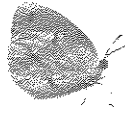


Tese de Mestrado



Avaliação experimental de variações espaciais e temporais no ataque de larvas de Lepidoptera.

Isabel Andrade Pinto

Orientador: Woodruff W. Benson

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato a) *Isabel Andrade* e aprovada pela Comissão Julgadora.

27/08/97 W. Benson

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, UNICAMP, Caixa Postal 6109, 13083-970, Campinas, SP.

0000000000

1997

P658a
35474/BC



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	70080
V. Ex.	
TOMADA	BC/ 35474
PROC.	395/98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	15/10/98
N.º CPD	

CM-00117114-1

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

Andrade, Isabel

An24a Avaliação experimental de variações espaciais e temporais no ataque de larvas de Lepidoptera/Isabel Andrade. -- Campinas, SP: [s.n.], 1997.

80: ilus.

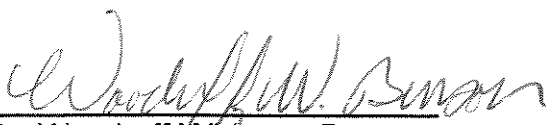
Orientador: Woodruff Whitman Benson

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

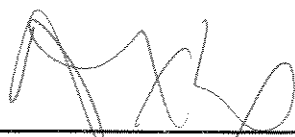
1. Mata Atlântica. 2. Lepidoptera. 3. Predação (Biologia).

I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

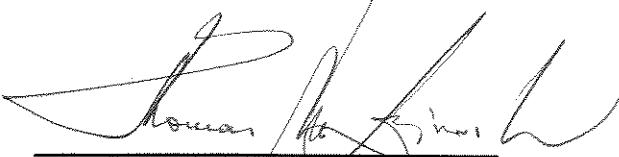
Banca examinadora:



Dr. Woodruff Whitman Benson



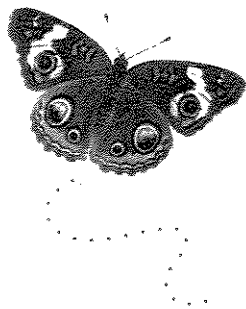
Dr. Arício Xavier Linhares



Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Suplente:

Dr. José Roberto Trigo



Dedico este trabalho à minha mãe, Elisabeth,
afinal, como já dizia Carlos Drummond de
Andrade, "Mãe não tem limite, é tempo sem
hora..."

Agradecimentos

Antes de tudo, agradeço ao meu orientador, Woodruff W. Benson, pela sugestão inicial deste trabalho, pelo acompanhamento dedicado e criterioso de todas as etapas de sua execução e, principalmente, pelo grande estímulo e incentivo que é trabalhar ao seu lado.

A João Vasconcellos Neto, Keith S. Brown Jr. e Thomas M. Lewinsohn, pelas sugestões dadas sobre o projeto de tese, durante meu exame de qualificação. A Arício Xavier Linhares, K. S. Brown Jr. e T. M. Lewinsohn pela análise da versão preliminar da tese e a A. X. Linhares, José. R. Trigo e T. M. Lewinsohn por participarem da Banca Avaliadora da dissertação de mestrado.

A Armando de Andrade Pinto, pelo carinho e apoio incondicionais.

Às professoras Helena C. Morais e Ivone R. Diniz, da Universidade de Brasília, por me mostrarem como é interessante estudar ecologia. A Arlindo Gomes Filho, pela companhia e colaboração durante o trabalho de campo e pela discussão criteriosa sobre a metodologia utilizada e resultados obtidos. A Zeca Ortiz, pela leitura crítica das versões iniciais deste manuscrito, pela ajuda na análise dos dados e pelas intermináveis discussões no Giovanetti. À Ana Cláudia Lyra, pela companhia e incentivo. Ao pessoal da Reserva Florestal de Linhares, pela boa vontade em resolver pequenos problemas durante minhas estadias no campo.

Vários colegas e amigos contribuíram de diferentes maneiras à realização deste trabalho: Cláudio G. Patto, Emerson M. Vieira, Gabriela W. Chaves, Júlio E. Baumgarten, Maria A. Bonilla, Marília M. Guimarães, Onildo Marini-Filho e Paulo S.

Oliveira deram valiosas críticas e sugestões. Joana Costa, Oswaldino de Paula, Paulo R. Souza e Vidal F. Manzano prestaram uma enorme ajuda durante o trabalho de campo. Marcel Tanaka e Paulo Inácio K. L. Prado contribuíram com sugestões sobre estatística. Paulo S. Oliveira fotografou as lagartas artificiais. Paula K. Eterovick fez as ilustrações. Cláudia Fábregas contribuiu com informações sobre a metodologia de massa de modelar.

Agradeço, também, à Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelos recursos concedidos na forma de Bolsa de Mestrado (processo nº 95/2107-7) e Reserva Técnica (processo nº 1996/4787-8) e à Companhia Vale do Rio Doce pelo apoio logístico e permissão para trabalhar na Reserva Florestal de Linhares.

Durante os anos de mestrado tive a oportunidade de conviver com muitas pessoas; amigos de anos e novos amigos. Para finalizar, quero agradecer a todos eles por tornarem meus dias mais alegres.

*“Não percas nunca, pelo vão saber,
A fonte viva da sabedoria.
Por mais que estudes, que te adiantaria,
Se a teu amigo tu não sabes ler?”*

Mário Quintana

Índice

ÍNDICE DE FIGURAS.....	3
ÍNDICE DE TABELAS	5
RESUMO	6
ABSTRACT	7
INTRODUÇÃO.....	8
A importância da interação predador-herbívoro: como avaliar?	8
A borboleta <u>Eurema albula</u> e outros lepidópteros de curta geração.....	13
Predadores de larvas de Lepidoptera.....	15
OBJETIVOS.....	21
METODOLOGIA	22
Experimentos preliminares para avaliar taxas de ataque conforme a cor, tamanho e forma de presas artificiais	25
Experimentos para avaliar o efeito do habitat, da altura na qual se encontra a presa e da época do ano sobre taxas de ataque de lagartas artificiais.....	29
Análise dos dados.....	31
RESULTADOS	35
Avaliação da taxa de ataque de lagartas artificiais de diferentes cores, tamanhos e formas.....	35

Avaliação do efeito do habitat, da altura na qual se encontra a presa e da época do ano sobre a ação de inimigos naturais visualmente orientados.	41
Diferentes predadores.....	46
DISCUSSÃO.....	54
A metodologia.....	54
Predadores generalistas e sua potencial importância como inimigos naturais de larvas de Lepidoptera.....	56
Variações sazonais na ação de predadores e abundância de fitófagos.....	59
Variações espaciais e estratificação na ação de predadores e a escolha de recursos por fitófagos.....	63
CONCLUSÕES.....	66
LITERATURA CITADA.....	69

Índice de Figuras

Figura 1. Localização da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, no Estado do Espírito Santo, no Sudeste do Brasil.	23
Figura 2. Esquema ilustrando a fabricação de modelos artificiais através da utilização de uma seringa descartável contendo a massa de modelar aquecida.....	24
Figura 3. Modelos artificiais de diferentes cores e tamanhos utilizados para realizar o experimento preliminar	26
Figura 4. Esquema das áreas nas quais foram montadas os experimentos, na Reserva Florestal de Linhares, ES.	27
Figura 5. Esquema ilustrando como os modelos artificiais foram colocados nas quatro alturas (0.5 m, 1 m, 2 m e 4 m) em cada ponto.....	30
Figura 6. Intensidade de ataque aos modelos de diferentes cores em bordas de mata.....	36
Figura 7. Intensidade de ataque aos modelos de diferentes tamanhos em bordas de mata.	37
Figura 8. Intensidade de ataque aos diferentes tipos de modelos em bordas de mata.....	39
Figura 9. Proporção (média \pm dp) de modelos de diferentes formas que apresentaram marcas de ataque	40
Figura 10. Porcentagem de modelos desaparecidos e precipitação mensal ao longo do ano de estudo na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	42

- Figura 11. Intensidade total de ataque dos modelos em relação as variáveis estudadas: a) época do ano; b) altura da presa na vegetação; e c) habitat ... 43
- Figura 12. Proporção (média \pm dp) de lagartas artificiais atacadas em função da altura, habitat e época do ano. 45
- Figura 13. a) Macho de Tachyphonus cristatus (Thraupidae) e b) marcas deixadas por um indivíduo desta espécie nos modelos artificiais..... 47
- Figura 14. Tipos de marcas de ataque deixadas nas lagartas artificiais: a) marcas de raspagem por pequenas mandíbulas; b) marcas de mandíbulas pequenas; c) marcas de mandíbulas grandes; d) marcas de vários ataques por mandíbulas de himenópteros..... 50
- Figura 15. Porcentagem de modelos atacados por aves e insetos nas cinco épocas do ano estudadas..... 51
- Figura 16. Proporção de modelos atacados por vespas (média \pm dp) entre os que mostravam marcas de ataques nas quatro alturas, três habitats e cinco épocas do ano estudadas..... 53

Índice de Tabelas

Tabela 1. Resultados do Teste de Bartlett para homogeneidade de variância dos dados transformados com arcoseno considerando as três variáveis (data, altura e habitat) estudadas.....	34
Tabela 2. Resultado da análise utilizando modelos log-lineares para testar a interação entre os fatores cor, tamanho e ataque aos modelos artificiais.....	38
Tabela 3. Resultado da Análise de Variância Multifatorial com replicações realizada para comparar as proporções de modelos atacados nos três habitats, quatro alturas e cinco épocas do ano estudados.....	44
Tabela 4. Resultado da Análise de Variância Multifatorial com replicações realizada para comparar as proporções de modelos que apresentaram marcas de vespas entre os atacados nos três habitats, quatro alturas e cinco épocas do ano estudados.....	52

Resumo

Uma abordagem experimental foi utilizada para investigar de que forma a sazonalidade, o tipo de habitat e a distância do solo na qual se encontra uma presa afetam a ação de inimigos naturais visualmente orientados, na Reserva Florestal de Linhares, ES. Lagartas artificiais, confeccionadas com massa de modelar verde, foram colocadas em folhas localizadas em três habitats (interior de mata, borda de mata e mussununga), quatro alturas (0.5, 1, 2 e 4 m) e cinco datas diferentes (setembro/95, dezembro/95, março/96, junho/96 e outubro/96) representando as quatro estações do ano. Em cada data, foram feitas três réplicas de um experimento no qual 30 lagartas artificiais foram colocadas em cada uma das quatro alturas, nos três habitats estudados, e o número de lagartas atacadas após 5 dias foi registrado. Através das marcas deixadas nas lagartas artificiais por potenciais predadores (principalmente aves e vespas) foram inferidas as taxas de ataque e avaliadas suas diferenças em relação às três variáveis citadas. Os resultados mostram que a intensidade do ataque de aves e vespas em larvas de Lepidoptera apresenta diferenças em relação a essas variáveis. De uma forma geral, a ação de inimigos naturais foi maior no verão, em áreas de borda e interior de mata e em estratos mais altos da vegetação (acima de 2 m do solo). Assim, o papel da predação como fator controlador de populações de lepidópteros dependerá da época do ano, do habitat e do estrato da vegetação que estes ocupam, de tal modo que generalizações sobre a importância do processo precisam ser feitas com atenção a essa variação.

Abstract

Natural predation pressure on lepidopteran larva was evaluated by setting out artificial caterpillars made from green modeling clay on leaves in three habitats, at four heights and at four times of year in the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brazil. The following experimental design was used during September and December 1995 and March, June and October 1996: 30 caterpillar mimics were left at risk for 5 days at each of 4 heights (0.5, 1, 2, and 4 m) in each of 3 habitats (forest interior, forest edge, and scrub vegetation), with 3 replications. A total of 1080 artificial caterpillars were used in each experiment. Attack rates and the predators responsible were inferred from characteristic marks of damage inflicted on the artificial caterpillars. The results showed that predator attack rates were extremely variable in time, vegetation, and height. Predator attack rates varied seasonally, with rates tending to peak in the summer and bottom out in late fall. Also, predation varied with vegetation strata tending to increased in strata ≥ 2 m above the soil. Predation in scrub vegetation was lower than in the forest interior and forest edge. Thus, the role of predation and other processes in the structure and function of insect herbivore communities may depend not only upon the particular taxon and the way it feeds on the host, but also the time of year and the habitat and vegetation strata it occupies.

Introdução

A importância da interação predador-herbívoro: como avaliar?

O estudo da dinâmica de populações tem como finalidade o entendimento dos processos que determinam a variação no tamanho de populações no tempo e no espaço. Condições climáticas, nutrientes, inimigos naturais, competidores e a qualidade e quantidade de recursos são alguns dos fatores que afetam a distribuição e abundância das espécies e, por extensão, a estrutura de comunidades (Begon *et al.* 1990, McIntosh 1991, Ricklefs e Schluter 1993).

Insetos fitófagos constituem aproximadamente 25% de todas as espécies viventes existentes na Terra. Seus hospedeiros, as plantas, também representam em torno de 25% das espécies conhecidas (Strong *et al.* 1984). A representatividade destes organismos na natureza -- junto com o fato de que há vários insetos prejudiciais para lavouras e para o homem -- fizeram com que os fatores que controlam seus ciclos de abundância sempre tenham sido foco de interesse para ecólogos.

No início da década de sessenta, Hairston, Smith e Slobodkin (1960) utilizaram o argumento da terra verde ("the world is green") para propor um modelo de controle de populações de herbívoros. Segundo o modelo "HSS", os inimigos naturais dos herbívoros, como nível trófico, seriam limitados através de competição pelas presas e estas seriam mantidas em baixas densidades por predadores sensu latu possibilitando a ampla distribuição e abundância das plantas verdes na

superfície da terra. As plantas, por sua vez, não sendo controladas por herbívoros, seriam limitadas através de competição por recursos como nutrientes, água e luz.

O modelo HSS gerou considerável controvérsia e ainda é debatido (Strong 1988, Matson e Hunter 1992). A partir dele, vários autores começaram a questionar o papel de interações intra-tróficas, como competição, na estrutura de comunidades de herbívoros (Lawton e Strong 1981, Connell 1983, Strong *et al.* 1984). Assim, fatores autoecológicos, como sazonalidade, fenologia da planta hospedeira e mudanças climáticas, combinados com a pressão de inimigos naturais seriam de maior importância na estrutura de comunidades de insetos fitófagos (Lawton e Strong 1981, mas ver Damman 1993).

Strong *et al.* (1984) argumentam que o impacto de inimigos naturais (forças "top-down") é particularmente importante na manutenção de populações de insetos fitófagos em uma densidade relativamente baixa atenuando, assim, seus efeitos sobre a vegetação e os efeitos de competição entre herbívoros. Por essa visão, os processos agindo em comunidades de insetos fitófagos se dão verticalmente e não entre as espécies do mesmo nível trófico. Já outros autores consideram que a competição intraespecífica e a limitação por recursos (forças "bottom-up"), incluindo a ação de defesas induzidas de plantas, têm um papel mais importante no controle de populações de herbívoros (Power 1992).

Desde então, a importância da predação e do parasitismo como fatores limitantes de populações de herbívoros tem sido investigada de forma teórica e empírica, em diferentes sistemas e a partir de várias perspectivas conceituais (Hassell 1985, Floyd 1996). Em sistemas tropicais existe uma grande lacuna de

informações sobre a importância de inimigos naturais no controle de populações de lepidópteros (DeVries 1987). Alguns autores sugerem um papel reduzido de parasitóides na dinâmica populacional de lepidópteros tropicais (Janzen 1988, mas ver Marquis e Braker 1994). Se a predação é um fator forte o suficiente para manter a baixa abundância encontrada em fitófagos tropicais (Elton 1973) é, portanto, uma questão interessante e ainda não respondida.

Embora taxas de parasitismo possam ser quantificadas com relativa facilidade, o mesmo não acontece em relação à avaliação do impacto de predadores e seu papel como fator regulador em populações naturais. Este é geralmente inferido pelo desaparecimento da presa (Kiritani e Dempster 1973, Hassell 1985) e, a não ser que o ato da predação tenha sido observado, é raro encontrar indícios que unam o tipo de predador ao desaparecimento da presa (Jones 1987). Esta questão incentivou o desenvolvimento de técnicas especializadas como a análise de conteúdo estomacal e ensaios serológicos (Dempster 1968) ou a colocação de colares em aves para impedir a ingestão da presa (Janzen 1993) (ver Kiritani e Dempster 1973 e Kidd e Jervis 1996 para detalhes sobre as diferentes técnicas). Porém, os resultados obtidos são mais informativos sobre a dieta do predador do que sobre o impacto da comunidade de predadores sobre a presa. Além disso, até as melhores técnicas de estudo sobre este tipo de interação produzem poucos dados e, geralmente, cobrem um período curto de tempo (Greenstone 1989).

Muitos trabalhos se baseiam, também, na análise de fatores-chave (Varley e Gradwell 1960, Morris 1963) para investigar os fatores que contribuem para variações na abundância dos organismos. Embora não menos que 400 artigos

baseados neste tipo de análise tenham sido publicados nas últimas décadas, esta abordagem tem sido duramente criticada (ver Royama 1996). Entre os problemas assinalados, devido aos motivos já citados, está o fato de que o papel da predação é apenas inferido, normalmente sem muitas evidências empíricas.

Portanto, embora seja indiscutível a importância do monitoramento de populações naturais durante períodos prolongados para decifrar sua dinâmica (Barnes 1969, Hayes 1981) também são necessários experimentos planejados para elucidar os processos envolvidos (Hairston 1989). Só assim torna-se possível a verificação dos mecanismos que regem a ecologia de populações e a validação de sua utilização em programas de conservação, manejo e controle biológico.

Um dos métodos de maior importância em estudos experimentais consiste no uso de uma barreira, como resina ou "gaiola de exclusão" para eliminar predadores do sistema estudado (Price 1987). O uso de resina é comum em estudos de predação por formigas, geralmente relacionados ao papel protetor de nectários extra-florais (Costa et al. 1988). Tanto a resina como a "gaiola de exclusão", usada inicialmente em sistemas marinhos, têm sido utilizadas num ritmo crescente em pesquisas recentes em ecossistemas terrestres (Holmes et al. 1979, Rausher 1981, Gradwohl e Greenberg 1982, Damman 1987, Jones 1987, Wakisaka et al. 1991, Marquis e Whelan 1994, Floyd 1996, Gomes-Filho e Benson 1996). Sua vantagem é permitir as replicações necessárias e o controle de variáveis extrínsecas.

No entanto, estudos sobre o impacto de inimigos naturais sobre herbívoros terrestres não apresentam um padrão claro. Experimentos de exclusão de aves têm revelado efeitos negativos (Joern 1986, Fowler et al. 1991, Marquis e Whelan

1994), efeitos positivos (Belovsky *et al.* 1990) ou efeitos ambíguos (Wiens *et al.* 1991, Floyd 1996) sobre a densidade de insetos herbívoros. A remoção de predadores invertebrados também tem produzido resultados que variam desde efeitos moderados (Warrington e Whittaker 1985, Spiller e Schoener 1994) até drásticos (Risch e Carroll 1982) sobre a densidade de fitófagos. Portanto, o impacto de inimigos naturais sobre insetos herbívoros parece ser variável em diferentes sistemas e suas consequências ecológicas ainda não são completamente entendidas.

Um método alternativo usando modelos artificiais permite uma avaliação das taxas de ataques por predadores visualmente orientados. Este tipo de abordagem foi usada com sucesso por Brodie (1993) para investigar o efeito do padrão de coloração da cobra-coral versus colorações crípticas sobre os ataques de aves e mamíferos. Da mesma forma, em um estudo curto realizado na Inglaterra, McKay (1991) usou massa de modelar para elaborar modelos de larvas da borboleta Gonepteryx rhamni (Pieridae) e investigar o papel de predação de aves na ecologia larval desta espécie. Modelos artificiais já foram usados, também, para avaliar o efeito da presença de predadores (formigas artificiais) sobre o comportamento de oviposição da borboleta Eunica bechina (Nymphalidae) (Freitas e Oliveira 1996).

A borboleta Eurema albula e outros lepidópteros de curta geração

Larvas de Lepidoptera estão sujeitas ao dilema ("trade-off") entre maximizar a fecundidade na fase adulta (alcançando um maior tamanho de pupa) e se desenvolver rapidamente antes que a qualidade do alimento se deteriore ou que sejam encontradas por predadores (Scriber e Slansky 1981, Slansky 1993). Além disso, muitos destes herbívoros lidam com variações ambientais ao longo do tempo e com algum grau de sazonalidade de seus recursos alimentares e da pressão exercida por inimigos naturais (Haukioja 1993). Estes fatores que operam no nível individual -- como alimento, predação, competição e fatores abióticos -- geram os padrões de dinâmica populacional.

As causas de flutuações na abundância populacional (principalmente a existência de erupções periódicas) de lepidópteros nas florestas temperadas sempre foram foco de interesse básico e aplicado (Barbosa e Schultz 1987). Até hoje, existe um forte debate na literatura sobre este assunto (Ginzburg e Taneyhill 1994, Berryman 1996; ver Myers 1988 para mais referências).

Nos trópicos, os estudos sobre dinâmica populacional de lepidópteros são de menor duração que aqueles realizados em zonas temperadas (Freitas 1996). Algumas espécies de borboletas tropicais, como Heliconius ethilla (Nymphalidae), são constantes em sua abundância (Ehrlich e Gilbert 1973). Tanto o efeito de predadores e parasitóides (Ehrlich 1984) como a competição por recursos (Gilbert 1984) têm sido apontados como fatores causais da dinâmica populacional desta espécie. As Heliconius spp., no entanto, apresentam uma longa duração do

estágio adulto (até 9 meses) além de outras características que as tornam peculiares quando comparadas as demais espécies.

Muitas populações de lepidópteros tropicais variam sazonalmente em densidade (Emmel e Leck 1970, Vasconcellos-Neto 1980, Brown 1992, Freitas 1993, Benson 1994, Tyler *et al.* 1994, Freitas 1996). Em florestas tropicais secas, por exemplo, as fortes mudanças bióticas e abióticas durante a seca podem resultar na migração e diapausa de lagartas (Janzen 1993). De forma similar, Brown (1992) e Emmel e Leck (1970) mostram que diferentes famílias de lepidópteros apresentam diferentes ciclos anuais no Brasil (Serra do Japi, SP) e no Panamá (Barro Colorado), respectivamente.

É notável o número de espécies de lepidópteros tropicais que atingem seus picos de abundância no outono e inverno, quando supostamente as condições climáticas são mais rigorosas e a qualidade das plantas hospedeiras está se deteriorando. Por exemplo, Freitas (1993, 1996) reporta, para sete espécies diferentes de Ithomiinae na Serra do Japi, que as populações atingem seus picos de abundância durante os meses de inverno (julho a setembro). Vasconcellos-Neto (1980) apresenta dados semelhantes para Ithomiinae em Sumaré, SP.

Uma população de Eurema albula (Pieridae), que vem sendo acompanhada desde 1993 na Reserva Florestal de Linhares (Benson 1994), apresenta um pico de abundância nos meses de maio a agosto, seguido de um acentuado declínio de setembro a abril caracterizado por baixas densidades. Observações diárias de estágios imaturos no campo acusaram uma alta taxa de desaparecimento de

larvas enquanto a taxa de parasitismo foi baixa ¹. Portanto, a predação pode ter um grande impacto sobre larvas de E. albula e outros lepidópteros tropicais e poderia contribuir para as variações sazonais nas suas abundâncias. Além disso, esta borboleta desova preferencialmente em plantas jovens (< 1 m de altura) e a sobrevivência é maior neste estrato ² sugerindo que se trata de um comportamento adaptativo.

Predadores de larvas de Lepidoptera

Vários autores têm discutido a importância de inimigos naturais como fatores reguladores de populações de lepidópteros (Dempster 1984, Hassell 1985, Stiling 1988, Hassell et al. 1989) e como força seletiva importante na determinação das interações entre lagartas e suas plantas hospedeiras e na evolução de características morfológicas e comportamentais (Bernays e Graham 1988, Montllor e Bernays 1993, Heinrich 1993, Stamp e Wilkens 1993, Berenbaum 1995).

Entre os vertebrados, as aves -- por sua abundância, hábitos alimentares e altas taxas metabólicas -- parecem ser os predadores mais importantes de lepidópteros. Quando as populações de Lepidoptera encontram-se em níveis normais de abundância (i. e., não em fase eruptiva), estes predadores podem ter um papel regulador, mantendo baixos os níveis populacionais (Morris et al. 1958, Crawford e Jennings 1989 - predação em larvas de Choristoneura fumiferana

¹ W. W. Benson: Departamento de Zoologia, I. B., UNICAMP; comunicação pessoal.

² A. Gomes-Filho, Pós-Graduação em Ecologia, I. B., UNICAMP, dados não publicados.

(Tortricidae), Ueda *et al.* 1981 - predação em adultos de Leucouma candida (Lymantriidae)).

Utilizando gaiolas de exclusão, Holmes *et al.* (1979) mostraram que aves predadoras podem reduzir significativamente as densidades de larvas de Lepidoptera em vegetação de sub-bosque. Os autores sugerem que a predação por aves pode agir como um fator de regulação das populações de presas e como um forte agente seletivo. Marquis e Whelan (1994) mostraram, ainda, que este efeito de predação pode diminuir danos foliares por herbívoros resultando em uma maior produtividade primária em florestas temperadas.

Lagartas de Lepidoptera são atacadas, também, por uma grande variedade de predadores invertebrados. Aranhas, coleópteros (carabídeos e coccinelídeos), vespas, formigas e hemípteros (reduvídeos, antocorídeos e pentatomídeos) são os mais importantes (Montllor e Bernays 1993) sendo que, em sistemas tropicais, aranhas, formigas e vespas assumem um papel de destaque. Alguns estudos consideram que estes predadores são o principal fator de mortalidade de lagartas, principalmente em seus estádios iniciais (Dempster *et al.* 1967, 1968, Lawrence 1990; ver Dempster 1984 para mais referências).

Vários estudos mostram o impacto direto exercido pelos diferentes tipos de invertebrados sobre populações de larvas de Lepidoptera (Dempster 1976, Jones 1987 - formigas, Stamp e Bowers 1991 - hemípteros). Dempster (1967, 1968) utilizando testes serológicos mostrou que, na Inglaterra, artrópodos predadores noturnos, como o carabídeo Harpalus rufipes, eram a principal causa de mortalidade de larvas de Pieris rapae (Pieridae) nos seus primeiros estádios. Predadores podem exercer, também, um efeito indireto sobre as populações de

presas provocando alterações de comportamento que prejudicam o crescimento das lagartas (Stamp e Bowers 1988, 1991).

A habilidade discriminatória dos predadores é determinante na sua capacidade de localizar as presas (Endler 1978) e, portanto, influencia a interação presa-predador no nível de detecção das presas (Alcock 1993). Uma das formas de avaliar a probabilidade de encontro de presas pelos seus inimigos naturais é medir as distâncias de reação ou ataque de predadores (Stamp e Wilkens 1993). A distância de reação é definida como o ponto a partir do qual o predador se orienta até a presa enquanto que a distância de ataque é o ponto a partir do qual o predador tenta o contato.

Os diferentes predadores de lagartas apresentam diferenças na forma de localização de presas. Aves são predadores generalistas com visão acurada e, em condições naturais, apresentam uma distância de reação menor do que 1 m sendo que nesta faixa podem detectar presas crípticas em 90% das vezes (Pietrewicz e Kamil 1977). Portanto, a capacidade de aves insetívoras de encontrar a presa visualmente é determinante na ação deste tipo de inimigo natural. Além disso, o comportamento de forrageamento destes predadores também influencia a taxa de encontro de presas. Aves coletoras ("gleaners") buscam ativamente e continuamente por insetos na folhagem de forma que localizam e atacam suas presas a pequenas distâncias (Robinson e Holmes 1982). Já aves que planam ("hovers"), podem permanecer imóveis por longos períodos e usualmente localizam e atacam insetos que estão a uma distância maior saltando rapidamente sobre as folhas (Greenberg e Gradwohl 1980).

Muitos predadores invertebrados possuem um campo visual de 1-2 cm e, conseqüentemente, uma distância de reação e ataque menor. Estes predadores frequentemente devem realizar um contato físico para orientar-se durante o ataque a uma presa. Hemípteros usam pistas químicas, táteis e visuais para localizar a presa enquanto caminham sobre a planta (Stamp e Wilkens 1993). Formigas provavelmente não detectam as presas em um raio maior do que 2 cm e, por isso, também dependem de pistas químicas para localizar suas presas (Dyer e Floyd 1993). No entanto, o uso de sinais visuais é comum em formigas de olhos grandes ("large-eyed ants") como a espécie sul americana Gigantiops destructor (Hölldobler e Wilson 1990).

Outros artrópodos predadores podem apresentar campos visuais maiores. Aranhas têm um campo visual de 80 cm e vespas localizam presas a distâncias acima de 25-75 cm (Stamp e Wilkens 1993). Vespas pertencentes à família Vespidae capturam artrópodos, mastigam e regurgitam, alimentando as larvas no ninho (Stamp e Bowers 1988, Steward et al. 1988). De forma geral, apresentam duas táticas de forrageamento: sobrevoam as plantas, presumivelmente realizando uma inspeção visual, e caminham sobre as folhas, aparentemente respondendo a pistas químicas (Raveret Richter e Jeanne 1985, Stamp e Bowers 1988, Steward et al. 1988). Uma vez que a presa é localizada, as vespas a mordem repetidamente formando uma bola que é, então carregada para o ninho (Stamp e Bowers 1988). Algumas espécies de Polistinae, como Polybia occidentalis, não maceram a presa carregando-a inteira ou em pedaços para o ninho (Jeanne 1991, Tyler et al. 1994).

A predação por vespas e pássaros, devido à orientação visual e à capacidade de aprender nestes organismos (Raveret Richter e Jeanne 1985, Cornelius 1993 - vespas, Heinrich 1993 - aves) deve exercer uma pressão seletiva similar sobre a evolução morfológica e comportamental de lagartas (Montllor e Bernays 1993) como aposematismo (Baker 1970, Dempster 1984, Berenbaum 1995), cripticidade (Cott 1940, Stamp e Wilkens 1993) e comportamento alimentar inconspícuo (Baker 1970, Heinrich e Collins 1983, Damman 1987, Heinrich 1993).

Nas interações entre herbívoros e seus inimigos naturais, vários fatores interferem na ação dos predadores e podem agir como forças seletivas sobre as presas. Assim, o clima (Evans 1982, Weseloh 1988, Juliano 1996), a localização da presa na planta (Greenberg e Gradwohl 1980, Subinprasert e Svensson 1988, Weseloh 1988) e a estrutura e densidade da vegetação (Baker 1970, Dempster 1969, Robinson e Holmes 1982, Carter *et al.* 1984, Letourneau 1990, Gietzenauer e Bernays 1996, Gunnarsson 1996) podem alterar a eficiência ou abundância de diferentes predadores e portanto modificar a dinâmica populacional das presas.

Evans (1982), por exemplo, mostrou que temperaturas baixas durante a primavera no norte dos Estados Unidos suprimiam a atividade de um pentatomídeo (Podisus sp.) permitindo às lagartas de Malacosoma americanum (Lasiocampidae) um escape a predação. A estrutura da planta também pode ser importante na ação de predadores invertebrados. Carter *et al.* (1984) mostraram que o sucesso de larvas de coccinelídeos na busca de presas (afídios) é afetado de forma significativa pela estrutura da planta devido a que presas encontradas em folhas macias de Pisum sativum (Leguminosae) frequentemente caíam da planta, resultando num aumento do tempo de busca do predador.

Holmes e Robinson (1981) mostraram que aves coletoras mostram preferência por espécies de plantas hospedeiras ao forragear (possivelmente devido às diferenças nas densidades de artrópodos) enquanto que aves que esperam pelas presas são mais influenciadas pela estrutura foliar da planta. No Panamá, muitas espécies de aves se especializam em buscar insetos nas faces inferiores das plantas hospedeiras, sendo que as espécies que procuram dos dois lados geralmente são coletores onívoros (Greenberg e Gradwohl 1980). A frequência com que aves buscam presas nas faces inferiores das folhas varia, também, com a estrutura da vegetação, sendo de 50% na folhagem de copa e de mais de 90% na folhagem de sub-bosque.

Da mesma forma, a qualidade do habitat pode determinar fatores que interagem de forma complexa como a densidade da presa e o número de predadores. Riechert e Bishop (1990) encontraram que a predação de insetos herbívoros por aranhas foi maior em ambientes úmidos e com temperatura elevada de sistemas testes. Em consequência, o número de presas e o dano foliar nas plantas foi menor quando o ambiente era mais propício para os predadores. Em um outro estudo, Dempster (1969) mostrou que a predação de Pieris rapae (Pieridae) por artrópodos, principalmente em seus primeiros estágios, era aumentada pela presença de maleza em plantações.

O estudo do comportamento de predadores, assim como dos fatores que afetam os mesmos é, portanto, uma chave importante para entender como estes organismos influenciam a dinâmica populacional de suas presas e, conseqüentemente, a estrutura de comunidades de insetos.

Objetivos

Neste estudo, investiguei, experimentalmente, a influência de três variáveis na intensidade de ataque de predadores visualmente orientados de insetos fitófagos. Meu objetivo foi testar uma nova metodologia e avaliar como a sazonalidade, o tipo de habitat e a altura da presa poderiam influenciar a intensidade da predação sobre larvas de Lepidoptera. Para tal, utilizei larvas artificiais confeccionadas com massa de modelar. Através do tipo de dano deixado nos modelos pude discriminar entre predadores vertebrados (aves) e invertebrados (principalmente vespas). Baseada no conhecimento apriorístico de que algumas espécies de borboletas apresentam picos de abundância no inverno e preferem plantas de menor porte, testei a hipótese de existência de variações sazonais e espaciais na ação de predadores generalistas que pudessem ajudar a explicar estes padrões.

Procurei responder às seguintes questões: 1) Qual é o efeito do habitat e da altura da presa na vegetação sobre a taxa de ataque de predadores visualmente orientados? 2) Como varia a taxa de ataque sobre larvas de Lepidoptera nas diferentes estações do ano? 3) Existem diferenças nas taxas de ataque por predadores vertebrados e invertebrados visualmente orientados com relação às variáveis citadas anteriormente? Finalmente, pretendi relacionar os resultados obtidos com o padrão sazonal de abundância e escolha de sítios de oviposição do fitófago Eurema albula e outros lepidópteros tropicais.

Metodologia

Realizei este trabalho na Reserva Florestal de Linhares, situada a 30 km ao norte de Linhares, no estado do Espírito Santo (Fig. 1). A área é um remanescente de Mata Atlântica, apresentando mais de 200 km² de floresta subtropical úmida pouco perturbada. O clima da região é quente e úmido, com estação seca no inverno que dura de 2 a 5 meses (Jesus 1988).

Fabriqueei lagartas artificiais utilizando massa de modelar colorida, não tóxica. Fiz os modelos colocando massa de modelar "Acrilex" em uma seringa descartável e aquecendo a seringa em água quente para amolecer a massa. Com a massa amolecida confeccionei os modelos artificiais (Fig. 2). Em todos os experimentos, fixei as lagartas sempre na face superior das folhas utilizando cola plástica "Cascolar". As larvas artificiais, quando confeccionadas com massa de modelar verde clara, apresentavam uma similaridade superficial com larvas de E. albula e outros pierídeos e com larvas verdes de mariposas como Geometridae.

Classifiquei os tipos de marcas deixadas pelos predadores analisando sob lupa estereoscópica os modelos atacados. As marcas deixadas por insetos apresentaram padrões morfológicos que possivelmente permitiriam uma classificação mais precisa quando associada aos insetos responsáveis. No entanto, apesar de ser possível identificar diferentes tipos de marcas causadas por mandíbulas de insetos, preferi realizar uma separação conservadora considerando apenas dois grandes grupos: aves e insetos (principalmente vespas). Considerei as marcas assimétricas e profundas como deixadas por aves e marcas simétricas

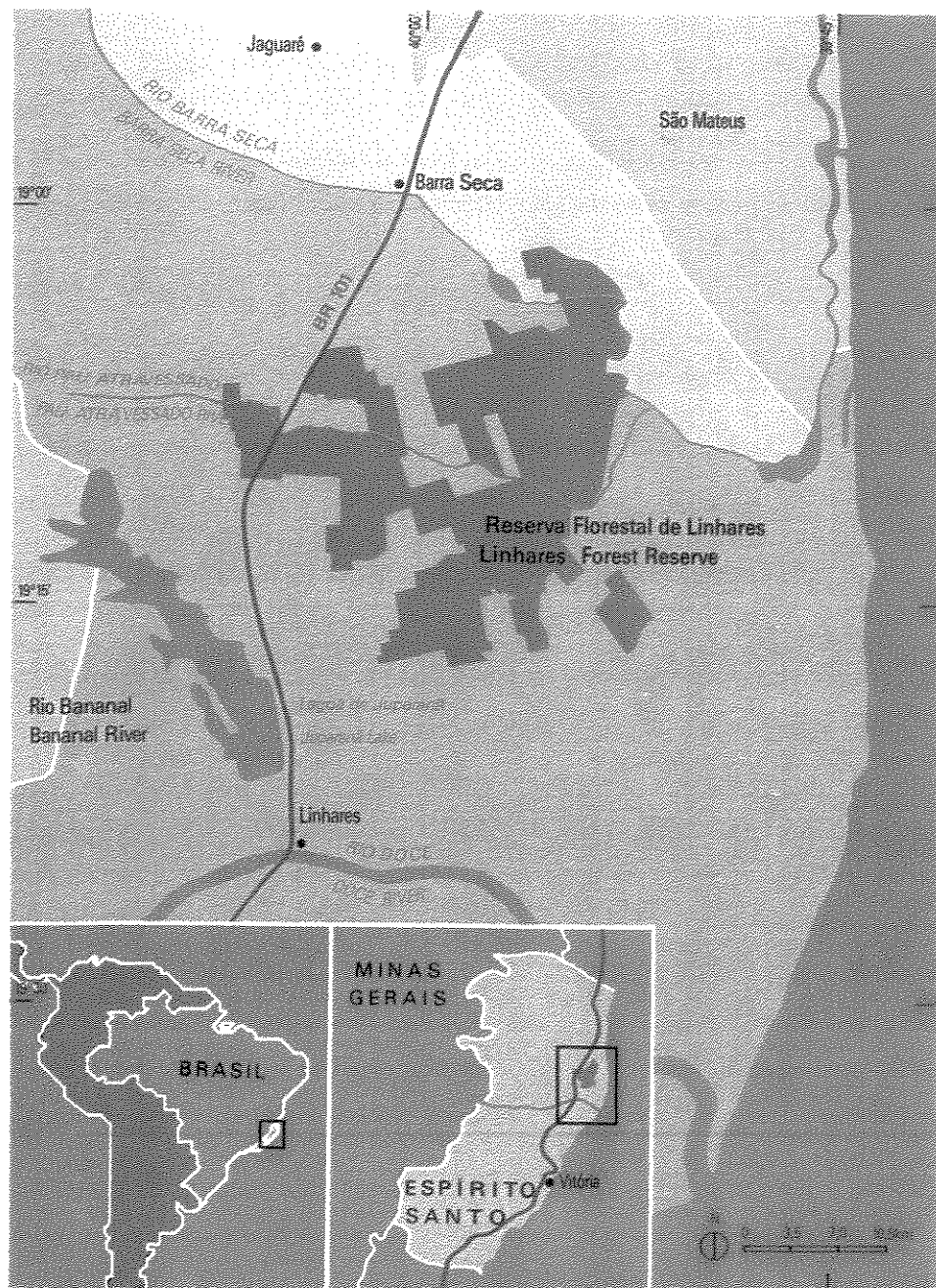


Figura 1. Localização da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, no Estado do Espírito Santo, no Sudeste do Brasil.

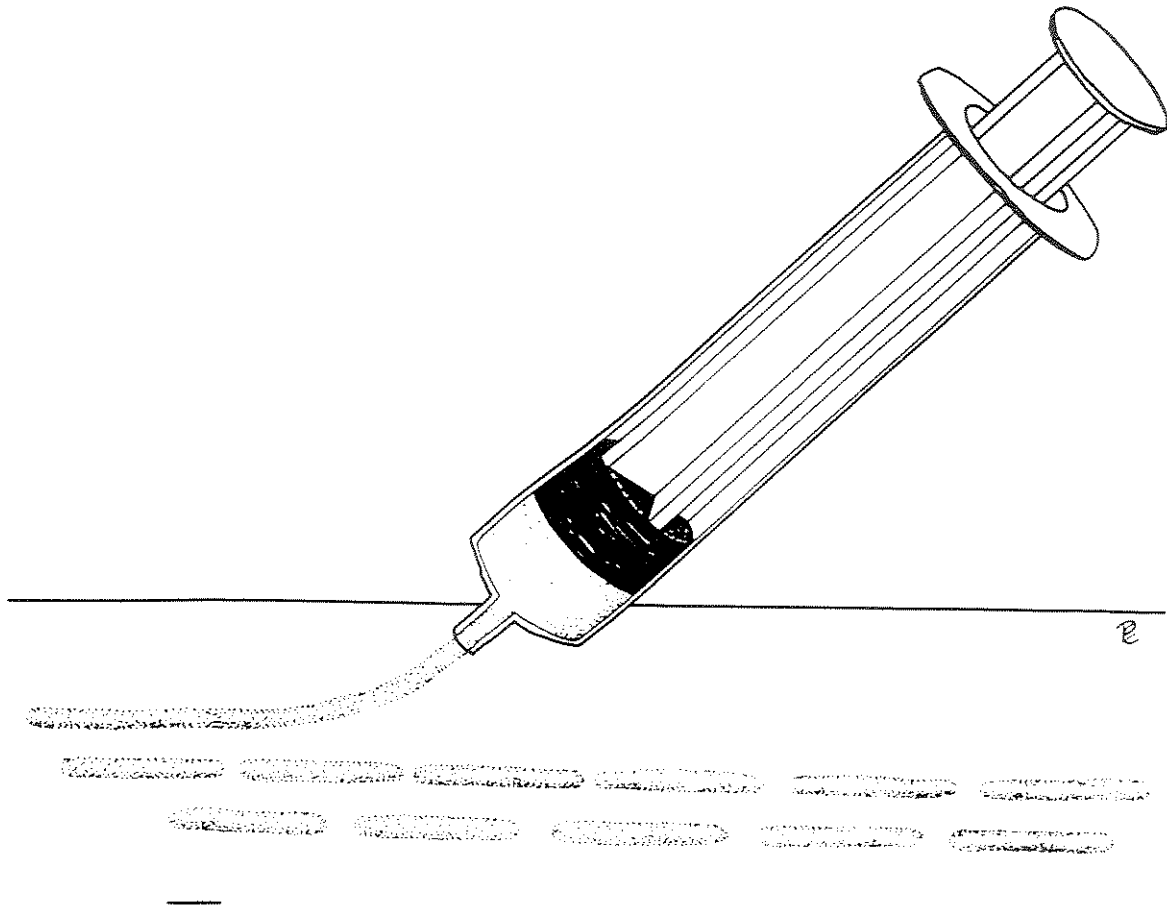


Figura 2. Esquema ilustrando a fabricação de modelos artificiais através da utilização de uma seringa descartável contendo a massa de modelar aquecida.

e pareadas (provavelmente deixadas por mandíbulas de himenópteros) como feitas por insetos. Verifiquei, também, a posição das marcas nos modelos. Considerei como “pontas” os primeiro 0,5 cm a partir das extremidades em ambos os lados.

Experimentos preliminares para avaliar taxas de ataque conforme a cor, tamanho e forma de presas artificiais

Realizei um bloco de experimentos em julho de 1996, para avaliar diferenças nas taxas de predação em lagartas artificiais de diferentes cores e tamanhos. Fabriquei lagartas de três cores diferentes: a) verde clara (Catálogo Munssell: 2.5 verde 8/6); b) verde escura (2.5 verde 6/8); c) verde amarelada (5 verde amarelado 3/4). Além disso, para cada cor, confeccionei lagartas de três tamanhos diferentes: a) 1 mm de diâmetro x 1 cm de comprimento; b) 2 mm x 2 cm e c) 2.5 mm x 2.5 cm. Desta forma, testei um total de 9 tipos de modelos artificiais (Fig. 3).

Coloquei 30 lagartas artificiais de cada tipo em folhas de coloração semelhante (7.5 verde amarelado 3/4) localizadas a 1 m de altura em bordas de mata (estrada da Mantegueira e Cinco Folhas, Fig. 4). Revistei os transectos 5 dias após sua montagem examinando cada lagarta artificial para verificar a presença de marcas de predação. Este tempo resultava em uma taxa de ataque de aproximadamente 30-40%, valor que possibilitou a distinção de diferenças entre médias. As tentativas de ataque dos potenciais predadores ficaram registradas na massa de modelar, fixada às plantas com a cola, deixando assim o sinal do ataque

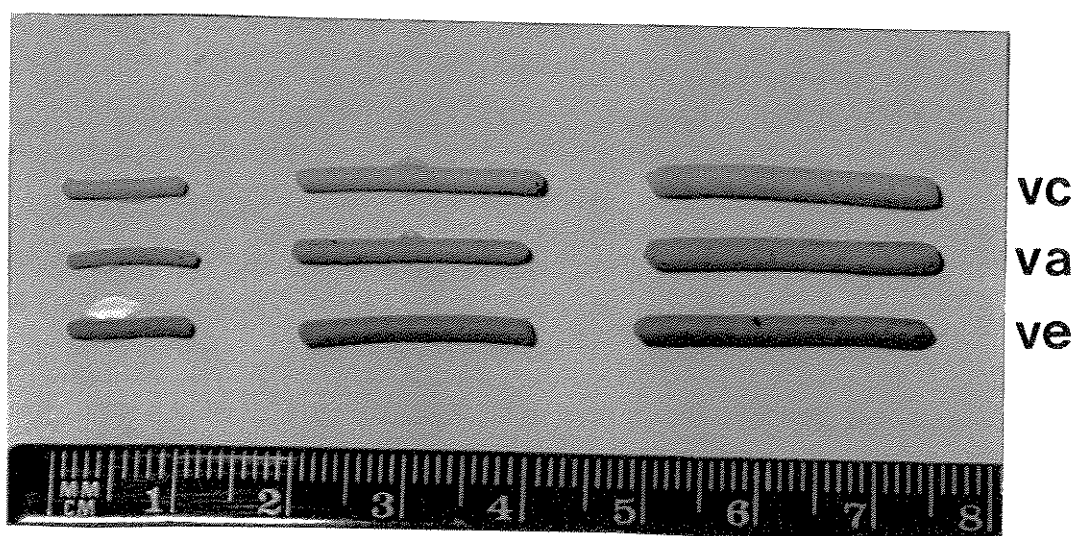


Figura 3. Modelos artificiais de diferentes cores e tamanhos utilizados para realizar o experimento preliminar na Reserva Florestal de Linhares em julho de 1996. vc = verde claro, va = verde amarelado, ve = verde escuro.

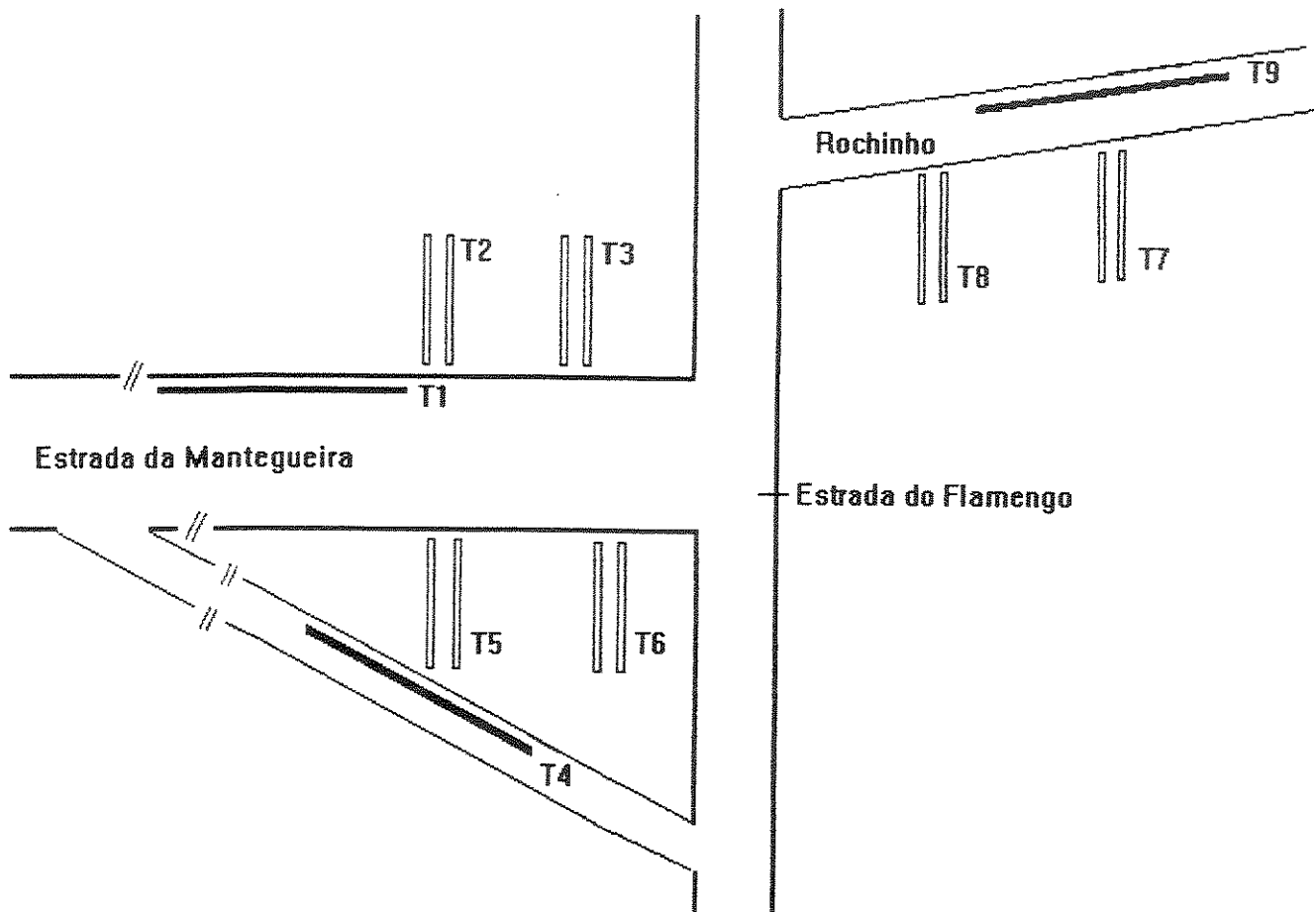


Figura 4. Esquema das áreas nas quais foram montadas os experimentos, na Reserva Florestal de Linhares, ES. As linhas cheias representam os transectos contínuos (300 m) montados em borda de mata (T1, T4 e T9) e as linhas vazias representam as duas linhas de 150 m dos transectos montados no interior de mata (T2, T5 e T7) e de mussununga (T3, T6 e T8).

("predação") e indícios de sua identidade. Montei uma coleção com os modelos "predados" para realizar uma descrição detalhada do tipo de marca e a identificação do predador em dois grupos: vertebrados (aves) e invertebrados (principalmente vespas). Algumas vezes os modelos artificiais se soltavam da folha sendo que, eventualmente, era possível localizá-los no solo. Nestes casos, computei os modelos como atacados se apresentavam marcas de predação, como não atacados se não apresentavam marcas e como desaparecidos quando não conseguia encontrá-los.

Em fevereiro e outubro de 1996, realizei experimentos adicionais para comparar a taxa de ataque entre modelos artificiais com forma de lagartas e com forma de quadrados. Meu intuito foi avaliar se predadores visualmente orientados estariam distinguindo as presas por suas formas e selecionando as vermiformes. Utilizei lagartas artificiais de coloração verde clara com 2,5 cm de comprimento e 2,5 mm de diâmetro. A partir das lagartas, confeccionei quadrados da mesma cor e volume similar, acertando o contorno com um bisturi.

Em fevereiro de 1996, montei, ao longo de bordas de mata, 3 transectos com 30 pontos, espaçados por 6 m. Em outubro de 1996, montei 2 transectos em bordas de mata e 1 transecto no interior da mata, cada um com 25 pontos espaçados por 6 m. Em cada ponto, coloquei nas folhas (a 1 m do solo) uma lagarta e um quadrado espaçados por pelo menos 1 m. Vistoriei 4 dias e meio depois anotando que objetos mostravam marcas de ataque por predadores.

Experimentos para avaliar o efeito do habitat, da altura na qual se encontra a presa e da época do ano sobre taxas de ataque de lagartas artificiais

Neste experimento, que corresponde ao bloco central do trabalho, utilizei modelos de coloração verde clara com 2,5 cm de comprimento e 2,5 mm de diâmetro de acordo com o padrão de larvas de Eurema albula de quinto estágio.

Realizei amostras de forma sistemática ao longo de 9 transectos contendo, cada um, 30 pontos espaçados entre si por 10 m. Para avaliar o efeito da altura na qual se encontra a presa coleí quatro modelos em cada ponto, cada um sobre uma folha situada em uma faixa de altura diferente: em torno de 0,5, 1, 2 e 4 m do solo (Fig. 5). Utilizei uma escada dobrável de alumínio (1,75 m de altura) para alcançar as alturas superiores.

Para avaliar diferenças nas taxas de predação em diferentes habitats, montei transectos em três tipos diferentes de vegetação: em margens de estradas que cortam a Reserva, no interior de matas fechadas e no interior de mussununga (mata aberta em solo arenoso). Os transectos das margens de estradas eram contínuos (300 m, 30 pontos) enquanto que os transectos no interior de mata e da mussununga foram divididos em duas linhas de 150 m cada uma (15 pontos) (Fig. 4).

Fiz três replicações do experimento, totalizando 9 áreas de estudo (3 de cada habitat) e 1080 larvas artificiais coladas na folhagem (120 por transecto sendo 30 em cada altura), em cada período. A repetição do experimento em diferentes períodos do ano (setembro/95, dezembro/95, março/96, junho/96,



Figura 5. Esquema ilustrando como os modelos artificiais foram colocados nas quatro alturas (0.5 m, 1 m, 2 m e 4 m) em cada ponto.

outubro/96) permite a análise de diferenças devidas à sazonalidade e a detecção de padrões cíclicos associados.

Seguindo o procedimento já descrito, revistei os transectos 5 dias após sua montagem verificando a presença de marcas de predação em cada lagarta artificial. Montei uma coleção com os modelos predados para realizar a identificação dos predadores.

Análise dos dados

Utilizei o programa estatístico SYSTAT (Wilkinson 1990) para analisar os resultados obtidos. Analisei os dados do experimento principal com uma Análise de Variância (ANOVA) Multifatorial considerando a época do ano, a altura e o habitat como variáveis independentes. Calculei, para cada cada replicação, a proporção de lagartas atacadas entre as que permaneceram nas folhas (ou seja, não foram derrubadas acidentalmente pela chuva ou vento), para cada altura e habitat estudado. Desta forma, pude comparar as proporções médias de lagartas atacadas nas três replicações utilizando a transformação arcoseno para proporções para homogeneizar as variâncias (Zar 1984).

Para a confecção de gráficos, utilizei os dados brutos e o desvio padrão da amostra calculados a partir das três replicações. No caso dos resultados que apresento, a utilização do erro padrão é desnecessária para efeitos de comparação uma vez que o número de replicações é constante.

Para verificar diferenças na proporção de modelos atacados por predadores vertebrados e invertebrados, comparei a proporção de modelos que apresentavam marcas de vespas entre os atacados com uma ANOVA (seguindo o mesmo procedimento descrito para a predação total). Nos casos em que o mesmo modelo apresentou os dois tipos de marcas, contabilizei cada evento individualmente. Com esta ressalva, contei cada modelo como atacado ou não apenas uma vez. Não pude distinguir modelos que, por ventura, tenham sido atacadas mais de uma vez pelo mesmo tipo de predador. Fiz um teste G para comparar a frequência de modelos atacados por aves e vespas nas diferentes épocas do ano e testei a heterogeneidade dos grupos de dados a posteriori (Sokal e Rohlf 1981).

Também realizei uma ANOVA para verificar diferenças nas taxas de ataque entre modelos de forma diferente (quadrados e lagartas). Para comparar a frequência de ataque de modelos de diferentes cores e tamanhos utilizei o teste G para tabelas de contingência comparando a frequência de modelos predados e não predados nas diferentes categorias (Zar 1984). Usei modelos log-lineares para avaliar diferenças na frequência de ataque às larvas de diferentes cores e tamanhos e para testar interações entre estas variáveis e a taxa de ataque (Everitt 1992).

As variâncias entre grupos dos dados transformados foram homogêneas (teste de Bartlett) nos três casos (habitat, altura e data) para todos os conjuntos de dados citados anteriormente (Tabela 1). Os dados relativos à taxa de ataque total em diferentes habitats apresentaram um valor marginal de significância, provavelmente devido a variações associadas à complexidade do sistema estudado uma vez que os transectos foram montados em diferentes locais.

A ANOVA é um teste bastante robusto mesmo em casos de desvios da normalidade. Por isso, em geral, esta premissa pode ser relaxada a não ser que haja violações grosseiras à mesma (Underwood 1981). No caso dos dados apresentados, uma vez que as variâncias são homogêneas e o experimento é balanceado (o número de replicações é sempre três), pode-se considerar que a análise é confiável.

Tabela 1. Resultados do teste de Bartlett para homogeneidade de variância dos dados transformados com arcoseno considerando as três variáveis (data, altura e habitat) estudadas.

Grupo de dados	χ^2	gl	p
predação total			
Época do ano	3.540	4	0.472
Altura	3.147	3	0.370
Habitat	4.909	2	0.086
predação por vespas/aves			
Época do ano	2.804	4	0.591
Altura	0.314	3	0.957
Habitat	1.888	2	0.389

Resultados

Avaliação da taxa de ataque de lagartas artificiais de diferentes cores, tamanhos e formas

O número de modelos atacados não variou com a cor ($G_2 = 4.2$, $p = 0.123$; Fig. 6) ou tamanho ($G_2 = 2.3$, $p = 0.32$; Fig. 7) dos mesmos. Também não encontrei diferenças quando comparei as frequências de ataque nos diferentes tipos de modelos utilizados ($G_8 = 11.93$, $p = 0.154$; Fig. 8). A análise através de modelos log-lineares não evidenciou interações entre as variáveis cor e tamanho e a taxa de ataque (Tabela 2). Da mesma forma, as proporções de marcas atribuídas a aves e vespas não variaram com o tratamento ($G_{16} = 21.45$, $p = 0.162$, Fig. 8). No entanto, o ataque por vespas foi maior em todos os casos (86,3 % dos modelos atacados) e o baixo número de modelos atacados por aves torna suspeito o teste estatístico. Desta forma, não podem ser tiradas conclusões sobre a preferência por diferentes cores e tamanhos pelos diferentes tipos de predadores.

Não encontrei diferenças significativas na taxa de ataque a modelos cilíndricos (forma de lagartas) e quadrados de massa de modelar de coloração e volume similar (ANOVA, $F_{1,8} = 0.4$, $p = 0.550$; Fig. 9) em ambas as datas. Porém, deve ser levado em conta o fato de que, nas duas amostragens, quadrados foram menos atacados que lagartas e que os tamanhos amostrais foram relativamente pequenos.

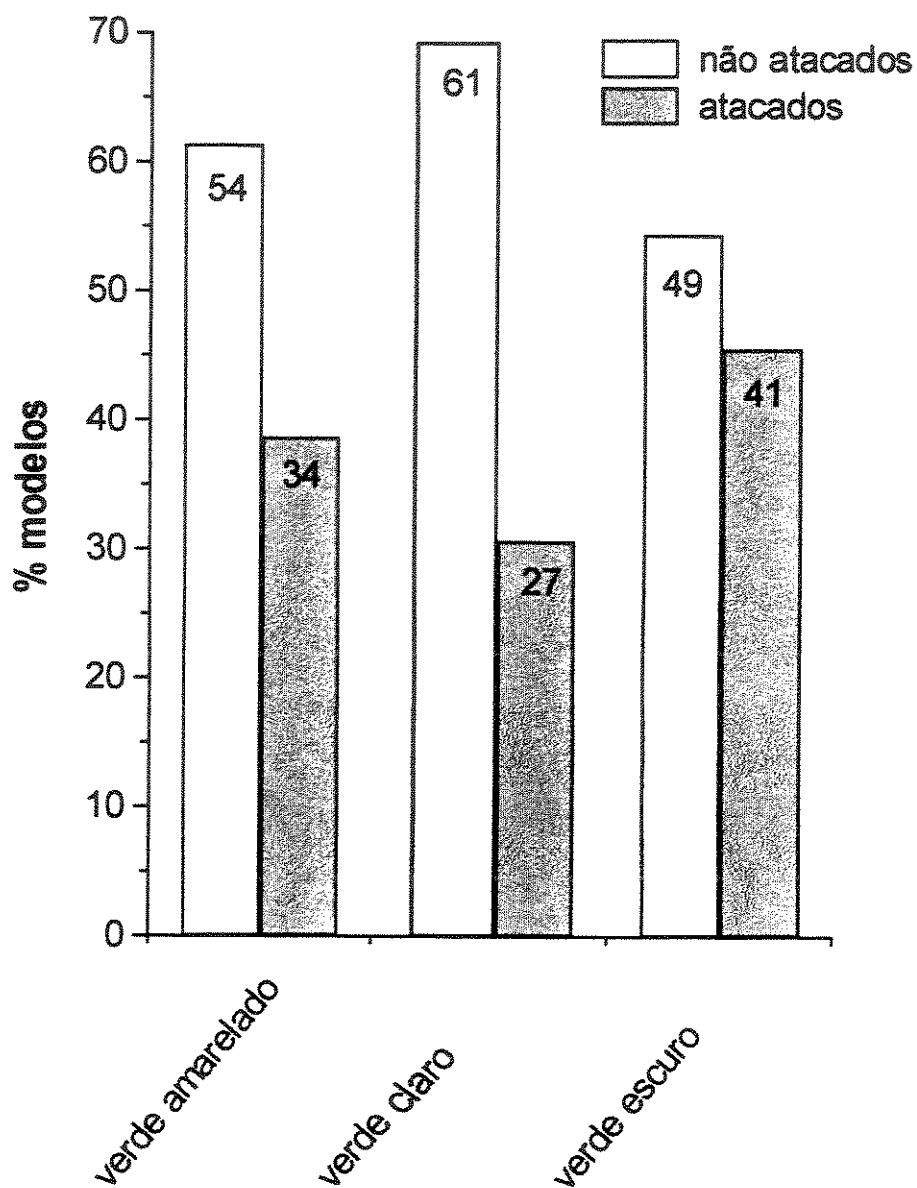


Figura 6. Intensidade de ataque aos modelos de diferentes cores em bordas de mata na Reserva Florestal de Linhares, ES. Experimento de julho de 1996. Os números no interior das barras referem-se ao número de modelos em cada categoria.

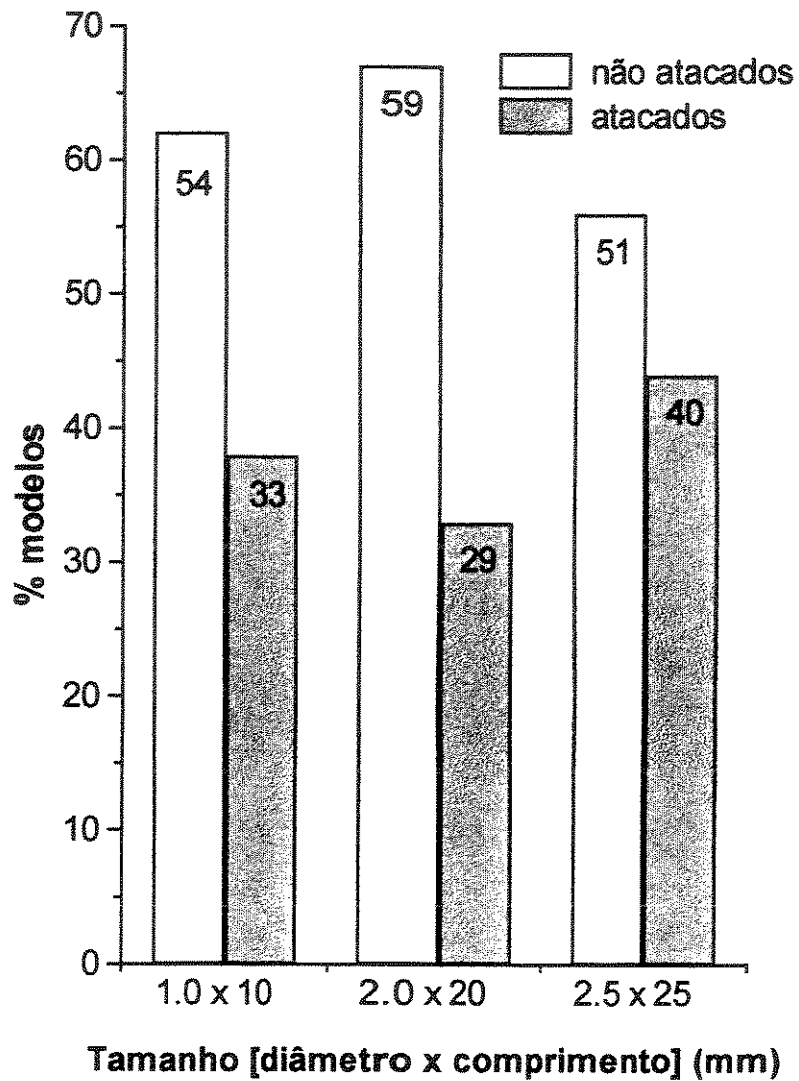


Figura 7. Intensidade de ataque aos modelos de diferentes tamanhos em bordas de mata na Reserva Florestal de Linhares, ES. Experimento de julho de 1996. Os números no interior das barras referem-se ao número de modelos em cada categoria.

Tabela 2. Resultado da análise utilizando modelos log-lineares para testar a interação entre os fatores cor, tamanho e ataque aos modelos artificiais.

Interação entre fatores testada	G	GL	p	ΔG_2	p
cor*tamanho*ataque	5.36	4	0.252	-	-
tamanho*ataque	7.73	6	0.258	2.37	> 0.05
cor*ataque	9.63	6	0.147	4.27	> 0.05

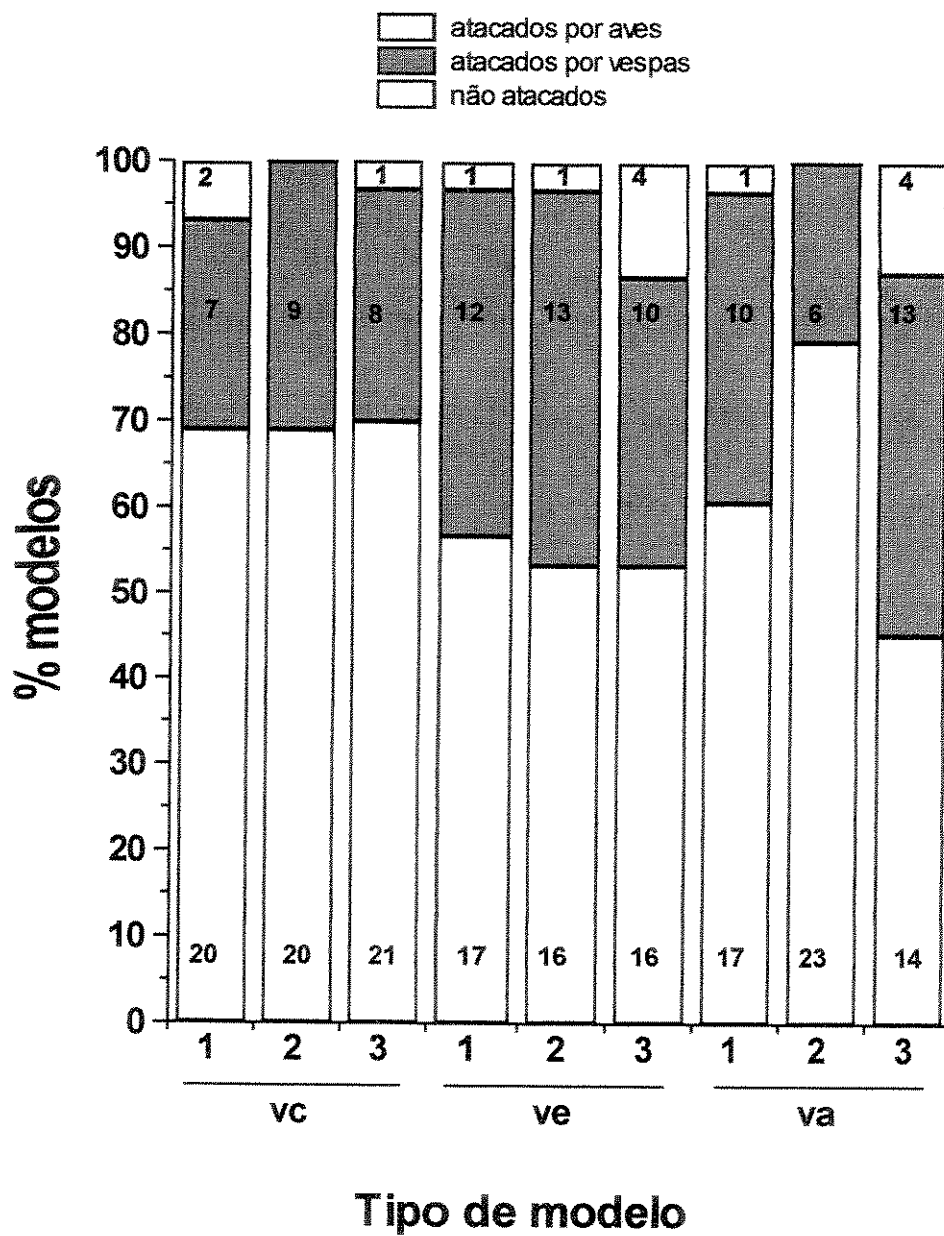


Figura 8. Intensidade de ataque aos diferentes tipos de modelos em bordas de mata na Reserva Florestal de Linhares, ES. Experimento de julho de 1996.

1 = 1 mm de diâmetro x 10 mm de comprimento; 2 = 2 x 20; 3 = 2.5 x 25;

vc = modelo verde claro; va = verde amarelado e ve = verde escuro. Os números no interior das barras referem-se ao número de modelos em cada categoria.

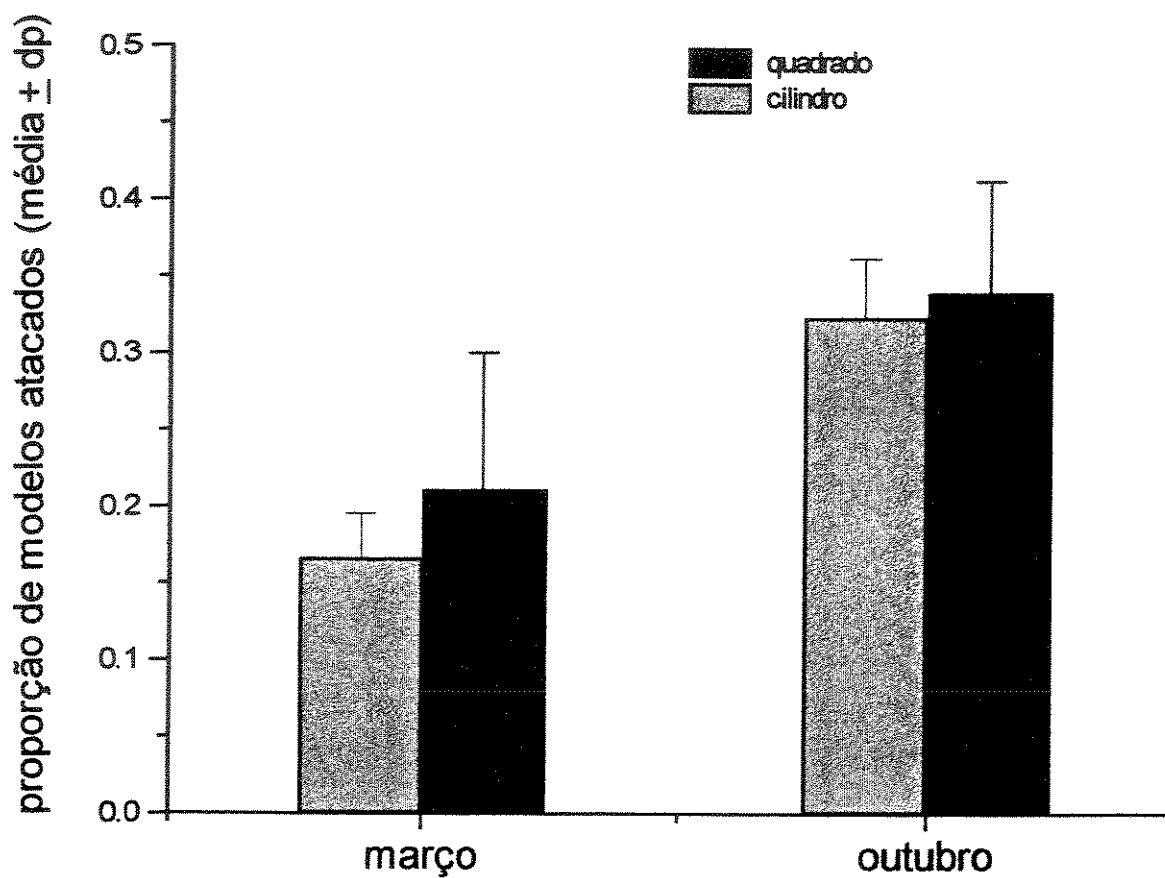


Figura 9. Proporção (média \pm dp) de modelos de diferentes formas que apresentaram marcas de ataque, em março e outubro de 1996, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

A taxa de ataque a modelos cilíndricos e quadrados aumentou em outubro de 1996 (ANOVA, $F_{1,8} = 10.6$, $p = 0.012$), provavelmente devido a inclusão de um transecto no interior da mata (ver abaixo).

Avaliação do efeito do habitat, da altura na qual se encontra a presa e da época do ano sobre a ação de inimigos naturais visualmente orientados.

A taxa de recuperação dos modelos artificiais foi bastante alta; apenas em dezembro de 1995 o número de modelos perdidos foi maior que 10 % (Fig. 10). Neste período ocorreram fortes chuvas na área e vários modelos se descolaram da folhagem durante os dias de exposição a predadores. A taxa total de ataque variou de 20 % a 50 % nas diferentes amostragens (Fig. 11).

Os resultados obtidos no experimento principal mostram que as taxas de ataque por predadores variam com a época do ano, o habitat e a altura na qual se encontra a presa (Tabela 3, Fig. 11, Fig. 12). A taxa de ataque por predadores visualmente orientados varia ao longo do ano ($F_{4,120} = 18.35$, $p < 0.001$), apresentando um pico no final da primavera (dezembro/1995) e um mínimo no fim do outono (junho de 1996) (Fig. 11a). A taxa de ataque de lagartas artificiais também variou com a altura dos modelos na vegetação ($F_{3,120} = 8.87$, $p < 0.001$) sendo mais reduzida em alturas próximas ao solo principalmente durante a primavera e verão (Fig. 11b). Finalmente, a taxa de predação mostrou-se diferenciada entre os três tipos de habitats (Fig. 11c). De forma geral,

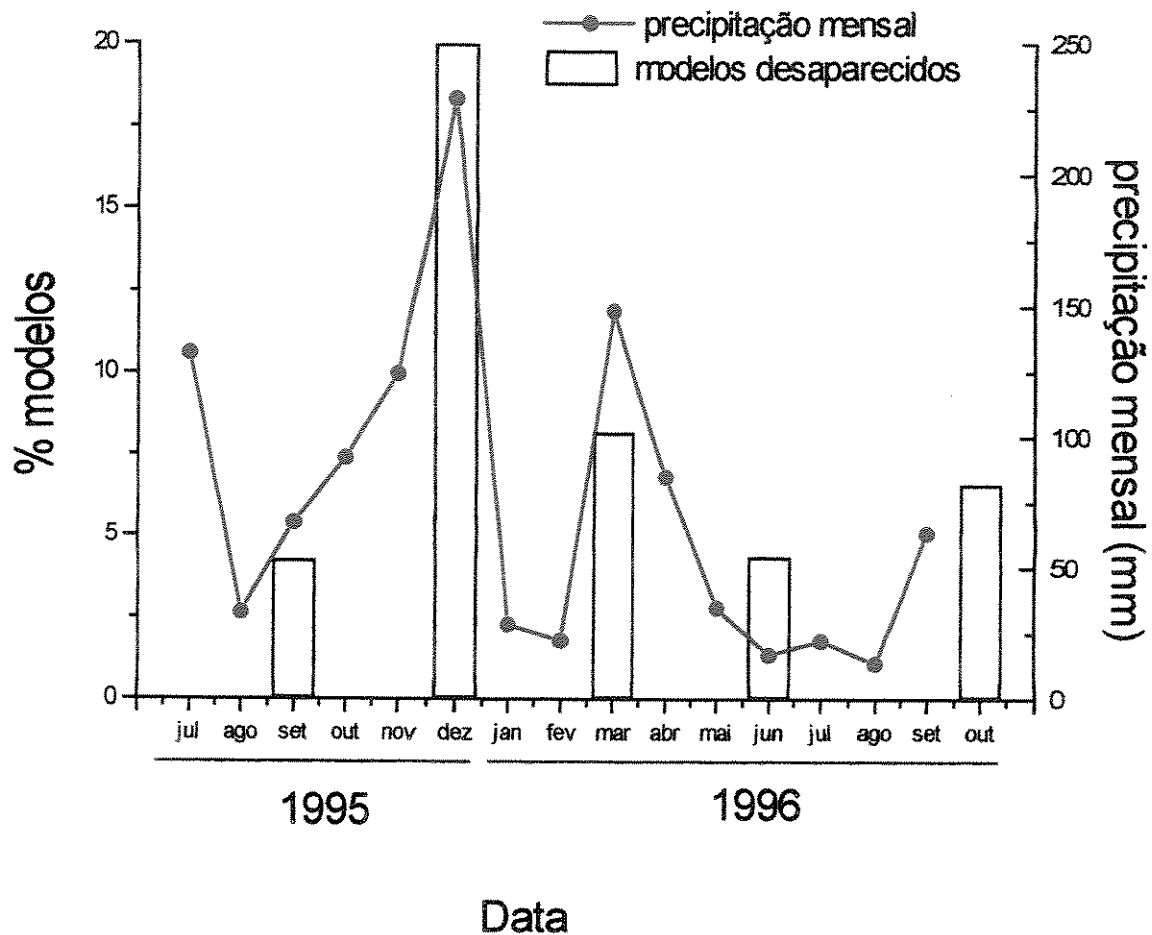


Figura 10. Porcentagem de modelos desaparecidos e precipitação mensal ao longo do ano de estudo na Reserva Florestal de Linhares, ES. Os dados meteorológicos foram cedidos pela Estação Climática da Reserva Florestal de Linhares.

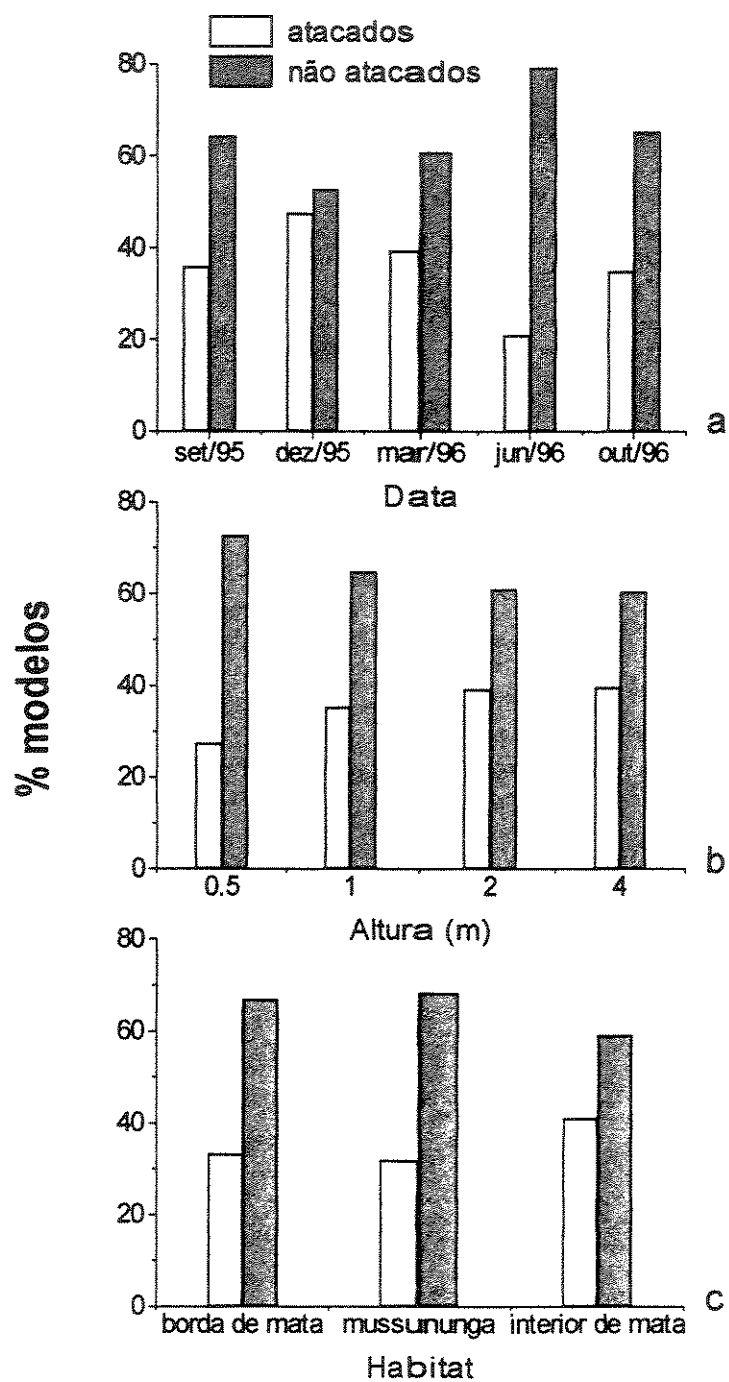


Figura 11. Intensidade total de ataque aos modelos em relação as variáveis estudadas: a) época do ano; b) altura da presa na vegetação; e c) habitat, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Tabela 3. Resultado da Análise de Variância Multifatorial com replicações realizada para comparar as proporções de modelos atacados nos três habitats, quatro alturas e cinco épocas do ano estudados na Reserva Florestal de Linhares. ES. As observações foram transformadas usando arcoseno para proporções. SQ = soma de quadrados, QM = quadrado médio

Fator	SQ	QM	gl	F	p
Altura	0.316	0.105	3	8.870	< 0.001
Habitat	0.260	0.130	2	10.961	< 0.001
Época do ano	0.941	0.235	4	19.829	< 0.001
Altura*Habitat	0.048	0.008	6	0.672	0.672
Altura *Época do ano	0.274	0.023	12	1.925	0.038
Habitat*Época do ano	0.480	0.060	8	5.059	< 0.001
Altura*Habitat*Época do ano	0.159	0.007	24	0.560	0.950
Erro	1.424	0.012	120		

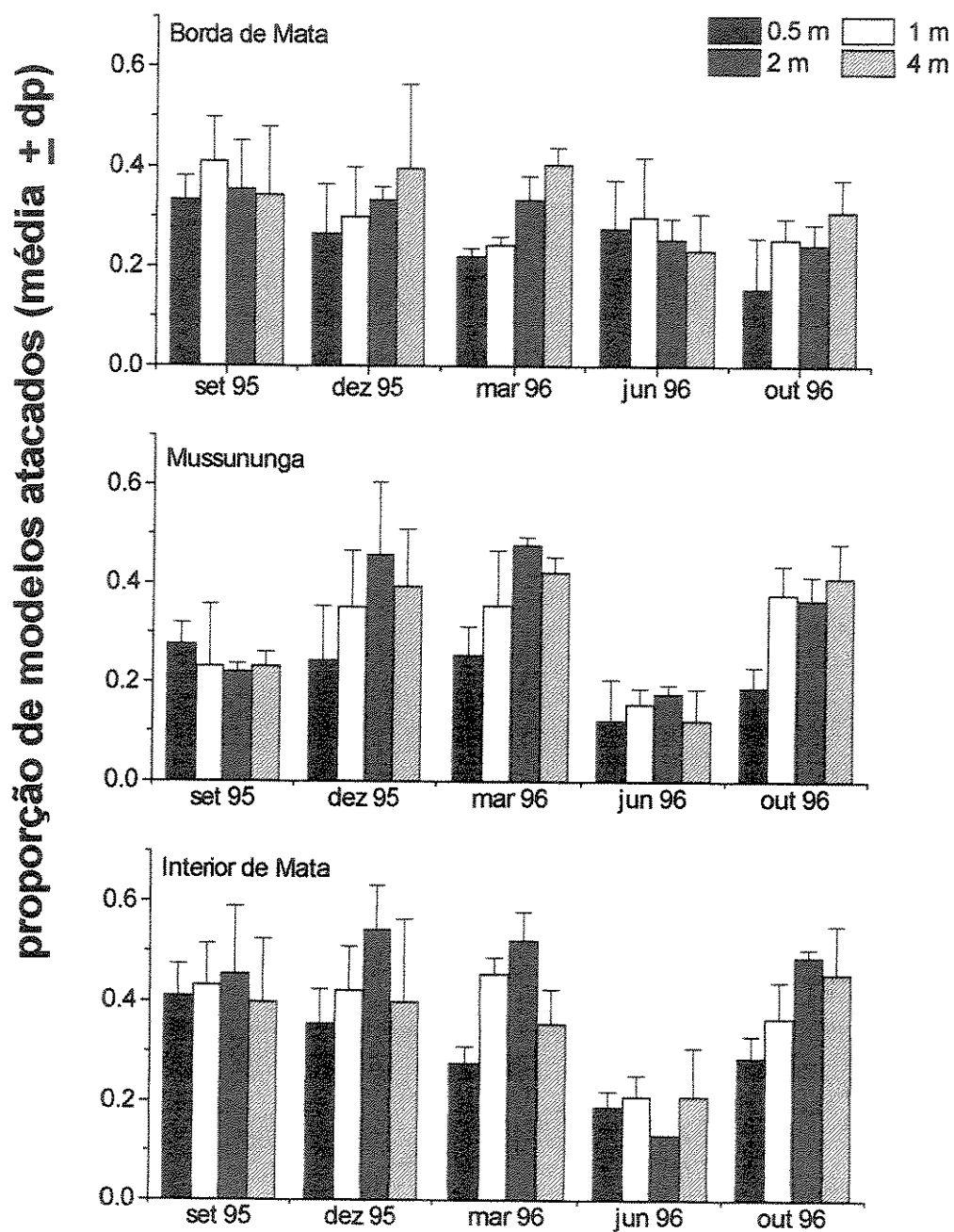


Figura 12. Proporção (média \pm dp) de lagartas artificiais atacadas em função da altura, habitat e época do ano, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

a taxa de ataque de modelos artificiais foi maior no interior da mata e menor na borda de mata e mussununga.

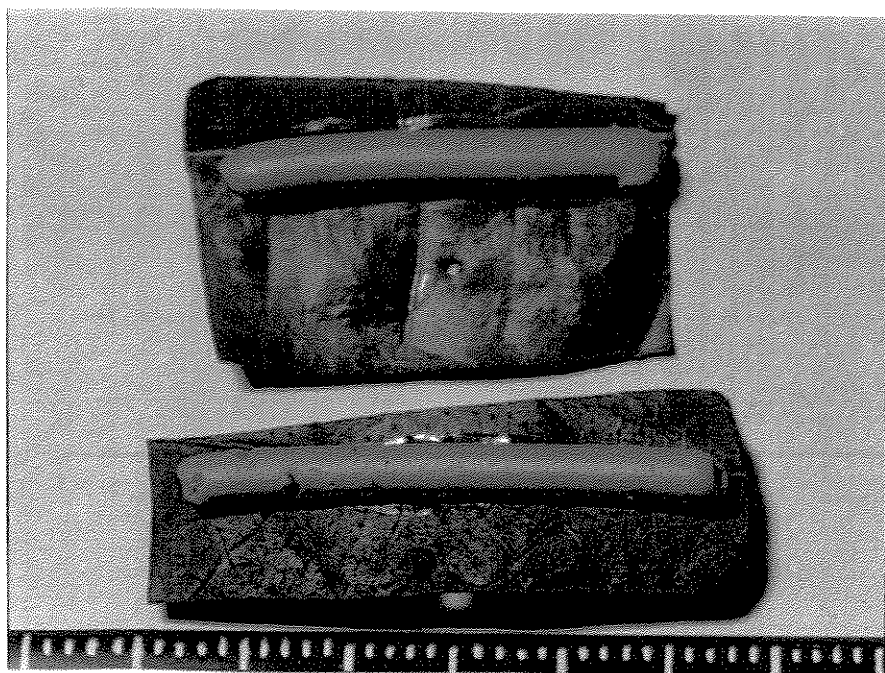
Os resultados da ANOVA evidenciam uma interação estatística entre as variáveis "altura" e "época do ano" ($F_{12,120} = 1.93$, $p = 0.038$). Esta interação parece ser devida a um relativo aumento na taxa de ataque nas alturas maiores (2 e 4 m), durante os meses mais quentes, associado ao pico da taxa total de predação (dezembro/95, março/96 e outubro/96). A ação de predadores nas diferentes faixas de altura não varia com o tipo de habitat estudado como evidenciado pelo termo de interação correspondente na ANOVA ($F_{6,120} = 0.67$, $p = 0.672$). Existe, também, uma interação entre as variáveis "hábitat" e "época do ano" ($F_{8,120} = 5.06$, $p < 0.001$). Aparentemente, esta deve-se a uma diminuição relativa da taxa de ataque na mussununga durante setembro de 1995, a um aumento da taxa de ataque na borda da mata em junho de 1996 e a uma diminuição da taxa de ataque na borda da mata em outubro de 1996 (ver Fig. 12).

Diferentes predadores

Em julho de 1996, realizei observações casuais de bandos mistos de aves insetívoras ($n = 4$) nas margens da estrada da Mantegueira. A formação deste tipo de bando é comum fora da estação reprodutiva de aves (Stotz 1993). Em um destes bandos observei, em duas ocasiões, um macho de Tiê galo (Tachyphonus cristatus (Thraupidae)) (Fig. 13a) atacando uma larva artificial colocada, na vegetação, a um metro de altura. Os ataques por aves podem produzir marcas assimétricas e profundas ou retirar parte do modelo (Fig. 13b).



a



b

Figura 13. a) Macho de Tachyphonus cristatus (Thraupidae) e b) marcas deixadas por um indivíduo desta espécie nos modelos artificiais.

Além dos danos atribuíveis a aves, pude identificar pelo menos 3 tipos de marcas deixadas por insetos: a) marcas de raspagem da massa; neste caso é possível identificar, sob a lupa, pequenos traços simétricos que aparentemente são resultado de várias mordidas feitas por mandíbulas pequenas; b) marcas de mandíbulas de himenópteros; neste caso é possível identificar mandíbulas de diferentes tamanhos; c) marcas de ataque insistente por mandíbulas de himenópteros, deixando o modelo bastante deformado (Fig. 14).

Apesar de ser verificada uma forte variação nos tamanhos das marcas de mandíbulas de insetos, não utilizei esta separação pois não pude diferenciar, com certeza, as diferenças devidas a diferentes tamanhos de aparelho bucal daquelas resultantes de variações na intensidade da mordida.

A proporção de modelos atacados por insetos foi maior em todos os experimentos (hipótese nula $p_i = p_a = 0.5$; $G_4 = 13.68$, $p = 0.008$; Fig. 15) e corresponde a mais que 85% das marcas encontradas. Desta forma, o padrão de predação total dos modelos artificiais corresponde, basicamente, às diferenças na ação deste grupo de predadores.

A ação dos dois grupos de predadores em função da altura e hábitat não foi diferente (Fig. 16, Tabela 4) mas variou entre as diferentes épocas do ano ($F_{4,115} = 0.001$, $p = 0.001$). A contribuição relativa de marcas deixadas por aves aumentou na primavera (setembro/95 e outubro/96) (Fig. 15, Fig. 16), o que coincide com o início da estação reprodutiva de muitas espécies de aves tropicais (Silva 1992). A ANOVA mostrou, também, valores marginais de significância no termo de interação entre as variáveis "hábitat" e "época do ano" ($F_{8,115} = 1.84$, $p = 0.077$). Aparentemente, a contribuição relativa de vespas aos ataque durante os

meses de primavera foi menor na borda de mata e mussununga do que no interior da mata (Fig. 16).

Com relação à posição das marcas, 32% dos modelos apresentavam marcas nas pontas, 56% nas pontas e no centro e apenas 12% tinham marcas somente no centro. É possível que os resultados estejam refletindo uma característica comportamental dos predadores e a preferência por atacar as pontas deva-se ao comportamento de atingir primeiramente a cabeça das presas.

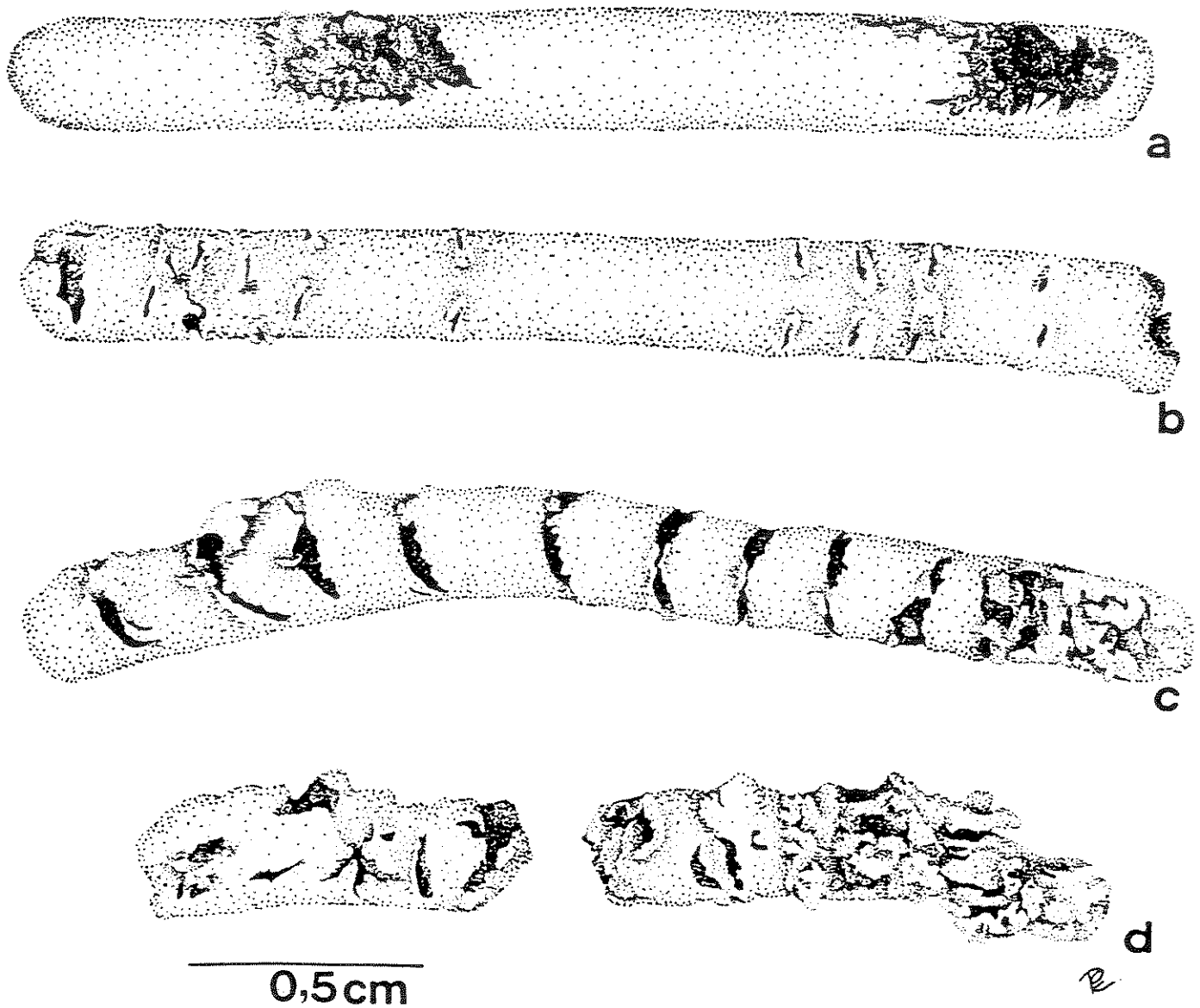


Figura 14. Tipos de marcas de ataque deixadas nas lagartas artificiais: a) marcas de raspagem por pequenas mandíbulas; b) marcas de mandíbulas pequenas; c) marcas de mandíbulas grandes; d) marcas de vários ataques por mandíbulas. Em todos os casos, é possível verificar que são mandíbulas de himenópteros.

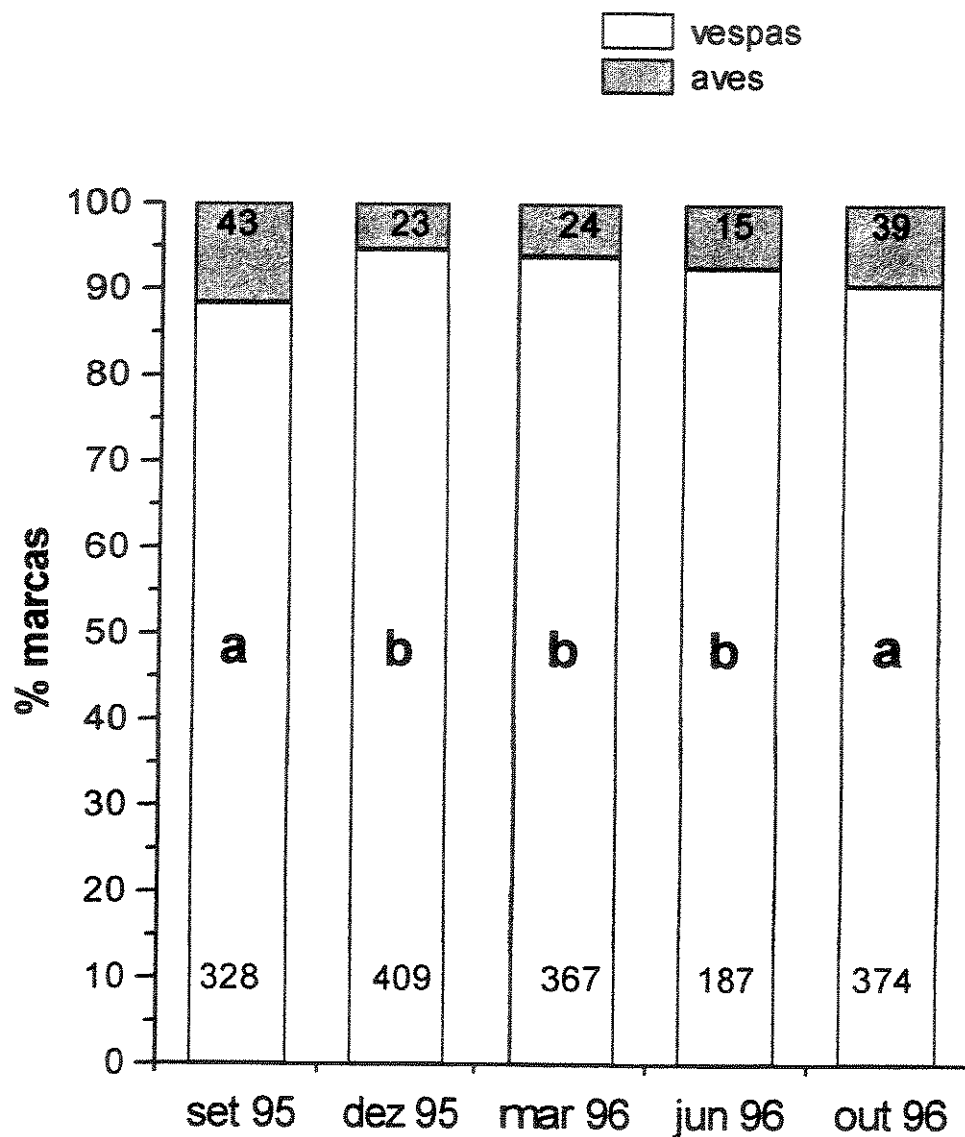


Figura 15. Porcentagem de modelos atacados por aves e insetos nas cinco épocas do ano estudadas na Reserva Florestal de Linhares, ES. Os números dentro das barras indicam o número de modelos encontrados com as diferentes marcas. Letras iguais no interior das barras indicam grupos de dados homogêneos.

Tabela 4. Resultado da Análise de Variância Multifatorial com replicações realizada para comparar as proporções de modelos que apresentaram marcas de vespas entre os atacados nos três habitats, quatro alturas e cinco épocas do ano estudados na Reserva Florestal de Linhares, ES. As observações foram transformadas usando arcoseno para proporções. SQ = soma de quadrados, QM = quadrado médio

Fator	SQ	QM	gl	F	p
Altura	0.015	0.005	3	0.139	0.936
Habitat	0.024	0.179	2	0.328	0.721
Época do ano	0.717	0.179	4	4.916	0.001
Altura*Habitat	0.161	0.027	6	0.738	0.620
Altura *Época do ano	0.459	0.038	12	1.049	0.410
Habitat*Época do ano	0.537	0.067	8	1.840	0.077
Altura*Habitat*Época do ano	0.843	0.035	24	0.963	0.520
Erro	4.194	0.036	115		

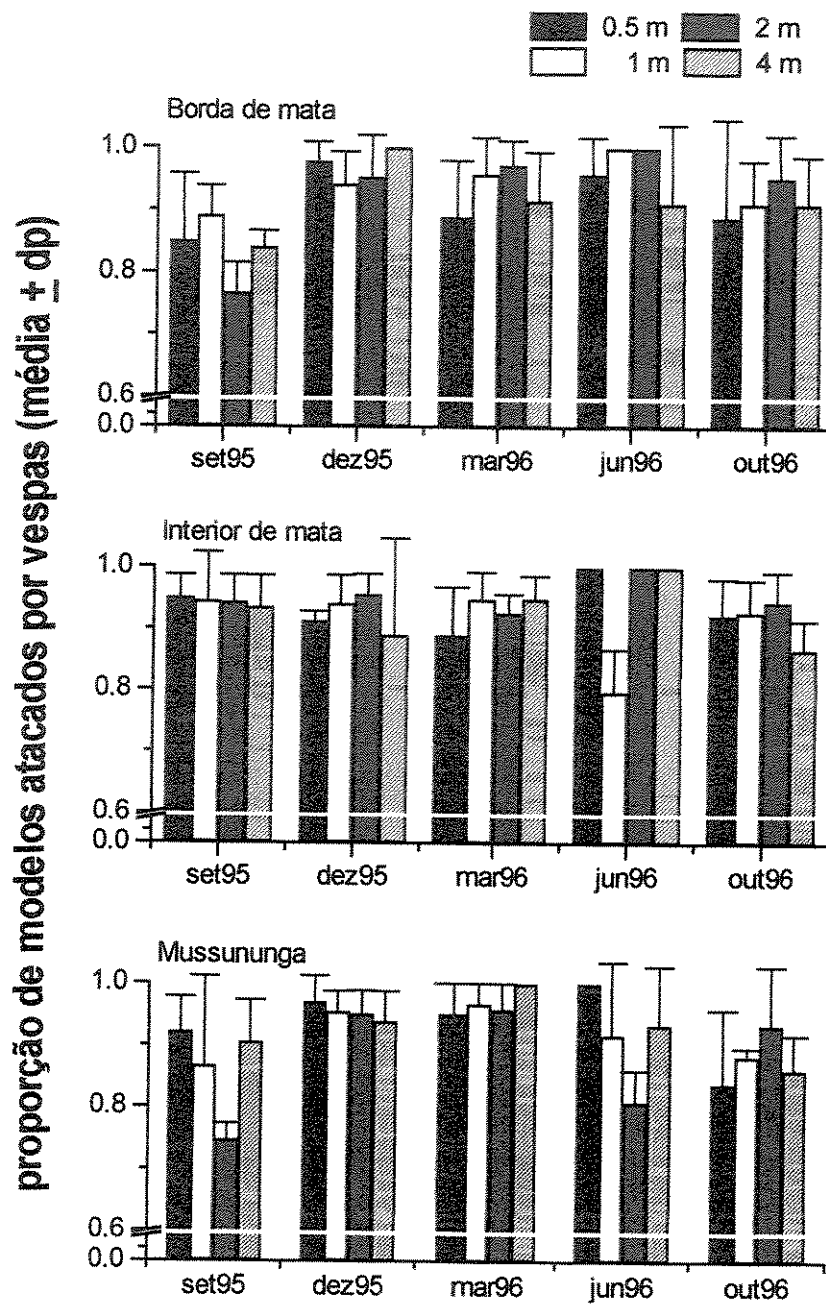


Figura 16. Proporção de modelos atacados por vespas (média \pm dp) entre os que mostravam marcas de ataques nas quatro alturas, três habitats e cinco épocas do ano estudadas na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Discussão

Meus resultados, além de comprovarem a eficiência da metodologia de modelos artificiais, indicam que o estágio larval de lepidópteros pode estar sujeito a uma forte pressão de predação. As taxas de ataque foram bastante altas variando de 20 a 50 % em cinco dias apesar do pouco realismo dos modelos artificiais. Os resultados sugerem, também, a importância de himenópteros como predadores de lagartas uma vez que estes inimigos naturais realizaram mais de 80 % dos ataques. Além disso, confirmam a existência de um ciclo sazonal na atividade de inimigos naturais, que declina durante a estação seca, e sugerem que predadores visualmente orientados atacam mais presas em estratos mais altos na vegetação.

A metodologia

Com relação a eficiência da metodologia utilizada, meus resultados mostram que predadores com orientação visual, provavelmente representando várias espécies de aves insetívoras e vespas predadoras, atacam os modelos artificiais e deixam marcas de mordidas. Devido às diferenças morfológicas nas mandíbulas e no comportamento de ataque, as marcas podem ser classificadas em diferentes tipos, sugerindo quais predadores as fizeram. Além disso, os predadores menos seletivos, como aves e vespas, não distinguiram fortemente entre diferentes formas, cores e tamanhos de modelos artificiais e atacaram todos em frequência semelhante. Entretanto, todas as cores que testei estavam dentro do espectro do verde. A pequena discriminação mostrada pelos ataques nos experimentos

controle reflete uma característica importante de muitos predadores de lagartas: tanto aves insetívoras (Greenberg e Gradwohl 1980) como vespas sociais (Gianotti 1995, Heinrich 1984,) são predadores pouco seletivos. Jeanne (1972 apud Cornelius 1993), por exemplo, observou que o vespídeo Mischocyttarus derwseni mordia protuberâncias de pequenos ramos e pecíolos de gramíneas que poderiam parecer presas. Da mesma forma, Duncan (1939 apud Cornelius 1993) observou indivíduos de Dolichovespula maculata atacando cabeças de pregos em paredes onde forrageavam à procura de presas.

Após alcançar um valor baixo em julho de 1996, a taxa de ataque aumentou, no experimento realizado em outubro de 1996, até níveis semelhantes aos encontrados no ano anterior. Este resultado indica a existência de um ciclo sazonal na ação de predadores generalistas. É importante notar, também, que este aumento possibilita descartar a hipótese de que o declínio na taxa de predação encontrado em junho de 1996 deva-se a um aprendizado por parte dos predadores devido ao reconhecimento e rejeição visual dos modelos. Acredito que o espaçamento de dois meses entre os blocos experimentais seja suficiente para evitar um aprendizado por parte dos predadores, principalmente no caso de vespas que apresentam uma duração mais curta do estágio adulto. No caso de aves, no entanto, deve ser levada em conta o fato de que o recrutamento de indivíduos "ingênuos" durante a estação reprodutiva pode ter afetado as taxas de ataque aos modelos artificiais.

Embora as taxas de ataque encontradas não reflitam necessariamente taxas reais de predação, a utilização de modelos artificiais torna-se valiosa para comparar as taxas de ataque em diferentes situações. Uma das grandes

vantagens deste método é que ele permite experimentos com um número suficientemente alto de amostras para obter estimativas estatisticamente confiáveis. Isto é bem difícil nas outras técnicas usadas para estimar taxas de predação (Greenstone 1989). Além disso, o método permite a manipulação das condições de exposição das "presas" e evita um possível viés devido à diferenças fenotípicas entre larvas.

Predadores generalistas e sua potencial importância como inimigos naturais de larvas de Lepidoptera

As taxas de ataque foram bastante altas indicando como pode ser importante a pressão de predação sobre larvas de Lepidoptera. Uma taxa de ataque diária de 7 - 17% em lagartas palatáveis, de tamanho similar aos modelos, daria em 10 dias uma mortalidade de 50 - 85% devido a predadores visualmente orientados. Se a predação se mantém em taxas parecidas durante todas as fases de desenvolvimento larval, a taxa de mortalidade devido à predação para uma fase larval de 25 dias seria de 83 - 93%. Estes cálculos são bastante especulativos pois consideram apenas a detecção da presa pelo predador (Alcock 1993). Uma vez que as larvas artificiais são expostas e não apresentam estratégias de defesa, não é possível avaliar outras etapas da interação predador-presa como, por exemplo, o domínio da presa. Além disso, um mesmo modelo pode ser atacado por mais de um predador. No entanto, com essas ressalvas, os resultados indicam

a grande importância que predadores generalistas devem ter como fator de mortalidade de larvas de lepidópteros na área de estudo.

Grande parte das marcas que classifiquei como “insetos” devem-se, provavelmente, à ação de himenópteros. Dentro de Hymenoptera as famílias Formicidae, Vespidae e Sphecidae incluem espécies que predam larvas de Lepidoptera (LaSalle e Gauld 1993). Algumas formigas (como as Gigantiops destructor) apresentam uma excelente visão mas, geralmente, não respondem a presas que permanecem imóveis detectando-as apenas em movimento (Hölldobler e Wilson 1990). Além disso, as formigas que forrageiam na vegetação da área de estudo apresentam, de forma geral, um tamanho pequeno (com exceção de Ectatomma turberculatum e Pachycondyla villosa³) sendo pouco provável que tenham contribuído notavelmente para os ataques registrados, apesar de que podem ser importantes predadores de larvas naturais (Gomes-Filho e Benson 1996). Portanto, é provável que principalmente vespas sociais, como Polybia sp. que é comum na área de estudo, e algumas espécies de Sphecidae sejam os insetos responsáveis pelos ataques aos modelos artificiais.

O fato de que o ataque por vespas tenha sido 12 vezes maior que o de aves sugere que a ação destes inimigos naturais é bastante importante na área de estudo. Entretanto, não indica, necessariamente, que a predação por vespas tenha uma maior importância como pressão seletiva sobre lagartas favorecendo a evolução de adaptações defensivas. Acredito que aves, devido à sua maior acuidade visual (Heinrich 1993), sejam menos enganadas pelos modelos que

³ A. Gomes-Filho, Pós-graduação em Ecologia, I. B., UNICAMP; dados não publicados

vespas, que usualmente caçam mordendo quase tudo que se destaque visualmente do substrato (Heinrich 1984, Cornelius 1993). Essa idéia é reforçada pelo estudo realizado por Gomes-Filho e Benson (1996) na mesma área de estudo. Através da exclusão de predadores de Eurema albula, estes autores encontraram que a contribuição de diferentes predadores generalistas (aves, formigas e outros artrópodos) para a mortalidade das larvas é similar. Portanto, o método que utilizei pode subestimar a importância de aves como predadores de lagartas.

Porém, o grande número de ataques por vespas é, por si só, um resultado bastante interessante. A importância de invertebrados como predadores de larvas de Lepidoptera é reconhecida (Montllor e Bernays 1993) e himenópteros parecem ter um papel de destaque. Schoenly (1990), em uma revisão de estudos que tratam de interações tróficas, reporta que himenópteros contribuem com 57% da predação sobre outros insetos em habitats terrestres. Além disso, interagem (como predadores e parasitóides) com um maior número de insetos-presa do que as outras ordens de insetos. No entanto, muitos dos estudos focalizam formigas e/ou parasitóides e pouca ênfase é dada ao papel de vespas predadoras (Steward et al. 1988), principalmente nos trópicos. LaSalle e Gauld (1993), por exemplo, consideram que formigas, abelhas e himenópteros parasitas são os três grupos principais de Hymenoptera que têm maior impacto sobre outros organismos. Por outro lado, alguns estudos realizados na zona temperada indicam a importância que pode ter a pressão de predação por vespas sobre larvas de Lepidoptera (Steward et al. 1988, Stamp e Bowers 1988, 1991). Além disso, Raw (1988) mostra que conjuntos de vespas sociais podem controlar populações nativas de pragas em sistemas agrícolas indígenas brasileiros.

É curioso o fato de que, apesar de ser reconhecido que larvas de Lepidoptera constituem o grupo majoritário da dieta de vespas sociais (Hunt et al. 1987, Jeanne 1991, Giannotti et al. 1995), tão poucos estudos tenham focalizado seu papel como força seletiva sobre suas presas. Meus resultados indicam que, efetivamente, estes inimigos naturais podem ter um papel fundamental tanto no controle populacional como na determinação de utilização de recursos de insetos fitófagos (ver abaixo). Além disso, vespas sociais foram observadas predando larvas de Eurema albula na mesma área de estudo ⁴. Como as vespas mordem as lagartas, comumente deixam manchas de hemolinfa nas folhas que podem ser consideradas registros de predação por estes insetos. É comum observar estas manchas em folhas de Senna pendula e associá-las ao desaparecimento de larvas de 4º e 5º estágio de E. albula ⁴. Acredito, portanto, que o papel de vespas como inimigos naturais de lagartas tem sido subestimado e que são necessários mais estudos que investiguem esta questão.

Variações sazonais na ação de predadores e abundância de fitófagos

Teoricamente, oscilações populacionais intrínsecas deveriam ocorrer somente via regulação dependente da densidade com envolvimento de uma certa defasagem de tempo ("time-delay") (Hutchinson 1948). A capacidade de predadores de regular populações de lepidópteros quando estas se encontram em baixas densidades tem sido bastante discutida na literatura (Mason e Torgersen

⁴ W. W. Benson, Departamento de Zoologia, J. B., UNICAMP; comunicação pessoal.

1987 - parasitóides/diversos predadores, Crawford e Jennings 1989 - aves, Elkington et al. 1996 - roedores, Berryman 1996). No entanto, muitos lepidópteros apresentam densidades populacionais em um nível bem abaixo do que o necessário para que ocorra retroalimentação negativa com os fatores de interação (Berryman 1996), ou seja, suas densidades não são altas o suficiente para gerar uma resposta numérica ou funcional dos predadores (Holling 1959).

Muitos predadores vertebrados e invertebrados são polípagos, de tal forma que nenhuma espécie particular de presa tem suficiente importância na determinação de um aumento numérico na densidade do predador, ou de uma resposta funcional, grande o suficiente para efetuar regulação (Holt e Lawton 1994). Portanto, a abundância de predadores dependeria da produtividade da comunidade inteira de presas ou de fatores extrínsecos à mesma. No entanto, quando tratando-se de uma presa dominante, tanto a resposta numérica como uma resposta funcional dos predadores, em particular na procura especializada da presa abundante, pode resultar num aumento da predação suficiente para efetuar um controle (Royama 1992).

Os resultados deste estudo mostram claramente que existe uma variação sazonal forte na ação de predadores generalistas. Esta variação pode ser devida, principalmente, a variações nas demandas energéticas dos predadores relacionadas, inclusive, com variações populacionais dos mesmos (i. e., época reprodutiva) que podem ser independentes da abundância de espécies particulares de presas.

A época reprodutiva de grande parte das aves de Mata Atlântica coincide com o período de maior pluviosidade de outubro a março (Silva 1992, ver Fig. 9).

Neste período, supõe-se que a demanda por alimento aumenta com a formação dos ninhos e recrutamento das aves jovens. Meus resultados mostram que a contribuição de aves ao número de modelos atacados foi maior ($\cong 10,5\%$) nos meses de primavera (setembro de 1995 e outubro de 1996) do que em outras épocas do ano ($\cong 6,0\%$). Esta tendência pode estar relacionada com uma maior demanda por presas durante o início da estação reprodutiva. Em um estudo realizado na Califórnia, Karban (1989) reporta que a pressão de predação por aves foi um dos fatores mais importantes na diminuição da densidade de larvas da mariposa Platyptilia williamsii (Pterophoridae) especialmente durante a estação reprodutiva das aves, quando estas se alimentam extensivamente de insetos.

Condições climáticas e disponibilidade de recursos podem influenciar a dinâmica de vespas sociais, causando mudanças sazonais na sua abundância (Spradbery 1971). O clima pode, por exemplo, afetar o comportamento de forrageamento de aves e artrópodos predadores (Evans 1982, Floyd 1996). Um aumento na demanda energética das colônias de vespas pode incrementar a pressão de predação exercida sobre fitófagos (Rabb e Lawson 1957, Steward et al. 1988). Hirose et al. (1980) reportam que a mortalidade de larvas de Papilio xuthus L. (Papilionidae), no Japão, é maior nas gerações que coincidem com a época reprodutiva dos predadores -- o pardal Passer montanus saturatus e os vespídeos Polistes jadwigae e P. chinensis antennalis. Os autores ressaltam, também, que a mortalidade devida a estes predadores está mais relacionada com a demanda energética dos inimigos naturais do que com a densidade de larvas.

Na zona temperada, colônias de vespas predadoras como Polistes sp. possuem um ciclo anual bem demarcado (Wilson 1971). No entanto, para

espécies tropicais só existem dados fragmentados (Ramos e Diniz 1995). Em áreas urbanas do Brasil Central, colônias de Polistes versicolor possuem um padrão marcadamente sazonal com um decréscimo da produtividade durante a estação seca (Ramos e Diniz 1995). No Sudeste brasileiro, existem marcadas diferenças na intensidade de forrageamento de Polistes l. lanio nas diferentes estações (Giannotti et al. 1995) sendo maior no verão. Apesar das colônias estarem ativas durante todo o ano (Giannotti e Machado 1994, Giannotti et al. 1995), um menor número de ninhos ativos é encontrado durante os meses de inverno (julho a agosto) (Giannotti e Machado 1994).

A maior ação de predadores no interior da mata e mussununga durante os meses de pico de atividade sugere a ocupação destes habitats durante os meses de maior demanda energética. A utilização de bordas de mata, entretanto, parece ser mais constante nos diferentes períodos do ano. Porém, uma vez que os transectos montados no interior de mata e mussununga tinham seu início a partir da borda, parece factível imaginar que o declínio no ataque de predadores generalistas, mesmo sendo mais forte nestes habitats, reflita na abundância da população de Eurema albula e outros fitófagos como um todo.

Assim, os predadores generalistas podem atuar como um fator delimitador da abundância de suas presas. Quando a pressão de predação é mais frouxa, os números populacionais aumentam até outros fatores se tornarem limitantes. Este tipo de interação pode ser muito importante em sistemas mais complexos como os tropicais (Basset 1996), onde a diversidade de presas e heterogeneidade ambiental é maior e, portanto, as relações predador-presa podem se tornar menos estreitas. Elton (1973), por exemplo, atribui as baixas abundâncias de populações

de invertebrados em florestas tropicais à pressão de predação. Trabalhos recentes também mostram que comunidades de inimigos naturais generalistas podem ter efeitos importantes sobre a população de suas presas em sistemas agrícolas tropicais (Settle *et al.* 1996). Portanto, é possível que o ciclo sazonal na ação de inimigos naturais documentado neste trabalho explique a reduzida abundância de lepidópteros em geral e os picos populacionais de muitas espécies durante o inverno.

Variações espaciais e estratificação na ação de predadores e a escolha de recursos por fitófagos

Meus resultados mostram que, em cada período, as taxas de ataque a larvas artificiais se distribuem através dos diferentes habitats e alturas de forma bastante uniforme. A estratificação na ação de predadores, por exemplo, não varia entre os diferentes habitats. Esta uniformidade sugere que os predadores se distribuem regularmente na vegetação à procura de presas. Este padrão é esperado caso os predadores se distribuam no ambiente de forma a maximizar seu sucesso, competindo pelos locais mais adequados e resultando em uma “distribuição ideal livre” (Fretwell 1972).

De uma forma geral, as taxas de ataque foram menores na mussununga, que apresenta uma vegetação mais baixa e esparsa sobre um solo extremamente seco. Este resultado pode dever-se a variações na ocupação desta área por predadores ou a diferenças na detecção das presas devido ao tipo de vegetação

(Robinson e Holmes 1982). É possível, também, que variações na abundância de presas naturais entre os habitats (Emmel e Leck 1970) explique este padrão. Robinson e Holmes (1982) sugerem que variações na estrutura da vegetação e abundância de presas podem determinar as estratégias de forrageamento de aves afetando sua capacidade de explorar um habitat particular. Não encontrei diferenças na importância relativa de aves e vespas nos diferentes tipos de habitats e alturas, sugerindo que os fatores que influenciam as taxas de ataque entre estas variáveis são comuns aos dois grupos de predadores. No entanto, a contribuição relativa de aves ao número de modelos atacados nos diferentes habitats apresentou uma interação marginalmente significativa com a época do ano. Este resultado talvez esteja indicando uma ocupação diferencial da borda de mata e mussununga nos períodos em que aves apresentam uma maior demanda energética ou um aumento populacional.

O conceito de “espaço livre de inimigos” e a possibilidade de que predadores e parasitóides atuem como força seletiva sobre fitófagos não é novo (Gilbert e Singer 1975, Price et al 1986, Berdegue *et al.* 1996). Porém, os poucos estudos que consideram o papel de predadores focalizam a importância destes como força seletiva sobre a especificidade dos fitófagos por suas plantas hospedeiras (“host-range”) (Bernays e Graham 1988, Jermy 1988). Pouca atenção é dada ao papel de predadores como força seletiva sobre padrões mais gerais de comportamento como a preferência por diferentes estratos na vegetação (Weseloh 1988) ou por plantas de diferentes tamanhos (Thompson 1983, Fowler 1985). Curiosamente, no entanto, muitos herbívoros vivem em plantas pequenas que nem

sempre oferecem a quantidade de recurso necessária para que os insetos completem seu desenvolvimento (Thompson 1983).

Os resultados deste estudo mostram que a atividade de predadores generalistas pode ser maior em estratos superiores da vegetação, ao menos em algumas épocas do ano. A especialização de predadores por plantas de diferentes arquiteturas (Holmes e Robinson 1981 - aves, Geitzenauer e Bernays 1996 - vespas) ou por diferentes superfícies foliares (Greenberg e Gradwohl 1980) já foi relatada na literatura. No entanto, muito pouco se sabe sobre a ação diferenciada de predadores generalistas nos diferentes estratos na vegetação. A visibilidade da presa pode ser influenciada, por exemplo, pelas condições de luminosidade a que são submetidas (Endler 1978) que podem variar com o estrato na vegetação (Papageorgis 1975).

De forma geral, plantas mais complexas ou maiores são associadas à redução na eficiência de busca de predadores artrópodos (Geitzenauer e Bernays 1996), vertebrados (Holmes e Robinson 1981) e parasitóides (Andow e Prokrymym 1990). Weseloh (1988), no seu estudo sobre predação em larvas da mariposa Lymantria dispar amarradas à diferentes estratos (folhíço, troncos, folhas), numa floresta temperada, concluiu que a pressão de predação é maior em alturas próximas ao solo. Este resultado, porém, refletia um maior acesso aos predadores não voadores, como formigas. Por outro lado, Watanabe (1981) encontrou que larvas da borboleta Papilio xuthus (Papilionidae) apresentam uma maior sobrevivência em plantas hospedeiras (Zanthoxylum ailanthoides) menores. O autor aponta a importância da predação entre os fatores de mortalidade de larvas colocadas experimentalmente em plantas maiores.

Este parece ser o primeiro estudo, em região tropical, que reporta diferenças claras na ação de predadores de larvas de Lepidoptera em diferentes alturas na vegetação. Os resultados sugerem que pode existir uma pressão seletiva favorecendo a escolha por plantas de menor porte. A mortalidade produzida por inimigos naturais pode ser alta (Thompson 1988), de tal forma que o padrão de escolha de plantas hospedeiras pode ser, em parte, baseado na existência de refúgios onde a pressão de predação é menor.

Conclusões

Apesar da pressão de predação ser comumente citada como uma importante força seletiva na ecologia de lepidópteros, existem poucos estudos avaliando a importância da predação em borboletas neotropicais (DeVries 1987). Este é o primeiro trabalho, nesta região, que avalia experimentalmente variações na atividade de predadores visualmente orientados de larvas de Lepidoptera em um sistema natural. Meus resultados, além de documentarem uma intensa atividade de inimigos naturais e estabelecerem uma potencial importância de vespas como predadores chaves neste sistema, corroboraram a expectativa de existência de variações espaciais e temporais na ação de predadores generalistas. Os resultados sugerem que a predação pode estar atuando como um fator controlador de populações de lepidópteros, na área de estudo, causando variações relacionadas à época do ano e ao estrato da vegetação que estes ocupam. A

predação larval pode ser, portanto, um importante fator causal na dinâmica da borboleta Eurema albula e de outros lepidópteros que apresentam picos de abundância no final do outono e no inverno.

As interações entre predadores generalistas e suas presas podem ser muito diversas, transcendendo taxa e hábitats particulares (Holt e Lawton 1994). No entanto, os predadores generalistas podem ser importantes agentes de seleção dos ciclos de vida de lepidópteros tropicais e da forma como estes utilizam seus recursos. A importância de predadores generalistas na dinâmica populacional de fitófagos pode ser interessante, inclusive, para programas de conservação e controle biológico. Sua utilização como agentes de controle biológico vem sendo ressaltada na literatura recente principalmente em regiões tropicais (Settle et al. 1996).

Além disso, em ambientes mais complexos -- como as florestas úmidas tropicais -- os processos locais podem ser mais importantes na manutenção na riqueza local de espécies do que em ambientes menos complexos, como os encontrados em zonas temperadas (Basset 1996). Devido à menor mobilidade dos organismos tropicais, geralmente a ocupação de diferentes nichos é determinada por condições locais favoráveis mais do que pela dispersão. As implicações deste tipo de padrão são bem interessantes uma vez que os efeitos de fragmentação de habitat (e conseqüente diminuição na abundância de predadores generalistas) poderiam ser, portanto, mais pronunciados em ambientes tropicais.

Concluindo, este estudo mostra a importância que predadores generalistas podem ter sobre populações de fitófagos tropicais e como este tipo de pressão está sujeito a variações relacionadas à complexidade do sistema estudado. A

ação dos predadores, mesmo sendo independente da densidade de espécies particulares de presas, pode determinar a procura de refúgios temporais e espaciais por fitófagos. Desta forma, generalizações sobre os processos que envolvem a dinâmica populacional e, conseqüentemente, a estrutura de comunidades de fitófagos tropicais devem ser feitas com cautela considerando a heterogeneidade dos fatores envolvidos.

Literatura citada

- Alcock, J. 1993. Animal behavior: an evolutionary approach. 5ª edição. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Andow, D. A. e D. R. Prokrym. 1990. Plant structural complexity and host-finding by a parasitoid. *Oecologia* **82**:162-165.
- Baker, R. R. 1970. Bird predation as selective pressure on the immature stages of the cabbage butterflies, Pieris rapae and P. brassicae. *Journal of Zoology* **162**:43-59.
- Barbosa, P. e J. C. Schultz (organizadores). 1987. Insect Outbreaks. Academic Press, San Diego, CA.
- Barnes, H. F. 1969. Studies of fluctuations in insect populations. VII. The button top midge (Rhabdophaga heterobia) at Syston, 1934-1939. *Journal of Applied Ecology* **6**:202-214.
- Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology* **77**:1906-1919.
- Begon, M., J. L. Harper e C. R. Townsend. 1990. Ecology - individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, London.
- Belovsky, G. E., J. B. Slade e B. A. Stockhoff. 1990. Susceptibility to predation for different grasshoppers: an experimental study. *Ecology* **71**:624-634.
- Benson, W. W. 1994. Causas do ciclo anual de abundância do fitófago tropical Eurema albula (Lepidoptera: Pieridae): uma análise preliminar. Resumos do II Congresso de Ecologia do Brasil. Londrina, Paraná.
- Berdegue, M., J. T. Trumble, J. D. Hare e R. A. Redak. 1996. Is there enemy-free space? The evidence for terrestrial insects and freshwater arthropods. *Ecological Entomology* **21**:203-217.
- Berenbaum, M. R. 1995. Aposematism and mimicry in caterpillars. *Journal of the Lepidopterists' Society* **49**:386-396.
- Bernays, E. e M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* **69**:886-892.

- Berryman, A. A. 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology and Evolution* **11**:28-32.
- Brodie III, E. D. 1993. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution* **47**:227-235.
- Brown Jr., K. S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. Páginas 142-186 in L. P. C. Morellato (organizadora). *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. Editora da UNICAMP, Campinas.
- Carter, M. C., D. Sutherland, e A. F. G. Dixon. 1984. Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. *Oecologia* **63**:394-397.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* **122**:661-696.
- Costa, F. M. C. B., A. T. Oliveira-Filho e P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in Qualea grandiflora (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology* **17**:362-365.
- Cornelius, M. L. 1993. Influence of caterpillar-feeding damage on the foraging behavior of the paper wasp Mischocyttarus flavitarsis (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior* **6**:771-781.
- Cott, H. B. 1940. *Adaptative Coloration in Animals*. Methuen, London.
- Crawford, H. S. e D. T. Jennings. 1989. Predation by birds on spruce budworm Choristoneura fumiferana: functional, numerical, and total responses. *Ecology* **70**:152-163.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology* **68**:88-97.
- Damman, H. 1993. Patterns of interaction among herbivore species. Páginas 132-169 in N. E. Stamp e T. M. Casey, organizadores. *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Dempster, J. P. 1967. The control of Pieris rapae with DDT: I. The natural mortality of the young stages of Pieris. *Journal of Applied Ecology* **4**:485-500.

- Dempster, J. P. 1968. The control of Pieris rapae with DDT: II. Survival of the young stages of Pieris after spraying. *Journal of Applied Ecology* 5:451-462.
- Dempster, J. P. 1969. Some effects of weed control on the numbers of the small cabbage white (Pieris rapae) on brussels sprouts. *Journal of Applied Ecology* 6:339-345.
- Dempster, J. P. 1984. The natural enemies of butterflies. Páginas 97-104 in Vane-Wright, R. I. e P. R., Ackery, organizadores. *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London.
- Dempster, J. P., M. L. King e K. H. Lakhani. 1976. The status of the swallowtail butterfly in Britain. *Ecological Entomology* 1:71-84.
- DeVries, P. J. 1987. *The Butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princenton University Press, New Jersey.
- Dyer, L. A. e T. Floyd. 1993. Determinants of predation on phytophagous insects: the importance of diet breadth. *Oecologia* 96:575-582.
- Ehrlich, P. R. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. Páginas 25-40 in Vane-Wright, R. I. e P. R., Ackery, organizadores. *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London.
- Ehrlich, P. R. e L. E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly Heliconius ethilla. *Biotropica* 5: 69-82.
- Elkington, J. S., W. M. Healy, J. P. Buonaccorsi, G. H. Boettner, A. M. Hazzard, H. R. Smith e A. M. Liebhold. 1996. Interactions among gypsy moths, white-footed mice, and acorns. *Ecology* 77:2332-2342.
- Elton, C. S. 1973. The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *Ecology* 42:55-104.
- Emmel, T. C. e C. F. Leck. 1970. Seasonal changes in organization of the tropical rain forest butterfly populations in Panama. *Journal of Research on the Lepidoptera* 8: 133-152.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11:319-364.

- Evans, E. W. 1982. Influence of weather on predator/prey relations: stinkbugs and tent caterpillars. *Proceedings of the New York Entomological Society* **90**:241-246.
- Everitt, B. S. 1992. *The analysis of contingency tables*. Chapman & Hall, London.
- Floyd, T. 1996. Top-down impacts on creosotebush herbivores in a spatially and temporally complex environment. *Ecology* **77**:1544-1555.
- Fowler, S. 1985. Differences in insect species richness and faunal composition of birch seedlings, saplings and trees: the importance of plant architecture. *Ecological Entomology* **10**:159-169.
- Fowler, A. C., R. L. Knight, T. L. George e L. C. McEwen. 1991. Effects of avian predators on grasshopper populations in North Dakota grasslands. *Ecology* **72**:1775-1781.
- Freitas, A. V. L. 1993. Biology and population dynamics of Placidula euryanassa, a relict Ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **47**:87-105.
- Freitas, A. V. L. 1996. Population biology of Heterosais edessa (Nymphalidae) and its associated Atlantic forest Ithomiinae community. *Journal of the Lepidopterists' Society* **50**:273-289.
- Freitas, A. V. L. e P. S. Oliveira. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology* **65**:205-210.
- Fretwell, S. D. 1972. *Seasonal environment*. Princeton University Press, Princeteon, NJ.
- Geitzenauer, H. L. e E. A. Bernays. 1996. Plant effects on prey choice by a vespid wasp Polistes arizonensis. *Ecological Entomology* **21**:227-234.
- Giannotti, E. e V. L. L. Machado. 1994. Colonial phenology of Polistes lanio lanio (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* **38**:639-643.
- Gianotti, E., F. Prezoto e V. L. L. Machado. 1995. Foraging activity of Polistes lanio lanio (Fabr.) (Hymenoptera:Vespidae). *Annais da Sociedade de Entomologia do Brasil* **24**:455-463.

- Gilbert, L. E. 1984. The biology of butterfly communities. Páginas 41-54 in Vane-Wright, R. I. e P. R., Ackery, organizadores. *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London.
- Gilbert, L. E. e M. C. Singer. 1975. Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **6**:365-397.
- Ginzburg, L. R. e D. E. Taneyhill. 1994. Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology* **63**:79-92.
- Gomes-Filho, A. e W. W. Benson. 1996. Fontes da predação no folívoro tropical *Eurema albula* Cramer (Lepidoptera: Pieridae): uma avaliação experimental. Resumos do III Congresso Brasileiro de Ecologia, Brasília - DF.
- Gradwohl, J. e R. Greenberg. 1982. The effect of a single species of avian predator on the arthropods of aerial leaf litter. *Ecology* **63**:581-583.
- Greenberg, R. e J. Gradwohl. 1980. Leaf surface specializations of birds and arthropods in a Panamanian forest. *Oecologia* **46**:115-124.
- Greenstone, M. H. 1989. Foreign exploration for predators: a proposed new methodology. *Environmental Entomology* **18**:195-200.
- Gunnarsson, B. 1996. Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. *Journal of Animal Ecology* **65**:389-397.
- Hairston, N. G. 1989. *Ecological experiments: purpose, design and execution*. Cambridge University Press, NY.
- Hairston, N. G., F. E. Smith e L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* **44**:421-425.
- Hassell, M. P. 1985. Insect natural enemies as regulating factors. *Journal of Animal Ecology* **54**:323-334.
- Hassell, M. P., J. Latto e R. M. May. 1989. Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. *Journal of Animal Ecology* **58**:883-892.
- Haukioja, E. 1993. Effects of food and predation on population dynamics. Páginas 425-447 in N. E. Stamp e T. M. Casey, organizadores. *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York, NY.

- Hayes, J. L. 1981. The population ecology of a natural population of the pierid butterfly Colias alexandra. *Oecologia* **49**:188-200.
- Heinrich, G. H. 1984. Strategies of thermoregulation and foraging in two vespid wasps, Dolichovespula maculata and Vespula vulgaris. *Journal of Comparative Physiology* **154B**:175-180.
- Heinrich, B. 1993. How avian predators constrain caterpillar foraging. Páginas 224-247 *in* N. E. Stamp e T. M. Casey, editores. *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Hirose, Y., Y. Suzuki, M. Takagi, K. Hiehata, M. Yamasaki, H. Kimoto, M. Yamanaka, M. Iga e K. Yamaguchi. 1980. Population dynamics of the citrus swallowtail, Papilio xuthus Linné (Lepidoptera: Papilionidae): mechanisms stabilizing its numbers. *Researches on Population Ecology* **21**:260-285.
- Hölldobler, B. e E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* **91**:385-398.
- Holmes, R. T., J. C. Schultz e P. Nothnagle. 1979. Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* **206**:462-463.
- Holmes, R. T. e S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecologia* **48**:31-35.
- Holt, R. D. e J. H. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**:495-520.
- Hunt, J. H., R. L. Jeanne, I. Baker e D. E. Grogan. 1987. Nutrient dynamics of a swarm-founding social wasp species Polybia occidentalis (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* **75**:291-305.
- Hutchinson, G. E. 1948. Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences* **50**:221-246.
- Janzen, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* **20**:120-135.

- Janzen, D. H. 1993. Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. Páginas 448-478 in N. E. Stamp; T. M. Casey; editores. Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall, New York, NY.
- Jeanne, R. L. 1991. The swarm-founding Polistinae. Páginas 191-231 in K. G. Ross e R. W. Matthews (organizadores). The social biology of wasps. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.
- Jermy, T. 1988. Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects? *Ecology* **69**:902-904.
- Jesus, R. M. 1988. A Reserva Florestal da CRVD. Anais do 6 congresso Florestal Estadual, Nova Prata, Rio Grande do Sul **1**:60-112.
- Joern, A. 1986. Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper populations (Orthoptera: Acrididae) in a sandhills grasslands. *Oikos* **46**:243-249.
- Jones, R. E. 1987. Ants, parasitoids, and the cabbage butterfly *Pieris rapae*. *Journal of Animal Ecology* **56**:739-749.
- Juliano, S. A. 1996. Geographic variation in *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae): temperature-dependent effects of a predator on survival of larvae. *Environmental Entomology* **25**:624-630.
- Karban, R. 1989. Community organization of *Erigeron glaucus* folivores: effects of competition, predation, and host plant. *Ecology* **70**:1028-1039.
- Kidd, N. A. C. e M. A. Jervis. 1996. Population dynamics. Páginas 293-373 in M. Jervis e N. Kidd, organizadores. Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation. Chapman & Hall, London.
- Kiritani, K. e J. P. Dempster. 1973. Different approaches to the quantitative evaluation of natural enemies. *Journal of Applied Ecology* **10**:323-330.
- LaSalle, J. e I. D. Gauld. 1993. Hymenoptera: their diversity and their impact on the diversity of other organisms. Páginas 1-26 in J. LaSalle e D. Gauld, organizadores. Hymenoptera and biodiversity. C. A. B. International, Wallingford, Oxon.
- Lawrence, W. S. 1990. The effects of group size and host species on development and survivorship of a gregarious caterpillar *Halisidota caryae* (Lepidoptera: Arctiidae). *Ecological Entomology* **15**:53-62.

- Lawton, J. H. e D. R. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist* **118**:317-338.
- Letourneau, D. K. 1990. Mechanisms of predator accumulation in a mixed crop system. *Ecological Entomology* **15**:63-69.
- Marquis, R. J. e H. E. Braker. 1994. Plant-herbivory interactions: diversity, specificity and impact. Páginas 261-281 in L. M. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide e G. S. Hartshorn, organizadores. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. The University of Chicago Press, Chicago
- Marquis, R. J. e C. J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* **75**:2007-2014.
- Mason, R. R. e T. R. Togersen. 1987. Dynamics of a non-outbreak population of the Douglas-fir tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae) in Southern Oregon. *Environmental Entomology* **16**:1217-1227.
- Matson, P. A. e M. D. Hunter. 1992. Relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology* **73**:723.
- McIntosh, R. P. 1991. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- McKay, H. V. 1991. Egg-laying requirements of woodland butterflies: brimstones (*Gonepteryx rhamni*) and alder buckthorn (*Frangula alnus*). *Journal of Applied Ecology* **28**:731-743.
- Montllor, C. B. e E. A. Bernays. 1993. Invertebrate predators and caterpillar foraging. Páginas 170-202 in N. E. Stamp e T. M. Casey; organizadores. *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Morris, R. F. 1963. Predictive population equations based on key factors. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **32**:16-21.
- Morris, R. F., W. F. Cheshire, C. A. Miller e D. G. Mott. 1958. The numerical response of avian and mammalian predators during a gradation of the spruce budworm. *Ecology* **39**:487-494.
- Myers, J. H. 1988. Can a general hypothesis explain population cycles of forest Lepidoptera? *Advances in Ecological Research* **18**:179-242.

- Papageorgis, C. 1975. Mimicry in neotropical butterflies. *American Scientist* **63**:985-994.
- Pietrewicz, A. T. e A. C. Kamil. 1977. Visual detection of cryptic prey by blue jays (Cyanocitta cristata). *Science* **195**:580-582.
- Price, P. W. 1987. The role of natural enemies in insect populations. Páginas 287-312 *in* P. Barbosa e J. C. Schultz, organizadores. *Insect outbreaks*. Academic Press, San Diego, CA.
- Price, P. W., M. Westoby, B. Rice, P. R. Atsatt, R. S. Fritz, J. N. Thompson e K. Mobley. 1986. Parasite mediation in ecological interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:487-505.
- Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**:733-746.
- Rabb, R. L. e F. R. Lawson. 1957. Some factors influencing the predation of Polistes wasps on the tobacco hornworm. *Journal of Economic Entomology* **50**:778-784.
- Ramos, F. A. e I. R. Diniz. 1993. Seasonal cycles, survivorship and growth of colonies of Polistes versicolor (Hymenoptera-Vespidae) in the urban area of Brasilia-Brazil. *The Entomologist* **112**:191-200.
- Rausher, M. D. 1981. Host plant selection by Battus philenor butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. *Ecological Monographs* **51**: 1-20.
- Raveret Richter, M. A. e R. L. Jeanne. 1985. Predatory behavior of Polybia sericea (Olivier), a tropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**:165-170.
- Raw, A. 1988. Social wasps (Hymenoptera: Vespidae) and insect pests of crops of the Suruí and Cinta Larga indians in Rondônia, Brazil. *The Entomologist* **107**:104-109.
- Ricklefs, R. E. e D. Schluter (organizadores). 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Riechert, S. E. e L. Bishop. 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology* **71**:1441-1450.

- Risch, S. J. e C. R. Carroll. 1982. Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* **63**:1979-1982.
- Robinson, S. K. e R. T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* **63**:1918-1931.
- Royama, T. 1992. Analytical population dynamics. Chapman & Hall, New York, NY.
- Royama, T. 1996. A fundamental problem in key factor analysis. *Ecology* **77**:87-93.
- Schoenly, K. 1990. The predators of insects. *Ecological Entomology* **15**:333-345.
- Scriber, J. M. e F. Slansky. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* **226**:183-211.
- Settle, W. H., H. Ariawan, E. T. Astuti, W. Cahyana, A. L. Hakim, D. Hindayana, A. S. Lestari, Pajarningsih e Sartanto. 1996. Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology* **77**:1975-1988.
- Silva, W. R. 1992. As aves da Serra do Japi. Páginas 238-263 in L. P. C. Morellato (organizadora). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas, SP.
- Slansky, F. J. 1993. Nutritional ecology: the fundamental quest for nutrients. Páginas 29-131 in N. E. Stamp e T. M. Casey, editores. Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall, New York, NY.
- Sokal, R. R. e F. J. Rohlf. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 2ª edição. Freeman and Company, New York.
- Spiller, D. A. e T. W. Schoener. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* **75**:182-196.
- Spradbery, J. P. 1971. Seasonal changes in the population structure of wasp colonies (Hymenoptera:Vespidae). *Journal of Animal Ecology* **40**:501-523.

- Stamp, N. E. e M. D. Bowers. 1988. Direct and indirect effects of predatory wasps (Polistes sp: Vespidae) on gregarious caterpillars (Hemileuca lucina: Saturniidae). *Oecologia* **75**:619-924.
- Stamp, N. E. e M. D. Bowers. 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia* **88**:325-330.
- Stamp, N. E. e R. T. Wilkens. 1993. On the cryptic side of life: being unapparent to enemies and the consequences for foraging and growth of caterpillars. Páginas 283-330 in N. E. Stamp e T. M. Casey; organizadores. *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Steward, V. B., K. G. Smith e F. M. Stephen. 1988. Predation by wasps on lepidopteran larvae in an Ozark forest canopy. *Ecological Entomology* **13**:81-86.
- Stiling, P. 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. *Journal of Animal Ecology* **57**:581-593.
- Stotz, D. F. 1993. Geographic variation in species composition of mixed species flocks in lowland humid forests in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* **38**:61-75.
- Strong, D. R. 1988. Insect host range. *Ecology* **69**:885. Strong, D. R., J. H. Lawton e R. Southwood. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Subinprasert, S. e B. O. W. Svensson. 1988. Effects of predation on clutch size and egg dispersion in the codling moth Laspeyresia pomonella. *Ecological Entomology* **13**:87-94.
- Thompson, J. N. 1983. Selection pressures on phytophagous insects feeding on small host plants. *Oikos* **40**:438-444.
- Thompson, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **47**:3-14.
- Tyler, H., K. S. Brown Jr e K. Wilson (organizadores). 1994. *Swallowtail Butterflies of the Americas: a study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics, and conservation*. Scientific Publishers, Gainesville.

- Ueda, K., Y. Nasu e Y. Suda. 1981. Biological studies on Leucocoma candida (Staudinger) (Lepidoptera, Lymantriidae) in Japan. III. Sparrow predation on adult moths. *Researches on Population Ecology* **23**:61-73.
- Underwood, A. J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanographic and Marine Biology: an Annual Review* **19**:513-605.
- Varley, G. C. e G. R. Gradwell. 1960. Key factors in population studies. *Journal of Animal Ecology* **29**:399-401.
- Vasconcellos-Neto, J. 1980. Dinâmica de Populações de Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) em Sumaré-SP. Tese, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. SP.
- Wakisaka, S., R. Tsukuda e F. Nakasuji. 1991. Life tables of the diamondback moth, Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) and effects of rainfall, temperature and host plants on survival and reproduction. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* **35**:115-122.
- Warrington, S. e J. B. Whittaker. 1985. An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by Formica rufa predation on sycamore (Acer pseudoplatanus) I. Lepidoptera larvae. *Journal of Applied Ecology* **22**:775-785.
- Watanabe, M. 1981. Population dynamics of the swallowtail butterfly, Papilio xuthus L. in a deforested area. *Researches on Population Ecology* **23**:74-93.
- Weseloh, R. M. 1988. Effects of microhabitat, time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia* **77**:250-254.
- Wiens, J. A., R. G. Cates, J. T. Rotenberry, N. Cobb, B. Van-Horne e R. A. Redak. 1991. Arthropod dynamics on sagebrush (Artemisia tridentata): effects of plant chemistry and avian predation. *Ecological Monographs* **61**:299-321.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: The system for statistics. SYSTAT, Evanston, Ill.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2ª edição. Prentice-Hall, New Jersey.