

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**Dissertação de Mestrado**

**Redes de interação galhador-parasitoide em plantas hospedeiras  
proximamente aparentadas: efeitos da oligofagia do galhador**

Carolina Prauchner

Porto Alegre, janeiro de 2019

# **Redes de interação inseto galhador-parasitoide em plantas hospedeiras proximamente aparentadas: efeitos da oligofagia do galhador**

Carolina Prauchner

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

ORIENTADOR: Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Jr.

Comissão examinadora

Prof<sup>a</sup>. Dr. Renan Maestri (UFRGS)

Prof. Dr. Lucas A. Kaminski (UFRGS)

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Yve Eligiêr Alves Gadelha (IFSul)

Porto Alegre, janeiro de 2019

### CIP - Catalogação na Publicação

Silva, Carolina Prauchner

Redes de interação galhador-parasitoide em plantas hospedeiras proximamente aparentadas: efeitos da oligofagia do galhador / Carolina Prauchner Silva. -- 2019.

56 f.

Orientador: Milton de Souza Mendonça Jr..

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Porto Alegre, BR-RS, 2019.

1. Redes de interação. 2. Insetos Galhadores. 3. Parasitóides. 4. Ecologia Trófica. I. Mendonça Jr., Milton de Souza, orient. II. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

*Alice: "This is impossible."*

*The Mad Hatter: "Only if you believe it is."*

Lewis Carroll, *Alice in Wonderland*

## **Agradecimentos**

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, ao Instituto de Biociências e a CAPES pela formação e pela bolsa concedida durante estes dois anos.

Ao meu orientador, Milton de Souza Mendonça Jr., por toda a ajuda ao longo destes anos, principalmente neste último, por toda compreensão e auxílio.

À toda a equipe do Laboratório de Ecologia de Interações da UFRGS por toda a ajuda (não apenas neste trabalho) e pelas conversas e risadas.

Ao Matheus Fragoso Etges e ao Fábio Spezia de Mello que me aguentaram e me acalmaram ao longo destes últimos meses, me ajudando a manter a minha sanidade mental mesmo quando eu acreditei que não conseguiria seguir em frente.

Aos meus amigos da biologia e de outros lugares por toda a paciência, todas as conversas e sinucas. Vocês foram muito importantes neste processo. Principalmente ao Pedro Peixoto Nitschke, Maico Stochero Fiedler e Murilo Zanini David que discutiram comigo os meus dados e resultados diversas vezes. MUITÍSSIMO obrigada!

À minha família, em especial à minha mãe Adriana, meu irmão Eduardo pelo suporte e paciência ao longo de todo o percurso.

## RESUMO

As interações ecológicas são um dos processos responsáveis pela dinâmica das comunidades biológicas. Elas podem ser classificadas como antagonísticas ou mutualísticas, e ainda como diretas ou indiretas. Uma das formas de descrever e sumarizar as conexões entre os elementos das comunidades é através da elaboração de redes de interações ecológicas que são construídas com base na presença e ausência de interações entre espécies ou outros níveis taxonômicos, grupos funcionais, etc. Novos estudos de redes aprofundam o foco em relação a estudos mais antigos, levando em conta também a frequência das interações encontradas, ou ainda ao considerarem mais de um tipo de interação entre duas guildas de espécies quaisquer. Um dos sistemas que pode ser mais facilmente utilizado para estes estudos é o de inseto galhador-planta e organismos associados, devido à sessilidade das galhas. Insetos galhadores têm duas características muito comuns que são a alta especificidade em relação à espécie de planta parasitada e o fato de a galha ser considerada um fenótipo estendido do inseto. Há pouquíssimos relatos de espécies de galhadores oligófagos (que parasitam espécies de plantas do mesmo gênero) ou polífagos (parasitam diversas espécies de plantas sem relação entre si). Além disso, é possível encontrar diversas espécies de inimigos naturais, como parasitoides, que se desenvolvem dentro da galha e matam a larva ou pupa do inseto galhador. Sabe-se pouco sobre a monofagia ou oligofagia de parasitoides de galhadores, exceto para uns poucos sistemas mais explorados. A estrutura da comunidade de parasitoides parece ser predita por componentes do nicho espaço-temporal dos hospedeiros galhadores e a localização da galha na planta, i.e., o órgão da planta atacado. Mesmo assim, não parece haver na literatura um tratamento científico destas ricas comunidades em

verificar sua estrutura e porventura desvendar outros aspectos que o tratamento padrão de ecologia de comunidades não alcança. Neste estudo serão analisadas as interações entre insetos galhadores monófagos e oligófagos encontrados em duas espécies de planta da família *Asteraceae*, gênero *Mikania* (*Mikania glomerata* e *Mikania laevigata*) e seus parasitoides associados afim de verificar se as redes de interação têm sua estrutura influenciada por fatores estruturais e/ou taxonômicos. Neste caso, os fatores considerados foram 1) morfotipo de galha/espécie de inseto galhador, 2) gênero de inseto galhador, 3) planta hospedeira, 4) interação entre morfotipo de galha e planta hospedeira. As coletas foram realizadas em dois momentos (maio/2015 a janeiro/2016 e dezembro/2016 a junho/2017) em três áreas no município de Porto Alegre/Brasil. No total foram encontradas 4629 galhas pertencentes a sete espécies de inseto galhador, sendo três espécies monófagas e quatro oligófagas e 664 indivíduos de parasitoides, classificados em 37 morfoespécies, pertencentes a 11 famílias da ordem Hymenoptera e uma da ordem Diptera. A rede formada pelas interações entre todos os insetos parasitoides e galhadores encontrados apresenta uma conectância ( $C = 0.274$ ) e modularidade intermediária, mas significativa ( $Q = 0.446$ ). As redes organizadas pelos fatores testados apresentam valores de modularidade similares entre si (em torno de  $Q = 0.4$ ) e diferenças significativas quando comparadas com os valores de redes aleatorizadas. A alta modularidade e consequente relativa especificidade das espécies de parasitoides desta rede contrasta com o conhecido para outros sistemas. Esta é a primeira vez que uma rede de interações galhador-parasitoide é organizada focalmente em torno de galhas oligófagas.

## ABSTRACT

Ecological interactions are one of the processes responsible for biological community dynamics. One way of describing and summarizing the connections among the community elements is through the elaboration of ecological interaction networks that are built based on the presence and absence of interactions among species or other taxonomic levels, functional groups, etc. New network studies deepen the focus on interactions by taking into account the interaction frequencies that are found, or considering more than one type of interaction between two species guilds. A system that can be easily used for this kind of study is the galling insect-host plant and associated organisms, due to the sessile characteristic of galls. Galling insects have two nearly universal characteristics, high specificity to the host plant species and being considered as an extended phenotype of the insect. There are few reports of oligophagous galling species (that parasitize plant species of the same genus) or polyphagous ones (that parasitize several unrelated plant species). Also, it is possible to find several species of natural enemies, such as parasitoids, that develop inside the gall and kill the galling insect larva or pupa. Little is known about the galler parasitoid monophagy or oligophagy, except for a few better explored systems. Galler parasitoid community structure seems to be predicted by components of the space-time niche of the galler hosts and the location of the gall on the plant, i.e., the attacked plant organ. Even so, it does not seem to be a scientific treatment of these rich communities in terms of construction of gall-parasitoid ecological interaction networks to verify their structure and perhaps to uncover other aspects that the standard community ecology treatment cannot reach. In this study, we analyzed interactions between monophagous and oligophagous galling insects found on two plant species of the Asteraceae family, genus *Mikania* (*Mikania glomerata* and *Mikania laevigata*) and their associated parasitoids to check if the interaction networks have their structure influenced by structural and/or taxonomic factors. In

this case, the considered factors were 1) gall morphotype/ galling insect species, 2) galling insect genus, 3) host plant species, 4) interaction between gall morphotype and host plant. The samples occurred between May/2015 and January/2016 and between December/2016 and June/2017 on three areas in Porto Alegre/Brazil. In total, 4629 galls belonging to seven species of galling insects were collected, three monophagous species and four oligophagous, and 664 individuals were found, classified into 37 morphospecies, belonging to 11 families of the order Hymenoptera and one of the order Diptera. The network formed by the interactions of all galling and parasitoids insects found shows a relative low connectance ( $C=0.274$ ) and intermediary modularity, but highly significant ( $Q=0,446$ ;  $p < 0.001$ ). The networks formed using the factors analyzed present similar modularity values (around  $Q=0.4$ ) and significant differences when compared to randomized networks. The high modularity and consequent relative specificity of parasitoid species in this network contrasts with what is known for other systems. This is the first time that a gall-parasitoid network is organized focusing on oligophagous galls.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	<b>6</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>13</b>
<i>Interações ecológicas e sua estrutura em redes</i> .....	<b>13</b>
<b>Redes de interação inseto galhador-parasitoide em plantas hospedeiras proximamente aparentadas: efeitos da oligofagia do galhador</b> .....	<b>25</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>26</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>27</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>28</b>
<b>MATERIAL &amp; MÉTODOS</b> .....	<b>30</b>
<b>Sistema de Estudo</b> .....	<b>30</b>
<b>Amostragem</b> .....	<b>31</b>
<b>Análise de Dados</b> .....	<b>32</b>
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>33</b>
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>35</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>51</b>

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Rede de interação entre insetos galhadores (Cecidomyiidae) e parasitoides em *Mikania glomerata* e *Mikania laevigata* (ver códigos nas Tabelas 1 e 2). As cores dos nós indicam os módulos a que cada espécie ou morfoespécie pertence. Para os links, a cor preta indica interações ocorridas dentro de cada módulo e a cor vermelha, interações ocorridas entre espécies pertencentes à módulos distintos. As amostragens ocorreram entre 2015 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil..... 42
- Figura 2. Modularidade das redes de interação galhador-parasitoide para galhas de Cecidomyiidae sobre *Mikania* spp. organizadas agrupando os nós do nível trófico inferior (linhas) de acordo com os diferentes fatores de interesse (nas colunas, nível trófico superior, com códigos das morfoespécies de parasitoide conforme Tabela 2): **a)** agrupamento por morfotipo de galha e por planta hospedeira (teste do efeito taxonômico bitrófico)(códigos adaptados da Tabela 1, com **g** ao final para *Mikania glomerata*, e **l** ao final para *Mikania laevigata*); **b)** agrupamento por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha) (códigos conforme Tabela 1); **c)** agrupamento por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador) e **d)** agrupamento por espécie de planta hospedeira (teste do efeito taxonômico da hospedeira)(**glo** para *Mikania glomerata* e **lae** para *Mikania laevigata*), em amostragens entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil. A modularidade das redes é significativa para todos os casos (exceto para **d**, em que havendo somente dois nodos não é possível o cálculo)..... 43
- Figura 3. Papel conector (conectividade no eixo vertical, participação no módulo no eixo horizontal, calculado com o pacote *Netcarto* em *R*) das espécies de parasitoide nas redes modulares de interação galhador-parasitoide para galhas de Cecidomyiidae sobre *Mikania* spp. organizadas agrupando os nós do nível trófico inferior de acordo com os diferentes fatores de interesse: **a)** agrupamento por morfotipo de galha e por planta hospedeira (teste do efeito taxonômico bitrófico); **b)** agrupamento por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha); **c)** agrupamento por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador) e **d)** agrupamento por espécie de planta hospedeira (teste do efeito taxonômico da hospedeira). Amostragens realizadas entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil

## LISTA DE TABELAS

### INTRODUÇÃO GERAL

Tabela 1. Espécies de insetos Cecidomyiidae (Diptera) galhadores Neotropicais identificados até espécie, descritas para espécies de planta do gênero <i>Mikania</i> (Asteraceae), com aspectos morfológicos básicos e o órgão(s) da planta onde foram encontradas. Fontes: a) Gagné & Jaschhof 2017. A Catalog of Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 4th edition. b) Gagné, Oda & Monteiro 2001. The Gall Midges (Diptera:Cecidomyiidae) of <i>Mikania glomerata</i> (Asteraceae) in Southeastern Brazil c) Gagné 1994. The Gall Midges of the Neotropical Region d) Maia et al. 2014. Galls in the Brazilian Coastal Vegetation. In: Fernandes & Santos. Neotropical Insect Galls. Ed: Springer. e) Carneiro et al. 2009. Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists? .....	22
---	----

### REDES DE INTERAÇÃO INSETO GALHADOR-PARASITOIDE EM PLANTAS HOSPEDEIRAS PROXIMAMENTE APARENTADAS: EFEITOS DA OLIGOFAGIA DO GALHADOR

Tabela 1. Número de galhas encontradas por espécie de inseto galhador (Cecidomyiidae) e por planta hospedeira ( <i>Mikania glomerata</i> e <i>Mikania laevigata</i> ), com indicação de amplitude de nicho do galhador e características morfológicas básicas (morfortipo) das galhas, em amostragens entre 2016 e 2017 nos morros de Porto Alegre, RS, Brasil.....	39
Tabela 2. Morfoespécies de parasitoides de galhas encontrados atacando insetos galhadores (Cecidomyiidae) em <i>Mikania glomerata</i> e <i>Mikania laevigata</i> , (para galhas atacadas por cada espécie de parasitoide, ver códigos na Tabela 1), com abundância por morfoespécie e totais por família de parasitoide, em amostragens entre 2016 e 2017 nos morros de Porto Alegre, RS, Brasil.....	40

# INTRODUÇÃO GERAL

## *Interações ecológicas e sua estrutura em redes*

A biodiversidade é mais do que uma coleção de espécies individuais, é a combinação de entidades biológicas diversas e os diversos processos ocorrentes entre estas (Jordano 2016). As interações ecológicas são, assim, um dos processos ou forças responsáveis pela dinâmica das comunidades biológicas, determinando trocas de matéria, energia e informação entre as espécies (Berlow *et al.* 2009). As interações são separadas de forma simples entre antagonísticas e mutualísticas, mas existem inúmeras classificações possíveis, sendo comum a classificação em cinco interações (competição, comensalismo, amensalismo, mutualismo e predação) e ainda a consideração de interações diretas e indiretas (mediadas ou não pela interação entre outras espécies)(Begon *et al.* 2007).

Uma das formas de descrever e sumarizar as conexões entre os elementos das comunidades, seja entre indivíduos ou entre espécies, é através da construção de redes de interações ecológicas (Bascompte 2007). Uma rede ecológica é uma representação matemática e conceitual das espécies e das interações que elas estabelecem entre si (Poisot *et al.* 2015). As redes de interação começaram a ser utilizadas por ecólogos na década de 70, e desde então surgiram diversas linhas de pesquisa que se aprofundam no entendimento de como as espécies estão ligadas dentro de comunidades e ecossistemas (Heleno *et al.* 2013, Proulx *et al.* 2005), sendo esta uma ferramenta de grande importância em estudos ecológicos. As redes são construídas a partir da presença ou ausência de interações (*links*) entre os nodos (que podem representar espécies ou outros níveis taxonômicos ou ainda grupos funcionais)(Morin 2011) e podem ser representadas de diferentes maneiras, como matrizes retangulares ou grafos bipartidos (Valladares *et al.* 2001, Jordano *et al.* 2003). Essas redes atualmente

constituem um conceito central para o entendimento da estruturação das comunidades biológicas, mais do que uma simples forma de representação.

Redes bipartidas são aquelas nas quais todos os *links* representam apenas um tipo de interação, como planta-polinizador ou planta-herbívoro (Lewinsohn *et al.* 2006), em apenas dois níveis tróficos ou guildas, o que simplifica a comunidade considerada e permite análises quanto a padrões de conexão, ou topologia, entre os níveis tróficos (ou guildas interagentes), isto é, como as espécies estão ligadas entre si. Elas podem apresentar padrões topológicos como aninhamento, modularidade (ou compartimentação), gradiente ou combinações destes (Lewinsohn *et al.* 2006). Segundo estes mesmos autores, em um padrão aninhado, uma espécie interage com um subconjunto dos parceiros do outro nível trófico, ou seja, as espécies mais especialistas interagem com as mais generalistas, sendo que os generalistas se relacionam com quase todos os possíveis parceiros. Uma rede que apresenta grupos de espécies que interagem majoritariamente entre si, mas que ainda interagem raramente com espécies de outro núcleo de interações é chamada de modular. O padrão em gradiente é caracterizado por espécies que interagem com um subconjunto daquelas que interagem com a espécie seguinte na rede ou matriz. Finalmente, o padrão combinado é aquele onde pode-se identificar dois padrões na mesma rede, por exemplo, numa rede é encontrado um padrão modular mas dentro de cada módulo é encontrado um outro padrão como o aninhado.

Além dos padrões topológicos, uma série de outras métricas de redes podem nos ajudar a compreender a organização das interações entre as espécies e a estrutura desta rede (Blüthgen *et al.* 2008), por exemplo: conectância (que relativiza o total de ligações encontrados numa rede com o total de ligações possíveis entre as espécies), densidade de ligação (dada pelo número médio de ligações por espécie em uma rede)

e especialização (proporção de espécies especializadas, isto é, que interagem com somente uma outra espécie, dentro do total de espécies da rede), entre outros. Essa grande diversidade de métricas de rede causa um problema prático além de teórico; o crescente interesse na conservação das redes de interação, mais do que de espécies e interações individuais, revela ainda que precisaríamos evoluir no sentido de entender quais métricas das redes poderiam ou deveriam ser levados em consideração para a solução de diferentes problemas ambientais (Tylianakis *et al.* 2010).

Sabemos que as redes de interações podem representar uma forma de detectar mudanças na estrutura da comunidade para além da diversidade e composição de espécies; também já foi possível concluir que essas redes podem ser afetadas por mecanismos de mudança ambiental, por exemplo no nível global (Tylianakis *et al.* 2008). O enriquecimento de CO<sub>2</sub> na atmosfera, deposição de nitrogênio nos ecossistemas, invasões bióticas, alterações no uso da terra e mudanças climáticas globais causam extinções e alteram a distribuição das espécies, afetando também várias interações antagonísticas e mutualísticas entre espécies. O estudo das interações entre espécies e sua estrutura em redes é um dos aspectos mais fundamentais na ecologia hoje em dia, considerado essencial para um entendimento das respostas de comunidades e ecossistemas a mudanças ambientais cada vez mais aceleradas (Harmon *et al.* 2009).

Novos estudos de redes continuam a aprofundar o foco em relação a estudos mais antigos: por exemplo, as redes bipartidas multicamadas (*multilayer*) permitem considerar mais de um tipo de interação entre duas guildas de espécies (como interações negativas e positivas entre plantas e formigas, Costa *et al.* 2016); em outro exemplo, historicamente a preocupação esteve em detectar quais espécies interagem entre si, para somente depois procurar quantificar o número de vezes que

determinadas interações são encontradas entre as espécies e assim medir a intensidade/frequência da interação (Memmott & Godfray 1994, Bascombe *et al.* 2006). Graças à relativa facilidade em quantificar as interações entre insetos herbívoros e parasitóides, esses sistemas são úteis no estudo de redes tróficas quantitativas (Schönrogge *et al.* 1995), porém trabalhos neste sentido ainda são raros (Paniagua *et al.* 2009). Um dos sistemas que pode ser mais facilmente utilizado para estes estudos é o de inseto galhador-planta e organismos associados, devido à sessilidade das galhas (Toma & Mendonça 2014).

#### *Galhas de plantas e sua interação com parasitoides*

Galhas são estruturas que podem ser encontradas em diferentes partes de plantas, dentro das quais vive(m) abrigado(s) um ou mais organismos parasitas. Essas estruturas são originadas através da hiperplasia e/ou hipertrofia das células da planta, induzidas pela atividade do organismo parasita, podendo este ser bactéria, fungo, nematódeo, inseto, entre outros (Mani 1964; Rohfritsch & Shorthouse 1982). Os insetos constituem talvez o grupo mais diverso de indutores de galhas em plantas, com diferentes ordens de insetos tendo desenvolvido esse hábito de forma aparentemente independente ao longo de sua evolução (Raman *et al.* 2005). Globalmente, a maior parte dos insetos indutores de galhas pertence à família Cecidomyiidae (Diptera)(Fernandes *et al.* 1996; Lara & Fernandes 1996).

Uma característica muito comum em insetos galhadores é a alta especificidade em relação à espécie de planta parasitada (Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992). O conjunto de caracteres morfológicos das galhas induzidas por determinada espécie de inseto em determinada espécie de planta é característica desse, denominado de morfotipo: órgão da planta atacado e posição neste órgão, formato, tamanho,

coloração, estrutura interna, posição e tamanho de câmaras ocupadas pelo(s) inseto(s). Há variados morfotipos de galhas, e como cada morfotipo depende da espécie de inseto galhador em interação com a planta, a galha é considerada um fenótipo estendido do inseto (Dawkins 1982).

Carneiro *et al.* (2009), analisando 196 espécies de mosquitos galhadores, viram que 92,4% destas são monófagas, isto é, parasitam somente uma espécie de planta hospedeira. Esta característica dominante entre os insetos galhadores permite que galhas de insetos sejam utilizadas para identificar espécies de plantas relacionadas filogeneticamente (Raman 1996; Abrahamson *et al.* 1998), e até mesmo de subespécies (Floate & Whitham 1995, Floate *et al.* 1996), assim pode-se afirmar que a relação entre a planta hospedeira e o organismo galhador é espécie-específica (Stone & Schönrogge 2003). Porém há espécies que podem ser classificadas como oligófagas, restringindo-se a atacar um único gênero de plantas – como exemplo, há o caso da troca de hospedeiro (*host shift*) de um galhador (*Rhopalomyia yomogicola*, Cecidomyiidae) que já é oligófago, atacando 3 espécies do mesmo gênero (*Artemisia*) no Japão, e que passou a atacar mais uma espécie de planta, uma invasora pertencendo a esse mesmo gênero vegetal (Nohara *et al.* 2007). Há ainda raros casos de galhadores polífagos (isto é, parasitando diferentes espécies de planta com pouca relação filogenética entre si); no trabalho de Carneiro *et al.* (2009), 5,6% das espécies de galhadores Neotropicais eram oligófagas e apenas 2% eram polífagas. A oligofagia e a polifagia poderiam ser estratégias ecológicas capazes de gerar espaço livre de inimigos (*enemy-free space*)(Heard *et al.* 2006), e em termos evolutivos, a aquisição de um novo hospedeiro também pode levar a diminuição da pressão de predação sobre galhadores (Brown *et al.* 1995), mas como a oligofagia se manteria em

galhadores ao longo do processo de troca de hospedeiro ainda é um tema pouco explorado.

Graças às galhas de insetos serem estruturas sésseis, nelas é possível encontrar diversas espécies de inimigos naturais, como parasitoides, que se desenvolvem dentro da galha e matam a larva ou pupa do inseto galhador (Godfray 1994). Parasitoides desenvolvem-se no interior ou externamente em relação à larva ou pupa de sua presa, e os devoram em geral completamente; no caso dos galhadores, a proteção conferida pela galha pode ser um bônus também ao parasitoide (Fernandes & Price 1992). Muitos autores já referiram a diversidade e frequência de parasitoides atacando galhas (Washburn & Cornell 1979, Maia e Azevedo 2009, Toma & Mendonça 2014), o que faz deles os fatores de mortalidade mais intensos conhecidos para os insetos galhadores.

Desde a muito as galhas têm sido consideradas como estratégias dos galhadores para melhoria de seu microambiente, como fonte de nutrição diferenciada e como proteção contra inimigos naturais (Price *et al.* 1987). Stone & Schonrogge (2003) já argumentavam que inimigos naturais devem ser os principais causadores de mudanças no morfotipo de galhadores entre diferentes espécies, e assim responsáveis pela diversidade químico-morfológica das galhas. Em alguns sistemas, galhas mais engrossadas ou resistentes pela maior idade conferem proteção contra o ataque de determinadas espécies de vespas parasitoides (Craig *et al.* 1990). Inúmeros aspectos das galhas, como pilosidade, presença de escamas externas, engrossamento de camadas de córtex e até presença de esclerênquima foram relatados como atributos funcionais (Isaias *et al.* 2014, Mendonça *et al.* 2014) que podem favorecer na defesa contra inimigos naturais como parasitoides.

A maior parte das espécies de parasitoides encontradas em galhas de insetos da família Cecidomyiidae são micro-himenópteros (Maia & Azevedo 2009) e a maioria dos registros destes os identificam até o nível de família ou gênero, mas dificilmente chegam ao nível de espécie (p.ex. Dell’Aglio & Mendonça 2015). Isso demonstra o desconhecimento da fauna neotropical e a falta de taxonomistas para este grupo (Maia & Azevedo 2009), talvez o principal entrave ao uso mais disseminado desses organismos em pesquisa científica.

Laing (1938) já dividia o processo de seleção de hospedeiro entre fatores ambientais e fatores relativos ao hospedeiro e acreditava que os parasitoides seriam guiados por parâmetros químicos e físicos. Godfray (1994) em revisão ampla sobre o assunto sugere que o sucesso no parasitismo dependia de quatro passos da procura comportamental dos parasitoides: (a) localização do habitat do hospedeiro, (b) localização do hospedeiro em si, (c) aceitação do hospedeiro e (d) adequação do hospedeiro. Os três primeiros passos podem ser entendidos por sua vez como aspectos do processo de seleção do hospedeiro, onde localização específica da galha, odor, formato e tamanho podem ser pistas para o parasitoide (Stone & Schonrögge 2003). Provavelmente uma combinação desses fatores é importante; por exemplo, insetos parasitoides de galhadores podem encontrar os seus hospedeiros através de substâncias voláteis liberadas principalmente pela planta, mas são mais efetivos quando em adição a pistas visuais da galha (como no caso de *Torymus sinensis*, Torymidae) atacando o galhador *Dryocosmus kuriphilus* (Cynipidae), Grazios & Rieske 2013). Também substâncias liberadas ou induzidas pela produção da galha podem “guiar” parasitoides (Wajnberg *et al.* 2008). A aceitação do hospedeiro pode envolver ainda passos comportamentais como antenamento, em que o parasitoide percute as antenas contra a galha, de forma a examinar a mesma olfativamente de

forma mais próxima ou mesmo detectando movimentos do galhador no interior da galha (Vinson 1976).

Sabe-se pouco sobre a monofagia ou oligofagia de parasitoides de galhadores, exceto para uns poucos sistemas mais explorados; um exemplo é o de vespas galhadoras sobre carvalho, onde há grande diversidade de espécies de galhadores da família Cynipidae atacando carvalhos (*Quercus* spp.) na região Holártica. Os parasitoides de galhadores Cynipidae são quase todos específicos destes, não sendo conhecidos por atacar outros organismos; porém a maioria destes é polífaga entre as galhas, com poucos parasitoides com uma gama restrita de hospedeiros galhadores, o que desafia conceitos como a esperada exclusão competitiva entre estes (Hayward & Stone 2005). A estrutura da comunidade de parasitoides parece ser predita por componentes do nicho espaço-temporal dos hospedeiros galhadores, em especial taxonomia dos carvalhos galhados e a localização da galha na planta (órgão atacado); isso ocorre através da especialização parcial de nicho dos parasitoides muito generalistas (em especial aqueles com mais de 20 hospedeiros), ao invés da separação de parasitoides com mais especificidades, contribuindo para a manutenção da riqueza desses parasitoides generalistas (Bailey *et al.* 2009). Mesmo assim, não parece haver na literatura um tratamento científico destas ricas comunidades em termos da construção de redes de interação ecológicas galhador-parasitoide para verificar sua estrutura e porventura desvendar outros aspectos que o tratamento padrão de ecologia de comunidades não alcança.

*O sistema: galhas em Mikania spp.*

Neste estudo serão analisadas as interações entre insetos galhadores monófagos e oligófagos encontrados em duas espécies de planta da família *Asteraceae*, gênero

*Mikania* (*Mikania glomerata* e *Mikania laevigata*) e seus parasitóides associados. O gênero *Mikania* abrange cerca de 430 espécies distribuídas principalmente nas regiões neotropicais (Judd *et al.* 1999, Ritter & Miotto 2005). As duas espécies em questão são usadas na medicina popular com os mesmos efeitos e são frequentemente confundidas entre si dada sua similaridade morfológica (Napimoga & Yatsuda, 2010). Com base em caracteres moleculares, no entanto, parece haver uma clara separação entre as espécies, apesar das duas aparecerem mais intimamente associadas evolutivamente do que com qualquer outra espécie amostrada do gênero, com um tempo estimado de separação evolutiva em torno de 500 mil anos apenas (Godoy *et al.* 2017). Ritter & Miotto (2005) fizeram um levantamento das espécies de *Mikania* que ocorrem no Rio Grande do Sul e encontraram 39 espécies, sendo uma decumbente, seis eretas e 32 trepadeiras ou apoiantes, como é o caso das plantas aqui amostradas.

Há descrições de diversos morfotipos de galhas encontradas em ao menos dez espécies de *Mikania* (Tabela 1) sendo considerada uma super-hospedeira, mas a maioria dos trabalhos não chegam ao nível de espécie da planta hospedeira (Maia *et al.* 2008, Maia *et al.* 2014), assim como muitos não chegam à espécie de inseto galhador, apenas descrevem a morfologia da galha e revelam a que família o inseto pertence (sendo até o momento todos pertencentes à família Cecidomyiidae)(Maia *et al.* 2008, Maia *et al.* 2014, Mendonça *et al.* 2014, Diaz *et al.* 2015, Coelho *et al.* 2013). Há relatos de espécies de insetos galhadores já descritas que foram encontradas em mais de uma espécie de *Mikania* (espécies oligófagas)(Gagné 2010, Maia *et al.* 2008, Diaz *et al.* 2015). Para *M. laevigata*, há registro de ocorrência de três morfotipos de galhas: dois foliares (um cilíndrico, glabro, unilocular e outro elipsoide, glabro, unilocular) e um de ramo (ovóide, amarelo-acastanhado, glabro) (Mendonça *et*

al. 2014), mas não há nenhum trabalho de identificação destas espécies para conferir se elas são as mesmas descritas por Gagné *et al.* (2001). Após uma análise morfológica dos adultos e das pupas destes insetos, nós concluímos que as espécies de galhador encontrados induzindo galhas similares tanto em *M. laevigata* quanto em *M. glomerata* são as mesmas, portanto oligófagas.

Tabela 1. Espécies de insetos Cecidomyiidae (Diptera) galhadores Neotropicais identificados até espécie, descritas para espécies de planta do gênero *Mikania* (Asteraceae), com aspectos morfológicos básicos e o órgão(s) da planta onde foram encontradas.

<b>Espécie galhadora</b>	<b>Planta Hospedeira</b>	<b>Morfologia da galha</b>	<b>Parte(s) da planta</b>	<b>Fontes:</b>
<i>Alycaulus globulus</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	ovoide, verde	folha/pecíolo	a,b
<i>Alycaulus mikaniae</i> Rübsaamen 1915	<i>M. sp.</i>	fusiforme, verde	nervura	a,c
<i>Alycaulus trilobatus</i> Möhn 1964	<i>M. cordifolia, M. micrantha, M. sp.</i>	fusiforme, verde	nervura	a,c
<i>Asphondylia glomeratae</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	fusiforme, verde	nervura/pecíolo	a,b
<i>Asphondylia moehni</i> Skuhrová 1989	<i>M. guaco, M. glomerata</i>	ovoide, verde	ramo	a,d
<i>Asphondylia ulei</i> Rübsaamen 1908	<i>M. sp.</i>	esférica	folha	a, e
<i>Liodiplosis conica</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	cônica, verde	folha, pecíolo, ramo	a,b
<i>Liodiplosis cylindrica</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	cilíndrica, verde/vermelha	folha, pecíolo, ramo	a,b
<i>Liodiplosis spherica</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	esférica, verde	folha, pecíolo, ramo	a,b
<i>Mikaniadiplosis annulipes</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	fusiforme, verde	nervura/pecíolo/ramo	a,b
<i>Perasphondylia mikaniae</i> Gagné 2001	<i>M. glomerata</i>	roseta, verde,		

Fontes: a)Gagné & Jaschhof (2017); b)Gagné, Oda & Monteiro (2001); c)Gagné (1994); d)Maia *et al.* (2014); e)Carneiro *et al.* (2009).

A estrutura das galhas de insetos encontradas em espécies de *Mikania* varia bastante de acordo com a espécie galhadora, o órgão onde a indução ocorre e a planta hospedeira. Por exemplo, a galha de *Liodiplosis cylindrica* encontrada nas folhas de *M. glomerata* é unilocular, pouco espessa e tem tecidos pouco rígidos, o que facilitaria o acesso a parasitoides potencialmente de pequeno tamanho e curto ovipositor. Já a galha de *Asphondylia moehni* encontrada nos ramos da mesma espécie de planta citada acima também é unilocular, mas apresenta uma espessura maior de parede e tecidos rígidos, o que dificultaria o acesso a parasitoides pequenos, mas não a parasitoides maiores e de ovipositor longo. Na mesma planta, também podemos encontrar galhas formadas por *Perasphondylia mikaniae*, que é a única galha multilocular encontrada nesta espécie de planta, apresentando assim outros desafios ao ataque dos parasitoides.

### *Objetivo*

O objetivo geral deste trabalho é avaliar as diferenças entre insetos galhadores monófagos e oligófagos sobre *Mikania* spp. (Asteraceae), em termos das redes de interações formadas por estes galhadores e seus parasitoides associados, modulados por suas plantas hospedeiras. A intenção é verificar especificamente se as redes de interação tem sua estrutura influenciada por: 1) galhas em termos de suas estruturas (correspondentes ao fenótipo estendido do inseto, *efeito estrutural*), 2) gêneros das espécies de insetos galhadores (*efeito taxonômico do galhador*), 3) espécie de planta onde encontra-se a galha (*efeito taxonômico do hospedeiro*) e 4) influência da

combinação entre a espécie de inseto galhador e espécie de planta hospedeira onde este se encontra (*efeito taxonômico bitrófico*).

Espera-se que as redes galhador-parasitoides sobre *Mikania* spp. apresentem padrão modular, mas que estes módulos sejam menos aparentes do que em redes amplas em que galhas em diferentes plantas hospedeiras são amostradas. Também se espera que os módulos formados incluam tanto galhas similares entre si morfológicamente, quanto módulos separando as duas espécies de planta, ou seja, tanto o efeito estrutural quanto taxonômico sejam efetivos na estruturação das redes, evidenciando uma distribuição não aleatória das espécies de parasitoides tanto entre as galhas, quanto entre as plantas hospedeiras onde estas se encontram.

Como objetivos paralelos, se espera verificar o grau de mono/oligofagia das espécies de galhadores sobre espécies próximas de *Mikania*, e descrever a riqueza e composição de espécies de parasitoides ocorrentes no sistema *Mikania* spp.-galhadores, bem como revelar os táxons de insetos presentes como parasitoides.

(a ser submetido à revista *Oecologia*)

**Redes de interação inseto galhador-parasitoide em plantas  
hospedeiras proximamente aparentadas: efeitos da oligofagia do  
galhador**

Carolina Prauchner<sup>1,3</sup> & Milton de Souza Mendonça Jr.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; [carol\\_prauchner@hotmail.com](mailto:carol_prauchner@hotmail.com) (autor para correspondência)

<sup>2</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; [milton.mendonca@ufrgs.br](mailto:milton.mendonca@ufrgs.br)

<sup>3</sup>Laboratório de Ecologia de Interações, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, Prédio 43422, Salas 119/120, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil;

## RESUMO

Redes de interação ecológicas representam a estrutura de comunidades biológicas ao focar em como os nós da rede estão conectados por interações ecológicas. O objetivo deste trabalho foi caracterizar a estrutura e topologia da rede de interações entre galhadores e parasitoides de um sistema com duas espécies de plantas da família *Asteraceae* (*Mikania glomerata* e *M. laevigata*). Nossas hipóteses são de que a modularidade desta rede focal será menor do que a vista em redes maiores e que obedecerá a uma combinação de fatores. Os aqui testados são 1) a espécie de inseto galhador, 2) gênero de inseto galhador, 3) espécie de planta hospedeira, 4) interação entre morfotipo de galha e planta hospedeira. As amostragens foram realizadas entre maio de 2015 e janeiro de 2016 e entre dezembro de 2016 e junho de 2017 em três áreas no município de Porto Alegre. Foram encontradas 4629 galhas pertencentes a sete espécies de inseto galhador, sendo três espécies monófagas e quatro oligófagas. Quanto aos parasitoides, foram encontrados 664 indivíduos classificados em 37 morfoespécies, pertencentes a 11 famílias de Hymenoptera e uma de Diptera. A rede formada pelas interações entre todos os insetos parasitoides e galhadores encontrados apresenta baixa conectância ( $C = 0.274$ ) e modularidade intermediária altamente significativa ( $Q = 0.446$ ;  $p < 0.001$ ). Já as redes organizadas pelos fatores apresentam valores de modularidade similares entre si (em torno de  $Q = 0.4$ ), mas há diferenças significativas quando comparadas com redes aleatorizadas. A alta modularidade e consequente relativa especificidade das espécies de parasitoides desta rede contrasta com o conhecido para outros sistemas galhador-parasitóide. Esta é a primeira vez que uma rede de interações galhador-parasitóide é organizada focalmente em torno de galhas oligófagas.

**Palavras-chave:** *Mikania glomerata*, *Mikania laevigata*, *Asteraceae*

## **ABSTRACT**

Ecological networks represent the structure of biological communities by focusing on how the nodes are connected by ecological interactions. The objective of this work is to characterize the structure and topology of an interaction network of galling insects and associated parasitoids on a system with two closely related plant species of *Asteraceae* (*Mikania glomerata* and *M. laevigata*). Our hypothesis is that the modularity of this focal network will be lower than what is seen on bigger networks and that it will obey a combination of factors: 1) galling insect species, 2) galling insect genus, 3) host plant species, 4) gall morphotype and host plant interaction. The samples occurred between May/2015 and January/2016 and between December/2016 and June/2017 on three areas in Porto Alegre, where 4629 galls belonging to seven species of galling insects were collected, three monophagous and four oligophagous. For the parasitoids, 664 individuals were found, classified into 37 morphospecies, belonging to 11 families of the order Hymenoptera and one of the order Diptera. The network formed by the interactions of all galling and parasitoids insects found shows a relative low connectance ( $C=0.274$ ) and an intermediary modularity, but highly significant ( $Q=0.446$ ;  $p < 0.001$ ). The networks formed using the factors analyzed presents similar modularity values (around  $Q=0.4$ ) and significative differences when compared to randomized networks. The high modularity and consequent relative specificity of parasitoid species in this network contrasts with what is known for other systems. This is the first time that a gall-parasitoid network is organized focusing on oligophagous galls.

**Key words:** *Mikania glomerata*, *Mikania laevigata*, *Asteraceae*.

## INTRODUÇÃO

Redes de interação ecológicas representam a estrutura de comunidades biológicas ao focar em como os nós da rede (agrupamentos funcionais ou taxonômicos dos organismos) estão conectados por ligações ecológicas (interações)(Bascompte 2007). Estas comunidades podem estar estruturadas de acordo com diversos tipos de fatores externos e mesmo internos, e as respostas das redes em sua estrutura podem assim nos dizer muito sobre o impacto de processos ecológicos e evolutivos nestas (Tylianakis *et al.* 2008). Por exemplo, a topologia das redes de interação muitas vezes se mostra modular, ou seja, com conjuntos de espécies interagindo mais intensamente entre si do que com outras espécies da rede, formando subconjuntos que interagem mais entre si. Muitas redes tróficas assumem esta topologia, explicada ao menos em parte por interações coevolúidas entre conjuntos de espécies predador-presa, no qual preferências e especialização impedem uma maior conectância na rede (Lewinsohn *et al.* 2006).

As galhas são alterações estruturais dos tecidos de plantas induzidas por uma gama de organismos, muitos deles insetos; as galhas servem aos insetos como fonte de alimento (através de tecido nutritivo), abrigo contra a intempérie e abrigo contra inimigos naturais, como predadores e parasitoides (Raman *et al.* 2005). Então, por representarem um fenótipo estendido do galhador, características funcionais das galhas (Mendonça *et al.* 2014) podem afetar o desempenho do galhador e de seus inimigos naturais. Assim, podem existir limites a determinadas interações entre galhadores e parasitoides, que são seus inimigos naturais mais comuns (Toma & Mendonça 2014), dados por fatores estruturais (como forma) das galhas, o microambiente que estas ocupam (órgão vegetal galhado) e sua distribuição no tempo e no espaço. Apesar da relativa facilidade em trabalhar com galhas e parasitoides pela

possibilidade de amostrar galhas individualmente, há poucos exemplos de redes de interação construídas em torno desta relação ecológica (e.g. Paniagua *et al.* 2009, Tylianakis *et al.* 2007).

Um dos aspectos focais da estratégia de exploração das presas de parasitoides tem a ver com a capacidade de busca desses insetos no ambiente (Godfray 1994). Dentre as principais fontes de pistas para localização das presas no meio está a planta hospedeira (através de substâncias voláteis). O parasitoide deve também ter uma capacidade de discernimento mínima de modo a interagir com galhas de formas e aspectos distintos. O processo de oviposição envolve também, além do reconhecimento, a capacidade de interagir adequadamente com a galha para superar eventuais defesas ao ovipositar nessa estrutura (Stone & Schonrögge 2003). A especificidade dos parasitoides em relação ao hospedeiro nos sistemas galhador-parasitoide ainda é uma questão em aberto, pela falta de conhecimento exceto para alguns sistemas mais bem conhecidos (galhas de carvalho, em que parasitoides são pouco específicos, Hayward & Stone 2005), com poucos exemplos Neotropicais. Supõe-se que o grau de especificidade mais alto dos parasitoides leve a redes de interação com maior modularidade, podendo ser causado tanto pela especificidade em relação à planta hospedeira, quanto pela relação com o micro-habitat (órgão vegetal) ou ainda pela estrutura da galha (Luz *et al*, *in press a*).

O objetivo deste trabalho foi caracterizar a estrutura e topologia, em especial a modularidade, das redes galhador-parasitoide em duas plantas filogeneticamente próximas (mesmo gênero) de forma a minimizar a planta hospedeira como barreira para o ataque do parasitoide. Nossas hipóteses são de que a modularidade desta rede focal será menor do que a vista em redes mais amplas (com galhadores em diversas plantas hospedeiras) e em especial, que obedecerá a uma combinação de fatores, tanto

estruturais das galhas, separando módulos com galhas similares entre si, mas também obedecendo ao aspecto taxonômico da planta (mesmo com a similaridade entre as elas) e do inseto galhador, separando módulos distintos conforme a espécie de planta e gênero de inseto. Assim, se agrupamos os nós da rede de acordo com estes diferentes fatores (estrutura da galha, taxonomia dos galhadores, taxonomia das plantas), a modularidade deverá manter-se significativa se o fator em questão for importante na estruturação dessa rede.

## MATERIAL & MÉTODOS

### Sistema de Estudo

*Mikania glomerata* e *Mikania laevigata* apresentam insetos galhadores monófagos e oligófagos e uma gama de parasitoides associados. As duas espécies tem uso medicinal com efeitos idênticos e são confundidas por sua morfologia similar (Napimoga & Yatsuda, 2010). Uma filogenia molecular separa estas espécies, apesar da proximidade evolutivamente maior entre elas do que com qualquer outra espécie amostrada do gênero, com um tempo estimado de separação em torno de 500 mil anos apenas (Godoy *et al.* 2017).

A literatura revela galhas em ao menos dez espécies de *Mikania* (Tabela 1), com todos os galhadores pertencentes à família Cecidomyiidae (Maia *et al.* 2008, Maia *et al.* 2014, Mendonça *et al.* 2014, Diaz *et al.* 2015, Coelho *et al.* 2013). A estrutura das galhas de insetos encontradas em espécies de *Mikania* varia bastante de acordo com a espécie galhadora, o órgão onde a indução ocorre e a planta hospedeira; há galhas em folhas e ramos, uni e multiloculares, mais simples e mais complexas. Há relatos de espécies de insetos galhadores já descritas que foram encontradas em mais de uma espécie de *Mikania* (espécies oligófagas) (Gagné 2010, Maia *et al.* 2008, Diaz

dois foliares (um cilíndrico, glabro, unilocular e outro elipsoide, glabro, unilocular) e um de ramo (ovóide, amarelo-acastanhado, glabro) (Mendonça *et al.* 2014), mas não há nenhum trabalho de identificação destas espécies para conferir se elas são as mesmas descritas por Gagné *et al.* (2001). Após uma análise morfológica dos adultos e das pupas destes insetos, nós concluímos que as espécies de galhador encontrados induzindo galhas similares tanto em *M. laevigata* quanto em *M. glomerata* são as mesmas, portanto oligófagas.

### **Amostragem**

As primeiras amostragens foram realizadas entre maio de 2015 e janeiro de 2016, em duas áreas no Refúgio de Vida Silvestre Morro Santana (coordenadas - 30,050 S, -51, 116 W), em Porto Alegre, RS. Foram utilizados dois transectos de 200m, um no interior da mata e um na borda da mata com campo (por causa das preferências de habitat de cada espécie de *Mikania*) que foram percorridos mensalmente por dois amostradores na busca de galhas em *M. glomerata* e *M. laevigata*.

Mais coletas foram realizadas entre os meses de dezembro de 2016 e junho de 2017 em três áreas localizadas no município de Porto Alegre, sendo elas o Parque Natural Morro do Osso (-30,119 S, -51,237 W) e o Refúgio de Vida Silvestre São Pedro (-30.172 S, -51.110 W), além do Morro Santana. Cada área foi amostrada uma vez por mês por dois amostradores também ao longo de trilhas de 200m, sendo uma hora no interior da mata e uma hora na borda da mata com o campo.

Todas as galhas encontradas em cada planta hospedeira foram coletadas e levadas para o laboratório. As galhas amostradas foram contabilizadas, separadas quanto ao morfotipo (que corresponde à espécie do inseto galhador) e armazenadas em sacos plásticos vedados para a emergência dos insetos adultos (tanto galhadores

como parasitoides). Após a emergência dos insetos adultos, estes foram armazenados em álcool 70% GL, identificados com o auxílio de literatura apropriada e chaves de identificação até o menor nível taxonômico possível. Exemplares de todos os insetos estão depositados na coleção de referência do Laboratório de Ecologia de Interações (Instituto de Biociências, UFRGS).

### **Análise de Dados**

Diferentes redes de interação inseto galhador-parasitoide foram criadas no ambiente R 3.4.1 (R Development Team, 2017) utilizando os pacotes *Igraph* e *Bipartite*. As galhas foram agrupadas segundo diferentes fatores de interesse, e a modularidade da rede dividida por cada fator foi calculada e teve sua significância avaliada. Os fatores considerados foram: 1) morfotipo de galha/espécie de inseto galhador (ou seja, cada espécie separadamente, independente da planta hospedeira), 2) gênero de inseto galhador (ou seja, todas as galhas de um gênero de galhador reunidas como uma “espécie”), 3) planta hospedeira (ou seja, todas as galhas de uma hospedeira reunidas como uma “espécie”), 4) interação entre morfotipo de galha e planta hospedeira (ou seja, todas as galhas de um dado morfotipo numa dada hospedeira como “espécies” diferentes).

Para analisar a influência desses fatores na estrutura da rede foram calculadas as modularidades de cada rede diferente e posteriormente comparadas com modelos nulos (redes aleatórias) utilizando o *QuanBiMo* (1000 aleatorizações, permutação com o método swap - mesmos totais marginais e conectância) implementado também através do pacote *Bipartite*. Para a probabilidade da modularidade para a rede separada por identidade da planta ser ao acaso, o algoritmo não consegue executar o cálculo tendo em vista haver apenas duas categorias numa das dimensões da rede. Além destas análises utilizou-se o pacote *Netcarto* também no ambiente R para

calcular a função (periférica, conectora, focal no módulo e focal na rede) de cada espécie ou morfoespécie em cada uma das redes formadas segundo os fatores acima.

## RESULTADOS

No total foram encontradas 4629 galhas nas duas espécies de planta amostradas (*M. laevigata* e *M. glomerata*), pertencentes a sete espécies de inseto galhador, todos da família Cecidomyiidae (Tabela 1, Material Suplementar S1). *Liodiplosis cylindrica* foi a espécie mais abundante com 1514 galhas coletadas (32,7% do total), mesmo sendo encontrada em apenas uma das espécies de planta hospedeira (*M. glomerata*), sendo assim considerada monófaga. Esta foi seguida por *Liodiplosis spherica* (1263 galhas, 27,3% do total), *Asphondylia moehni* (1139 galhas, 24,6%), *Mikaniadiplosis annulipes* (471 galhas, 10,2%) e *Asphondylia glomeratae* (189, 4,1%), todas oligófagas, isto é, foram encontradas nas duas espécies de planta hospedeira analisadas. As espécies de inseto galhador menos abundantes são *Perasphondylia mikaniae* (30 galhas, 0,6%) e *Liodiplosis conica* (23 galhas, 0,5%). Para estas duas espécies, apenas uma galha de cada uma foi encontrada na outra espécie de planta, e nenhum inseto emergiu destas. Por conta disto, estas espécies foram aqui consideradas monófagas. Assim, das sete espécies de inseto galhador, três são consideradas monófagas e quatro oligófagas.

Quanto aos insetos parasitóides, foram encontrados 664 indivíduos classificados em 37 morfoespécies e pertencentes a 11 famílias da ordem Hymenoptera e uma da ordem Diptera (Tabela 2). A família mais abundante foi Eulophidae, com 403 indivíduos distribuídos em 9 morfoespécies, seguida de Platygastriidae com 68 indivíduos de uma única morfoespécie. As famílias menos abundantes são Encyrtidae, com dois indivíduos, cada um de uma morfoespécie, e

A rede formada pelas interações entre todos os insetos parasitóides e insetos galhadores encontrados, sem levar em consideração a planta hospedeira em que ocorreu esta interação (Fig. 1), apresenta baixa conectância ( $C = 0,274$ ) e modularidade intermediária, mas altamente significativa ( $Q = 0,446$ ;  $p < 0,001$ ). Analisando as redes formadas entre esses insetos para cada espécie de planta hospedeira separadamente, a rede em *M. glomerata* ( $C = 0,306$ ) apresenta conectância muito similar à rede formada na planta *M. laevigata* ( $C = 0,300$ ), e ambas não diferem muito da conectância da rede global.

Quanto a modularidade (Fig. 2), todas as redes organizadas através dos fatores testados também apresentaram valores similares entre si (em torno de  $Q = 0,4$ ). A comparação dos valores para redes observadas com os valores de redes aleatorizadas revelam diferenças significativas em todos os casos em que é possível o cálculo (i.e. exceto para espécie de planta em que existem somente duas categorias): 1) morfotipo da galha ( $Q = 0,446$ ;  $p < 0,001$ ), 2) gênero do galhador ( $Q = 0,425$ ;  $p < 0,001$ ), 3) interação entre morfotipo de galha e planta hospedeira ( $Q = 0,447$ ;  $p < 0,001$ ). No caso de redes montadas pelos morfotipos de galha unicamente, há quatro módulos distintos (1- esférica, espessamento e cilíndrica; 2- ramo e cônica; 3- gema; 4- nervura); para redes baseadas no gênero do galhador há um módulo para cada um dos quatro gêneros; para interação entre morfotipo de galha e planta hospedeira também há quatro módulos (1- esférica, espessamento, cilíndrica em *M. glomerata*, esférica em *M. laevigata*; 2- nervura em *M. glomerata*, nervura e espessamento em *M. laevigata*; 3- gema em *M. glomerata*; 4- ramo em *M. glomerata*, ramo e cônica em *M. laevigata*).

A análise das funções desempenhadas por cada morfoespécie revelou que para os parasitoides (Fig. 3), a rede formada levando em conta o agrupamento por

morfotipo de galha e por planta hospedeira foi a que apresentou o maior número de morfoespécies consideradas conectoras (20), sendo estas pertencentes a dez famílias distintas de Hymenoptera e Diptera. Uma morfoespécie da ordem Diptera, ao contrário das outras três, foi considerada ultra periférica nesta rede. Nas redes agrupadas por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha), por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador) e por espécie de planta hospedeira (teste do efeito taxonômico da hospedeira), o número de conectores foi decrescendo, sendo que na última, há apenas três conectores de hubs. Apenas a morfoespécie da família Platygasteridae foi considerada conectora nas quatro redes analisadas, sendo conectora de hub em duas. Já uma das morfoespécies de Diptera foi considerada ultra periférica, periférica e conectora dependendo da rede em questão (Material Suplementar S2). Todas as galhas são periféricas em suas redes, mesmo quando agrupadas por gênero, exceto na rede onde foram agrupados o morfotipo de galha e a espécie de planta onde foram encontradas em que a galha de nervura em *M. glomerata* estabelece uma posição de conector (Material Suplementar S3).

## DISCUSSÃO

A estrutura da rede galhador-parasitoide em *M. glomerata* e *M. laevigata* foi sempre modular, mesmo com diferentes organizações dos nós da rede em termos de taxonomia dos organismos envolvidos e estrutura das galhas. A comparação com outros estudos envolvendo redes de interação galhador-parasitoide (e.g. Paniagua *et al.* 2009; Tylianakis *et al.* 2007, Luz *et al.*, *in press a*) indicam que o padrão aqui encontrado, com alta modularidade e baixa conectância, sejam típicos de redes de interação galhador-parasitoide, mas estes trabalhos anteriores envolveram muitas espécies de galhadores em diferentes plantas. Luz *et al.* (*in press b*), focando também em uma única planta hospedeira (*Quercus agrifolia*, Nutt.) encontrou

mesma forma, alta modularidade. Assim, uma modularidade tão acentuada mesmo em redes tão específicas pode indicar uma ausência de efeito de escala (Barabási & Bonabeau 2003) em redes galhador-parasitoide, um tema em aberto e que pode indicar potencial estabilidade dessas redes (Montoya *et al.* 2006).

A alta modularidade encontrada nesta rede galhador-parasitoide em *Mikania* spp. e consequente relativa especificidade das espécies de parasitoides atacando galhadores contrasta com o conhecido para sistemas como os galhadores do carvalho (*Quercus* spp.), que costumam ser altamente polípagos (Hayward & Stone 2005), e parasitoides de galhas de *Asphondylia* spp. (Cecidomyiidae) sobre *Larrea tridentata* (dentre 16 galhas diferentes, parasitoides em média atacaram 9,4 hospedeiros, Waring & Price 1989). Apesar de não podermos descartar a possibilidade dos parasitoides de galhas em *Mikania* spp. atacarem outros galhadores localmente, em outras plantas, pelo menos dentre as galhas analisadas estes mostraram-se entre monófagos e oligófagos apenas. Luz *et al.* (in press **b**) também encontraram maior especificidade dos parasitoides em um sistema com somente uma planta hospedeira de galhas, os parasitoides tendo em média apenas 1,1 conexões na rede – mas dentre as 45 espécies de parasitoides identificados atacando 6 galhadores diferentes, 28 foram muito raras (singletons e doubletons), o que dificulta essa avaliação.

As análises de modularidade com diferentes agrupamentos dos nodos do nível trófico inferior permitiram, mesmo assim, demonstrar que existem aparentes barreiras ou preferências para o ataque dos parasitoides aos galhadores presentes neste sistema, tendo em vista a limitação das interações a apenas algumas poucas dentre as possíveis, criando estruturas topológicas modulares com poucas espécies conectando os módulos entre si. Estas barreiras parecem ser respostas a múltiplos fatores concomitantes, seja a identidade da planta (mesmo que não tenham sido possíveis

análises estatísticas, há dois módulos claros formados separando as galhas em cada espécie de planta, Fig. 2c), identidade do galhador, e estrutura da galha atacada pelos parasitoides, confirmando as hipóteses propostas neste estudo. É sabido que parasitoides podem usar pistas olfativas de plantas para encontrar os hospedeiros vegetais de suas presas galhadoras (Stone & Schönrogge 2003), portanto o efeito taxonômico do hospedeiro vegetal da galha era esperado; porém, há uma carência de trabalhos sobre eventuais efeitos puros da taxonomia dos galhadores sobre a preferência de parasitoides, e isto precisa ser melhor explorado.

Apesar de não termos desenvolvido testes específicos para avaliar quais atributos das galhas poderiam ser importantes para evitar ataques de parasitoides neste sistema, é sabido que em poucos sistemas a estrutura da galha não parece opor barreira intensa a ataques de parasitoides, ao passo que em variadas outras situações isso é claro. Waring & Price (1989), por exemplo, não encontraram evidências de que atributos de galhas de *Asphondylia* spp., como espessura, textura da superfície e órgão galhado afetassem taxa de parasitismo ou riqueza de parasitoides. Para galhadores de carvalho, apesar da grande polifagia de seus parasitoides existem evidências de que há uma estruturação das comunidades de parasitoides a partir de diversos atributos estruturais de galhas como dureza, pilosidade e aderência (algumas galhas secretam substâncias pegajosas)(Bailey *et al.* 2009). Luz *et al.* (in press **b**) também encontraram claras mostras de que um modelo considerando o acoplamento morfológico entre a espessura das paredes de galhas de Cecidomyiidae em *Guapira opposita* e o comprimento do ovipositor dos parasitoides foi o que melhor explicou a estrutura dessa rede de interações.

Esta é a primeira vez que uma rede de interações galhador-parasitoide é organizada focalmente em torno de galhas oligófagas. Já que uma percentagem

pequena de galhadores é capaz de indução de galhas em espécies de plantas em geral aparentadas entre si (Stone & Schönrogge 2003, Carneiro *et al.* 2019), estes sistemas são pouco explorados. Nestas situações, uma provável recente divergência evolutiva entre as espécies de plantas (Godoy *et al.* 2017) pode estar permitindo essa capacidade de fuga da monofagia por parte do galhador, porém é esperado que uma gradativa consolidação da divergência específica das plantas leve também a divergências evolutivas dos galhadores deste sistema, ou seja, co-cladogênese (apesar de haver poucas evidências disso em galhadores e plantas, p.ex. Stireman *et al.* 2012). O fato da fauna de inimigos naturais representada pelos parasitoides parecer já ter consolidado respostas a essas diferenças entre as plantas e entre galhas (demonstrado pelos módulos nas redes de parasitoides) pode significar que uma pressão de seleção “top-down” já se apresenta em funcionamento, o que poderia acelerar a cladogênese dos galhadores. A ideia de que a especiação dos hospedeiros de níveis tróficos inferiores causa um efeito em cascata nos níveis tróficos superiores, com um possível atraso no tempo de diversificação para o nível trófico superior (a hipótese da “perseguição” atrasada ao hospedeiro, *delayed host-tracking hypothesis*, Hayward & Stone 2006) talvez possa beneficiar-se se incluir esses efeitos de um terceiro nível trófico. O fato das espécies de galhador não terem se separado evolutivamente mesmo após a divergência dos hospedeiros vegetais poderia nos levar a excluir a ideia de que a “perseguição” evolutiva ao hospedeiro pode ser explicada pela “hipótese da ‘perseguição’ contemporânea ao hospedeiro” (Nicholls *et al.* 2010) também, e neste caso nenhuma dessas duas hipóteses parece estar explicando adequadamente o cenário evolutivo potencialmente encontrado neste sistema de galhadores-parasitoides em *Mikania* spp.

Tabela 1. Número de galhas encontradas por espécie de inseto galhador (Cecidomyiidae) e por planta hospedeira (*Mikania glomerata* e *Mikania laevigata*), com indicação de amplitude de nicho do galhador e características morfológicas básicas (morfortipo) das galhas, em amostragens entre 2016 e 2017 nos morros de Porto Alegre, RS, Brasil.

Inseto galhador	<i>Mikania glomerata</i>	<i>Mikania laevigata</i>	Total	Amplitude de nicho	Órgão galhado	Morfortipo	Código morfortipo
<i>Liodiplosis cylindrica</i>	1514	0	1514	monófaga	folha, ramo	cilíndrica, verde/vermelha	Cil
<i>Liodiplosis spherica</i>	590	673	1263	oligófaga	folha, ramo	esférica, verde	Esf
<i>Asphondylia moehni</i>	515	624	1139	oligófaga	ramo	ovoide, verde/marrom	Ram
<i>Mikaniadiplosis annulipes</i>	366	105	471	oligófaga	folha, ramo	fusiforme, verde	Esp
<i>Asphondylia glomeratae</i>	146	43	189	oligófaga	nervura, pecíolo	fusiforme, verde	Ner
<i>Perasphondylia mikaniae</i>	29	1	30	monófaga	gema	roseta, verde, multilocular	Gem
<i>Liodiplosis conica</i>	1	22	23	monófaga	folha, ramo	cônica, verde	Con
<b>Total</b>	3161	1468	4629				

Tabela 2. Morfoespécies de parasitoides de galhas encontrados atacando insetos galhadores (Cecidomyiidae) em *Mikania glomerata* e *Mikania laevigata*, (para galhas atacadas por cada espécie de parasitoide, ver códigos na Tabela 1), com abundância por morfoespécie e totais por família de parasitoide, em amostragens entre 2016 e 2017 nos morros de Porto Alegre, RS, Brasil.

<b>Ordem</b>	<b>Família</b>	<b>Código morfoespécie</b>	<b>Galha atacada</b>	<b>Nº de indivíduos</b>	<b>Total por família</b>
Hymenoptera	Aphelinidae	Aph_a	Esf	1	6
		Aph_b	Esf	5	
	Braconidae	Bra_a	Cil, Esf, Ram	23	28
		Bra_b	Cil, Esf	5	
	Encyrtidae	Enc_a	Esf	1	2
		Enc_b	Cil	1	
	Eulophidae	Eul_a	Esf, Esp, Ner, Ram	33	403
		Eul_b	Ram	3	
		Eul_c	Esp, Ram	16	
		Eul_d	Esp, Ram	217	
		Eul_e	Ner	1	
		Eul_f	Cil, Con, Esp, Gem, Ner, Ram	121	
		Eul_g	Ner	2	
		Eul_h	Cil, Esf, Esp	8	
		Eul_i	Cil, Ner	2	
		Eupelmidae	Eup_a	Cil, Esf, Gem, Ram	
	Eup_b		Esf, Ram	4	
	Eup_c		Cil, Esf	2	
	Eurytomidae	Eur_a	Esf	1	41
Eur_b		Gem	40		
Figitidae	Fig_a	Esp	1	1	

	Platigastridae	Pla_a	Cil, Esf, Esp, Ram	68	68
		Pte_a	Esp, Ram	20	
		Pte_b	Ram	7	
		Pte_c	Cil, Ner	10	
	Pteromalidae	Pte_d	Cil, Esf, Esp	14	59
		Pte_e	Cil, Esf, Ram	5	
		Pte_f	Cil	2	
		Pte_g	Esf	1	
	Torymidae	Tor_a	Cil, Esf, Gem, Ram	18	31
		Tor_b	Ner, Ram	12	
		Tor_d	Ram	1	
		Dip_a	Cil	1	
Diptera	Phoridae	Dip_b	Cil	1	4
		Dip_c	Esp	1	
		Dip_d	Esp	1	
<b>Total</b>	<b>12</b>	<b>37</b>		<b>664</b>	<b>664</b>

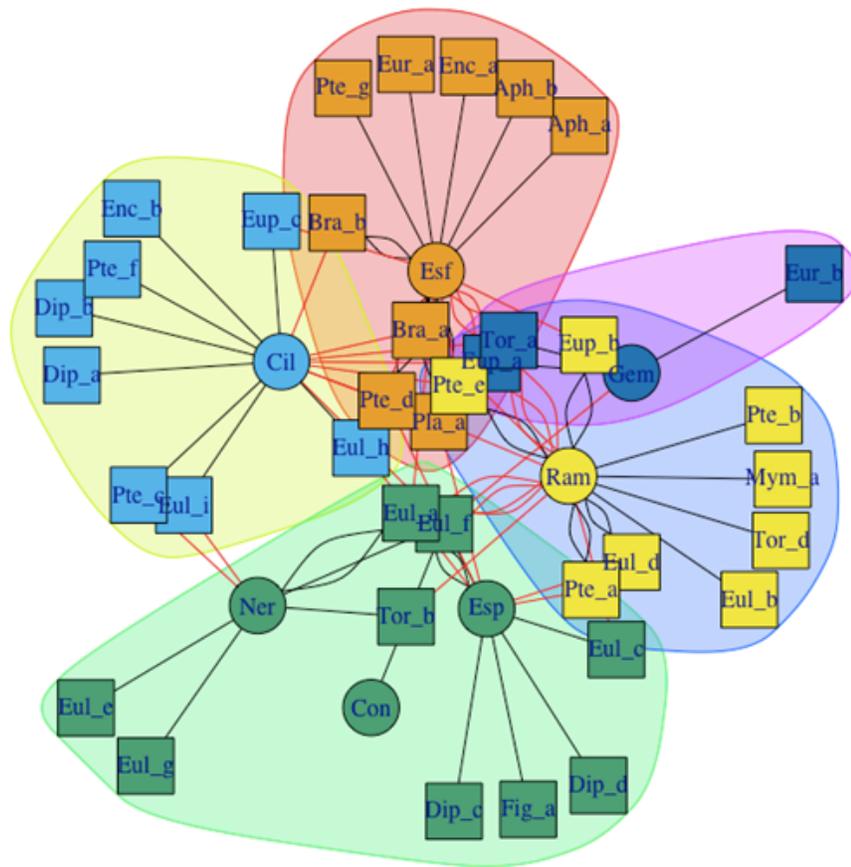


Figura 1. Rede de interação entre insetos galhadores (Cecidomyiidae) e parasitoides em *Mikania glomerata* e *Mikania laevigata* (ver códigos nas Tabelas 1 e 2). Cada círculo representa uma espécie de inseto galhador, enquanto cada quadrado representa uma morfoespécie de parasitoide. As cores dos nós indicam os módulos a que cada espécie ou morfoespécie pertence. Para os links, a cor preta indica interações ocorridas dentro de cada módulo e a cor vermelha, interações ocorridas entre espécies pertencentes à módulos distintos. As amostragens ocorreram entre 2015 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil.

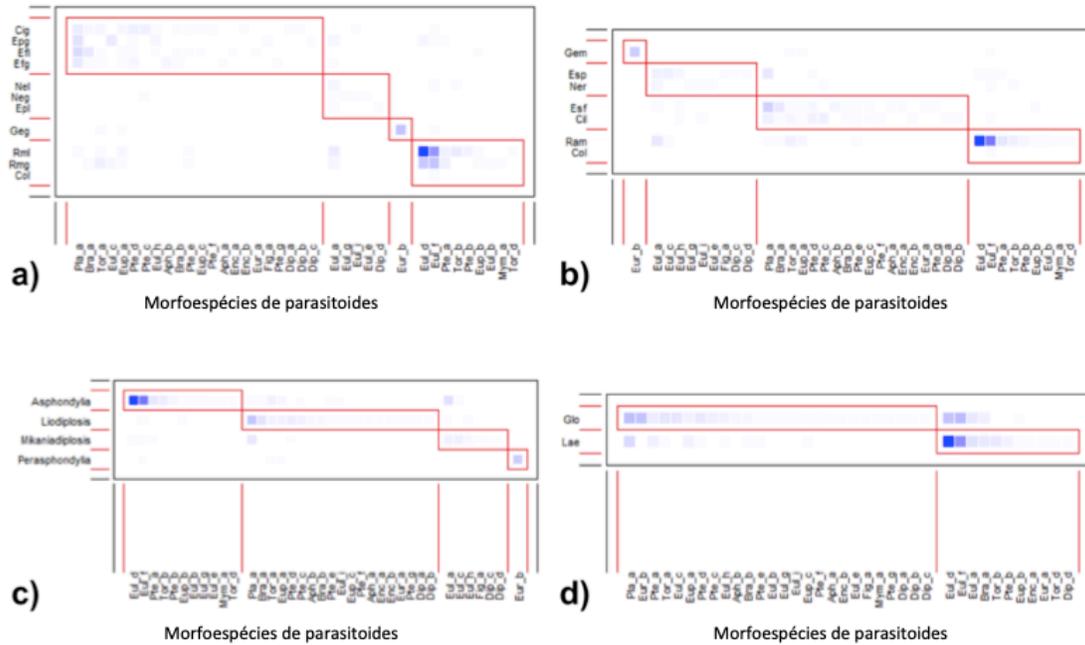


Figura 2. Modularidade das redes de interação galhador-parasitoide para galhas de Cecidomyiidae sobre *Mikania* spp. organizadas agrupando os nós do nível trófico inferior (linhas) de acordo com os diferentes fatores de interesse e nas colunas, nível trófico superior, com códigos das morfoespécies de parasitoide conforme Tabela 2: **a)** agrupamento por morfotipo de galha e por planta hospedeira (códigos adaptados da Tabela 1, com **g** ao final para *Mikania glomerata*, e **l** ao final para *Mikania laevigata*); **b)** agrupamento por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha) (códigos conforme Tabela 1); **c)** agrupamento por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador) e **d)** agrupamento por espécie de planta hospedeira (teste do efeito taxonômico da hospedeira) (**glo** para *Mikania glomerata* e **lae** para *Mikania laevigata*), em amostragens entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil. A modularidade das redes é significativa para todos os casos (exceto para **d**, em que havendo somente dois nodos não é possível o cálculo).

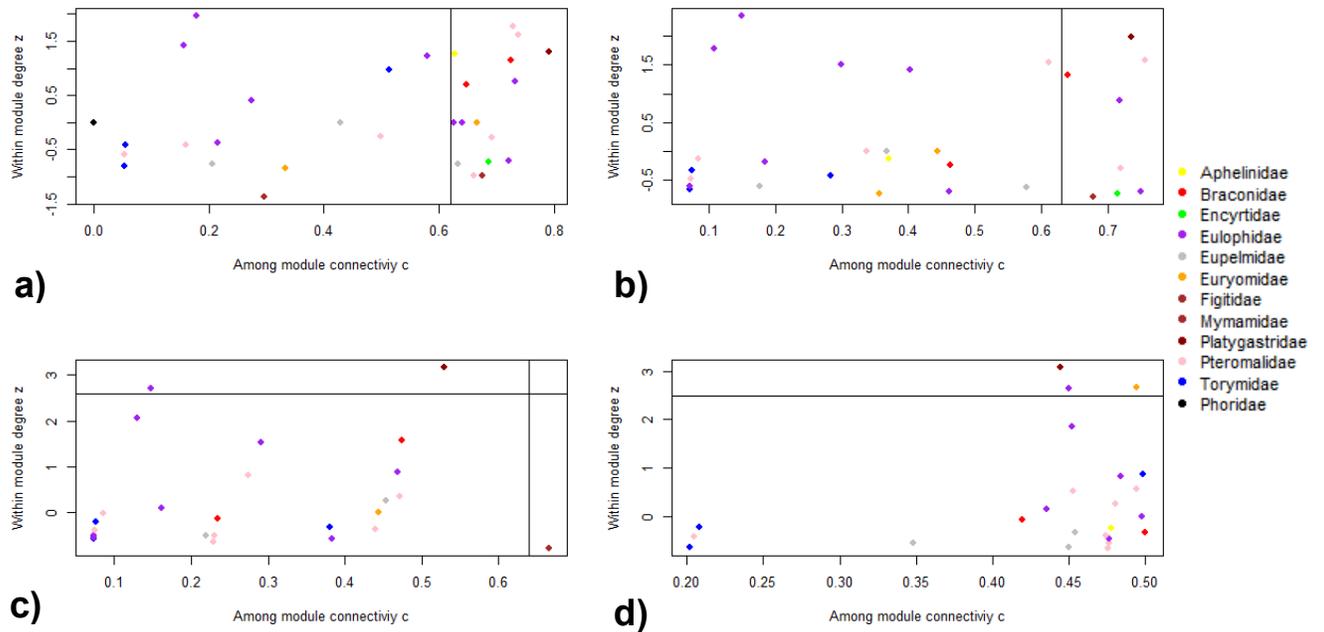
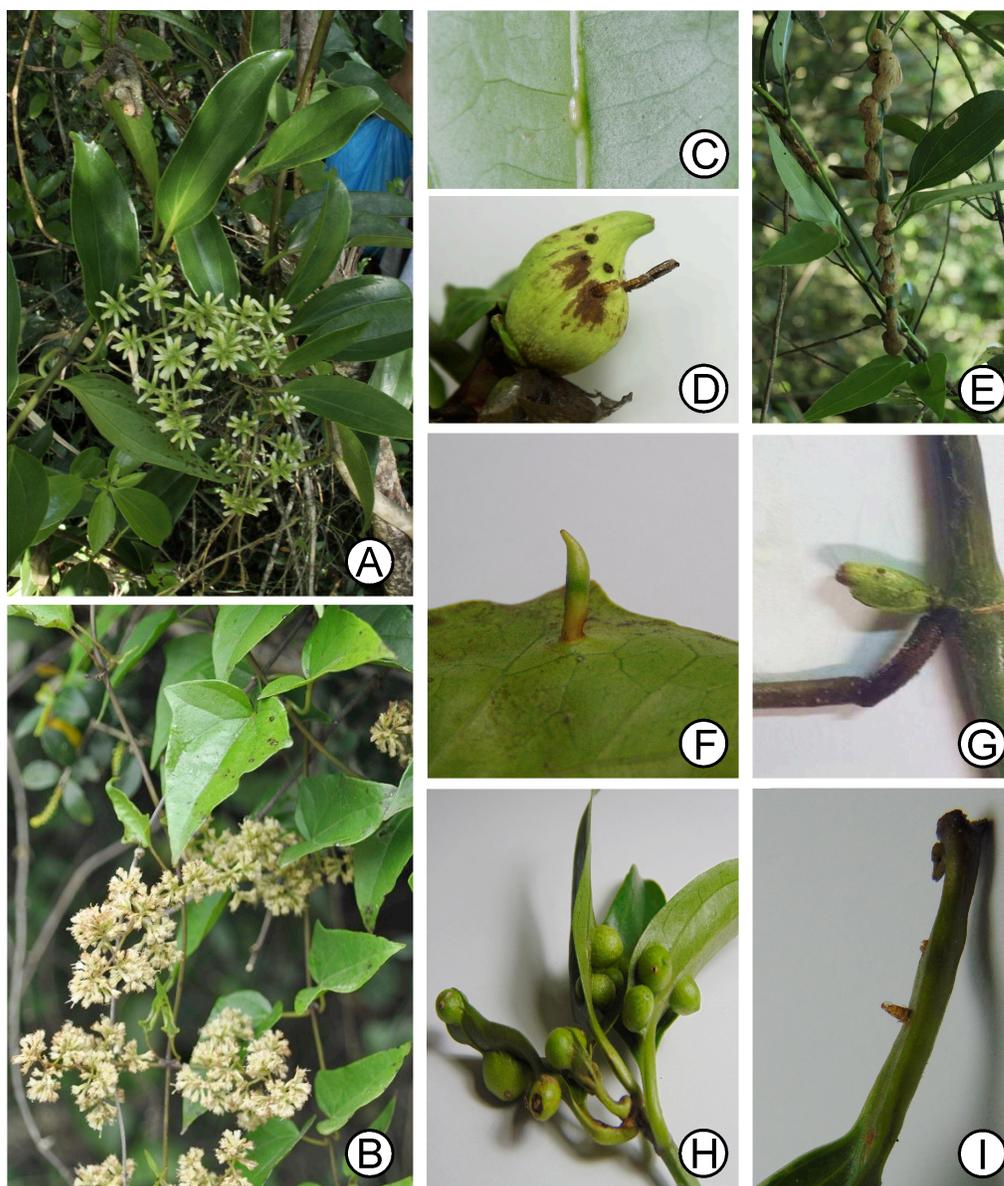


Figura 3. Papel conector (grau intra-módulo no eixo vertical, conectividade entre módulos no eixo horizontal, calculado com o pacote *Netcarto* em *R*) das espécies de parasitoide nas redes modulares de interação galhador-parasitoide para galhas de Cecidomyiidae sobre *Mikania* spp. organizadas agrupando os nós do nível trófico inferior de acordo com os diferentes fatores de interesse: **a)** agrupamento por morfotipo de galha e por planta hospedeira (teste do efeito taxonômico bitrófico); **b)** agrupamento por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha); **c)** agrupamento por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador) e **d)** agrupamento por espécie de planta hospedeira (teste do efeito taxonômico da hospedeira). Espécies para a direita da linha vertical preta nos gráficos **a**, **b** e **c** são conectoras, as demais periféricas, espécies acima da linha horizontal preta nos gráficos **c** e **d** são conectoras de hubs, as demais periféricas. Amostragens realizadas entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil.

**Material Suplementar S1:** Galhas de insetos (Cecidomyiidae) encontradas sobre A) *Mikania laevigata* e B) *Mikania glomerata*, em amostragens entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil. C) *Asphondylia glomeratae*; D) *Perasphondylia mikaniae* – encontrada só em *M. glomerata*; E) *Asphondylia moehni*; F) *Lioidiplosis cilindrica* – encontrada só em *M. glomerata*; G) *L. conica* – encontrada só em *M. laevigata*; H) *L. spherica*; J) *Mikaniadiplosis annulipes*.

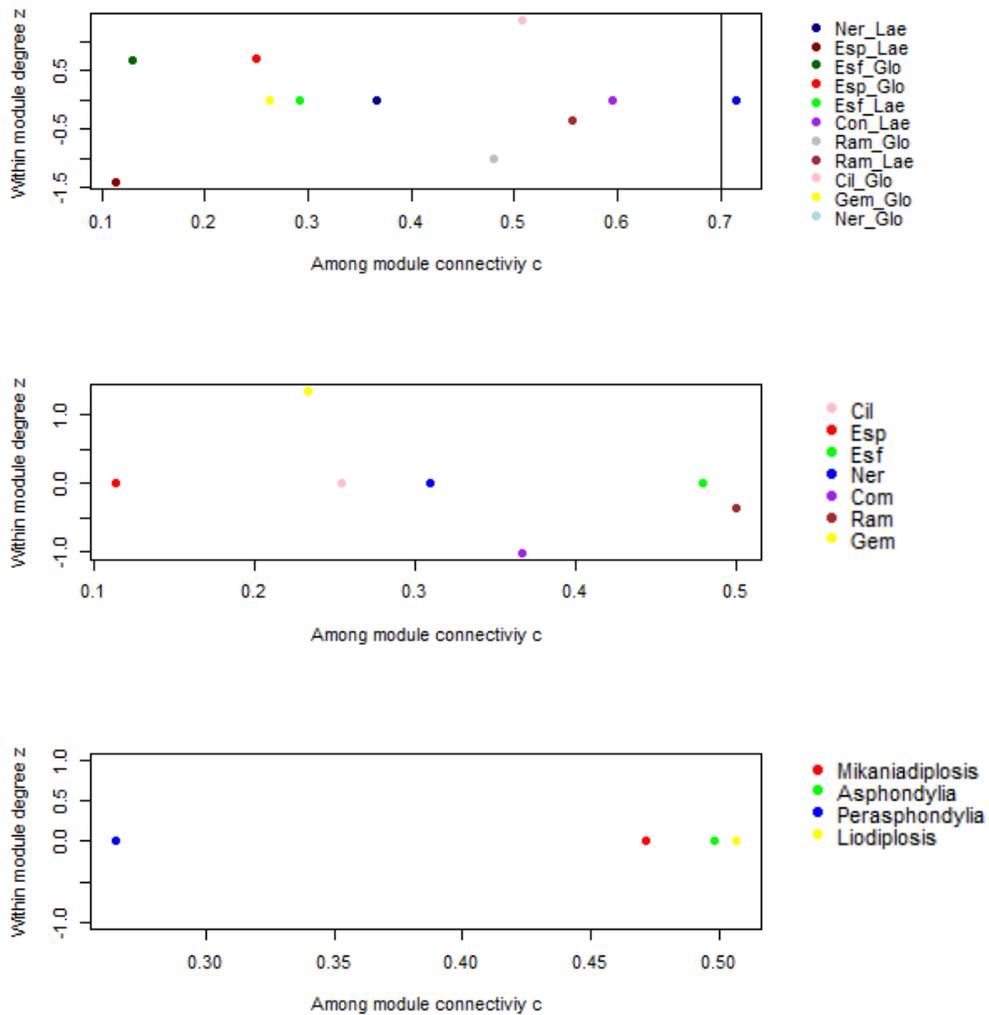


**Material Suplementar S2:** Papel conector (conectividade no eixo vertical, participação no módulo no eixo horizontal, calculado com o pacote *Netcarto* em *R*) das espécies de parasitoide nas redes modulares de interação galhador-parasitoide para galhas de Cecidomyiidae sobre *Mikania* spp. organizadas agrupando os nós do nível trófico inferior de acordo com os diferentes fatores de interesse: **A)** agrupamento por morfotipo de galha e por planta hospedeira (teste do efeito taxonômico bitrófico); **B)** agrupamento por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha); **C)** agrupamento por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador) e **D)** agrupamento por espécie de planta hospedeira (teste do efeito taxonômico da hospedeira). Amostragens realizadas entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil.

<b>Código morfoespécie</b>	<b>A)</b>	<b>B)</b>	<b>C)</b>	<b>D)</b>
<b>Aph_a</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Aph_b</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Bra_a</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
<b>Bra_b</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
Enc_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Enc_b</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
Eul_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
Eul_b	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
Eul_c	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Eul_d</b>	Periférica	Periférica	<b>Conectora de Hub</b>	<b>Conectora de Hub</b>
<b>Eul_e</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
Eul_f	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Eul_g</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Eul_h</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
<b>Eul_i</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
Eup_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
Eup_b	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Eup_c</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
Eur_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Eur_b</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	<b>Conectora de Hub</b>
<b>Fig_a</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica
Mym_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Pla_a</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora de Hub</b>	<b>Conectora de Hub</b>
Pte_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
Pte_b	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Pte_c</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
<b>Pte_d</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica

Pte_e	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Pte_f</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
<b>Pte_g</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica	Periférica
Tor_a	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
Tor_b	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
Tor_d	Periférica	Periférica	Periférica	Periférica
<b>Dip_a</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
<b>Dip_b</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica	Periférica
<b>Dip_c</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica
<b>Dip_d</b>	<b>Ultra Periférica</b>	<b>Conectora</b>	<b>Conectora</b>	Periférica

**Material Suplementar S3:** Papel conector (conectividade no eixo vertical, participação no módulo no eixo horizontal, calculado com o pacote *Netcarto* em *R*) dos fatores utilizados para agrupar os nós do nível trófico inferior nas redes modulares de interação galhador-parasitoide para galhas de Cecidomyiidae sobre *Mikania* spp.: **a)** agrupamento por morfotipo de galha e por planta hospedeira (teste do efeito taxonômico bitrófico); **b)** agrupamento por morfotipo de galha (teste do efeito estrutural da galha) e **c)** agrupamento por gênero do galhador (teste do efeito taxonômico do galhador). Amostragens realizadas entre 2016 e 2017 em morros de Porto Alegre, RS, Brasil.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho é pioneiro no sentido de construir e analisar uma das primeiras redes quantitativas de interação ecológica para galhadores de plantas e parasitoides, seja globalmente, seja na região Neotropical. Além disso, é o primeiro estudo a desenvolver uma rede dessas focada na comparação de galhadores monófagos e oligófagos, procurando distinguir os efeitos desses hábitos de uso de recursos na fauna de parasitoides que as ataca. Através de um trabalho pesado de campo, como geralmente as redes de interação envolvem, foram contabilizadas milhares de galhas e centenas de parasitoides, revelando não só os padrões “alimentares” dos galhadores como os dos parasitoides.

As redes de interação têm sido usadas de forma prática para comparar situações como ambientes distintos, alterações ambientais antrópicas distintas e outros usos, além de perguntas científicas mais básicas sobre sua estrutura. No entanto, ainda precisamos evoluir muito no sentido de adicionar mais exemplos, de forma a permitir a detecção de padrões que possam ser considerados confiáveis. Há muitas métricas possíveis para caracterização e comparação entre redes de interação, muitas derivadas de outros campos do conhecimento que também fazem uso destes descritores de sistemas interligados complexos. Nem todas essas métricas são apropriadas para sistemas ecológicos, e nem todas serão informativas a respeito de fatores de interesse dos ecólogos. Por exemplo, ainda não dispomos de análises de rede capazes de analisar sistemas tritróficos de forma apropriada, como seria ideal para o sistema aqui apresentado. Neste trabalho, também ignoramos várias das métricas de rede em favor da modularidade como ponto central, tendo em vista a pergunta principal do estudo. Talvez seja viável revelar diversas dessas métricas para a rede construída neste trabalho em outro artigo científico, tendo em vista essa necessidade de caracterizar de forma básica essas redes de estudo ainda incipiente no Brasil e globalmente.

A fauna de parasitoides se revelou rica em espécies e em famílias, inclusive com a ocorrência, rara, é verdade, de dípteros, que normalmente não são encontrados atacando insetos galhadores. Além disso, comparações entre a fauna de parasitoides sobre galhadores em diferentes ambientes e até mesmo entre regiões biogeográficas poderiam mostrar diferenças evolutivas importantes – por exemplo, Eulophidae tem sido consistentemente encontrados em trabalhos com parasitoides de galhadores em nosso grupo de pesquisa, algo não encontrado em trabalhos da Europa e América do Norte, por exemplo. Nossos parasitoides necessitariam um trabalho taxonômico mais

poderiam revelar diversas espécies novas para a Ciência. Existe uma carência pesada em taxonomia de diferentes grupos de insetos no Brasil e no mundo, e os micro-himenópteros são um exemplo clássico deste problema.

A amostragem foi realizada de formas diferentes em dois anos consecutivos, tendo sido inicialmente pensada para um Trabalho de Conclusão de Curso de graduação, mas continuada como um Mestrado. Essa mudança nas técnicas e locais de amostragem não deve ter interferido nos resultados centrais desta dissertação, pois foram equivalentes em termos de unidade amostral empregada e metodologia de campo e laboratório. Redes de interação têm sido compiladas a partir de metodologias menos restritivas do que a maioria dos trabalhos em ecologia (sem requerimentos de inúmeras unidades amostrais independentes, por exemplo), dada sua complexidade e a dificuldade intrínseca no desenvolvimento destes trabalhos. Essa dificuldade se revela tanto no sentido prático como no analítico, tendo em vista a novidade e constante renovação de métodos e formas de cálculos das diversas métricas de rede e suas análises estatísticas.

O conhecimento de padrões evolutivos e de parentesco para insetos galhadores seria um bônus para o entendimento não só da estrutura como da montagem e evolução de redes de interação galhador-parasitoide, além das interações destes com as plantas hospedeiras, bases desta teia alimentar. As relações comparativas entre os processos evolutivos de cada um destes grupos poderiam revelar a importância da ação predatória dos parasitoides sobre os galhadores, e a importância da herbivoria sobre as plantas hospedeiras. Infelizmente, praticamente não há filogenias disponíveis para galhadores neotropicais, exceto por um artigo recente (2018) para um único gênero de Cecidomyiidae. Esperamos que associações entre grupos de pesquisa com enfoques taxonômicos, filogenéticos e ecológicos no futuro possam tornar possível a construção de hipóteses mais consistentes a respeito da ecologia e evolução de sistemas tritróficos envolvendo plantas, galhadores e parasitoides.

## REFERÊNCIAS

- Abrahamson WG, Melika G, Scragg R, Csóka G (1998) Gall-inducing insects provide insights into plant systematic relationships. *Am. J. Bot.* 85: 1159–1165.
- Bailey R, Schönrogge K, Cook JM, Melika G, Csóka G, Thuróczy C (2009) Host Niches and Defensive Extended Phenotypes Structure Parasitoid Wasp Communities. *PLoS Biol* 7(8): e1000179.
- Barabási A L & Bonabeau E (2003) Scale-free networks. *Scientific american*, 288(5), 60-69.
- Bascompte, J. (2007) Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology* 8: 485-490
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–433.
- Begon M, Townsend CR & Harper JL (2007) *Ecologia de indivíduos a ecossistemas*. 4ª Edição. Artmed Editora S/A. Porto Alegre.
- Berlow, E. L. et al. 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 187–191.
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*. 89(12): 3387 – 3399.
- Brown JM, Abrahamson WG, Packer RS, Way PA (1995) The role of natural-enemy escape in gallmaker host-plant shift. *Oecologia* 104 (1): 52-60
- Carneiro, Marco Antonio A., Branco, Cristina S. A., Braga, Carlos E. D., Almada, Emmanuel D., Costa, Marina B. M., Maia, Valéria C., & Fernandes, Geraldo Wilson. (2009). Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists?. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(3), 365-378.
- Coelho MS, Carneiro MAA, Branco C, Borges, RAX, Fernandes GW (2013) Gallinducing insects from Campos de Altitude, Brazil. *Biota Neotrop.* 13(4): <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n4/en/abstract?article+bn02513042013>
- Costa FV, Mello MAR, Bronstein JL, Guerra TJ, Muylaert RL, et al. (2016) Few Ant Species Play a Central Role Linking Different Plant Resources in a Network in Rupestrian Grasslands. *PLOS ONE* 11(12): e0167161.
- Craig, T. P., Itami, J. K. and Price, P. W. 1990. The Window of Vulnerability of a

- Dawkins, R. 1982. The extended phenotype. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Dell'Aglio D, Mendonça Jr MS (2015) Galls as a Disputed Resource for Female Parasitoid Wasps Contests. *Adv. Entomol.*3, 86-93. doi: 10.4236/ae.2015.33010.
- Diaz R, Romero S, Roda A, Mannion C, Overholt WA (2015) Diversity of Arthropods Associated with *Mikania* spp. and *Chromolaena odorata* (Asterales: Asteraceae: Eupatorieae) in Florida. *Florida Entomologist*, 98(1): 389-393.
- Dreger-Jauffret F, Shorthouse JD (1992) Diversity of gall-inducing insects and their galls, p. 8–33. In: J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Eds.). *Biology of insect-induced galls*. Oxford, Oxford University Press, xi+285 p.
- Fernandes, G. W. & P. W. Price. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90: 14-20.
- Floate KD, Whitham TG (1995) Insects as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods. *Can J Bot* 73:1 13.
- Floate KD, Fernandes GW, Nilsson JA (1996) Distinguishing intrapopulational categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. *Oecologia*105: 221-229.
- Gagné RJ & Jaschhof M (2017) A Catalog of Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 4th edition. Digital. 762 pp.
- Gagné RJ (2010) Update for a Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. Digital  
version1:[http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/Place/12754100/Gagne\\_2010\\_World\\_Catalog\\_Cecidomyiidae.pdf](http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/Place/12754100/Gagne_2010_World_Catalog_Cecidomyiidae.pdf).
- Gagné RJ (1994) The gall midges of the Neotropical region. Ithaca: Comstock Cornell University Press, 352p.
- Gagné RJ, Oda RAM, Monteiro RF (2001) The gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of *Mikania glomerata* (Asteraceae) in southeastern Brazil. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 103(1). p. 110-134.
- Godfray HCJ (1994) Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton. 473p.
- Godoy SM, Da Silva JFM, De Paula GBN, Ruas PM, Góes BD, Ruas CF. 2017. Phylogenetic relationships of Brazilian *Mikania* species (Asteraceae, Eupatorieae)

- based on multilocus DNA markers. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 184: 326–346.
- Grazios I. & Rieske L.K. 2013. Response of *Torymus sinensis*, a parasitoid of the gallforming *Dryocosmus kuriphilus*, to olfactory and visual cues. *Biological Control*, 67(2) 137-142.
- Harmon, J.P., Moran, N.A. & Ives, A.R. (2009). Species response to environmental change: impacts of food web interactions and evolution. *Science*, 323, 1347–1350.
- Hayward A. & Stone G.N. 2005. Oak gall wasp communities: Evolution and ecology. *Basic and Applied Ecology* 6(5), 435-443.
- Hayward, A. & Stone, G. N. (2006), Comparative phylogeography across two trophic levels: the oak gall wasp *Andricus kollari* and its chalcid parasitoid *Megastigmus stigmatizans*. *Molecular Ecology*, 15: 479-489.
- Heard, S. B., Stireman, J. O., Nason, J. D., Cox, G. H., Kolacz, C. R., & Brown, J. M. (2006). On the elusiveness of enemy-free space: spatial, temporal, and host-plant-related variation in parasitoid attack rates on three gallmakers of goldenrods. *Oecologia*, 150(3), 421.
- Heleno R, Garcia C, Jordano P, Traveset A, Gómez JM, Blüthgen N, Memmott J, Moora M, Cerdeira J, Rodríguez-Echeverría S, Freitas H & Olesen JM (2013) Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. *Biol. Lett.* 10: 20131000. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.1000>
- Isaias, R.M. dos S., Carneiro, R.G. da S. & Santos, J.C. & Oliveira, D.C. (2014). Gall Morphotypes in the Neotropics and the Need to Standardize Them. In: Fernandes, G.W. & Santos, J. (eds.) *Neotropical Insect Galls* (pp. 51-67). Springer, Dordrecht.
- Jordano P (2016) Chasing Ecological Interactions. *PLOS Biology* 14(9): e1002559.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6: 69-81.
- Judd WS, Stevens PF, Campbell CS, Kellogg EA (1999) *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sunderland: Sinauer.
- Laing J (1938) Host-Finding by Insect Parasites. *Journal of Experimental Biology* 15:281-302
- Lara ACF & Fernandes GW (1996) The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodiversity Letter*. v.3: 111-114.

- Lewinsohn, TM, Prado P, Jordano P, Bascompte J, Olesen J (2006) Structure in plant-animal interactions assemblages. *Oikos*, 113: 174-184.
- Luz F.A., Goetz A.P.M. & Mendonça, M.de S. What drives gallers and parasitoids interacting in the same host plant? A network approach to reveal morphological coupling as the main intervening factor *Journal of Animal Ecology*, in press b.
- Luz F.A., Goetz A.P.M., Toma, T.S.P. & Mendonça, M.de S. Gallling insect-parasitoid interaction networks in seasonal forests of Southern Brazil. *Ecological Entomology*, in press a.
- Maia VC, Azevedo MAP (2009) Micro-Hymenoptera associated with Cecidomyiidae (Diptera) galls at Restingas of Rio de Janeiro State. *Biota Neotrop.*, 9(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n2/en/abstract?article+bn02809022009>.
- Maia VC, Magenta MAG, Martins SE (2008) Occurrence and characterization of insect galls at restinga areas of Bertioga (São Paulo, Brazil). *Biota Neotrop.*, vol. 8, no. 1, Jan./Mar. 2008. Available from <<http://www.biotaneotropica.org.br/v8n1/en/abstract?inventory+bn02408012008>>.
- Maia VC, Cardoso LJT, Braga JMA (2014). Insect galls from Atlantic Forest areas of Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil: characterization and occurrence. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão (N. Ser.)* 33:47-129.
- Maia VC, Carvalho-Fernandes SP, Rodrigues AR, Ascendino S (2014) Galls in the Brazilian Coastal Vegetation. In: Fernandes & Santos. *Neotropical Insect Galls*. Ed: Springer. pp 225.
- Mani MS (1964) *Ecology of plant galls*. Dr. W Junk, The Hague
- Memmott J, Godfray HCJ (1994). The use and construction of parasitoid webs. In: B. A. Hawkins and W. Sheenan Ed(s). *Parasitoid Community Ecology*. Oxford: Oxford University Press. p. 300–318.
- Mendonça, M. d S., Toma, T. S. P., & da Silva, J. S. (2014). Galls and galling arthropods of southern Brazil. In: Fernandes, G.W. & Santos, J. (eds.) *Neotropical Insect Galls* (pp. 221-256). Springer, Dordrecht.
- Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), 259.
- Morin PJ (2011) *Community Ecology*, 2nd ed. Blackwell Science, Malden MA. 413pp.

- Napimoga MH, Yatsuda R. 2010. Scientific evidence for *Mikania laevigata* and *Mikania glomerata* as a pharmacological tool. *The Journal of Pharmacy and Pharmacology* 62: 809–820.
- Nicholls J A, Preuss S, Hayward A, Melika G, Csóka G, Nieves-Aldrey J, Askew RR, Tavakoli M, Schönrogge K, Stone GN (2010) Concordant phylogeography and cryptic speciation in two Western Palaearctic oak gall parasitoid species complexes. *Molecular Ecology*, 19: 592-609.
- Nohara M, Ganaha T, Uechi N, Sato S, Yukawa J (2007) Host range expansion by *Rhopalomyia yomogicola* (Diptera: Cecidomyiidae) from a native to an alien species of *Artemisia* (Asteraceae) in Japan. *Entomological Science*, 10: 353-361.
- Paniagua, M. R., Medianero, E. & Lewis, O.T. 2009. Structure and vertical stratification of plant galler-parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecological Entomology*. 34 (3):310–320.
- Poisot, T., Stouffer, D. B. and Gravel, D. (2015), Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124: 243-251.
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL (1987) Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology* 16: 15–24.
- Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 20, n. 6: 345-353.
- Raman A (1996) Nutritional diversity in gall-inducing insects and their evolutionary relationships with flowering plants. *International Journal of Ecology & Environmental Sciences*.22: 133–143.
- Raman A, Schaefer CW, Withers TM (2005) Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods. New Hampshire, Science Publishers Inc., xxi+817 p.
- Ritter MR, Miotto STS (2005) Taxonomia de *Mikania* Willd. (Asteraceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Hoehnea* 32(3): 309-359 , 168 fig.
- Rohfritsch O, Shorthouse JD (1982) Insect galls. In: G. Kahl & J. S. Schell Ed(s). *Molecular biology of plant tumors*. New York, Academic Press, p. 131-152
- Schönrogge K, Stone GN, Crawley MJ (1995) Spatial and temporal variation in guild structure: parasitoids and inquiline of *Angricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae) in its native and alien ranges. *Copenhagen. Oikos*. 72: 51-60.
- Stireman, J. O., Devlin, H. and Abbot, P. (2012), Rampant host- and defensive phenotype-associated diversification in a goldenrod gall midge. *J. Evol. Biol.*, 25:

- Stone GN, Schönrogge K(2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol 18. N° 10.
- Toma, T. S. P., & de Souza Mendonça, M. (2014). Population ecology of galling arthropods in the Neotropics. In: Fernandes, G.W. & Santos, J. (eds.) *Neotropical Insect Galls* (pp. 69-98). Springer, Dordrecht.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A. & Bascompte, J. (2010) Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270-2279.
- Tylianakis, J.M., Tschamntke, T. & Lewis, O.T. (2007) Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*. 455, 202-205.
- Tylianakis, JM, Didham, RK, Bascompte, J and Wardle, DA (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351-1363.
- Valladares GR, Salvo A, Godfray HCJ (2001) Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research*, 16: 925-939.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21:109-133.
- Wajnber E, Bernstein C & Alphen J (2008) *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids From Theoretical Approaches to Field Applications*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK. 92:112.
- Waring, G. L., & Price, P. W. (1989). Parasitoid pressure and the radiation of a gallforming group (Cecidomyiidae: Asphondylia spp.) on creosote bush (*Larrea tridentata*). *Oecologia*, 79(3), 293-299.
- Washburn JO, Cornell H (1979) Chalcid parasitoid attack on gall wasp population (*Acraspis hirta*( Hymenoptera: Cynipidae)) on *Quercus prinus* (Fagaceae). In: *The Canadian Entomologist* 111 (04). DOI: 10.4039/Ent111391-4