



MAÍCE SIQUEIRA FRANCO

**ESTUDOS POPULACIONAIS DE *URBANUS ESTA* EVANS
1952 (HESPERIIDAE, LEPIDOPTERA) EM *DESMODIUM*
UNCINATUM (JACQ.) DC. (FABACEAE) E SEUS INIMIGOS
NATURAIS, NA SERRA DO JAPI, JUNDIAÍ - SP**

**CAMPINAS
2013**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

MAÍCE SIQUEIRA FRANCO

“Estudos populacionais de *Urbanus esta* Evans 1952 (Hesperiidae, Lepidoptera) em *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC. (Fabaceae) e seus inimigos naturais, na Serra do Japi, Jundiaí - SP”

Este exemplar corresponde à redação final
da dissertação defendida pela candidata

Maíce Siqueira Franco

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia
da UNICAMP para obtenção do Título de Mestra
em BIOLOGIA ANIMAL, na área de
Biodiversidade Animal.

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto
Coorientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

CAMPINAS,
2013

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

F848e Franco, Maíce Siqueira, 1988-
Estudos populacionais de *Urbanus esta* Evans 1952 (Hesperiidae, Lepidoptera) em *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC. (Fabaceae) e seus inimigos naturais, na Serra do Japi, Jundiaí - SP / Maíce Siqueira Franco. – Campinas, SP : [s.n.], 2013.

Orientador: João Vasconcellos Neto.
Coorientador: Gustavo Quevedo Romero.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Interações tritróficas. 2. Dinâmica populacional. 3. *Desmodium uncinatum*. 4. *Urbanus*. I. Vasconcellos-Neto, João, 1952-. II. Romero, Gustavo Quevedo. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Population studies of *Urbanus esta* Evans 1952 (Hesperiidae, Lepidoptera) in *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC. (Fabaceae) and their natural enemies, in Serra do Japi, Jundiaí - SP

Palavras-chave em inglês:

Tritrophic interactions

Population dynamic

Desmodium uncinatum

Urbanus

Área de concentração: Biodiversidade Animal

Titulação: Mestra em Biologia Animal

Banca examinadora:

João Vasconcellos Neto [Orientador]

Jobert Fernando Sobczak

Valmir Antonio Costa

Data de defesa: 17-12-2013

Programa de Pós-Graduação: Biologia Animal

Campinas, 17 de dezembro de 2013

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto (orientador)



Assinatura

Prof. Dr. Jober Fernando Sobczak



Assinatura

Prof. Dr. Valmir Antonio Costa



Assinatura

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria



Assinatura

Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho



Assinatura

Resumo

Populações interagem entre si, havendo competição por recurso e, isso acarreta em flutuações na abundância dos indivíduos. As interações tritróficas entre plantas, herbívoros e parasitoides influenciam quantitativamente as atividades de um nível adjacente. Estudos sobre essa interação são importantes para maior compreensão da dinâmica populacional e estudo da biologia dos indivíduos envolvidos. Neste estudo, analisou-se a interação entre a leguminosa *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC., a borboleta *Urbanus esta* Evans 1952 e seus parasitoides, como terceiro nível trófico. *D. uncinatum* apresenta tricomas uncinados por toda extensão caular como estrutura de defesa contra herbívoros, aprisionando-os. No entanto, larvas de *U. esta* conseguem ultrapassar a barreira mecânica, cortando os tricomas com suas mandíbulas, ao mesmo tempo que emite fios de seda, que facilitam seu deslocamento pelo caule. Essa espécie de borboleta é controlada por parasitoides de ovos (*Trichogramma* sp. – Chalcidoidea: Trichogrammatidae) e parasitoides de larvas (*Xanthocampoplex* sp. - Ichneumonidae e *Chrysotachina* sp. - Tachinidae). Constatou-se que, *D. uncinatum* apresenta sazonalidade bem definida ao longo do ano, onde possui pico de desenvolvimento no período chuvoso; no início do período seco a planta se reproduz e, logo após essa fase a planta seca, restando apenas o rizoma. Esta planta é mais atacada por herbívoros no outono, período que precede a estação seca, já que após esse período a planta seca e limita o desenvolvimento dos herbívoros. Portanto, variáveis meteorológicas influenciam a fenologia de *D. uncinatum*, que influenciam a dinâmica dos herbívoros e, consequentemente, dos parasitoides. Além dos parasitoides regulando insetos fitófagos, tricomas uncinados presentes nesta planta são estruturas de defesa eficientes, aprisionando diversas espécies de herbívoros. No entanto, os animais que ficam aderidos aos tricomas não apresentam contribuição nutricional significativa para esta planta. Assim como, tomísideos (*Misumenops argenteus*), que se alimentam de insetos aderidos aos tricomas e defecam sobre a planta, não contribuem nutricionalmente para a planta de forma significativa.

Abstract

Populations interact with each other, having competition for resources and this leads to fluctuations in the abundance of individuals. The tritrophic interactions between plants, herbivores and parasitoids quantitatively influence activities of an adjacent level. Studies of this interaction are important for a better understanding of population dynamics and study of the biology of the individuals involved. This research aimed to analyze the interaction between the legume *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC., the butterfly *Urbanus esta* Evans 1952 and their parasitoids, as the third trophic level. *D. uncinatum* presents uncinata trichomes throughout extension stem as a defense structure against herbivores, trapping them. However, *U. esta* larvae can overcome this mechanical barrier, cutting the trichomes with its jaws developed, while sending silk, facilitating its displacement by the stem. Nevertheless, this kind of butterfly is controlled by egg parasitoids (*Trichogramma* sp. – Chalcidoidea: Trichogrammatidae) and larvae parasitoids (*Xanthocampoplex* sp. – Ichneumonidae and *Chrysotachina* sp. - Tachinidae). It was found that *D. uncinatum* has well-defined seasonality throughout the year, which a development peak in the rain season; at the beginning of the dry season the plant reproduces and, shortly after this phase the plant dries, leaving only the rhizome. This plant is most attacked by herbivores in the fall season, period before the dry season, because after this period plant dry and limit the development of herbivores. Therefore, meteorological variables influence the phenology of *D. uncinatum*, which influence the herbivores' dynamics and, consequently, of their parasitoids. In addition to the parasitoids regulating phytophagous insects, uncinata trichomes presents in this plant are efficient defense structures, trapping several species of herbivores. However, animals that remain adhered to the trichomes no significant nutritional contribution to the plant. Such as, thomisid spiders (*Misumenops argenteus*), which feed on insects adhering to trichomes and defecate on the plant, not nutritionally contribute to the plant significantly.

Sumário

1. Introdução	1
2. Objetivos específicos	4
3. Material e Métodos	4
3.1 Área de estudo	4
3.2 Objetos de Estudo	6
3.2.1 <i>Desmodium uncinatum</i>	6
3.2.2 <i>Urbanus esta</i>	7
3.3 Caracterização e fenologia de <i>D. uncinatum</i>	8
3.3.1 Abundância relativa em diferentes ambientes	8
3.3.2 Porte e aspectos da planta em diferentes ambientes	8
3.3.3 Densidade de tricomas	9
3.3.4 Dados fenológicos	10
3.3.5 Variáveis meteorológicas	10
3.4 Herbívoros de <i>D. uncinatum</i> : ênfase em <i>U. esta</i>	11
3.4.1 Fenologia de herbívoros e predadores	11
3.4.2 Dinâmica de <i>U. esta</i>	11
3.4.3 Período de desenvolvimento e taxa de consumo alimentar de <i>U. esta</i>	12
3.4.4 Preferência de oviposição por fêmeas adultas em diferentes tamanhos de folhas	12
3.4.5 Fenologia de <i>Urbanus</i> , relações com fenologia da planta e variáveis meteorológicas	13
3.5 Parasitoides de <i>U. esta</i>	13
3.5.1 Dados fenológicos dos inimigos naturais de <i>U. esta</i>	13
3.6 Defesas mecânicas de <i>D. uncinatum</i> , insetos aprisionados e aquisições de nutrientes	13
3.6.1 Força adesiva dos tricomas uncinados de <i>D. uncinatum</i>	13
3.6.2 Taxa de letalidade de <i>Urbanus esta</i> em <i>D. uncinatum</i>	14
3.6.3 Registro de herbívoros aprisionados nos tricomas uncinados	15
3.6.4 Contribuição nutricional de presas aprisionadas no caule	15
3.6.5 Contribuição nutricional provenientes de fezes dos predadores	17
4. Resultados	19
4.1 Caracterização e fenologia de <i>D. uncinatum</i>	19
4.2 Herbívoros de <i>D. uncinatum</i> : ênfase em <i>Urbanus esta</i>	29
4.3 Parasitoides de <i>U. esta</i>	36
4.4 Defesas mecânicas de <i>D. uncinatum</i> , insetos aprisionados e aquisições de nutrientes	40
5. Discussão	50
5.1 Caracterização e fenologia de <i>D. uncinatum</i>	50
5.2 Herbívoros de <i>D. uncinatum</i> : ênfase em <i>U. esta</i>	52
5.3 Parasitoides de <i>U. esta</i>	56
5.4 Defesas mecânicas de <i>D. uncinatum</i> , insetos aprisionados e aquisições de nutrientes	58
Referências Bibliográficas	63

Dedico esse trabalho
à minha família.

“Dizem que a vida é para quem sabe viver,

mas ninguém nasce pronto.

A vida é para quem é corajoso

o suficiente para se arriscar e

humilde o bastante para aprender.”

Clarisse Lispector

Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer ao João Vasconcellos Neto por ter me aceitado como orientada e pela ajuda infindável em todos esses anos de pesquisa. Pela paciência e compreensão em muitos momentos. Por ter dividido um pouco de seu conhecimento e experiência.

Ao Gustavo Quevedo Romero pela disposição em orientar nos experimentos de campo envolvendo enriquecimento com nitrogênio.

À FAPESP pela bolsa concedida e, assim, ter tornado possível a realização deste trabalho.

À Prefeitura de Jundiaí por autorizar a realização deste trabalho na Serra do Japi, e pelo suporte proveniente da Base Ecológica.

Ao Seu Lauro, pela amizade e grande ajuda nos cuidados com minhas plantas mantidas na casa de vegetação ou mesmo ao longo da trilha.

Ao Lucas Kaminski, Gustavo Schiffler e Jober Sobczak por terem aceitado participarem da pré-banca, e ao seu Valmir Antonio Costa junto ao Jober Sobczak como membros da banca, e contribuírem com sugestões e dicas para a melhoria do trabalho.

Ao Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas pela identificação dos lepidópteros.

Ao Prof. Dr. Valmir Antonio Costa e Dra. Ranyse Barbosa Querino pela identificação dos parasitoides de ovo (Chalcidoidea).

Ao Maicon Grella pela identificação do parasitoide de lagarta (Tachinidae).

À Profa. Dra. Angélica Maria Penteado Martins Dias pela identificação dos parasitoides de lagarta (Ichneumonidae).

À Poliana Felix pelo ensinamento da difícil arte de montagem de lepidópteros. À Tamara Moreira pela montagem de alguns hesperídeos. E ao Artur por me ajudar com as fotos dos exemplares e atenção em todos os momentos.

À Maraísa Braga pela ajuda com a parte laboratorial do experimento de enriquecimento, e com a disponibilização de manual para envio de material para análise (ajudou muito!!!).

Aos amigos do laboratório: Adriana Salomão, Suzana Diniz, Gustavo Schiffler e Márcio Romero pela amizade e ajuda em todos os sentidos. Aprender um pouco de estatística até que não foi tão ruim ao lado de vocês. Thiago Marinho e German Villanueva pela companhia e momentos de descontração, principalmente nos dias mais tensos.

À Paula Perre e Ricardinho, pela amizade, atenção e disposição em sempre ajudar.

Em especial à Adriana Barnabé, Gabriela Gomes (sem você o Japi não seria o mesmo), Yuri Messas (grande amigo e quase um fotógrafo particular) e Hebert Souza, pela amizade que conquistamos ao longo do tempo e que será para toda a vida. Vocês fizeram o meu campo mais divertido e minha caminhada mais fácil, seja pelas palavras amigas ou mesmo pelas risadas sinceras.

E finalmente quero agradecer à minha família, pois sem o apoio e amor eu jamais conseguiria chegar aonde cheguei. Por acreditarem em minha capacidade e não me fazer desanimar em nenhum momento sequer. Mãe, pai, Carol, Mari e vó Nahyr amo demais. Vô Siqueira, onde quer que o senhor esteja, obrigada por ter me ajudado com minhas pesquisas, incentivando e fazendo minha vida mais feliz enquanto estive ao meu lado.

1. Introdução

As comunidades de organismos vegetais e de insetos estão dispersas por vários habitats na natureza interagindo entre si, formando uma rede de relações que se baseia na busca de alimentos e reprodução (PANIZZI & PARRA 1991). Populações muitas vezes interagem de forma a alterar mutuamente parâmetros como taxa de crescimento, taxa de mortalidade e predação, podendo essa interação levar em muitos casos à competição por recurso (ODUM 1988).

Interações negativas existentes entre plantas e herbívoros levam as plantas a sofrerem diferentes tipos de danos causados por diferentes insetos fitófagos, reduzindo a área fotossintética, podendo afetar inclusive sua aptidão (JANZEN 1971; SCHUPP 1995). Dessa forma, o desenvolvimento de mecanismos de defesa é essencial para a manutenção das populações de plantas e conseqüentemente pode determinar suas distribuições espaciais. Dentre essas formas de defesa existem mecanismos intrínsecos como, compostos secundários e barreiras mecânicas que reduzem diretamente os danos causados por herbívoros (ROSENTHAL & JANZEN 1979; COLEY & BARONE 1996; STAMP 2003), e defesas extrínsecas envolvendo mecanismos bióticos que podem indiretamente suprimir herbívoros através da atração de predadores e parasitoides (LAWTON & MCNEILL 1979; PRICE *et al.* 1980; MARQUIS & WHELAN 1996).

No entanto, populações de insetos também apresentam flutuações em seu tamanho, e este fato tem gerado diversas especulações sobre quais fatores limitam o tamanho destas populações, principalmente em insetos herbívoros (NICHOLSON 1933). Um longo debate tem ocorrido em torno da regulação populacional de animais e plantas. UVAROV (1931) e ANDREWARTHA & BIRCH (1954) argumentaram que populações seriam controladas por fatores climáticos; por outro lado BAILEY (1931) e NICHOLSON (1933) defendiam que as interações entre espécies teriam preponderância na regulação populacional.

HAIRSTON *et al.* (1960) argumentaram que, como os herbívoros raramente consomem todos os recursos disponíveis, suas populações devem ser limitadas pelos inimigos naturais, e não pela abundância de recursos ou por competição. Nesse sentido, esses autores propuseram que as populações de produtores, carnívoros e decompositores

seriam limitadas por recursos como modelo clássico de dependência de densidade. Essa regulação é feita de cima para baixo nos diferentes níveis tróficos, e é denominado efeito “**top-down**” (MENGE & SUTHERLAND 1976; MENGE 1992; STILING 1996), onde, nas inter-relações, as atividades de uma população influenciam de modo quantitativo a outra população de um nível trófico abaixo (CARPENTER *et al.* 1985). Porém, para outros autores as populações seriam reguladas pelo efeito “**bottom-up**” (de baixo para cima nos diferentes níveis tróficos), em especial pela falta de nitrogênio nos níveis inferiores ou mesmo pela falta de nutrientes no ambiente (WHITE 1978; STILING & ROSSI 1997; HARTVIGSEN 1995).

Contudo, diversos estudos têm demonstrado que as populações de insetos herbívoros podem ser limitadas tanto pelo tipo de recurso disponível (forças do tipo ‘bottom-up’), como pela ação de inimigos naturais (forças do tipo ‘top-down’) (ROININEM *et al.* 1996, HARTVIGSEN *et al.* 1995, STILING & ROSSI 1997). Segundo MORAES *et al.* (2000), essas interações entre os organismos dentro de determinada comunidade raramente ou nunca consistem somente de uma simples cadeia, constituindo interações de alta complexidade através de diversos níveis tróficos.

Em cada nível trófico consecutivo existe certo conflito de interesse, pois os componentes do nível trófico mais abaixo buscam reduzir a sua predação por seus inimigos, enquanto que os membros do nível trófico acima agem no sentido oposto, para que haja aumento de consumo (PRICE 1986). Nessas relações, uma cascata trófica descreve os efeitos positivos de cima para baixo do terceiro nível trófico na biomassa, riqueza ou composição de espécies de produtores (HAIRSTON *et al.* 1960; WOOTTON 1994; MENGE 1995; ABRAMS *et al.* 1996; POLIS *et al.* 2000). Dessa maneira, plantas e inimigos naturais estabelecem interações mutualísticas entre si com benefício mútuo e prejuízo para os fitófagos (PRICE *et al.* 1980; HEIL 2008).

Plantas desenvolveram diversos mecanismos de defesa química, física ou de escape, em decorrência da grande pressão exercida pelos herbívoros (PRICE *et al.* 1980; CRAWLEY 1989; FRITZ & SIMMS 1992; MARQUIS 1992; COLEY & BARONE 1996; LUCAS *et al.* 2000; FORDYCE & AGRAWAL 2001; PILSON 2000; HEIL 2008). Os insetos, por sua vez, desenvolveram contra-adaptações para superarem os traços de

resistência das plantas, para que não fossem detidos por elas (FORDYCE & AGRAWAL 2001). Dessa maneira, plantas e herbívoros sofreram um processo de coevolução (EHRlich & RAVEN 1964; GILBERT & RAVEN 1975; FUTUYMA & SLATIKIN 1983; HARBORNE 1988).

Larvas de lepidópteros possuem inúmeros inimigos naturais, vertebrados e invertebrados, e ilustram bem essa resposta à predação por esses animais. Lepidópteros são predados e parasitados em todas as fases do seu desenvolvimento, necessitando mudar suas estratégias defensivas (SALAZAR & WHITMAN 2001).

Os parasitoides, por outro lado, são responsáveis por grande parte da regulação dos níveis populacionais de insetos, sendo que um herbívoro pode ser atacado por várias espécies de parasitoides (NARDI *et al.* 2006). A atividade controladora de outros insetos desempenhada pelos parasitoides nos ecossistemas é tão importante que sem a mesma ocorreria um alto consumo de espécies vegetais por herbívoros, tornando-se essenciais para a sustentação de equilíbrio ecológico, contribuindo para a diversidade de outros organismos (SCATOLINI & PENTEADO-DIAS 2003).

Os parasitoides, para obterem sucesso, devem desenvolver estratégias eficientes para localizar hospedeiros em ambientes de difícil acesso e superar as defesas do hospedeiro e competidores. As estratégias provavelmente envolverão a exploração de numerosos sinais e múltiplas táticas de forrageamento, bem como o desenvolvimento de adaptações comportamentais e fisiológicas para o ambiente do hospedeiro (VINSON 1976; VINSON & IWANTSCH 1980; MORAES *et al.* 2000; FORDYCE & AGRAWAL 2001).

Plantas sofrem herbivoria por diferentes espécies de insetos, desenvolvendo diversos mecanismos de defesa, sejam eles químicos e/ou mecânicos. Inimigos naturais, como predadores e parasitoides, representam um aliado importante na defesa contra herbívoros. Portanto, este trabalho teve como objetivo aprofundar os estudos das interações tritróficas envolvendo *D. uncinatum* como planta hospedeira, *U. esta* como herbívoro, e inimigos naturais (com ênfase em parasitoides) envolvidos, como o terceiro nível trófico destas relações.

2. Objetivos específicos

1- O presente trabalho visou compreender as relações tritróficas entre a borboleta *U. esta* com a leguminosa *D. uncinatum*, através da avaliação fenológica da planta e as diferenças na densidade de tricomas uncinados nos diferentes ambientes, e a dinâmica populacional da borboleta, assim como dos parasitoides envolvidos.

2- Descrever a biologia de *U. esta*, investigando o tempo de desenvolvimento dos diversos estágios e relacioná-los com a biologia do parasitoide. Medir a área foliar necessária em cada estadio de desenvolvimento larval para que o imaturo complete seu ciclo. Verificar se há seleção da fêmea quanto ao tamanho foliar no momento da oviposição, tendo ou não preferência por folhas maiores. Observar se as fêmeas reprodutivas ovipõem em folhas que já possuem ovos. Verificar se a fenologia de *U. esta* está ajustada à abundância de recursos (quantidade de folhas) e às variações meteorológicas.

3- Verificar quais os parasitoides que atacam os diferentes estadios larvais de *U. esta*, além de avaliar como a população desses parasitoides controla a população das larvas.

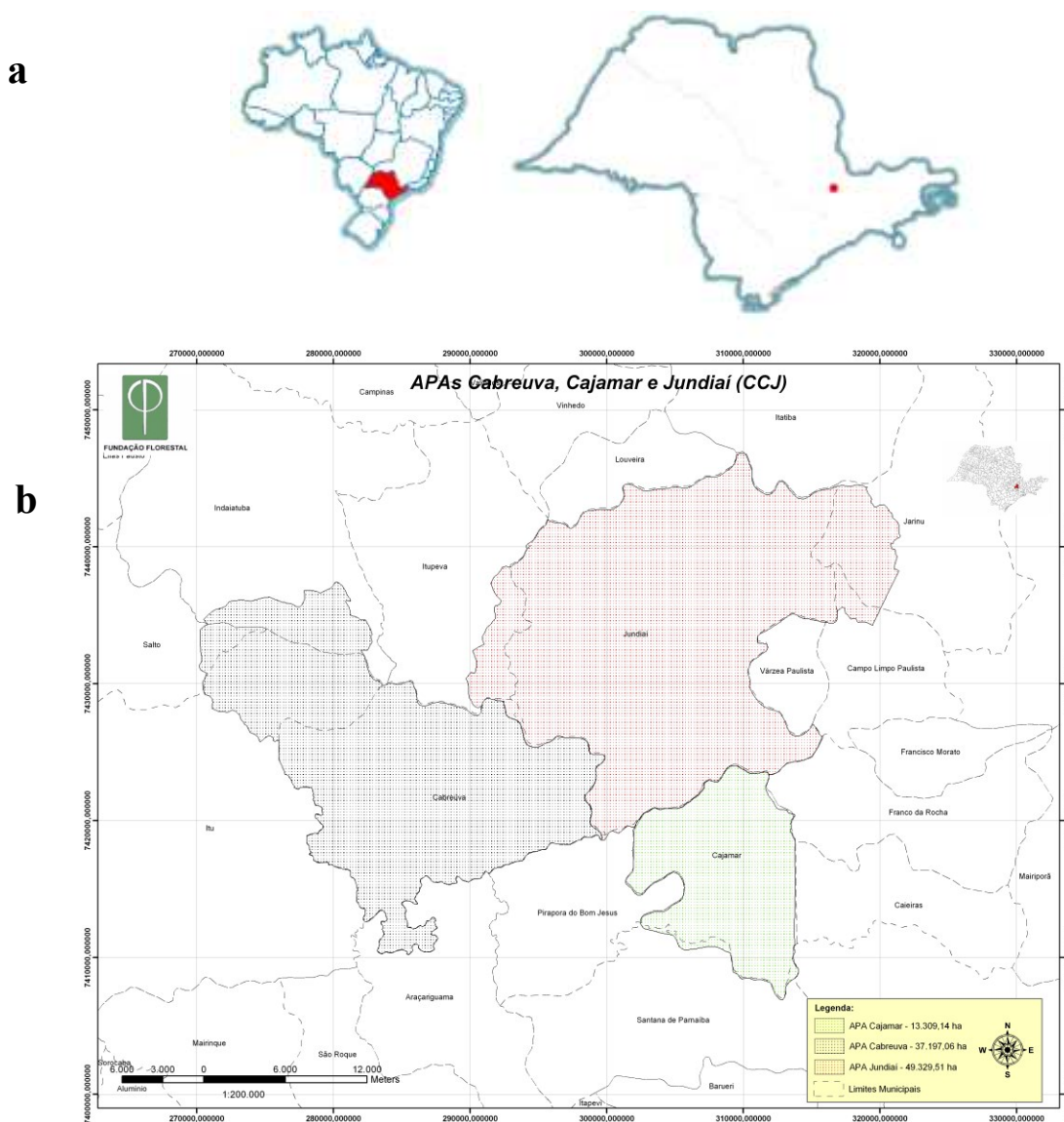
4- Averiguar a força de adesão em ramos de diferentes idades em *D. uncinatum*, assim como verificar a taxa de letalidade das larvas de diferentes estadios ao migrarem no caule. E uma vez que os tricomas uncinados aprisionam uma série de insetos, verificar se estes são utilizados por predadores e se a planta pode ou não se beneficiar de nutrientes provenientes destes insetos mortos ou das fezes de predadores.

3. Material e Métodos

3.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo (23°11'S, 46°52'W) (Fig. 1), no entorno da Base de Estudos de Ecologia e Educação Ambiental Miguel Castarde. O local se caracteriza por ser uma floresta mesófila semidecídua de diversidade florística alta,

com dossel variando entre 10 a 15 metros e apresentando vegetação com grande densidade (LEITÃO-FILHO 1992; RODRIGUES & SHEPPARD 1992). O clima é sazonal, com temperaturas médias mensais variando entre 13,5°C em junho e 20,3°C em janeiro, e os meses mais secos são os de junho a setembro (PINTO 1992). O estudo das interações tritróficas se iniciou em março de 2011, com término em março de 2013. As estações apresentaram-se bem definidas, no período de estudo, existindo uma sazonalidade marcante, com período chuvoso e quente no verão e, seco e frio no inverno (Fig. 2).



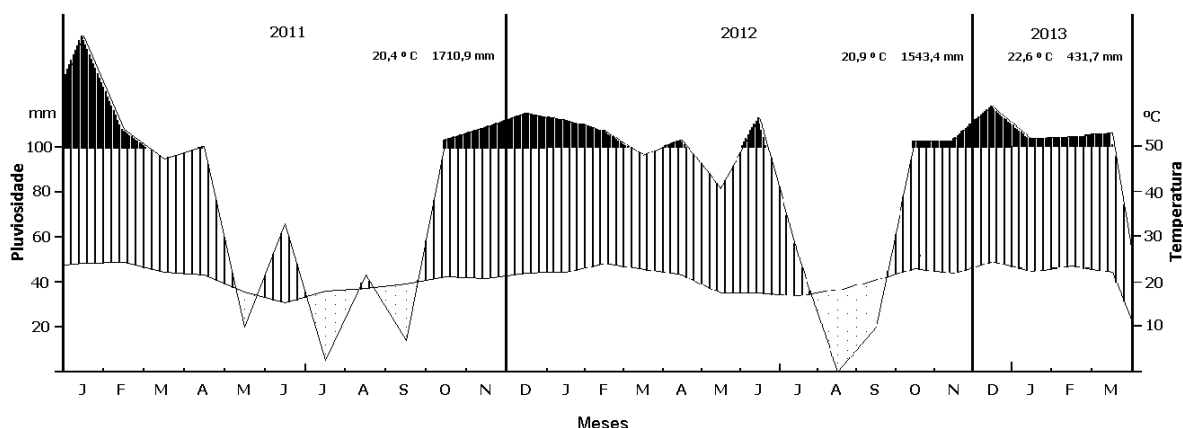


Figura 2 - Diagrama climático referente à área de estudo da Serra do Japi, baseado em dados meteorológicos coletados pela Estação Experimental de Jundiá, no período de 2011 a 2013. A área com pontos representa períodos com baixa umidade. A área hachurada indica períodos úmidos (taxa de precipitação excede taxa potencial de evaporação). A área preta se refere a períodos superúmidos (> 100 mm).

3.2 Objetos de estudo

3.2.1 *Desmodium uncinatum*

O gênero *Desmodium* (Leguminosae) compreende de 200 a 450 espécies, estando distribuídas nos trópicos e subtropicais (SCHUBERT 1971; WILLIS 1973). É encontrado nas Américas, até nas regiões temperadas; sendo que nas Américas os centros de grande diversidade do gênero ocorrem no México e Brasil (BURKART 1939; SCHUBERT 1971).

O Brasil apresenta 40 espécies, encontrando-se exemplares desse gênero em todos os estados. Algumas são nativas de campos, outras de cerrado, capoeira e mata ou em suas margens (HOEHNE 1921). As espécies que ocorrem no Brasil são principalmente arbustos, subarbustos ou ervas e menos frequentemente trepadeiras, encontrando-se considerável variação desde uma erva prostrada a um arbusto ereto (AZEVEDO 1981).

D. uncinatum (nome vulgar: carrapicho) é uma erva prostrada (Fig. 3), apresentando ramos estriados, viscosos e uncinado-hirsutos (tricomas na forma de gancho), tornando-os aderentes. As folhas são trifolioladas pecioladas, a inflorescência em racemo e fruto lomento, sendo uncinado-hirsuto (AZEVEDO 1981). Essa espécie habita campo rupestre,

restinga, cerrado, mata, pastagem, capoeira e em locais úmidos, nos estados da BA, MG, PR, SP, RJ, SC e RS, sendo referida como invasora (DUTRA *et al.* 2005, RODRIGUES & GARCIA 2008).



Figura 3 – *Desmodium uncinatum* fotografado na Serra do Japi, Jundiaí - SP.

3.2.2 *Urbanus esta*

O gênero *Urbanus* (Hübner) (Lepidoptera: Hesperidae) contém 34 espécies descritas e utilizam, principalmente, Leguminosae e Poaceae como plantas hospedeiras. No entanto, embora muitos estudos a respeito da biologia e desenvolvimento de lepidópteros da região Neotropical tenham sido publicados, a maioria das famílias, tais como Hesperidae, Lycaenidae e Riodinidae, ainda necessita de mais informações gerais (MORAES *et al.* 2012).

Urbanus esta (Fig. 4) pode ser encontrada na Serra do Japi, e utiliza *D. uncinatum* como planta hospedeira. Assim como outras espécies de *Urbanus*, a larva de *U. esta* constrói e vive em abrigos feitos a partir de folhas da planta hospedeira (GREENEY 2008).

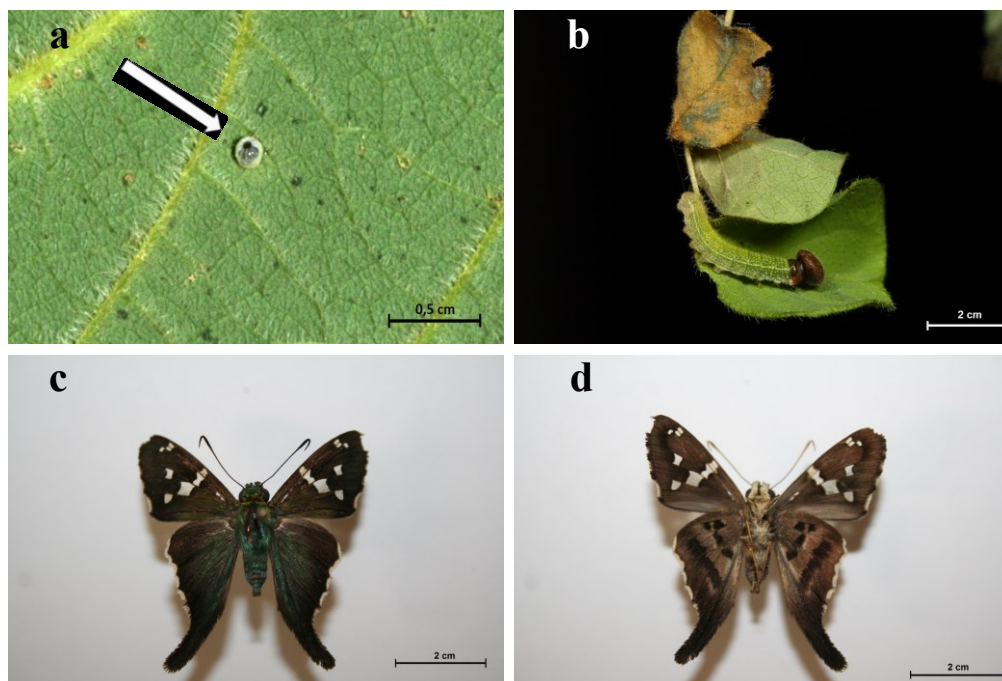


Figura 4 – *Urbanus esta* (a) ovo, (b) larva de 5º instar, (c) adulto vista dorsal e, (d) adulto vista ventral.

3.3 Caracterização e fenologia de *D. uncinatum*

3.3.1 Abundância relativa em diferentes ambientes

D. uncinatum pode ser encontrada em ambientes de área aberta, sombreada ou em condições de luz intermediária. A abundância relativa dos três ambientes foi medida em um percurso de 1.539 m, sendo suas proporções utilizadas para se calcular as frequências esperadas de distribuição das plantas. Ao longo desse percurso, contou-se o número de indivíduos e anotou-se o ambiente em que a planta se encontrava. Para verificar se a distribuição das plantas é aleatória ou se há preferência por um tipo de habitat, utilizou-se o teste Qui-Quadrado.

3.3.2 Porte e aspectos da planta em diferentes ambientes

Para caracterizar de forma geral o aspecto das plantas, foram medidos: a distância entre as folhas, o comprimento do pecíolo e o comprimento longitudinal do folíolo

mediano, uma medida indireta do tamanho da folha, nos diferentes habitats. Foram feitas cinco medidas em cada planta, em um total de 30 plantas (Fig. 5). As medidas foram tomadas a partir da terceira folha, contando a partir da primeira folha da porção apical para baixo, de modo a padronizar a amostragem na porção madura de cada planta. Também foi analisado o porte das plantas em cada área, onde foram medidos os ramos principais de cada planta ($n = 30$), ao longo dos três habitats, sendo também contado o número de folhas. As médias destes parâmetros foram comparadas por *Anova/Tukey a posteriori*; e por Kruskal-Wallis quando as variâncias não foram homogêneas, comparando-se, assim, os padrões de arquitetura das plantas dos três ambientes.



Figura 5 - Medidas da distância entre as folhas (a), do comprimento do pecíolo (b) e, do comprimento do folíolo mediano (c) em *Desmodium uncinatum*, para caracterizar os padrões arquitetônicos em diferentes ambientes da Serra do Japi, Jundiaí – SP.

3.3.3 Densidade de tricomas

A densidade de tricomas foi medida na região caulinar em plantas nos diferentes tipos de habitats (aberto, sombreado e área de sombreamento intermediário) contando-se o número e o tipo de tricoma em uma área de 2 x 2 mm, utilizando-se uma lupa. Foram determinadas duas regiões caulinares, uma próxima a inflorescência (superior) e uma

abaixo, em região mais basal (inferior) ($n = 10$, para cada uma dos três habitats). Também foram verificadas as densidades de tricomas nas duas faces foliares para os diferentes ambientes. Para comparar a quantidade de tricomas existentes nas duas regiões caulinares e para a comparação entre os habitats utilizou-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e na comparação par a par o teste Student-Newman-Keuls, uma vez que as variâncias não foram homogêneas. A densidade dos tricomas em fruto foi calculada, porém sem comparação entre diferentes habitats. Também foi medida a densidade dos tricomas foliares, utilizando-se o folíolo mediano (para padronizar as amostras) de folhas: jovens, maduras e senescentes, nas faces adaxial e abaxial, por indivíduo ($n = 10$ plantas por ambiente). As densidades de tricomas de ambas as faces e entre os habitats foram comparadas, utilizando-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e na comparação par a par o teste Student-Newman-Keuls, uma vez que as variâncias não foram homogêneas.

3.3.4 Dados fenológicos

Para caracterizar a fenologia da população de *D. uncinatum* utilizaram-se mensalmente 50 indivíduos, escolhidos aleatoriamente, situados em trilhas na proximidade da Base Ecológica da Serra do Japi. Para cada indivíduo foram registrados: tamanho, número de folhas (jovem, madura e senescente), presença de botões florais, flores e frutos verdes e secos. Dessa forma, foram estabelecidas as seguintes categorias fenológicas: (1) planta em estado vegetativo; (2) com primórdios florais ou botões; (3) com flores e frutos verdes; (4) com frutos secos, mas sem flores; (5) planta seca (plantas com ausência total de folhas ou uma ou duas folhas bem senescentes e inexistência de frutos) e (6) planta com rebrota (plantas que ainda secas apresentam pontos de rebrotas e/ou rebrotas no solo, junto a indivíduos da antiga estação).

3.3.5 Variáveis meteorológicas

Para verificar se houve picos nos eventos fenológicos de *D. uncinatum* utilizou-se estatística circular (ver MORELLATO *et al.* 2010). Os dados da fenologia da planta foram

correlacionados com as variáveis meteorológicas utilizando-se análises de defasagens temporais com até três meses de atraso para verificar se os eventos ocorreram ou não de forma sincronizada (SOKAL & ROHLF 1994; ZAR 1998; ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2003), através das análises de “time-lag”, aplicando-se correlação de Spearman.

3.4 Herbívoros de *D. uncinatum*: ênfase em *U. esta*

3.4.1. Fenologia de herbívoros e predadores

Durante as inspeções de *D. uncinatum* para a coleta de dados fenológicos, registrou-se a presença dos diferentes herbívoros e predadores, definindo-se, assim, a abundância ao longo do ano. Verificou-se também o comportamento de forrageamento desses animais. Para verificar se a distribuição dos herbívoros é aleatória ou se há preferência por um determinado habitat, utilizou-se o Teste G. A frequência esperada de herbívoros foi calculada com base na abundância relativa de plantas em cada ambiente. As frequências dos herbívoros foram corrigidas pela proporcionalidade das plantas (n° herbívoros / n° de plantas x 100).

3.4.2 Dinâmica de *U. esta*

Para caracterizar a dinâmica populacional de *U. esta* foram registrados os números de ovos e larvas dos diferentes ínstares presentes na população de *D. uncinatum* ($n = 50$), no período de março de 2011 a março de 2013. Primeiramente realizou-se um estudo prévio referente aos estadios de desenvolvimento de *U. esta* para reconhecimento dos ínstares larvais durante a observações para coletas de dados no campo, através do tamanho da cápsula cefálica. Para verificar se a distribuição de *U. esta* foi aleatória ou se houve preferência por um determinado tipo de habitat, utilizou-se o teste G. A frequência esperada de *Urbanus* foi calculada com base na abundância relativa de plantas em cada ambiente.

3.4.3 Período de desenvolvimento e taxa de consumo alimentar de *U. esta*

Primeiramente, foram feitas observações focais em diversas plantas para a obtenção de ovos, sendo estes coletados para se estimar o tempo de incubação. Cada folha contendo ovo foi individualizada em frasco coletor, e as larvas foram mantidas nestes frascos até a emergência do adulto, para que as larvas não morressem aderidas aos tricomas uncinados do caule ao tentarem migrar de uma folha para outra. Foi registrado o tempo de desenvolvimento de cada estadio larval, assim como foi estimado a área foliar e a quantidade de folhas consumidas por indivíduo em cada estadio ($n = 15$). As folhas consumidas pelas larvas foram fotografadas diariamente e a área foliar consumida foi calculada utilizando-se um programa de análise de imagem (ImageJ 1.46). As fotografias foram feitas com régua na lateral da folha (servindo como escala). A transformação da medida em pixel da fotografia em estimativa de área consumida (cm^2) foi calculada por Regra de três. Dessa forma, calculou-se a área foliar consumida e em qual estadio as larvas necessitam migrar de uma folha para outra.

3.4.4 Preferência de oviposição por fêmeas adultas em diferentes tamanhos de folhas

Para testar se há preferência de oviposição das fêmeas quanto o tamanho foliar foi feito um experimento em ambiente natural, utilizando-se 26 plantas. Cada planta teve os ovos de *Urbanus* e outros herbívoros removidos no início do experimento. Em cada planta as folhas foram manipuladas de maneira aleatória, contendo: um folíolo, dois folíolos ou inteira (três folíolos) ao longo do ramo, com o mesmo número de folhas em cada grupo por planta. A folha intacta tinha um dos folíolos perfurado para simular herbivoria como no caso das folhas em que folíolos foram removidos. Uma vez instalado o experimento, cada planta foi vistoriada semanalmente, durante seis semanas, sendo registrado em que tipo de folha ocorreu a oviposição; e o número de ovos por folha. A cada semana de observação ovos depositados eram removidos das plantas experimentais. Para verificar a quantidade de ovos por folha utilizou também os registros de oviposição durante a coleta de dados da dinâmica populacional. A preferência de oviposição por fêmeas adultas nas folhas manipuladas contendo diferentes quantidades de folíolos também foi comparada através do Teste G.

3.4.5 Fenologia de *Urbanus*, relações com fenologia da planta e variáveis meteorológicas

Para verificar se houve picos nos eventos fenológicos da borboleta *U. esta* utilizou-se estatística circular (ver MORELLATO *et al.* 2010). Os dados da fenologia da planta e da borboleta foram correlacionados entre si e com as variáveis meteorológicas, utilizando-se análises de defasagens temporais com até três meses de atraso para verificar se os eventos ocorreram ou não de forma sincronizada (SOKAL & ROHLF 1994; ZAR 1998; ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2003), através das análises de “time-lag”, aplicando-se correlação de Spearman.

3.5 Parasitoides de *U. esta*

3.5.1 Dados fenológicos dos inimigos naturais de *U. esta*

A fenologia da população dos parasitoides foi determinada através das taxas médias de parasitismo de ovos e de larvas de *U. esta*, registradas ao longo de dois anos.

Para verificar se houve picos nos eventos fenológicos dos parasitoides utilizou-se estatística circular (ver MORELLATO *et al.* 2010). Os dados da fenologia da planta, dos herbívoros e dos parasitoides foram correlacionados entre si e com as variáveis meteorológicas, utilizando-se análises de defasagens temporais com até três meses de atraso para verificar se os eventos ocorreram ou não de forma sincronizada (SOKAL & ROHLF 1994; ZAR 1998; ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2003), através das análises de “time-lag”, aplicando-se correlação de Spearman.

3.6 Defesa mecânica de *D. uncinatum*, insetos aprisionados e aquisição de nutrientes

3.6.1 Força adesiva dos tricomas uncinados de *D. uncinatum*

Os ramos novos de *D. uncinatum* são altamente adesivos pela presença dos tricomas uncinados, mas à medida que a planta floresce e frutifica, iniciando a fase de envelhecimento, os ramos ficam menos adesivos, já que os tricomas se quebram e/ou se

perdem. Para verificar a força de adesão de ramos em plantas jovens e maduras, foi medida a força necessária em gramas para remover um simulacro de larva feito com pedaço de barbante. Foram utilizados pedaços de barbante de 5 cm de comprimento x 3 mm de diâmetro, os quais tiveram os primeiros 4 cm pressionados contra o ramo, para que ficassem presos aos tricomas; e o 1 cm restante ficou livre para que fosse preso pela garra do dinamômetro (Pesola – carga de até 100 g e de até 300 g) (Fig. 6). Para medir a força de desprendimento do simulacro, prendeu-se a garra do dinamômetro, formando um ângulo de 90°, sendo em seguida puxado até que o simulacro se desprendesse, anotando-se assim a força necessária para sua remoção. Este experimento foi realizado em dois momentos. O primeiro em novembro de 2012, para verificar a força adesiva em ramos velhos e ramos novos (n = 20, por tratamento), quando a planta ainda estava em fase vegetativa, sem investir em reprodução; e o segundo em maio de 2013, para verificar a força adesiva em plantas que já passaram da época de frutificação. No primeiro experimento mediu-se a força necessária para remoção dos simulacros de larvas na parte superior e inferior e no segundo experimento em diferentes porções do ramo: apical, mediana e basal (n = 20, por tratamento). Para comparação das médias foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e na comparação par a par o teste Student-Newman-Keuls, uma vez que as variâncias não foram homogêneas.



Figura 6 – Experimento para medir a força de adesão em ramos de *Desmodium uncinatum*.

3.6.2 Taxa de letalidade de *U. esta* em *D. uncinatum*

O estudo da taxa de letalidade das larvas ao migrarem no caule de *D. uncinatum* foi realizado em casa de vegetação junto à base ecológica na Serra do Japi. Larvas de terceiro a

quinto estadios foram utilizadas neste ensaio ($n = 15$, para cada estadio), sendo estas criadas a partir de ovos ou larvas coletados no campo. As larvas foram colocadas no caule de *D. uncinatum* na base de um pecíolo cuja folha foi cortada para que esta fosse obrigada a migrar para outra folha intacta para se alimentar. O experimento foi realizado em ramos novos e em ramos velhos, para verificar se existe diferença na aderência das larvas aos tricomas uncinados. A distância a ser percorrida foi padronizada (5 cm), sendo então cronometrado o tempo necessário para que a larva atravessasse o percurso. Registrou-se se a larva conseguia migrar ou ficava presa aos tricomas. Então, caso a larva ficasse aderida por mais de 30 minutos, mesmo que ela conseguisse se deslocar alguns centímetros e depois não mais, foi padronizado que a larva ficou presa, possivelmente levando-a a morte. As frequências de larvas dos diferentes instares que ficaram presas foram comparadas por Qui-quadrado. Para comparação das médias dos tempos de deslocamento foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e na comparação par a par o Dun, uma vez que as variâncias não foram homogêneas.

3.6.3 Registro de herbívoros aprisionados nos tricomas uncinados

A aderência dos tricomas uncinados de *D. uncinatum* funciona como um mecanismo de defesa contra herbívoros aprisionando insetos. Dessa forma, foi registrada mensalmente a presença de insetos imobilizados pelos tricomas, e de predadores, que poderiam utilizá-los como recurso alimentar. As frequências de animais aprisionados em plantas antes da frutificação e após esse período foram comparadas pelo teste Qui-quadrado. Para verificar se houve picos nos eventos fenológicos dos herbívoros aprisionados utilizou-se estatística circular segundo MORELLATO *et al.* (2010).

3.6.4 Contribuição nutricional de presas aprisionadas no caule

Como ^{15}N é um isótopo estável e vai se acumulando ao longo da cadeia alimentar ele tem sido utilizado em inúmeros estudos para verificar a contribuição nutricional em interações ecológicas. Para analisar a contribuição nutricional das presas que ficam

aprisionadas nos tricomas uncinados de *D. uncinatum*, lagartas-da-couve *Ascia monuste orseis* Godart 1819 (Pieridae) foram alimentadas com couve enriquecidas com isótopo estável de ^{15}N e não enriquecidas. As couves foram tratadas com solução de sulfato de amônio enriquecido ($(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 10 % de excesso de átomos, da *Cambridge Isotope Laboratories*, MA) durante 10 dias e, após esse período as larvas passaram a se alimentar diretamente das couves enriquecidas. Foram plantadas 20 couves tratamento e sete couves controle, com três larvas por couve. Quando as larvas atingiram o quinto instar foram congeladas para serem utilizadas nos experimentos.

Na estufa da Base Ecológica, foram mantidas 18 plantas (setembro a outubro de 2012), apresentando dois grupos tratamento e um grupo controle, todas plantadas em vasos com solo padronizado e homogeneizado ($n = 6$, por grupo). Os dois grupos tratamento receberam larvas de quinto instar enriquecidas com Nitrogênio 15, sendo colocadas três larvas por planta (Fig. 7a). No primeiro grupo as larvas foram colocadas diretamente no caule, que estava disposto verticalmente ao vaso (Fig. 7b); no segundo grupo, as larvas foram colocadas no ramo que cresceu horizontalmente (Fig. 6c), pendendo fora do vaso, sem contato com o solo, onde possivelmente a água que escoava pelo caule não levava os nutrientes para as raízes. O grupo controle foi composto por plantas mantidas em vasos sem receber qualquer adição de material enriquecido, apenas com larvas criadas naturalmente em couve controle. As plantas foram irrigadas diariamente, por todo o período experimental. Não houve necessidade de aguar diretamente no solo, já que no grupo tratamento 1 a água poderia escoar pelo caule e chegar até as raízes da planta (onde possivelmente os nutrientes provenientes das larvas seriam absorvidos), e no grupo tratamento 2 as larvas foram colocadas em ramos que cresceram fora do vaso.

Três lagartas da couve foram depositadas no caule de cada planta de todos os grupos, e, foram recolhidas três folhas de cada planta antes da colocação das larvas. Após 40 e 60 dias da adição das larvas no caule das plantas (tempo provavelmente suficiente para que a planta assimilasse o ^{15}N), três folhas de cada planta foram coletadas por planta. As folhas secaram em estufa a 70°C por 48h, separadas por tratamento e moídas em pilão para obtenção de um pó homogêneo. Para quantificar o ^{15}N , amostras foram enviadas para *UCDavis Stable Isotope Facility* (Davis, Califórnia – EUA) para determinação isotópica:

porções das folhas das couves utilizadas para alimentação das larvas (tratamento e controle); exemplares de lagartas-da-couve (tratamento e controle) homogêneos; amostras das folhas coletadas e preparadas de cada planta. Todo o material foi armazenado em cápsulas de alumínio, e cada amostra foi colocada individualmente em tubos *Eppendorf*. Dessa forma, a quantidade de ^{15}N proveniente de insetos mortos e presos junto aos tricomas foi determinada. Utilizou-se o teste Kruskal-Wallis para verificar diferença na quantidade de ^{15}N existente em cada grupo experimental, visto que as variâncias não foram homogêneas. Nas comparações par a par utilizou-se o teste de Dun.

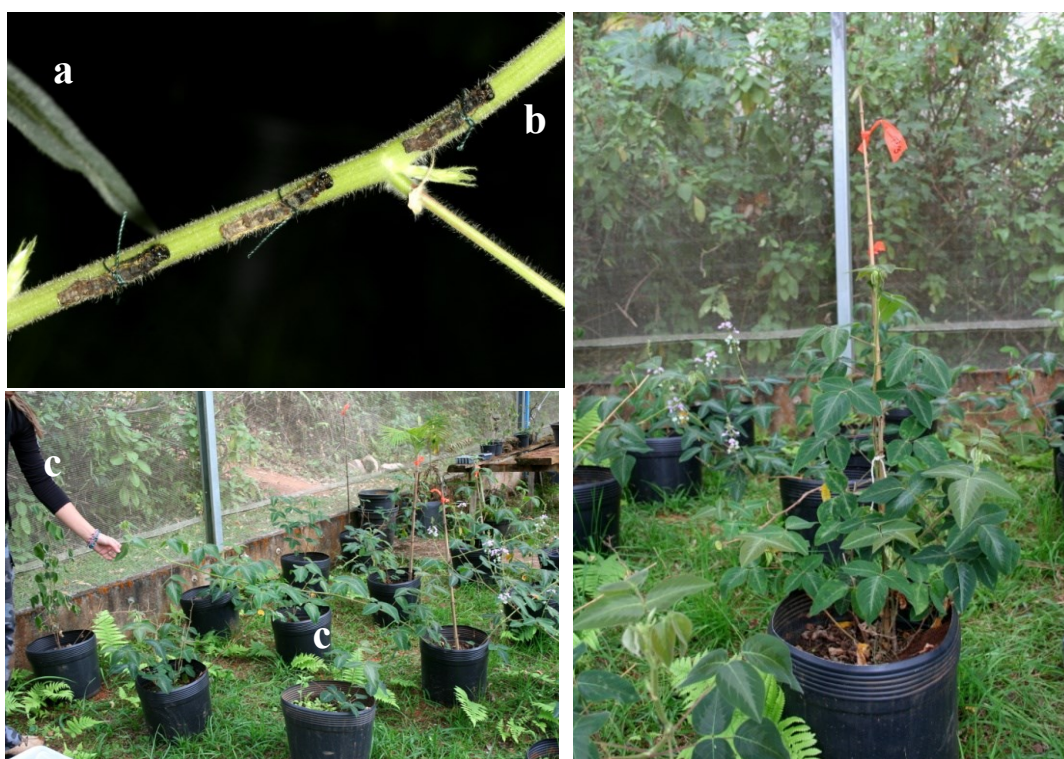


Figura 7 – (a) Larvas de 5º instar de *Ascia monuste orseis* fixadas no caule de *Desmodium uncinatum* para análise da contribuição nutricional de herbívoros aprisionadas nos tricomas uncinados. Larvas fixadas em ramos de *Desmodium uncinatum* com disposição (b) vertical em relação ao vaso e (c) disposição horizontal.

3.6.5 Contribuição nutricional proveniente de fezes dos predadores

Para analisar a contribuição nutricional dos predadores para as plantas, foram utilizadas fezes de fêmeas adultas do tomisídeo *Misumenops argenteus* Rinald 1988

(Thomisidae) alimentadas com dieta nutricional (leite em pó e suplemento proteico, como descrito por ZANATTA 2013) dissolvidos em solução de ^{15}N (isótopo estável).

As aranhas foram mantidas no laboratório do Departamento de Biologia Animal – Unicamp. Foram utilizadas 45 fêmeas, mantidas em frascos coletores tampados com voal e vedados com elástico. Cada aranha foi alimentada diariamente com a dieta nutricional enriquecida, umedecidas em algodão e colocadas em cima do tecido, para não ter contato direto com as fezes, já que desta forma a dieta não pingava sobre o fundo do frasco. Em intervalos de seis dias as fezes enriquecidas foram coletadas por meio de micropipeta, diluídas em água destilada (150 μL) e deixadas em frasco coletor destampado para a água destilada evaporar, assim permanecendo apenas o conteúdo seco das fezes. Quando se coletou quantidade de fezes suficiente, estas foram diluídas em água destilada, para aplicar nas plantas (parte do material foi armazenada e enviada para análise isotópica).

Na estufa da Base Ecológica, foram mantidos 14 vasos contendo *D. uncinatum* (fevereiro a março de 2013), apresentando dois grupos tratamentos ($n = 7$, por grupo), todas plantadas em vasos com solo padronizado. As fezes coletadas (0,0131g) foram diluídas em água destilada (1,8 ml) e então aplicadas nos grupos – três gotas de 5 μL por aplicação (total de 15 μL). O grupo tratamento 1 recebeu fezes diluídas da aranha aplicadas diretamente no caule de *D. uncinatum*, próximo da gema apical, para que, no caso dos nutrientes serem absorvidos, estes fossem redirecionados para folhas novas em crescimento (Fig. 8a). O grupo tratamento 2 recebeu fezes diluídas da aranha aplicadas diretamente no solo (Fig. 8b). Durante o período experimental as plantas foram regadas manualmente dia sim dia não, diretamente no solo, para que não houvesse contaminação com nitrogênio e afetasse a análise, visto que no grupo tratamento 1 não poderia haver escoamento de fezes enriquecidas através do caule até a raiz.

As amostras de fezes de tomísideo foram aplicadas nos dois grupos tratamento a cada dois dias em um período de vinte dias. Antes da primeira aplicação de amostras de fezes foram recolhidas duas folhas de todas as plantas dos dois grupos, para saber a quantidade de ^{15}N natural (controle). No final das aplicações de todas as amostras de fezes nas plantas (após 20 dias), mais duas folhas de cada planta foram coletadas, e após 40 dias das aplicações outras duas folhas foram coletadas de cada planta. As folhas secaram em estufa

a 70°C por 48h, separadas por tratamento e moídas em pilão para obtenção de um pó homogêneo. Foram enviadas, para *UCDavis Stable Isotope Facility* (Davis, Califórnia - EUA), para determinação isotópica: exemplares de aranhas (enriquecidos com ^{15}N e com abundância natural) homogeneizados e armazenados em *Eppendorfs*, amostras das fezes das aranhas (enriquecidas com ^{15}N), e as folhas coletadas e preparadas de cada planta (folhas controle e folhas dos grupos tratamento). As médias destes parâmetros foram comparadas por *Anova/Tukey a posteriori* para verificar a diferença na quantidade de ^{15}N existente em cada grupo experimental.



Figura 8 – (a) Solução de fezes aplicada no caule de *Desmodium uncinatum* (próxima da gema apical); (b) Solução de fezes aplicada diretamente no solo.

4. Resultados

4.1 Caracterização e fenologia de *D. uncinatum*

Com relação à abundância de *D. uncinatum*, foram encontradas 52 plantas em ambiente de área aberta, 62 plantas em área intermediária e, 88 plantas em ambiente sombreado. A distribuição de *D. uncinatum* nesses ambientes, quando comparada à distribuição esperada, não foi aleatória ($X^2 = 30,2$; gl = 2; $p < 0,0001$) (Fig. 9). Em ambiente aberto a frequência observada para a distribuição das plantas foi maior do que a esperada ($X^2 = 22,32$; gl = 1; $p = 0,0001$), já em ambiente sombreado o valor observado foi menor do que o valor esperado ($X^2 = 7,45$; gl = 1; $p = 0,0001$), e para ambiente

intermediário o valor observado e o esperado não diferiram ($X^2 = 0,43$; $gl = 1$; $0,10 < p < 0,50$).

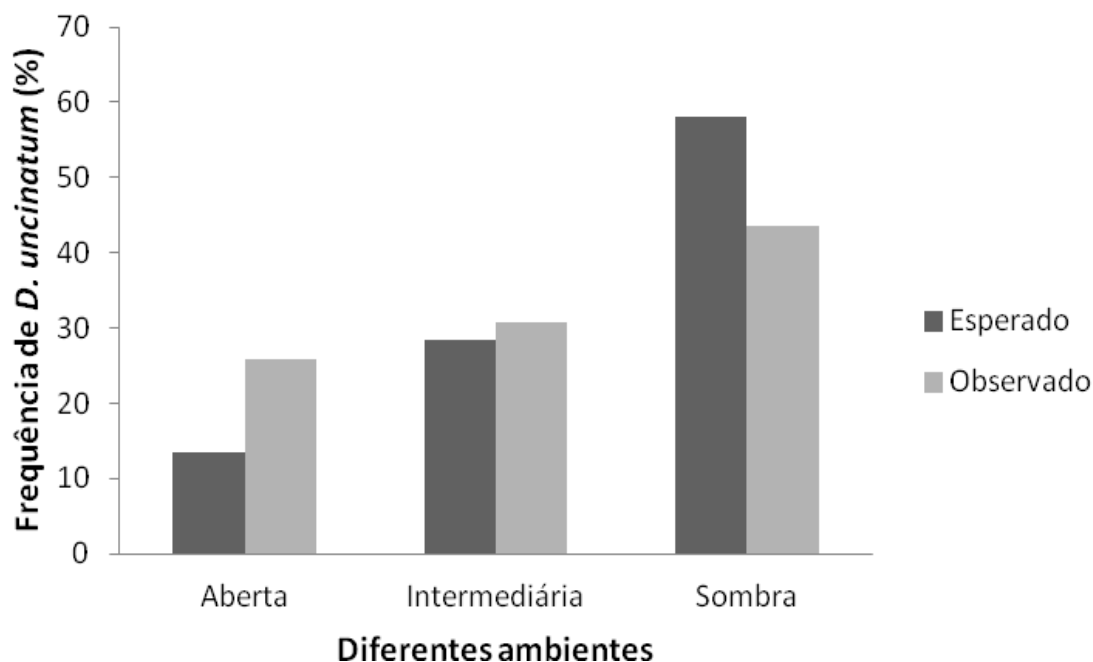


Figura 9 – Variação na abundância de *Desmodium uncinatum* em diferentes ambientes (área aberta, de sombreamento intermediário e área sombreada), na Serra do Japi.

O tamanho das plantas diferiu entre os ambientes, sendo que os indivíduos de sombra foram significativamente maiores que indivíduos de área aberta; e os de ambiente intermediário não diferiram de ambos ($F = 4,82$; $p = 0,01$; $gl = 29$ – *Tukey* sol vs. sombra, $Q = 4,38$; $p < 0,01$ – as demais comparações = ns) (Média: $\bar{x}$ sol: $50,8 \pm 42,39$ cm; $\bar{x}$ intermediário: $68,6 \pm 32,12$ cm; $\bar{x}$ sombreado: $82,96 \pm 44,83$ cm).

As plantas de área aberta apresentaram número de folhas menor do que em ambientes de área intermediária e sombreada ($H: 5,9861$; $p = 0,0501^*$, $gl = 2$; considerou-se esse como significativo, pois há alguns *out-liers*) (Fig. 10).

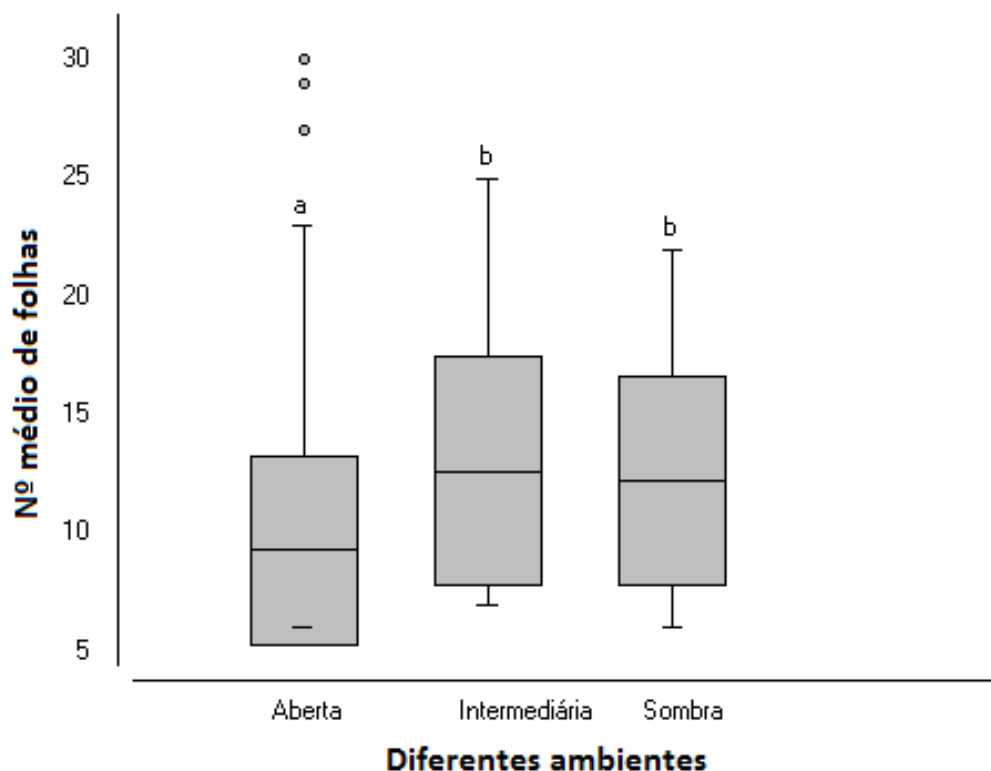


Figura 10 – Número médio de folhas de *Desmodium uncinatum* nos diferentes ambientes (Média: $\bar{x}$ aberto: $11,23 \pm 7,01$; intermediário: $12,63 \pm 4,83$; $\bar{x}$ sombreado: $12,23 \pm 4,41$).

A distância entre folhas no ramo, o comprimento do pecíolo e do folíolo foram diferentes entre os habitats ($F = 35,22$; $p = 0,0294$; $gl = 2 - F = 25,67$; $p = 0,0012$; $gl = 2 - F = 31,13$; $p = 0,0003$; $gl = 2$, respectivamente). As distâncias entre folhas de plantas de áreas sombreada foram significativamente maiores que em plantas de área aberta; e as distâncias de folhas em ambiente intermediário e sombreado não diferiram, assim como entre áreas abertas e intermediárias ($F = 4,29$; $p = 0,01$; $gl = 2 - Tukey_{sol \text{ vs. } sombra}$, $Q = 3,90$; $p > 0,5$ – as demais comparações = ns) (Fig. 11a). O comprimento dos pecíolos foi significativamente maior em área sombreada quando comparada aos de plantas de área aberta ($F = 9,44$; $p = 0,004$; $gl = 2 - Tukey_{sol \text{ vs. } sombra}$, $Q = 6,14$; $p < 0,01$), não sendo significativas nas demais comparações (Fig. 11b). As folhas de áreas abertas foram significativamente menores do que as folhas de área sombreada e intermediária ($F = 10,92$; $p = 0,0002$; $gl = 2 - Tukey_{aberta \text{ vs. } sombra}$, $Q = 6,59$; $p < 0,01$; $aberta \text{ vs. } intermediária$, $Q = 3,71$; $p < 0,05$), não havendo diferenças no tamanho das folhas de plantas de áreas sombreada e intermediária (Fig. 11c).

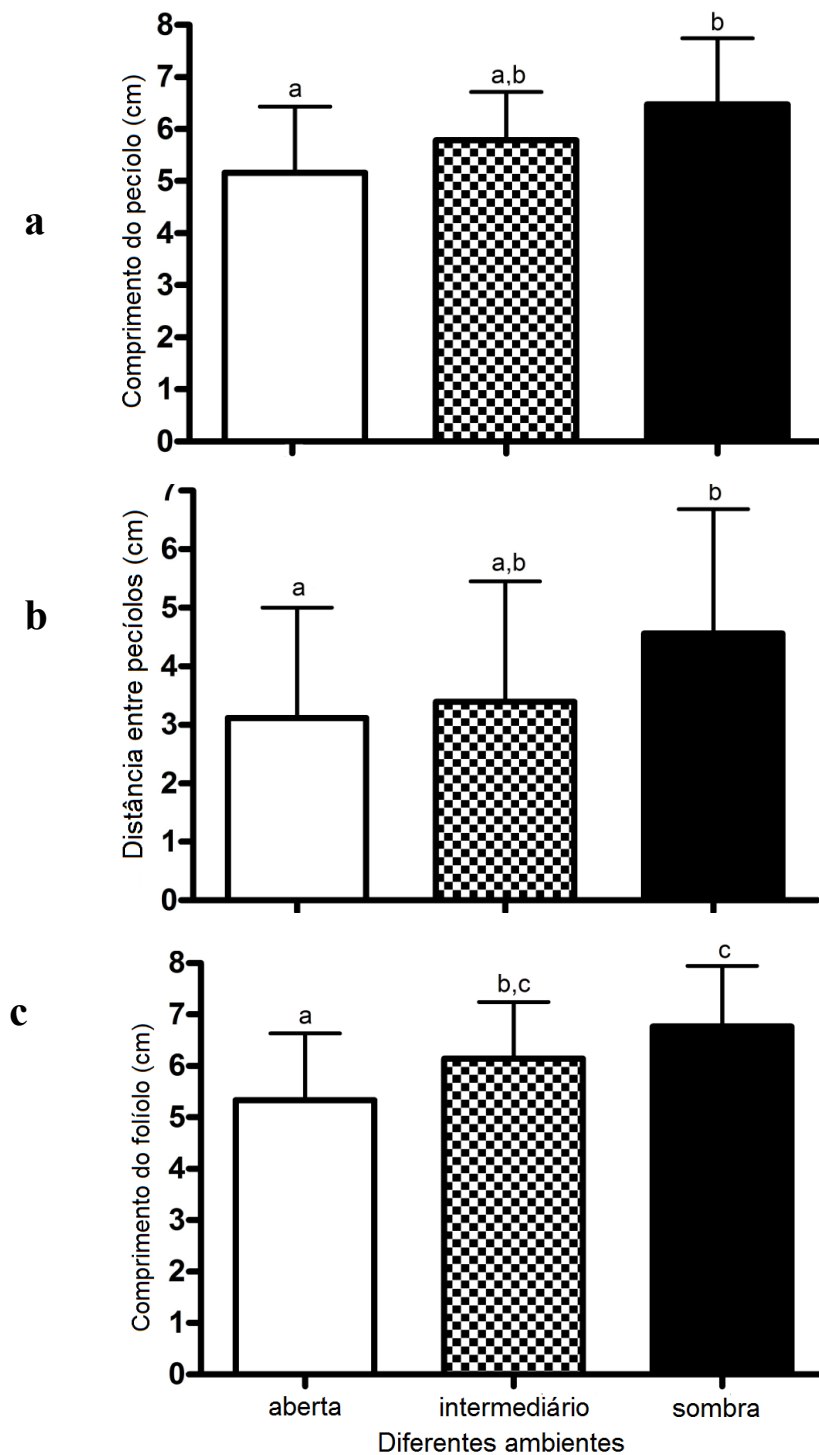


Figura 11 – (a) Distância no caule entre pecíolos (folhas) de *Desmodium uncinatum* em diferentes ambientes (Média: $\bar{x}$ aberta: 3,11 ± 1,88 cm; $\bar{x}$ intermediário: 3,39 ± 2,06 cm; $\bar{x}$ sombreado: 4,56 ± 2,12 cm); (b) Comprimento do pecíolo (Média: $\bar{x}$ aberta: 5,16 ± 1,26 cm; $\bar{x}$ intermediário: 5,78 ± 0,93 cm; $\bar{x}$ sombreado: 6,47 ± 1,26 cm); (c) Comprimento do folíolo mediano (Média: $\bar{x}$ aberta: 5,33 ± 1,30 cm; $\bar{x}$ intermediário: 6,14 ± 1,10 cm; $\bar{x}$ sombreado: 6,77 ± 1,17 cm).

As folhas de *D. uncinatum* apresentam tricomas simples em ambas as faces da superfície foliar (Figs. 12a e 12b), enquanto que o caule é revestido por grande quantidade de tricomas uncinados (na forma de ganchos) e alguns tricomas finos e alongados distribuídos de forma mais espaçada (Figs. 12c e 12d).

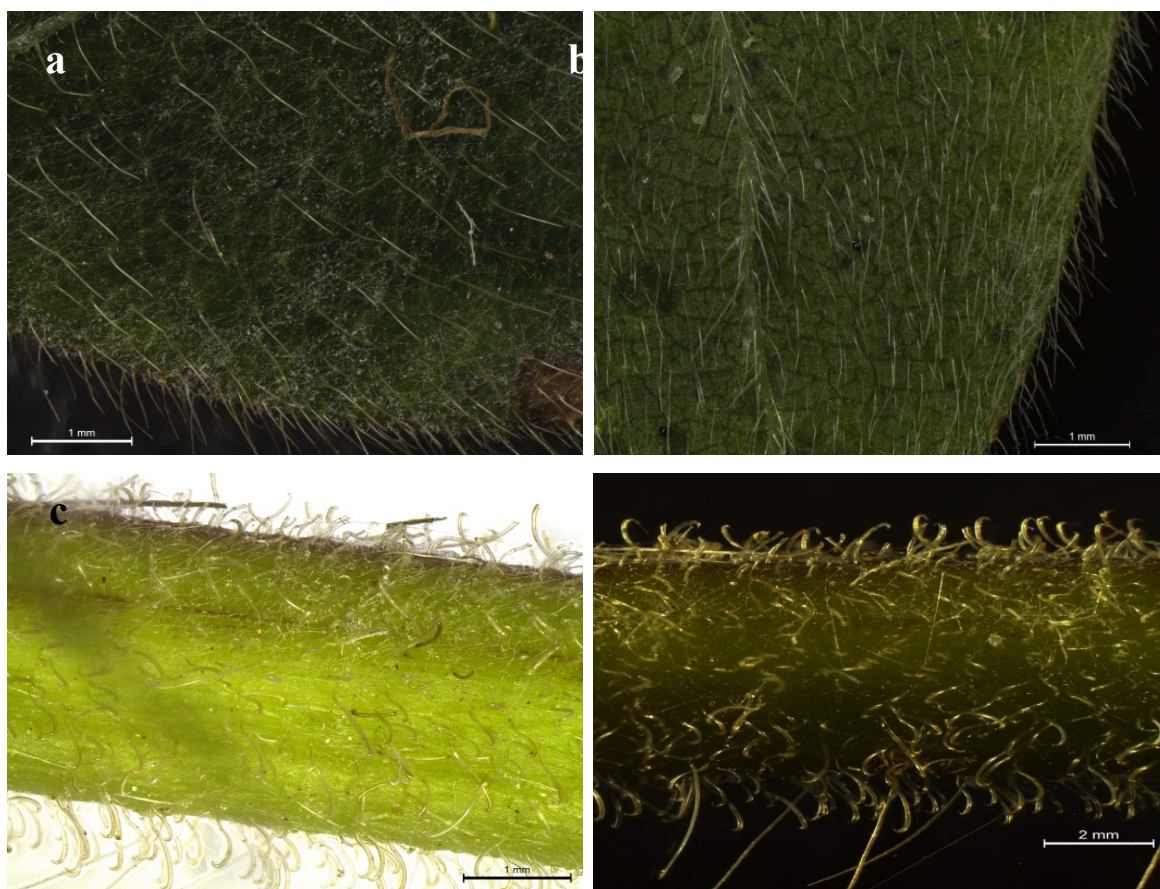


Figura 12 – Tricomas de *Desmodium uncinatum*. (a) Tricomas simples da superfície adaxial de folhas e; (b) Superfície abaxial de folha; (c) e (d) Tricomas uncinados e, longos do caule.

A densidade de tricomas foliares é maior na superfície abaxial quando comparada com a adaxial. Não houve diferenças nas densidades de tricomas entre ambientes dentro das diferentes categorias foliares. No entanto, houve diferenças quando se comparou as densidades de tricomas foliares nas categorias de folhas, onde geralmente folhas senescentes apresentaram menores densidades (Tabela 1).

Tabela 1 – Densidade média de tricomas foliares de *Desmodium uncinatum* entre os ambientes da Serra do Japi, nas faces adaxial e abaxial (n = 10 em cada ambiente e categoria de folha) (letras iguais sobrescritas correspondem a médias iguais).

Categorias	Aberto	Ambientes	
		Intermediário	Sombreado
Superfície Adaxial			
Folha Nova	19,40 ± 10,23 ^a	15,00 ± 08,51 ^a	15,40 ± 14,39 ^a
Folha Madura	10,80 ± 03,25 ^{a,b}	11,20 ± 08,79 ^a	08,50 ± 03,65 ^a
Folha Senescente	07,90± 04,14 ^b	08,40 ± 04,47 ^a	07,40 ± 05,56 ^a
Superfície Abaxial			
Folha Nova	94,60 ± 52,80 ^a	73,60 ± 33,69 ^a	85,90 ± 50,27 ^a
Folha Madura	53,70 ± 14,60 ^{a,b}	47,60 ± 21,56 ^{a,b}	48,30 ± 18,18 ^{a,b}
Folha Senescente	42.20 ± 11.90 ^b	32.50 ± 11.12 ^b	35.70 ± 17.25 ^b

A densidade média de tricomas uncinados caulinares em *D. uncinatum* foi de 142,43 ± 91,81 na região apical e de 98,33 ± 54,56 na região mais basal (H: 3,2274; gl = 1; p = 0,0724). Também não houve diferença na densidade desses tricomas em plantas dos diferentes ambientes (H: 4,9586; gl = 5; p = 0,4209) (Tabela 2). A densidade de tricomas uncinados foi medida em março de 2012, época em que as plantas estavam na fase vegetativa, começando a fase reprodutiva.

Os frutos também possuem tricomas uncinados, cuja média da abundância foi de 143,6 ± 37,71.

Tabela 2 - Média de tricomas uncinados de *Desmodium uncinatum* nas diferentes regiões (apical e basal) do caule entre os diferentes ambientes da Serra do Japi (n = 10).

	Apical	min – max	Basal	min – max
Aberta	104,60 ± 39,95	63-190	89,90 ± 36,15	36-139
Intermediária	163,90 ± 96,64	60-344	96,50 ± 58,03	26-193
Sombreada	158,80 ± 117,59	48-408	108,60 ± 68,69	13-246

A fenologia da população de *D. uncinatum* diferiu entre as estações. No final do outono as chuvas diminuem e os indivíduos de *D. uncinatum* começam a ter

proporcionalmente maior quantidade de folhas senescentes, e à medida que o inverno avança, período mais seco na Serra do Japi, a maioria começa a perder estas folhas, ficando completamente seca e, por fim, resta apenas o rizoma. No final do inverno e início da primavera (agosto e setembro) o índice de precipitação aumenta, assim como a temperatura, e as plantas começam a rebrotar do solo. O crescimento vegetativo fica mais acentuado nesse período, atingindo o máximo de crescimento durante o verão, época mais chuvosa. No início do outono as plantas começam a investir em reprodução, começando a época de floração em março-abril. Os frutos se desenvolvem, principalmente, no mês de maio e começam a secar no mês de junho. Logo após a fase reprodutiva, inicia-se a fase de senescência das partes aéreas da planta e no início do inverno as plantas voltam a secar. Na primavera as plantas rebrotam novamente, já que dentro do solo fica um rizoma que rebrota quando o período mais chuvoso se inicia e a temperatura começa a aumentar. O ciclo começa mais uma vez e o número de folhas aumenta novamente (Figs. 13, 14, 15 e 16, Tabela 3).

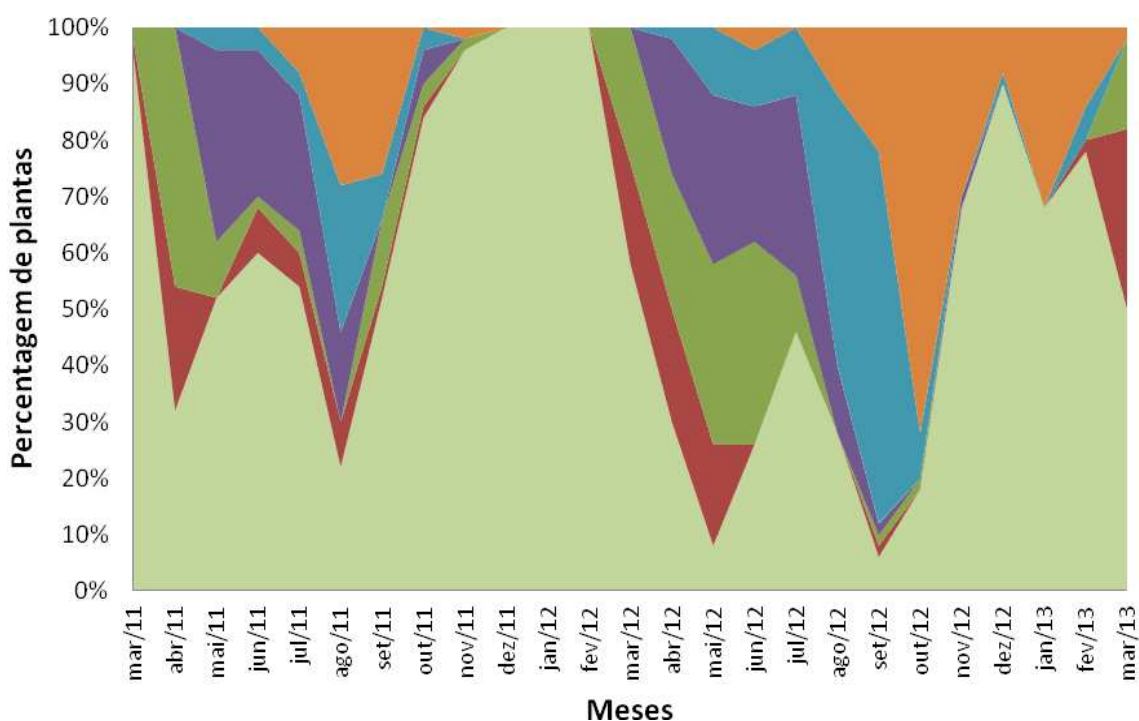


Figura 13 – Fenologia da população de *Desmodium uncinatum* na Serra do Japi (■ rebrota, ■ seca, ■ frutos secos, ■ flor e frutos, ■ primórdios florais e, ■ vegetativa).

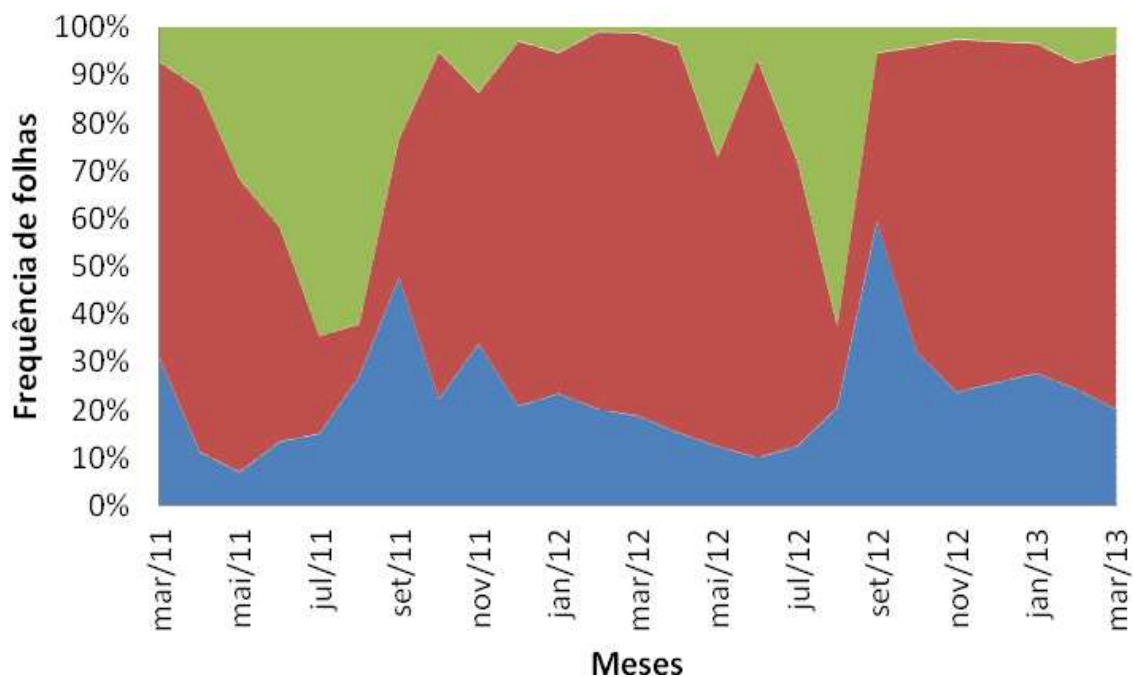


Figura 14 – Frequência dos diferentes tipos de folhas da população de *Desmodium uncinatum* na Serra do Japi (■ folhas senescentes, ■ folhas maduras e, ■ folhas novas).

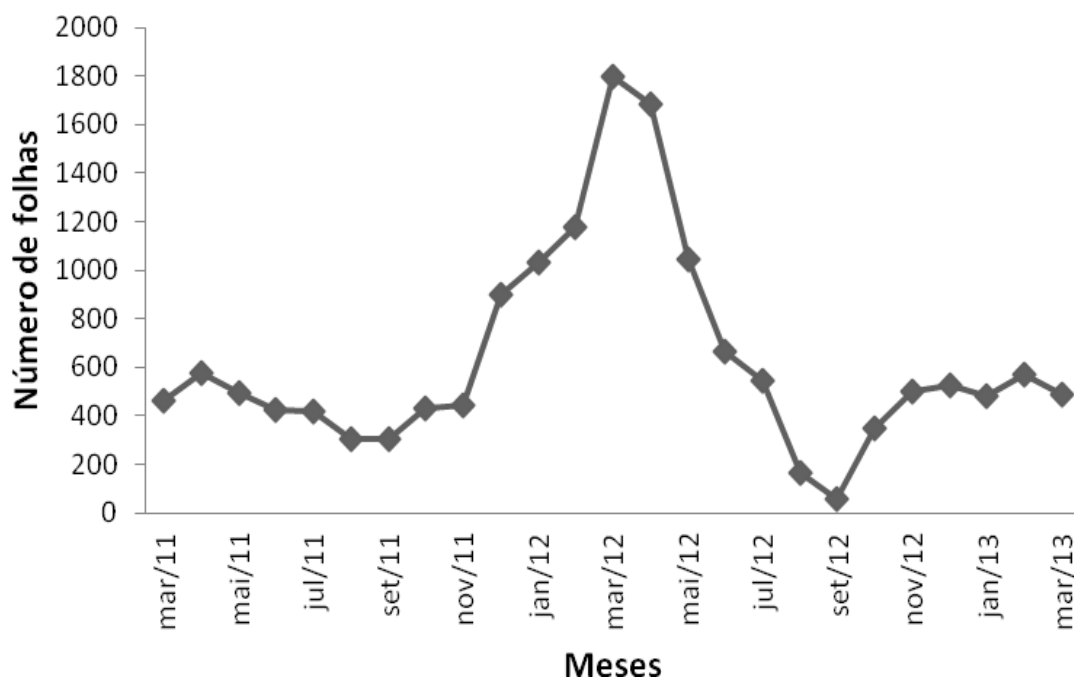


Figura 15 – Variação na quantidade de folhas na população de *Desmodium uncinatum* na Serra do Japi.

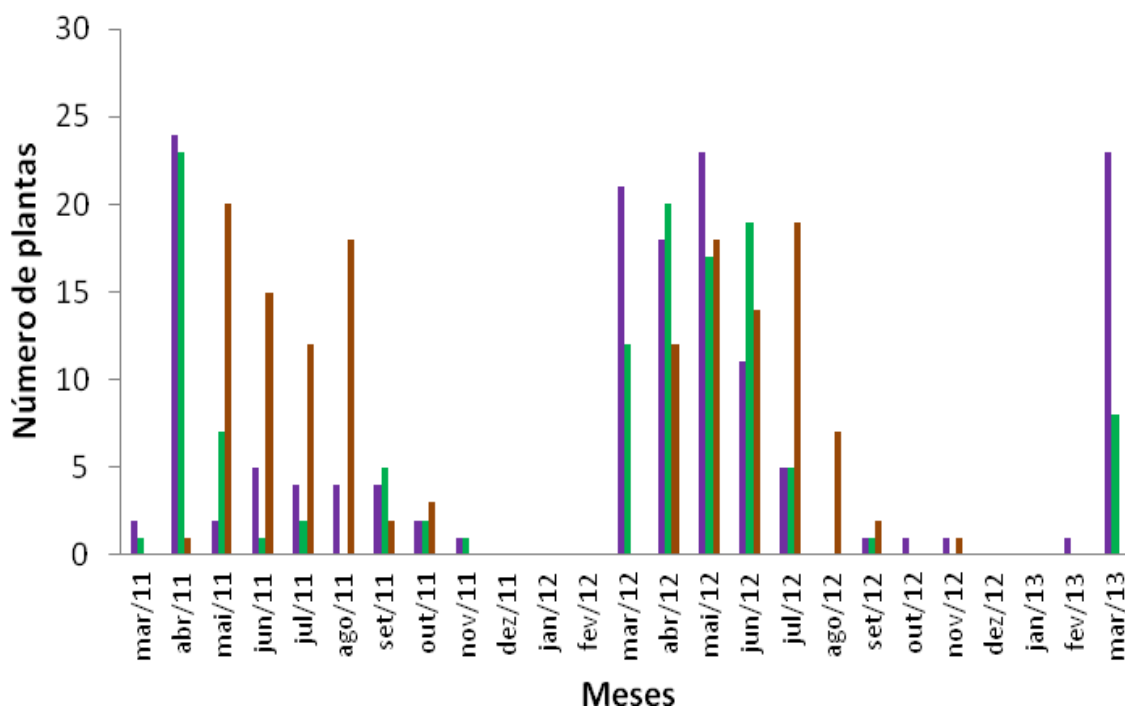


Figura 16 – Período de floração e frutificação de *Desmodium uncinatum* na Serra do Japi (■ flor, ■ frutos verdes e, ■ frutos secos).

Tabela 3 – Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para as diferentes fases de *Desmodium uncinatum*, no período de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

	Vegetativa	Primórdios Florais	Flor e Fruto	Frutos Verdes	Frutos Secos	Seca	Rebrota
Número de observações	339	34	40	17	60	57	65
Vetor médio (μ)	4,935°	113,104°	126,787°	143,939°	169,063°	228,823°	284,513°
Mês correspondente ao vetor médio	janeiro	abril	maio	maio	junho	agosto	outubro
Comprimento do vetor (r)	0,267	0,654	0,661	0,612	0,737	0,701	0,604
Intervalo de confiança de 95% (-/+) para o vetor médio	349,099°	95,101°	110,434°	116,047°	157,829°	216,299°	270,003°
Teste de Rayleigh (Z)	24,235	14,536	17,457	6,367	32,602	28,016	23,724
Teste de Rayleigh (p)	<0,01	<0,01	<0,01	0,001	<0,01	<0,01	<0,01

Houve relação positiva entre o número de folhas novas e a precipitação, sendo que os efeitos se fizeram um mês depois. Com relação à temperatura, também houve relação positiva com o número de folhas novas, porém sem defasagem temporal. As folhas maduras apresentaram relação positiva com a precipitação sem defasagem temporal, e

relação positiva com a temperatura, mas com defasagem temporal de dois meses. O número de folhas senescentes apresentou relação negativa com a precipitação e temperatura sem defasagens temporais, ou seja, houve aumento do número de folhas senescentes à medida que a temperatura e chuvas diminuíram (Tabelas 4 e 5).

Tabela 4 – Correlação de Spearman para diferentes categorias de folhas de *Desmodium uncinatum* em relação à precipitação e à temperatura, com até três meses de defasagem temporal para os meses de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi. T0 = tempo real; T1 = tempo com um mês de defasagem; T2 = tempo com dois meses de defasagem e; T3 = tempo com três meses de defasagem.

Time-Lag		Precipitação		Temperatura	
		r _s	p	r _s	p
Folhas Novas	T0	0,5547	0,0040	0,6450	0,0005*
	T1	0,5897	0,0024*	0,6307	0,0009
	T2	0,3301	0,1239	0,5215	0,0107
	T3	0,1581	0,4821	0,1842	0,4119
Folhas Maduras	T0	0,6523	0,0004*	0,4498	0,0204
	T1	0,6539	0,0005	0,6628	0,0004
	T2	0,6186	0,0016	0,7645	<0,0001*
	T3	0,3360	0,1263	0,5699	0,0056
Folhas Senescentes	T0	-0,5008	0,0107*	-0,6999	<0,0001*
	T1	-0,1704	0,4259	-0,4975	0,0133
	T2	-0,1067	0,6279	-0,1433	0,5141
	T3	0,0006	0,9980	0,2338	0,2949

Tabela 5 – Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para as diferentes categorias de folhas em *Desmodium uncinatum*, no período de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

	Folha Nova	Folha Madura	Folha Senescente
Número de observações	1492	5021	954
Vetor médio (μ)	31,373°	66,519°	172,893°
Mês correspondente ao vetor médio	fevereiro	março	junho
Comprimento do vetor (r)	0,283	0,404	0,522
Intervalo de confiança de 95% (-/+) para o vetor médio	24,249° 38,496°	63,864° 69,174°	168,334° 177,451°
Teste de Rayleigh (Z)	119,224	818,982	260,072
Teste de Rayleigh (p)	<0,01	<0,01	<0,01

4.2 Herbívoros de *D. uncinatum*: ênfase em *U. esta*

Registraram-se três herbívoros mastigadores (Lepidoptera), um minador (Hymenoptera) e um sugador (Hemiptera) em *D. uncinatum*, sendo o principal herbívoro mastigador as larvas da borboleta *U. esta* (Hesperiidae) (Tabela 6).

Tabela 6 – Herbívoros encontrados em *Desmodium uncinatum* e seus hábitos alimentares.

Herbívoros	Estágio	Hábito
<i>Urbanus esta</i> (Hesperiidae)	Larval	Mastigador de folhas
<i>Hypanartia bella</i> (Nymphalidae)	Larval	Mastigador de folhas
Pyralidae sp.	Larval	Mastigador de folhas
Hymenoptera não identificado	Larval	Minador
Afídeo	Ninfa / Adulto	Sugador

O número de larvas de Pyralidae e Nymphalidae foi alto nos meses que precederam o período seco. No inverno a frequência destes herbívoros começou a decrescer, voltando a crescer discretamente quando o período chuvoso se iniciou. O padrão de abundância das colônias de pulgões não foi contínuo ao longo dos meses, sendo maior no período chuvoso, diminuindo na época seca. A abundância de minadores (registrada por plantas e não por indivíduos presentes em cada planta) também não se apresentou de maneira constante ao longo do período estudado (Fig. 17).

Larvas de *U. esta* foram os principais herbívoros de *D. uncinatum*, ocorrendo principalmente no outono. Esse hesperídeo apresentou sazonalidade marcante durante os anos (Fig. 17). Ocorreram durante o verão em baixas densidades, aumentando sua abundância no início da época seca, havendo diminuição durante o inverno seco da Serra do Japi. Os estágios larvais não apareceram de forma marcante, sendo constante, porém em baixa abundância. Pupas e indivíduos adultos não foram observados durante as inspeções mensais.

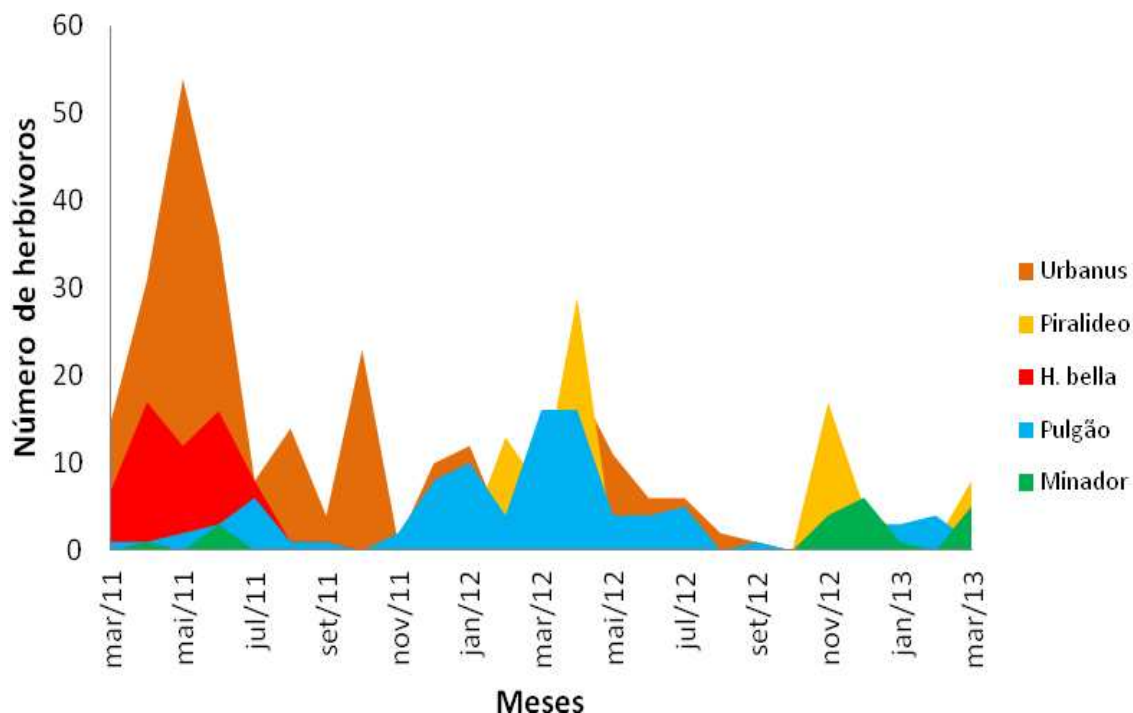


Figura 17 – Frequência de herbívoros encontrados em *Desmodium uncinatum*.

O número de predadores encontrados no período amostrado foi baixo, perfazendo apenas nove exemplares da aranha *M. argenteus*. No entanto, durante as inspeções de *D. uncinatum* para o experimento de preferência de oviposição por fêmeas adultas (plantas com manipulação no número de folíolos), registraram-se 21 tomisídeos em seis semanas sobre 26 plantas, enquanto que cerca de 50 tomisídeos foram observados nas plantas envasadas ($n = 80$ plantas) na casa de vegetação da base ecológica da Serra do Japi. Não se verificou a variação na distribuição de tomisídeos entre os ambientes, já que o número de indivíduos foi baixo.

A frequência de herbívoros (*U. esta*, Pyralidae, *H. bella*, minadores e pulgões) variou entre ambientes ($G_{\text{aberto vs. intermediário}} = 34,4$; $p < 0,0001$; $G_{\text{aberto vs. sombreado}} = 48,69$; $p < 0,0001$; $G_{\text{intermediário vs. sombreado}} = 36,27$; $p < 0,0001$), sendo maior em áreas de sombreamento intermediário (Fig. 18).

A maior abundância de imaturos (ovos e larvas) de *U. esta* ocorreu no outono, sendo que a população no outono de 2011 foi maior que a do outono de 2012. No segundo período a quantidade de larvas de *Urbanus* foi bem pequena (Figs. 19 e 20).

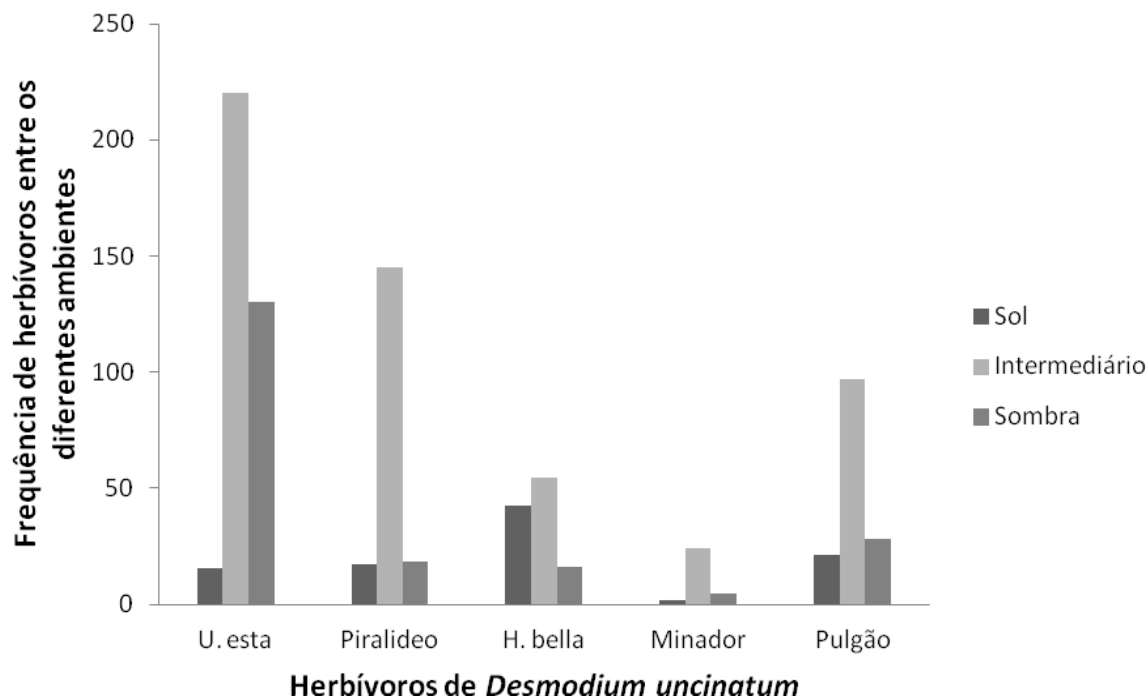


Figura 18 – Frequência de herbívoros em *Desmodium uncinatum* em diferentes ambientes da Serra do Japi. As frequências dos herbívoros foram corrigidas pela proporcionalidade das plantas ($\text{n}^\circ \text{ herbívoros} / \text{n}^\circ \text{ de plantas} \times 100$).

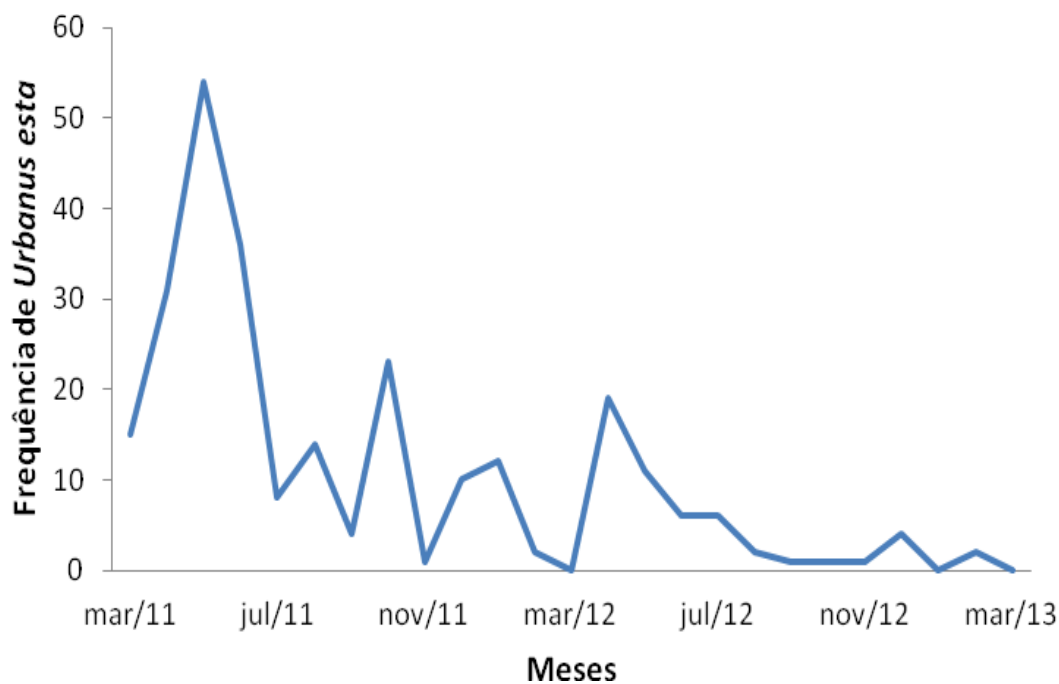


Figura 19 – Frequência de *Urbanus esta*, utilizando *Desmodium uncinatum* como planta hospedeira, ao longo de dois anos.

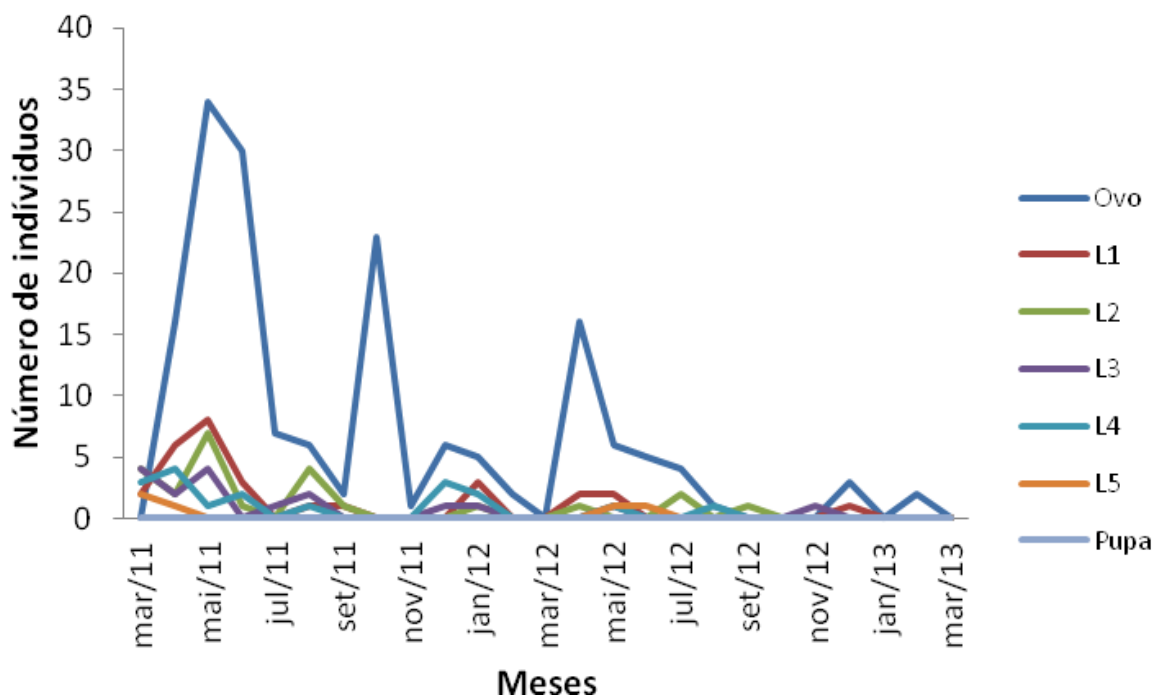


Figura 20 – Abundância de indivíduos de *Urbanus esta* encontrada em folhas de *Desmodium uncinatum* (ovo a pupa).

A frequência de imaturos de *U. esta* diferiu entre habitats, onde foram encontrados 137 indivíduos em ambiente intermediário, 115 em área sombreada, e apenas oito indivíduos em área aberta. Considerando-se a frequência de plantas nos três tipos de ambiente como frequência esperada, observou-se que os hesperídeos (ovos e larvas) ocorreram preferencialmente em ambiente sombreado, já que o valor observado foi maior que o esperado. Em ambiente de área aberta e intermediária os valores observados foram menores que o esperado (Teste G = 44,58; $p < 0,0001$) (Fig. 21).

Larvas de *U. esta* consumiram de três a cinco folhas para completar seu desenvolvimento, que durou em média 21 dias, e até a emergência do adulto 36 dias no total (Tabela 7). Larvas do primeiro ao final do terceiro instar consumiram em média 5,34 cm² e ao final do 4º instar 22,88 cm² de área foliar. Como uma folha de *D. uncinatum* tem, em média, 47,84 cm², e como uma larva de *Urbanus* consome em média 171,16 cm² para completar seu desenvolvimento, necessita então de três a cinco folhas. Portanto, larvas ao final do 4º instar e no 5º instar necessitam migrar e consumir outras folhas para

completar seu desenvolvimento larval (Tabela 8). Porém, algumas morrem aderidas aos tricomas uncinados da leguminosa (n = 11 larvas de 4º instar encontradas mortas aderidas aos tricomas, campo e laboratório). Além das folhas consumidas, a larva ao final do 5º instar, constrói um abrigo para empupar enrolando um folíolo grande.

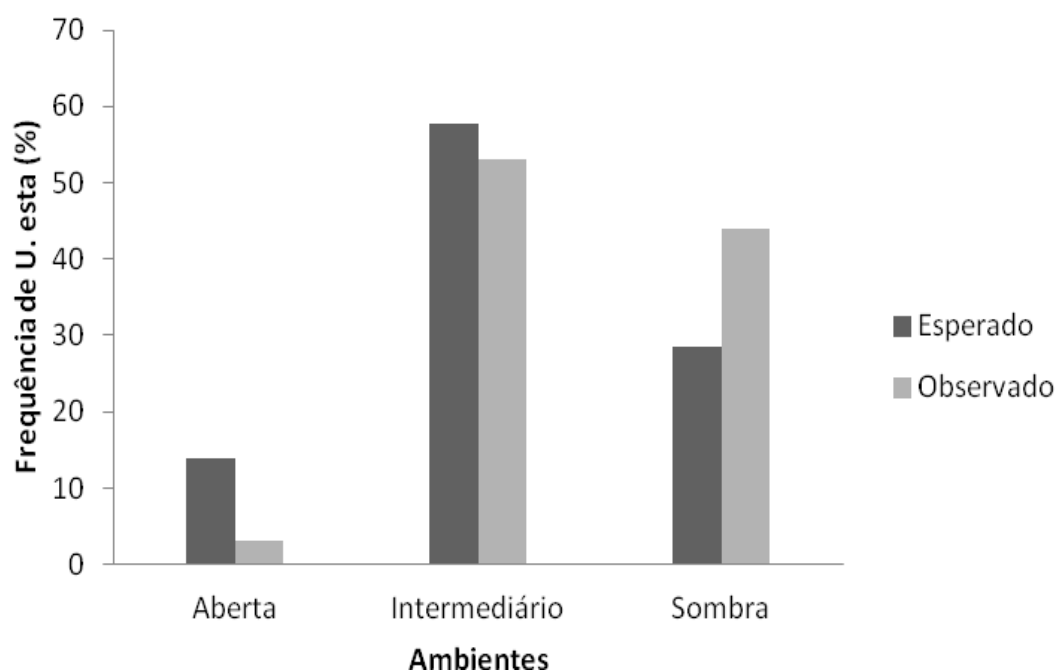


Figura 21 – Frequência de *Urbanus esta* em *Desmodium uncinatum* nos diferentes habitats.

Tabela 7 – Tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos de *Urbanus esta*.

Estágio	$\bar{x} \pm dp$	min – max
Ovo*	02,80 ± 0,56	2-4
L1	02,53 ± 0,63	2-4
L2	02,86 ± 0,99	1-4
L3	03,26 ± 0,79	2-5
L4	04,53 ± 0,91	3-6
L5	08,00 ± 0,84	6-9
Total Larval	21,20 ± 1,37	19-23
Pré-pupa	02,33 ± 1,11	1-5
Pupa	13,64 ± 2,64	8-18
TOTAL**	36,26 ± 5,00	27-44

*Tempo parcial de desenvolvimento dos ovos, já que não foram coletados logo após a oviposição.

** Tempo total para desenvolvimento de larvas até a emergência do adulto.

Tabela 8 – Área foliar de *Desmodium uncinatum* consumida por larvas de *Urbanus esta* durante os diferentes ínstares de desenvolvimento, e quantidade de folhas consumidas.

Área consumida cm ²	$\bar{x} \pm dp$	min – max	N
Até final do 3º instar	05,34 ± 2,11 cm ²	02,30 – 09,79 cm ²	15
Até final do 4º instar	22,88 ± 14,28 cm ²	07,26 – 57,73 cm ²	15
Até final do 5º instar	171,16 ± 32,90 cm ²	112,46 – 225,18 cm ²	15
Área média da folha	47,84 ± 3,81 cm ²	41,9 – 53,16 cm ²	11
Nº folhas consumidas pela larva	03,57 ± 0,68 folhas	02,30 – 04,70 folhas	15

No experimento de manipulação das folhas, fêmeas colocaram ovos preferencialmente em folhas com três folíolos e abaixo do esperado em folhas com apenas um folíolo ($\chi^2 = 14$; $p < 0,0009$) (Teste G = 14,06; $p < 0,0009$) (Fig. 22). No entanto, observaram-se alguns eventos raros onde foram encontrados mais de um ovo por folha (Tabela 9).

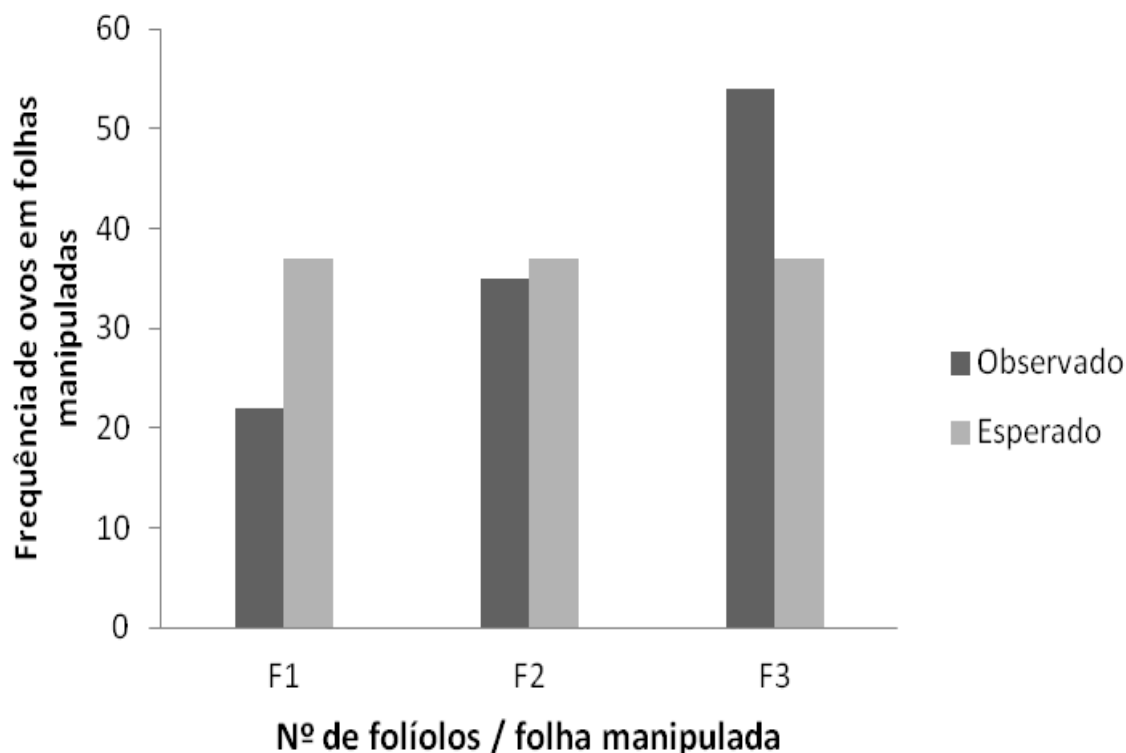


Figura 22 – Experimento envolvendo manipulação no número de folíolos e frequência de ovos depositados por *Urbanus esta* em folhas de *Desmodium uncinatum* contendo 1 folíolo (F1), dois folíolos (F2) e três folíolos (F3).

Tabela 9 – Frequência de um ou mais ovos de *Urbanus esta* em uma mesma folha de *Desmodium uncinatum*.

Número de ovos por folha	Frequência de ovos	Porcentagem %
Folha com 1 ovo	268	95,72
Folha com 2 ovos	4	1,43
Folha com 3 ovos	7	2,5
Folha com 4 ovos	1	0,35
TOTAL	280	100

A abundância de imaturos (ovos e larvas) de *U. esta* foi maior no outono (início do período seco), onde as plantas estão com grande quantidade de folhas maduras (Fig. 14). Não houve relação entre as frequências de larvas de *U. esta* com a precipitação, mas houve relação negativa com a temperatura sem defasagem temporal. Com relação à abundância de diferentes categorias de folhas, o número de larvas de *Urbanus* apresentou relação significativa apenas com folhas na fase senescente, sem defasagem (Tabela 10).

Tabela 10 - Correlação de Spearman para população de *Urbanus esta* (ovos e larvas) em relação à precipitação e à temperatura e, Correlação de Spearman para a população de *Urbanus* em relação ao número de folhas de *Desmodium uncinatum*, com até três meses de defasagem temporal para os meses de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi. T0 = tempo real; T1 = tempo com um mês de defasagem; T2 = tempo com dois meses de defasagem e; T3 = tempo com três meses de defasagem.

	Time-Lag	Precipitação		Temperatura		Folhas Novas		Folhas Maduras		Folhas Velhas	
		r _s	P	r _s	p	r _s	p	r _s	p	r _s	p
<i>Urbanus</i>	T0	-0,1625	0,4375	-0,3994	0,0479	0,2091	0,3157	0,0081	0,9693	0,5869	0,0020
	T1	-0,3035	0,1493	-0,3459	0,0977	0,0424	0,8442	0,0406	0,8506	0,4620	0,0230
	T2	-0,0288	0,8962	-0,0514	0,8158	0,0462	0,8342	0,0343	0,8767	0,2413	0,2673
	T3	-0,2476	0,2665	0,0611	0,7872	0,0933	0,6894	0,0545	0,8096	0,1141	0,6130

Os estágios imaturos de ovos e larvas de *U. esta* apresentaram picos em determinadas épocas do ano, principalmente no período em que a planta já havia investido em reprodução e estava começando a se tornar senescente (Tabela 11). No entanto, larvas de 3º e 4º estadio apresentaram maior abundância no mês de abril, e o estágio larval apresentou pico em maio, enquanto ovos em junho.

Tabela 11 – Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para os estágios de ovo e larva de *Urbanus esta*, no período de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

	Ovos	Larvas
Número de observações	88	48
Vetor médio (μ)	151,012°	126,056°
Mês correspondente ao vetor médio (μ)	junho	maio
Comprimento do vetor	0,415	0,451
Intervalo de confiança de 95% (-/+) para o vetor médio	131,558° 170,466°	102,051° 150,062°
Teste de Rayleigh (Z)	15,172	9,781
Teste de Rayleigh (p)	<0,01	<0,01

Parasitoides de *U. esta*

Os ovos de *U. esta* foram parasitados por uma espécie de parasitoide gregário, *Trichogramma* (Chalcidoidea: Trichogrammatidae) (Figs. 23a e 23b), sendo que dos 169 ovos encontrados durante os dois anos de coleta de dados, 45 ovos estavam parasitados, perfazendo 26,6% de parasitismo. De acordo com a Dra. Ranyse Barbosa Querino (Embrapa Meio Norte – Teresina, PI), não foi possível determinar a espécie de *Trichogramma*, podendo ser uma nova espécie. Usando-se a chave de Querino & Zucchi (2011) chega-se a uma espécie próxima a *T. alloeovirilia* Querino & Zucchi (2003), da qual difere porque esta última tem uma cápsula genital bem menor e os processos ventrais dilatados e caracteristicamente afastados um do outro.

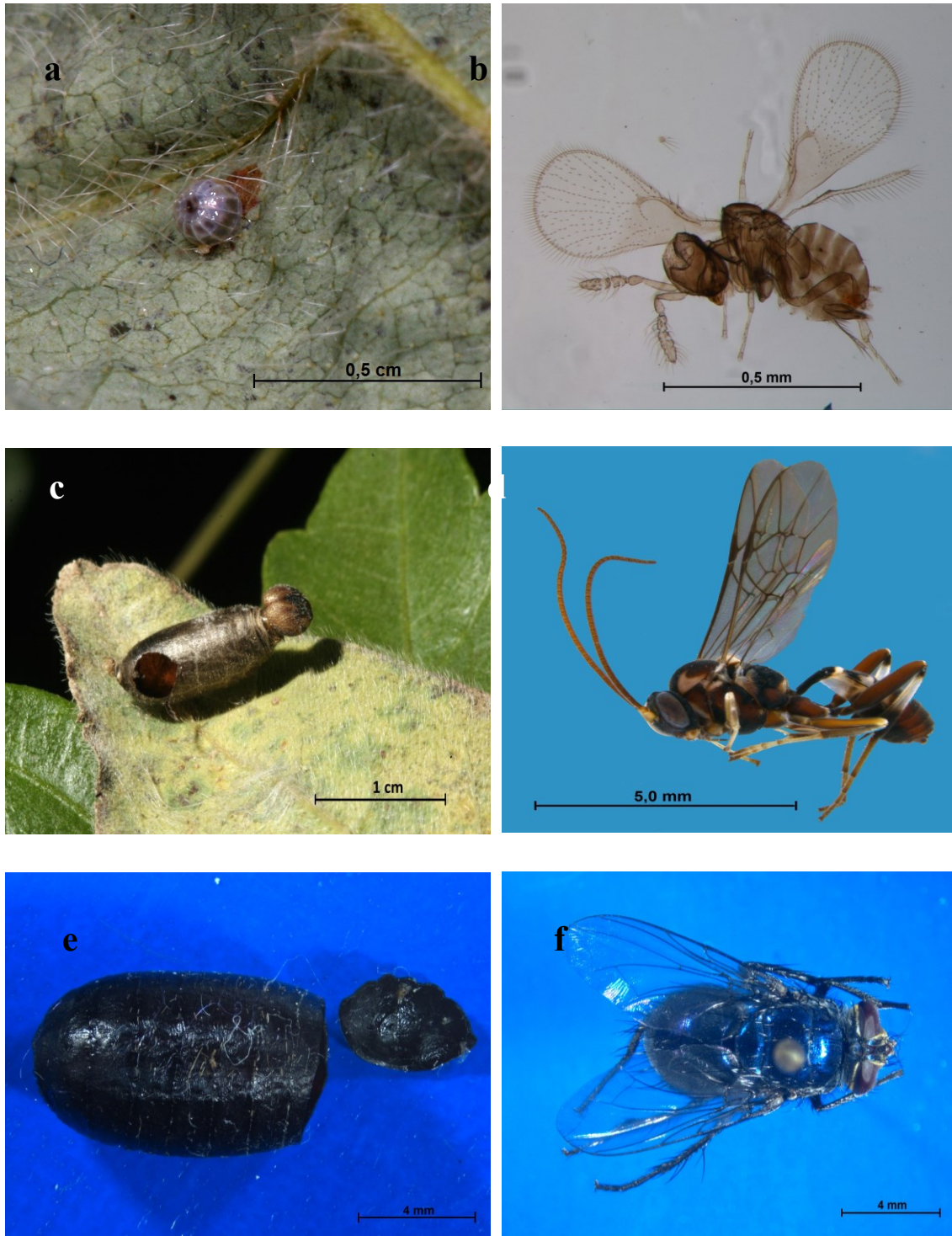


Figura 23 – (a) Ovo de *Urbanus esta* parasitado por Chalcidoidea; (b) *Trichogramma* sp., parasitoide de ovo; (c) Corpo de lagarta de *Urbanus esta* de quarto instar mumificado, como um casulo; (d) *Xanthocampoplex* sp., parasitoide larval; (e) Casulo de mosca parasitando larva de quinto instar de *Urbanus esta*; (f) *Chrysotachina* sp., parasitoide larval.

O parasitoide de larva, encontrado empupado no 4º instar larval do hospedeiro pertence ao gênero *Xanthocampoplex* (Ichneumonidae) (Figs. 23c e 23d), das 18 larvas encontradas, sete estavam parasitadas (38,8%). *Chrysotachina* sp. (Tachinidae) (Figs. 22e e 22f), outro parasitoide larval, empupa em larvas de 5º instar, sendo que das cinco larvas encontradas, uma estava parasitada (20%).

Os parasitoides de ovos foram mais frequentes do que parasitoides de larvas. Ovos foram mais parasitados no início da estação seca, meses em que o número de ovos de *U. esta* também estava alto (Fig. 21). Já os parasitoides de larvas de 4º instar não apresentaram pico de abundância e foram pouco frequentes. O taquinídeo foi registrado apenas no mês de abril de 2011 (Fig. 24).

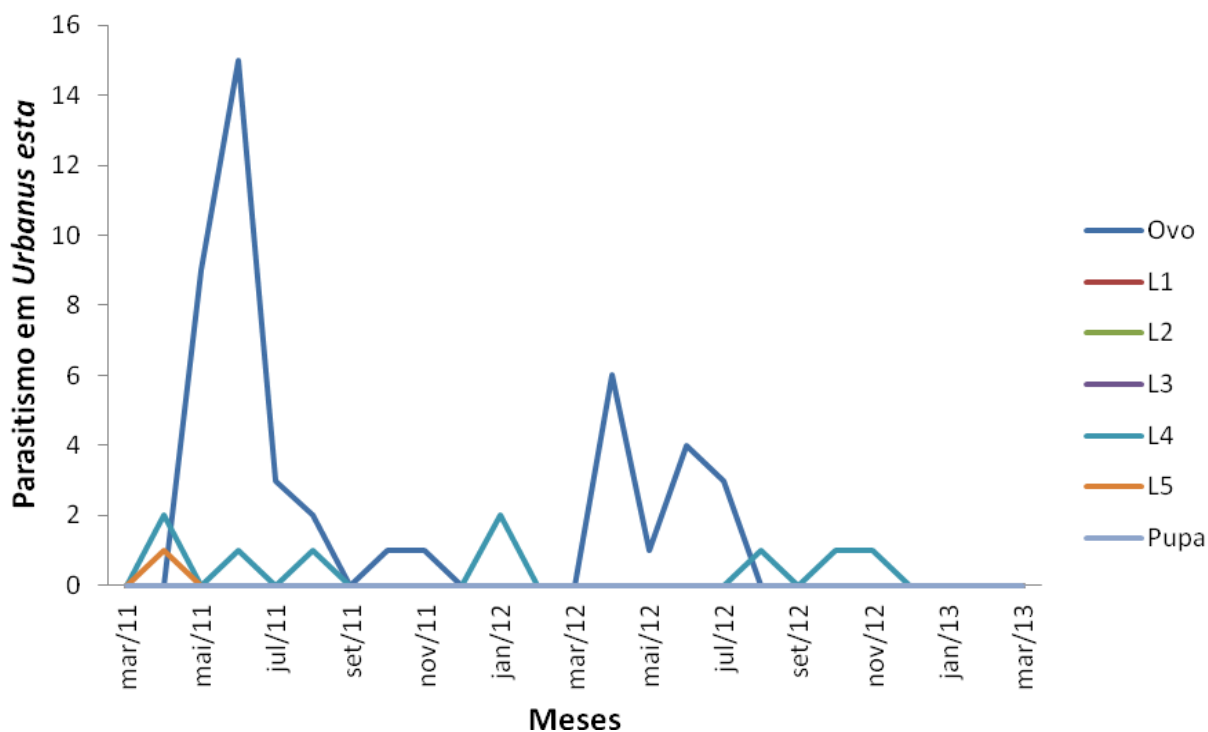


Figura 24 – Número de indivíduos da borboleta *Urbanus esta* parasitada em diferentes estágios.

Parasitoides do gênero *Xanthocampoplex* não apresentam fase preferencial de ataque a larvas de *U. esta*. Observou-se que as dez larvas coletadas aparentemente sadias no campo

já estavam parasitadas, sendo cinco larvas de 1º instar, quatro de 3º instar e uma de 4º instar. Em experimento realizado em laboratório, ofereceram-se duas larvas de 4º instar e uma de 5º, ocorrendo o parasitismo em larva de 4º instar. Independente do instar em que ocorreu o parasitismo, a emergência do indivíduo adulto aconteceu no 4º instar larval. Dessa forma o parasitoide pode atacar a larva do hospedeiro do primeiro ao quarto instar, sendo uma espécie cenobionte.

Não houve relação entre a frequência de ovos parasitados com a precipitação. Entretanto, houve relação negativa significativa em relação à temperatura, não havendo defasagem temporal, mostrando que quando a temperatura começa a diminuir a taxa de parasitismo aumenta. A abundância de parasitoides obviamente relacionou-se positivamente com a disponibilidade de ovos de *Urbanus*, mas sem defasagem temporal (Tabela 12).

Tabela 12 – Correlação de Spearman para parasitoides em relação à precipitação e à temperatura e, Correlação de Spearman para parasitoides em relação à população de *Urbanus esta*, com até três meses de defasagem temporal para os meses de março 2011 a março de 2013, na Serra do Japi. T0 = tempo real; T1 = tempo com um mês de defasagem; T2 = tempo com dois meses de defasagem e; T3 = tempo com três meses de defasagem.

	Time-Lag	Precipitação		Temperatura		Ovos <i>Urbanus</i>	
		r _s	p	r _s	P	r _s	p
Parasitoides	T0	-0,2543	0,2198	-0,6347	0,0006*	0,6389	0,0006*
	T1	-0,3154	0,1331	-0,4385	0,0320	0,4717	0,0199
	T2	-0,1889	0,3880	-0,1961	0,3697	0,3850	0,0695
	T3	-0,1320	0,5582	0,1788	0,4260	0,4512	0,0350

O parasitismo em *U. esta* está relacionado com a abundância de seu hospedeiro durante o ano (Tabela 12). No entanto, o pico de parasitismo ocorreu apenas para parasitoides de ovos, sendo este em junho (Tabela 13), mês em que ocorreu o pico de ovos de *Urbanus* no campo (Tabela 11).

Tabela 13 – Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para o parasitismo em diferentes estágios de *Urbanus esta*, no período de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

	Ovo	Larva
Número de observações	24	5
Vetor médio (μ)	160,552°	125,104°
Mês correspondente ao vetor médio	junho	maio
Comprimento do vetor	0,742	0,431
Intervalo de confiança de 95% (-/+) para o vetor médio	143,012° 178,093°	20,46° 229,747°
Teste de Rayleigh (Z)	13,228	0,928
Teste de Rayleigh (p)	<0,01	0,417

Defesa mecânica de *D. uncinatum*, insetos aprisionados e aquisição de nutrientes

De acordo com a idade do ramo, as plantas apresentaram maior ou menor aderência devido à quantidade de tricomas uncinados. Para se remover simulacro de larva, em plantas vegetativas, foi necessária uma força média de 121,75 g nos ramos novos, enquanto que nos ramos mais velhos em média de 39,45 g (Kruskal-Wallis = 23,47; gl = 1; $p < 0,0001$) (Fig. 25a). No final do outono e início do inverno, os caules perdem em muito a aderência, sendo que a força necessária para remoção dos simulacros foram em média 16,9 g para as porções apicais, 6,12 g para as porções medianas e 5,9 g para as porções basais (Kruskal-Wallis = 23,56; gl = 2; $p < 0,0001$ – Student-Newman-Keuls PA vs. PM = 12,82; $p = 0,02$; SNK PA vs. PB = 26,77; $p < 0,0001$; SNK PM vs. PB = 13,95; $p = 0,01$) (Figura 25b). A aderência média das plantas na fase vegetativa foi significativamente maior que das plantas no início da senescência (Student-Newman-Keuls Média RN e RV vs. Média PA , PM e PB = 20; $p < 0,0001$).

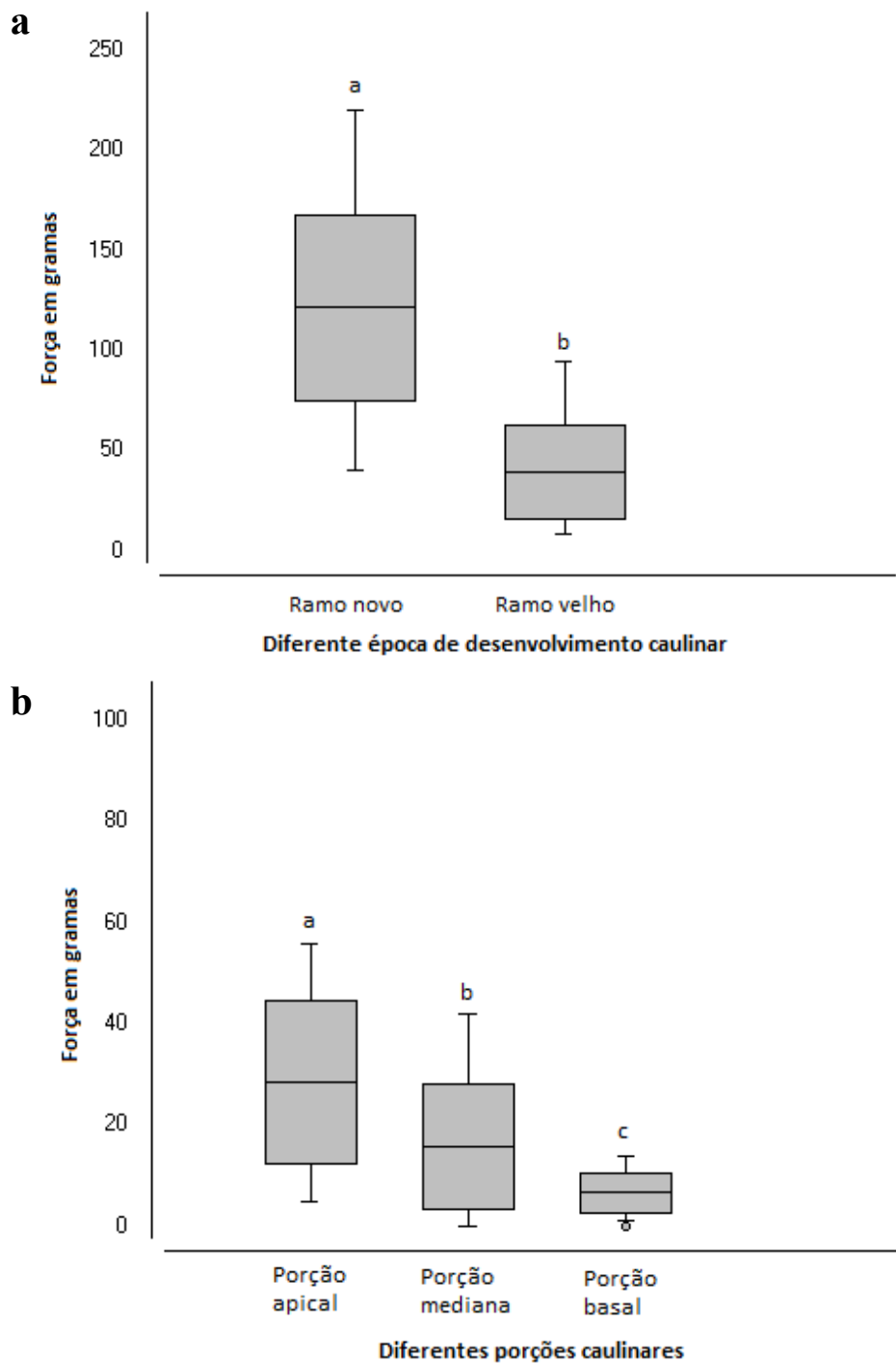


Figura 25 – (a) Força adesiva de tricomas uncinados caulinares em plantas pré-florescimento e; (b) pós-frutificação. Letras diferentes correspondem a médias diferentes.

Larvas de 3º instar tiveram dificuldades para se locomover sobre os tricomas uncinados, e aquelas que se deslocaram apenas alguns centímetros, acabaram ficando

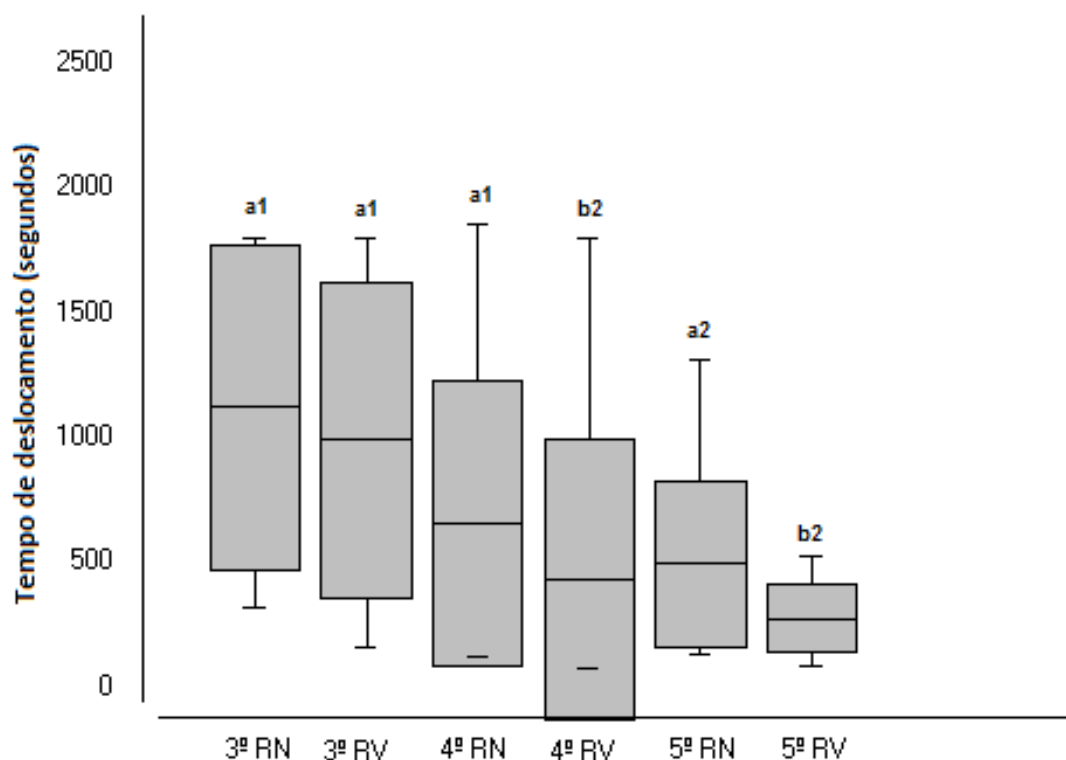
aderidas e morrendo ($n = 15$). Larvas de 4º instar apresentaram mais facilidade em se locomover e percorrer o percurso rapidamente; além do que, a taxa de mortalidade é baixa, pois poucas acabam ficando presas nos tricomas uncinados (uma em quinze). Larvas de 5º instar apresentaram grande eficiência em se locomoverem pelos tricomas sem ficarem aderidas. As larvas cortam com suas mandíbulas os tricomas uncinados (Fig. 26a) e vão colocando fios de seda sobre eles, produzindo um trilho para seu deslocamento (Fig. 26b). A proporção de larvas que ficaram aderidas diferiu entre instares ($\chi^2 = 26,3$; $p < 0,0001$).



Figura 26 – (a) Larva de 5º instar de *Urbanus esta* cortando, com suas mandíbulas, os tricomas uncinados de *Desmodium uncinatum*, e adicionando fios de seda; (b) Trilho formado pela larva ao se deslocar pelo caule de *Desmodium uncinatum*.

Houve diferença no tempo de deslocamento das larvas nos diferentes instares ($H: 30,7409$; $gl = 5$; $p < 0,0001$). Larvas de 3º instar não diferiram no tempo de deslocamento entre ramos novos e velhos ($t = 0,67$; $p = 0,25$) = ($t = 15,1$; $p = 0,1134$). No entanto, larvas de 4º e 5º instares deslocaram-se mais rapidamente nas partes velhas do que nas partes novas de ramos de *D. uncinatum* (para o 4º instar, $t = 1,84$; $p = 0,043$, para 5º instar, $t = 2,1$; $p = 0,027$). Houve diferença nos tempos de deslocamento de larvas em ramos novos ($H: 9,38$; $p = 0,0092$), sendo que larvas de 3º instar se deslocaram mais lentamente que larvas de 5º instar ($Dun = 2,87$; $p < 0,05$). Ao se comparar o tempo de deslocamento em ramos velhos, também houve diferença ($H: 17$, $p = 0,002$), onde larvas de 3º instar foram mais lentas que larvas de 4º e 5º instares ($Dun_{3^\circ \text{ vs. } 4^\circ} = 3,62$; $p < 0,05$;

Dun 3° vs. 5° = 3,5; $p < 0,05$), não havendo diferença entre larvas de 4° e 5° instares (Dun = 0,12, ns.) (Fig. 27).



Diferentes fases larvais deslocando-se em ramos novos e velhos

Figura 27 – Tempo de deslocamento em diferentes ínstares larvais da borboleta *Urbanus esta*: terceiro, quarto e quinto (RN – ramo novo; RV – ramo velho). Letras correspondem a comparações par a par dentro de cada instar, e os números que seguem junto às letras correspondem às comparações entre instares e entre ramos. Letras e números iguais correspondem a médias iguais.

Apesar do comportamento de cortar tricomas e emitir fios de seda para se deslocarem, algumas larvas de 4° instar de *U. esta* foram encontradas imobilizadas e mortas no caule de *D. uncinatum* (Fig. 28a). Além de larvas de *U. esta*, encontrou-se uma grande diversidade de insetos imobilizados pelos tricomas uncinados, pertencentes a nove ordens de insetos (Figs. 28b, 28c e 28d) (Lepidoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera, Blattaria, Hymenoptera, Odonata e Mantodea) (Fig. 29).



Figura 28 – Animais aprisionados nos tricomas uncinados de *Desmodium uncinatum* (a) Larva 4º instar de *Urbanus esta*; (b) Lepidoptera e Diptera; (c) Coleoptera e; (d) Odonata.

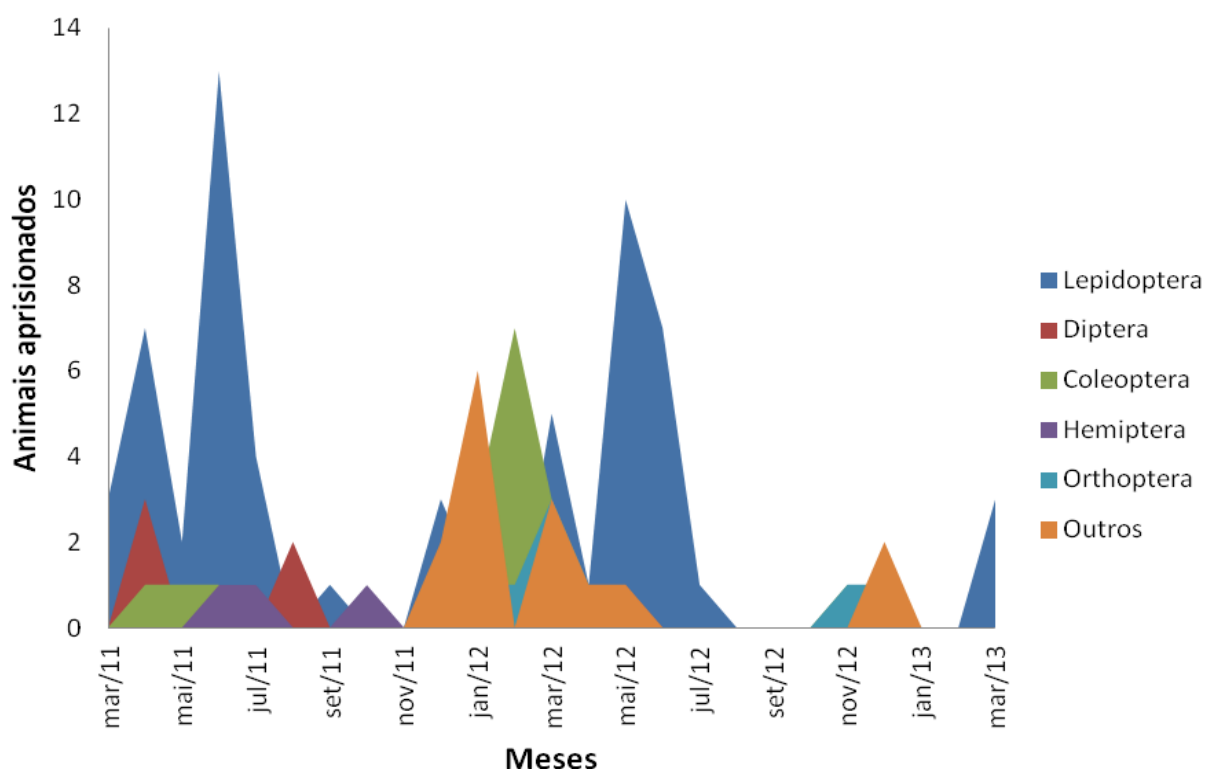


Figura 29 – Variação na abundância dos grupos mais comuns de insetos imobilizados no tricomas uncinados de *Desmodium uncinatum*.

Houve um aumento na abundância de animais presos no período chuvoso e início do período seco. No período em que a planta começa a rebrotar não se encontraram animais presos (Fig. 30).

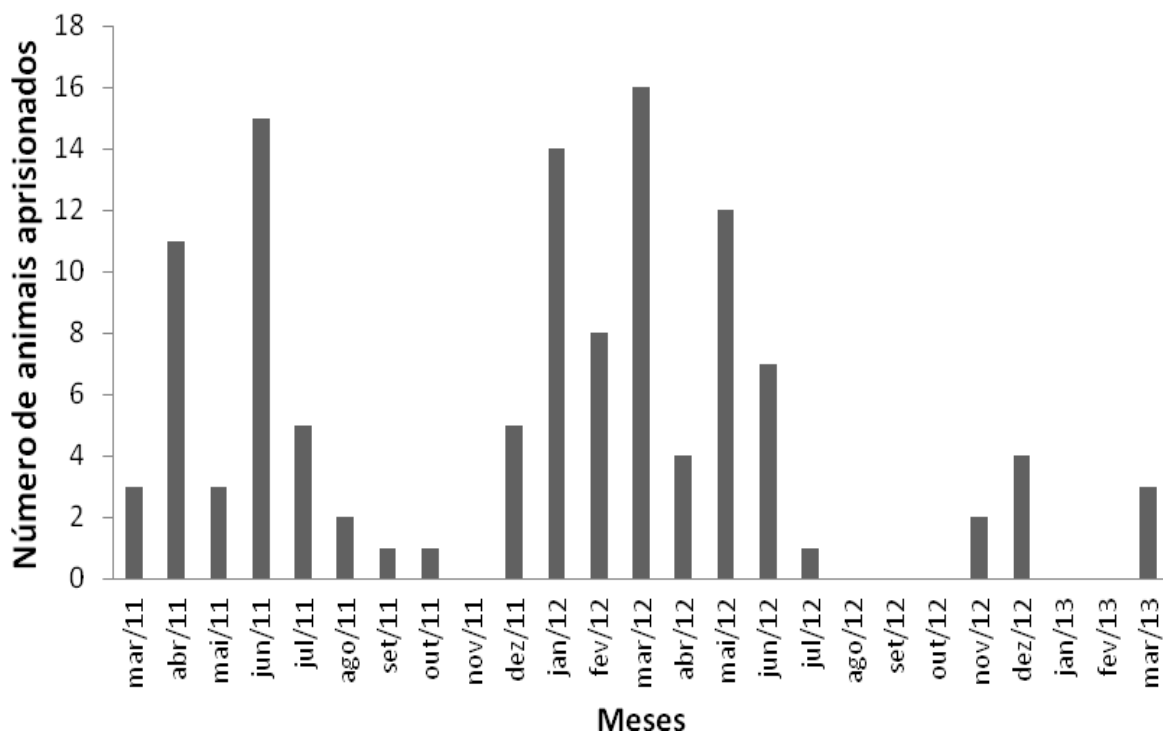


Figura 30 – Número de animais imobilizados pelos tricomas uncinados de *Desmodium uncinatum*.

A quantidade de animais aprisionados, especificamente de lepidópteros, apresentou pico de abundância durante o ano, principalmente no período em que a planta estava começando a investir em reprodução (Tabela 14). O número de insetos aprisionados durante o estado vegetativo da planta foi maior do que durante o período reprodutivo (43/24 insetos, $\chi^2 = 5,38$; $p < 0,0203$).

Tabela 14 – Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade para insetos e somente lepidópteros aprisionados nos tricomas uncinados de *Desmodium uncinatum*, no período de março de 2011 a março de 2013, na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

	Insetos Aprisionados	Lepidópteros Aprisionados
Número de observações	57	31
Vetor médio (μ)	102,731°	138,435°
Mês correspondente ao vetor médio	abril	maio
Comprimento do vetor	0,404	0,618
Intervalo de confiança de 95% (-/+)	77,832°	118,03°
para o vetor médio	127,629°	158,84°
Teste de Rayleigh (Z)	9,312	11,823
Teste de Rayleigh (p)	<0,01	<0,01

A quantidade de ^{15}N presente nos organismos enriquecidos ou mesmo nos organismos controle apresentou concentração variada. A quantidade de ^{15}N em couve controle foi, em média, 15,3 δ e em couve tratamento 1394,6 δ . O ^{15}N de lagarta controle teve, em média, 15,4 δ e em lagarta tratamento 364,9 δ .

Não houve diferença na quantidade de ^{15}N nas folhas no tempo zero do grupo controle e dos dois grupos tratamentos com larvas enriquecidas (caule perpendicular ao vaso e, com caule na horizontal, saindo do vaso) (H: 2,90; $p = 0,23$). A quantidade de ^{15}N , embora pequena, aumentou de modo significativo 40 dias depois da colocação de larvas enriquecidas (grupos enriquecidos) e não enriquecidas (grupo controle) em relação ao tempo inicial em cada tratamento (ramos perpendiculares em relação ao vaso: H: 9,47; $p = 0,0087$ – Tempo zero vs. 40 dias, Dun, $z = 2,83$; $p < 0,05$; Ramos fora do vaso e paralelos ao solo: H: 9,004; $p = 0,0111$ – Tempo zero vs. 40 dias, Dun $z = 2,974$; $p < 0,05$; controle: H: 9,84; $p = 0,007$ – Tempo zero vs. 40 dias, Dun $z = 3,028$; $p < 0,05$). Também não houve diferença nas quantidades de ^{15}N nas folhas dos grupos experimentais 40 dias após a colocação das larvas fossem elas enriquecidas ou não com ^{15}N (H: 2,006; $p = 3,66$).

Decorridos 60 dias após os tratamentos, as folhas além de não diferirem entre grupos (H: 1,73; $p = 0,42$), também tiveram suas quantidades de ^{15}N ligeiramente reduzidas de modo a não diferirem das quantidades no tempo zero. Assim como, 40 dias após tratamentos no grupo controle e no grupo com ramos paralelos ao solo e fora do vaso, exceto no grupo de plantas com ramos verticais ao vaso onde a quantidade de ^{15}N após 60 dias foi reduzida diferindo da quantidade aos vinte dias, mas não ao do tempo inicial (Ramos perpendiculares em relação ao vaso: Tempo zero vs. 60 dias, Dun, $z = 0,405$; ns; 40 dias vs. 60 dias, Dun, $z = 2,43$; $p < 0,05$; Ramos fora do vaso e paralelos ao solo: Tempo zero vs. 60 dias, Dun, $z = 1,16$; ns; 40 dias vs. 60 dias, Dun, $z = p$; controle: Tempo zero vs. 60 dias, Dun, $z = 0,865$; ns; 40 dias vs. 60 dias, Dun, $z = 1,81$, ns) (Figs. 31a, 31b e 31c).

A quantidade de ^{15}N das fezes da aranha enriquecidas foi de 1750,44 δ e a quantidade na aranha foi de 5,16 δ . Além do que, a quantidade de ^{15}N presente nas folhas de *D. uncinatum* pode ser considerada baixa, apesar de esta leguminosa poder ter simbioses em nódulos de suas raízes.

O grupo tratamento onde se aplicaram fezes de aranha no solo mostrou não haver absorção de ^{15}N pelas raízes neste período de desenvolvimento da planta (época em que a planta estava começando a investir em reprodução), seja 20 ou 40 dias após aplicação em relação ao controle. No outro grupo onde se aplicaram fezes no caule, as plantas, apesar de apresentarem baixa concentração de ^{15}N em suas folhas, houve uma redução dessas quantidades 20 e 40 dias após a aplicação ($F = 4,03$; $p = 0,0023$ – Tukey FC0 vs. FC40 $Q = 5,0$ $p < 0,05$). Quando se observam as folhas de *D. uncinatum* em setembro, quando se fez os experimentos com larvas enriquecidas (utilizando-se outras plantas) a quantidade de ^{15}N nas folhas no tempo zero, antes de receberem larvas enriquecidas, não diferiu do controle e nem das folhas nos tratamentos com fezes de aranhas enriquecidas com ^{15}N . Dessa forma pode-se dizer que não houve absorção de ^{15}N tanto pelo caule quanto pelas raízes em março de 2013 (época em que a planta começa a investir em reprodução), enquanto que em outubro houve pequena absorção de ^{15}N pelo caule nos experimentos com larvas enriquecidas que foram feitos (período em que a planta investe em crescimento). Com

relação à quantidade de ^{15}N nas folhas controles de março e de setembro, assim como nas folhas tratamentos as diferenças não foram significativas (Fig. 32).

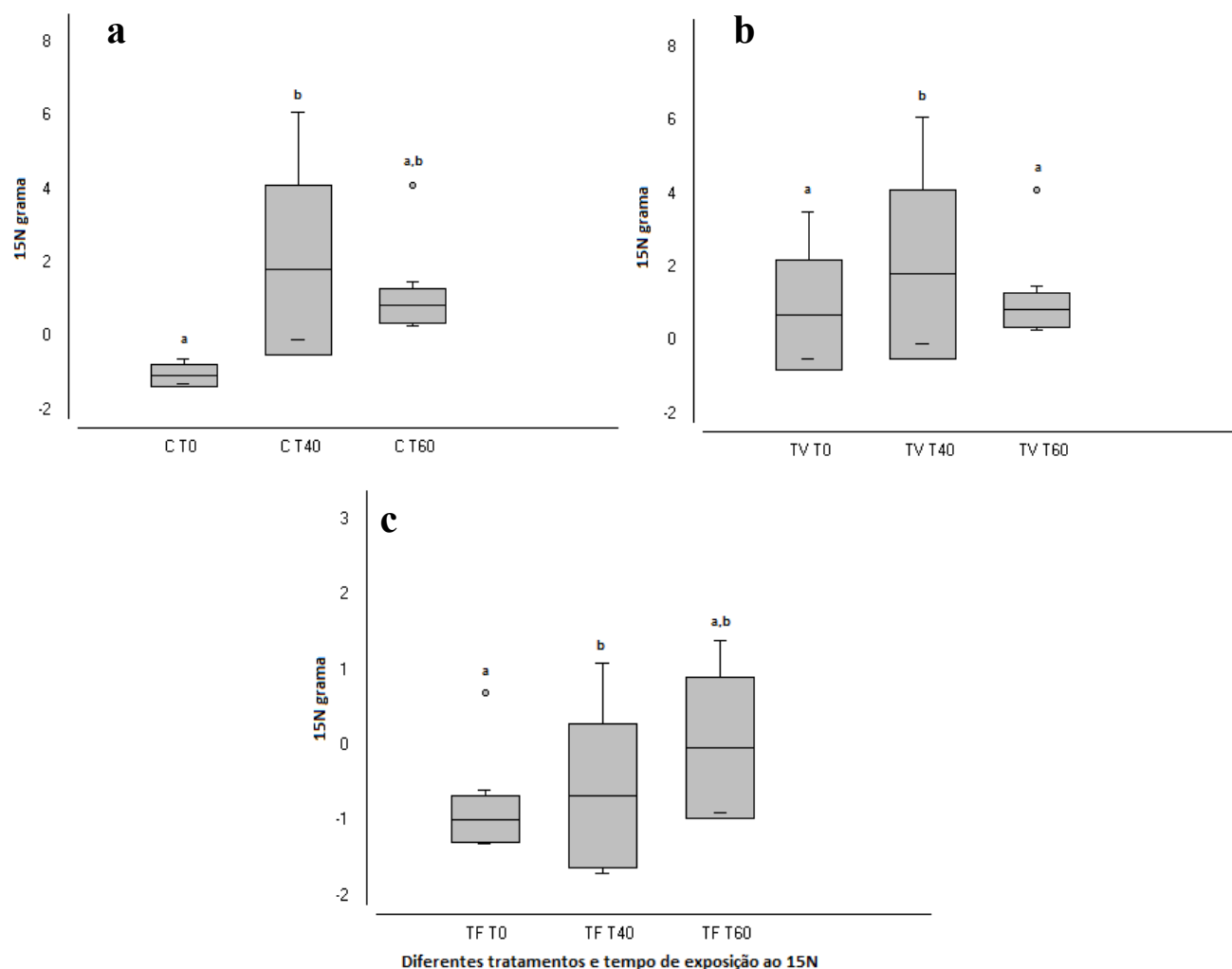
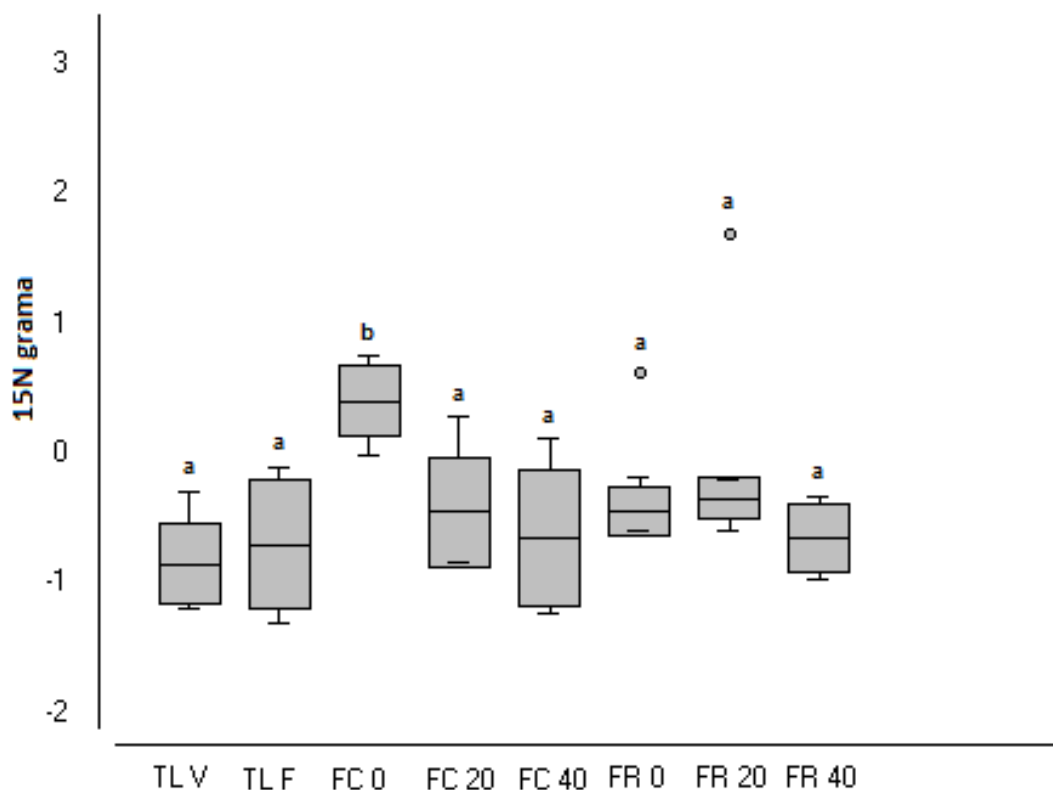


Figura 31 – (a) Quantidades de ^{15}N nas folhas de *Desmodium uncinatum* no grupo controle no tempo zero (CT0), 40 dias após colocação de larvas não enriquecidas (CT40) e 60 dias após (CT60); (b) Quantidades de ^{15}N grupo tratamento cujos ramos estavam dispostos perpendicularmente ao vaso no tempo zero (TV0), 40 e 60 dias após colocação de larvas enriquecidas (TV40 e TV60, respectivamente) e; (c) Quantidades de ^{15}N no grupo tratamento cujos ramos estavam dispostos paralelamente ao solo e fora do vaso no tempo zero (TF0), 40 e 60 dias após colocação de larvas enriquecidas (TF40 e TF60, respectivamente).



Diferentes tratamentos e tempo de exposição ao ^{15}N

Figura 32 – Quantidade de ^{15}N nos experimentos *Desmodium uncinatum* feitos em casa de vegetação onde se adicionou fezes do tomisídeo *Misumenops argenteus*. Folhas controle do tratamento com larvas em ramos na vertical sobre os vasos (TL V); folhas controle do tratamento com larvas enriquecidas com ^{15}N em ramos fora do vaso (TL F). Folhas controle no tempo zero antes da adição de fezes de aranha enriquecidas com ^{15}N (FC 0), folhas no tratamento onde se aplicou fezes enriquecidas sobre o caule 20 dias após (FC 20), folhas no tratamento onde se aplicou fezes enriquecidas sobre o caule 40 dias após (FC 40). Folhas controle no tempo zero antes da adição de fezes de aranha enriquecidas com ^{15}N sobre o solo para absorção pelas raízes (FR 0), folhas no tratamento onde se aplicou fezes enriquecidas sobre solo 20 dias após (FR 20), folhas no tratamento onde se aplicou fezes enriquecidas sobre solo 40 dias após (FR 40). As mesmas letras correspondem a médias iguais.

5. Discussão

A compreensão da complexa dinâmica dos ecossistemas é dada através de estudos fenológicos (FOURNIER 1976). Os dados obtidos no presente trabalho mostram a complexidade da interação entre a população de *D. uncinatum*, herbívoros, parasitoides e predadores associados.

Estudos envolvendo *D. discolor* Vog. (Fabaceae: Papilionoideae) e *D. uncinatum*, herbívoros *Urbanus* spp. (Lepidoptera: Hesperidae), e predadores *Runcinioides argenteus* (= *Misumenops argenteus*) (Araneae, Thomisidae) foram realizados por MATTOS *et al.* (2003a,b); PIQUEIRA *et al.* (2006) e MATTOS *et al.* (2007). PIQUEIRA *et al.* (2009) fizeram um ensaio na tentativa de medir a complexidade de dois sistemas de interação tritrófica, sendo utilizada uma série temporal de dados sobre *D. discolor* e *D. uncinatum*, seus herbívoros e predadores coletados na Serra do Japi, no período de maio de 2000 a dezembro de 2001. Para o sistema predador-presa em *D. uncinatum*, existem dois picos de complexidade, um na estação úmida e quente e o outro na estação fria e seca, ambos apresentando comportamento instável para a distribuição da população. Neste sistema ocorreram valores baixos de complexidade na estação fria e seca.

Os dados do presente trabalho apresentam padrões fenológicos muito semelhantes aos descritos para *D. uncinatum* e *Urbanus* em anos anteriores.

5.1 Caracterização e fenologia de *Desmodium uncinatum*

D. uncinatum pode ser encontrada em ambiente ensolarado (aberto), de sombreamento intermediário e sombreado ao longo de trilhas da Serra do Japi, sendo mais frequentes em áreas abertas. De acordo com o ambiente em que se encontra esta planta apresenta diferenças nos padrões de arquitetura. Plantas de ambiente aberto apresentaram tamanho menor quando comparadas a plantas de ambiente sombreado, assim como o comprimento foliar, distância entre pecíolos, tamanho dos pecíolos e o número de folhas.

Essa planta tem ramos decumbentes, cujas folhas são espaçadas ao longo do caule chegando em ambiente sombreado a 17 cm de distância uma da outra. As folhas vão se dispondo em diversas direções, que aliada ao pecíolo longo produz uma arquitetura que dificulta uma larva de Lepidoptera migrar de uma folha para outra descendo por um fio de seda. Dessa forma, para que uma larva utilize folhas como alimento em área sombreada precisa migrar através do caule, que possui grande quantidade de tricomas uncinados, devendo representar um mecanismo de defesa contra herbívoros.

A quantidade de tricomas não diferiu entre ambientes nas categorias foliares, diferindo apenas a face abaxial da face adaxial foliar. No entanto, a densidade de tricomas foliares diferiu entre folhas novas quando comparadas com folhas senescentes. De acordo com PARK *et al.* (1994) e FORDYCE & AGRAWAL (2001), folhas em expansão apresentam maior quantidade de tricomas e à medida que a folha se torna senescente, os tricomas vão se perdendo ou se quebrando, não havendo produção de novos tricomas. FORDYCE & AGRAWAL (2001) acreditam que os tricomas foliares, além de reduzir a evapotranspiração, também funcionam como uma barreira contra herbívoros, já que evidenciaram que a herbivoria é maior em folhas com tricomas removidos.

Já os tricomas uncinados caulinares estão relacionados efetivamente com a defesa da planta, pois insetos são encontrados aprisionados por toda a extensão caulinar. Na fase vegetativa de *D. uncinatum* não houve diferença significativa na densidade de tricomas entre os diferentes ambientes, assim como, a densidade de tricomas entre a parte superior (região apical) e a região basal da planta. Nesta fase a quantidade de insetos aprisionados foi maior do que no período após reprodução da planta. Quando a planta inicia seu período de senescência (outono e inverno), a quantidade de tricomas uncinados deve diminuir, uma vez que a planta se torna menos adesiva e aprisiona menor quantidade de insetos. Dessa forma, há evidências de que os tricomas uncinados são importantes como defesa contra herbívoros na fase de crescimento e reprodução de *D. uncinatum*.

Tricomas representam atributos morfológicos da planta que podem impor restrições a insetos herbívoros (LEVIN 1973, JOHNSON 1975, FERNANDES 1994, MEDEIROS *et al.* 2004, MEDEIROS & BOLIGON 2007, CARDOSO 2008, FORDYCE & AGRAWAL 2001) sejam eles simples, estrelados, glandulares ou uncinados. Apesar da presença de

tricomas foliares simples e de tricomas uncinados no caule de *D. uncinatum*, alguns herbívoros mastigadores utilizam esta planta como hospedeira, como é o caso de três espécies de Lepidoptera.

Além das defesas mecânicas, a fenologia de *D. uncinatum* pode impor restrições aos herbívoros, visto que durante o inverno suas partes aéreas secam completamente, mantendo apenas o rizoma. Na primavera a planta rebrota e tem seu desenvolvimento vegetativo pleno durante o verão, investindo na produção de flores e frutos no outono; e em seguida inicia-se um período de senescência que ocorre no final do outono e início do inverno. Segundo JOANSSON *et al.* (2013) a indisponibilidade de plantas nos períodos mais frios e secos do ano limitam a população de herbívoros.

A fenologia de *D. uncinatum* está moldada por fatores climáticos, estando ausente como recursos para herbívoros folívoros no período frio e seco do ano. Segundo MORELLATO & LEITÃO-FILHO (1992), a Serra do Japi tem forte sazonalidade, com estação seca e fria e outra chuvosa e quente bem definidas, as quais modulam a fenologia de muitas espécies vegetais desta área florestal.

Apesar das defesas mecânicas e de distribuição temporal, há herbívoros especializados em *D. uncinatum*, em especial três espécies de larvas de Lepidoptera, uma delas tratada na modelagem matemática das interações tritróficas envolvendo *D. uncinatum* que foram feitas por MATTOS *et al.* (2007) e PIQUEIRA *et al.* (2009) que apontam maior complexidade de interações na estação chuvosa e início da estação seca.

5.2 Herbívoros de *D. uncinatum*: ênfase em *U. esta*

Os três principais herbívoros de *D. uncinatum* são larvas de lepidópteros que contornam as defesas mecânicas da planta. Larvas de *Hypanartia bella* ocorrem em plantas de áreas abertas consumindo folhas novas e maduras da região mais apical e não necessitam migrar pelo caule passando pelos tricomas, visto que as folhas estão muito próximas umas das outras. A segunda espécie de larva pertence à Família Pyralidae, que se desenvolve consumindo uma folha que geralmente é grande em ambientes mais sombreados, tendo

dessa forma seu tamanho e ciclo ajustados a contornarem as defesas mecânicas do caule. Por último, a terceira e mais importante larva pertence à *Urbanus esta*, que consegue manipular os tricomas uncinados para poder se deslocar de uma folha para outra. Apesar de essas espécies de Lepidoptera serem frequentes nas folhas de *D. uncinatum*, não causam grandes desfolhamentos na planta. Segundo COLEY & BARONE (1996), a perda de área foliar pode diminuir o crescimento da planta e a produção de sementes, assim como apresentar floração tardia e diminuir a viabilidade das sementes. A perda foliar anual provocada por danos causados por herbívoros é de 10%, sendo suficiente para reduzir o desenvolvimento e aptidão da planta.

D. uncinatum, assim como qualquer outra planta, sofre herbivoria por diversos insetos. Herbívoros mastigadores encontrados nessa leguminosa apresentaram maior abundância no período que precede a seca, época em que a quantidade de folhas maduras foi alta, e um segundo pico ocorre no final do verão e início do outono, produzido por larvas de *Urbanus*. Ademais, colônias de pulgões ocorreram ao longo do ano, sendo mais frequentes no período chuvoso. Por outro lado, os minadores não foram constantes ao longo dos anos, ocorrendo mais no verão, quando há maior quantidade de folhas maduras.

O principal herbívoro mastigador de *D. uncinatum*, larvas de *U. esta*, apresentou diferentes abundâncias ao longo dos anos. A população foi mais frequente no período que precede a seca (outono), época de maior abundância de folhas e após produção de flores e frutos, quando começa o período de senescência dos ramos e folhas, período em que o caule começa a perder os tricomas uncinados, diminuindo a aderência e aprisionamento de insetos. Esta menor quantidade de tricomas uncinados facilita o deslocamento de larvas de *U. esta* pelo caule durante a migração de uma folha para outra.

Misumenops argenteus, predador que se desloca facilmente pelos tricomas de *D. uncinatum* e que consome presas aprisionadas nesses tricomas, apresentou baixa abundância no período do presente estudo quando comparado aos estudos de MATTOS *et al.* (2006). A maior ocorrência parece ser, em ambos os casos, no final do verão e início do outono, período de maior complexidade de interações no sistema tritrófico. No entanto, em decorrência do período em que são mais encontrados no campo, a frequência verificada

leva a crer que está relacionada com a quantidade de presas disponíveis como recurso alimentar.

Herbívoros mastigadores, incluindo larvas de *U. esta*, apresentaram distribuição preferencial por ambiente de sombreamento intermediário, onde a quantidade de folhas foi alta e o tamanho das folhas foi maior. Os resultados indicam que herbívoros frequentam locais com maior recurso alimentar (biomassa e área foliar). COLEY & BARONE (1996) mostraram estudo em que folhas que ficam expostas ao sol sofreram significativamente menos danos do que folhas que permaneceram na sombra (florestas subtropicais e em florestas temperadas). Folhas expostas ao sol são menores, porém mais resistentes quando comparadas à folhas de área sombreada.

Em *U. esta*, a oviposição das fêmeas e a maior frequência de larvas ocorreram no outono, período mais seco e com temperatura mais amena, época que as plantas estavam investindo em reprodução e começando a se tornarem senescentes. No inverno, quando as folhas começaram a diminuir e/ou tornaram-se senescentes, a população de *Urbanus* também diminuiu. O novo ciclo de *Urbanus* começa em meados do verão.

O tempo necessário para *Urbanus* completar o desenvolvimento larval é, em média, de 21 dias. Nesse período as larvas consomem em torno de três a cinco folhas, como observado no trabalho de CARVALHO *et al.* (1999), com *U. acawoios* Williams 1926, cujo tempo de desenvolvimento é de 51 dias.

As larvas de *U. esta* ao consumirem uma folha grande de *D. uncinatum*, pode chegar ao quarto instar, o que é fundamental, visto que há grande probabilidade de ficarem presas nos tricomas uncinados do caule se tentarem migrar durante o terceiro instar. Dessa forma, a hipótese era de que fêmeas adultas de *U. esta* prefeririam colocar um ovo por folha e de preferência em folhas maiores, visto que larvas pequenas morreriam presas nos tricomas. Os resultados mostram que esta borboleta coloca preferencialmente ovos em folhas maiores, e geralmente em ambientes mais sombreados onde a área foliar é maior. Houve casos raros onde foram encontrados até quatro ovos em uma mesma folha e, três ovos em um mesmo folíolo, no entanto, as folhas em que ocorreram essas oviposições eram maiores

(folíolo médio = 8-10 cm) que as folhas de plantas em área sombreada (folíolo médio em média igual a 6,8 cm) (maior biomassa e área foliar).

A maior abundância de larvas e ovos de *Urbanus* ocorreu em maio, período de maior abundância de folhas maduras e período pós-reprodução da planta. No final do outono e início do inverno a planta começa a entrar em senescência, perdendo folhas e os ramos secam, restando apenas o rizoma no solo.

De acordo com COLEY & BARONE (1996), o grau de sazonalidade no número de insetos reflete a sazonalidade das chuvas, onde populações de insetos permanecem em menor quantidade durante a estação seca, com um aumento acentuado no início da estação chuvosa, seguido por um aumento gradual até o início da estação seca seguinte. Ademais, taxas de herbivoria seguem o mesmo padrão, já que na estação seca as taxas são menores do que na estação chuvosa. No caso de *Urbanus* a dinâmica populacional de imaturos está mais deslocada para o final do verão e início do outono, quando comparada a outros grupos de plantas e insetos na Serra do Japi.

Flutuações nos níveis de precipitação durante o ano influenciam o crescimento das plantas e, conseqüentemente afeta a disponibilidade de alimento e água para insetos. Essas flutuações parecem ser o fator mais importante na abundância de folhas e de artrópodes do que flutuações sazonais (BOINSKI & FOLWER 1989). De acordo com NICHOLSON (1933), a associação entre mudanças nas densidades populacionais de animais e mudanças no clima não mostra que a densidade é determinada pelo clima, mas apenas que o clima pode variar a densidade. Então a densidade pode ser determinada não apenas pelo clima, mas podendo ser limitada a um estado de equilíbrio por competição.

No passado acreditava-se que somente populações de regiões temperadas fossem sazonais e as populações de insetos tropicais fossem estáveis durante o ano (WOLDA 1978). No entanto, insetos tropicais podem ter variações em seus tamanhos populacionais, influenciadas tanto pelas flutuações na temperatura e precipitação quanto por inimigos naturais. Esse padrão de variação no tamanho populacional ocorreu com a população de *U. esta*.

A influência das variações climáticas em outras espécies de herbívoros já foram estudadas por outros autores para as regiões tropicais (WOLDA 1978, 1980, 1988; VASCONCELLOS-NETO 1980, 1991). Os efeitos dessas variações sobre populações também foram observadas para outros organismos em nossa região, como plantas (MORELLATO 1992, ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2005), borboletas (FREITAS *et al.* 2001), besouros cassidíneos (FRIEIRO-COSTA & VASCONCELLOS-NETO 2003; NOGUEIRA-De-SÁ & VASCONCELLOS-NETO 2003), besouros serra-pau (PARO *et al.* 2012), ortópteros (DEL-CLARO 1991), aranhas (SORDI 1996, ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2005) e heterópteros (SALOMÃO 2007, POSTALI 2009).

A dinâmica populacional de *Urbanus* está ajustada à fenologia da planta, que é moldada pelas condições climáticas como chuva e temperatura, e a abundância de ovos e larvas e, conseqüentemente, de adultos são influenciados por predadores e parasitoides.

5.3 Parasitoides de *U. esta*

A população de imaturos de *Urbanus* está relacionada à quantidade de folhas senescentes de *D. uncinatum* e, quando a planta seca, conseqüentemente o número de indivíduos cai, sendo a pressão exercida do tipo “bottom-up”. No entanto, em meados do período chuvoso e início do outono, época em que as plantas atingiram seu maior porte, a população de *Urbanus* também foi alta e, os inimigos naturais foram responsáveis por controlar o aumento da população, sendo a pressão exercida do tipo “top-down”. A atividade controladora de outros insetos desempenhada pelos parasitoides nos ecossistemas é tão importante que sem a mesma ocorreria um alto consumo de espécies vegetais por herbívoros (CRAWLEY 1989, SCATOLINI & PENTEADO-DIAS 2003). Por isso, parasitoides são essenciais para a sustentação do equilíbrio ecológico, contribuindo para a diversidade de outros organismos (SCANTOLINI & PENTEADO-DIAS 2003).

Logo após o rompimento do cório do ovo, larvas de *Urbanus* tendem a dobrar a folha para a proteção contra inimigos naturais (JONES *et al.* 2002), o mesmo também ocorrendo com outras espécies de *Urbanus*, como *U. acawoios* (CARVALHO *et al.* 1999). Contudo, larvas desse hesperídeo foram encontradas parasitadas. Ovos de *U. esta* foram registrados

com maior taxa de parasitismo quando comparado ao parasitismo de larvas. A abundância de parasitoides foi correlacionada com a diminuição da temperatura no início do período seco, assim como, com a abundância do seu hospedeiro. Parasitoides de ovos foram mais abundantes no período seco, período em que a quantidade de ovos de *Urbanus* foi alta. Parasitoides de larvas se mantiveram de maneira constante ao longo do ano, mas não houve uma taxa de parasitismo tão alta, sem pico sazonal. Portanto, pode haver um maior controle populacional de *U. esta* por parasitoides de ovos, já que estes são mais frequentes.

Comparando-se a quantidade de ovos e larvas de primeiro instar no período de estudo, encontrou-se um total de 169 ovos e 29 larvas de primeiro instar, o que corresponde a 17% de sobrevivência, que aliado aos 26,6% de ovos parasitados ainda restam 56,3% de mortalidade, provavelmente se deve à predação de ovos e larvas.

A construção do abrigo parece eficiente contra predadores, visto que o número de larvas do segundo para quarto instar reduziu de 24 para 17 (70,8%). No entanto, como os parasitoides de larva depositam em diferentes instares completam seu desenvolvimento no quarto instar do hospedeiro, a sobrevivência de larvas de quinto instar caiu para cinco indivíduos (20,8%).

Estudos evolutivos da associação hospedeiro-parasitoide demonstram que o tamanho do hospedeiro fornece maior ou menor biomassa para o parasitoide concluir seu desenvolvimento larval, já que hospedeiros maiores contêm mais recurso (HARVEY *et al.* 1994). Contudo, registrou-se que o parasitoide do gênero *Xanthocampoplex* não apresenta preferência por instar larval, mas a formação da pupa e a emergência do adulto ocorrem sempre no quarto instar larval do hospedeiro (cenobionte).

Em estudos realizados por VINSON & IWANTSCH (1980), HOPPER (1986), CROFT & COPLAND (1994), HARVEY *et al.* (1994), observou-se que fêmeas de parasitoides (*Venturia canescens* Gravenhorst 1829) apresentam preferência de oviposição, sendo capazes de reconhecer qual o estágio larval correto para a oviposição, avaliando o valor nutricional do hospedeiro. Além disso, as fêmeas de parasitoides são capazes de controlar a fertilização de seus ovos no momento da oviposição, aumentando a fecundidade e sobrevivência da sua prole (KING 1987; YANG *et al.* 1993; CRUZ *et al.* 1995;

HANSON & GAULD 2006). HARVEY *et al.* (1994), relataram que parasitoides que atacam grande gama de estadios larvais exibem diferentes graus de plasticidade, podendo prolongar períodos como larva quando parasitam hospedeiro de primeiro instar (larva ainda é pequena).

Portanto, a abundância de herbívoros diminui com o aumento da atividade de parasitoides (LETOURNEAU 1987), já que inimigos naturais desenvolvem estratégias que maximizam suas habilidades em capturar sua presa (FORDYCE & AGRAWAL 2001).

Dessa forma, o controle populacional de *U. esta* ocorre através de forças do tipo “top-down” no verão e outono, e do tipo “bottom-up” durante o inverno seco.

5.4 Defesas mecânicas de *D. uncinatum*, insetos aprisionados e aquisições de nutrientes

Além dos parasitoides, que são importantes para o controle populacional de *U. esta*, *D. uncinatum* possui tricomas uncinados, aprisionando larvas quando estas vão migrar de uma folha para outra. Os tricomas são mais eficientes em ramos jovens e que estão em expansão, período em que a planta ainda está em fase vegetativa. Logo após a planta investir em reprodução e dispersar suas sementes, ela começa a se tornar senescente e, como consequência da perda de tricomas do caule, os tricomas vão perdendo sua aderência. Nesta fase, porções mais basais e medianas de um ramo são menos aderentes do que porções apicais, já que são locais mais velhos e os tricomas também se perdem com o tempo.

Entre os animais aprisionados pelos tricomas uncinados desta leguminosa, a maior parte deles é insetos, mas podendo encontrar também aracnídeos ou mesmo vertebrados (registro de *Hyla luctuosa* (Anura: Hylidae) por DIAS 2001). A força adesiva dos tricomas uncinados é responsável pela defesa mecânica contra herbívoros (FORDYCE & AGRAWAL 2001), visto que imobilizou grande quantidade de insetos, inclusive larvas de *Urbanus*.

Larvas de quarto instar de desenvolvimento são as mais propensas a ficarem aprisionadas nos tricomas uncinados, já que nesse instar necessitam migrar para outra folha

em busca de alimento. Algumas não conseguem superar essa barreira mecânica e acabam morrendo.

Estudos com larvas de Lepidoptera e Coleoptera demonstram o desenvolvimento de comportamentos para superar as barreiras impostas por plantas com tricomas foliares, garantindo, assim, o sucesso na alimentação em sua planta hospedeira. Esses insetos utilizam a mandíbula para cortar e remover os tricomas, a fim de limpar uma área antes de estabelecer um local de alimentação. Larvas gregárias de *Mechanitis isthmia* Bates 1863 (Ithomiinae) evitam tricomas emitindo rede de seda sobre eles e, assim, deslocando-se em segurança (ver CARDOSO 2008). Além disso, trabalhos realizados com *Solanum sisymbriifolium* Hassl (Solanaceae) demonstraram que a barreira mecânica atua, principalmente, nos primeiros três instares larvais de cassidíneos (MEDEIROS & BOLIGON 2007).

Herbívoros especialistas apresentam contra-adaptações para superarem as defesas da sua planta hospedeira, onde insetos evoluíram características morfológicas ou comportamentais para ultrapassar as defesas através de tricomas (CARDOSO 2008, FORDYCE & AGRAWAL 2001). Contudo, mesmo apresentando especialização, o tempo de deslocamento pode aumentar e/ou haver gastos para se mover pela superfície possuindo tricomas, incorrendo em custo para o herbívoro (CARDOSO 2008). Larvas de *U. esta* de 3º instar se deslocam com mais dificuldade do que larvas de 4º e 5º instares, pressupondo-se que o tamanho corporal ou mesmo o tamanho da mandíbula facilitam o deslocamento e o sucesso durante a migração, uma vez que estas larvas cortam os tricomas uncinados e vão adicionando fios de seda, criando um “trilho” para seu deslocamento.

Além de *Urbanus*, outros insetos foram encontrados aprisionados nos tricomas uncinados de *D. uncinatum*, principalmente lepidópteros. Esses insetos foram encontrados aderidos ao caule durante todo o período em que a parte aérea da planta está presente, porém apresentaram maior frequência no período que antecede a floração. Nesse período, as plantas ainda apresentavam grande quantidade de tricomas. Tricomas uncinados funcionam como um mecanismo de defesa para a planta, especialmente com relação a insetos fitófagos, impedindo a ação de larvas e adultos (LEVIN 1973; MEDEIROS & BOLIGON 2007; CARDOSO 2008). Além do tipo de tricoma, a densidade também é

importante na defesa da planta. Por outro lado, FORDYCE & AGRAWAL (2001), em estudo com larvas da borboleta *Battus philenor* Linnaeus 1771 (Papilionidae) se alimentando de folhas de *Aristolochia californica* Torrey (Aristolochiaceae), planta densamente coberta por tricomas, verificaram que as larvas consomem principalmente folhas da porção apical, onde a densidade de tricomas é maior do que nas regiões mais basais. Isso se deve ao fato de que o valor nutricional de folhas novas é maior do que em folhas maduras ou senescentes.

Em estudos realizados por GILBERT (1971) e PILLEMER & TINGEY (1976), foi demonstrado herbívoros mortos e aprisionados por tricomas, além de muitos outros estudos que mostram o efeito negativo de tricomas em herbívoros (HOFFMAN & MCEVOY 1986, WILKENS *et al.* 1996, VAN DAM & HARE 1998, MEDEIROS & MOREIRA 2002, CARDOSO 2008).

Animais que ficam aderidos aos tricomas e acabam morrendo poderiam servir como recurso nutricional para a planta. Os nutrientes poderiam ser absorvidos pelo caule ou pelas raízes, pois quando chove, a água levaria os nutrientes do inseto até o solo. Observou-se que, mesmo que pequena, a absorção de nutrientes pelas plantas ocorre em até 40 dias da fixação das larvas, depois desse período a quantidade de nutrientes começa a baixar, já que pode estar ocorrendo redirecionamento dos nutrientes. De acordo com ELLIS & MIDGLEY (1996), o nitrogênio é translocado e incorporado para folhas jovens de *Roridula gorgonias* Linnaeus (Roridulaceae).

Esses insetos, mortos ou não, aderidos aos tricomas uncinados podem representar uma fonte de recurso alimentar para predadores que forrageiam a planta e que conseguem contornar essas barreiras mecânicas (RUSSEL 1953, MATTOS *et al.* 2007, PIQUEIRA *et al.* 2009). Tricomas uncinados e suas funções de defesa podem ter coevoluído na presença dos predadores que são atraídos pela disponibilidade de recurso, animais presos e herbívoros (SUTHERST & WILSON 1986). Segundo MARQUIS (1996), as plantas desenvolvem estruturas especializadas as quais servem como atrativos que aumentam a fidelidade dos indivíduos do terceiro nível trófico. Ademais, características como morfologia, pubescência e forma dos ramos podem ter sido selecionadas por essa relação de atração entre plantas hospedeiras e predadores e/ou parasitoides.

Roridula, uma planta que possui armadilhas pegajosas para captura de insetos, mas sem enzimas digestivas, não consta na lista de plantas carnívoras. No entanto, elas são capazes de assimilarem nitrogênio de insetos. Nesta planta existe uma associação obrigatória com hemípteros carnívoros, que consomem presas com horas de captura, restando apenas o exoesqueleto. A planta, por sua vez, absorve nitrogênio das fezes do hemíptero diretamente através da cutícula. A especificidade existente entre esses dois grupos de organismos é alta, onde os hemípteros atuam como funcionais glândulas digestivas, defecando sobre as folhas e o nitrogênio é absorvido através da cutícula (ELLIS & MIDGLEY 1996, ANDERSON 2005).

D. uncinatum não pode ser considerada uma planta carnívora, já que a capacidade de absorção de nitrogênio é muito baixa, mesmo sendo possível através da absorção direta do caule ou pela associação com predadores mutualísticos.

Existe um ajuste da fenologia da planta em relação à sazonalidade climática, da borboleta em relação à disponibilidade de folhas e dos parasitoides em relação a seus hospedeiros. No período seco, como há forte impacto sobre as populações de planta, o controle parece ser do tipo “bottom-up”, regulando a população de *Urbanus*, e, no período chuvoso, o controle parece ser do tipo “top-down”, sendo que os parasitoides e predadores regulam a população da borboleta.

Os tricomas uncinados presentes por toda a extensão caular de *D. uncinatum* aprisiona insetos, funcionando como uma barreira mecânica, dificultando herbívoros mastigadores. Estes insetos contribuem com a nutrição da planta, mas em pequenas quantidades. Embora inimigos naturais atuem sobre herbívoros, contribuindo com a defesa da planta hospedeira, e mesmo a planta possuindo defesas mecânicas, herbívoros especialistas conseguem superar o conjunto de defesas da planta.

D. uncinatum tem um padrão fenológico ajustado à sazonalidade climática e seu padrão de arquitetura e presença de tricomas uncinados no caule representam mecanismos de defesa contra herbívoros. Apesar disso, alguns insetos conseguem suplantam estas defesas ajustando suas fenologias e suplantando as defesas mecânicas da planta

manipulando suas defesas. Estes herbívoros são também regulados por predadores e parasitoides de ovos e de larvas.

Referências Bibliográficas

- Abrams, P.A.; Menge, B.A.; Mittelbach, G.G.; Spiller, D.A. & Yodzis, P. 1996. The role of indirect effects in food webs *In*: Polis, G.A. & Winemiller, K.O. **Food webs. Integration of patterns and dynamics**. Chapman and Hall, New York, USA. p.371-395.
- Anderson, B. 2005. Adaptations to foliar absorption of faeces: a pathway in plant carnivory. **Annals of Botany** 95: 757-761.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. 1954. **The distribution and abundance of animals**. University of Chicago Press, Chicago, USA. 782p.
- Azevedo, A.M.G. 1981. **O gênero *Desmodium* DESV. no Brasil: Considerações taxonômicas**. Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Mestre em Biologia (Biologia Vegetal), 320p.
- Bailey, V.A. 1931. The interaction between hosts and parasites. *The Quarterly Journal of Mathematics* 2: 68-77.
- Boinski, S. & Fowler, N.L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. **Biotropica** 21(3):223-233.
- Burkart, A.E. 1939. Estudios sistemáticos sobre la Leguminosas Hedisareas de la República Argentina y regiones adyacentes. **Darwiniana** 3(2): 117-302.
- Cardoso, M.Z. 2008. Herbivore handling of a plant's trichome: The case of *Heliconius charithonia* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) and *Passiflora lobata* (Killip) Hutch. (Passifloraceae). **Neotropical Entomology** 37(3): 247-252.
- Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F. & Hodgson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. **Bioscience** 35(10): 634-649.
- Carvalho, A.G., Wendt, J.G.N.; Lima, W.G. & Brasil, F.C. 1999. Parâmetros biológicos e consumo de área foliar de *Urbanus acawoios* (Williams, 1926) (Lepidoptera: Hesperidae) em *Galactia striata* (Jacq.) UB (Leguminosae: Faboideae). **Floresta e Ambiente** 6(1): 88-94.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** 27: 305-335.
- Crawley, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. **Annual Review of Entomology** 34: 531-564.
- Croft, P. & Copland, M.J.W. 1994. Larval morphology and development of the parasitoid *Dacusa sibirica* (Hym.: Braconidae) in the leafminer host *Chromatomyia syngenesiae*. **Entomophaga** 39: 85-93.
- Cruz, I.; Lima, D.A.N.; Figueiredo, M.L.C. & Valicente, F.H. 1995. Aspectos biológicos do parasitóide *Campolotis flavicincta* (Ashmead) criados em lagartas de *Spodoptera frugiperda* (Smith). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**. 24: 201-208.
- Del-Claro, K. 1991. Polimorfismo mimético de *Scaphura nigra* Thunberg, 1824 (Tettigoniidae: Phaneropterinae). **Dissertação (Mestrado)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Dias, C.J. & Vasconcellos-Neto, J. 2001. Estudo das interações de *Desmodium uncinatum* (Jacq.) DC. (Fabaceae), herbívoros e predadores na Serra do Japi, Jundiá – SP. **Dissertação (Bacharel)**. Botucatu: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

- Dutra, V.F.; Messias, M.C.T.B. & Garcia, F.C.P. 2005. Papilionoideae (Leguminosae) nos campos ferruginosos do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: florística e fenologia. **Revista Brasileira de Botânica** 28(3): 493-504.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution** 18: 586-608.
- Ellis, A.G. & Midgley, J.J. 1996. A new plant–animal mutualism involving a plant with sticky leaves and a resident hemipteran insect. **Oecologia** 106: 478-481.
- Fernandes, G.W. 1994. Plant mechanical defenses against insect herbivory. **Revista Brasileira de Entomologia** 32: 421–433.
- Fordyce, J.A. & Agrawal, A.G. 2001. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. **Journal of Animal Ecology** 70: 997-1005.
- Fournier, L.A. 1976. Observaciones fenológicas em el bosque húmedo de pre-montano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. **Turrialba** 26: 54-59.
- Freitas, A.V.L.; Vasconcellos-Neto, J.; Vanini, F.; Trigo, J.R. & Brown Jr., K.S. 2001. Populaions studies of *Aeria olena* and *Tithorea harmonia* (Ithomiinae) in Southeastern Brazil. **Journal of Lepidopterists Society** 55(4): 150-157.
- Frieiro-Costa, F.A. & Vasconcellos-Neto, J. 2003. Biological and ecological studies on the tortoise beetle *Omaspides tricolorata* Boheman 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). In: Furth, D.G (ed.) **Special topics in leaf beetle biology**. Proceeding of 5th International Symposium on the Chrysomelidae. Sofia: Pensoft Publishers. p. 213-225.
- Fritz, R.S. & Simms, E.L. 1992. Plant resistance to herbivores and pathogens. **Ecology, Evolution, and Genetics**. University of Chicago Press, Chicago, USA. 590p.
- Futuyma, D.J. & Slatkin, M. 1983. **Coevolution**. Sinauer Associates, Sunderland. 555p.
- Gilbert, L.E. 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? **Science** 172: 585-586.
- Gilbert, L.E. & Raven, P.H. 1975. **Coevolution of Animals and Plants**. Texas Press, Austin, EUA.
- Greeney, H.F. 2008. Comments on larval shelter construction and natural history of *Urbanus proteus* Linn., 1758 (Hesperiidae: Pyrginae) in Southern Florida. **Journal of the Lepidopterists' Society** 62(2): 108-110.
- Hairston, N.G.; Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. **American Naturalist** 94: 421-425.
- Hanson, P. E. & Gauld, I. D. (eds.). 2006. Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of The American Entomological Institute** 77: 1-994.
- Harborne, J.B. 1988. **Introduction to Ecological Biochemistry**. 3° ed. Academic Press, London. 382p.
- Hartvigsen, G.; Wait, D.A. & Coleman, J.S. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. **Oikos** 4: 463-468.
- Harvey, J.A.; Harvey, I.F. & Thompson, D.J. 1994. Flexible larval growth allows use of a range of host sizes by a parasitoid wasp. **Ecology** 75(5): 1420-1428.
- Heil, M. 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. **New Phytologist** 178: 41-61.
- Hoehne, F.C. 1921. Leguminosas forrageiras do Brasil 1. Anex. Mems Inst. Butantan, **Seccion Botanica**, 1(1): 1-54.

- Hoffman, G.D. & McEvoy, P.B. 1986. Mechanical limitations on feeding by meadow spittlebugs *Philaenus spumarius* (Homoptera: Cercopidae) on wild and cultivated host plants. **Ecological Entomology** 11: 415-426.
- Hopper, K.R. 1986. Preference, acceptance, and fitness components of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) attacking various instars of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). **Environmental Entomology** 15: 274-280.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2: 465-492.
- Joansson, J.; Bolmgren, K. & Jonzen, N. 2013. Climate change and the optimal flowering time of annual plants in seasonal environments. **Global Change Biology** 19: 197-207.
- Johnson, H.B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. **The Botanical Review** 41: 233-258.
- Jones, M.G.; Castellanos, I. & Weiss, M.R. 2002. Do leaf shelters always protect caterpillar from invertebrate predators? **Ecological Entomology** 27: 753-757.
- King, B.H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. **The Quarterly Review of Biology** 62: 367-396.
- Lawton, J.H. & McNeill, S. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. 223-244p. *In*: Anderson, R.M.; Turner, B.D.; Taylor, R. **Population Dynamics**. Londres: Oxford London Edinburgh Melbourne, 434p.
- Leitão-Filho, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. *In*: Morellato, L.P.C. (ed.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas. p.40-62.
- Letourneau, D.K. 1987. The enemies hypothesis: tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems. **Ecology** 68(6): 1616-1622.
- Levin, D.A. 1973. The role of thichomes in plant defense. **The Quarterly Review of Biology** 48(1): 3-15.
- Lucas, P.W.; Turner, I.M.; Dominy, N.J. & Yamashita, N. 2000. Mechanical defences to herbivory. **Annals of Botany** 86: 913-920.
- Marquis, R.J. 1992. The selective impact of herbivores. *In*: Fritz, R.S.; Simms, E.L. (eds.). **Plant resistance to herbivores and pathogens. Ecology, Evolution, and Genetics**. The University of Chicago Press, Chicago, USA. p.301-325.
- Marquis, R.J. 1996. Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and little-recognized defenses? **Oikos** 75(2): 330-4.
- Marquis, R.J. & Whelan, C. 1996. Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and little-recognized defenses? **Oikos** 75(2): 330-334.
- Mattos, S.H.V.L.; Vasconcellos-Neto, J. & Dias, C.J. 2003a. Padrão fenológico de população de *Desmodium discolor* Vog. (Fabaceae: Papilionideae) na Serra do Japi, Jundiaí-SP. **Arquivos do Instituto Biológico, São Paulo-SP** 70(3): 280-285.
- Mattos, S.H.V.L.; Vasconcellos-Neto, J. & Dias, C.J. 2003b. Relações entre abundâncias de herbívoro e predador associado presente em *Desmodium discolor* (Fabaceae: Papilionideae) com fenologia da planta e sazonalidade climática da Serra do Japi, Jundiaí-SP. **Arquivos do Instituto Biológico, São Paulo-SP** 70(3): 286-290.
- Mattos, S.H.V.L.; Piqueira, J.R.C.; Vasconcellos-Neto, J.; Orsatti, F.M. 2007. Measuring q-bits in three-trophic level systems. **Ecological Modelling** 200: 183-188.
- Medeiros, L. & Moreira, G.R.P. 2002. Moving on a hairy surface: modifications of *Gratiana spadicea* larval legs to attach on its host plant, *Solanum sisymbriifolium*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 102: 295-305.

- Medeiros, L.; Boligon, D.S. & Moreira, G.R.P. 2004. Morphological and behavioral adaptations to movement on different leaf surfaces: studies with cassidine larvae, p. 291-303. *In*: Jolivet, P.H.; Santiago-Blay, J.A. & Schmidt, M. (eds.). **New Contributions to the Biology of Chrysomelidae**. SPB Academic Publishers, xvi+804 p.
- Medeiros, L. & Boligon, D.S. 2007. Adaptations of two specialist herbivores to movement on the hairy leaf surface of their host, *Solanum guaraniticum* Hassl (Solanaceae). **Revista Brasileira de Entomologia** 51(2): 210-216.
- Menge, B.A. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? **Ecology** 73(3): 755-765.
- Menge, B. A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. **Ecological Monographs** 65: 21-74.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. **American Naturalist** 110: 351-369.
- Moraes, C.M.; Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. 2000. Examining Plant-Parasitoid Interactions in Tritrophic Systems. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 29(2): 189-203.
- Moraes, A.R.; Greeney, H.F.; Oliveira, P.S.; Barbosa, E.P. & Freitas, A.V.L. 2012. Morphology and behavior of the early stages of the skipper, *Urbanus esmeraldus*, on *Urera baccifera*, an ant-visited host plant. **Journal of the Insect Science** 12(52): 1-18.
- Morellato, L.P.C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. *In*: Morrellato, L.P.C. (ed.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: editora Unicamp/Fapesp. p. 98-111.
- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. *In*: Morellato, P. C. **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, São Paulo.
- Morellato L.P.C.; Alberti, L.F. & Hudson, I.L. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. *In*: Hudson I.L & Keatley, M. (Eds.). **Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis**. Netherlands: Springer, pp. 357-371.
- Nardi, C.; Guerra, T.M.; Orth, A.I. & Tavares, M.T. 2006. Himenópteros parasitóides associados a pupas de *Methona themisto* (Lepidoptera, Nymphalidae) em Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**. 96(3): 373-375.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. **Journal of Animal Ecology** 2: 132-178.
- Nogueira-de-Sá, F. & Vasconcellos-Neto, J. 2003. Host plant utilization and population abundance of three tropical species of Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **Journal of Natural History** 37: 681-696.
- Odum, E.P. 1988. **Ecologia**. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 434p.
- Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. 1991. **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. Manole, São Paulo. 359p.

- Park, S.J.; Timmins, P.R.; Quiring, D.T. & Jui, P.Y. 1994. Inheritance of leaf area and hooked trichome density of the first trifoliolate leaf in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Canadian Journal of Plant Science** 74: 235-240.
- Paro, C.M.; Arab, A. & Vasconcellos-Neto, J. 2012. Population dynamics, seasonality and sex ratio of twig-girdling beetles (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae: Onciderini) of an Atlantic rain forest in south-eastern Brazil. **Journal of Natural History** 46: 1249-1261.
- Pillemer, E.A. & Tingey, W.M. 1976. Hooked trichomes: a physical plant barrier to a major agricultural pest. **Science** 193: 482-484.
- Piqueira, J.R.C., Serboncini, F.A., Monteiro, L.H.A. 2006. Biological models: measuring variability with classical and quantum information. **Journal of Theoretical Biology** 242 (2): 309-313.
- Piqueira, J.R.C.; Leme de Mattos, S.H.V.; Vasconcellos-Neto, J. 2009. Measuring complexity in three-trophic level systems. **Ecological Modelling** 220: 266-271.
- Polis, G. A.; Sears, A.L.W.; Huxel, G.R.; Strong, D.R. & Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Trends in Ecology and Evolution** 15:473-475.
- Postali, T.C. 2009. História Natural e Biologia Populacional de *Phloeophana longirostris* Spinola 1837 (Hemiptera: Phloeidae), na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Dissertação (Mestrado)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Pilson, D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. **Oecologia**. 122: 72-82.
- Pinto, H.S. 1992. Clima da Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (ed.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora Unicamp/Fapesp, Campinas. p.30-9.
- Price, P.W. 1986. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels. In: Boethal, D.J. & Eikenbary, R.D. (eds.). **Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects**. Ellis Horwood, Chichester. p.11-30.
- Price, P.W.; Bouton, C.E.; Gross, P.; McPherson, B.A.; Thompson, J.N. & Weis, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11:41-65.
- Rodrigues, R.R. & Sheperd, G.J. 1992. Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (ed.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora Unicamp/Fapesp, Campinas. p. 64-96.
- Rodrigues, I.M.C. & Garcia, F.C.P. 2008. Papilionoideae (Leguminosae) na Mata do Paraíso, Visçosa, Minas Gerais, Brasil: ervas, subarbustos e trepadeiras. **Hoehnea** 35(4): 519-536.
- Roininem, H., Price, P.W. & Tahvanainen, J. 1996. Bottom-up and top-down influences in the trophic system of a willow, a galling sawfly, parasitoids and inquiline. **Oikos** 77: 44-50.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). **Journal of Arachnology** 31: 297-304.

- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2005. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) in south-east Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 171-178.
- Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. 1979. **Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites**. Orlando: Academic Press. 718p.
- Russel, M.C. 1953. Notes on insects associates with sundews (*Drosera*) ate Lesmurdie. **Western Australian Naturalist** 9: 9-12.
- Salazar, B.A. & Whitman, D.W. 2001. Defensive tactics of caterpillars against predators and parasitoids. In: Ananthakrishnan, T.N. (ed.) **Insect and Plant Defense Dynamics**. New Hampshire Science Publisher, New Hampshire. 161-207p.
- Salomão, A.T. 2007. Biologia e Ecologia de *Phloea subquadrata* Spinola, 1837 (Heteroptera: Phloeida): uso de plantas hospedeiras e dinâmica populacional na Serra do Japi, Jundiá – SP. **Dissertação (Mestrado)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Scantolini, D. & Penteado-Dias, A.M. 2003. Análise faunística de Braconidae (Hymenoptera) em três áreas de Mata Nativa do Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Entomologia** 47(2): 187-195.
- Schubert, B.G. 1971. *Desmodium*. In: Milne-Redhead, E. et al. (eds.) **Flora of Tropical East Africa** 1 parte 3. p. 451-479.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. **American Journal of Botany** 82: 399-400.
- Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. 1994. **Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. 3^o ed. W. H. Freeman and Company, New York.
- Sordi, S.J. 1996. Ecologia de populações da aranha *Porrimosa lagotis* (Lycosidae) nas Reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Jundiá (SP). **Dissertação (Mestrado)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypothesis. **The Quarterly Review of Biology** 78: 23–55.
- Stiling, P.D. 1996. **Ecology: theories and application**. Prentice Hall. Upper Saddle River. 539p.
- Stiling, P.D. & Rossi, A.M. 1997. Experimental manipulation of top-down and bottom-up factors in tri-trophic system. **Ecology** 78(5): 1602-1606.
- Sutherst, R.W. & Wilson, L.J. 1986. Tropical legumes and their ability to immobilize and kill cattle ticks. In: Juniper, B. & Southwood, S.R. (eds.) **Insects and the plant surface**. Victoria, Londres: Edward Arnold (Publishers). 185-94.
- Uvarov, B.P. 1931. Insects and climate. **Transactions of the Entomological Society of London** 79: 1-247.
- Van Dam, N. & Hare, J.D. 1998. Biological activity of *Datura wrightii* glandular trichome exudates against *Manduca sexta* larvae. **Journal of Chemical Ecology** 24: 1529-1549.
- Vasconcellos-Neto, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) em Sumaré – SP. **Dissertação (Mestrado)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Vasconcellos-Neto, J. 1991. Interactions between Ithomiinae butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. In: Price, P.W.; Lewinsohn, T.M.; Fernandes, G.W. & Benson, W.W. (eds.) **Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. New York: John Wiley & Sons. p. 291-313.

- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology** 21: 109-133.
- Vinson, S.B. & Iwantsch, G.F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. **Annual Review of Entomology** 25: 397-419.
- White, T.C.R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. **Oecologia** 33: 71-86.
- Wilkens, R.T., Shea, G.O.; Halbreich, S. & Stamp, N.E. 1996. Resource availability and the trichome defense of tomato plants. **Oecologia** 106: 181-191.
- Willis, J.C. 1973. **A dictionary of the flowering plants and Ferns**. Cambridge, University Press. 1254 p.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. **Journal of Animal Ecology** 47: 369-381.
- Wolda, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. **Journal of Animal Ecology** 49: 277-290.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? **Annual Review of Ecology and Systematics** 19: 1-18.
- Wootton, J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics** 25:443-466.
- Yang, J.C. Chu, Y.I. & Talekar, N.S. 1993. Biological studies of *Diadegma semiclausum* (Hym., Ichneumonidae), a parasite of diamondback moth. **Entomophaga** 38(6): 579-586.
- Zanatta, M.F. 2013. História natural, seleção de folhas e locais para nidificação e efeito do cuidado materno em *Aysha piassaguera* Brescovit, 1992 (Araneae: Anyphaenidae) na Serra do Japi, Jundiaí-SP, Brasil. **Dissertação (Mestrado)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Zar, J. H. 1998. **Biostatistical Analysis**. 4^o ed. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 929p.