



TIAGO MORALES SILVA

**DINÂMICA DE INTERAÇÕES TRÓFICAS EM
FRUTOS DE *Piptadenia gonoacantha* (MART.)
MACBR. (Fabaceae: Mimosoideae)**

LAVRAS - MG

2017

TIAGO MORALES SILVA

**DINÂMICA DE INTERAÇÕES TRÓFICAS EM FRUTOS DE *Piptadenia*
gonoacantha (MART.) MACBR. (Fabaceae: Mimosoideae)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração Entomologia, para obtenção do título de Mestre.

Orientador

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

LAVRAS - MG

2017

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Silva, Tiago Morales.

Dinâmica de interações tróficas em frutos de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Fabaceae: Mimosoideae) / Tiago Morales Silva. - 2017.

110 p. : il.

Orientador(a): Lucas Del Bianco Faria.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. *Piptadenia gonoacantha*. 2. Traços do recurso. 3. Predação de sementes. I. Faria, Lucas Del Bianco. . II. Título.

TIAGO MORALES SILVA

**DINÂMICA DE INTERAÇÕES TRÓFICAS EM FRUTOS DE
PIPTADENIA GONOACANTHA (MART.) MACBR. (FABACEAE:
MIMOSOIDEAE)**

**DYNAMICS OF TROPHIC INTERACTIONS IN FRUITS OF
PIPTADENIA GONOACANTHA (MART.) MACBR. (FABACEAE:
MIMOSOIDEAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração Entomologia, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 03 de Março de 2017.

Prof. Dr. Luís Cláudio Paterno Silveira UFLA

Prof. Dr. Marcelo Nogueira Rossi UNIFESP

Profa. Dra. Maria Fernanda G. V. Peñaflores UFLA

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

Orientador

**LAVRAS - MG
2017**

Aos meus "doutores" em educação, humanidade e amor:

Lucimar (Mãe) e João (Pai)

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Este trabalho aborda a importância das várias espécies em uma rede trófica, de modo que cada uma delas exerce efeito direto ou indireto sobre as outras. Assim foi a construção deste trabalho e de minha formação, com a atuação direta e indireta de várias pessoas, às quais serei eternamente grato!

Agradeço sempre aos meus pais pelo amor incondicional, pelo incentivo e dedicação cruciais para eu chegar até aqui e, principalmente, pelo exemplo de vida e educação! Agradeço a todos os tios e tias, primos e primas, padrinho e madrinha, e minha querida avó Anália Morales pelas orações, carinho e apoio. Devo agradecer em especial à tia Cida, que sempre foi mais que uma tia e me recebeu e auxiliou em minha estadia em Campinas para a realização de parte deste trabalho.

Aos meus amigos de Ilícinea e Passos por compreenderem minha ausência e estarem sempre dispostos a conversar e rir das coisas simples, tornando minha vida mais feliz: Tuane, Vinícius, Adriano, Alcimar, comadre Ana Luisa, Karina, Lily, Luana, Ana Maria, e muitos outros que não poderei aqui citar, mas que sempre terão meu carinho e gratidão.

Agradeço aos meus professores de graduação da UEMG Passos, sem dúvidas contribuíram muito para eu chegar até aqui, tanto pelos conhecimentos transmitidos como pelo apoio e crença em meu potencial. De modo especial à profa. Sonia Zampieron, que me introduziu e me inspirou na vida científica, João Zampieron, ao prof. e amigo Juliano Nunes, profa. Odila, profa. Nelci, profa. Vera, profa. Tânia. Aos colegas de trabalho desta época: Domício Júnior, Kelen, Rebeca, Rita, André Martins. Aos meus colegas de graduação, com os quais não mantenho contato, mas sempre lembrarei (em especial Isabela, Tayrine, Olívia e Marley). Também a todos os amigos especiais do JUCEM.

Aos colegas da minha turma de mestrado por compartilharem comigo conhecimentos não apenas científicos, mas também risadas e momentos maravilhosos, dando um "tapa" naquela que sempre nos bate: a pós-graduação. Em especial Fernanda, Letícia e Camila. Ao meu professor de inglês, Juliano. Minha imensa gratidão a todos os professores do Programa de Pós-graduação em Entomologia e a todos os colegas e amigos do Departamento de Entomologia da UFLA. À UFLA e ao Programa de Pós-graduação em Entomologia pela formação e ao CNPq pela bolsa de mestrado.

Agradeço aos meus amigos e companheiros de república, Júnior, Marcelo e Pedro, pelos momentos de descontração e alegria, e também por sempre entenderem e respeitarem minha vida atribulada. À Lauana por ser sempre uma ótima companhia em Lavras, e ao Robson por tanto ajudar em meus trabalhos.

Ao prof. Lucas Del Bianco Faria por ser um orientador presente, pelos ensinamentos, paciência e, principalmente, por saber entender minhas limitações e valorizar minhas habilidades. Agradeço a toda a equipe do Laboratório de Ecologia e Complexidade pela ajuda e pela amizade. À Laís Maia e Juliana Tuller pela paciência e dom em ensinar. Jéssica, Bia, Tamires e Maria por toda ajuda no laboratório e pela companhia diária agradabilíssima. Em especial, agradeço a Ângelo Monteiro por se dispor nas análises estatísticas, essenciais para a construção deste trabalho.

Agradeço a profa. Cibele Ribeiro-Costa da UFPR por sempre se dispor em determinar as espécies de bruquíneos, tanto em minha graduação quanto no mestrado, e ao Valmir Costa do Instituto Biológico por me receber em Campinas, pela paciência, dedicação e ensinamentos na identificação de parasitoides.

A todos que de maneira direta ou indireta contribuíram para a minha formação pessoal e acadêmica, seja com orações e boas vibrações, minha gratidão!

"Those who contemplate the beauty of the earth find reserves of strength that will endure as long as life lasts."

Rachel Carson

RESUMO

Estudar o modo como os organismos interagem entre si através de redes tróficas em um ecossistema é de grande importância, não apenas por desvendar espécies e comportamentos não relatados, mas também na compreensão de processos ecológicos importantes e aplicáveis, como o controle populacional natural de uma dada espécie sobre a outra, conhecido como controle biológico. No primeiro artigo, nós descrevemos uma rede trófica do tipo *source web* baseada na planta *Piptadenia gonoacantha*, os insetos consumidores de fruto e sementes e seus parasitoides primários e secundários (hiperparasitoides). Além disso, analisamos as relações destes insetos com traços do recurso, como área e biomassa. Os resultados desse artigo mostraram que a rede trófica possui um total de 21 espécies, sendo seis espécies de insetos herbívoros, 14 espécies de parasitoides e uma espécie hiperparasitoide. A rede trófica se mostrou compartimentalizada em duas sub-redes, onde os parasitoides interagem com apenas duas espécies de insetos herbívoros. Além disso, os resultados mostraram que os traços do recurso exercem influência sobre os insetos e sobre a complexidade da rede trófica, onde frutos maiores geram um benefício para os mesmos. No segundo artigo, nós descrevemos as forças de interação entre as espécies desta rede trófica. Esse artigo mostra que a interação mais forte e significativa desta rede é da espécie consumidora de semente *Acanthoscelides clitellarius* com o recurso. Os lepidópteros apresentaram um valor de interação significativo com o número de sementes predadas, porém não responderam à biomassa das sementes. Dentre as interações dos parasitoides e seus hospedeiros, os maiores valores foram para espécies parasitoides de *A. clitellarius*, com destaque para as interações de três parasitoides, *Horismenus* sp. 1, *Eurytoma* sp. 1 e *Eurydinoteloides* sp. 1. Contudo, os valores estimados não foram significativos. Além disso, estas três espécies de parasitoides mostraram responder aos efeitos indiretos do recurso. Em suma, esta dissertação descreveu uma rede trófica relativamente rica em espécies de insetos consumidores de fruto e sementes e seus parasitoides, bem como as forças de interação existentes, mostrando que os traços do recurso exercem influência positiva sobre a complexidade desta rede trófica.

Palavras-chave: *Piptadenia gonoacantha*. Traços do recurso. Predação de sementes. Parasitoides. Forças de interação.

ABSTRACT

Studying how organisms interact with each other through trophic webs in an ecosystem is of great importance, not only for uncovering unreported species and behaviors but also for understanding important and applicable ecological processes such as the natural population control of a particular species over the other, known as biological control. In the first manuscript, we describe a source food web based on the *Piptadenia gonoacantha* plant, the fruit and seed consuming insects and their primary and secondary parasitoids (hyperparasitoids). In addition, we analyze the relationships of these insects with the resource traits, such as area and biomass. The results of this manuscript showed that the food web has a total of 21 species, six species of herbivores insects, 14 species of parasitoids and one hyperparasitoid species. The food web was compartmentalized in two subwebs, where the parasitoids interact with only two herbivores species. In addition, the results showed that the resource traits exert influence on the insects and on the food web complexity, where larger fruits generate a benefit for them. In the second manuscript, we describe the interactions strengths between the species of this food web. This manuscript shows that the strongest and most significant interaction of this web is from the seed consumer species *Acanthoscelides clitellarius* with the resource. Lepidoptera presented a significant interaction value with the number of predated seeds, but did not respond to seed biomass. Among the parasitoids interactions and their hosts, the highest values were for *A. clitellarius* parasitoids, especially for three parasitoids interactions, *Horismenus* sp. 1, *Eurytoma* sp. 1 and *Eurydinoteloides* sp. 1. However, the estimated values were not significant. In addition, these three parasitoids species has been shown to respond to the resource indirect effects. In conclusion, this dissertation described a food web relatively rich in species of fruit and seed consumers insects and their parasitoids, as well as the existing interaction strengths, showing that resource traits exert a positive influence on the complexity of this food web.

Keywords: *Piptadenia gonoacantha*. Resource traits. Seed predation. Parasitoids. Interaction strengths.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

- Figura 1 - Campus da Universidade Federal de Lavras (UFLA) com indicação em amarelo dos pontos onde foram realizadas as coletas dos frutos. Foram coletados frutos de uma, duas e cinco árvores nos pontos 1, 2 e 3, respectivamente. O ponto 1 localiza-se a cerca de 0,71 Km do ponto 2, e este localiza-se a cerca de 0,61 km do ponto 3..... 38
- Figura 2 - A rede trófica de *P. gonoacantha*. O primeiro nível trófico é representado pela planta, o segundo nível trófico pelas espécies herbívoras, o terceiro nível trófico pelas espécies parasitoides e o quarto e último nível trófico pela espécie hiperparasitoide. 1 = Dermestidae sp. 1; 2 = *Acanthoscelides clitellarius*; 3 = Cecidomyiidae sp. 1; 4 = Chalcidoidea sp. 1, 5 = *Allorhogas* sp. 1; 6 = Lepidoptera; 7, 8 e 9 = *Eurydinoteloides* sp. 1, sp. 2 e sp. 3, respectivamente; 10, 11 e 12 = *Eurytoma* sp. 1, sp. 2 e sp. 3, respectivamente; 13 e 14 = *Horismenus* sp. 1 e sp. 2, respectivamente, 15 = *Eupelmus* sp. 1; 16 = *Heterospilus*; 17 e 18 = *Bracon* sp. 1 e sp. 2, respectivamente; 19 = *Chelonus* sp. 1; 20 = *Phanerotoma* sp. 1; 21 = *Sycophila* sp. 1..... 45
- Figura 3 - Curva de acumulação de espécies de insetos baseada na amostragem de frutos de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. A curva foi construída com um intervalo de confiança de 95%..... 46
- Figura 4 - Modelo linear generalizado do número de ovos de *A. clitellarius* em função da área dos frutos de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. $p < 0,001$. 50

Figura 5 -	<p>Predação de frutos e sementes de <i>P. gonoacantha</i> coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015: (A) Semente predada por <i>A. clitellarius</i>; (B) Semente predada por Dermestidae sp. 1; (C) Semente predada por Lepidoptera; (D) Predação do fruto por Lepidoptera; (E) Semente predada por <i>Allorhogas</i> sp. 1; (F) Semente predada por <i>A. clitellarius</i> e Lepidoptera; (G) Predação do fruto por Chalcidoidea sp. 1; (H) semente com parasitoide de Lepidoptera; (I) Semente com parasitoide de Coleoptera (<i>A. clitellarius</i>); (J) Semente não predada.....</p>	53
Figura 6 -	<p>Biomassa individual média das três categorias gerais de sementes de <i>P. gonoacantha</i> (não predada, com parasitoide e predada) coletadas no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. O teste de Kruskal-Wallis mostrou a existência de diferença significativa ($p < 0,001$). As letras "a" e "b" indicam os grupos significativamente diferentes encontrados no teste de Nemenyi ($p < 0,001$).....</p>	55
Figura 7 -	<p>Biomassa individual média das categorias específicas de sementes de <i>P. gonoacantha</i> coletadas no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. ParCo = com Parasitoide de Coleoptera (<i>A. clitellarius</i>); ParLe = com Parasitoide de Lepidoptera; PCo = Predada por Coleoptera (<i>A. clitellarius</i>); PCo/PLe = predada por Coleoptera (<i>A. clitellarius</i>) e Lepidoptera; PHy = Predada por Hymenoptera; PLe = Predada por Lepidoptera. A única semente predada por Diptera foi desconsiderada da análise. O teste de Kruskal-Wallis mostrou a existência de diferença significativa ($p < 0,001$). O teste de Nemenyi mostrou que PLe difere de PCo ($p < 0,001$) e Phy ($p < 0,05$), PCo/PLe não difere de PCo ($p = 0,23$) e de PLe ($p = 0,78$), ParCo não difere de PCo ($p = 0,46$), ParLe não difere de PLe ($p = 0,25$), e ParCo e ParLe não diferem entre si ($p = 0,39$).....</p>	57
Figura 8 -	<p>Modelos lineares generalizados do efeito da biomassa dos frutos de <i>P. gonoacantha</i> coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015 sobre: (A) a abundância de insetos por fruto ($p < 0,001$); (B) o número de espécies de insetos por fruto ($p < 0,05$); (C) o número de interações ocorridas por fruto ($p < 0,05$).....</p>	58

Figura S1 -	Tubos de PVC contendo os frutos de <i>Piptadenia gonoacantha</i>	79
ARTIGO 2		
Figura 1 -	Relação causal entre a abundância dos níveis tróficos para uma análise de trilha descrevendo o sistema de insetos associados a frutos de <i>P. gonoacantha</i> . O primeiro nível trófico é representado pelo número de sementes predadas por fruto, o segundo nível trófico pelas espécies herbívoras, o terceiro nível trófico pelas espécies parasitoides e o quarto e último nível trófico pela espécie de parasitoide secundário. <i>Euryd.</i> = <i>Eurydinoteloides</i> , <i>Euryt.</i> = <i>Eurytoma</i> , <i>Horis.</i> = <i>Horismenus</i> , <i>Eupel.</i> = <i>Eupelmus</i> e <i>Heter.</i> = <i>Heterospilus</i> . Setas azuis = valor positivo; setas vermelhas = valor negativo.....	93
Figura 2 -	Forças de interação de todas as espécies de insetos da rede trófica de <i>P. gonoacantha</i> obtidas da análise de trilha utilizando o número de sementes predadas.....	94
Figura 3 -	Forças de interação das espécies de insetos herbívoros da rede trófica de <i>P. gonoacantha</i> obtidas da análise de trilha utilizando o número de sementes predadas.....	94
Figura 4 -	Relação causal entre a abundância dos níveis tróficos para uma análise de trilha descrevendo o sistema de insetos associados a frutos de <i>P. gonoacantha</i> . O primeiro nível trófico é representado pela biomassa total das sementes por fruto, o segundo nível trófico pelas espécies herbívoras, o terceiro nível trófico pelas espécies parasitoides e o quarto e último nível trófico pela espécie de parasitoide secundário. <i>Euryd.</i> = <i>Eurydinoteloides</i> , <i>Euryt.</i> = <i>Eurytoma</i> , <i>Horis.</i> = <i>Horismenus</i> , <i>Eupel.</i> = <i>Eupelmus</i> e <i>Heter.</i> = <i>Heterospilus</i> . Setas azuis = valor positivo; setas vermelhas = valor negativo.....	95
Figura 5 -	Forças de interação de todas as espécies de insetos da rede trófica de <i>P. gonoacantha</i> obtidas das correlações da análise de trilha utilizando a biomassa total das sementes.....	96
Figura 6 -	Forças de interação das espécies de insetos herbívoros da rede trófica de <i>P. gonoacantha</i> obtidas da análise de trilha utilizando a biomassa total das sementes.....	96
Figura 7 -	Forças de interação das espécies de insetos parasitoides da rede trófica de <i>P. gonoacantha</i> obtidas de ambas as análises de trilha.....	97
Figura 8 -	Efeitos indiretos do número de sementes predadas de <i>P. gonoacantha</i> sobre a abundância dos parasitoides.....	97

Figura 9 - Efeitos indiretos da biomassa total das sementes de *P. gonoacantha* sobre a abundância dos parasitoides..... 98

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

- Tabela 1 - Abundância total dos insetos associados a frutos e sementes de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. FR = Frequência relativa..... 47
- Tabela 2 - Interações observadas em condições de laboratório da rede trófica de *P. gonoacantha* e registros literários..... 48

ARTIGO 2

- Tabela 1 - Valores de P da análise de trilha utilizando o número de sementes predadas por fruto de *P. gonoacantha*..... 89
- Tabela 2 - Valores de P da análise de trilha utilizando a biomassa total das sementes por fruto de *P. gonoacantha*..... 91

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE.....	18
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	19
1.1 O estudo de redes tróficas.....	19
1.2 A ação dos parasitoides e suas interações.....	20
1.3 O Sistema estudado.....	21
REFERÊNCIAS.....	24
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS.....	30
ARTIGO 1 DESCRIÇÃO DA REDE MULTITRÓFICA DE INSETOS ASSOCIADOS A <i>Piptadenia gonoacantha</i> (MART.) MACBR. (Fabaceae) E RELAÇÕES INSETO-RECURSO.....	31
1 INTRODUÇÃO.....	34
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	38
2.1 Área de estudo.....	38
2.2 Obtenção dos dados dos frutos e sementes.....	39
2.3 Obtenção e manipulação dos insetos.....	40
2.4 Análises dos dados.....	41
3 RESULTADOS.....	43
3.1 Descrição e amostragem da rede trófica.....	43
3.2 Relações inseto - recurso.....	50
4 DISCUSSÃO.....	60
REFERÊNCIAS.....	68
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	79
ARTIGO 2 ESTRUTURA E FORÇAS DE INTERAÇÃO EM UMA REDE MULTITRÓFICA DE INSETOS ASSOCIADOS A <i>Piptadenia gonoacantha</i> (MART.) MACBR. (Fabaceae).....	80
1 INTRODUÇÃO.....	83
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	86
2.1 O sistema de estudo.....	86
2.2 Área de estudo.....	86
2.3 Coleta dos frutos e sementes.....	87
2.4 Obtenção e manipulação dos insetos.....	87
2.5 Análises dos dados.....	87
3 RESULTADOS.....	88
4 DISCUSSÃO.....	99
REFERÊNCIAS.....	104

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 O estudo de redes tróficas

Estudos de redes tróficas, que se concentram principalmente em interações tróficas, são instrumentos importantes para caracterizar a estrutura da comunidade, compreendendo o papel da interação das espécies e determinando a influência destas interações sobre os padrões observados e propriedades dinâmicas de comunidades naturais (PAINE, 1992; HALL e RAFFAELLI, 1991). Deste modo, os estudos de redes tróficas assumem implicitamente que a predação é o processo mais importante na regulação da estrutura e dinâmica das comunidades (BERLOW et al., 2004).

Em um contexto de comunidade, as interações de maior importância são aquelas que alteram a densidade das populações e, por sua vez, alteram a estrutura da comunidade e funcionamento dos ecossistemas (PAINE, 1966, 1992). Desta forma, a medida per capita seria a maneira mais adequada para inferir sobre intensidade das forças de interações (PAINE, 1992; BERLOW et al., 2004; WOOTTON e EMMERSON, 2005; NOVAK e WOOTTON, 2010).

Em estudos sobre forças de interações é bastante comum a abordagem daquelas que ocorrem de forma direta, tais como predador-presa e consumidor-recurso (WOOTTON e EMMERSON, 2005). O estudo destas interações possibilita a detecção de efeitos de cascata trófica na comunidade, pois estas estão sempre ocorrendo devido ao seu dinamismo, mas algumas vezes podem não ser detectadas quando o sistema se encontra em equilíbrio (TERBORGH et al., 2010).

Paine (1980) definiu cascata trófica como um efeito causado pela exclusão de determinada espécie que desencadearia alterações na estrutura e dinâmica das comunidades, tais como mudanças na abundância, riqueza e

composição de diversas espécies ou na interação entre espécies de diferentes níveis tróficos. Desta forma, o estudo das forças de interações é essencial para a detecção de efeitos de cascata trófica.

1.2 A ação dos parasitoides e suas interações

Nos ecossistemas, o parasitismo é o responsável por grande parte da regulação dos níveis populacionais de insetos, sendo que um herbívoro pode ser parasitado por várias espécies de parasitoides (MAY, 1988). Estima-se que aproximadamente 10% das espécies de insetos nos ecossistemas terrestres são parasitoides (HASSEL, 2000). Hawkins e Lawton (1987) afirmaram que "estabelecer as determinantes da riqueza de espécies parasitoides é o maior passo na compreensão da diversidade de comunidades terrestres".

O grande número de himenópteros parasitoides combinado com a sua habilidade em responder à densidade das populações dos seus hospedeiros, os torna essenciais para manter o balanço ecológico, além de se constituírem em uma força que contribui para a diversidade de outros organismos (GAULD e BOLTON, 1988; LA SALLE e GAULD, 1992; SCATOLINI e PENTEADO-DIAS, 1997). Segundo La Salle e Gauld (1992), estes insetos participam em mais de 50% das cadeias alimentares dos ambientes terrestres. O tipo de hospedeiros utilizados pelos parasitoides é bastante diversificado, variando de galhas em sementes, até algumas espécies de aranhas, pulgões, trips, entre outros. No entanto, a grande maioria das espécies ataca insetos herbívoros classificados dentro das seguintes ordens: Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera (QUICKE, 1997). Existem ainda os parasitoides chamados de secundários ou hiperparasitoides, que são aqueles que se desenvolvem às custas de parasitoides primários (SULLIVAN e VÖLKL, 1999).

As interações de insetos que se alimentam de frutos e sementes têm um importante papel nas comunidades ecológicas (HERRERA, 1982 e LAWTON, 1986), isso devido à sobrevivência das sementes e, conseqüentemente, o sucesso no recrutamento das populações de plantas por estar diretamente relacionados aos danos causados pela herbivoria destes insetos (KURSAR e COLEY, 2003). Desta forma, a ação dos parasitoides sobre estes consumidores pode também aumentar o desempenho da planta (JAZEN, 1969, 1971, 1975; HERRERA, 1982; JAZEN, 1986; GOMEZ e ZAMORA, 1994; TRAVESSET, 1991; PRICE, 1997; NATHAN e MULLER-LANDAU, 2000; JOHNSON e ROMERO, 2004; SARI e RIBEIRO-COSTA, 2005; BECERRA, 2007; NASCIMENTO, 2010; SARI e RIBEIRO-COSTA, 2011, MEIADO et al., 2013; TULLER et al., 2015).

Neste sentido, há um grande debate sobre o que regularia estes sistemas tri-tróficos envolvendo plantas-insetos herbívoros-inimigos naturais, se seriam os recursos (forças *bottom-up*) ou inimigos naturais (forças *top-down*), determinando a abundância das populações de insetos herbívoros (WALKER e JONES, 2001).

Os insetos associados a frutos e sementes são sistemas interessantes para o estudo de interações hospedeiro-parasitoide, uma vez que estes sistemas são ricos e facilmente amostrados, tanto os frutos como as sementes e seus consumidores, e ainda seus parasitoides são bastante estáticos e vivem dentro das sementes em toda a sua fase larval (TULLER et al., 2015).

1.3 O Sistema estudado

O estudo foi realizado com a planta *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Fabaceae: Mimosoideae) e as espécies que interagem com seus frutos e sementes. Deste modo, este tipo de sistema é classificado como do tipo *source*

web, onde se estuda uma rede de interações com base em um único recurso fonte (vegetal) e os organismos que se relacionam com o mesmo (PIMM et al., 1991).

A família Leguminosae (Fabaceae) é considerada a terceira maior família dentre as plantas, com 727 gêneros e 19325 espécies, sendo dividida em três subfamílias: Mimosoideae, Caesalpinoideae e Papilionoideae (LEWIS et al., 2005; QUEIROZ, 2009). No Cerrado a família Leguminosae é a que possui a maior riqueza em espécies (FURLEY, 1999). Mimosoideae apresenta cerca de 3.270 espécies agrupadas em 82 gêneros, distribuídos nas regiões tropicais e subtropicais com diversos gêneros ocorrendo também em regiões temperadas (ELIAS, 1981; LEWIS et al., 2005). Os frutos caracterizam-se por serem deiscentes, sendo os tipos mais frequentes os folículos e os legumes, ou indeiscentes, como os legumes bacoídes, nucoídes e samaroides; sementes com hilo diminuto, com ou sem um pleurograma distinto; embrião com eixo radicular hipocótilo reto (BENTHAM, 1876; BARROSO et al. 1999; DOYLE et al. 2000).

Incluso em Mimosoideae, o gênero *Piptadenia* apresenta cerca de 25 espécies, 21 ocorrentes no Brasil. Muitas espécies de *Piptadenia* são exploradas para utilização de sua madeira em construções e fabricação de móveis (RIZZINI, 1971). Popularmente conhecida como pau-jacaré, a espécie *P. gonoacantha* possui as sinonímias: *Acacia gonoacantha* Mart., *Piptadenia communis* Benth, *Pityrocarpa gonoacantha* (Mart.) Brenan, ocorrendo no Rio de Janeiro, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul até Santa Catarina. É uma planta pioneira de rápido crescimento, chegando a 20 metros de altura, que ocorre indistintamente tanto em solos férteis como pobres. Floresce a partir do final de outubro até janeiro, ocorrendo a maturação dos frutos em meados de setembro. Esta espécie possui uma das melhores madeiras para lenha e carvão e é considerada indispensável nos reflorestamentos mistos destinados à recomposição de áreas degradadas de preservação permanente (LORENZI, 2002).

Existem poucos estudos do sistema de organismos associados a frutos e sementes de *Piptadenia gonoacantha*. Silva et al. (1968) destacaram a ocorrência do gênero *Bruchus* sp. (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) em sementes desta planta. Silva (1981) registrou 35,9% de sementes atacadas pela espécie bruquínea *Acanthoscelides clitellarius* (Fähræus, 1839). Santos et al. (1998) encontraram sementes atacadas por cinco espécies, sendo o maior prejuízo causado por *Acanthoscelides clitellarius*, seguido por duas espécies de Lepidoptera (Pyralidae) e duas de Diptera. Ainda não há estudos abordando a presença de parasitoides bem como as interações destes com fitófagos neste sistema. Todavia, em nenhum destes casos, uma abordagem de redes tróficas foi empregada para melhor compreender estas comunidades de insetos que exploram este tipo de recurso.

Diante disto, o objetivo geral desta dissertação foi descrever os insetos consumidores de frutos e sementes de *Piptadenia gonoacantha* bem como os parasitoides associados a estes e suas relações, compondo assim um modelo de rede trófica e estimando as propriedades estruturais e funcionais existentes na mesma. Foram testadas duas hipóteses: (i) frutos de maior tamanho influenciam positivamente a complexidade da rede trófica, provocando um aumento na abundância e riqueza de insetos, bem como nas interações; (ii) sementes com insetos parasitoides possuem maior biomassa que as sementes predadas pelos herbívoros.

REFERÊNCIAS

BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L. F. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Imprensa Universitária, 1999. 443p.

BECERRA, J. X. The impact of herbivore–plant coevolution on plant community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 1, n. 4, p. 7483–7488, 2007.

BENTHAM, G. Mimosaceae. *In*: MARTIUS, C. F. P. VON; ENDLICHER, S.; URBAN, I. (eds.). **Flora brasiliensis**. Monachii: Lipsiae, v. 15, n. 1, 1876. p. 258-527.

BERLOW, E. L.; NEUTEL, A. M.; COHEN, J. E.; RUITER, P. C.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.; FOX, J.W.; JANSEN, V. A. A.; JONES, J. I.; KOKKORIS, G. D.; LOGOFET, D. O.; MCKANE, A. J.; MONTOYA, J. M.; PETCHEY, O. Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, p. 585-598, 2004.

DOYLE, J. J.; CHAPPILL, J. A.; BAILEY, C. D.; KAJITA, T. Towards a comprehensive phylogeny of Legumes: evidence from rbcL sequences and non-molecular data. *In*: HERENDEEN, P. S.; BRUNEAE, A. (eds.). **Advances in legume systematics 9**. Royal Botanic Gardens, Kew, 2000. p.1-20.

ELIAS, T. S. Mimosoideae. *In*: POLHILL, R. M.; RAVEN, P. H. (eds.). **Advances in legume systematics I**. Royal Botanic Gardens, Kew. 1981. p.143-151.

FURLEY, P.A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to Brazilian cerrados. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, p. 223-241. 1999.

GAULD, I. D.; BOLTON, B. **The Hymenoptera**. Oxford: Oxford University Press, 1988.

GIBSON, G. A. P.; HUBER, J. T.; WOOLLEY, J. B. (Coords.). **Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)**. Ottawa: National Research Council, 1997. 794 p.

GOMES, J. J. M.; ZAMORA, R. Top-Down Effects in a Tritrophic System: Parasitoids Enhance Plant Fitness. **Ecology**, v. 75, n. 4, p. 1023-1030, 1994.

HALL, S. J.; RAFFAELLI, D. Food-web patterns: Lessons from a species-rich web. **Journal of Animal Ecology**, v. 60, n. 3, p. 823-841, 1991.

HANSON, P. E.; GAULD, I. D. (Eds). **Hymenoptera de La Region Neotropical**. Memoirs of the American entomological Institute, v.77, n.1, 2006. 994 p.

HASSEL, M.P. **The spatial and temporal dynamics of host-parasitoids interactions**. Oxford, UK: Oxford University Press, 2000. 208 p.

HAWKINS, B. A.; J. H. LAWTON. Species richness for the parasitoids of British phytophagous insects. *Nature*, v. 326, p. 788-790. 1987.

HERRERA, C. M. Defense of ripe fruit from pests: it's significance in relation to plant disperser interactions. **The American Naturalist**, v. 12, p. 218-241, 1982.

JANZEN, D. H. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. **Evolution**, v. 23, n. 1-27, 1969.

JANZEN, D. H. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. **Ecology**, v. 52, n. 6, p. 964-979, 1971.

JANZEN, D. H. Intra and Interhabitat Variations in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) Seed Predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. **Ecology**, v. 56, n. 4, p. 1009-1013, 1975.

JANZEN, D. H. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. In: Estrada, A. & Fleming, T. H. (Eds.). **Frugivore and Seed Dispersal**. Junk Publishers, Dordrecht, 1986. p.251-271.

JOHNSON, C. D.; ROMERO, J. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, p. 401-408, 2004.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, p. 929-929, 2003.

LA SALLE, J.; GAULD, I. D. **Parasitic Hymenoptera and biodiversity crisis**. Redia, Firenze, v. 74, n. 3, p. 315 – 334, 1992.

LAWTON, J. H. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. In: WAAGE, J.; GEATHEAD, D. (Eds.). **Insect parasitoids**. Academic Press, London, 1986. p. 265-287.

LEWIS, G.P.; SCHIRIRE, B.; MACKINDER, B.; LOCK, M. **Legumes of the world**. Kew: Royal Botanical Gardens, p. 1-7, 2005.

LORENZI, H. **Árvores brasileiros**. Nova Odessa: Plantarum, v. 1, 2002. 368 p.

MAY, R.M. How many species are there on Earth? **Science**, v. 241, p. 1441-1449, 1988.

MEIADO, M. V.; SIMABUKURO, E. A.; IANNUZZI, L. Entomofauna associated to fruits and seeds of two species of *Enterolobium* Mart. (Leguminosae): harmorbeneft? **Revista brasileira de Entomologia**, v. 57, n. 1, p. 100-104, 2013.

NASCIMENTO, A. G. 2010. **Estudo de interações de parasitoides de insetos endófagos em frutos do Cerrado**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 13 p.

NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, p. 278-285, 2000.

NOVAK, M.; WOOTTON, T. Using experimental indices to quantify the strength of species interactions. **Oikos**, v. 119, p. 1057-1063, 2010.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 65-75, 1966.

PAINE, R. T. Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. **Journal of Animal Ecology**, v. 49, n. 3, p. 666-685, 1980.

PAINE, R. T. Food web analysis through field measurement of per capita interaction strength. **Nature**, v. 355, p. 73-75, 1992.

PIMM, S. L.; LAWTON, J.H.; COHEN, J.E. Food web patterns and their consequences. **Nature**, v. 350, p. 669-674, 1991.

PRICE, P. W. **Insect Ecology**. Wiley, New York, 3 ed., 1997. 874 p.

QUEIROZ, L. P. **Leguminosas da Caatinga**. Universidade Estadual de Feira de Santana: Feira de Santana, 2009. 914 p. Acesso em 04 de novembro de 2015. <<http://pt.scribd.com/doc/51116479/QUEIROZ-2009-Leguminosas-da-Caatinga>>

QUICKE, D. L. **Parasitic wasps**. 1st. ed. London: Chapman & Hall, 1997. 470 p.

RIZZINI, C. T. **Árvores e madeiras úteis do Brasil**. Ed. Edgard Blucher e Ed. Universidade de São Paulo, p. 97 - 104, 1971.

SANTOS, G.; ZANUNCIO, T.; ASSIS-JÚNIOR, S.; ZANUNCIO, J. Danos por *Acanthoscelides clitellarius* (Coleoptera: Bruchidae), Lepidoptera (Pyralidae) y Diptera en semillas de *Piptadenia communis* (Leguminosae). **Bosque**, v. 19, n. 2, p. 23-27, 1998.

SARI, L. T.; RIBEIRO-COSTA, C. S. Predação de sementes de *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (Caesalpinaceae) por bruquíneos (Coleoptera: Chrysomelidae). **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 3, p. 521-525, 2005.

SARI, L. T.; RIBEIRO-COSTA, C. S. Entomofauna associada aos frutos de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) no Parque Estadual do Cerrado, Jaguariaíva, Paraná. **Coletânea de Pesquisa do Parque Estadual de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**, v. 1, n. 1, p. 316-325, 2011.

SCATOLINI, D.; PENTEADO-DIAS, A. M. Fauna de Braconidae (Hymenoptera) como bioindicadora do grau de preservação de duas localidades do Estado do Paraná. **Revista Brasileira Ecologia**, Rio Claro, v.1, n.1, p.84-87, 1997.

SILVA, N. A. Danos causados em sementes de pau-jacaré (*Piptadenia communis* Benth) (Leguminosae: Mimosoideae) por *Acanthoscelides clitellarius* (Fahraeus, 1839) (Coleoptera: Bruchidae). **Resumos do VI Congresso Brasileiro de Entomologia**, Fortaleza, Brasil, 1981. p.95-95.

SILVA, A. G. A.; GONÇALVES, C. R.; GALVÃO, D. M.; GONÇALVES, A. J. L.; GOMES, J.; SILVA, M. N.; SIMONI, L. 1968. **Quarto catálogo dos insetos que vivem em plantas do Brasil, seus hospedeiros e predadores**. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura, Defesa e Inspeção Agropecuária. Tomo 1, pt 2: Insetos hospedeiros e seus inimigos naturais.

SULLIVAN, D. J.; VÖLKL., W. Hyperparasitism: Multitrophic ecology and behavior. **Annual Review of Entomology**, v. 44, p. 291-315, 1999.

TERBORGH, J.; HOLT, R. D.; ESTES, J. A. Trophic cascades: What they are, how they work, and why they matter. In: TERBORGH, J; ESTES, J. A. **Trophic cascades: Predators, preys, and the changing dynamics of nature**. Washington: Island Press, 2010. p. 1-20.

TRAVESSET, A. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: Factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. **Oecologia**, v. 87, p. 570-576, 1991.

TULLER, J., PAULA, E. L.de, MAIA, L. F., MORAES, R. A. ; FARIA, L. D. B. Seed predation food web, nutrient availability, and impact on the seed germination of *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae). **International Journal of Tropical Biology and Conservation**, v. 63, n. 4, p. 1149-1159, 2015.

WALKER, M.; JONES, T. H. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. **Oikos**, v. 93, p. 177-187, 2001.

WHARTON, R. A.; MARSH, P. M.; SHARKEY, M. J. (Coords.). **Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera)**. Ed. International Society of Hymenopterists. Special publication 1, 1997. 439 p.

WOOTTON, J. T.; EMMERSON, M. Measurement of interaction strength in nature. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 419-444, 2005.

ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; SMITH, G.M. (Eds.). **Analysing Ecological Data**. Springer , 2007. 680 p.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1

**DESCRIÇÃO DA REDE MULTITRÓFICA DE INSETOS ASSOCIADOS
A *Piptadenia gonoacantha* (MART.) MACBR. (Fabaceae) E RELAÇÕES
INSETO-RECURSO**

RESUMO

Este estudo teve como objetivo descrever a rede trófica de insetos associados a frutos e sementes de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr., reportando as interações de insetos herbívoros consumidores de frutos e sementes e seus parasitoides e analisando as relações destes com os traços do recurso, como biomassa e área do fruto. Foi amostrado um total de 440 frutos de *P. gonoacantha* no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades. Foram observadas 21 espécies de insetos distribuídos em quatro níveis tróficos. A espécie mais amostrada foi *Acanthoscelides clitellarius* Fähræus (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae), a principal espécie consumidora de sementes. Verificou-se também a presença de larvas de Lepidoptera consumindo tanto sementes como o tecido interno do fruto. Foram encontradas, ainda, as espécies herbívoras Dermestidae sp.1, *Allorhogas* sp.1 Gahan (Hymenoptera, Doryctinae), Cecidomyiidae sp. 1 (Diptera) e Chalcidoidea sp.1 (Hymenoptera) em baixo número. A rede trófica mostrou ser compartimentalizada, com uma sub-rede de 10 espécies de parasitoides e uma espécie de hiperparasitoide associados a *A. clitellarius*, e uma sub-rede de quatro espécies de parasitoides associados a lepidópteros. Os traços do recurso exerceram influência sobre a complexidade da rede trófica e sobre o comportamento de oviposição de *A. clitellarius*, onde frutos com maior área apresentaram mais ovos desta espécie. Frutos com maior biomassa apresentaram uma maior abundância e riqueza de insetos, bem como mais interações. As sementes com maior biomassa foram mais utilizadas pelos insetos herbívoros. As formas larvais de Lepidoptera provocaram o maior dano na biomassa das sementes dentre os herbívoros. As sementes com parasitoides não apresentaram diferença significativa na biomassa comparando-se com as sementes predadas. Este estudo mostrou que a rede trófica de insetos associados a frutos e sementes de *P. gonoacantha* é relativamente rica em espécies de insetos consumidores de frutos e sementes e seus parasitoides e, ainda, que os traços do recurso exercem influência positiva sobre a complexidade desta rede trófica.

Palavras-chave: Bruchinae. Lepidoptera. Parasitoides. Predação de sementes. Traços do recurso.

ABSTRACT

This study aimed to describe the food web of insects associated with fruits and seeds of *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr, reporting the interactions of herbivorous insects and their parasitoids and analyzing their relationships with resource traits, such as fruit area and biomass. A total of 440 fruits were sampled in the Lavras Federal University campus and nearby. We observed 21 species of insects distributed in four trophic levels. The species most frequently sampled was *Acanthoscelides clitellarius* Fähræus (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae), the main seed consumer species. We also observed the presence of Lepidoptera larvae consuming both seeds and the internal tissue of the fruit. We also find the herbivorous species Dermestidae sp.1, *Allorhogas* sp.1 Gahan (Hymenoptera, Doryctinae), Cecidomyiidae sp. 1 (Diptera) and Chalcidoidea sp.1 (Hymenoptera) in low numbers. The food web was shown to be compartmentalized with a subweb of 10 parasitoids species and one hyperparasitoid species associated with *A. clitellarius* and a subweb of four species of lepidopteran associated parasitoids. The resource traits had influence on the food web complexity and on the oviposition behavior of *A. clitellarius*, where fruits with larger area presented more eggs of this species. Fruits with higher biomass presented a greater insects abundance and richness, as well as more interactions. Seeds with higher biomass were more frequently used by herbivorous insects. The Lepidoptera larvae caused the greatest damage in seed biomass among herbivores. Seeds with parasitoids did not present a significant difference in biomass when compared to predated seeds. This study showed that the insect food web associated with fruits and seeds of *P. gonoacantha* is relatively rich in species of fruits and seeds consumers insects and their parasitoids and that the resource traits exert a positive influence on the complexity of this food web.

Keywords: Bruchinae. Lepidoptera. Parasitoids. Seed predation. Resource traits.

1 INTRODUÇÃO

Os organismos animais e vegetais interagem entre si de vários modos, em especial nas relações tróficas. Estudar as redes tróficas envolvendo estes organismos é importante na caracterização da estrutura da comunidade, compreendendo assim o papel da interação das espécies e determinando a influência destas interações sobre os padrões observados e propriedades dinâmicas de comunidades naturais (PAINE, 1992; HALL e RAFFAELLI, 1991). Estes estudos de abordagem trófica são de ampla importância, pois permitem fazer previsões sobre como o ganho ou perda de espécies afeta a estrutura e dinâmica de redes ecológicas (DUNNE et al., 2002; STOUFFER e BASCOMPTE, 2011), além da compreensão do funcionamento de processos ecológicos aplicáveis, como o controle biológico (VAN VEEN et al., 2006; TYLIANAKIS et al., 2010). Deste modo, os estudos de redes tróficas assumem implicitamente que a predação é um processo importante na regulação da estrutura e dinâmica das comunidades (BERLOW et al., 2004). Portanto, a disponibilidade de recursos pode produzir efeitos sobre a abundância e riqueza das redes alimentares terrestres (BRIAND, 1983; CHASE, 1996; CHASE et al., 2000; WALKER e JONES, 2001).

O estilo de alimentação de herbívoros é um dos muitos fatores que afetam as interações tróficas em comunidades de insetos (MEMMOTT et al., 2000). Insetos herbívoros interagem entre si através de inimigos naturais compartilhados, sendo estes insetos predadores ou parasitoides, e essas interações indiretas podem ser importantes para influenciar a estrutura da comunidade (VAN VEEN et al., 2008). O parasitismo, em especial, é o responsável por grande parte da regulação dos níveis populacionais de insetos, uma vez que um inseto herbívoro pode ser parasitado por várias espécies de parasitoides (MAY, 1988).

As interações entre parasitoides e insetos consumidores de sementes têm um importante papel nas comunidades ecológicas (HERRERA, 1982; LAWTON, 1986), isso devido à sobrevivência das sementes e, conseqüentemente, o sucesso no recrutamento das populações de plantas por estarem diretamente relacionados aos danos causados pela herbivoria destes insetos (KURSAR e COLEY, 2003).

Neste sentido, estudos têm demonstrado que redes tróficas do tipo "*source web*", onde insetos herbívoros e seus parasitoides são sustentados por uma planta recurso (COHEN, 1978), são importantes ferramentas para o conhecimento de comunidades ecológicas e as relações existentes. Trabalhos, em especial, utilizando plantas da família Fabaceae têm mostrado que os frutos destas plantas abrigam uma rica comunidade de insetos, composta principalmente por bruquíneos e lepidópteros consumidores de frutos e sementes e uma gama de seus parasitoides e hiperparasitoides, fornecendo assim um excelente modelo para o estudo de interações e redes (e.g. WHITEHEAD, 1975; ROJAS-ROUSSE, 2006; RIBEIRO-COSTA et al., 2011; SARI e RIBEIRO-COSTA, 2011; MEIADO et al., 2013; TULLER et al., 2015; MORALES-SILVA e MODESTO-ZAMPIERON, 2016; WOOD et al., 2016). Além da riqueza destes sistemas, outro ponto positivo é que são facilmente amostrados, uma vez que os predadores de sementes e seus parasitoides são bastante estáticos e vivem em sementes durante toda a sua fase larval (TULLER et al., 2015). No entanto, ainda assim pode ser difícil determinar as interações hospedeiro-parasitoide nestes sistemas (MEMMOTT et al., 2000).

Nestes sistemas, onde o recurso se baseia em frutos e sementes, as características morfológicas dos mesmos pode ser um fator importante, pois o pequeno tamanho de frutos e sementes pode atuar como um fator limitante para os insetos que ali se alimentam, exigindo uma quantidade mínima de recursos para o seu desenvolvimento (CENTER e JOHNSON, 1974; SZENTESI e

JERMY, 1995). O tamanho dos frutos pode constituir uma fonte de atração para as fêmeas, já que um tamanho maior de fruto ofereceria um pacote com maior quantidade potencial de recursos, o que garantiria o desenvolvimento das larvas (MORANDINI e VIANA, 2009). Porém, o modo como as características de frutos e sementes atuam sobre a rede trófica nestes sistemas de leguminosas ainda não está muito claro.

Neste sentido, este trabalho utilizou como recurso frutos e sementes da leguminosa conhecida popularmente como pau-jacaré, *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Mimosoideae). A referida espécie possui as sinonímias: *Acacia gonoacantha* Mart., *Piptadenia communis* Benth, *Pityrocarpa gonoacantha* (Mart.) Brenan, que ocorre no Rio de Janeiro, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul até Santa Catarina, é uma planta de rápido crescimento, chegando a 20 metros de altura; floresce do final de outubro até janeiro, ocorrendo a maturação dos frutos em meados de setembro (LORENZI, 2002). Esta espécie é recomendada em reflorestamentos destinados principalmente à recuperação de áreas degradadas, e ainda é considerada uma das melhores madeiras para lenha e carvão. (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003).

Existem poucos estudos de insetos associados a frutos e sementes de *P. gonoacantha*. Silva et al. (1968) reportaram a ocorrência do gênero *Bruchus* sp. Linnaeus (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) em sementes desta planta. Silva (1981) registrou 35,9% de sementes atacadas pela espécie bruquínea *Acanthoscelides clitellarius* Fähræus. Santos et al. (1998) encontraram sementes atacadas por cinco espécies, sendo a maior injúria causada por *A. clitellarius*, seguido por duas espécies de Lepidoptera (Pyralidae) e duas de Diptera não identificadas. Ainda não há estudos abordando a presença de parasitoides bem como as interações destes com herbívoros neste sistema. Em nenhum destes casos, uma abordagem de redes tróficas foi empregada para melhor compreender estas comunidades de insetos que exploram esse tipo de recurso.

Com isso, o objetivo deste estudo foi descrever a rede trófica de insetos associados a frutos e sementes de *P. gonoacantha*, elucidando as interações de insetos herbívoros e parasitoides e as relações destes com os traços do recurso. Foram testadas as seguintes hipóteses: (i) frutos de maior tamanho influenciam positivamente a complexidade da rede trófica, provocando um aumento na abundância e riqueza de insetos, bem como nas interações, o que se baseia na hipótese de abundância de recursos (TERAGUSHI et al., 1981; HUNTER e WILMER, 1989; OHGUSHI, 1992, HUNTER, 1992; MARQUES et al., 2000; MORRIS, 2009); (ii) sementes com insetos parasitoides possuem maior biomassa que as sementes predadas pelos herbívoros.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O Estudo foi realizado no município de Lavras, ao sul do estado de Minas Gerais, em fragmentos de matas localizados no campus da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e proximidades ($21^{\circ} 13' 42.79''S$; $44^{\circ} 59' 11.04''O$) (Figura 1). O clima predominante da região é CWB, ou tropical de altitude, caracterizado por verões brandos e invernos secos, temperatura média de $19,4^{\circ}C$ e pluviosidade média anual de 1529,5 mm (Departamento Nacional De Meteorologia - DNMet, 1992).

Figura 1 - Campus da Universidade Federal de Lavras (UFLA) com indicação em amarelo dos pontos onde foram realizadas as coletas dos frutos. Foram coletados frutos de uma, duas e cinco árvores nos pontos 1, 2 e 3, respectivamente. O ponto 1 localiza-se a cerca de 0,71 Km do ponto 2, e este localiza-se a cerca de 0,61 km do ponto3.



Fonte: Google Earth (acesso em 04. nov. 2015).

2.2 Obtenção dos dados dos frutos e sementes

Foi coletado entre setembro-outubro de 2015 um total de 440 frutos maduros provenientes de oito indivíduos de *P. gonoacantha*. Para a retirada dos mesmos utilizou-se tesoura de poda com haste longa. No campo, os frutos foram armazenados em pacotes de papel devidamente identificados por planta, sendo posteriormente conduzidos ao Laboratório de Ecologia e Complexidade da UFLA.

Em laboratório, cada fruto foi armazenado individualmente em tubos de PVC etiquetados e vedados nas duas extremidades com tecido de *voil* preso por borrachas, possibilitando assim a entrada de oxigênio, evitando a proliferação de fungos, e permitindo ainda o término do desenvolvimento dos organismos contidos nos frutos, bem como a contenção dos mesmos após a sua emergência (ver figura FS1 no material suplementar).

Após um período de cerca de três meses, posterior à obtenção dos insetos (descrita na seção 2.3), foram tomadas as medidas morfométricas (largura e comprimento) de cada fruto e semente utilizando-se paquímetro digital. Cada fruto teve sua largura medida em três locais, sendo uma medida na região de cada extremidade e uma medida na região central do fruto. Após aferidas, estas medidas foram somadas e divididas por três, sendo assim obtida a largura média para cada fruto de *P. gonoacantha*, e posteriormente, a área média.

As sementes foram minuciosamente examinadas em estereomicroscópio, sendo separadas nas categorias gerais: não predada, predada e com parasitoide; e nas categorias específicas: predada por Coleoptera (PCo), predada por Lepidoptera (PLe), predada por Coleoptera e Lepidoptera (PCo/PLe), predada por Hymenoptera (PHy), predada por Diptera (PDi), semente com parasitoide de Coleoptera (ParCo) e com parasitoide de Lepidoptera (ParLe). Para esta

separação foi observada a forma de alimentação dos insetos e também examinadas as cápsulas cefálicas dos ínstaes larvais dos herbívoros deixadas no interior das sementes. As sementes abortadas foram desconsideradas. Os frutos, bem como as sementes separadas por categorias, foram colocados em sacos de papel e secos em estufa a 40°C durante 48h, sendo posteriormente pesados em balança analítica de precisão para a obtenção da biomassa seca. Todas as sementes de uma determinada categoria pertencentes ao mesmo fruto foram pesadas juntas. O valor da biomassa resultante foi dividido pelo número respectivo de sementes, obtendo-se, portando, a biomassa individual média para cada semente de acordo com sua respectiva categoria e seu respectivo fruto.

2.3 Obtenção e manipulação dos insetos

Os himenópteros parasitoides requerem um cuidado maior na obtenção, manipulação e conservação. Por isso, foi regularmente inspecionada a presença destes indivíduos nos tubos, sendo então os emergentes coletados com auxílio de pincel e álcool a 70%.

Ao longo da triagem dos frutos, os indivíduos adultos encontrados fora das sementes foram classificados como “emergidos” e aqueles encontrados ainda dentro das sementes foram retirados e classificados como “não emergidos”. Todos os indivíduos encontrados foram armazenados em eppendorff contendo álcool a 70%, etiquetados de acordo com a planta e fruto. Para a identificação dos himenópteros foram utilizadas as seguintes referências: Hanson e Gauld (2006), Wharton et al. (1997) (para a família Braconidae), Gibson et al. (1997) (para Chalcidoidea). Himenópteros das famílias Pteromalidae e Eulophidae tiveram seus gêneros e morfoespécies determinados sob a supervisão do pesquisador Dr. Valmir Antonio Costa no Instituto Biológico de Campinas - SP, onde se encontram os espécimes. A espécie bruquínea consumidora de semente

foi determinada pela profa. Dra. Cibele Ribeiro-Costa da Universidade Federal do Paraná.

Todas as sementes com himenópteros parasitoides foram abertas, inspecionando-se a cápsula cefálica, aparelho bucal e resquícios do hospedeiro para a determinação da interação, baseando-se também na literatura. Por fim, os ovos da espécie bruquínea localizados sob a superfície externa dos frutos foram contabilizados utilizando-se estereomicroscópio.

2.4 Análises dos dados

Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa R (R Core Team 2016). As métricas quantitativas da rede trófica foram calculadas utilizando o pacote *cheddar* (Hudson *et al.* 2013). Foi construída uma curva de acumulação de espécies para avaliar a eficiência amostral do número de frutos na riqueza de espécies acumuladas utilizando-se o pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2007) com o método de rarefação utilizando o estimador Jack1 baseado em 1000 randomizações.

Modelos lineares generalizados (GLM) foram construídos para relacionar as características da rede trófica com o recurso. Em um primeiro modelo foi analisado o comportamento de oviposição de *Acanthoscelides clitellarius* sobre os frutos, onde o número de ovos foi considerado a variável resposta e a área do fruto como variável explanatória. Foi utilizada a distribuição Poisson zero-truncada. Para avaliar o efeito da biomassa dos frutos na complexidade da rede trófica foram construídos três modelos, onde a abundância, número de espécies (riqueza) e o número de interações em cada fruto foram assumidos como variáveis respostas e a biomassa dos frutos como variável explanatória. A estrutura do erro dos modelos foi ajustada pela distribuição Quasipoisson.

Para comparar a biomassa das sementes entre as categorias de predação e parasitismo inicialmente foi feito o teste de ShapiroWilk, mostrando que a distribuição dos dados era não-normal. Posteriormente, foi feito o teste de Kruskall Wallis, detectando a existência de diferença entre as amostras. Em seguida, utilizando o pacote *PMCMR* (POHLERT, 2016) foi feito um teste de Nemenyi para avaliar a diferença na biomassa das sementes entre as categorias.

3 RESULTADOS

3.1 Descrição e amostragem da rede trófica

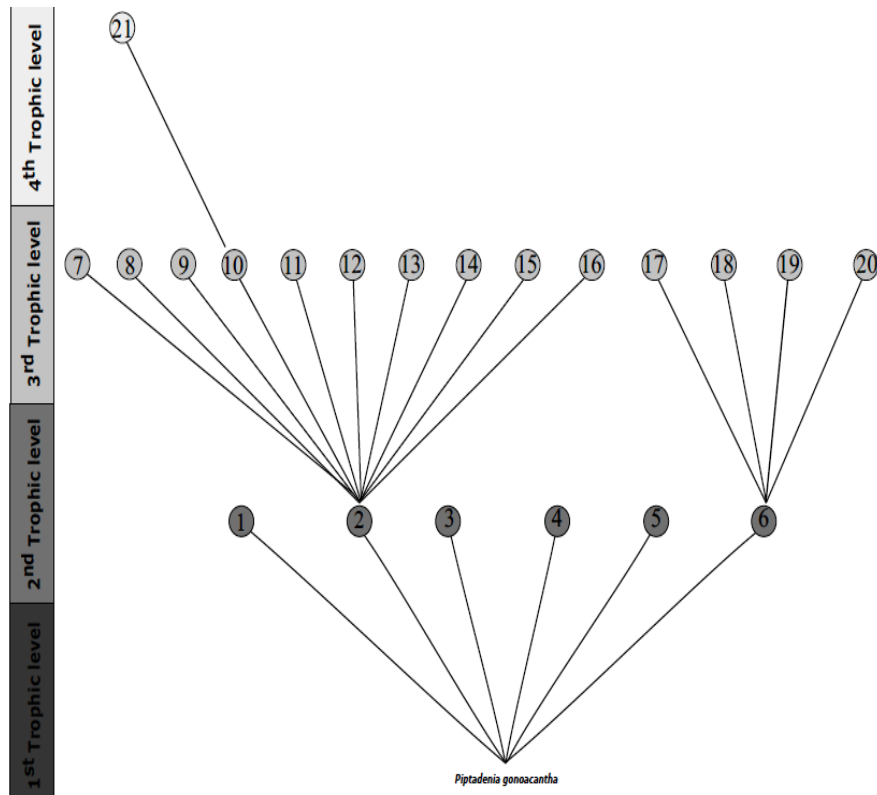
Nós obtivemos um total de 21 espécies para a rede trófica, dentro de quatro níveis tróficos. A rede trófica completa está representada na Figura 2. A curva de acumulação de espécies mostrou que o esforço de amostragem dos frutos foi adequado para representar 80,77% da riqueza desta rede trófica segundo o estimador Jackknife de primeira ordem, que acusou 26 espécies (Figura 3).

O primeiro nível trófico, representado pela espécie vegetal *P. gonoacantha*, foi composto por um total de 3712 sementes dos 440 frutos (média de 8,44 sementes/fruto), sendo o número máximo de 13 sementes por fruto. Deste total, 1433 sementes (38,60%) foram sementes abortadas, sendo estas desconsideradas das análises. Portanto, obteve-se um total de 2279 sementes viáveis, sendo 1376 não predadas (60,38%; Figura 5J), 786 predadas (34,49%) e 117 com parasitoides (5,13%).

Nós encontramos um total de 778 insetos associados aos frutos, estando 629 indivíduos (80,85%) dentro do segundo nível trófico, composto de seis espécies herbívoras distribuídas em seis famílias e quatro ordens. Este nível trófico é representado principalmente pela espécie consumidora de semente mais abundante, *Acanthoscelides clittelarius* Fähræus (586 indivíduos, 75,32% do total de insetos e 93,16% dos herbívoros), seguido por Lepidoptera (32 indivíduos, 4,11% do total de insetos e 5,09% dos herbívoros). Para o terceiro nível trófico nós encontramos um total de 146 indivíduos parasitoides (18,77%) compondo 14 espécies distribuídas em oito gêneros e cinco famílias. Destes, 128 indivíduos pertencentes a 10 espécies (16,45 % do total de insetos e 87,67% dos parasitoides) são parasitoides associados a *A. clittelarius* e 18 indivíduos de

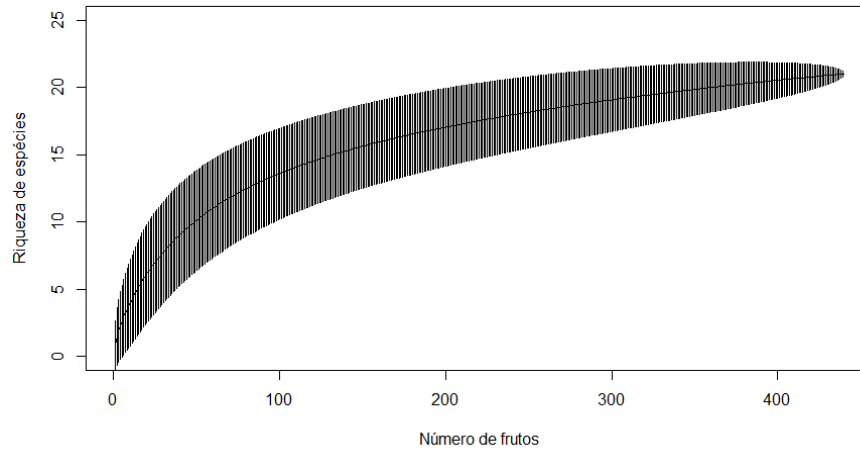
quatro espécies (2,31% do total de insetos e 12,33% dos parasitoides) são parasitoides de Lepidoptera. O quarto e último nível trófico foi representado por três indivíduos hiperparasitoides (0,33%) da espécie *Sycophila* sp. 1 Walker. A abundância bem como a frequência relativa de cada espécie da rede podem ser observados na Tabela 1. Algumas interações foram observadas pela primeira vez em nosso trabalho e estão detalhadas na Tabela 2.

Figura 2 - A rede trófica de *P. gonoacantha*. O primeiro nível trófico é representado pela planta, o segundo nível trófico pelas espécies herbívoras, o terceiro nível trófico pelas espécies parasitoides e o quarto e último nível trófico pela espécie hiperparasitoide. 1 = Dermestidae sp. 1; 2 = *Acanthoscelides clitellarius*; 3 = Cecidomyiidae sp. 1; 4 = Chalcidoidea sp. 1, 5 = *Allorhogas* sp. 1; 6 = Lepidoptera; 7, 8 e 9 = *Eurydinoteloides* sp. 1, sp. 2 e sp. 3, respectivamente; 10, 11 e 12 = *Eurytoma* sp. 1, sp. 2 e sp. 3, respectivamente; 13 e 14 = *Horismenus* sp. 1 e sp. 2, respectivamente; 15 = *Eupelmus* sp. 1; 16 = *Heterospilus*; 17 e 18 = *Bracon* sp. 1 e sp. 2, respectivamente; 19 = *Chelonus* sp. 1; 20 = *Phanerotoma* sp. 1; 21 = *Sycophila* sp. 1.



Fonte: Do autor.

Figura 3 - Curva de acumulação de espécies de insetos baseada na amostragem de frutos de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. A curva foi construída com um intervalo de confiança de 95%.



Fonte: Do autor.

Com relação às métricas estimadas da rede trófica obtivemos os seguintes resultados: 21 espécies (S), densidade de ligação de 0,95 (LS), 0,04 de conectância (C), proporção de espécies basais, intermediárias e superiores de 0,05, 0,14 e 0,82, respectivamente, 0,19 de razão parasitoide-hospedeiro, 1,00 e 5,25 de generalidade trófica e vulnerabilidade trófica, respectivamente, e um comprimento médio da cadeia de 1,83.

Tabela 1 - Abundância total dos insetos associados a frutos e sementes de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. FR = Frequência relativa.

Posição trófica/Espécie	Abundância	FR (%)
CONSUMIDORES PRIMÁRIOS	629	80.85
<i>Acanthoscelides clitellarius</i>	586	75.32
Lepidoptera	32	4.11
Dermestidae sp. 1	8	1.03
Posição trófica/Espécie	Abundância	FR (%)
<i>Allorhogas</i> sp. 1 Gahan	1	0.13
Chalcidoidea sp. 1	1	0.13
Cecidomyiidae sp. 1	1	0.13
PARASITOIDES	146	18.77
Associados a <i>A. clitellarius</i>	128	16.45
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 1 Girault	50	6.43
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 2	9	1.16
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 3	6	0.77
<i>Eurytoma</i> sp. 1 Lliger	17	2.19
<i>Eurytoma</i> sp. 2	2	0.26
<i>Eurytoma</i> sp. 3	5	0.64
<i>Horismenus</i> sp. 1 Walker	15	1.93
<i>Horismenus</i> sp. 2	1	0.13
<i>Heterospilus</i> sp. 1 Halliday	13	1.67
<i>Eupelmus</i> sp. 1 Dalman	10	1.29
Associados a Lepidoptera	18	2.31
<i>Chelonus</i> sp. 1 Panzer	13	1.67
<i>Bracon</i> sp. 1 Fabricius	2	0.26
<i>Bracon</i> sp. 2	2	0.26
<i>Phanerotoma</i> sp. 1 Wesmael	1	0.13
HYPERPARASITOIDE	3	0.39
Posição trófica/Espécie	Abundância	FR (%)
<i>Sycophila</i> sp. 1	3	0.39
TOTAL	778	100

Fonte: Do autor.

Tabela 3 - Interações observadas em condições de laboratório da rede trófica de *P. gonoacantha* e registros literários.

Recurso	Consumidor	Evidência da Interação
<i>P. gonoacantha</i>	<i>A. clitellarius</i> (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae)	A espécie foi observada consumindo as sementes desta planta por Silva, 1981 e Santos <i>et al.</i> , 1998.
<i>P. gonoacantha</i>	Lepidoptera	Imaturos observados consumindo as sementes desta planta por Santos <i>et al.</i> , 1998. * (Consumo de frutos).
<i>P. gonoacantha</i>	Dermestidae (Coleoptera)	Estes insetos consomem matéria animal e vegetal desidratada em geral (Casari e Ide, 2012). *
<i>P. gonoacantha</i>	Cecidomyiidae (Diptera)	Galhas foliares formadas por estes indivíduos nesta planta foram observadas por Fernandes <i>et al.</i> , 1988 e Arduin e Kraus, 1995. *
<i>P. gonoacantha</i>	<i>Allorhogas</i> sp. 1 (Hymenoptera, Braconidae)	Observados em leguminosas associados a sementes e galhas em trabalhos no Brasil como os de: Marsh <i>et al.</i> , 2000; Tuller <i>et al.</i> , 2015 e Morales-Silva e Modesto-Zampieron, 2016. *
<i>P. gonoacantha</i>	Chalcidoidea sp. 1 (Hymenoptera)	Trata-se de um grupo com biologia diversificada, ocorrendo fitofagia (Hanson e LaSalle, 2005).*
<i>A. clitellarius</i>	<i>Eurydinoteloides</i> sp. 1, sp. 2 e sp. 3 (Hymenoptera, Pteromalidae)	Registro de parasitismo para: <i>A. horni</i> Pic, <i>A. longistilis</i> (Horn) e <i>A. submuticus</i> (Sharp) (Noyes, 2016). *
<i>A. clitellarius</i>	<i>Eurytoma</i> sp. 1, sp. 2 e sp. 3 (Hymenoptera, Eurytoma)	Registro de parasitismo para <i>A. fraterculus</i> (Horn), <i>A. horni</i> , <i>A. lineatopygus</i> (Pic), <i>A. obsoletus</i> Say, <i>A. ochraceicolor</i> (Pic), <i>A. obtectus</i> (Say), <i>A. perforatus</i> (Horn) e <i>A. submuticus</i> (De Luca, 1965, Macdaniel e Boe, 1991, Hagstrum e Subramanyam, 2009 e Noyes, 2016). *
<i>A. clitellarius</i>	<i>Horismenus</i> sp. 1 e sp. 2 (Hymenoptera, Eulophidae)	Registro de parasitismo da espécie em <i>Piptadenia flava</i> (Spreng.) Benth (Hetz e Johnson, 1988).
<i>A. clitellarius</i>	<i>Heterospilus</i> sp. 1 (Hymenoptera, Braconidae)	Registro de parasitismo da espécie em <i>P. flava</i> (Hetz e Johnson, 1988).

Continua...

Conclusão

Recurso	Consumidor	Evidência da Interação
<i>A. clitellarius</i>	<i>Eupelmus</i> sp. 1 (Hymenoptera, Eupelmidae)	Registro de parasitismo da espécie em <i>P. flava</i> (Hetz e Johnson, 1988).
Lepidoptera	<i>Chelonus</i> sp. 1 (Hymenoptera, Braconidae)	São endoparasitoides de ovos e formas larvais de Lepidoptera em geral (Shaw, 1997).
Lepidoptera	<i>Bracon</i> sp. 1 e sp. 2 (Hymenoptera, Braconidae)	Podem parasitar formas larvais de Lepidoptera em geral (Quicke., 1997).
Lepidoptera	<i>Phanerotoma</i> sp. 1 (Hymenoptera, Braconidae)	São endoparasitoides de ovos e formas larvais de Lepidoptera em geral (Wharton <i>et al.</i> , 1997).
<i>Eurytoma</i> sp. 1	<i>Sycophila</i> sp. 1 (Hymenoptera, Eurytomidae)	<i>Eurytoma</i> galhadores observados como hospedeiros de <i>Sycophila</i> por Leite <i>et al.</i> , 2007 e 2013.

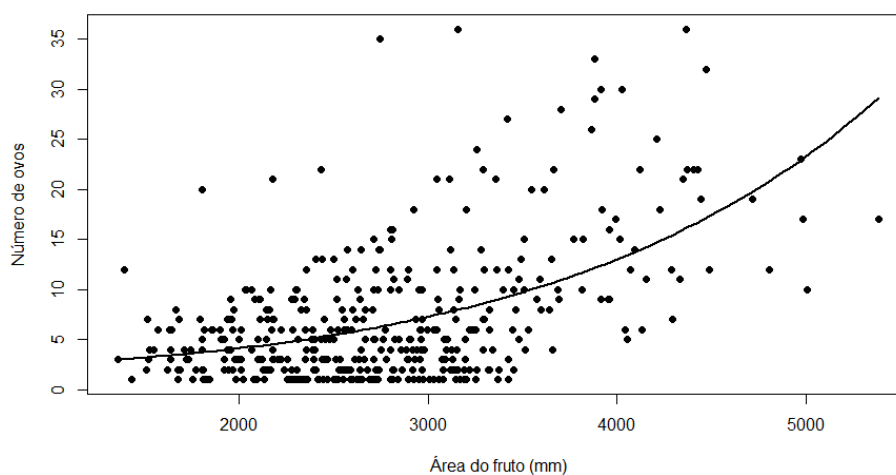
* Indica um primeiro registro.

Fonte: Do autor.

3.2 Relações inseto - recurso

Nós observamos que *A. clitellarius* coloca seus ovos sobre a superfície externa dos frutos de forma aleatorizada; deste modo, as larvas recém eclodidas adentram no fruto para consumir as sementes. O número total de ovos foi de 2866, sendo o mínimo de zero e o máximo de 36 ovos por fruto (média de 6,51 ovos por frutos), obtendo, portanto, uma sobrevivência de 20,45% dos indivíduos desta espécie. Encontramos uma relação positiva do número de ovos com a área do fruto, de modo que o número de ovos foi maior em frutos com uma maior área ($p < 0,001$; Figura 4).

Figura 4 - Modelo linear generalizado do número de ovos de *A. clitellarius* em função da área dos frutos de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. $p < 0,001$.



Fonte: Do autor.

Foram encontrados até quatro indivíduos de *A. clitellarius* consumindo uma única semente. As sementes consumidas por esta espécie foram totalizadas em 610 (26,77% do total de sementes e 77,61% das sementes predadas). Os indivíduos desta espécie pupam no interior das sementes e fazem aberturas circulares nestas de cerca de 0,758 mm de diâmetro para a eclosão (Figura 5A). A outra espécie de Coleoptera encontrada, Dermestidae sp. 1, causa danos maiores nas sementes (Figura 5B), consumindo toda a extremidade e o interior, sendo encontrado até 5 indivíduos em uma única semente; porém foram encontrados em baixo número, obtendo apenas três sementes predadas (0,13% do total de sementes e 0,38% das sementes predadas). As formas larvais desta espécie deixam cerdas quitinosas no interior das sementes.

Os indivíduos imaturos de Lepidoptera consomem grande quantidade de sementes desta planta, sendo observado que um único indivíduo imaturo pode consumir várias sementes, destruindo-as muitas vezes totalmente (Figura 5C). Em algumas ocasiões, resquícios de sementes totalmente predadas por estes indivíduos foram observados no interior dos frutos, contendo fios de seda e fezes produzidos pelos imaturos. As sementes predadas por estes insetos foram totalizadas em 150 (6,58% do total de sementes e 19,08% das sementes predadas). As formas larvais foram encontradas ainda consumindo o tecido interno do fruto, formando galerias (Figura 5D).

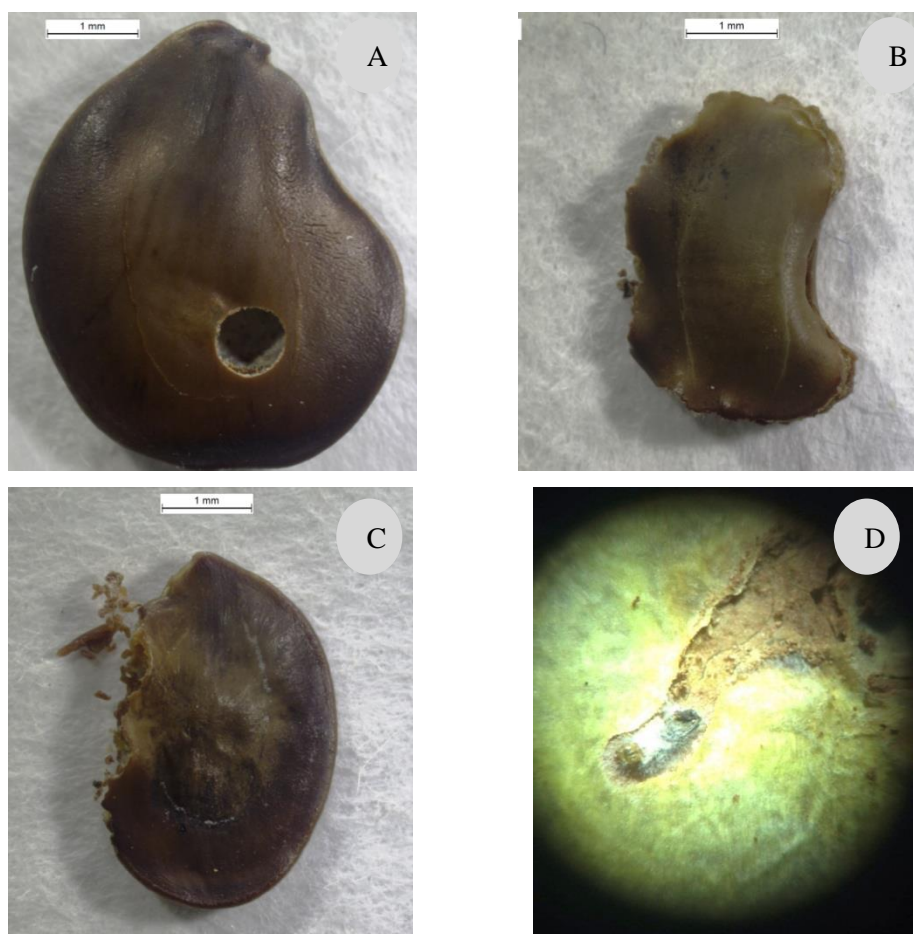
Foram encontradas 15 sementes que apresentaram dupla predação (0,66% do total de sementes e 1,91% das sementes predadas), sendo predadas tanto por larvas de *A. clitellarius* como de Lepidoptera (Figura 5E). Neste caso, em geral, a forma imatura de *A. clitellarius* se alimenta na região central da semente, enquanto a forma imatura de Lepidoptera se alimenta nas extremidades.

Foi encontrado apenas um indivíduo das demais espécies herbívoras. Porém, foram encontradas mais sementes associadas à predação de *Allorhogas*

sp. 1 (Hymenoptera, Braconidae, Doryctinae) (sete sementes, 0,31 % do total destas e 0,89% daquelas predadas). A forma imatura desta espécie se alimentou na extremidade da semente (Figura 5F). A morfoespécie Chalcidoidea sp. 1 (Hymenoptera) não pode ser identificada em menor nível taxonômico devido ao estado de conservação encontrado e foi associada à predação do tecido interno do fruto (Figura 5G). Cecidomyiidae sp. 1 (Diptera) foi associada como predadora de semente.

Os parasitoides de Lepidoptera causaram nas sementes uma abertura circular para eclosão de cerca de 0,600 mm de diâmetro (Figura 5H), enquanto os parasitoides de *A. clitellarius* causaram uma abertura de cerca de 0,476 mm de diâmetro (Figura 5I). As sementes com parasitoides de Lepidoptera foram totalizadas em 14 (0,61% do total de sementes e 11,97 % das sementes com parasitoides) e as sementes com parasitoides de *A. clitellarius* foram totalizadas em 103 (4,52% do total de sementes e 88,03% das sementes com parasitoides). As sementes consumidas por herbívoros e que apresentaram também parasitoides foram consideradas como sementes predadas.

Figura 5 - Predação de frutos e sementes de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015: (A) Semente predada por *A. clitellarius*; (B) Semente predada por Dermestidae sp. 1; (C) Semente predada por Lepidoptera; (D) Predação do fruto por Lepidoptera; (E) Semente predada por *Allorhogas* sp. 1; (F) Semente predada por *A. clitellarius* e Lepidoptera; (G) Predação do fruto por Chalcidoidea sp. 1; (H) semente com parasitoide de Lepidoptera; (I) Semente com parasitoide de Coleoptera (*A. clitellarius*); (J) Semente não predada.



Continua...

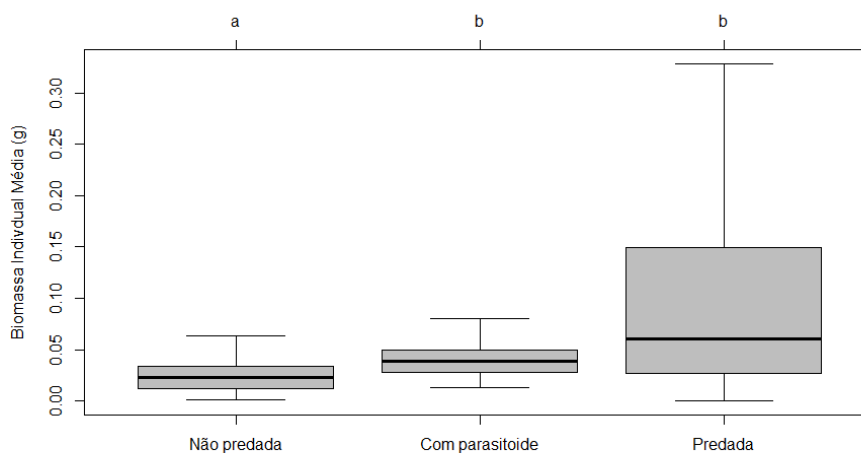
Conclusão



Fonte: Do autor.

A análise da biomassa das três categorias de sementes mostrou que tanto as sementes predadas como as sementes com parasitoides possuem maior biomassa do que as sementes não predadas ($p < 0,001$), demonstrando a preferência alimentar dos insetos herbívoros por sementes maiores. As sementes predadas e aquelas com parasitoides não apresentaram diferença significativa em sua biomassa ($p = 0,07$; Figura 6).

Figura 6 - Biomassa individual média das três categorias gerais de sementes de *P. gonoacantha* (não predada, com parasitoide e predada) coletadas no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. O teste de Kruskal-Wallis mostrou a existência de diferença significativa ($p < 0,001$). As letras "a" e "b" indicam os grupos significativamente diferentes encontrados no teste de Nemenyi ($p < 0,001$).

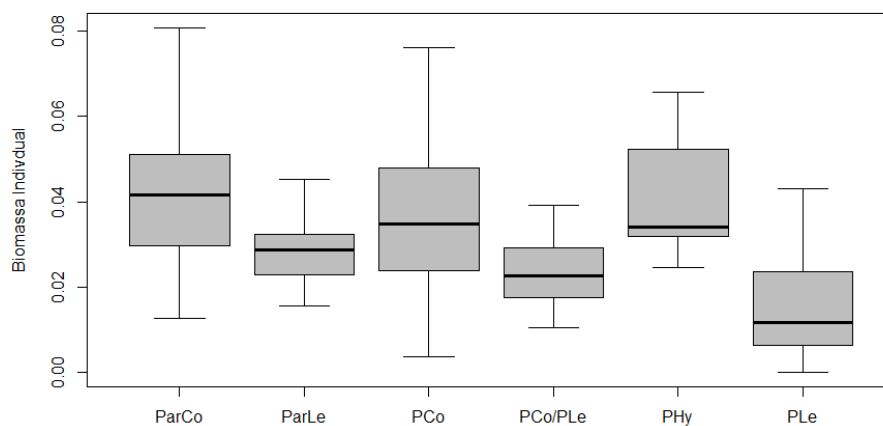


Fonte: Do autor.

Analisando as categorias específicas de sementes encontramos que as sementes que foram predadas por Lepidoptera (PLe) apresentam a menor biomassa ($p < 0,001$; Figura 7), apresentando diferença significativa com as

sementes predadas por *A. clitellarius* (PCo) e com as sementes predadas por *Allorhogas* sp.1 (PHy) ($p < 0,001$ e $p = 0,0,1$ respectivamente), resultante da predação intensa destes indivíduos, como ilustrado anteriormente. As sementes de dupla predação (PCo/PLe) não apresentaram diferença significativa em sua biomassa com as sementes predadas por *A. clitellarius* (PCo) e com aquelas predadas por Lepidoptera (PLe) ($p = 0,23$ e $0,78$, respectivamente). As duas categorias de sementes com parasitoides (ParCo e ParLe) não apresentaram diferença significativa em sua biomassa com as respectivas sementes predadas por seus herbívoros hospedeiros (PCo e PLe) ($p = 0,46$ e $0,25$, respectivamente), bem como não apresentaram diferença significativa entre si ($p = 0,39$) (Ver Figura 8). A biomassa média das sementes predadas por *A. clitellarius* foi de 0,043 g enquanto a biomassa média das sementes predadas por lepidópteros foi de 0,017 g. e das sementes não predadas foi de 0,026 g.

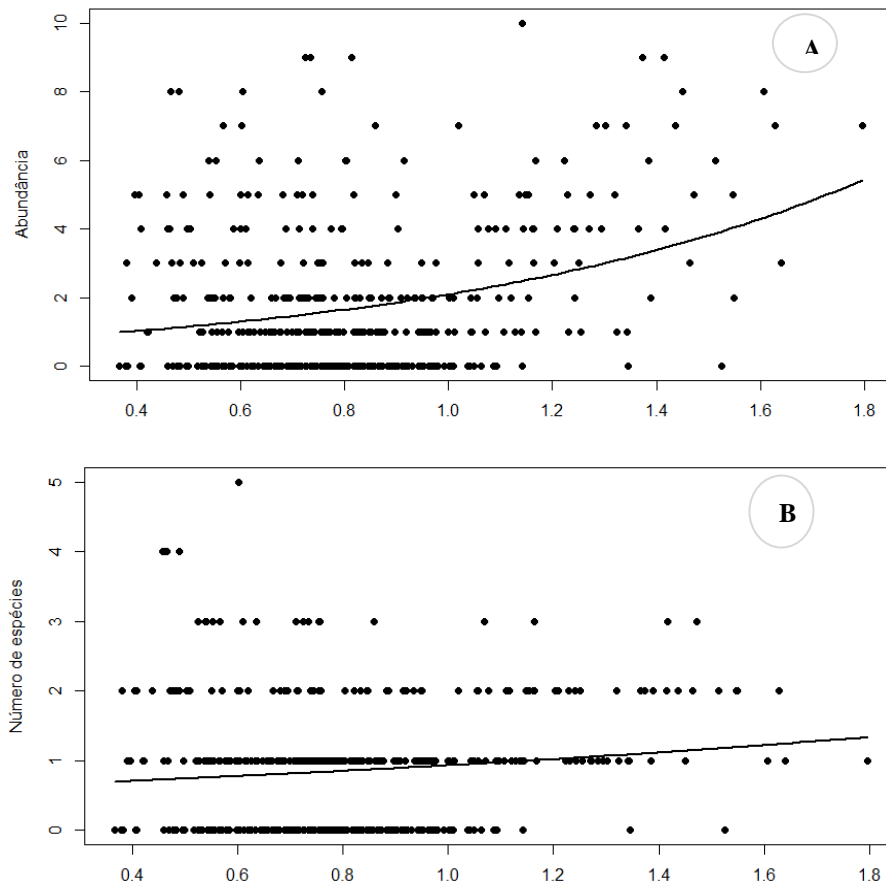
Figura 1 - Biomassa individual média das categorias específicas de sementes de *P. gonoacantha* coletadas no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015. ParCo = com Parasitoide de Coleoptera (*A. clitellarius*); ParLe = com Parasitoide de Lepidoptera; PCo = Predada por Coleoptera (*A. clitellarius*); PCo/PLe = predada por Coleoptera (*A. clitellarius*) e Lepidoptera; PHy = Predada por Hymenoptera; PLe = Predada por Lepidoptera. A única semente predada por Diptera foi desconsiderada da análise. O teste de Kruskal-Wallis mostrou a existência de diferença significativa ($p < 0,001$). O teste de Nemenyi mostrou que PLe difere de PCo ($p < 0,001$) e Phy ($p < 0,05$), PCo/PLe não difere de PCo ($p = 0,23$) e de PLe ($p = 0,78$), ParCo não difere de PCo ($p = 0,46$), ParLe não difere de PLe ($p = 0,25$), e ParCo e ParLe não diferem entre si ($p = 0,39$).



Fonte: Do autor.

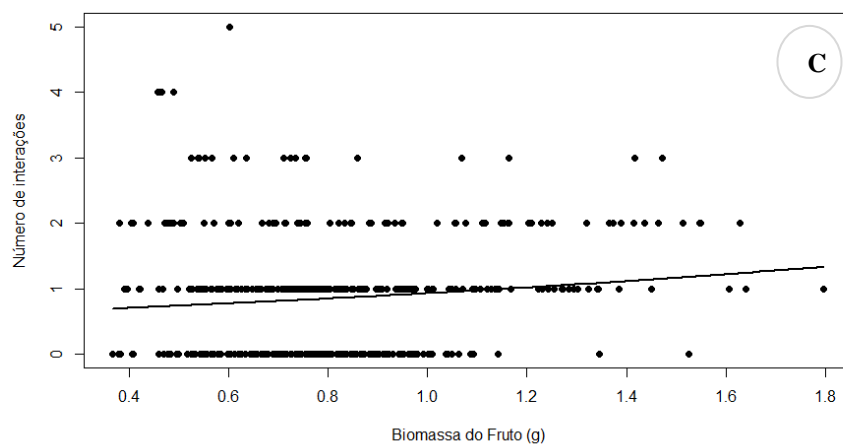
Por fim, avaliamos o efeito da biomassa dos frutos na complexidade da rede trófica, onde nós encontramos que a biomassa dos mesmos exerce um efeito positivo na abundância de insetos, com frutos de maior biomassa apresentando um maior número de insetos ($p < 0,001$; Figura 8A). Para a riqueza de espécies de insetos, bem como para o número de interações o efeito da biomassa também foi observado ($p < 0,05$; Figuras 8B e 8C).

Figura 2 - Modelos lineares generalizados do efeito da biomassa dos frutos de *P. gonoacantha* coletados no campus da Universidade Federal de Lavras e proximidades entre setembro e outubro de 2015 sobre: (A) a abundância de insetos por fruto ($p < 0,001$); (B) o número de espécies de insetos por fruto ($p < 0,05$); (C) o número de interações ocorridas por fruto ($p < 0,05$).



Continua...

Conclusão



Fonte: Do autor

4 DISCUSSÃO

Nós descrevemos neste trabalho uma rede trófica do tipo "source web", com 22 espécies e quatro níveis tróficos, tendo como base a planta como recurso, *P. gonoacantha*, os insetos consumidores de frutos e sementes e seus parasitoides e hiperparasitoides. O resultado mostrou que o número de frutos coletados foi o suficiente para amostrar todas as espécies desta rede trófica. A rede trófica mostrou ser um sistema compartimentalizado composto por duas sub-redes envolvendo a espécie *A. clitellarius* e lepidópteros, e seus parasitoides. Além disso, o tamanho do fruto exerceu um efeito positivo sobre a complexidade da rede, e a biomassa das sementes indicou uma preferência dos insetos herbívoros por sementes maiores.

Apenas dois estudos anteriores (SILVA, 1981 e SANTOS et al., 1998) demonstraram os insetos associados a frutos e sementes de *P. gonoacantha*, sendo este o primeiro estudo reportando interações de parasitoides em uma abordagem de rede trófica neste sistema. A espécie mais abundante desta rede, *A. clitellarius*, também foi a mais quantificada nos estudos citados anteriormente, sendo o resultado da predação das sementes bastante similar ao encontrado por Santos et al. (1998), onde 80% das sementes predadas foram atribuídas a *A. clitellarius* (77,61% no presente estudo). Os mesmos autores encontraram o máximo de três indivíduos desta espécie por semente, sendo encontrados até quatro indivíduos em nosso estudo. Os bruquíneos, em geral, consomem sementes de muitas famílias de plantas, contudo, exibem uma preferência por plantas da família Fabaceae, sendo cerca de 84% de suas plantas hospedeiras pertencentes a esta família (BONDAR, 1936; JOHNSON, 1981; JOHNSON et al., 1995; KINGSOLVER, 2004).

Quanto aos imaturos de lepidópteros, foram responsáveis por danificar 19,08 % das sementes predadas neste trabalho, sendo a contribuição destes

herbívoros maior que no trabalho de Santos et al. (1998), que foi de 5,64%. A predação intensa destes imaturos, onde um indivíduo se alimenta de diferentes sementes durante sua fase larval, consumindo-as, muitas vezes, em sua totalidade, também foi observada nesta planta por Santos et al. (1998). Contudo, observamos em nosso trabalho que os lepidópteros imaturos podem se alimentar ainda do tecido do fruto de *P. gonoacantha*, formando galerias. Este comportamento onde lepidópteros imaturos se alimentam tanto de sementes quanto do tecido do fruto também foi observado em outras leguminosas, como em *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (SARI e RIBEIRO-COSTA, 2011; MORALES-SILVA e MODESTO-ZAMPIERON, 2016). Observamos, ainda, algumas sementes predadas tanto por *A. clitellarius* quanto por lepidópteros imaturos, o que não foi encontrado nos estudos citados anteriormente.

Das interações de nosso estudo, destaca-se a sub-rede envolvendo a espécie herbívora *A. clitellarius*, que apresentou 10 espécies de parasitoides associados e ainda uma espécie hiperparasitoide, a qual compôs o quarto nível trófico da rede trófica geral. Algumas destas interações foram aqui relatadas pela primeira vez para esta espécie bruquínea (interações descritas na Tabela 2). Este resultado demonstra a importância da espécie bruquínea que sustenta a rede trófica. Trabalhos como o de Tuller et al. (2015) e Maia (2016) exibiram a importância de espécies bruquíneas na sustentação de redes tróficas em leguminosas.

A sub-rede envolvendo os lepidópteros foi composta de quatro espécies de parasitoides. Tomando-se a fauna de parasitoides e interações com bruquíneos e lepidópteros, de um modo geral, esta rede apresenta algumas similaridades em sua composição com outros trabalhos envolvendo hospedeiros e parasitoides em leguminosas (e.g. WHITEHEAD, 1975; ROJAS-ROUSSE, 2006; RIBEIRO-COSTA et al., 2011; SARI e RIBEIRO-COSTA, 2011;

TULLER et al., 2015; MORALES-SILVA e MODESTO-ZAMPIERON, 2016, WOOD et al., 2016).

A rede trófica do estudo Tuller et al., 2015 exibe semelhança com as características da rede trófica de nosso estudo, sendo o recurso frutos em forma de vagem e suas sementes da espécie leguminosa *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton e Rose, bruquíneos e lepidópteros predadores de sementes e seus parasitoides. Contudo, em relação às métricas estimadas da rede trófica, nossos resultados são distintos dos do estudo citado, apresentando valores mais elevados para: número de espécies, densidade de ligações, proporção de espécies superiores, vulnerabilidade trófica e comprimento médio da cadeia. O valor da generalidade trófica foi o mesmo encontrado por Tuller et al. (2015), e os valores de conectância, proporção de espécies basais e intermediárias e razão parasitoide-hospedeiro foram menores, certamente atribuídos ao fato de a nossa rede apresentar muitas espécies de parasitoides, porém interagindo apenas com dois herbívoros, em especial com *A. clitellarius*, que apresentou 10 ligações.

Nós encontramos que o tamanho do recurso exerce influência sob a complexidade da rede trófica. A área do fruto apresentou influência sob o número de ovos de *A. clitellarius*, onde frutos com uma maior área apresentaram um maior número de ovos. Deste modo, podemos concluir que as fêmeas desta espécie levam em conta o tamanho do fruto no momento da oviposição, intensificando a postura em frutos maiores. Uma vez que a oviposição destes insetos ocorre na superfície externa de frutos fechados ainda ligados à planta mãe, esta espécie pode ser classificada como pertencente à guilda A de oviposição de bruquíneos. Os bruquíneos pertencentes à guilda B ovipositam em sementes expostas de frutos enquanto ainda estão na planta, enquanto os indivíduos da guilda C colocam seus ovos em sementes livres no substrato (JOHNSON e ROMERO, 2004). Este resultado também foi observado por English e Olckers (2014), onde fêmeas de *Acanthoscelides macrophthalmus*

(Schaeffer) colocaram cargas significativamente maiores de ovos nos maiores frutos e sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae). A escolha do local de oviposição pela fêmea é um fator importante, pois determinará o sucesso no desenvolvimento da prole de acordo com recurso local disponível. Assim, frutos maiores produziram mais sementes disponíveis para o consumo da espécie (MODENA et al., 2012). Contudo, o comportamento de ovipositar mais ovos em recursos maiores não é tão óbvio em Bruchinae. Ribeiro-Costa et al. (2011), por exemplo, encontraram que a espécie *Gibbobruchus cavillator* (Fåhraeus), cuja guilda de oviposição também é a A, colocam seus ovos de maneira agregada sobre os frutos de *Bauhinia holophylla* Steud (Fabaceae) e sem correlação significativa com o comprimento e largura dos mesmos.

De modo similar, nosso estudo mostrou que a biomassa dos frutos apresentou um efeito positivo na rede trófica, com frutos de maior biomassa apresentando maior abundância de insetos, bem como maior riqueza de espécies e número de interações. A preferência de bruquíneos por frutos maiores foi observada em *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae) por Morandini e Viana (2009). Já no estudo de Modena et al. (2012) a taxa de predação de bruquíneos não foi influenciada pelo tamanho dos frutos de *Senna occidentalis* (L.) Link (Fabaceae). No estudo recente de Civrtecka et al., (2016) o peso e volume do fruto, bem como o volume do mesocarpo, não tiveram efeito significativo sobre a probabilidade de ataque de insetos em várias espécies de plantas.

Também encontramos uma clara preferência dos insetos herbívoros por sementes maiores, uma vez que tanto as sementes predadas como as sementes com parasitoides apresentaram uma maior biomassa comparando-se com as sementes não predadas. Este resultado demonstra um possível efeito negativo destes insetos sobre a sucessão ecológica da planta, uma vez que sementes

maiores poderiam produzir plântulas maiores (FOX et al., 2012). Nossos resultados corroboram os de Maia et al. (2016), os quais encontraram que as sementes de *S. tenuifolia* com maior biomassa são as mais consumidas por bruquíneos. Os mesmos autores encontraram ainda indivíduos mais pesados obtidos de sementes com maior biomassa. Neste sistema de *S. tenuifolia*, Tuller et al. (2015) mostraram que as sementes atacadas por insetos herbívoros tendem a possuir um teor mais elevado de nutrientes como fósforo e potássio. No trabalho de Espelta et al., (2009) um resultado similar foi encontrado, onde sementes maiores de Carvalho foram correlacionadas com a maior predação de espécies curculionídeas. Entretanto, outros estudos não demonstraram este resultado. No estudo de Ctvrticka et al., (2016) a incidência de ataque por consumidores foi independente das dimensões da semente. Em contraste, uma relação negativa entre a massa de sementes e a predação por curculionídeos foi encontrada para cinco espécies de *Piper* (Piperaceae) por Greig (1993). Por isso, não é possível generalizar a preferência de insetos herbívoros por sementes maiores, devendo-se levar em conta as espécies vegetais e herbívoras.

As características das plantas, ou seja, do recurso, podem influenciar os insetos de muitos modos, em especial o papel da abundância de recursos (quantidade) nas populações e comunidades de insetos herbívoros (HUNTER, 1992; OHGUSHI, 1992; MARQUES et al., 2000; MORRIS, 2009). Estudos já mostraram que a abundância de recursos, medida como a abundância de plantas individuais ou partes de plantas ou como a biomassa de plantas, é o principal fator responsável pelas oscilações populacionais de algumas espécies de insetos em florestas temperadas (WHITE, 1974; THOMPSON e PRICE, 1977; DEMPSTER e POLLARD, 1981; MYERS e POST, 1981; RANDALL, 1982; DEMPSTER, 1983, WHITFIELD et al., 2012). Deste modo, a abundância de uma parte da planta, como frutos e sementes, por exemplo, pode afetar toda uma comunidade de insetos que dependem desse recurso (HUNTER 1987; HUNTER

e WILMER, 1989). Hunter (1992) sugeriu que a abundância de recursos representa um dos fatores mais importantes na estruturação de comunidades de insetos herbívoros. A hipótese de abundância de recursos prevê que as plantas que oferecem mais recursos têm potencial para suportar mais espécies e maiores abundâncias de insetos herbívoros (TERAGUSHI et al., 1981; HUNTER e WILMER, 1989; OHGUSHI, 1992, HUNTER, 1992; MARQUES et al., 2000; MORRIS, 2009).

Entres as categorias específicas de predação, encontramos que a menor biomassa foi das sementes predadas por lepidópteros, mostrando que as formas imaturas destes indivíduos consomem grande quantidade de sementes, causando o maior dano nas sementes de *P. gonoacantha* entre os herbívoros, porém com menor incidência. Santos et al. (1998) encontraram que estes lepidópteros consomem cerca de 16,57 mg de substrato de semente de *P. gonoacantha* por indivíduo, contra 3,4 mg para *A. clitellarius*. A biomassa das demais categorias de predação, bem como das categorias de parasitismo não mostraram diferença significativa. De acordo com a literatura a maioria dos parasitoides deste estudo são idiobiontes endoparasíticos ou ectoparasíticos, com exceção dos parasitoides de lepidópteros da subfamília Cheloninae (*Chelonus* sp.1 e *Phanerotoma* sp. 1), os quais são endoparasitoides cenobiontes (MARSH,1997; QUICKE , 1997; SHAW, 1997; GATES e HANSON, 2006; GIBSON, 2006; HANSON e HEYDON, 2006; LASALLE et al., 2006). Os parasitoides idiobiontes são aqueles que inibem o desenvolvimento do hospedeiro após o parasitismo, uma vez que as fêmeas adultas injetam veneno paralisante. Deste modo, a larva parasitoide se alimenta de um recurso imóvel. Em contrapartida, os parasitoides cenobiontes permitem a continuidade do desenvolvimento dos hospedeiros (GAULD e HANSON, 2006). Com isso, esperava-se um efeito positivo causado pela presença dos parasitoides idiobiontes na biomassa das sementes, uma vez que estes não permitem o desenvolvimento das formas imaturas de *A.*

clitellarius. Contudo, a diferença na biomassa entre as sementes predadas e sementes com parasitoides não foi significativa. Comparando-se o número de sementes com parasitoides com o número de sementes predadas podemos dizer que a amostragem de sementes com parasitoides foi baixa. Por isso, sugerimos que estudos buscando avaliar o efeito de parasitoides na biomassa das sementes sejam feitos com um maior número de sementes com parasitoides e analisando-se a biologia dos mesmos.

Este estudo descreveu uma rede trófica rica em espécies e com interações bem estabelecidas. Os estudos de redes tróficas de parasitas e parasitoides muitas vezes apresentam interações difíceis de serem documentadas (HUXHAM et al, 1995) e frequentemente dados de parasitoides são incompreendidos ou excluídos devido à incerteza na atribuição ao hospedeiro, deixando lacunas na rede trófica (e.g. SARI e RIBEIRO-COSTA, 2011; TULLER et al., 2015; MORALES-SILVA e MODESTO-ZAMPIERON, 2016). Todas as interações hospedeiro-parasitoide deste estudo foram observadas em laboratório, baseando-se também na literatura. Demonstramos assim a importância da observação acurada do interior de sementes contendo parasitoides, buscando-se peças bucais e resquícios do hospedeiro para a correta atribuição nestes estudos. Outro fato demonstrado é a importância da mensuração dos traços do recurso nestes estudos, pois, como visto, podem exercer influência sobre a complexidade da rede trófica, provocando efeito sobre a presença dos insetos, interações e comportamento dos mesmos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Dra. C.S. Ribeiro-Costa pela determinação da espécie bruquínea e também ao Dr. V.A. Costa por receber T. Morales-Silva no Instituto Biológico de Campinas, conduzindo a identificação de pteromalídeos e eulofídeos e passando conhecimentos importantes da taxonomia de Hymenoptera parasitoides. Agradecemos à Universidade Federal de Lavras e ao PPG em Entomologia pelo apoio Logístico e ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida a T. Morales-Silva. Faria L.D.B. agradece o CNPq e a FAPEMIG pelo auxílio.

REFERÊNCIAS

ARDUIN, M.; KRAUS, J. E. Anatomia e ontogenia de galha foliares de *Piptadenia gonoacantha* (Fabales, Mimosaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 14, p. 109-130, 1995.

BONDAR, G. Notas biológicas sobre bruquídeos observados no Brasil. **Arquivos do Instituto de Biologia Vegetal**, v. 3, p. 7-44, 1936.

BERLOW, E. L.; NEUTEL, A. M.; COHEN, J. E.; RUITER, P. C.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.; FOX, J. W.; JANSEN, V. A. A.; JONES, J. I.; KOKKORIS, G. D.; LOGOFET, D. O.; MCKANE, A. J.; MONTOYA, J. M.; PETCHEY, O. Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, p. 585-598, 2004.

BRIAND, F. Environmental control of food web structure. **Ecology**, v. 64, p. 253-263, 1983.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: Embrapa Florestas, 2003, 1040 p.

CASARI, S. A.; IDE, S. Coleoptera. In: RAFAEL, J. A.; MELO, G. A. R.; CARVALHO, C. J. B.; CASARI, S.A. CONSTANTINO, R. (Eds.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos, 2012. p. 553-612.

CENTER, D. T.; JOHNSON, D. C. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. **Ecology**, v. 55, p. 1096-1103, 1974.

CHASE, J. M. Abiotic controls of trophic cascades in a simple grassland food chain. **Oikos**, v. 77, p. 495-506, 1996.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A.; DOWNING, A. L.; SHUNIN, J. B. The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. **Ecology**, v. 81, p. 2485–2497, 2000.

COHEN, J. E. **Food Webs and Niche Space**. Princeton: Princeton University Press, 1978.

CTVRTECKA, R.; SAM, K.; MILLER, S. E.; WEIBLEN, G. D.; NOVOTNY, V. Fruit sizes and the structure of frugivorous communities in a New Guinea lowland rainforest. **Austral Ecology**, v. 41, p. 228–237, 2016.

DE LUCA, Y. Catalogue des métazoaires parasites et prédateurs de Bruchides (Coleoptera). **Journal of Stored Products Research**, v. 1, n. 1, p. 51–98, 1965.

DEMPSTER, J. P.; POLLARD, E. Fluctuations in resource availability and insect populations. **Oecologia**, v. 50, p. 412–416, 1981.

DEMPSTER, J. P. The natural control of populations of butterflies and moths. **Biological Reviews**, v. 58, p. 461–481, 1983.

Departamento Nacional De Meteorologia. **Normas climatológicas: 1961-1990**. Brasília: Ministério da Agricultura, 1992.

DUNNE, J.; WILLIAMS, R.; MARTINEZ, N. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, v. 5, n. 4, p. 558–567, 2002.

ENGLISH, K. F.; OLCKERS, T. Does the size of the seeds and seed pods of the invasive tree *Leucaena leucocephala* (Fabaceae) affect their utilization by the biological control agent *Acanthoscelides macrophthalmus* (Chrysomelidae: Bruchinae)? **African Entomology**, v. 22, n. 4, p. 872–879, 2014.

ESPELTA, J. M.; BONAL, R.; SANCHEZ-HUMANES, B. Predispersal acorn predation in mixed oak forests: interspecific differences are driven by the interplay among seed phenology, seed size and predator size. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1416–23, 2009.

FERNANDES, G.W.A.; NETO, E.T.; MARTINS, R. P. Ocorrência e Caracterização de Galhas Entomógenas na Vegetação do Campus Pampulha da Universidade Federal de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 5, n.1, p. 11-29, 1988.

FOX, C.W; WALLIN, W.G; BUSH, M. L.; CZESAK, M. E.; MESSINA, F. J. Effects of seed beetles on the performance of desert legumes depend on host species, plant stage, and beetle density. **Journal of Arid Environments**, v. 80, p. 10–16, 2012.

GATES, M.W.; HANSON, P. E. Familia Eurytomidae. In: HANSON, P. E.; GAULD, I. D. (Eds.). **Hymenoptera De La Región Neotropical**. v. 77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006. p. 380-387.

GAULD, I. D.; HANSON, P. E. La Biología de los himenópteros: El carnivorismo en las larvas himenópteras. In: HANSON, P. E; GAULD, I. D. (Eds.). **Hymenoptera De La Región Neotropical**. v. 77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006. p. 34-49.

GIBSON, G. A. P.; HUBER, J. T.; WOOLLEY, J. B. (Coords.). **Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)**. Ottawa: National Research Council, 1997. 794 p.

GIBSON, G. A. P. Familia Eupelmidae. In: HANSON, P. E; GAULD, I. D. (Eds.). **Hymenoptera De La Región Neotropical**. v. 77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006.p. 374-379.

GREIG, N. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. **Oecologia**, v. 93, p. 412–20, 1993.

HAGSTRUM, D.W.; SUBRAMANYAM, B. **Stored-Product Insect Resource**. St. Paul., MN: AACC International Press, 2009.

HALL, S. J.; RAFFAELLI, D. Food-web patterns: Lessons from a species-rich web. **Journal of Animal Ecology**, v. 60, n. 3, p. 823-841, 1991.

HANSON, P. E., GAULD, I. D. (Eds). **Hymenoptera de La Region Neotropical**. v.77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006. 994 p

HANSON, P. E., HEYDON, S. Familia Pteromalidae. In: HANSON, P. E; GAULD, I. D. (Eds.). **Hymenoptera De La Región Neotropical**. v. 77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006. p. 403-420.

HANSON, P. E., LASALLE, J. Superfamília Chalcidoidea. In: HANSON, P. E; GAULD, I. D. (Eds.). **Hymenoptera De La Región Neotropical**. v. 77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006. p. 304-443.

HERRERA, C.M. Defense of ripe fruit from pests: it's significance in relation to plant disperser interactions. **The American Naturalist**, v. 12, p. 218-241, 1982.
HETZ, M.; JOHNSON, C. D. Hymenopterous parasites of some bruchid beetles in North and Central America. **Journal of Stored Products Research**, v. 24, p. 131-134, 1988.

HUDSON, L. N.; EMERSON, R.; JENKINS, G. B.; LAYER, K.; LEDGER, M. E.; PICHLER, D. E., et al. Cheddar: Analysis and visualization of ecological communities in R. **Methods in Ecology and Evolution**, n. 4, p. 99-104, 2013.

HUNTER, M.D. Opposing effects of spring defoliation on late season oak caterpillars. **Ecological Entomology**, n. 12, p. 373-382, 1987.

HUNTER, M. D.; WILMER, P. G. The potential for interspecific competition between two abundant defoliators on oak: leaf damage and habitat quality. **Ecological Entomology**, n.14, p. 267-277, 1989.

HUNTER, M. D. Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. In: HUNTER, M. D.; OHGUSHI, T., PRICE, P. W. (Eds.). **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. New York: Academic, 1992. p. 287-325.

HUXHAM, M.; RAFFAELLI, D.; PIKE, A. Parasites and food web patterns. **Journal of Animal Ecology**, v. 64, p. 168-176, 1995.

JOHNSON, C. D. Seed beetle host specificity and the systematics of the Leguminosae, In: POLHILL, R.M.; RAVEN, P.H. (Eds.). **Advances in Legume Systematics**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1981. p. 995-1027.

JOHNSON, C. D.; ZONA, S.; NILSSON, J. A. Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. **Principes**, v. 39, p. 25-35, 1995.

JOHNSON, C. D., ROMERO, J. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 48, n. 3, p. 401-408, 2004.

Kingsolver, J. M. **Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta, Coleoptera)**. v. 1. Technical Bulletin 1912. Department of agriculture, United States, 2004. 2.524 p.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, p. 929-929, 2003.

LASALLE, J.; SCHAUFF, M. E.; HANSSON, C. Familia Eulophidae. In: HANSON, P. E.; GAULD, I. D. (Eds.). **Hymenoptera De La Región Neotropical**. v. 77, n. 1. Gainesville: Memoirs of the American Entomological Institute, 2006. p. 356-374.

LAWTON, J.H. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. In: WAAGE, J.; GEATHEAD, D. (Eds.). **Insect parasitoids**. London: Academic Press, 1986. p. 265-287.

LEITE, G. L. D.; VELOSO, R. V. D. S.; CASTRO, A. C. R. DE; LOPES, P. S. N.; FERNANDES, G. W. Efeito do AIB sobre a qualidade e fitossanidade dos Alporques de influência da *Caryocar brasiliense* Camb (Caryocaraceae). **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.31, n.2, p. 315-320, 2007.

LEITE, G. L. D.; VELOSO, R. V. D. S.; ZANUNCIO, J. C.; FERNANDES, G. W.; ALMEIDA, C. I. M.; PEREIRA, J. M. M; SERRÃO, J. E.; SOARES, M. A. Seasonal abundance of galling insects (Hymenoptera) on *Caryocar brasiliense* (Malpighiales: Caryocaraceae) trees in the Cerrado. **Florida Entomologist**, v. 96, n. 3, p. 797-809, 2013.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e cultivo de plantas arbóreas naturais do Brasil**. 4. ed., v.1, Nova Odessa: Instituto Plantarum, 368 p., 2002.

MAIA, L.F. **Four Year Multitrophic Food Web: Source Food Web Description, Methodology Accuracy And Species Diversity**. 2016. 93 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2016.

MARQUES, E. S. D. A.; PRICE, P. W.; COBB, N. S. Resource Abundance and Insect Herbivore Diversity on Woody Fabaceous Desert Plants. **Environmental Entomology**, v. 29, p. 696-703, 2000.

MARSH, P. M.; MACÊDO, M. V.; PIMENTAL, M. C. P. Descriptions and biological notes on two new phytophagous species of the genus *Allorhogas* from Brazil (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 9, n. 2, p. 292-297, 2000.

MAY, R. M. How many species are there on Earth? **Science**, v. 241, p. 1441-1449, 1988.

MCDANIEL, B.; BOE, A. Life history studies host records and morphological description of genitalia of *Eurytoma tylodermitis* Ashm. (Hymenoptera: Eurytomidae) from South Dakota. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 93, n. 1, p. 96-100, 1991.

MEIADO, M. V.; SIMABUKURO, E. A.; IANNUZZI, L. Entomofauna associated to fruits and seeds of two species of *Enterolobium* Mart. (Leguminosae): harmorbenefit? **Revista brasileira de Entomologia**, v. 57, n. 1, p. 100-104, 2013.

MEMMOTT, J.; MARTINEZ, N. D.; COHEN, J. E. Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. **Journal of Animal Ecology**, v. 69 n. 1, p. 1-15, 2000.

MODENA, E. DE S.; PIRES, A. C. V.; BARÔNIO, G. J.; INFORZATO, I.; DEMCZUK, S. D. B. Do fruit traits of the *Senna occidentalis* weed influence seed predation by Bruchinae? **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 10, n. 3, p. 293-297, 2012.

MORALES-SILVA, T., MODESTO-ZAMPIERON, S. L. Interações entre parasitoides e insetos endófagos em frutos de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Fabaceae) no Cerrado Mineiro. **Revista Agrogeoambiental**, Pouso Alegre, v. 8, n. 2, p. 53-63, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.18406/2316-1817v8n22016757>

MORANDINI, M. N., VIANA, M. L. DE. Pre-dispersal seed predation in three populations of the tree *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae). *Revista de Biologia Tropical*, v. **57**, n.3, p. **781-8**, 2009.

MORRIS, R.J. Interactions between Plants and Herbivores. In: LEVIN, S. A.; CARPENTER, S. R.; GODFRAY, H. C. J.; KINZIG, A. P.; LOREAU, M.; LOSOS, B.; WALKER, B.; WILCOVE, D. S. (Eds.). **The Princeton Guide to Ecology**. New Jersey: Princeton the University Press, 2009. p. 227-232.

MYERS, J. H.; POST, B. J. Plant nitrogen and fluctuations on insect populations: a test with the cinnabar moth-tansy ragwort system. *Oecologia*, v. 48, p. 151-156, 1981.

NOYES, J. 2016. **Universal chalcidoidea database**. World Wide Web electronic publication. Disponível em: <<http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>>. Acesso em: 03 jan. 2017.

OHGUSHI, T. Resource limitation on insect herbivore populations, In: HUNTER, M. D. OHGUSHI, T., PRICE, P. W. (Eds.). **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. New York: Academic, 1992. p. 287-325.

OKSANEN, J.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.,; O'HARA, B.; HENRY, M.; STEVENS, H. *et al.* The vegan package. **Community ecology package**, v. 10, p. 631–637, 2007.

PAINE, R. T. Food web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, v. 355, p. 73-75, 1992.

POHLERT, T. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package . 2014. <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>> Acesso em 14 fev .2007.

QUICKE, D. L. J. Braconinae. In: WHARTON, R. A.; MARSH, P. M.; SHARKEY, M. J. **Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**. Special publication 1. Washington: International Society of Hymenopterists, 1997. p. 149-174.

RANDALL, M. G. M. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. **Journal of Animal Ecology**, v. 51, p. 993-1016, 1982.

RIBEIRO-COSTA, C. S., SARI, L. T., VIANA, J. H., MANDIO, D. Ecologia de bruquíneos (Coleoptera: Chrysomelidae) em frutos de *Bauhinia holophylla* Steud (Caesalpinoideae) no Parque Estadual do Cerrado, Jaguariaíva, Paraná. **Coletânea de Pesquisa do Parque Estadual de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**, v. 1, n. 1, 273-281, 2011.

ROJAS-ROUSSE, D. Persistent pods of the tree *Acacia caven*: a natural refuge for diverse insects including Bruchid beetles and the parasitoids Trichogrammatidae, Pteromalidae and Eulophidae. **Journal of Insect Science**, v. 6, p. 1-9, 2006.

SANTOS, G., ZANUNCIO, T., ASSIS-JUNIOR, S., ZANUNCIO, J. Daños por *Acanthoscelides clitellarius* (Coleoptera: Bruchidae), Lepidoptera (Pyralidae) y Diptera en semillas de *Piptadenia communis* (Leguminosae). **Bosque**, v. 19, n. 2, p. 23-27, 1998.

SARI, L. T., RIBEIRO-COSTA, C. S. Entomofauna associada aos frutos de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) no Parque Estadual do Cerrado, Jaguariaíva, Paraná. **Coletânea de Pesquisa do Parque Estadual de Vila Velha, Cerrado e Guartelá**, v. 1, n. 1, p. 316-325, 2011.

SHAW, S. R. Cheloninae. In: WHARTON, R.A.; MARSH, P.M.; SHARKEY, M.J. **Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**. Special publication 1. Washington: International Society of Hymenopterists, 1997. p. 193-201.

SILVA, A. G. A.; GONÇALVES, C. R.; GALVÃO, D. M.; GONÇALVES, A. J. L.; GOMES, J.; SILVA, M.N.; SIMONI, L. **Quarto catálogo dos insetos que vivem em plantas do Brasil, seus hospedeiros e predadores**. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura, Defesa e Inspeção Agropecuária, tomo 1, pt 2: Insetos hospedeiros e seus inimigos naturais, 1968.

SILVA, N.A. 1981. Danos causados em sementes de pau-jacaré (*Piptadenia communis* Benth) (Leguminosae; Mimosoideae) por *Acanthoscelides clitellarius* (Fahraeus, 1839) (Coleoptera; Bruchidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 7, 1981, Fortaleza, Brasil. **Resumos do 7º Congresso Brasileiro de Entomologia**. Fortaleza: SEB, 1981, p. 56-56.

STOUFFER, D. B.; BASCOMPTE, J. Compartmentalization increases food-web persistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 108, n. 9, p. 3648–3652, 2011.

SZENTESI, A.; JERMY, T. Predispersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. **Oikos**, v. 73, p. 23–32, 1995.

TERAGUSHI, S.; STENZEL, J.; SEDLACEK, J.; DEININGER, R. Arthropod-grass communities: comparison of communities in Ohio and Alaska. **Journal of Biogeography**, v. 8, p. 53-65, 1981.

THOMPSON, J.N.; PRICE, P.W. Plant plasticity, phenology and herbivore dispersion: wild parsnip and parsnip webworm. **Ecology**, v. 58, p. 1112-1119, 1977.

TULLER, J.; PAULA, E. L. DE; MAIA, L. F.; MORAES, R. A.; FARIA, L. D. B. Seed predation food web, nutrient availability, and impact on the seed germination of *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae). **Revista de Biología Tropical**, vol. 63, no. 4, p. 1149-1159, 2015.

TYLIANAKIS, J. M.; TSCHARNTKE, T.; LEWIS, O.T. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. **Nature**, n. 445, p. 202-205, 2007.

VAN VEEN, F. J. F.; MORRIS, R. J.; GODFRAY, H. C. J. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. **Annual Review of Entomology**, v. 51, p. 187-208, 2006.

VAN VEEN, F. J. F.; MÜLLER, C. B.; PELL, J. K.; GODFRAY, H. C. J. Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, p.191–200, 2008.

WALKER, M.; JONES, T.H. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant–insect herbivore– natural enemy systems. **Oikos**, v. 93, p. 177–187, 2001.

WHARTON, R. A.; MARSH, P. M.; SHARKEY, M. J. (Eds.). **Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera)**. , Special publication 1, Washington: International Society of Hymenopterists, 1997. 439 p.

WHITE, T. C. R. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. **Oecologia**, v. 16, p. 279-301, 1974.

WHITEHEAD, D. R. Parasitic Hymenoptera Associated with Brichid-Infested Fruits in Costa Rica. **Journal Washington Academy of Sciences**, v. 65, p. 108–116, 1975.

WHITFELD, T. J. S.; NOVOTNY, V.; MILLER, S. E.; HRCEK, J.; KLIMES, P.; WEIBLEN, G. D. Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. **Ecology**, v. 93, n. 8, p. 211-222, 2012.

WOOD, A.; HAGA, E. B.; COSTA., V. A.; ROSSI, M. N. Geographic distribution, large-scale spatial structure and diversity of parasitoids of the seed-feeding beetle *Acanthoscelides macrophthalmus*. **Bulletin of Entomological Research**, v. 21, p. 1-10.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura S1 - Tubos de PVC contendo os frutos de *Piptadenia gonoacantha*.



Fonte: Do autor.

ARTIGO 2

**ESTRUTURA E FORÇAS DE INTERAÇÃO EM UMA REDE
MULTITRÓFICA DE INSETOS ASSOCIADOS A *Piptadenia gonoacantha*
(MART.) MACBR. (Fabaceae)**

RESUMO

O objetivo deste estudo foi descrever quantitativamente a rede trófica composta de insetos herbívoros associados a frutos e sementes de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Fabaceae) e seus parasitoides primários e secundários, estimando os padrões das forças de interação existentes. A rede trófica é composta por 21 espécies de insetos, sendo seis espécies de herbívoros, 14 espécies de parasitoides e uma espécie hiperparasitoide. Dentre os herbívoros destaca-se a espécie bruquínea *Acanthoscelides clitellarius* Fähræus (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) como principal predadora de sementes. Foram feitas duas análises de trilha, alternando os dados da planta, onde em uma utilizou-se o número de sementes predadas por fruto e na outra utilizou-se a biomassa total das sementes por fruto. Nós encontramos que a interação mais forte e significativa desta rede é da espécie consumidora de semente *A. clitellarius* com o recurso em ambas as análises. Os lepidópteros apresentaram um valor de interação significativo com o número de sementes predadas, porém não responderam à biomassa das sementes. Dentre as interações dos parasitoides e seus hospedeiros, os maiores valores foram para espécies parasitoides de *A. clitellarius*, com destaque para interações de três parasitoides, *Horismenus* sp. 1 (Hymenoptera, Eulophidae), *Eurytoma* sp. 1 (Eurytomidae) e *Eurydinoteloides* sp. 1 (Pteromalidae). Contudo os valores estimados não foram significativos. Além disso, estas três espécies de parasitoides mostraram responder aos efeitos indiretos do recurso, porém com baixos valores. Este estudo descreveu a estrutura quantitativa e qualitativa das forças de interações existentes na rede trófica de insetos consumidores de sementes de *P. gonoacantha* e seus parasitoides e hiperparasitoides, ilustrando a importância das espécies, e em especial daquelas que interagem mais fortemente, na dinâmica populacional da rede trófica.

Palavras-chave: Análise de trilha. Efeitos indiretos. Forças de interação. Insetos parasitoides. Insetos herbívoros.

ABSTRACT

The objective of this study was to quantitatively describe the food web composed of herbivorous insects associated with *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Fabaceae) fruits and seeds and their primary and secondary parasitoids, estimating the patterns of the existing interaction strengths. The food web is composed of 21 insect species, six species of herbivores, 14 species of parasitoids and one species of hyperparasitoid. Among the herbivores, the Bruchinae species *Acanthoscelides clitellarius* Fähræus (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) stands out as the main seed predator. Two path analyses were performed alternating the plant data, where in one analysis was used the number of predated seeds per fruit and in the other was used the seeds total biomass per fruit. We found that the strongest and most significant interaction of this web is of the seed consumer species *A. clitellarius* with the resource in both analyzes. Lepidopterans presented a significant interaction value with the number of predated seeds, but did not respond to seed biomass. Among the parasitoids interactions and their hosts, the highest values were for *A. clitellarius* parasitoids, especially the interactions of three parasitoids, *Horismenus* sp. 1 (Hymenoptera, Eulophidae), *Eurytoma* sp. 1 (Eurytomidae) and *Eurydinoteloidea* sp. 1 (Pteromalidae). However, the estimated values were not significant. In addition, these three parasitoids species has been shown to respond to resource indirect effects, but with low values. This study described the quantitative and qualitative structure of the interaction strengths in the food web of insects consumers of *P. gonoacantha* seeds and their parasitoids and hyperparasitoids, illustrating the importance of the species, and especially of those that interact more strongly in the food web populational dynamics.

Keywords: Path analysis. Indirect effects. Interaction strengths. Parasitoid insects. Herbivorous insects.

1 INTRODUÇÃO

Em uma rede alimentar multitrófica, os organismos podem interagir entre si principalmente de dois modos, através dos efeitos diretos e dos efeitos indiretos. Os efeitos diretos resultam simplesmente da interação física entre duas espécies proveniente da alimentação (WOOTTON, 1994), enquanto os efeitos indiretos requerem a presença de uma terceira ou mais espécies para ocorrerem (ABRAMS, 1987, WOOTTON, 1994). Um exemplo deste último é o fenômeno chamado de cascata trófica. As cascatas tróficas têm sido definidas como efeitos relacionados à predação que resultam em padrões inversos de abundância ou biomassa em múltiplos níveis tróficos em uma rede alimentar (MICHELI et al., 2001). Ou seja, são efeitos indiretos definidos como a influência de uma espécie sobre a outra através de uma ou mais espécies mediadoras, podendo alterar tanto a abundância, riqueza e composição das espécies ou as interações entre elas (PAINE, 1980; WOOTTON, 1994).

Em um contexto de comunidade, as interações de maior importância são aquelas que alteram a densidade das populações e, por sua vez, alteram a estrutura da comunidade e o funcionamento dos ecossistemas (PAINE, 1966, 1992). Neste sentido, efeitos de cascata trófica topo-base (*top-down*) são aqueles onde as espécies de níveis tróficos superiores controlam as espécies de níveis tróficos inferiores (por exemplo, predação e parasitismo). Em contrapartida, efeitos de cascata trófica base-topo (*bottom-up*) são aqueles onde as espécies de níveis tróficos inferiores controlam as espécies de níveis tróficos superiores (por exemplo, qualidade e quantidade dos organismos produtores) (TERBORGH et al., 2010).

Paine (1980) definiu cascata trófica como um efeito causado pela exclusão de determinada espécie que desencadearia alterações na estrutura e dinâmica das comunidades, tais como mudanças na abundância, riqueza e

composição de diversas espécies ou na interação entre espécies de diferentes níveis tróficos. Neste sentido, a perda ou retirada de espécies individuais de uma rede multitrófica poderia causar mudanças dramáticas nas comunidades (PAINE, 1969; ESTES E PALMISANO, 1974; PAINE, 1974; MENGE et al., 1994; Power *et al.*, 1996). Com isso, as forças da interação das espécies (isto é, a magnitude do efeito de uma espécie sobre a abundância de outra) é um parâmetro-chave na maioria dos modelos dinâmicos de redes tróficas (BERLOW et al., 1999).

Em muitas comunidades apenas algumas espécies terão efeitos tão fortes sobre outras, enquanto a maioria terá efeitos fracos devido a pequenos efeitos per capita e / ou baixa abundância (PAINE, 1992; POWER et al., 1996; WOOTTON, 1997; BERLOW et al., 1999, SALA e GRAHAM, 2002; NAVARRETE e CASTILLA, 2003). As espécies que exercem efeitos fortes são chamadas de espécies-chave e distinguem-se como aquelas espécies que têm grandes efeitos, bem maiores do que seria previsto por sua abundância (POWER et al., 1996). Os efeitos das espécies podem ser identificados como fracos quando a remoção ou adição de uma espécie não consegue causar uma mudança média estatisticamente discernível na abundância de uma espécie-alvo (BERLOW et al., 1999). Contudo, a extinção dessas interações fracas poderia alterar significativamente as comunidades naturais, pois desempenham papéis importantes na estabilização das mesmas (MENGE et al., 1994; NAVARRETE e MENGE, 1996; POLIS e STRONG, 1996; MCCANN et al., 1998). Além disso, não só a estabilidade, mas também as funções do ecossistema podem ser fortemente mediadas pelo arranjo de forças de interação (MIKOLA e SETÄLÄ 1998; DUFFY, 2002; MONTOYA et al., 2003).

A compreensão das causas e consequências da estrutura da força de interação em redes ecológicas pode ajudar a preencher a lacuna entre os padrões da rede alimentar e a dinâmica (BERLOW et al., 2004). Avaliações empíricas

dos mecanismos envolvidos nas forças de interações permanecem relativamente raras para interações terrestres (QUINN e DUNHAM, 1983; WELDON e SLAUSON 1986; KARBAN, 1989; UNDERWOOD e PETRAITIS, 1993; POLIS, 1994; JONES et al., 1997, SCHMITZ et al., 2000, WALKER e JONES, 2001). Compreender as interações terrestres, em especial a de insetos, torna-se importante no entendimento do funcionamento de processos ecológicos aplicáveis, como o controle biológico (VAN VEEN et al., 2006; TYLIANAKIS et al., 2007).

O objetivo deste estudo foi descrever quantitativamente a rede trófica composta de insetos herbívoros associados a frutos e sementes de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Fabaceae) e seus parasitoides primários e secundários, estimando os padrões das forças de interação existentes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 O sistema de estudo

Dentre os insetos herbívoros associados aos frutos de *P. gonoacantha* destacam-se a espécie bruquínea consumidora de semente *Acanthoscelides clitellarius* Fähræus e formas jovens de Lepidoptera, que consomem sementes e ainda podem consumir o tecido do fruto. Outras espécies são encontradas em baixo número como: Dermestidae (Coleoptera), *Allorhogas* (Hymenoptera) e Cecidomyiidae, associados às sementes, e uma espécie não identificada de Chalcidoidea (Hymenoptera), associada ao consumo do fruto. Esta última espécie foi desconsiderada das análises deste estudo por utilizarmos os dados das sementes. A rede trófica é compartimentalizada, com uma sub-rede de 10 espécies de parasitoides e uma espécie de hiperparasitoide associados a *A. clitellarius*, e uma sub-rede de quatro espécies de parasitoides associados a lepidópteros. Os himenópteros parasitoides de *A. clitellarius* são: *Eurydinoteloides* spp. (três espécies) (Pteromalidae), *Eurytoma* spp. (três espécies) (Eurytomidae), *Horismenus* spp. (duas espécies) (Eulophidae), *Heterospilus* sp. (Braconidae) e *Eupelmus* sp. (Eupelmidae). Uma espécie de *Eurytoma* é parasitada por *Sycophila* sp. (Eurytomidae). Os parasitoides de Lepidoptera são: *Bracon* spp. (duas espécies), *Chelonus* sp. e *Phanerotoma* sp. (Braconidae). Para mais detalhes verificar o Artigo 1.

2.2 Área de estudo

Ver seção 2.1 do Artigo 1.

2.3 Coleta dos frutos e sementes

Ver seção 2.2 do Artigo 1.

2.4 Obtenção e manipulação dos insetos

Ver seção 2.3 do Artigo 1.

2.5 Análises dos dados

Os dados foram analisados estatisticamente utilizando-se o programa R (R Core Team 2016). Utilizamos análise de trilha para empregar as relações causais entre a abundância dos níveis tróficos, fornecendo as forças de interações. A modelagem da análise de trilha forma modelos de regressão de múltiplas equações para validar uma estrutura de causalidade para uma matriz de correlação observada e testa a hipótese que melhor se ajusta a um padrão de ocorrência observado (Shipley, 2002). Foram feitas duas análises, alternando os dados da planta, onde em uma utilizou-se o número de sementes predadas por fruto e na outra utilizou-se a biomassa total das sementes por fruto. No modelo das análises nós assumimos que a rede trófica é explicada pelo efeito *bottom-up*, uma vez que resultados prévios mostraram que o recurso desta rede causa um efeito positivo na complexidade da mesma, causando efeito sobre a abundância de insetos, riqueza e número de interações (Artigo1). Para calcular os efeitos indiretos da abundância de um nível trófico A em um nível trófico C ou D foram multiplicados os valores das interações da análise de trilha, utilizando-se $A \times C$ ou $A \times C \times D$.

3 RESULTADOS

As duas análises realizadas, utilizando a biomassa total das sementes e o número de sementes predadas por fruto, em geral, mostraram similaridade, com exceção para poucas interações (Figuras 1 e 4). A espécie herbívora *A. clitellarius* foi a que apresentou maior força de interação com o recurso desta rede trófica em ambas as análises, apresentando valores significativos ($P < 0.001$). Deste modo, encontramos uma correlação da abundância desta espécie com a biomassa total das sementes, bem como com o número de sementes predadas. Assim, o aumento do número de sementes predadas está ligado ao aumento da população de *A. clitellarius*, assim como a mesma responde positivamente ao aumento na biomassa das sementes. (Figuras 2, 3, 5 e 6).

De modo similar os lepidópteros também apresentaram uma força de interação significativa com o número de sementes predadas ($p = 0.002$) (Tabela 1, Figuras 5 e 6). Contudo, a análise mostrou que a população destes não responde ao aumento da biomassa das sementes (Tabela 2, Figuras 2 e 3). As demais espécies de herbívoros, em geral, apresentaram interações mais fracas e não significativas em ambas as análises.

A relação causal dos parasitoides e hiperparasitoides com seus respectivos hospedeiros apresentou o mesmo resultado tanto na análise utilizando o número de sementes predadas como na análise utilizando a biomassa total das sementes. As interações que apresentaram os maiores valores foram dos parasitoides de *A. clitellarius*, sendo o maior valor para a espécie *Horismenus* sp. 1, seguindo das espécies *Eurytoma* sp. 1 e *Eurydinoteloides* sp. 1 (Figura 7). A única espécie hiperparasitoide, *Sycophila* sp. 1, apresentou uma força de interação com sua espécie hospedeira, *Eurytoma* sp. 1, de 0,07. Contudo, os valores das interações dos parasitoides e hiperparasitoide não foram significativos (Para detalhes dos valores de P ver Tabela 1 e Tabela 2).

Tabela 1 - Valores de P da análise de trilha utilizando o número de sementes predadas por fruto de *P. gonoacantha*.

INTERAÇÃO	P(> z)
<i>A. clitellarius</i> ~	
Sementes predadas	0.000
Lepidoptera ~	
Sementes predadas	0.002
Dermestidae sp. 1 ~	
Sementes predadas	0.692
Cecidomyiidae sp. 1 ~	
Sementes predadas	0.745
<i>Allorhogas</i> sp. 1 ~	
Sementes predadas	0.756
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.352
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 2 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.961
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 3 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.576
<i>Horismenus</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.125
<i>Horismenus</i> sp. 2 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.814
<i>Eupelmus</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.397
<i>Eurytoma</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.084
<i>Eurytoma</i> sp. 2 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.405

Continua...

Conclusão	INTERAÇÃO	P(> z)
<i>Eurytoma</i> sp. 3 ~		
<i>A. clitellarius</i>		0.948
<i>Heterospilus</i> sp. 1 ~		
<i>A. clitellarius</i>		0.572
<i>Bracon</i> sp. 1 ~		
Lepidoptera		0.970
<i>Bracon</i> sp. 2 ~		
Lepidoptera		0.895
<i>Chelonus</i> sp. 1 ~		
Lepidoptera		0.969
<i>Phanerotoma</i> sp. 1 ~		
Lepidoptera		0.921
<i>Sycophila</i> sp. 1 ~		
<i>Eurytoma</i> sp. 1		0.4866

Fonte: Do autor.

Tabela 2 - Valores de P da análise de trilha utilizando a biomassa total das sementes por fruto de *P. gonoacantha*.

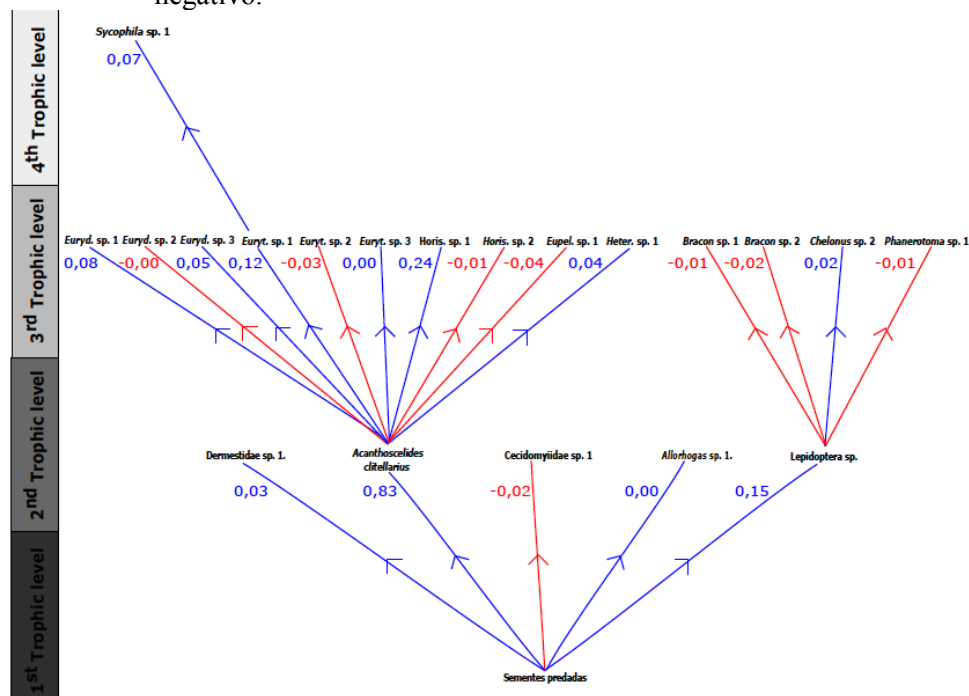
INTERAÇÃO	P(> z)
<i>A. clitellarius</i> ~	
Biomassa total das sementes	0.000
Lepidoptera ~	
Biomassa total das sementes	0.303
Dermestidae sp. 1 ~	
Biomassa total das sementes	0.708
Cecidomyiidae sp. 1 ~	
Biomassa total das sementes	0.294
<i>Allorhogas</i> sp. 1 ~	
Biomassa total das sementes	0.504
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.858
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 2 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.990
<i>Eurydinoteloides</i> sp. 3 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.805
<i>Horismenus</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.421
<i>Horismenus</i> sp. 2 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.946
<i>Eupelmus</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.909
<i>Eurytoma</i> sp. 1 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.076
<i>Eurytoma</i> sp. 2 ~	
<i>A. clitellarius</i>	0.914
	Continua...

Conclusão	INTERAÇÃO	P(> z)
<i>Eurytoma</i> sp. 3 ~		
<i>A. clitellarius</i>		0.997
<i>Heterospilus</i> sp. 1 ~		
<i>A. clitellarius</i>		0.892
<i>Bracon</i> sp. 1 ~		
Lepidoptera		0.819
<i>Bracon</i> sp. 2 ~		
Lepidoptera		0.812
<i>Chelonus</i> sp. 1 ~		
Lepidoptera		0.871
<i>Phanerotoma</i> sp. 1 ~		
Lepidoptera		0.798
<i>Sycophila</i> sp. 1 ~		
<i>Eurytoma</i> sp. 1		0.538

Fonte: Do autor.

Os efeitos indiretos entre os níveis tróficos, em geral, foram baixos, sendo os maiores valores para o efeito do número de sementes predadas e biomassa total das sementes sobre a espécie parasitoide *Horismenus* sp. 1 (Figura 8) e do número de sementes predadas sobre as espécies parasitoides *Eurytoma* sp. 1 e *Eurydinoteloides* sp 1 (Figura 9). Estes resultados demonstram que o aumento no número de sementes predadas ou da biomassa total das sementes provoca um aumento indireto na população destas espécies de parasitoides. O efeito indireto da abundância de *A. clitellarius* sobre o hiperparasitoide *Sycophila* sp. 1 também foi baixo (0.01).

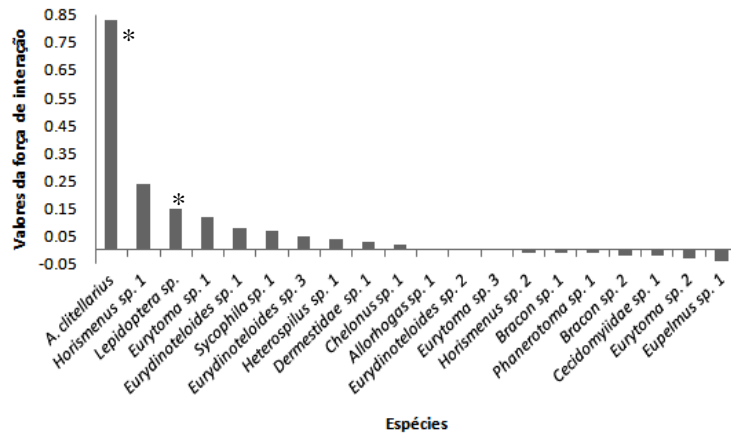
Figura 1 - Relação causal entre a abundância dos níveis tróficos para uma análise de trilha descrevendo o sistema de insetos associados a frutos de *P. gonoacantha*. O primeiro nível trófico é representado pelo número de sementes predadas por fruto, o segundo nível trófico pelas espécies herbívoras, o terceiro nível trófico pelas espécies parasitoides e o quarto e último nível trófico pela espécie de parasitoide secundário. *Euryd.* = *Eurydinoteloides*, *Euryt.* = *Eurytoma*, *Horis.* = *Horismenus*, *Eupel.* = *Eupelmus* e *Heter.* = *Heterospilus*. Setas azuis = valor positivo; setas vermelhas = valor negativo.



* indica valores significativos: *A. clitellarius* - $P < 0.001$; e *Lepidoptera* sp. - $p = 0.002$.

Fonte: Do autor.

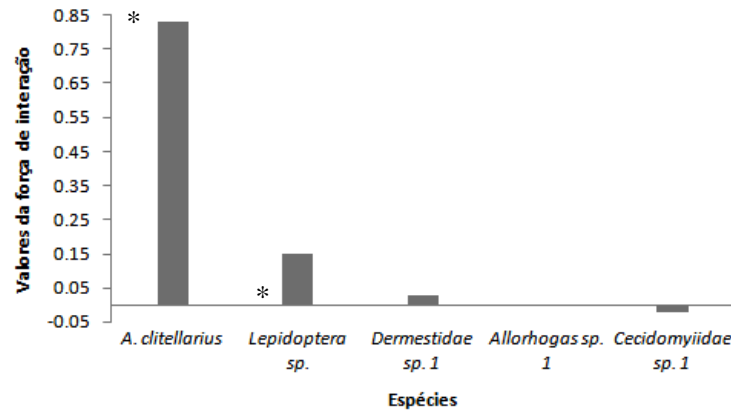
Figura 2 - Forças de interação de todas as espécies de insetos da rede trófica de *P. gonoacantha* obtidas da análise de trilha utilizando o número de sementes predadas.



* indica valores significativos: *A. clitellarius* - $p < 0.001$; e *Lepidoptera sp.* - $p = 0.002$.

Fonte: Do autor.

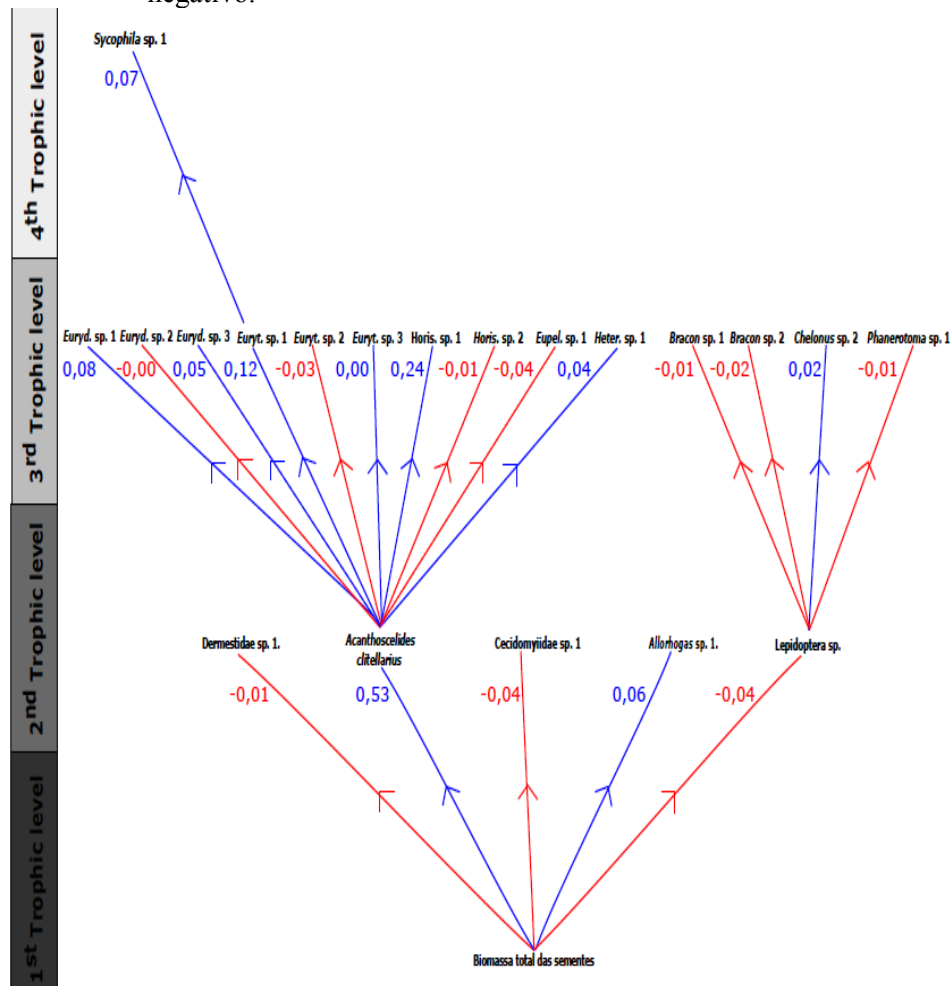
Figura 3 - Forças de interação das espécies de insetos herbívoros da rede trófica de *P. gonoacantha* obtidas da análise de trilha utilizando o número de sementes predadas.



* indica valores significativos: *A. clitellarius* - $P < 0.001$; e *Lepidoptera sp.* - $p = 0.002$.

Fonte: Do autor.

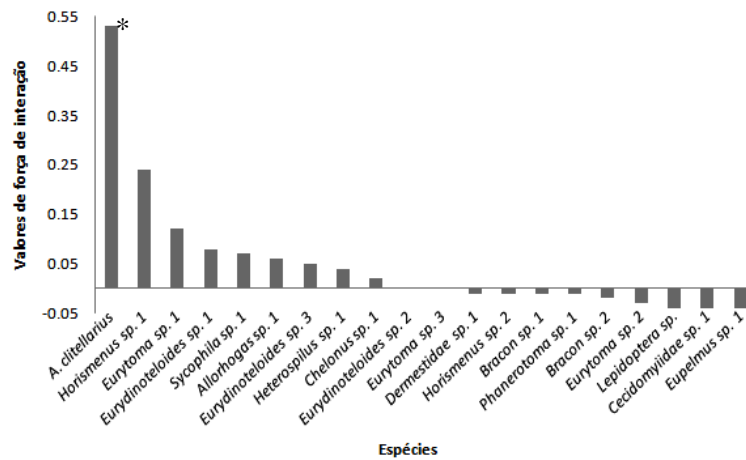
Figura 4 - Relação causal entre a abundância dos níveis tróficos para uma análise de trilha descrevendo o sistema de insetos associados a frutos de *P. gonoacantha*. O primeiro nível trófico é representado pela biomassa total das sementes por fruto, o segundo nível trófico pelas espécies herbívoras, o terceiro nível trófico pelas espécies parasitoides e o quarto e último nível trófico pela espécie de parasitoide secundário. *Euryd.* = *Eurydinoteloides*, *Euryt.* = *Eurytoma*, *Horis.* = *Horismenus*, *Eupel.* = *Eupelmus* e *Heter.* = *Heterospilus*. Setas azuis = valor positivo; setas vermelhas = valor negativo.



* indica valores significativos: *A. clitellarius* - $P < 0.001$.

Fonte: Do autor.

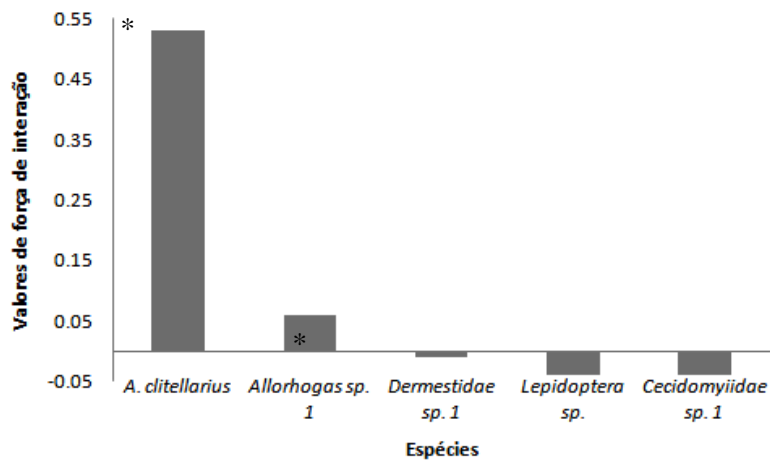
Figura 5 - Forças de interação de todas as espécies de insetos da rede trófica de *P. gonoacantha* obtidas das correlações da análise de trilha utilizando a biomassa total das sementes.



* indica valores significativos: *A. clitellarius* - $P < 0.001$.

Fonte: Do autor.

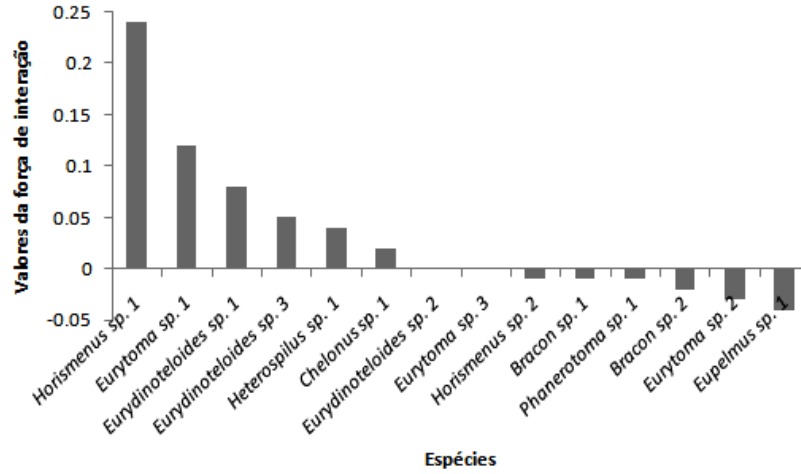
Figura 6 - Forças de interação das espécies de insetos herbívoros da rede trófica de *P. gonoacantha* obtidas da análise de trilha utilizando a biomassa total das sementes.



* indica valores significativos: *A. clitellarius* - $P < 0.001$.

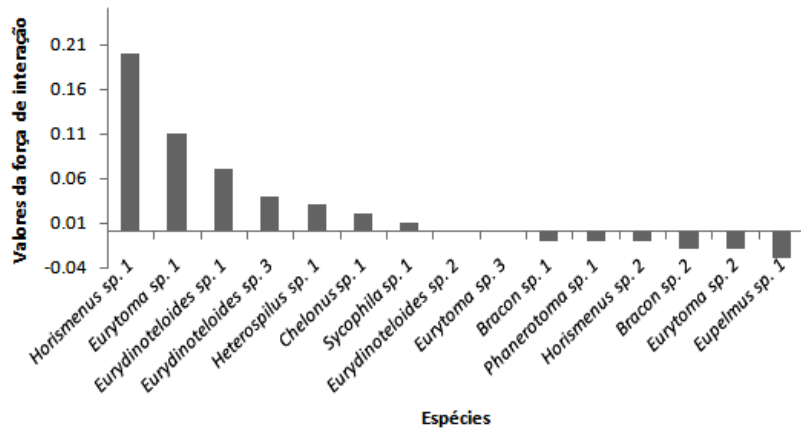
Fonte: Do autor.

Figura 7 - Forças de interação das espécies de insetos parasitoides da rede trófica de *P. gonoacantha* obtidas de ambas as análises de trilha.



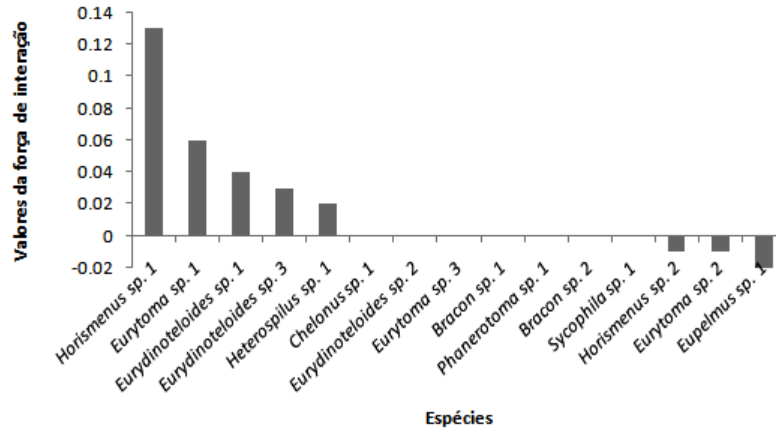
Fonte: Do autor.

Figura 8 - Efeitos indiretos do número de sementes predadas de *P. gonoacantha* sobre a abundância dos parasitoides.



Fonte: Do autor.

Figura 9 - Efeitos indiretos da biomassa total das sementes de *P. gonoacantha* sobre a abundância dos parasitoides.



Fonte: Do autor.

4 DISCUSSÃO

Baseado nos dados do Artigo 1, neste trabalho, assumimos que a rede trófica de insetos predadores de sementes de *P. gonoacantha* seria explicada pelo efeito *bottom-up*, onde nós descrevemos a estrutura das interações e estimamos quantitativamente os valores das forças de interação diretas e indiretas ente as espécies da rede. De maneira geral, encontramos que a maioria das interações se apresenta com baixa intensidade e poucas somente com forças mais elevadas. Nós encontramos que a interação mais forte e significativa desta rede é da espécie consumidora de semente *A. clitellarius* com o recurso. Os lepidópteros apresentaram um valor de interação significativo com o número de sementes predadas, porém não responderam à biomassa das sementes. Dentre as interações dos parasitoides e seus hospedeiros, os maiores valores foram para espécies parasitoides de *A. clitellarius*, com destaque para interações de três parasitoides, *Horismenus* sp. 1, *Eurytoma* sp. 1 e *Eurydinoteloides* sp. 1. Contudo, os valores estimados não foram significativos. Além disso, estas três espécies de parasitoides mostraram responder aos efeitos indiretos do recurso.

A espécie consumidora de sementes *A. clitellarius*, que é a mais abundante registrada para esta planta (Silva, 1981; Santos *et al.*, 1998; Artigo 1), apresentou uma relação causal positiva e significativa com o número de sementes predadas, possuindo o maior valor de força de interação, demonstrando, assim, a grande contribuição desta espécie na predação de sementes desta planta. Deste modo, sugerimos que a espécie *A. clitellarius* pode afetar o desempenho desta planta tanto quantitativamente, pela diminuição no número de sementes sadias para a dispersão, como qualitativamente, por exibir preferência por sementes maiores, causando assim uma redução do tamanho médio das sementes sobreviventes (Artigo 1; GOMEZ e ZAMORA, 1994). Santos *et al.* (1998) registraram que 80% das sementes predadas foram

atribuídas a *A. clitellarius* e nós encontramos um resultado similar de 77,61% (Artigo 1). Os lepidópteros imaturos, que representam os segundos herbívoros mais amostrados para esta planta (SANTOS et al., 1998; Artigo 1), mostram estar correlacionados com o número de sementes predadas, apresentando um valor de interação significativo, assim como *A. clitellarius*. As sementes predadas por estes indivíduos representaram 19,08 % das sementes predadas (Artigo 1), sendo a contribuição destes herbívoros maior que no trabalho de Santos *et al.* (1998), que foi de 5,64%. Porém, ao contrário de *A. clitellarius*, a abundância destes indivíduos não respondeu à biomassa das sementes. Nós encontramos que as sementes predadas por estes imaturos apresentam a menor biomassa dentre as sementes predadas (Artigo 1). Santos et al., 1998 reportaram que cada um destes indivíduos consomem cerca de 17,57 mg de substrato de semente de *P. gonoacantha*. Como já observado, a predação destes herbívoros é intensa e cada lepidóptero imaturo pode consumir várias sementes desta planta durante sua fase larval (SANTOS et al., 1998; Artigo 1), o que poderia explicar o fato de a abundância dos mesmos não ter respondido à biomassa total das sementes.

A rede de parasitoides deste estudo é compartimentalizada em duas sub-redes, onde 10 espécies de parasitoides interagem com a espécie *A. clitellarius* e quatro espécies interagem com lepidópteros. As interações que apresentaram os maiores valores foram as dos parasitoides de *A. clitellarius*, sendo o maior valor para a espécie *Horismenus* sp. 1, seguindo das espécies *Eurytoma* sp. 1 e *Eurydinoteloides* sp. 1. Estas espécies são as mais abundantes dentre os parasitoides desta rede. Porém, *Horismenus* sp 1. não é a espécie mais abundante, mostrando que o valor da força de interação não está totalmente ligado à abundância. Sabe-se que o sinergismo entre as interações fortes com as de intensidade mais baixa em uma rede causa uma diminuição de explosões

populacionais e maior estabilidade (MCCANN et al., 1998; EVELEIGH et al., 2007).

Os parasitoides frequentemente têm intervalos de hospedeiros estreitos, ao contrário dos predadores, resultando em fortes interações coevolutivas entre parasitoides e seus hospedeiros em relação a vários traços ecofisiológicos de ambas as partes (HENTER, 1995; HOCHBERG e HOLT, 1995; SASAKI e GODFRAY, 1999). A análise mostrou que a população destes parasitoides responde ao aumento da população de seu hospedeiro, *A. clitellarius*. O número de sementes predadas e biomassa total das sementes apresentaram um efeito indireto sobre a abundância destas três espécies de parasitoides. Deste modo, o aumento no número de sementes predadas ou da biomassa total das sementes provoca um aumento indireto na população destas espécies de parasitoides, através do aumento da abundância de seu hospedeiro herbívoro, evidenciando um efeito *bottom-up*. Estes resultados estão de acordo com outros estudos em comunidades de artrópodes, os quais predizem a prevalência dos efeitos de cascata trófica *bottom-up* (DENNO et al. 2002, 2005).

Tratando-se das forças *bottom-up*, a qualidade da planta hospedeira pode afetar não só os herbívoros que dela se alimentam diretamente, mas também pode afetar indiretamente os seus inimigos naturais, por exemplo, através do tamanho alterado do hospedeiro, afetando a densidade populacional pelo aumento do desempenho individual dos herbívoros e seus inimigos naturais, levando a maiores populações de parasitoides ou maiores taxas de parasitismo em plantas cuja qualidade é mais alta (LILL et al., 2002; HARVEY et al., 2007; WALKER et al., 2008; NEWTON et al., 2009; GOLS et al., 2008; KOS et al., 2011). A abundância dos parasitoides estando ligada à abundância de herbívoros, que por sua vez afeta o número de sementes predadas, pode contribuir para um aumento no desempenho da planta através da supressão direta das atividades dos consumidores de sementes (GOMEZ e ZAMORA,

1994). É conhecido o papel dos parasitoides em regular a população de seus hospedeiros, porém, embora teoricamente plausíveis, os mecanismos exclusivamente *top-down* foram pouco explorados em sistemas terrestres (ANDREWARTHA e BIRCH, 1984; HUNTER e PRICE, 1992; STRONG, 1992; GOMEZ e ZAMORA, 1994). Gomez e Zamora (1994), estudando as evidências do efeito *top-down* no sistema composto por uma espécie de *Ceutorhynchus* (Coleoptera, Curculionidae) consumidora de sementes de *Hormathophylla spinosa* (L.) K pfer (Cruciferae) e por uma guilda de tr s esp cies de parasitoides deste herb voro, verificaram que quando os parasitoides foram exclu dos experimentalmente, a porcentagem de frutos atacados aumentou de 20 para 43%. Os mesmos autores encontraram ainda que a atividade parasitoide gera um benef cio para a planta, onde os parasitoides contribuem para um maior n mero m dio de sementes por fruto em cada planta. Os fatores de for as *top-down* e *bottom-up* tamb m s o amplamente reconhecidos para operarem simultaneamente, de modo que o efeito de uma for a n o exclui o efeito de outra, reconhecendo, assim, a import ncia de ambas (LAWTON e MCNEILL, 1979; PRICE et al., 1980; HUNTER e PRICE, 1992).

Este estudo descreveu a estrutura quantitativa e qualitativa das for as de intera es existentes na rede tr fica de insetos consumidores de sementes de *P. gonoacantha* e seus parasitoides e hiperparasitoides, ilustrando a import ncia das esp cies e, em especial, daquelas que interagem mais fortemente na din mica populacional da rede tr fica.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Dra. C.S. Ribeiro-Costa pela determinação da espécie bruquínea e também ao Dr. V.A. Costa por receber T. Morales-Silva no Instituto Biológico de Campinas, conduzindo a identificação de pteromalídeos e eulofídeos e passando conhecimentos importantes da taxonomia de Hymenoptera parasitoides. Agradecemos a Universidade Federal de Lavras e ao PPG em Entomologia pelo apoio Logístico e ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida a T. Morales-Silva. L.D.B. Faria agradece o CNPq e a FAPEMIG pelo auxílio.

REFERÊNCIAS

ABRAMS, P. The functional responses of adaptive consumers of two resources. **Theoretical Population Biology**, v. 32, p. 262-288, 1987.

ANDREWARTHA, H. G.; BIRCH, L. C. **The ecological web: more on the distribution and abundance of animals**. Chicago: Chicago University Press., 1984. 5006 p.

BERLOW, E. L.; NAVARRETE, S. A.; BRIGGS, C. J.; POWER, M. E.; MENGE, B. A. Quantifying variation in the strengths of species interactions. **Ecology**, v. 80, n. 7, p. 2206-2224, 1999.

BERLOW, E. L.; NEUTEL, A.; COHEN, J. E.; DE RUITER, P. C.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.; FOX, J. W.; JANSEN, V. A. A.; JONES, J. I.; KOKKORIS, G. D.; LOGOFET, D. O.; MCKANE, A. J.; MONTOYA, J. M.; PETCHEY, O. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, p. 585-598, 2004.

DENNO, R. F.; GRATTON, C.; PETERSON, M. A.; LANGELLOTTO, G. A.; FINKE, D. L.; HUBERTY, A. F. Bottom-Up Forces Mediate Natural-Enemy Impact In A Phytophagous Insect Community. **Ecology**, v. 83, n. 5, p. 1443-1458, 2002.

DENNO, R. F.; LEWIS, D.; GRATTON, C. Spatial variation in the relative strength of top-down and bottom-up forces: causes and consequences for phytophagous insect populations. **Annales Zoologici Fennici**, v. 42, n. 4, p. 295-311, 2005.

DUFFY, J. E. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. **Oikos**, v. 99, p. 201-219, 2002.

ESTES, J. A.; PALMISANO, J. F. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. **Science**, v. 185, p. 1058- 1060, 1974.

EVELEIGH, E. S.; MCCANN, K. S.; MCCARTHY, P. C.; POLLOCK, S. J.; LUCAROTTI, C. J.; MORIN, B.; MCDOUGALL, G. A.; STRONGMAN, D. B.; HUBER, J. T.; UMBANHOWAR, J.; FARIA, L. D. B. Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 43, p. 16976-16981, 2007.

GOLS, R.; WAGENAAR, R.; BUKOVINSZKY, T.; VAN DAM, N. M.; DICKE, M. et al. Genetic variation in defence chemistry in wild cabbages affects herbivores and their endoparasitoids. **Ecology**, v. 89, n. 6, p. 1616–1626, 2008.

GOMES, J. J. M.; ZAMORA, R. Top-Down Effects in a Tritrophic System: Parasitoids Enhance Plant Fitness. **Ecology**, v. 75, n. 4, p. 1023-1030, 1994.

HARVEY, J. A.; VAN DAM, N. M.; WITJES, L. M. A.; SOLER, R.; GOLS, R. Effects of dietary nicotine on the development of an insect herbivore, its parasitoid and secondary hyperparasitoids over four trophic levels. **Ecological Entomology**, v. 32, p. 15–23, 2007.

HENTER, H. J. The potential for coevolution in a host-parasitoid system. 2. Genetic variation within a population of wasps in the ability to parasitize an aphid host. **Evolution**, v. 49, p. 439–445, 1995.

HOCHBERG M. E; HOLT R. D. Refuge evolution and the population dynamics of coupled host-parasitoid associations. **Evolutionary Ecology**, v. 9, p. 633–61, 1995.

HUNTER, M.D.; PRICE, P.W. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology**, v. 73, p. 724-732, 1992.

JONES, T. H.; HASSELL, M.P.; GODFRAY, H. C. J. Host-multiparasitoid interactions. In: GANGE, A. C.; BROWN, V. K. (Eds.). *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Oxford: Blackwell Scientific, 1997. p. 257–276.

KARBAN, R. Community organisation of *Erigeron glaucus* folivores: effect of competition, predation and host plant. **Ecology**, v. 70, p. 1028–1039, 1989.

KOS, M.; BROEKGAARDEN, C.; KABOUW, P.; LENFERINK, K. O.; PEOLMAN, E.H. et al. Relative importance of plant-mediated bottom-up and top-down forces on herbivore abundance on *Brassica oleracea*. **Functional Ecology**, v. 25, p. 1113–1124, 2011.

LAWTON, J. H.; MCNEILL, S. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In: ANDERSON, R. M.; TURNER, B. D.; TAYLOR, L. R. (Eds.). **Population dynamics**. Oxford: Blackwell, 1979. p. 223–244.

LILL, J. T.; MARQUIS, R. J.; RICKLEFS, R. E. Host plants influence parasitism of forest caterpillars. **Nature**, v. 417, p. 170–173, 2002.

MCCANN, K.; HASTINGS, A.; HUXEL, G. R. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature**, v. 395, p. 794–798, 1998.

MENGE, B. A.; BERLOW, E. L.; BLANCHETTE, C.; NAVARRETE, S. A.; YAMADA, S. B. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. **Ecological Monographs**, v. 64, p. 249–286, 1994.

MICHELI, F.; POLIS, G. A.; BOERSMA, P. D.; HIXON, M. A.; NORSE, E.A.; SNELGROVE, P.V.R.; SOULE, M.E. Human alteration of food webs: research priorities for conservation and management. In: SOULE, M.E.; ORIAN, G. H. (Eds.). **Conservation biology: research priorities for the next decade**. Washington: Island Press, 2001. p. 31–57.

MIKOLA, J.; SETÄLÄ, H. Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. **Oikos**, v. 85, p. 180–194, 1998.

MONTOYA, J. M.; RODRÍGUEZ, M. A.; HAWKINS, B. A. Food web complexity and higher-level ecosystem services. **Ecology Letters**, v. 6, p. 614–622, 2003.

NAVARRETE, S. A.; MENGE, B. A. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. **Ecological Monographs**, v. 66, p. 409–429, 1996.

NAVARRETE, S. A.; CASTILLA, J. C. Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. **Oikos**, v. 100, p. 251–262, 2003.

NEWTON, E.; BULLOCK, J. M.; HODGSON, D. Bottom-up effects of glucosinolate variation on aphid colony dynamics in wild cabbage populations. **Ecological Entomology**, v. 34, p. 614–623, 2009.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 65–75, 1966.

PAINE, R. T. A note on trophic complexity and community stability. **The American Naturalist**, v. 103, p. 91–93, 1969.

PAINE, R. T. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between dominant competitor and its principal predator. **Oecologia**, v. 15, p. 93–120, 1974.

PAINE, R. T. Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. **Journal of Animal Ecology**, v. 49, n. 3, p. 666–685, 1980.

PAINE, R. T. Food web analysis through field measurement of per capita interaction strength. **Nature**, v. 355, p. 73–75, 1992.

POLIS, G. A. Food webs, trophic cascades and community structure. **Australian Journal of Ecology**, v. 19, p. 121–136, 1994.

POLIS, G. A.; STRONG, D. R. Food web complexity and community dynamics. **The American Naturalist**, v. 147, p. 813–846, 1996.

POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A.; MENGE, B. A.; BOND, W. J.; MILLS, L. S.; DAILY, G.; CASTILLA, J. C.; LUBCHENCO, J.; PAINE, R. T. Challenges in the quest for keystones. **BioScience**, v. 46, p. 609–620, 1996.

PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMPSON, J. N.; WEIS, A. E. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 41–65, 1980.

PRICE, P.W. **Insect ecology**. 2. ed. New York: Wiley Interscience, 1984. 576 p.

QUINN, J. F.; DUNHAM, A. E. On hypothesis testing in ecology and evolution. **The American Naturalist**, v. 122, n. 5, p. 602–617, 1983.

SALA, E.; GRAHAM, M. H. Community-wide distribution of predator–prey interaction strength in kelp forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, p. 3678–3683, 2002.

SANTOS, G.; ZANUNCIO, T.; ASSIS-JUNIOR, S.; ZANUNCIO, J. Daños por *Acanthoscelides clitellarius* (Coleoptera: Bruchidae), Lepidoptera (Pyralidae) y Diptera en semillas de *Piptadenia communis* (Leguminosae). **Bosque**, v. 19, n. 2, p. 23–27, 1998.

SASAKI, A.; GODFRAY, H. C. J. A model for the coevolution of resistance and virulence in coupled host-parasitoid interactions. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 266, p. 455–63, 1999.

SCHMITZ, O. J.; HAMBACK, P. A.; BECKERMAN, A. P. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. **The American Naturalist**, v. 155, p. 141–153, 2000.

SHIPLEY, B. **Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference**. Cambridge University Press, 2002. 317 p.

SILVA, N. A. Danos causados em sementes de pau-jacaré (*Piptadenia communis* Benth) (Leguminosae: Mimosoideae) por *Acanthoscelides clitellarius* (Fahraeus, 1839) (Coleoptera: Bruchidae). **Resumos do VI Congresso Brasileiro de Entomologia**, Fortaleza, Brasil, 1981. p.95-95.

STRONG, D. R. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. **Ecology**, v. 73, p. 747-754, 1992.

TERBORGH, J. HOLT, R. D., ESTES, J. A. Trophic Cascades: What They Are, How They Work, and Why They Matter. In: TERBORGH, J., ESTES, J. A. (Eds.). **Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature**. Washington: Island Press, 2010. p. 1-20.

TYLIANAKIS, J. M., TSCHARNTKE, T., LEWIS, O. T. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. **Nature**, v. 445, p. 202-205, 2007.

UNDERWOOD, A. J.; PETRAITIS, P. S. Structure of intertidal assemblages in different locations: how can local processes be compared? In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (eds). **Species diversity in ecological communities**. Chicago: The University of Chicago Press, 1993. p. 39–51.

VAN VEEN, F. J. F.; MORRIS, R. J.; GODFRAY, H. C. J. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review of Entomology*, v. 51, p. 187-208, 2006.

WALKER, M.; JONES, T. H. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant–insect herbivore–natural enemy systems. **Oikos**, v. 93, p. 177-187, 2001.

WALKER, M.; HARTLEY, S. E.; JONES, T. H. The relative importance of resources and natural enemies in determining herbivore abundance: thistles, tephritids and parasitoids. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, p. 1063–1071, 2008.

WELDON, C. W.; SLAUSON, W. L. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. **The Quarterly Review of Biology**, v. 61, p. 23–44, 1986.

WOOTTON, J. T. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, p. 443-466, 1994.

WOOTTON, J. T. Estimates and tests of per-capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally-foraging birds. **Ecological Monographs**, v. 67, p. 45-64, 1997.