonanthura membranacea</i>	X	X	X	20
	<i>Vernonanthura phosphorica</i>			X	1

Tabela 3.2: Espécies de herbívoros de capítulos de Asteraceae de 21 remanescentes de cerrado do estado de São Paulo, Brasil. CC = campo cerrado, SS = cerrado sensu stricto, CD = cerradão, Incidência = número de áreas cujo as espécies foram coletadas.

Ordem	Família	Espécie	CC	SS	CD	Incidencia	
Diptera	Agromyzidae	<i>Melanagromyza bidentis</i>	X	X	X	12	
		<i>Melanagromyza floris</i>	X	X		5	
		<i>Melanagromyza</i> indet.	X	X	X	6	
		<i>Melanagromyza minima</i>	X		X	2	
		<i>Melanagromyza neotropica</i>	X	X		3	
		<i>Melanagromyza</i> sp.1	X			1	
		<i>Melanagromyza</i> sp.2	X	X	X	4	
		<i>Melanagromyza</i> sp.3	X	X	X	9	
		<i>Melanagromyza</i> sp.4			X	1	
		Tephritidae	<i>Caenoriata pertinax</i>			X	
	<i>Cecidochoares connexa</i>		X	X	X	16	
	<i>Cecidochoares fluminensis</i>		X	X	X	5	
	<i>Cecidochoares</i> sp.E		X	X	X	12	
	<i>Dictyotrypeta</i> sp.N		X			1	
	<i>Dioxyna chilensis</i>		X			1	
	<i>Dioxyna thomae</i>		X	X	X	3	
	<i>Dyseuaresta</i> sp.B		X		X	2	
	<i>Euarestoides</i> sp.01				X	1	
	<i>Euarestoides</i> sp.05		X	X		3	
	<i>Neomyopites paulensis</i>		X	X	X	14	
	<i>Paroxyna</i> sp.		X			1	
	<i>Tetreuaresta</i> aff. <i>obscuriventris</i>		X	X		2	
	<i>Tetreuaresta</i> sp.1		X			2	
	<i>Tetreuaresta</i> sp.2		X			1	
	<i>Tomoplagia achromoptera</i>		X	X		9	
	<i>Tomoplagia</i> aff. <i>fiebrigi</i>				X	1	
	<i>Tomoplagia costalimai</i>					X	1
	<i>Tomoplagia dimorphica</i>					X	1
	<i>Tomoplagia incompleta</i>		X	X	X	3	
	<i>Tomoplagia minuta</i>		X		X	2	
	<i>Tomoplagia reimoseri</i>		X	X	X	10	
	<i>Tomoplagia rupestris</i>				X	1	
	<i>Tomoplagia</i> sp.01		X	X	X	14	
	<i>Tomoplagia</i> sp.03			X	1		
<i>Tomoplagia</i> sp.05			X	1			
<i>Tomoplagia trivittata</i>	X		X	2			
<i>Tomoplagia variabilis</i>			X	1			
<i>Trupanea</i> indet.			X	1			
<i>Trupanea</i> sp.10	X	X		3			
<i>Trupanea</i> sp.5	X	X	X	7			
<i>Xanthaciura "pelotensis" aberrante</i>				X	1		

Continua

Continuação

Ordem	Família	Espécie	CC	SS	CD	Incidência
Diptera	Tephritidae	<i>Xanthaciura biocellata</i>	X	X	X	11
		<i>Xanthaciura chrysur</i>	X	X	X	19
		<i>Xanthaciura insecta</i>	X	X	X	8
		<i>Xanthaciura itirapinensis</i>	X	X	X	18
		<i>Xanthaciura mallochi</i>		X		1
Lepidoptera	Blastobasidae	Unidentified sp.03	X	X	X	3
		Unidentified sp.04		X		2
	Gelechiidae	Unidentified sp.A	X			1
		<i>Recurvaria</i> sp.01	X	X	X	13
		<i>Recurvaria</i> sp.02	X			1
	Pterophoridae	<i>Adaina bipunctata</i>	X	X	X	10
		<i>Adaina fuscahodias</i>		X	X	4
		<i>Lioptilodes parvus</i>	X	X	X	7
	Pyralidae	<i>Unadilla erronea</i>	X	X	X	17
		<i>Phycitinae</i> sp.05		X	X	2
		<i>Rotruda</i> sp.01	X			1
	Tortricidae	<i>Argyrotaenia</i> sp.A		X		1
		Unidentified sp.A	X			1
		Unidentified sp.F	X			1
		Unidentified sp.G			X	1
<i>Cochylis cf. sagittigera</i>		X			1	
<i>Phalonidia squalida</i>		X	X	X	10	
<i>Phalonidia unguifera</i>		X			1	

Tabela 3.3: Espécies de vespas parasitoides de herbívoros de capítulos de Asteraceae de 21 remanescentes de cerrado do estado de São Paulo, Brasil. CC = campo cerrado, SS = cerrado sensu stricto, CD = cerradão, Incidência = número de áreas cujo as espécies foram coletadas.

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	CC	SS	CD	Incidência		
Ceraphronoidea	Ceraphronidae	Aphanogmus group	<i>Aphanogmus</i> sp.1	X	X	X	9		
Chalcidoidea	Aphelinidae	Aphelininae	<i>A. (Aphelinus)</i> sp.1			X	1		
			<i>A. (Aphelinus)</i> sp.2	X	X	X	3		
			<i>Centrodora</i> sp.1	X	X	X	4		
	Chalcididae	Chalcidinae	<i>Brachymeria</i> sp.1	X			2		
			<i>Conura</i> sp.1		X		1		
			<i>Conura</i> sp.2		X	X	2		
			<i>Conura</i> sp.3			X	1		
			<i>Conura</i> sp.4	X			1		
			<i>Conura</i> sp.5		X		1		
			<i>Conura</i> sp.6	X	X		4		
			<i>Melanosmicra</i> sp.1		X		1		
			Haltichelinae	<i>Notaspidium</i> sp.2	X			1	
				Encyrtidae	Encyrtinae	<i>Aseirba</i> sp.1	X		
			<i>Encyrtidae</i> sp.1					X	1
			<i>Hemencyrtus</i> sp.1					X	1
			<i>Metaphycus</i> sp.1				X	X	2
	<i>Metaphycus</i> sp.2					X	1		
	<i>Zaomma</i> sp.1	X	X			X	4		
	Tetracneminae	<i>Anagyrus</i> sp.1	X			X	X	5	
		<i>Anagyrus</i> sp.2	X			X	X	5	
		<i>Anagyrus</i> sp.3	X			X	X	3	
	Eulophidae	Elasminae	<i>Elasmus</i> sp.1				X		1
			Entedoninae	Unidentified sp.1		X		1	
		<i>Horismenus</i> sp.1		X	X	X	13		
		<i>Horismenus</i> sp.2		X	X	X	6		
		<i>Horismenus</i> sp.4		X	X	X	11		
		<i>Paracrias</i> sp.1		X	X		5		
		Euderinae		Unidentified sp.1	X			1	
			<i>Euderus</i> sp.1	X	X	X	10		
Eulophinae		<i>Elachertus</i> sp.1		X		2			
		<i>Paraonlinx</i> sp.1	X	X		3			
Tetrasthichinae		<i>Anaprostocetus</i> sp.1	X	X	X	19			
		<i>Anaprostocetus</i> sp.3		X	X	3			
	<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.1	X	X	X	16				
	<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.2	X	X	X	20				
	<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.3	X	X	X	17				
	<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.4	X	X	X	8				
<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.5		X	X	2					
<i>A. (Aprostocetus)</i> sp.6	X	X	X	9					

Continua

Continuação

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	CC	SS	CD	Nº áreas		
Chalcidoidea	Eulophidae	Tetrastichinae	<i>A. (Aprostocetus) sp.7</i>		X		1		
			<i>Galeopsomiya sp.1</i>	X	X	X	12		
			<i>Galeopsomiya sp.2</i>			X	1		
			<i>Paragaleopsomiya sp.1</i>	X	X		2		
			<i>Quadrastichus sp.1</i>		X		1		
	Eupelmidae	Eupelminae	<i>A. (Anastatus) sp.1</i>		X			1	
			<i>Brasema sp.1</i>	X	X	X	14		
			<i>Brasema sp.2</i>	X		X	3		
			<i>Brasema sp.3</i>	X	X	X	3		
			<i>Brasema sp.4</i>			X	1		
			Unidentified sp.1		X		1		
			<i>E. (Eupelmus) sp.1</i>	X	X	X	13		
			<i>E. (Eupelmus) sp.2</i>	X	X	X	10		
			<i>E. (Eupelmus) sp.3</i>	X	X	X	9		
			<i>E. (Eupelmus) sp.4</i>	X	X	X	11		
			<i>E. (Eupelmus) sp.5</i>		X	X	2		
			<i>Omegeanastatus sp.1</i>	X			1		
			Eurytomidae	Eurytominae	<i>Bruchophagus sp.1</i>	X	X	X	9
					<i>Eurytoma sp.1</i>	X	X	X	6
					<i>Eurytoma sp.2</i>		X		1
	<i>Eurytomocharis sp.1</i>	X			X	X	8		
	<i>Phylloxeroxenus sp.1</i>	X			X	X	13		
	<i>Phylloxeroxenus sp.2</i>	X					1		
	<i>Prodecatoma sp.1</i>	X			X	X	8		
	<i>Tenuipetiolus sp.1</i>				X	X	3		
	<i>Tenuipetiolus sp.2</i>	X					2		
		Rileynae			<i>Rileyia sp.3</i>	X			1
	Mymaridae	Mymarinae			<i>Acropolynema sp.1</i>	X	X		7
	Perilampidae	Perilampinae			<i>Perilampus sp.2</i>			X	1
			<i>Perilampus sp.3</i>		X		1		
	Pteromalidae	Hebertinae	<i>Herbertia sp.1</i>	X			1		
			Pteromalinae	<i>Anisopteromalus sp.1</i>		X		1	
		<i>Eurydinoteloides sp.1</i>		X	X		7		
		<i>Heteroschema sp.1</i>		X	X	X	19		
		<i>Heteroschema sp.2</i>		X	X	X	14		
		<i>Lycus sp.1</i>		X	X	X	16		
		<i>Lycus sp.2</i>		X	X	X	17		
		<i>Lycus sp.3</i>				X	1		
		<i>Mauleus sp.1</i>		X	X	X	7		
		Unidentified sp.1		X	X	X	3		
		Unidentified sp.2		X			1		
		Signiphoridae	Signiphorinae	<i>Chartocerus sp.1</i>	X			1	
Signiphoridae	Thysaninae	<i>Thysanus sp.1</i>	X			1			

Continua

Continuação

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	CC	SS	CD	Nº áreas			
Chalcidoidea	Torymidae	Toryminae	<i>Perissocentrus</i> sp.1	X	X		3			
		Toryminae	<i>Perissocentrus</i> sp.2		X		1			
			<i>Pseudotorymus</i> sp.1		X		1			
			<i>Torymoides</i> sp.1	X	X		4			
			<i>Torymoides</i> sp.2	X			2			
			<i>Torymus</i> sp.1	X	X	X	4			
			<i>Torymus</i> sp.2			X	1			
			<i>Torymus</i> sp.3	X	X	X	6			
			<i>Torymus</i> sp.4	X			1			
			<i>Torymus</i> sp.6	X			1			
			<i>Zaglyptonotus</i> sp.1	X	X		3			
		Chrysoidea	Bethylidae	Bethylinae	<i>Goniozus</i> sp.1		X	X	2	
		Cynipoidea	Figitidae	Eucoilinae	<i>Agrostocynips</i> sp.1	X	X	X	10	
<i>Eutrias</i> sp.1					X		2			
<i>Ganaspis</i> sp.1	X				X	X	15			
<i>Ganaspis</i> sp.2	X						1			
<i>Ganaspis</i> sp.3					X		1			
<i>Ganaspis</i> sp.5	X						1			
<i>Kleydotoma</i> sp.1						X	1			
<i>Nordlandiella aff abdominalis</i>	X				X	X	5			
<i>Nordlandiella aff semirufa</i>	X				X	X	16			
Ichneumonoidea	Braconidae				Agathidinae	<i>Bassus</i> sp.1		X		1
						<i>Bassus</i> sp.2		X	X	2
					Aphidiinae	<i>Aphidius</i> sp.1		X		1
						<i>Lysiphlebus</i> sp.1	X			1
		Blacinae	<i>Blacus</i> sp.1		X		1			
		Braconinae	<i>Bracon</i> sp.1	X	X	X	13			
			<i>Bracon</i> sp.2	X	X	X	13			
			<i>Bracon</i> sp.3	X	X	X	9			
			<i>Bracon</i> sp.5			X	1			
			Cheloninae	<i>C. (Microchelonus)</i> sp.1	X	X	X	4		
			<i>Phanerotoma</i> sp.2	X			1			
		Doryctinae	<i>Heterospilus</i> sp.1	X	X		9			
			<i>Iare rochae</i>	X	X		4			
		Euphorinae	<i>Meteorus</i> sp.1	X			1			
		Hormiinae	<i>Hormius</i> sp.1	X			1			
		Macrocentrinae	<i>Macrocentrus</i> sp.1		X	X	2			
		Microgastrinae	<i>Apanteles</i> sp.2		X		1			
			<i>Apanteles</i> sp.3			X	1			
			<i>Dolichogenidea</i> sp.1	X	X	X	7			
			<i>Dolichogenidea</i> sp.2		X		1			
			<i>Dolichogenidea</i> sp.3		X		1			

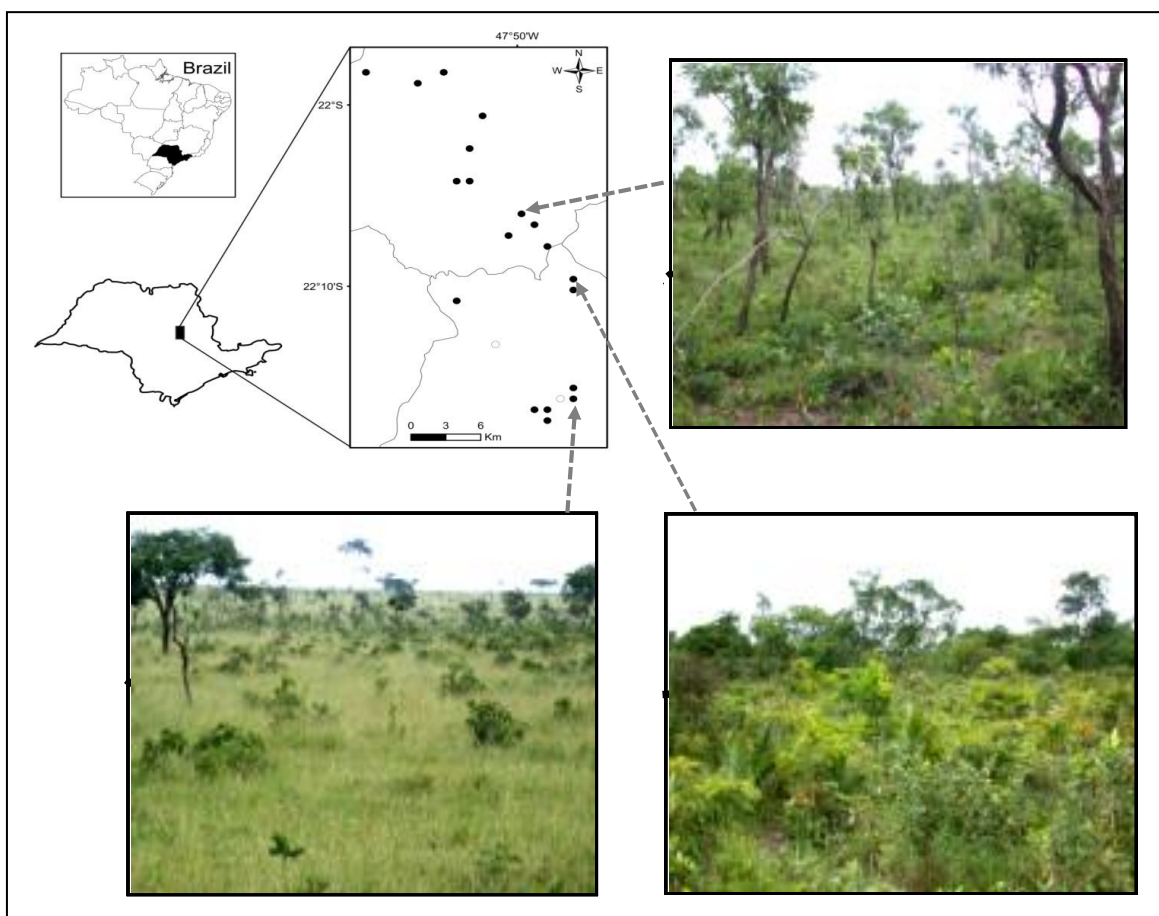
Continua

Continuação

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	CC	SS	CD	Nº áreas		
Ichneumonoidea	Braconidae	Microgastrinae	<i>Exorysa</i> sp.n.1			X	1		
		Opiinae	<i>Opius</i> sp.1		X		1		
		Rogadinae	<i>Aleiodes</i> sp.1 <i>Ophionellus</i> aff.	X			1		
	Ichneumonidae	Anomaloninae	<i>Albofacialis</i>	X		1			
		Campopleginae	<i>Casinaria</i> sp.1 <i>Hyposoter</i> sp.1			X	1		
		Cremastinae	<i>Eutanygaster</i> sp. n.			X	1		
			<i>Temelucha</i> sp.1	X			1		
	Platygastroidea	Platygastridae	Platygastrinae	<i>Inostemma</i> sp.1	X			1	
				<i>Inostemma</i> sp.2	X			1	
				<i>Inostemma</i> sp.3	X	X		2	
<i>Platygaster</i> sp.1					X		1		
Unidentified sp.2				X			1		
Unidentified sp.3				X			1		
Unidentified sp.4					X		1		
<i>Synopeas</i> sp.1					X		1		
Scelionidae				Scelioninae	<i>Gryon</i> sp.1		X		
					Telenominae	<i>Telenomus</i> sp.1	X		X
				<i>Telenomus</i> sp.2		X		1	
				<i>Telenomus</i> sp.3		X		1	
				<i>Trissolcus</i> sp.1		X	X	6	
				<i>Trissolcus</i> sp.10		X		1	
				<i>Trissolcus</i> sp.2	X	X		6	
				<i>Trissolcus</i> sp.3	X	X	X	4	
<i>Trissolcus</i> sp.5			X		1				
<i>Trissolcus</i> sp.7		X	X		4				
<i>Trissolcus</i> sp.8		X	X	2					

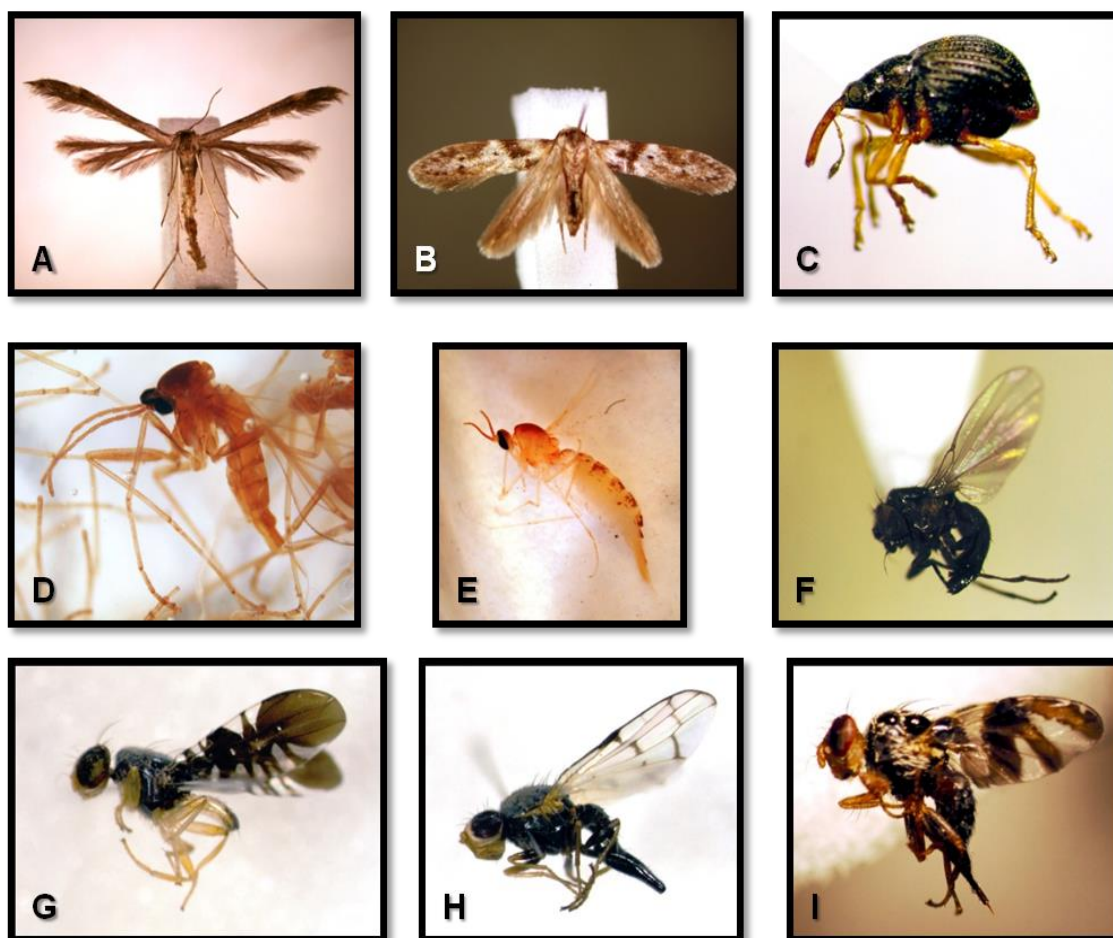
ANEXOS

ANEXO 1



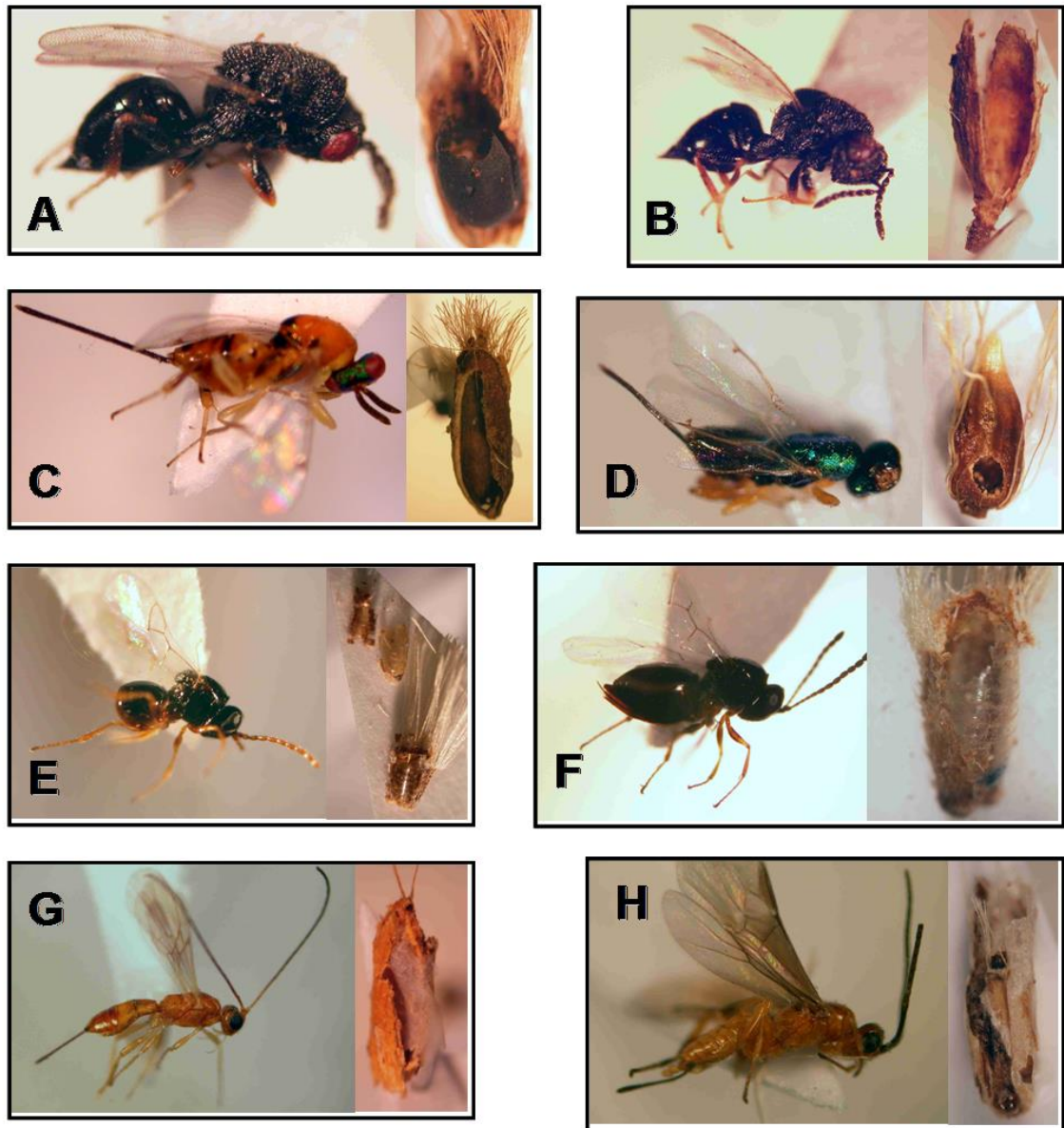
Anexo 1: Áreas de cerrado amostradas nos municípios de São Carlos (região delimitada acima do recorte no mapa em detalhe) e Itirapina (região delimitada abaixo no recorte no mapa em detalhe). Os pontos no mapa mostram a localização de cada uma das vinte áreas de estudo do primeiro projeto amostradas em Almeida-Neto *et al.* 2010. As fotos ilustram as diferenças de adensamento da vegetação.

ANEXO 2



Anexo 2: Alguns insetos endófagos de capítulos de Asteraceae representados no presente estudo: (A) *Recurvaria* sp.1 (Lepidoptera: Gelechiidae), (B) *Lioptilodes parvus* (Lepidoptera: Pterophoridae), (C) *Apion* sp (Lepidoptera: Pterophoridae), (D) *Asphondylia* sp (Diptera: Cecidomyiidae), (E) *Neolasiptera* sp (Diptera: Cecidomyiidae), (F) *Melanagromyza* spII (Diptera: Agromyzidae), (G) *Xanthaciura itirapinensis* (Diptera: Tephritidae), (H) *Neomyopites* sp (Diptera: Tephritidae), (I) *Cecidochara* sp.B (Diptera: Tephritidae).

ANEXO 3



Anexo 3: Exemplos de interações entre microhimenópteros parasitoides de insetos fitófagos de capítulos de Asteraceae amostrados no presente estudo. (A) *Prodecatoma* sp.1 (Hosp: *Cecidochares* sp.E, Planta: *Chromolaena chaseae*), (B) Eurytomidae (Hosp: *Cecidochares connexa*; Planta: *Chromolaena pedunculosa*); (C) *Perissocentrus* sp.1 (Hosp: não-identificado; Planta: *Chromolaena squalida*); (D) *Eupelmus* (*Eupelmus*) sp.1 (Hosp: *Xanthaciura mallochi*, Planta: *Heterocondylus alatus*); (E) *Ganaspis* sp.1 (Hosp: *Melanagromyza bidentis*; Planta *Vernonanthura ferruginea*); (F) *Nordlandiella* aff. *semirufa* sp.2 (Hosp: *Melanagromyza* sp.3; Planta *Vernonanthura membranacea*); (G) *Bracon* sp.3 (Hosp: *Cecidochares connexa*; Planta: *Chromolaena pedunculosa*); (H) *Bracon* sp.2 (Hosp: Lepidoptera não-identificado; Planta: *Chromolaena squalida*).