

Este exemplar corresponde a redação final de Tese
defendida pela candidata Margarete Valverde de Macêdo
e aprovada pela comissão julgadora.



Margarete Valverde de Macêdo

Leandro Viana
Campinas 2/8/91

ECOLOGIA DE POPULAÇÕES COM ÊNFASE NO

MOVIMENTO DE *MECISTOMELA MARGINATA* (THUNBERG, 1821)

(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: HISPINAE)

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do título
de Mestre em Biologia (Ecologia)

Orientador: Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

BC/9109426

M151e

14481/BC

UNICAMP

1991

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

A meus dois amores,
RICARDO E LARA,
e a meus pais,
JORGE E TEREZA.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço a Ricardo Monteiro, meu marido, meu amigo e meu colaborador em tantos trabalhos, neste especialmente. Este trabalho certamente não teria sido possível sem sua incansável colaboração na busca quinzenal e cansativa dos meus lindos besourinhos e nas importantes discussões sobre os resultados.

Segundo Iglesias (1988) a relação orientador - orientando passa por fases distintas de amor e ódio. A meu orientador, Dr. Thomas Michael Lewinsohn, devo confessar que no começo foi bem assim. Agora, o que ficou para mim foi uma grande amizade e o seu exemplo de profissionalismo e competência. A você, Thomas, todo meu reconhecimento.

Aos membros da pré-banca, Drs. Arício Xavier Linhares, João Vasconcellos Neto e Rogério Parentoni Martins pelas sugestões e críticas.

A Rogério Parentoni Martins pelo enorme incentivo durante o curso e pela ajuda, quer com bibliografia quer com sugestões para o trabalho de tese.

Ao Dr. Luis De Santis pela identificação e descrição da vespa parasita.

A Ricardo Iglesias Rios pelo incentivo desde a graduação e pela inspiração na discussão.

A Johann Becker por compartilhar o amor pelo lindo *M. marginata* e por me ensinar a conhecer um pouco mais desta bela espécie.

Ao Departamento de Ecologia e ao Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) pelo apoio em todos

os momentos do desenvolvimento deste trabalho.

Ao NUTES (UFRJ) por autorizar seu desenhista, Sr. Ary, a confeccionar os gráficos.

Ao Rogério, técnico do Laboratório de Ecologia de Insetos, UFRJ, pela amizade e ajuda no campo.

A Carlos, Lenice (Lê), Martinho e Márcio, meus queridos e grandes amigos, pelo companheirismo e discussões teóricas durante o curso. A Lê, especialmente, com muito carinho.

A Monique pelo convívio agradável durante o curso.

As amigas, Gracinha, Ceres, Marina e especialmente Carmem, por terem me recebido tão bem em suas casas.

Algumas crianças foram particularmente importantes para tornar minha vida em Campinas ainda mais agradável. A elas agradeço com muito carinho, Edu, Renata, João Henrique, Bê, Gui e especialmente, Cla, Carol e Ana.

A meus pais por "acabarem aceitando" minha ida para Campinas, e, depois terem me dado todo apoio sempre com muito amor e carinho.

A minhas irmãs, Beth e Valéria, e ao cunhado Rubinho, pela amizade e ajuda em todos os momentos.

As crianças da minha vida, meus afilhados Anderson e Vinícius, e especialmente, minha querida e linda filha, Lara, por terem tornado minha vida tão mais feliz.

Ao CNPq e a Fundação MB pela concessão de Bolsa de Mestrado e à FAPERJ pela bolsa de finalização de Mestrado.

ÍNDICE

	PÁGINA
1- Introdução.....	1
2- Material e Métodos	
2.1- O sistema.....	6
2.2- Área de estudo.....	8
2.3- Métodos de amostragem.....	8
2.4- Ensaio.....	13
2.5- Análise dos dados.....	13
3- Resultados	
3.1- O recurso - <i>A. arenaria</i>	18
3.2- O fitófago - <i>M. marginata</i>	24
a- Variação numérica.....	24
b- Razão sexual e cópula.....	24
c- Residência e recrutamento.....	33
3.3- Interações	
a- Padrões.....	39
b- Mecanismos.....	42
c- <i>C. rotundiventris</i>	49
4- Discussão	
4.1- Variação numérica dos insetos.....	53
4.2- Movimentação de <i>M. marginata</i>	58
4.3- Discriminação de hospedeiro em <i>C. rotundiventris</i>	61
4.4- Discriminação de hospedeiro em <i>M. marginata</i>	62
5- Conclusões.....	64
6- Resumo.....	66
7- Summary.....	68
8- Referências bibliográficas.....	70

LISTA DE TABELAS

PAG

Tabela 1- Análise de variância para parâmetros da planta hospedeira na área G.....	19
Tabela 2- Análise de variância para parâmetros da planta hospedeira na área P	20
Tabela 3- Matriz de correlação entre parâmetros da planta hospedeira na área G.....	21
Tabela 4- Matriz de correlação entre parâmetros da planta hospedeira na área P.....	21
Tabela 5- Número de recém emergidos por mês.....	25
Tabela 6- Correlações entre condições climáticas diárias e número de besouros na área G.....	26
Tabela 7- Correlações entre condições climáticas diárias e número de besouros na área P.....	26
Tabela 8- Recrutamento e residência na área G X medidas mensais de fatores abióticos.....	40
Tabela 9- Recrutamento e residência na área P X medidas mensais de fatores abióticos.....	40

Tabela 10- Número de adultos de <i>M. marginata</i> X características das plantas na área G.....	43
Tabela 11- Número de adultos de <i>M. marginata</i> X características das plantas na área P.....	43
Tabela 12- Dados das plantas e dos insetos utilizados no ensaio de emigração e imigração.....	44
Tabela 13- Características das plantas do ensaio X imigração menos emigração (I-E).....	50
Tabela 14- Número de fêmeas de <i>M. marginata</i> X número de vespas foréticas.....	50

LISTA DE FIGURAS

	PAG
Figura 1- O sistema.....	7
Figura 2- Mapa da restinga de Barra de Maricá.....	10
Figura 3- Área G.....	11
Figura 4- Área P.....	12
Figura 5- Volume total de <i>A. arenaria</i> na área G.....	22
Figura 6- Volume total de <i>A. arenaria</i> na área P.....	22
Figura 7- Número total de folhas de <i>A. arenaria</i> na área G..	22
Figura 8- Número total de folhas de <i>A. arenaria</i> na área P..	22
Figura 9- Número total de brotos de <i>A. arenaria</i> na área G..	23
Figura 10- Número total de brotos de <i>A. arenaria</i> na área P.	23
Figura 11- Flutuação numérica de <i>M. marginata</i>	27
Figura 12- Razão sexual mensal em <i>M. marginata</i>	29
Figura 13- Razão sexual estacional de <i>M. marginata</i>	29
Figura 14- Porcentagem de indivíduos de <i>M. marginata</i> em cópula.....	30
Figura 15- Porcentagem de machos e fêmeas de <i>M.</i> <i>marginata</i> em cópula na área G.....	30
Figura 16- Porcentagem de machos e fêmeas de <i>M.</i> <i>marginata</i> em cópula na área P.....	31
Figura 17- Razão sexual de captura X estimada em <i>M.</i> <i>marginata</i>	32
Figura 18- Variação sequencial da capturabilidade de <i>M. marginata</i>	32
Figura 19- Residência mensal na área G.....	34
Figura 20- Residência mensal na área P.....	34
Figura 21- Residência estacional na área G.....	35
Figura 22- Residência estacional na área P.....	35

Figura 23- Recrutamento mensal na área G.....	36
Figura 24- Recrutamento mensal na área P.....	37
Figura 25- Recrutamento estacional na área G.....	38
Figura 26- Recrutamento estacional na área P.....	38
Figura 27- Idades mínimas de <i>M. marginata</i> na área G.....	41
Figura 28- Idades mínimas de <i>M. marginata</i> na área P.....	41
Figura 29- Deslocamentos de machos de <i>M. marginata</i> na área G.....	45
Figura 30- Deslocamentos de fêmeas de <i>M. marginata</i> na área G.....	46
Figura 31- Deslocamentos de machos de <i>M. marginata</i> na área P.....	47
Figura 32- Deslocamentos de fêmeas de <i>M. marginata</i> na área P.....	48
Figura 33- Curvas de (I-E) imigração menos emigração para cada planta do ensaio.....	51
Figura 34- Flutuação numérica de <i>C. rotundiventris</i>	52
Figura 35- Variação do número médio de <i>C. rotundiventris</i> por fêmea do besouro.....	52
Figura 36- Modelo esquemático das interações popula- cionais nos três níveis tróficos.....	56

ECOLOGIA DE POPULAÇÕES COM ÊNFASE NO
MOVIMENTO DE *MECISTOMELA MARGINATA* (THUNBERG, 1821)
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: HISPINAE)

1- INTRODUÇÃO

A distribuição e a qualidade do recurso, assim como a resposta de insetos herbívoros a tais características têm grande importância na compreensão das interações inseto-planta, como por exemplo, para compreensão da organização de guildas de herbívoros (Kareiva, 1983). A partir da hipótese de "concentração de recurso" de Root (1973), que tentava explicar a acumulação de herbívoros especializados em um recurso concentrado, muitos trabalhos procuraram investigar este efeito, considerando entretanto, apenas alguns aspectos particulares da concentração do recurso, como por exemplo, densidade da planta, tamanho da mancha.

Tentativas de generalizações quanto a respostas de herbívoros a padrões espaciais e características da planta hospedeira têm sido mal sucedidas (Kareiva, 1983; Stanton, 1983). Verifica-se uma falta de uniformidade nos padrões de respostas dos fitófagos a tais fatores, como por exemplo em (Bach, 1988), o que pode, segundo Stanton (1983), ser devido a 1- diferenças no desenho experimental, 2- falta de correspondência entre o que o biólogo entende por densidade e diversidade e o que o inseto realmente percebe, e 3- variação entre os diferentes taxa de insetos no comportamento de orientação para a planta hospedeira.

Segundo Kareiva (1983) três são as maneiras através das quais a textura da vegetação poderia influenciar o número de herbívoros: a- indiretamente através de sua influência no número de parasitas e predadores no habitat, e diretamente, b- através de alterações na adequação de plantas hospedeiras à reprodução e ao crescimento do herbívoro, e c- através de seu efeito no comportamento de busca e movimentação do inseto.

Lawrence & Bach (1989) estudando duas espécies de Chrysomelidae submetidas às mesmas condições experimentais concluíram que as diferenças nos padrões de distribuição dos herbívoros e, portanto, sua resposta a características das plantas, são explicadas por diferenças no comportamento de movimentação das duas espécies. Além destas diferenças, inter-específicas, existem também diferenças intra-específicas, como por exemplo, aquelas causadas por idade e sexo do indivíduo (Lawrence, 1988). Fatores climáticos também podem influenciar o comportamento de movimentação (van der Eijk, 1983).

O movimento é resultado de várias pressões evolutivas e contribui de diversas formas para a reprodução e sobrevivência de um animal (Southwood, 1984). De uma maneira geral, este autor atribui ao movimento as seguintes funções: migração (mudança de habitat), busca e captura de alimento, fuga de inimigos naturais e de condições ambientais desfavoráveis, encontro dos sexos para reprodução, comunicação entre os indivíduos, escolha de local apropriado para a prole. A abordagem do movimento no nível individual tem importantes ramificações ecológicas e evolutivas, uma vez que tem implicações em especiação, distribuição espacial de espécies, na eficiência de seleção de grupo, parentesco e individual, na história de vida, na dinâmica espacial, no controle populacional e nas interações predador-presa (Swingland

& Greenwood, 1984).

É interessante o fato de que os insetos formam o grupo mais diversificado de animais e ao mesmo tempo apresentam movimentos de grande escala, o que poderia diluir adaptações selecionadas localmente, diminuindo a taxa de especiação e, consequentemente, a diversificação. Este aparente paradoxo é explicado pelo fato de a maior mobilidade nos insetos ter permitido sua especialização em habitats inacessíveis a grupos mais sedentários (Rogers, 1984).

Dentro do contexto de estudos ecológicos pode-se dizer que o movimento é a conexão entre o comportamento do indivíduo com a biologia da população. Sem movimento o indivíduo não tem padrões de comportamento e a população não tem coesão, de tal forma que a distribuição espacial é isolada da temporal (Taylor & Taylor, 1984). Por este motivo os autores concluem que, apesar de difícil, é necessário o estudo de comportamento em trabalhos de dinâmica populacional.

A descrição do movimento no nível individual tem enorme relevância na tentativa de explicação de padrões observados, ou seja, as funções ecológicas do movimento (Burk, 1988). Como ressaltado por Stanton (1983), se há mais herbívoros em uma mancha é porque a probabilidade de descobrir esta área e permanecer nela é maior ou porque condições locais de sobrevivência e reprodução são melhores?

A esta pergunta relaciona-se outra questão de grande importância: a seleção de hospedeiros em insetos fitófagos. Segundo Rausher (1983) esta escolha envolve várias "decisões" que levam a descoberta e subsequente aceitação ou rejeição de uma planta. No caso de fêmeas reprodutivas, as decisões estariam arranjadas dentro de uma "hierarquia de decisões": primeiro a

escolha do habitat, segundo a escolha da espécie de planta, e por último a escolha de indivíduos (Hassel & Southwood, 1978). Esta abordagem tem sido muito influenciada pela teoria de forrageamento ótimo (Pyke et al., 1977).

As respostas comportamentais que dão origem a esta discriminação são, em parte, uma resposta evolutiva a existência de diferenças na qualidade da planta.

No nível intraespecífico tal discriminação pode ser baseada em tamanho da planta (Everly, 1959), idade (Ives, 1978), isolamento (Jones, 1977b), textura (Nishijima, 1960; Bach, 1981; Solomon, 1981), fenologia (Solomon, 1981) e química (Mitchell, 1977).

A discriminação individual de plantas pode ocorrer antes ou depois de o inseto pousar sobre ela (Rausher et al., 1982). Assim, a "percepção" prévia do grau de adequação da planta pelo inseto pode gerar pousos não aleatórios.

Numa perspectiva de biogeografia de ilhas aplicada a interações inseto-planta (Janzen, 1968) teríamos que: nos casos onde a discriminação fosse pré-pouso, imigração seria o principal fator na determinação do número de insetos. Entretanto, se a discriminação ocorresse após o inseto ter pousado, a emigração teria papel mais importante no número de fitófagos em uma planta.

Como as estimativas de tamanho de população e sua dinâmica são frequentemente baseadas em capturas de insetos em movimento, é importante considerar estudos de movimentação tanto na escolha dos métodos a serem utilizados, quanto na avaliação da confiabilidade das estimativas.

OBJETIVOS

O sistema estudado compreende *Mecistomela marginata* (Thunberg, 1821) (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae), sua planta hospedeira *Alagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze. (Palmae), e seu parasitóide de ovo, *Chrysocharodes rotundiventris* De Santis, 1990 (Hymenoptera: Eulophidae).

De uma maneira geral procurou-se estudar o comportamento de movimentação de *M. marginata* e alguns aspectos da interação desta espécie com sua planta hospedeira e seu parasitóide de ovo.

Objetivos específicos:

- . Descrever a variação numérica e de movimentação espaço-temporal de adultos de *M. marginata* considerando-se sexo do inseto e algumas condições ambientais locais;

- . Relacionar os resultados no nível individual com implicações no nível populacional;

- . Verificar o padrão de distribuição do besouro em sua planta hospedeira;

- . Investigar o efeito de características morfológicas da planta hospedeira nesta distribuição;

- . Estudar a interação de *M. marginata* com seu parasitóide, *C. rotundiventris*;

- . Verificar a variação numérica do parasita e aspectos de seu comportamento.

2- MATERIAL E METODOS

2.1- O sistema

Larvas e adultos de *Mecistomela marginata* (Thunberg, 1821) (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae) alimentam-se em *Alagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze. (Palmae) na restinga de Barra de Maricá. Fêmeas do besouro colocam seus ovos em folhas da própria planta hospedeira (figura la) ou em folhíço sob a mesma (figura lb). As larvas comem os brotos foliares das palmeiras (figura lc) e perto de empupar dirigem-se a pecíolos de folhas já desenvolvidas onde empupam (figura lc). As formas tenerais possuem élitros amarelados (figura ld) e flexíveis que, em cerca de uma semana assumem a coloração vermelha definitiva (figura le). Os adultos alimentam-se das folhas já desenvolvidas deixando marcas em forma de listras bastante características (visíveis na figura ld). Machos e fêmeas são encontrados em atividade na planta hospedeira ao longo de todo o dia e seu sexo é facilmente reconhecido no campo através da exposição mecânica de sua genitália com o auxílio de uma pinça. A cópula se dá na planta hospedeira (figura le). *M. marginata* apresenta um parasitóide de ovo, *Chrysocharodes rotundiventris* De Santis 1990 (Hymenoptera: Eulophidae) (Macêdo et al., 1990). Esta espécie é forética do adulto (figuras la e lf), ou seja, para chegar até o ovo do qual é parasita, transporta-se em adultos do besouro.

Este sistema mostrou-se bastante apropriado para os objetivos do estudo proposto. Os adultos de *M. marginata* são grandes (cerca de 3cm de comprimento), facilitando assim sua marcação e observação, e a planta hospedeira atinge uma altura de



Figura 1- a) Ovo de *M. marginata* em folha de *A. arenaria*. Notar furos de emergência do parasita; b) Ovo em folhíço sob a planta; c) marca de alimentação da larva do besouro (L) no broto da palmeira e pupa (P) no pecíolo; d) forma teneral de *M. marginata*; e) macho (superior) e fêmea (inferior) em cópula. Notar marcação na fêmea e f) vespa forética, *C. rotundiventris* no dorso de uma fêmea do hispíneo.

cerca de 2m, o que permite sua vistoria por completo.

Além disso, este besouro tem movimentos lentos na planta de alimentação, o que torna fácil sua captura. Apesar de possuir um ciclo de vida longo, permanece muito tempo numa mesma área possibilitando várias recapturas.

Em relação a sua biologia pouco se tem registrado na literatura, apenas sua planta hospedeira e de sua larva. A espécie ocorre desde a Bahia até Santa Catarina, alimentando-se em várias espécies da família Palmae (J.Becker, com. pess.). Distribui-se principalmente na faixa litorânea, mas pode ser também encontrado em localidades um pouco distantes do litoral (Fisher, 1935)

2.2- Área de estudo

Este trabalho foi desenvolvido durante os anos de 1988 e 1989 na restinga de Barra de Maricá (22°57'S e 42°52'W), a cerca de 60 Km da cidade do Rio de Janeiro. Neste local a vegetação de restinga se estende por uma área de 250 ha (M.F.Q.C. Nunes, com. pess.). Esta área tem forma de um corredor estreito entre a lagoa e o mar, tendo origem em depósitos arenosos costeiros (Lamego, 1940; Suguio e Tessler, 1984).

O clima da região caracteriza-se por um período mais seco no inverno, quando a temperatura média é mais baixa, e um período mais úmido no verão e outono.

2.3- Métodos de amostragem

Na restinga foram escolhidas duas manchas de *A. arenaria* (figura 2), uma com uma área de 0,9 ha (área G) mais próxima à praia, através da qual passa uma estrada de terra pouco movimentada e que apresenta 60 palmeiras de variados tamanhos, todas numeradas e mapeadas (figura 3). A outra mancha (área P) é pequena e mais próxima à lagoa, em uma área de 0,06 ha, com apenas cinco plantas (figura 4).

Para a amostragem dos insetos foi utilizado o método de Captura - Marcação - Recaptura, observando-se as questões pertinentes aos objetivos do presente trabalho. São elas: 1. as marcações não afetam os animais e as mesmas não são perdidas; 2. A população é amostrada ao acaso. Uma descrição mais detalhada de métodos de marcação e de estimativas populacionais pode ser encontrada em Southwood (1977).

Quinzenalmente, a partir de outubro de 1988 até outubro de 1989, todas as palmeiras em ambas as manchas eram vistoriadas. Cada besouro encontrado era marcado individualmente utilizando-se um líquido corretor "liquid paper" aplicado em um dos élitros do inseto (machos do lado esquerdo e fêmeas do lado direito) sobre o qual era escrito, com caneta de retroprojeter, o seu número de identificação (número sequencial a partir de 1) (figura 1e). Para cada indivíduo era anotado: número da planta hospedeira, sexo, situação de cópula e número de foréticos. Nos meses de janeiro, junho e setembro de 1989 foram medidos o diâmetro e a altura de todas as plantas mapeadas e contados seu número de folhas. Também foi verificado se cada planta era ou não isolada; para isto consideramos como isolada a palmeira que não apresentava qualquer vizinho em contato direto com suas folhas em seus 360° de circunferência.

Os dados climáticos foram obtidos no INEMET sendo

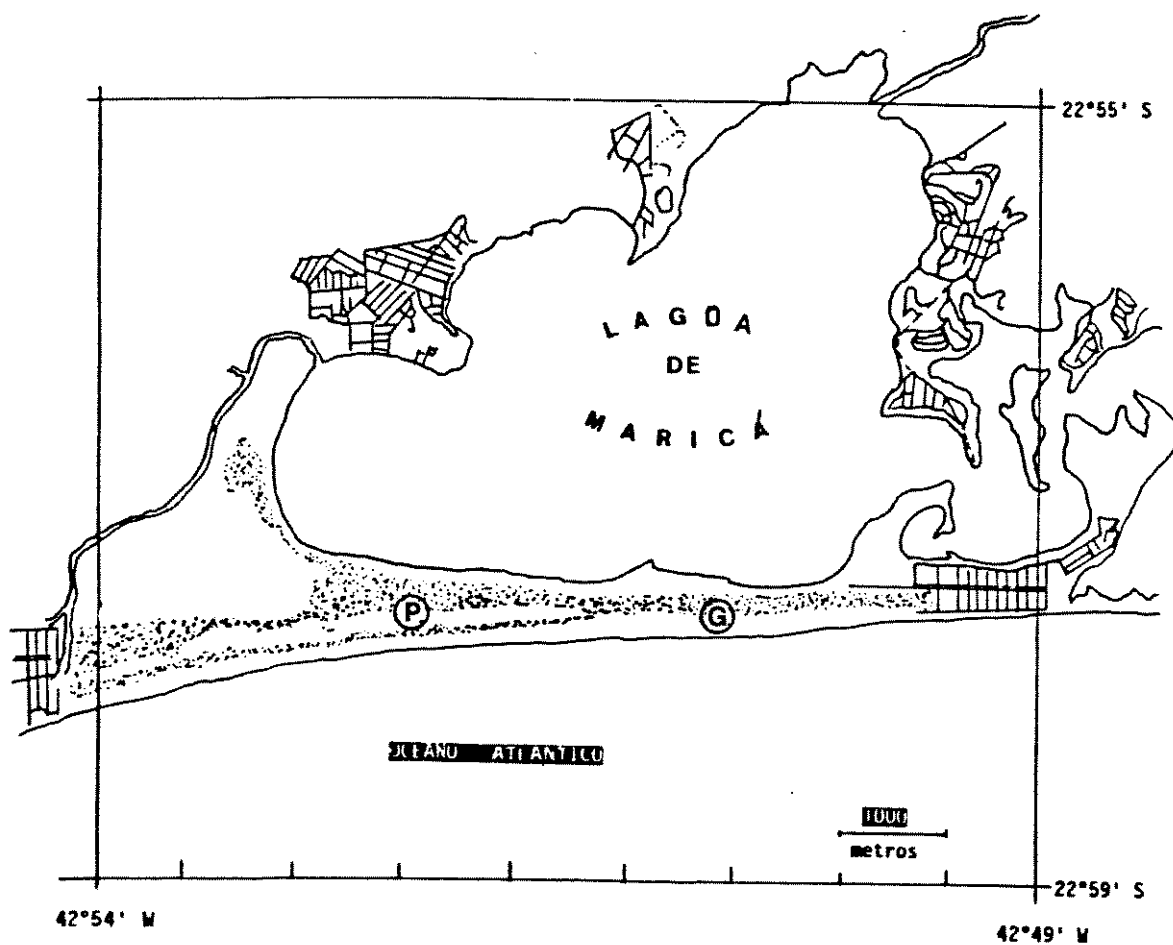


Figura 2- Mapa da restinga de Barra de Maricá mostrando as duas áreas de estudo. (Retirado de Iglesias, 1988).

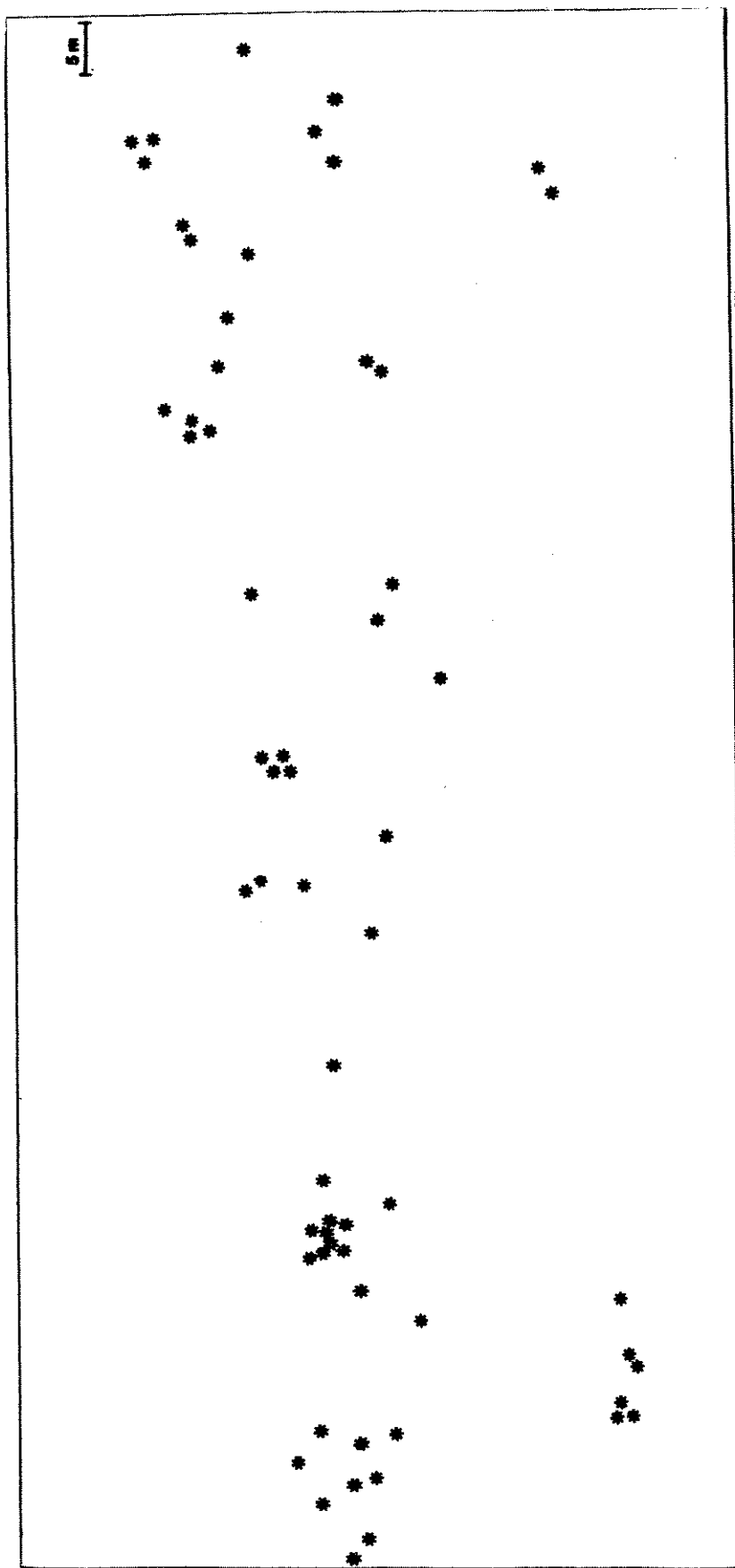


Figura 3- Distribuição das palmeiras situadas na área G. Cada ponto representa uma palmeira.

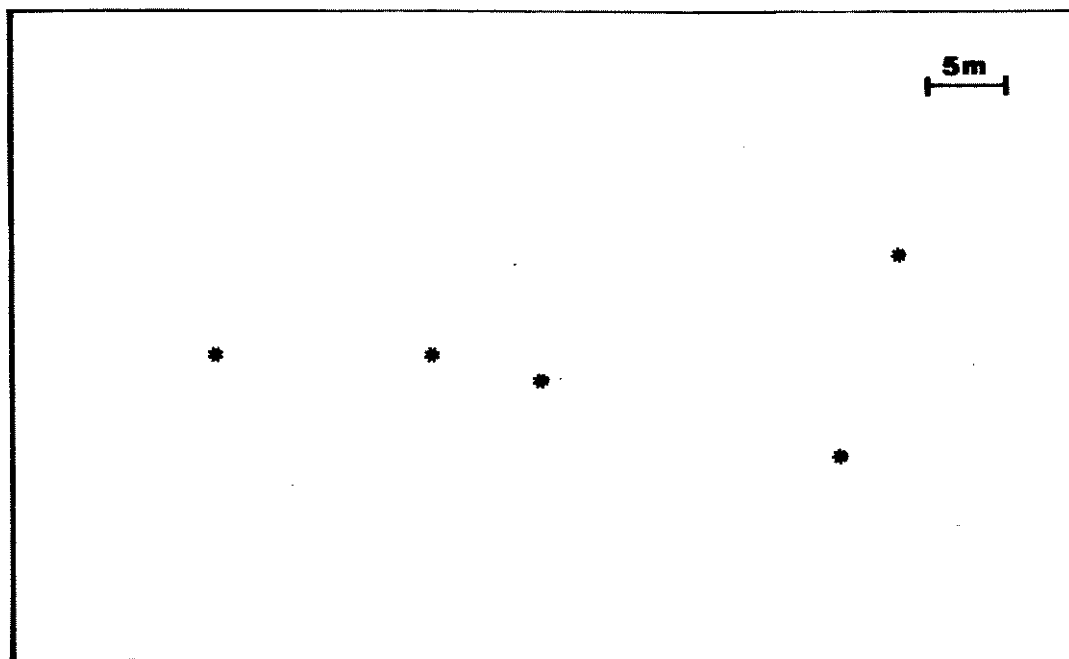


Figura 4- Distribuição das palmeiras situadas na área P.
Cada ponto representa uma palmeira.

provenientes do Aeroclube da cidade de Maricá, a cerca de 5Km da restinga. Entretanto, durante o período em que foi realizado o trabalho só havia registros climáticos para Dezembro de 1988 e Janeiro, Fevereiro, Março, Abril, Julho, Agosto, Setembro e Outubro de 1989 (Apêndice 1).

2.4- Ensaio

Para o ensaio de emigração X imigração, realizado nos meses de outubro a dezembro de 1989, foram escolhidas, na mancha maior, cinco indivíduos isolados de *A. arenaria* com diferentes tamanho e número de folhas. Em cada uma das cinco palmeiras foram retirados todos os besouros e colocados, embaixo da planta, seis besouros machos e duas fêmeas, todos marcados; este número de besouros foi escolhido em função da pequena disponibilidade de insetos no campo. Estas plantas foram verificadas no mesmo dia, três horas após a montagem do ensaio, e nos 10, 40 e 120 dias após o início do experimento, anotando-se todos os besouros presentes, e marcando aqueles ainda não marcados. Este procedimento foi replicado em duas ocasiões com as mesmas plantas.

2.5- Análise dos dados

Os dados de marcação e recaptura de machos foram separados dos dados de fêmeas, e cada sexo analisado independentemente utilizando-se principalmente o pacote estatístico DAISY.

Para quase todos os parâmetros estudados foram feitas análises mensais e estacionais. Para as análises estacionais utilizou-se as seguintes datas limites de estação: Primavera: de

23 de setembro a 21 de dezembro; Verão: de 22 de dezembro a 20 de março; Outono: de 21 de março a 20 de junho; Inverno: de 21 de junho a 22 de setembro.

A movimentação foi analisada de duas formas: 1- para dentro e para fora da área (residência e recrutamento - ver a seguir) e 2- dentro da área. Nesta segunda abordagem foram construídos mapas de deslocamento entre palmeiras para cada um dos sexos em cada área por estação. Para isto foram computados apenas as mudanças de palmeira que ocorriam entre quinzenas subsequentes e em cada indivíduo.

Definição de alguns termos utilizados:

MOVIMENTO- mudança espacial na localização do animal. O movimento foi analisado entre áreas (para dentro e para fora da área de estudo) e dentro da área (entre palmeiras) como explicado anteriormente.

SAZONALIDADE- definida por Wolda (1988) é a ocorrência de um fenômeno ou sua expressão máxima no mesmo período do ano em cada ano que ocorre. No presente trabalho, entretanto, só foi feito um ano de amostragem; assim, a utilização do termo aplica-se à ocorrência de um máximo do fenômeno considerado dentro do período em questão. Da mesma forma, um fenômeno foi considerado sazonal se o mesmo não mostrou um pico evidente ao longo do ano. É importante acrescentar que um fenômeno aqui considerado sazonal pode não o ser *sensu* Wolda se o mesmo não se repetir de forma previsível em um ou mais anos subsequentes. Ainda, algum tipo de atividade chamada de sazonal no presente trabalho, pode ser sazonal *sensu* Wolda se seu ciclo de ocorrência máxima for de mais de um ano.

RECRUTAMENTO- porcentagem de indivíduos que foram marcados pela primeira vez no mês i em relação ao total de indivíduos capturados. Este termo é aqui utilizado devido a impossibilidade de diferenciação entre natalidade e imigração.

RESIDÊNCIA- porcentagem de indivíduos presentes no dia i e no dia $i + 30$ em relação ao total de insetos observados no dia i . A utilização preferencial do termo deve-se ao fato de ser impossível separar morte de emigração (segundo Tabashnik, 1980; Gall, 1984; Lawrence, 1988)

RAZÃO SEXUAL- número de machos dividido pelo número de fêmeas.

EFICIÊNCIA DE CÓPULA- calculada para cada um dos sexos é definida como a proporção entre o número de cópulas observadas e o número total de capturas de cada inseto (MacCauley, 1983).

VOLUME DA PALMEIRA- Altura X diâmetro

VIZINHANÇA COESPECÍFICA DAS PLANTAS- média de distância até os dois vizinhos mais próximos.

IDADE MÍNIMA- devido à metodologia utilizada foi impossível saber a idade real dos indivíduos. Contudo, foi verificado o tempo de permanência de cada inseto nas áreas de estudo, ao que convencionou-se chamar de idade mínima.

CAPTURABILIDADE- é a probabilidade de captura (Cormack, 1966). Este índice foi calculado através do teste de razão sexual de

captura ~~vs~~ razão sexual estimada, como em Tabashnik (1980). A estimativa da razão sexual em cada amostra foi obtida dividindo-se o número estimado de machos pelo número estimado de fêmeas, ambos calculados pelo método de Jolly. Este modelo estocástico desenvolvido independentemente por Jolly (1965) e Seber (1965), considera situações de populações abertas onde ocorrem ganho (natalidade e imigração) e perda (mortalidade e emigração). Para a utilização deste método grande parte da população deve ser amostrada (>25% para populações menores que 250 indivíduos, e 10% para populações maiores).

Equação básica:

$$P_i = \frac{M_i \cdot n_i}{r_i}$$

onde:

P_i - é a estimativa da população no dia i ;

M_i - é a estimativa do número de animais marcados e presentes na população no dia i (ver abaixo);

n_i - é o número de animais capturados no dia i , e

r_i - é o número de animais recapturados no dia i , independente do dia de sua marcação.

M_i é obtido pela equação:

$$M_i = \frac{a_i \cdot z_i}{R_i} + r_i$$

onde:

a_i - é o número de animais marcados e liberados na população no dia i ;

z_i - é o número de animais marcados antes do dia i que não foi recapturado neste dia mais o foi em amostras subsequentes, e

R_i - é o número de animais liberados no dia i e recapturados pelo menos uma vez em dias subsequentes.

Após os cálculos de estimativas populacionais separadamente para cada sexo em cada amostra, obtem-se a razão sexual estimada:

$$\hat{R}_s = \frac{P_{i\sigma}}{P_{i\varphi}}$$

Também é calculada a razão sexual de cada amostra:

$$R_s = \frac{n_{i\sigma}}{n_{i\varphi}}$$

Dividindo-se a razão sexual amostrada pela razão sexual estimada obtem-se a capturabilidade de cada amostra:

$$\hat{q}_i = \frac{R_s}{\hat{R}_s}$$

Para o cálculo de capturabilidade média calculou-se a razão sexual média amostrada (soma do número de machos em cada amostra dividida pelo total de fêmeas em todas as amostras) e dividiu-se pela razão sexual média estimada (soma das estimativas de machos dividida pelo total estimado de fêmeas),

$$\text{ou seja: } \hat{Q} = \left[\frac{n_{i\sigma}}{n_{i\varphi}} \right] \cdot \left[\frac{P_{i\sigma}}{P_{i\varphi}} \right]^{-1}$$

Se a razão sexual de captura difere significativamente da razão sexual estimada a hipótese nula, de que a capturabilidade é igual em ambos os sexos, é rejeitada - Teste G (ou x).

Devido a questões amostrais (amostra menor que 25% da população), os cálculos de capturabilidade foram feitos apenas para 14 das 25 datas em que foi realizado os censos e apenas na área G.

3- RESULTADOS

3.1- O recurso - ALAGOPTERA ARENARIA

As plantas vistoriadas apresentavam grande variação de tamanho entre elas, indo desde plantas com 0,14mde volume e 2 folhas até outras com 6,8mde volume e 64 folhas na área G. Na área P a amplitude foi de 1,9 a 9,0mde volume e de 19 a 102 folhas.

O tamanho médio destas plantas não variou muito ao longo do tempo; o único parâmetro em que se verificou uma variação significativa entre as três medições foi número de brotos na área G (tabela 1). Na área P apesar de não ter sido detectada uma variação significativa entre as médias das três medidas para nenhum dos parâmetros, verificamos que também número de brotos foi o parâmetro com maior variação (tabela 2).

Quando considerado o recurso total presente em cada área (soma da três medidas) observa-se que a variação temporal também não foi muito grande para volume (figuras 5 e 6) e número de folhas (figuras 7 e 8). Por outro lado, houve variação temporal para número de brotos, que era maior no inverno (junho) tanto na área G (figura 9) quanto na P (figura 10).

Todos os parâmetros de tamanho para os indivíduos de *A. arenaria* são fortemente correlacionados entre si na área G (tabela 3). Além disso, plantas mais isoladas são maiores em diâmetro e têm mais folhas; mas não mais brotos. Na área P, não há um padrão de correlação entre os fatores devido ao baixo *n* (tabela 4). Apenas altura e diâmetro correlacionam-se com volume, que é derivado dos dois, não sendo, portanto, independentes.

Tabela 1

Análise de variância de volume, número de folhas e número de brotos das palmeiras da área G em três meses de 1989. $\bar{X}$ = média, S = desvio padrão, Σ = somatório. F 0,05 (1), 2, 177 = 3,05.

Parâmetros		JAN/89	JUN/89	OUT/89	
Volume	$\bar{X}$	2,90	2,57	2,26	
	S	1,67	1,50	1,45	F= 2,58 NS
	Σ	174,19	154,39	135,66	
Nº de folhas	$\bar{X}$	14,62	15,13	13,87	
	S	13,28	13,98	12,61	F= 0,14 NS
	Σ	877,00	908,00	832,00	
Nº de brotos	$\bar{X}$	2,72	1,35	1,73	
	S	2,26	1,17	1,66	F= 9,67 P 0,05
	Σ	163,00	81,00	104,00	

Tabela 2

Análise de variância de volume, número de folhas e número de brotos das palmeiras da área P em três meses de 1989. $\bar{X}$ = média, S = desvio padrão, Σ = somatório. F 0,05 (1), 2, 12 = 3,05.

Parâmetros		JAN/89	JUN/89	OUT/89	
Volume	$\bar{X}$	3,97	3,94	4,16	
	S	2,65	3,03	3,09	F= 0,03 NS
	Σ	19,85	19,70	20,81	
Nº de folhas	$\bar{X}$	48,00	44,40	43,20	
	S	33,84	33,81	28,84	F= 0,0008 NS
	Σ	240,00	222,00	216,00	
Nº de brotos	$\bar{X}$	5,80	3,80	4,60	
	S	5,45	4,09	6,03	F= 0,18 NS
	Σ	29,00	19,00	23,00	

Tabela 3

Matriz de correlação entre vários parâmetros da planta hospedeira para os indivíduos da área G. $n = 60$, $P = 0,05$, $r = 0,375$ (Ajuste de Bonferroni para 15 comparações simultâneas).

Param	Altu	Diam	Nfol	Nbro	Volu	Dviz
Altu	1					
Diam	0,71*	1				
Nfol	0,42*	0,70*	1			
Nbro	0,56*	0,74*	0,83*	1		
Volu	0,94*	0,87*	0,59*	0,71*	1	
Dviz	0,09	0,43*	0,44*	0,35	0,24	1

Tabela 4

Matriz de correlação entre vários parâmetros da planta hospedeira para os indivíduos da área P. $n = 5$, $P = 0,05$, $r = 0,98$ (Ajuste de Bonferroni para 15 comparações simultâneas).

Param	Altu	Diam	Nfol	Nbro	Volu	Dviz
Altu	1					
Diam	0,97	1				
Nfol	0,91	0,97	1			
Nbro	0,66	0,71	0,84	1		
Volu	0,99*	0,99*	0,96	0,74	1	
Dviz	-0,78	-0,78	-0,62	-0,11	-0,73	1

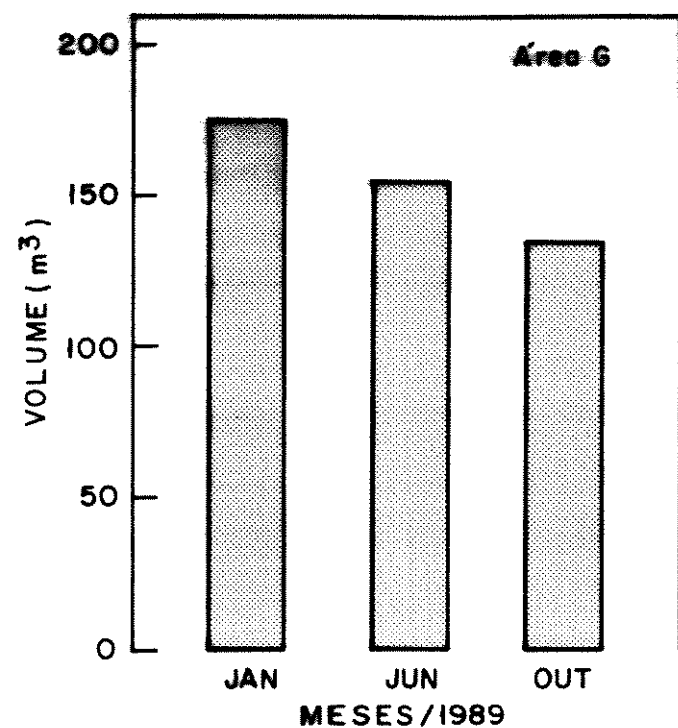


Figura 5- Volume total de *A. arenaria* na área G em três meses de 1989.

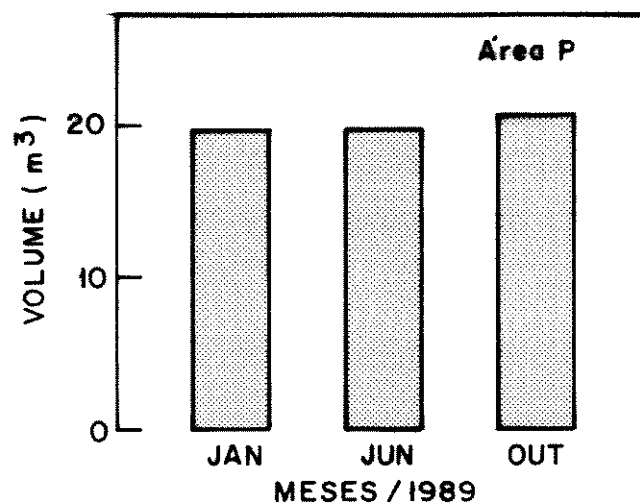


Figura 6- Volume total de *A. arenaria* na área P em três meses de 1989.

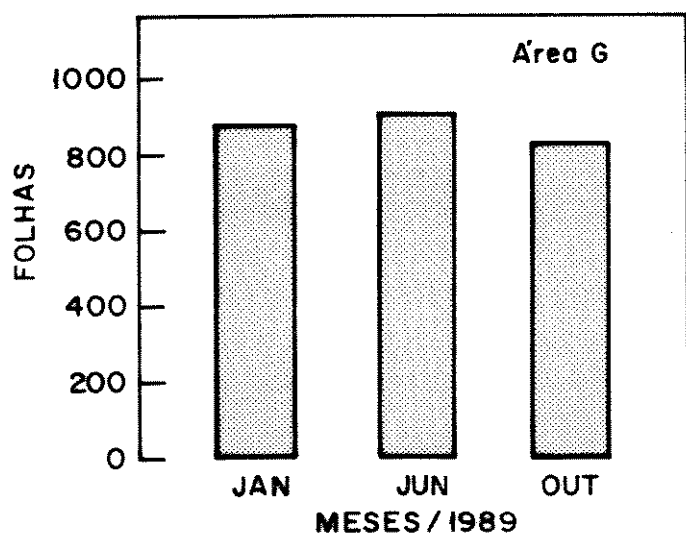


Figura 7- Número total de folhas de *A. arenaria* na área P em três meses de 1989.

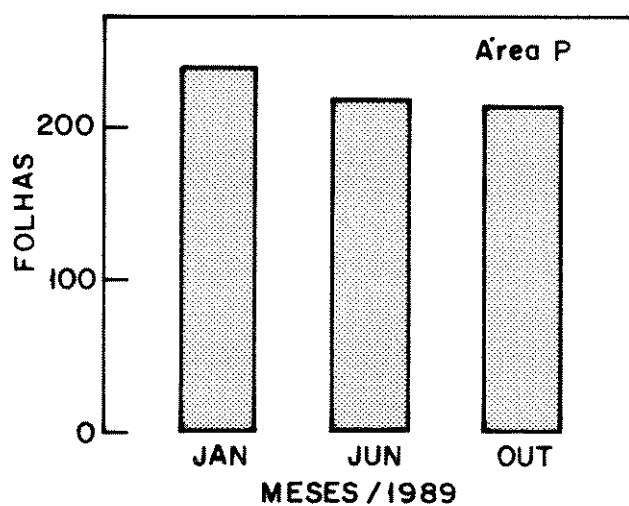


Figura 8- Número total de folhas de *A. arenaria* na área P em três meses de 1989.

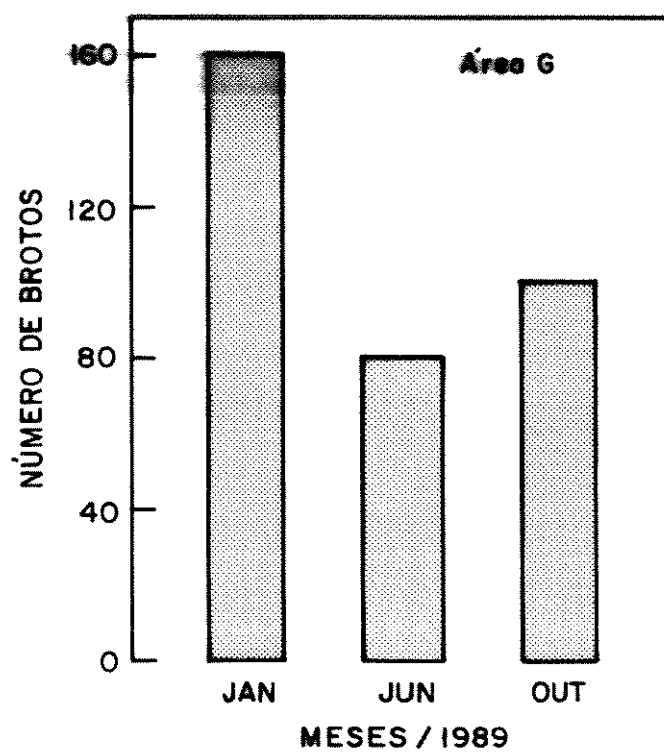


Figura 9- Número total de brotos de *A. arenaria* na área G em três meses do ano de 1989.

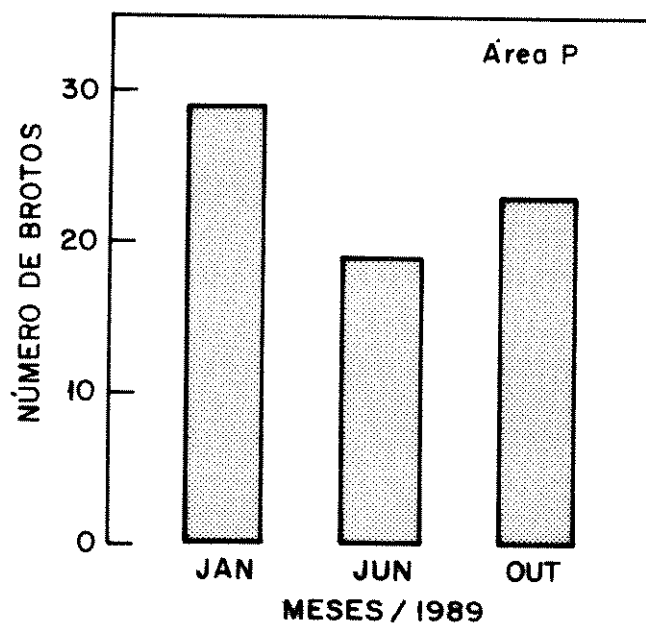


Figura 10- Número total de brotos de *A. arenaria* na área P em três meses de 1989

3.2- O fitófago - MECISTOMELA MARGINATA

a- Variação numérica

Adultos de *M. marginata* foram encontrados na planta hospedeira ao longo de todo o ano, tanto na mancha G, quanto na P (figura 11). Também observou-se a emergência de adultos em praticamente todos os meses do ano (tabela 5).

A variação diária no número de besouros não se mostrou correlacionada com a maioria dos parâmetros abióticos analisados: temperatura, umidade relativa, total de chuva do dia, evaporação e horas de insolação. Na área G, a correlação foi significativa entre temperatura e número de casais e entre temperatura e número de machos, consequentemente entre temperatura e número de besouros (tabela 6). Na área P, as únicas correlações estatisticamente significativas observadas foram entre número de fêmeas e evaporação e número de fêmeas e chuva (tabela 7). Para esta análise só foram utilizados censos de 14 datas diferentes, aquelas para as quais se dispunha de dados climáticos locais.

b- Razão sexual e cópula

Ao longo de todo o trabalho foram marcados na maior mancha 258 machos e 161 fêmeas, o que equivale a uma razão sexual de 1,6. Destes besouros 54,6% dos machos e 77,0% das fêmeas copularam pelo menos uma vez. Na mancha menor foram marcados 79 machos e 40 fêmeas, ou seja, razão sexual de 2,0. Neste caso,

Tabela 5
Número de adultos recém emergi-
dos observados em cada mês.

Ano	Mês	N
1988		
	Set	1
	Out	2
	Nov	10
	Dez	1
1989		
	Jan	2
	Fev	3
	Mar	4
	Abr	4
	Mai	6
	Jun	5
	Jul	1
	Ago	0
	Set	3
	Out	6

Tabela 6

Correlações entre condições climáticas diárias e número total de besouros, número de machos, número de fêmeas e número de casais na área G. n= 14, * P < 0,05.

Param climáticos	Nº bes	Nº ♂	Nº ♀	Nº casais
Temperatura	-0,161	-0,416	0,084	0,030
Umidade relativa	0,386	0,186	0,266	0,363
Vento	-0,194	-0,420	-0,324	-0,141
Chuva	0,135	-0,157	0,741*	0,076
Evaporação	-0,111	-0,302	-0,500*	0,007
Insolação	-0,465	-0,030	-0,296	-0,386

Tabela 7

Correlações entre condições climáticas diárias e número total de besouros, número de machos, número de fêmeas e número de casais na área P. n= 14, * P < 0,05.

Param climáticos	Nº bes	Nº ♂	Nº ♀	Nº casais
Temperatura	-0,679*	-0,556*	-0,240	-0,551*
Umidade relativa	0,408	0,371	-0,024	0,329
Vento	0,152	0,242	-0,409	0,155
Chuva	-0,204	-0,123	-0,253	-0,136
Evaporação	0,283	0,255	0,231	0,212
Insolação	0,235	-0,265	0,322	0,383

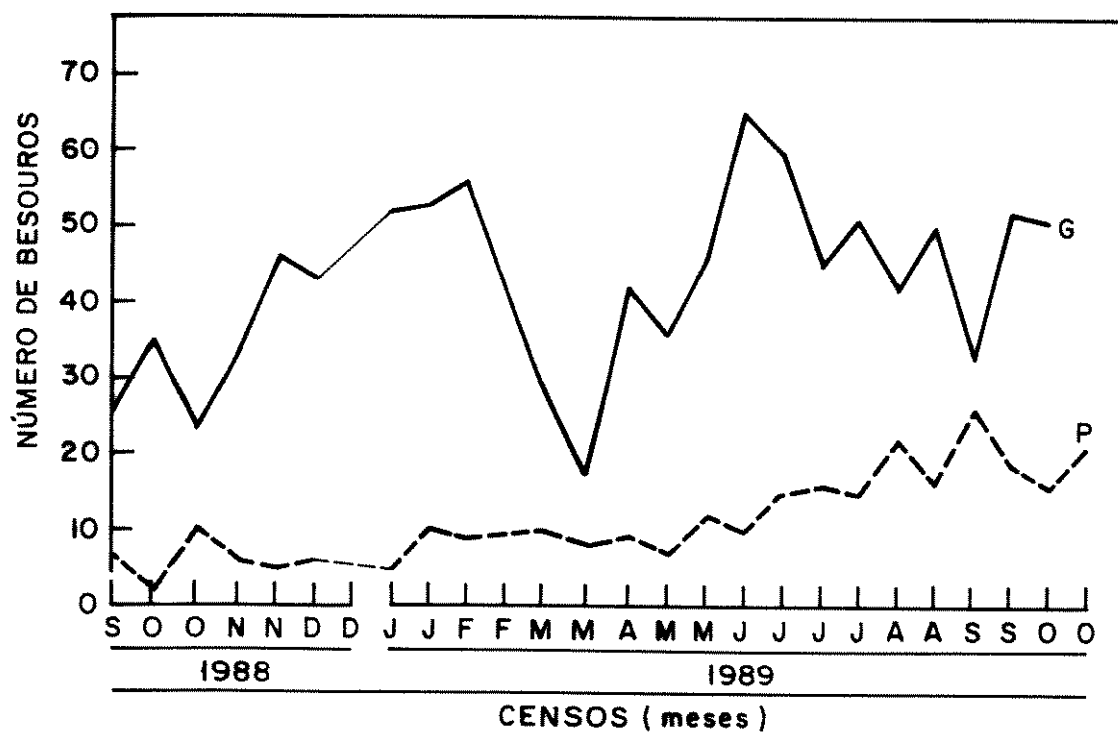


Figura 11- Variação numérica quinzenal de *M. marginata* nas áreas G (—) e P (--)

44,3% dos machos e 85% das fêmeas foram encontrados em cópula pelo menos uma vez. Entretanto esta razão sexual variou ao longo dos meses em ambas as áreas (figura 12). Novamente, quando organizados por estação e cada indivíduo é contado apenas uma vez, os dados de razão sexual mostram menor variação em ambos os casos (figura 13).

Ao longo de todo o ano entre 30% e 56% dos besouros observados encontravam-se em cópula na mancha G e entre 0% e 75% na mancha P (figura 14). Entretanto, a proporção de fêmeas em cópula em relação ao total de fêmeas é sempre maior que a mesma proporção para os machos, tanto na mancha G (figura 15) quanto na P (figura 16).

Machos e fêmeas podem copular mais de uma vez, tendo sido observado um máximo de 6 cópulas para as fêmeas e 5 para os machos.

A eficiência de cópula (MacCauley, 1983) na área G foi de 34% para os machos e 61% para as fêmeas e na área P foi de 30% para machos e 77% para fêmeas.

A fim de se verificar se a razão sexual observada desviada para machos era devida a diferenças na capturabilidade, estimou-se este índice. Por limitações amostrais esta estimativa foi feita apenas na área G e nas datas testáveis.

A capturabilidade foi maior ora nos machos ora nas fêmeas (figura 17), não tendo sido detectada diferença estatisticamente significativa no conjunto das 14 amostras testáveis ($\hat{\alpha} = 1,1$; $\chi^2 = 2,297$, NS, $n = 14$, Teste G). Pode-se notar, contudo, que há dois grupos perfeitamente diferenciáveis no tempo em termos de capturabilidade (figura 18); o primeiro, abaixo de 1, ocorrido no verão e outono, e o segundo, acima de 1, ocorrido no inverno e na primavera. Dentro de cada um destes grupos foi aplicado o teste G

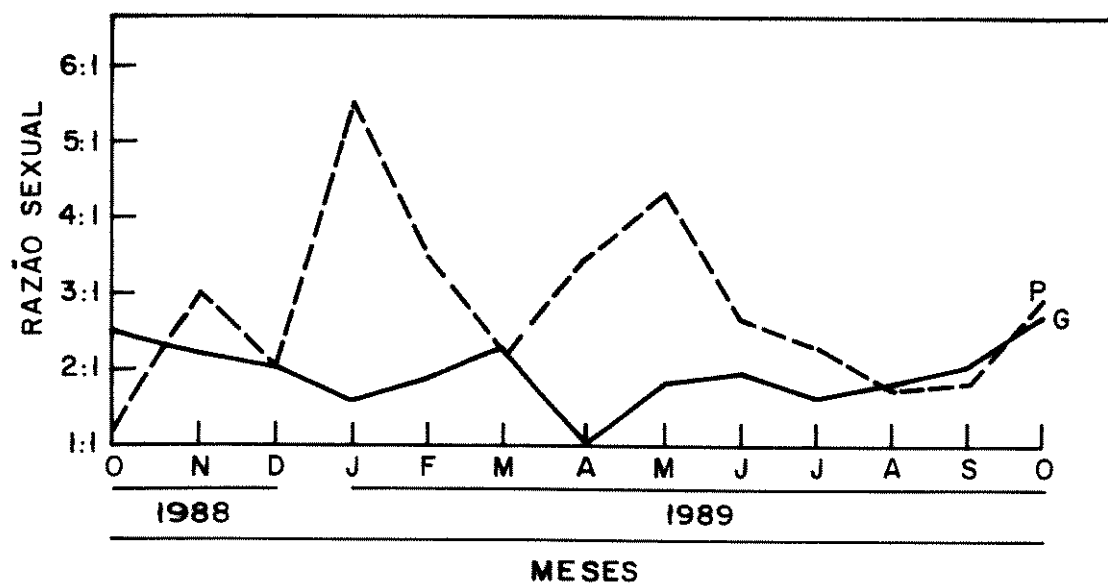


Figura 12- Variação mensal da razão sexual de *M. marginata* nas áreas G() e P(--).

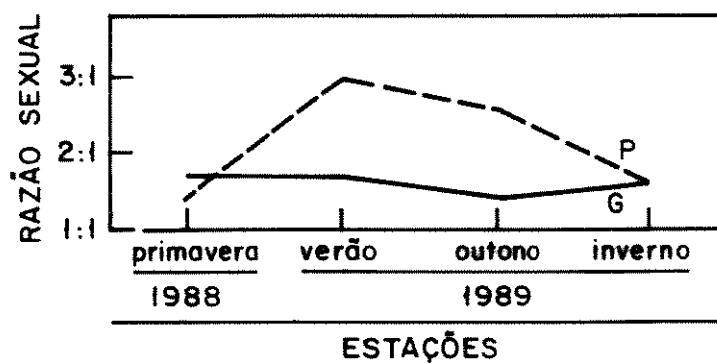


Figura 13- Variação estacional da razão sexual de *M. marginata* nas áreas G() e P(--).

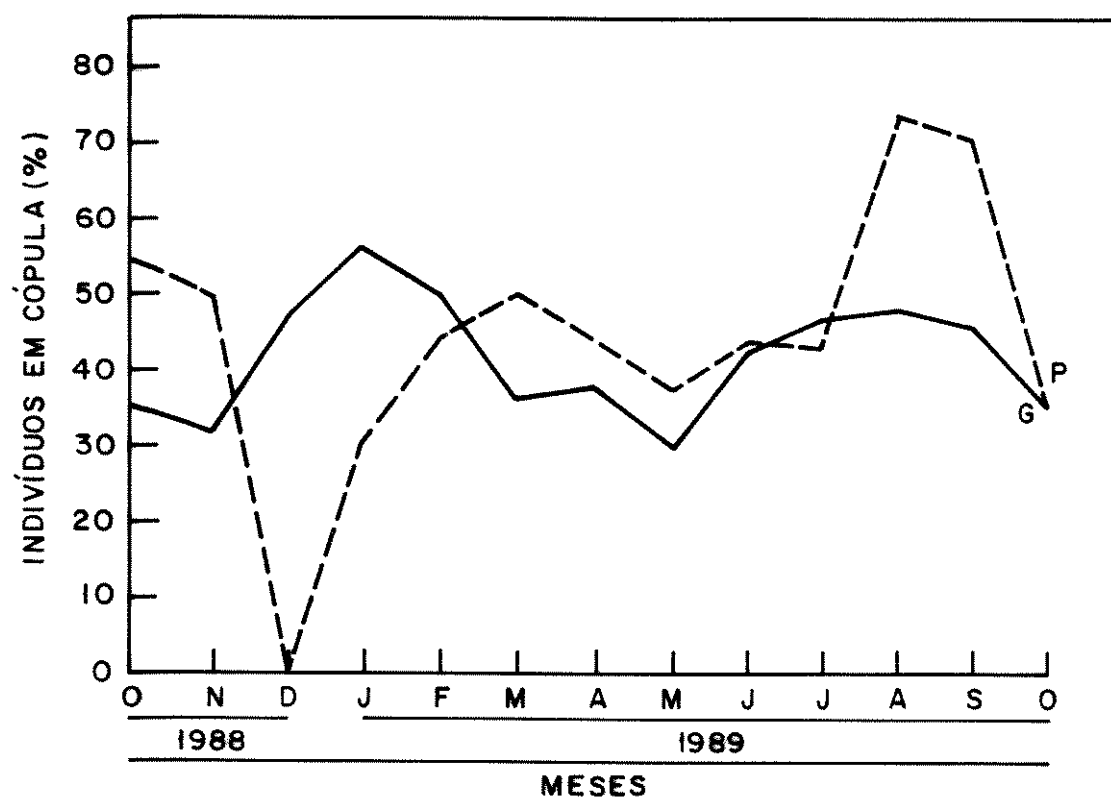


Figura 14- Variação da porcentagem de besouros em cópula ao longo do ano nas áreas G(—) e P(--).

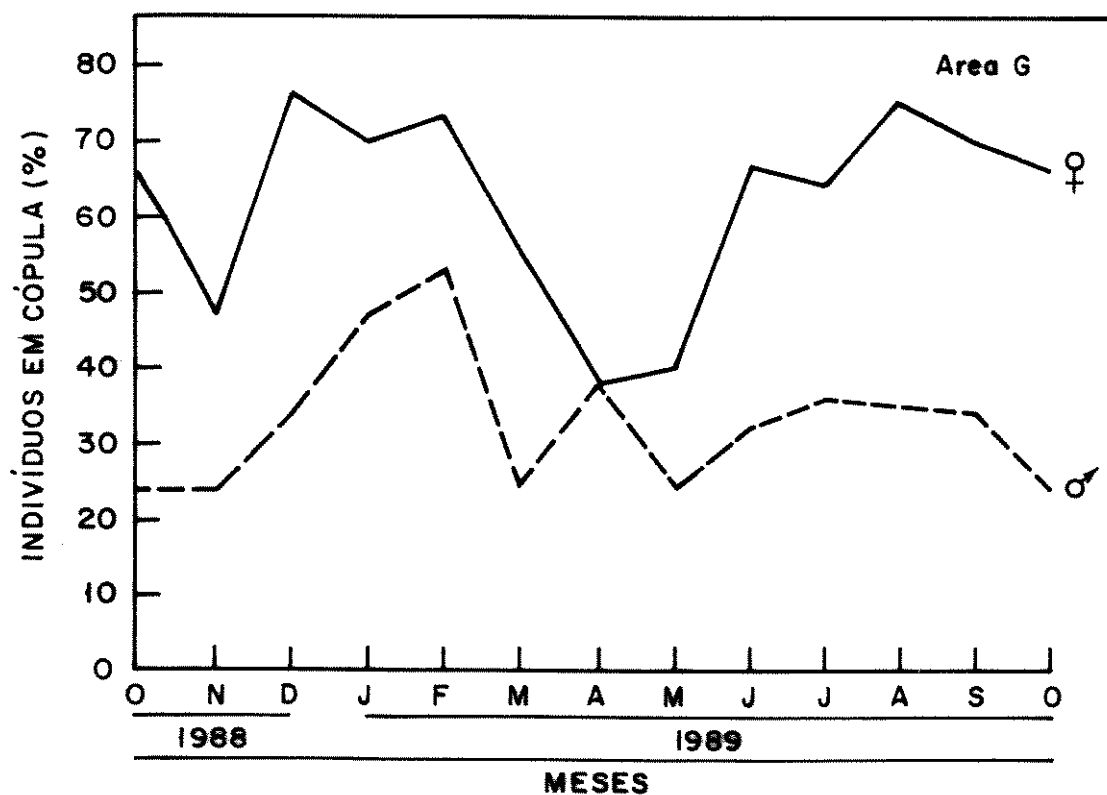


Figura 15- Variação mensal da porcentagem de machos (--) e fêmeas (—) em cópula na área G.

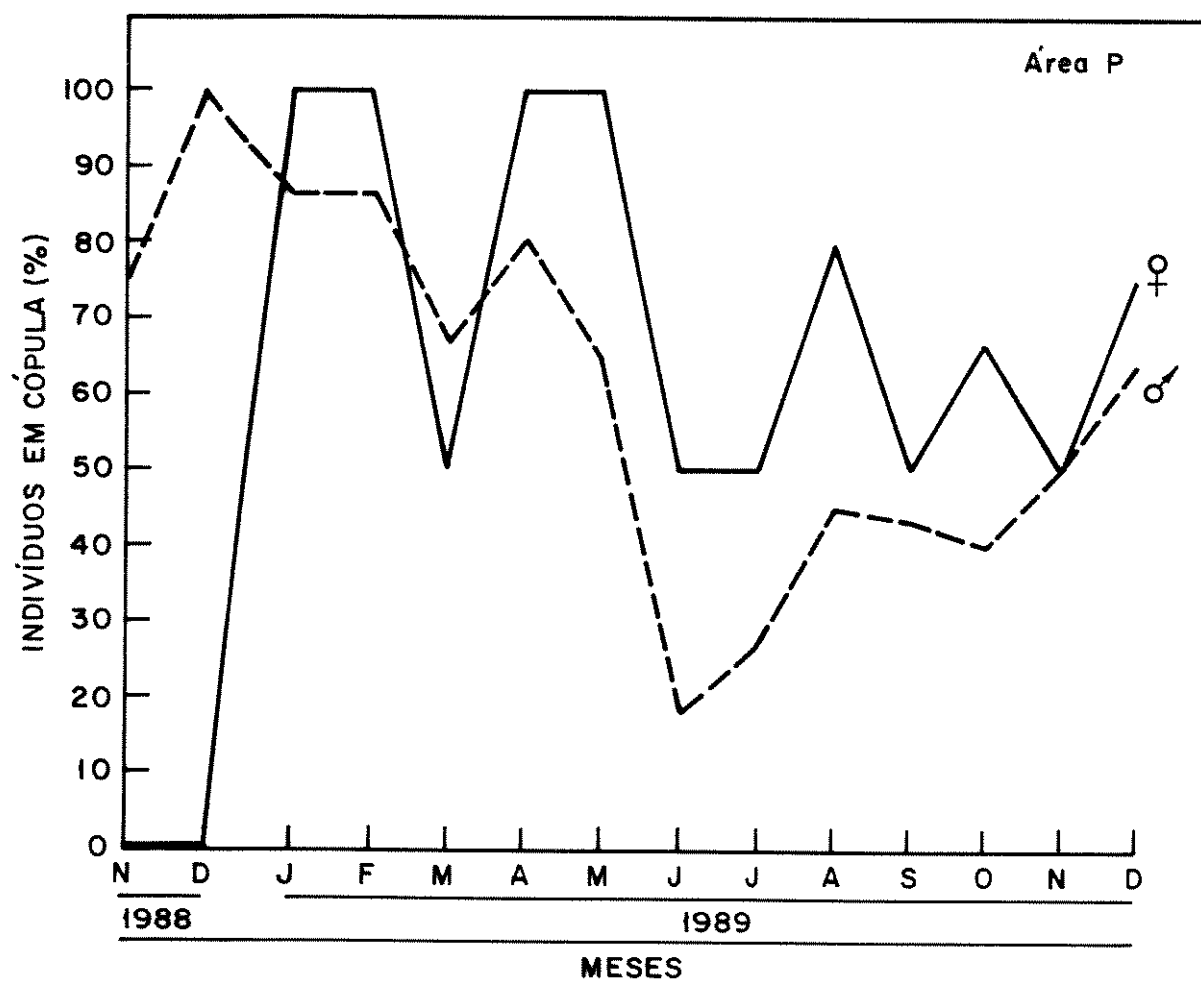


Figura 16- Variação mensal da porcentagem de machos (--) e fêmeas (—) em cópula na área P.

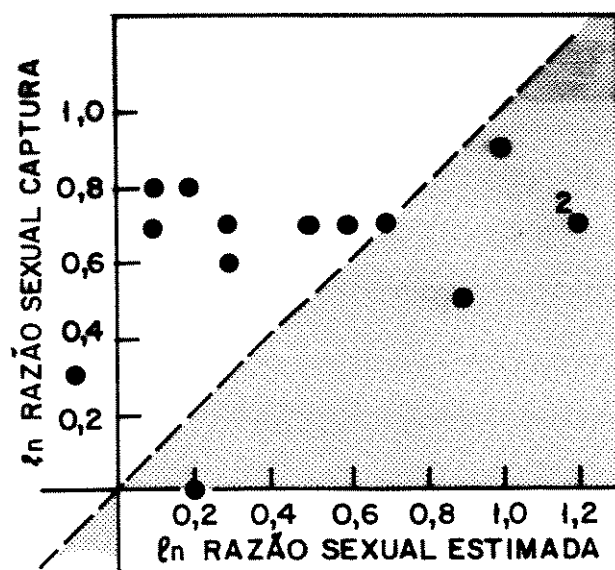


Figura 17- Razão sexual de captura vs. razão sexual estimada na área G. Ao longo da linha tracejada a capturabilidade de machos é igual à de fêmeas ($\hat{\alpha}=1$). Os pontos acima da linha mostram maior capturabilidade de machos ($\hat{\alpha}>1$) e aqueles abaixo mostram maior capturabilidade de fêmeas ($\hat{\alpha}<1$).

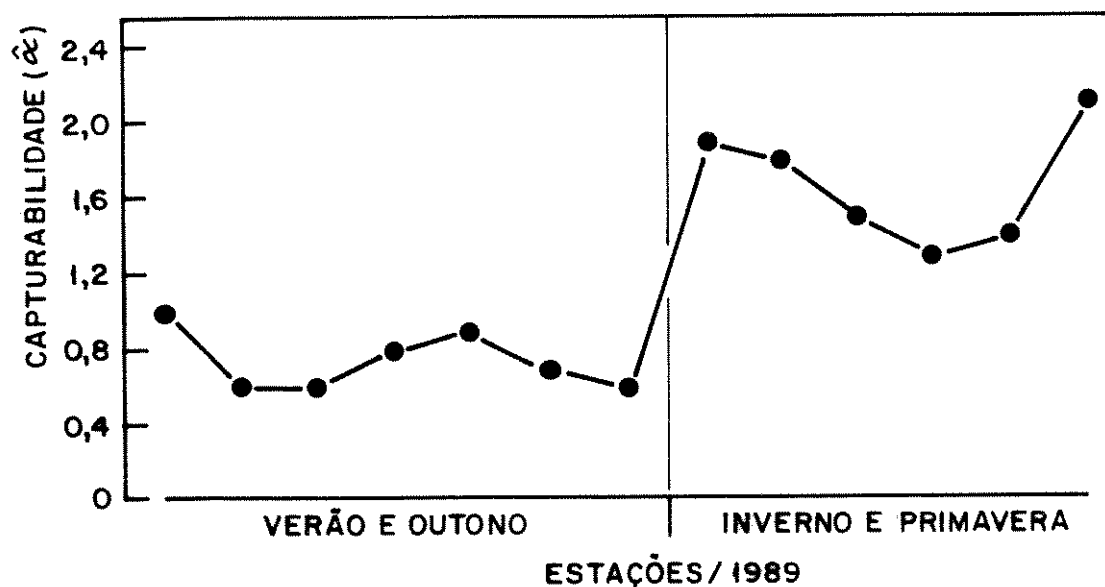


Figura 18- Padrão de variação sequencial da capturabilidade de *M. marginata*.

para verificar a existência de possíveis diferenças estatisticamente significativas entre as razões sexuais de captura e estimada. No primeiro grupo não o foram ($\hat{\alpha}=1,1$, $\chi^2 = 0,292$, NS, $n= 7$) e nem no segundo ($\hat{\alpha}=1,6$, $\chi^2=3,000$, NS, $n= 6$). Nota-se porém uma tendência a maior capturabilidade de machos no inverno e na primavera.

c- Residência e recrutamento

Ao longo de quase todo o ano a residência dos machos foi maior que a das fêmeas, tanto na área G (figura 19) quanto na P (figura 20). Nota-se nestes dados uma grande variação temporal, que quando organizados em função das estações do ano mostram uma semelhança maior entre os sexos e entre as áreas (figuras 21 e 22). Da primavera para o verão a residência diminui, verificando-se em todos os censos a menor taxa; no outono e inverno nota-se um aumento na residência, sendo no inverno a maior taxa observada. É também nestas duas estações, outono e inverno, que se verificam maiores diferenças de residência entre machos e fêmeas.

Complementarmente a esta abordagem foi verificada a variação do recrutamento nas palmeiras estudadas. Aqui também é impossível saber se a procedência destes besouros é por natalidade ou imigração. Verifica-se uma grande variação temporal ao longo do ano em ambas as áreas: G (figura 23) e P (figura 24). Aqui o recrutamento é quase sempre maior para as fêmeas. Também organizando estes dados estacionalmente nota-se um padrão comum a ambos os sexos em ambas as áreas (figuras 25 e 26). Cabe ressaltar que apesar de não terem sido calculadas de maneira

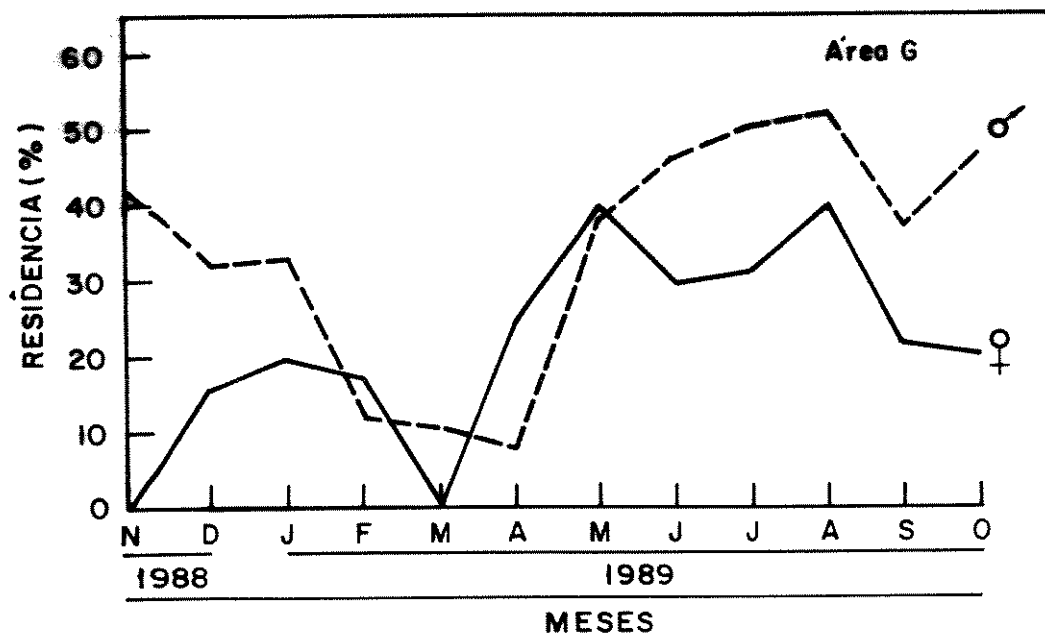


Figura 19- Variação mensal da residência de machos (--) e fêmeas (—) na área G.

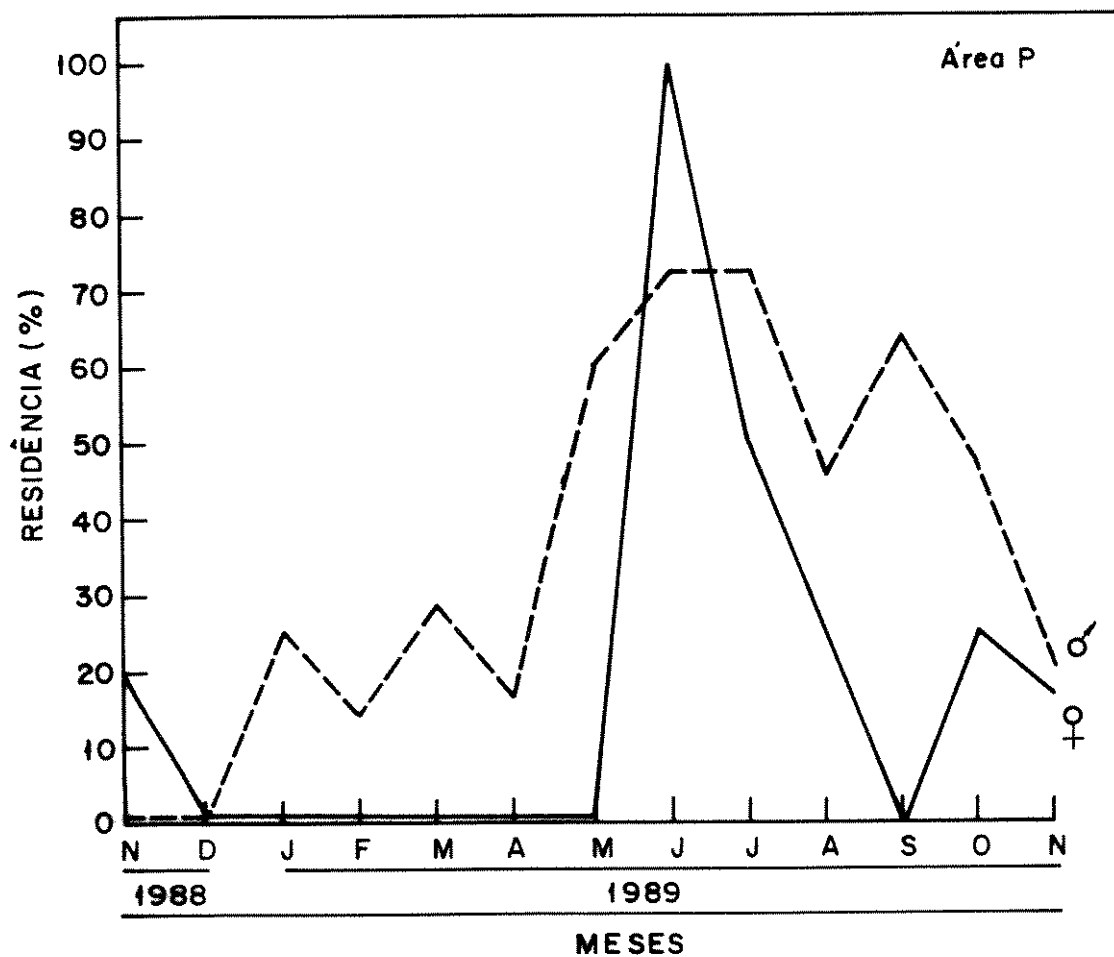


Figura 20- Variação mensal da residência de machos (--) e fêmeas (—) na área P.

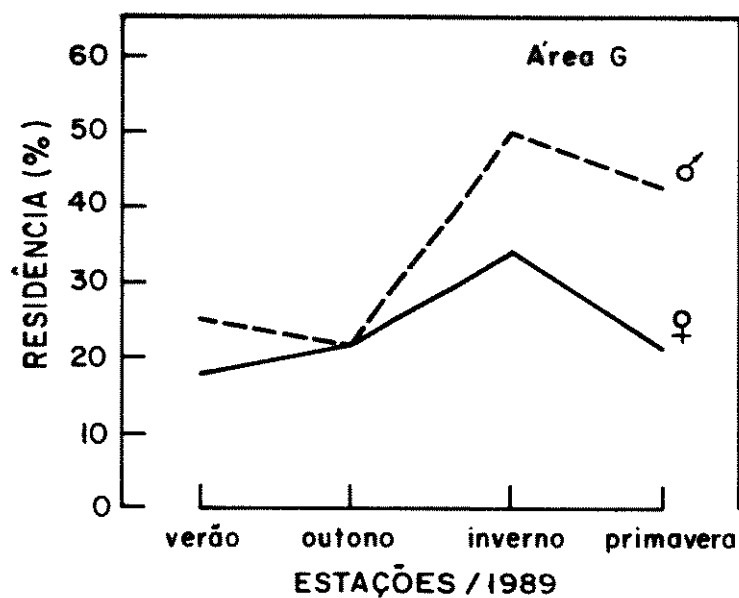


Figura 21- Variação estacional da residência de machos (--) e fêmeas (—) na área G.

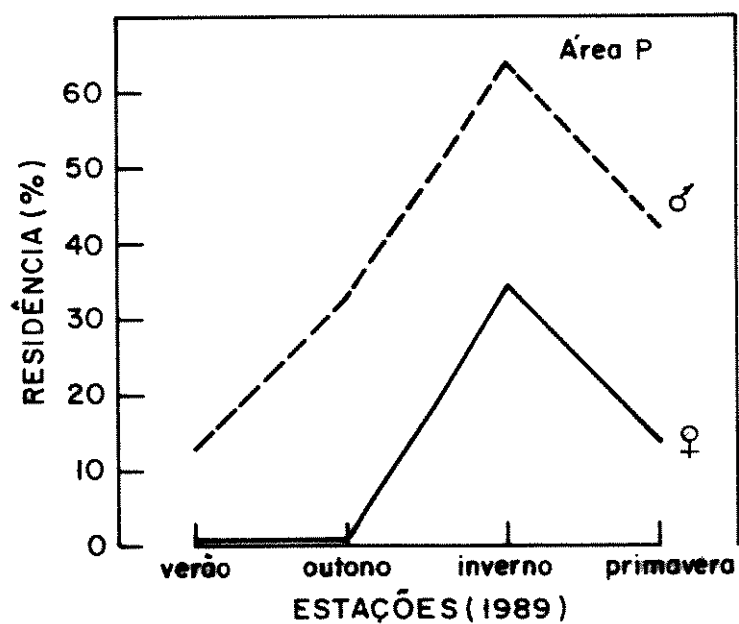


Figura 22- Variação estacional da residência de machos (--) e fêmeas (—) na área P.

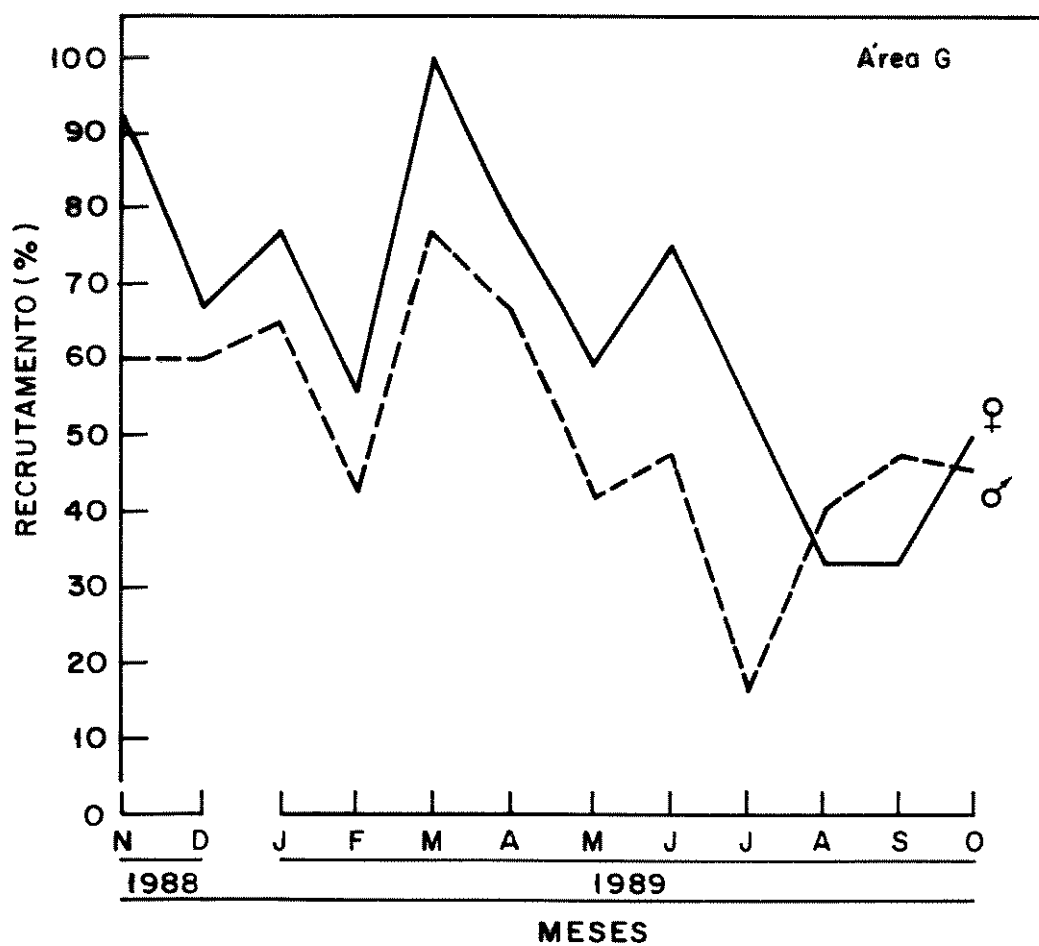


Figura 23- Variação mensal do recrutamento de machos (---) e fêmeas (—) na área G.

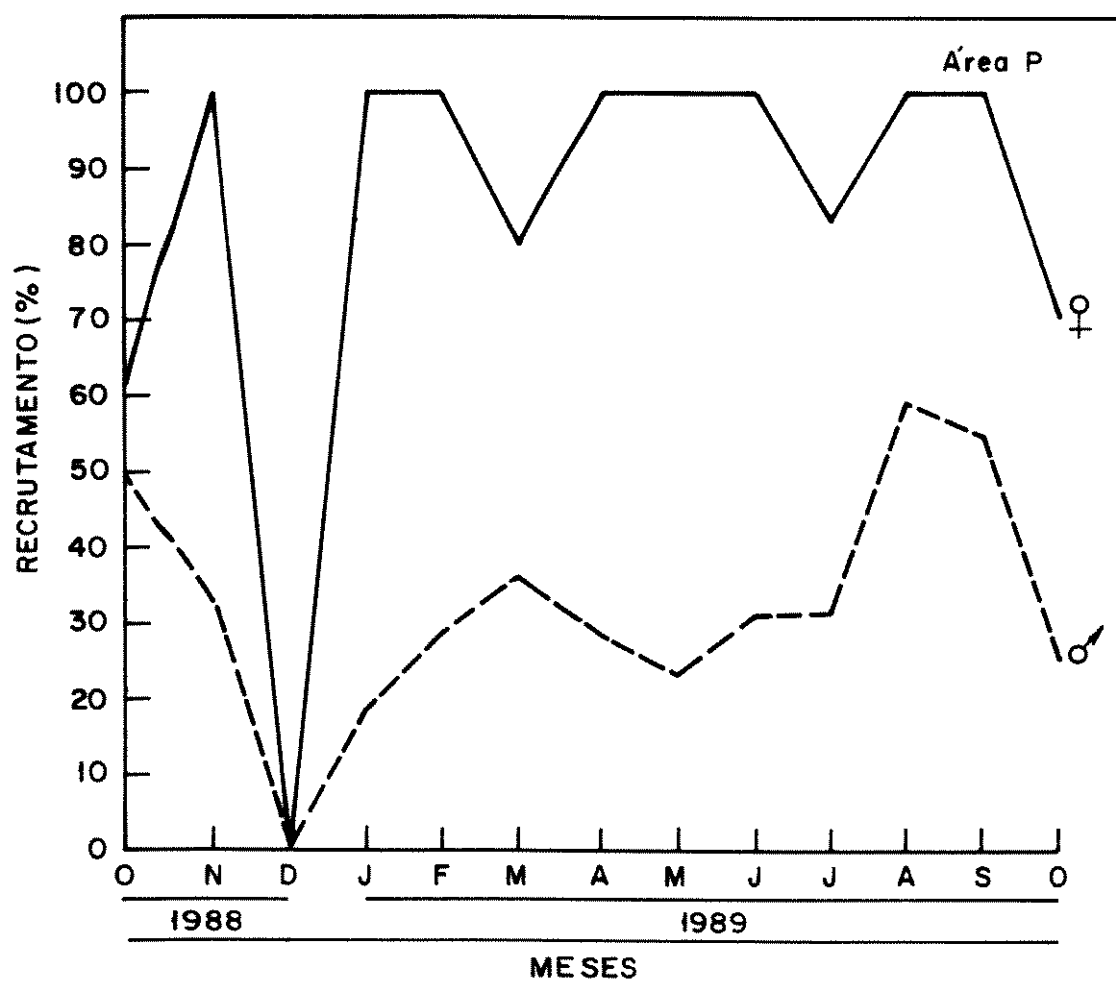


Figura 24- Variação mensal do recrutamento de machos (--) e fêmeas (—) na área P.

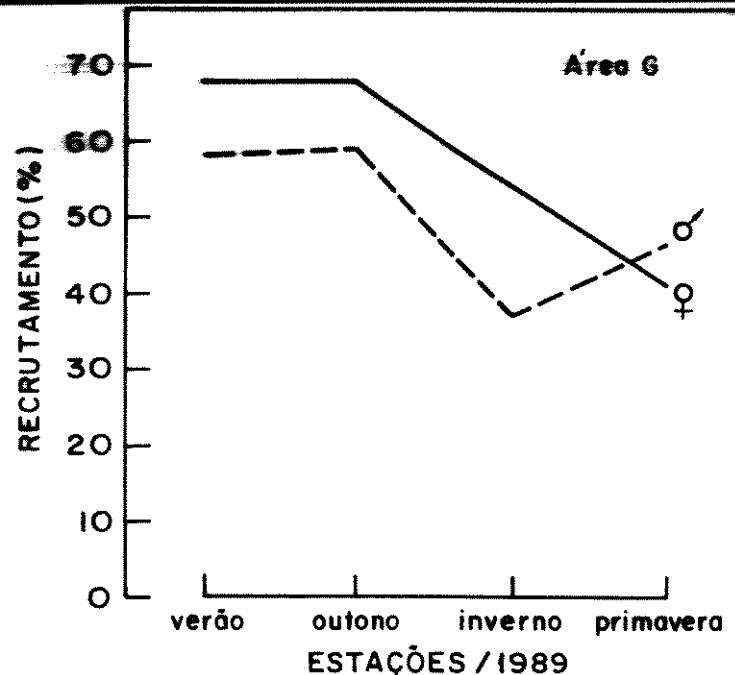


Figura 25- Variação estacional do recrutamento de machos (--) e fêmeas (—) na área G.

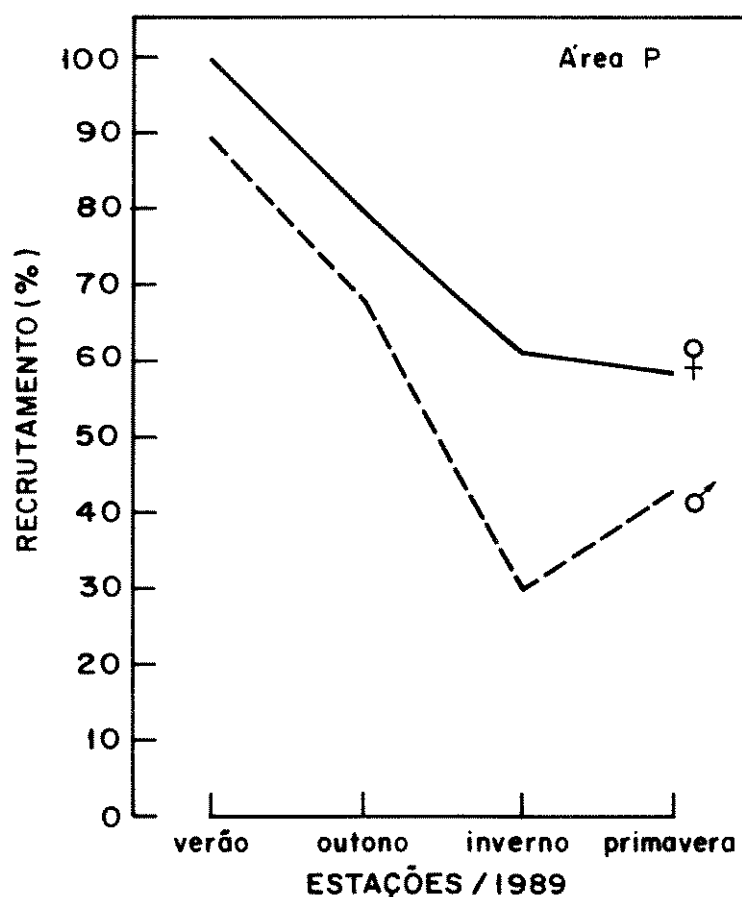


Figura 26- Variação estacional do recrutamento de machos (--) e fêmeas (—) na área P.

complementar a variação estacional de residência X recrutamento apresentam padrões inversos.

Verificou-se a correlação entre residência e recrutamento (para machos e fêmeas) e alguns parâmetros climáticos. Apesar de na área G não ter sido encontrada qualquer correlação significativa, temperatura é o fator com o mais alto coeficiente de correlação para recrutamento e residência em machos e em fêmeas (tabela 8). Na área P, apenas recrutamento de machos foi significativamente correlacionado com temperatura. Entretanto, também para recrutamento de fêmeas o coeficiente de correlação mais alto encontrado foi com o mesmo parâmetro climático. Residência, tanto de machos quanto de fêmeas na área P, não se mostraram correlacionados com quaisquer dos parâmetros climáticos, apresentando r muito baixos (tabela 9). Para esta análise foram utilizados dados de 9 meses, para os quais se dispunha das medidas climáticas mensais.

A distribuição de frequência das idades mínimas dos indivíduos estudados para ambas as áreas (figuras 27 e 28) e apresentam-se bastante semelhantes. Uma maior proporção de indivíduos, machos e fêmeas, permanece na área principalmente até os 100 primeiros dias. Alguns poucos indivíduos, preponderantemente machos, podem ser encontrados até 250 dias após sua primeira captura.

3.3- Interações

a- Padrões

O tamanho da planta parece ser um bom determinante da

Tabela 8

Correlações entre recrutamento e residência (de machos e fêmeas) na área G e medidas mensais de fatores abióticos. $\bar{X}$ T= temperatura média, $\bar{X}$ UR= umidade relativa média, Precip= precipitação total do mês, Dias chuva= número de dias em que choveu. n= 9, r= 0,86, P= 0,05 (Ajuste de Bonferroni para 16 comparações simultâneas).

Param movimento	X T	X UR	Precip	Dias chuva
Recrutamento ♂	0,774	-0,197	0,019	-0,264
Recrutamento ♀	0,663	-0,441	0,035	-0,332
Residência ♂	-0,786	0,510	-0,276	-0,012
Residência ♀	-0,661	0,033	-0,158	-0,159

Tabela 9

Correlações entre recrutamento e residência (de machos e fêmeas) na área P e medidas mensais de fatores abióticos. $\bar{X}$ T= temperatura média, $\bar{X}$ UR= umidade relativa média, Precip= precipitação total do mês, Dias chuva= número de dias em que choveu. n= 9, r= 0,86, P= 0,05 (Ajuste de Bonferroni para 16 comparações simultâneas).

Param.movimento	X T	X UR	Precip	Dias chuva
Recrutamento ♂	0,874*	0,744	0,787	0,686
Recrutamento ♀	0,692	0,642	0,387	0,503
Residência ♂	0,353	0,558	0,192	0,464
Residência ♀	0,057	0,262	-0,013	0,155

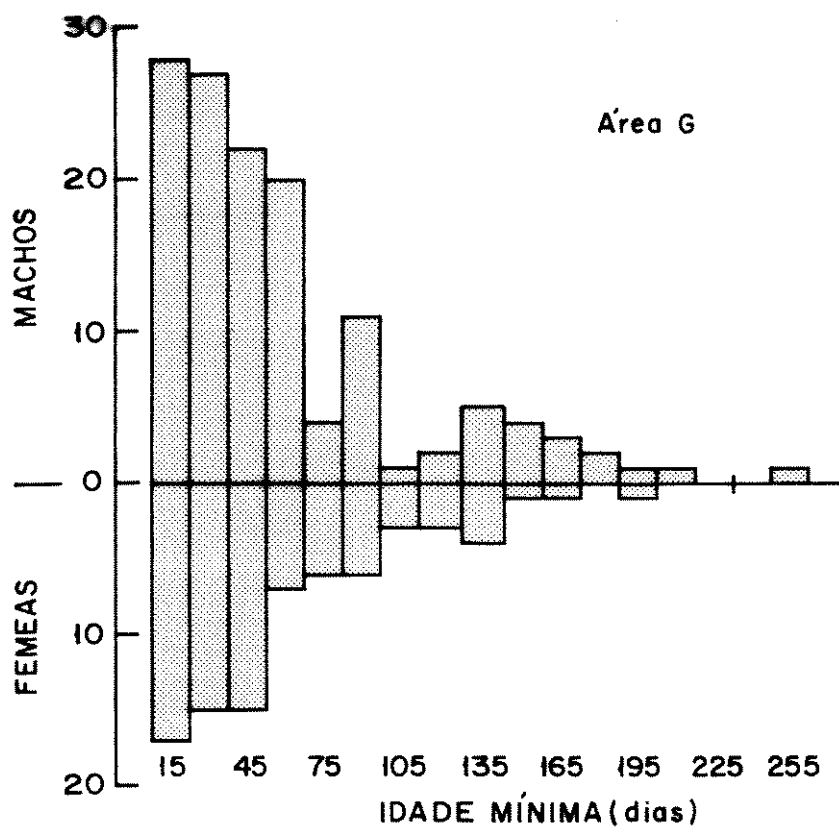


Figura 27- Distribuição de frequência de "idades mínimas" de machos (acima) e fêmeas (abaixo) na área G.

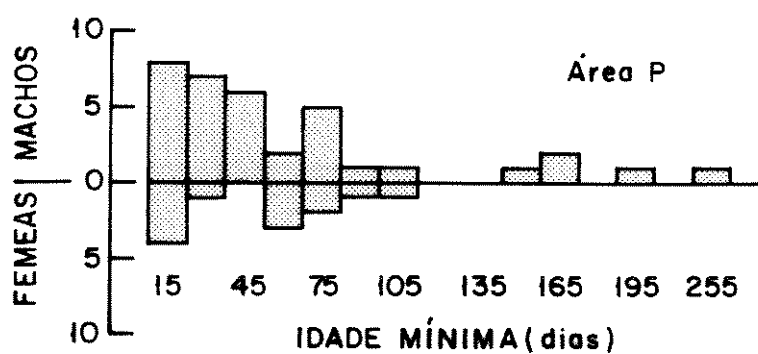


Figura 28- Distribuição de frequência de "idades mínimas" de machos (acima) e fêmeas (abaixo) na área P.

ocorrência de besouros, tanto para machos quanto para fêmeas. Foram feitas análises correlacionando o número total de indivíduos (para machos e para fêmeas) que foi encontrado em cada palmeira ao longo do estudo e as médias dos parâmetros de tamanho da planta também ao longo do trabalho. Encontramos que tanto número de folhas quanto volume (altura X diâmetro) da planta são altamente correlacionados com o número de besouros, tanto na área G (tabela 10) quanto na P (tabela 11). A análise dos movimentos dos besouros entre palmeiras por estação dentro de cada área e para cada um dos sexos, mostrou resultados complementares àqueles de residência e recrutamento. No inverno verifica-se maior frequência de movimentos entre palmeiras (de curta distância) para ambos os sexos tanto na área G (figuras 29 e 30) quanto na P (figuras 31 e 32). Nota-se, ainda, em ambas as áreas, uma maior mobilidade de machos. Se, por um lado, fêmeas movimentam-se mais para dentro e para fora da área (residência e recrutamento), os machos parecem ser mais ativos dentro da área.

b- Mecanismos

O experimento visando a verificar o efeito de características do hospedeiro no processo de escolha e permanência do besouro na planta (residência, emigração e imigração) revelou que densidade e número de folhas têm grande efeito sobre a residência de *M. marginata*. A maior imigração foi observada para as palmeiras de maior número de folhas. Estes resultados podem ser visualizados nos gráficos que mostram Imigração menos Emigração (I-E) em cada palmeira (figura 33). As características de cada palmeira são apresentadas na tabela 12 e

Tabela 10
Correlações entre número de adultos de *M. marginata* encontrados em cada palmeira ao longo do estudo e algumas características destas plantas na área G. n=60, *P < 0,05.

Característica	Fêmeas	Machos
Altura	0,48*	0,49*
Diâmetro	0,57*	0,59*
Nº de folhas	0,58*	0,56*
Nº de brotos	0,51*	0,50*
Volume	0,55*	0,58*
Vizinhança	0,30*	0,28*

Tabela 11
Correlações entre número de adultos de *M. marginata* encontrados em cada palmeira ao longo do estudo e algumas características destas plantas na área P. n= 5, *p < 0,05.

Característica	Fêmeas	Machos
Altura	0,99*	0,97*
Diâmetro	0,97*	0,97*
Nº de folhas	0,93*	0,96*
Nº de brotos	0,68	0,74
Volume	0,99*	0,99*
Vizinhança	-0,76*	-0,72

Tabela 12

características de cada uma das cinco palmeiras utilizadas no ensaio e o comportamento dos besouros (6 machos e 2 fêmeas) em cada uma delas. Residência= número médio de dias que os besouros permaneceram em cada palmeira, Imigração= número de besouros que chegaram na planta durante o experimento, I - E= número acumulado de besouros imigrantes menos o número acumulado de indivíduos emigrantes.

Nº da planta	Características das plantas				Comportamento dos besouros					
	Volu- me	Dens de folhas	Nº de brotos	Nº de folhas Vizi- nhança	Resi- dência	Ensaio 1		Ensaio 2		
						Imi- gração	I-E	Imi- gração	I-E	
1	0,8	7,5	1	6	6,0	3,14	0	-7	0	-7
2	2,8	8,2	1	23	4,5	2,37	1	-7	1	-6
3	2,4	8,7	3	21	6,2	3,62	5	-2	1	-5
4	2,0	23,0	5	46	4,7	6,19	8	3	5	1
5	5,6	11,2	3	63	7,2	5,37	10	5	11	6

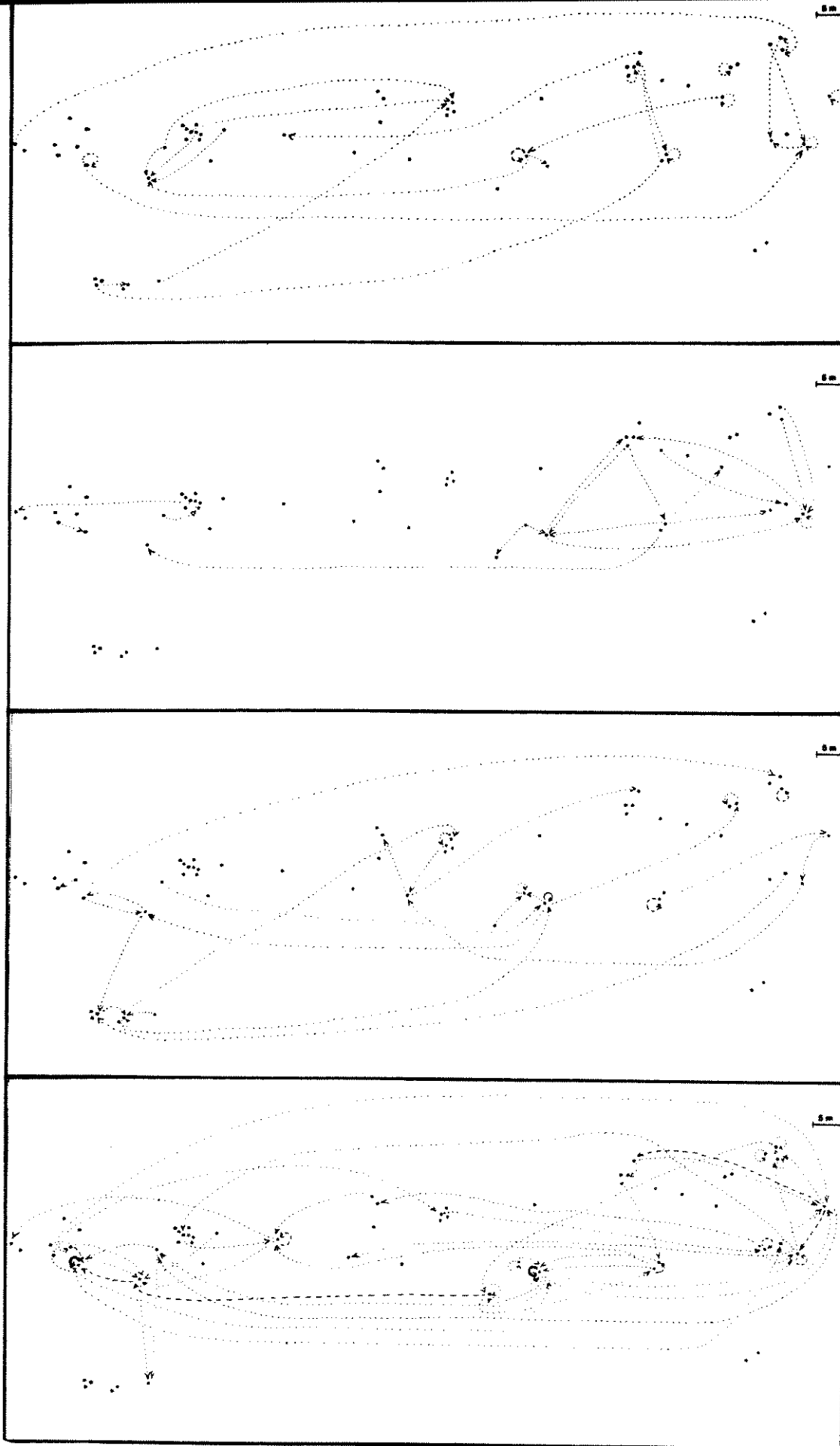


Figura 29- Mapas de deslocamentos entre palmeiras para machos na área G. a) primavera/88; b) verão/89; c) outono/89 e d) inverno/89. Frequência em que ocorreu o deslocamento: ...> 1; --->2; —>3.

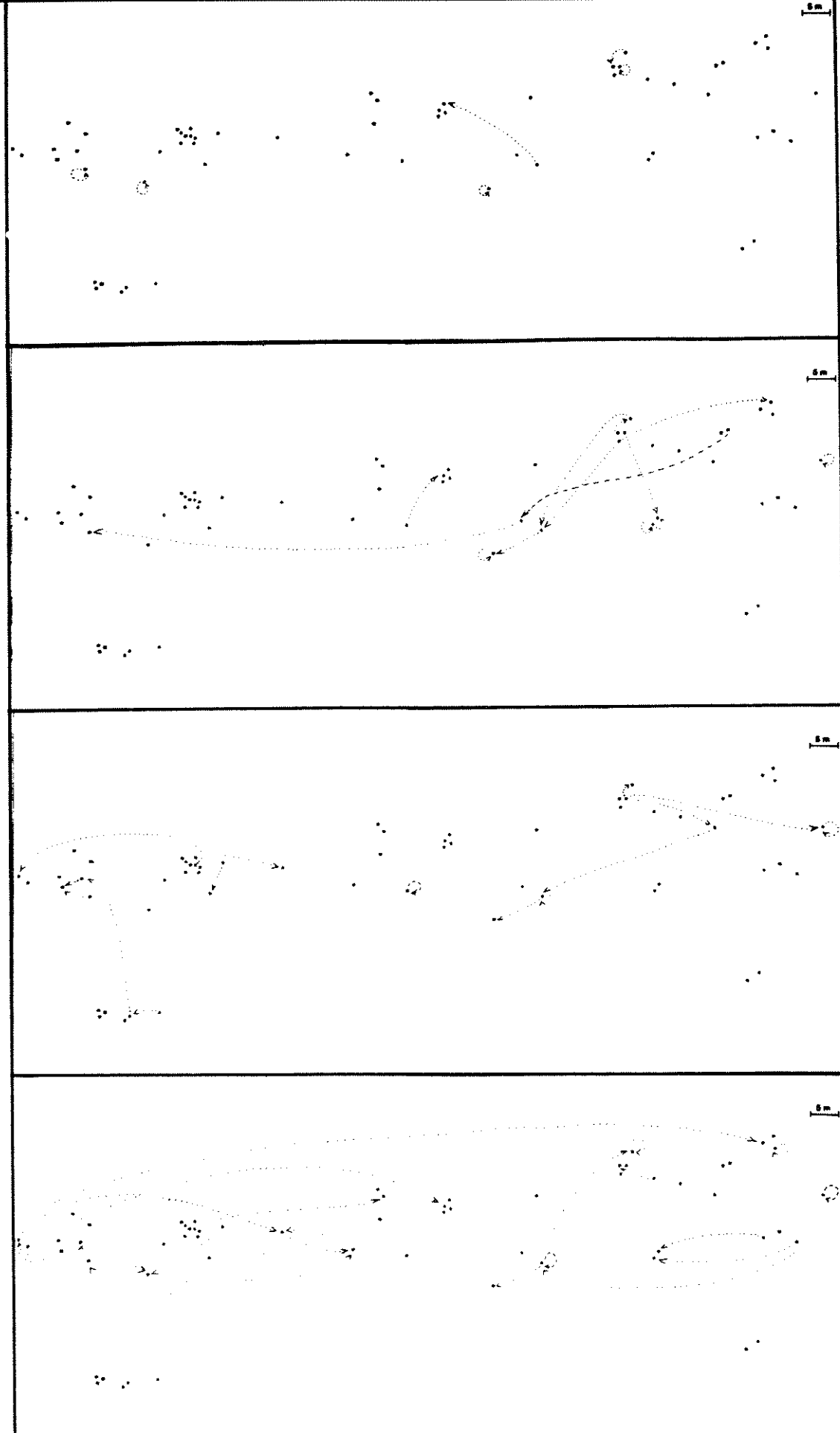


Figura 30- Mapas de deslocamentos entre palmeiras para fêmeas na área G. a) primavera/88; b) verão/89; c) outono/89; d) inverno/89. Frequência em que ocorreu o deslocamento: ...>1; --->2.

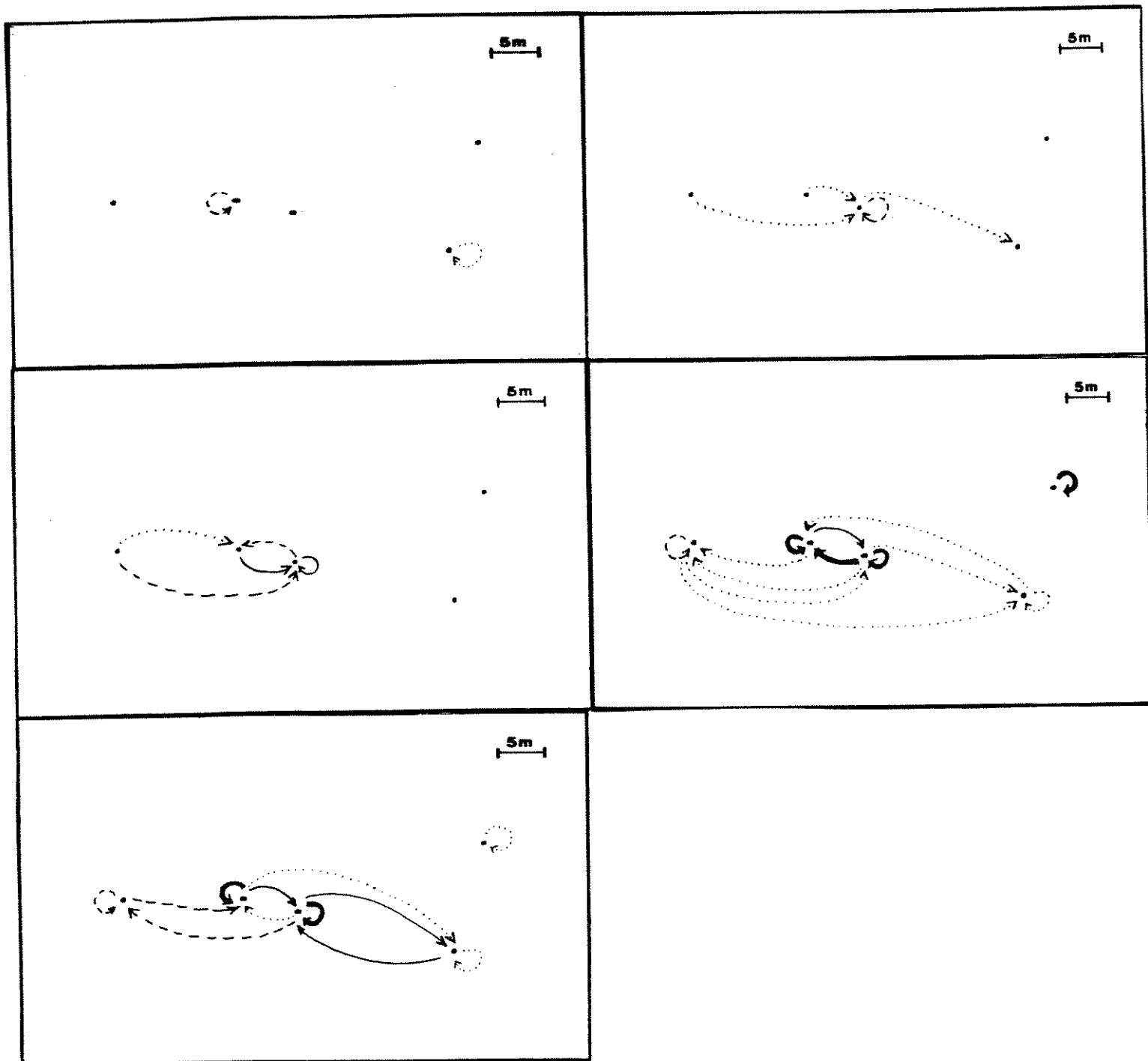


Figura 31- Mapas de deslocamentos entre palmeiras para machos na área P. a) primavera/88, b) verão/89; c) outono/89; d) inverno/89; e) primavera/89. Frequência em que ocorreu o deslocamento: ...>1; --->2; —>3; ———>4.

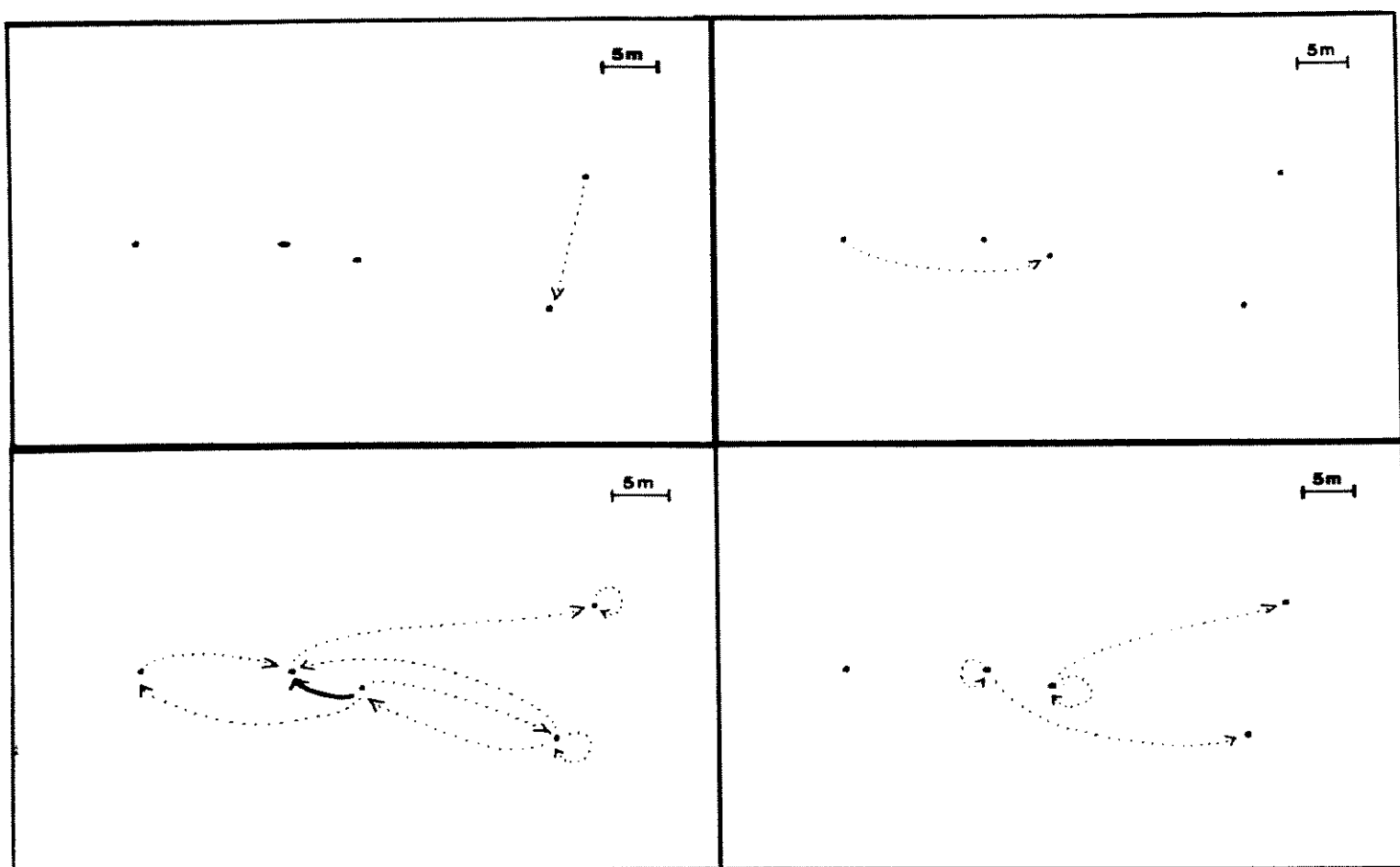


Figura 32- Mapas de deslocamentos entre palmeiras para fêmeas na área P. a) primavera/88; b) outono/89; c) inverno/89; d) primavera/89. No verão/89 não houve nenhum movimento detectado. ...>1; --->2; —>3; ———>4.

a matriz de correlação destas características com os resultados de comportamento do besouro na tabela 13.

c- *Chrysocharodes rotundiventris*

- Variação numérica e discriminação de hospedeiro

O número de indivíduos de *C. rotundiventris* presentes nos besouros encontrados nas palmeiras estudadas variou bastante ao longo do ano em ambas as áreas (figura 34). Observa-se, entretanto, que a vespa ocorre ao longo de todo o ano. O número de foréticos apresentou alta correlação com o número de fêmeas em cópula em ambas as áreas, o mesmo não tendo sido verificado para fêmeas sozinhas (tabela 14). Isto indica que o principal determinante do número de vespas é o número de casais, o que é em parte corroborado pelos dados de variação da média de vespas em fêmeas em cópula e sozinha (figura 35). Nota-se aqui que o número de foréticos por fêmea é, em quase todos os meses maior nas fêmeas em cópula do que naquelas sozinhas. Além disso, verificou-se que quanto maior o número de casais, maior o número de vespas por casal ($r = 0,681$, $n = 25$, $P < 0,001$).

Tabela 13
Correlações entre características de cada uma das plantas utilizadas no ensaio e a média de imigração menos emigração. $n=5$
* $P < 0,05$.

Parâmetros das plantas	$\bar{X} \text{ I} - \text{E}$
Volume	0,732
Nº de brotos	0,743
Nº de folhas	0,964*
Vizinhança	0,424

Tabela 14
Correlações entre número de fêmeas (só e em cópula) em cada censo e o número de foréticos encontrado em cada grupo para as áreas G e P. $n=25$, * $P < 0,05$.

Besouros	Nº de vespas	
	Área G	Área P
Nº de ♀	0,340	-0,221
Nº de ♀ em cópula	0,629*	0,561*

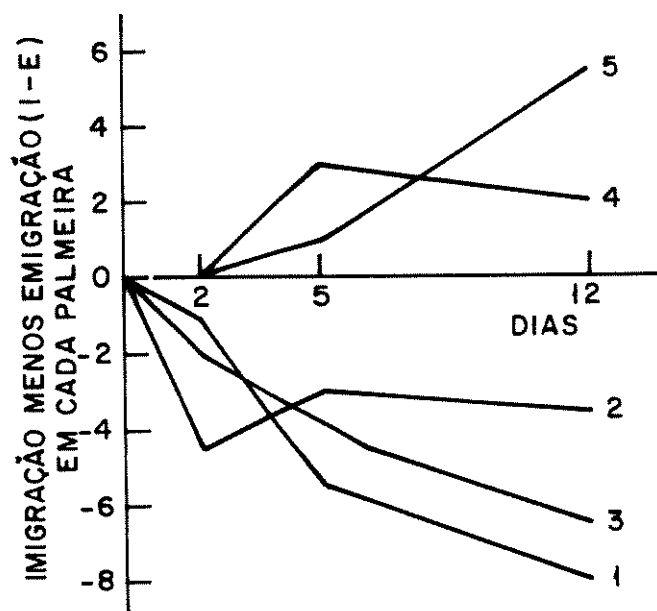


Figura 33- Número acumulado de besouros que chegam à palmeira subtraído do número acumulado de besouros que saem palmeira (I-E) nos dias de vistorias das plantas do ensaio. Os números ao final das curvas indicam as palmeiras observadas, cujas características podem ser verificadas na tabela 12.

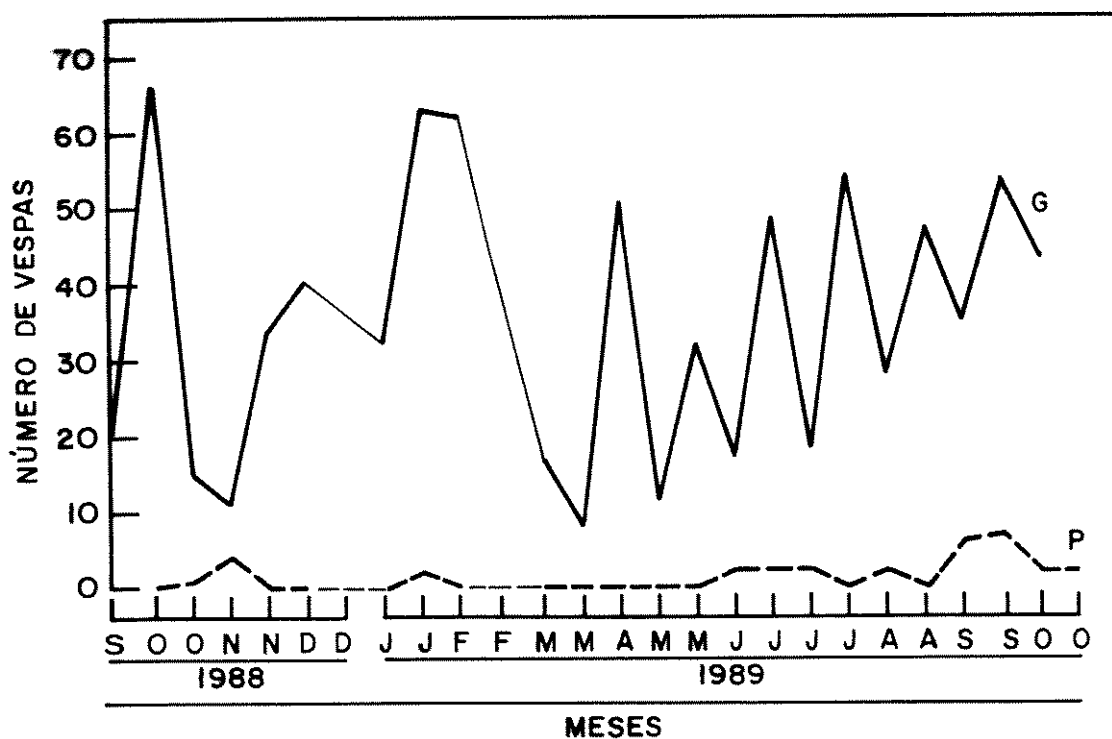


Figura 34- Variação numérica quinzenal de adultos da vespa forética encontradas nos adultos de *M. marginata* nas áreas G (—) e P (---).

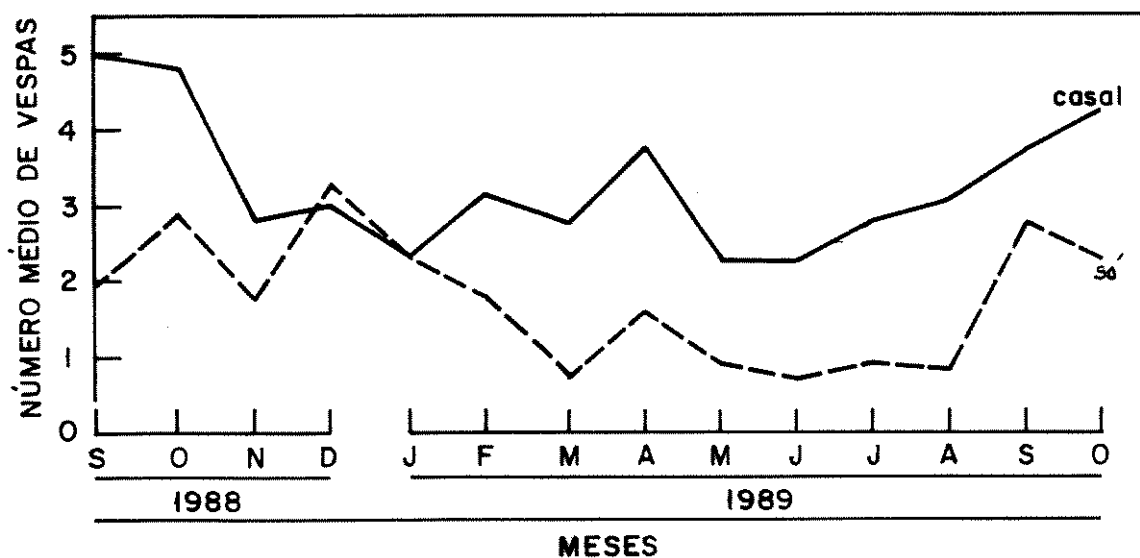


Figura 35- Variação mensal do número médio de vespas em fêmeas em cópula (—) e sozinhas (---) na área G.

4- DISCUSSÃO

4.1- Variação numérica dos insetos, *Mecistomela marginata* e *Chrysocharodes rotundiventris*

Iglesias (1988) trabalhando com insetos noturnos também na restinga de Barra de Maricá encontrou uma forte sazonalidade na comunidade de insetos, tanto para número de indivíduos como para número de espécies. Entretanto, quando analisados por faixas de tamanho (peso do corpo) o autor verificou que a forte estacionalidade encontrada é devida principalmente às espécies pequenas, mais numerosas. Espécies de tamanhos médio e grande mantêm-se praticamente constante ao longo do ano.

M. marginata, com peso de cerca de 360mg, é segundo a classificação de Iglesias (1988) uma espécie grande, e os dados observados para este besouro no presente trabalho mostram que sua variação numérica ao longo do ano não é sazonal (figura 11). Esta observação está em pleno acordo com os resultados obtidos por Iglesias (1988) para coleópteros a partir de metodologia completamente distinta da que foi aqui utilizada.

Pelo fato destes insetos terem sido amostrados em sua planta hospedeira (de alimentação e reprodução) não haveria motivos para esperar que havendo qualquer variação estacional esta não fosse detectada. Outro aspecto importante é o fato de não ter sido detectada influência marcante de algum parâmetro climático em especial (tabelas 6 e 7).

Um importante fator a ser considerado em se tratando da variação na abundância em insetos refere-se à flutuação do alimento utilizado pela espécie. Como apontado por Wolda (1978) a

presença sazonal de uma espécie de inseto está sincronizada com a de seu alimento, se este varia sazonalmente. O recurso utilizado por adultos de *M. marginata* (folhas de qualquer idade) não variou, pelo menos quantitativamente, ao longo do ano (tabelas 1 e 2); assim, não havendo qualquer outra limitação biótica ou abiótica, seria esperado que a população não variasse sensivelmente ao longo do ano. Nesta questão é também importante o fato de a emergência de adultos ocorrer por todo o ano (tabela 5), indicando que a reposição de indivíduos é contínua (gerações contínuas). Como neste caso larva e adulto utilizam recursos diferentes para alimentação, uma outra fonte de variação extrínseca à população seria a disponibilidade de brotos foliares, alimento da larva. Apesar de ter sido detectada uma variação entre estações na quantidade de brotos foliares de *A. arenaria*, parece que esta variação não tem efeito sensível na reprodução de *M. marginata*. Em outras palavras, o limite imposto pela quantidade de alimento deve ser superior a outros limites impostos por outros fatores e que efetivamente regulam a população não sazonalmente. Se a atividade de cópula reflete a atividade reprodutiva da espécie, também os dados de porcentagem de indivíduos em cópula (figuras 14, 15 e 16) não mostram padrão estacional, corroborando a hipótese de gerações contínuas, gerando pouca variação numérica.

Apesar de seu reduzidíssimo tamanho corpóreo, fêmeas de *C. rotundiventris* também são encontradas durante todo o ano sem um padrão estacional de variação, pelo menos nas fêmeas. Parece que o principal fator responsável por este padrão é a disponibilidade de recurso para reprodução, ovos de *M. marginata*, que, devido a gerações contínuas, está presente todo o ano. Assim sendo, mesmo considerando seu pequeno tamanho e curto tempo de

desenvolvimento, sua flutuação numérica, tal qual a de seu hospedeiro, não deverá apresentar um padrão estacional. Neste caso, entretanto, em coletas mensais sempre seriam amostrados indivíduos diferentes, enquanto que nos besouros uma grande proporção dos indivíduos seria de recaptura devido a sua maior longevidade.

Parece existir entre estas duas espécies um "feed-back": o recurso utilizado para reprodução de *C. rotundiventris*, ovos de *M. marginata*, (e certamente também o que utiliza para alimentação) está presente ao longo de todo o ano sem variação sazonal, logo, sua população responderá numericamente da mesma forma (asazonal). Se a população de *C. rotundiventris*, fator de mortalidade do besouro, não exhibe sazonalidade em sua abundância, também devido a não haver estacionalidade abiótica que o influencie, sua população não controlará a população do besouro de forma estacional, que poderá estar presente todo o ano (figura 36).

Estes dois casos estudados, Flutuações das populações de *M. marginata* e de *C. rotundiventris*, geram uma questão que parece bastante interessante:

Se:

1- existe um padrão estacional de variação no número de indivíduos em insetos e este padrão é tão mais acentuado quanto menores forem as espécies (Iglesias, 1988), e

2- a disponibilidade do recurso também tem grande influência na variação numérica de indivíduos (Wolda, 1978, e também observado no presente estudo).

Então:

não havendo quaisquer outras limitações bióticas ou abióticas, haveria uma tendência a espécies maiores utilizarem

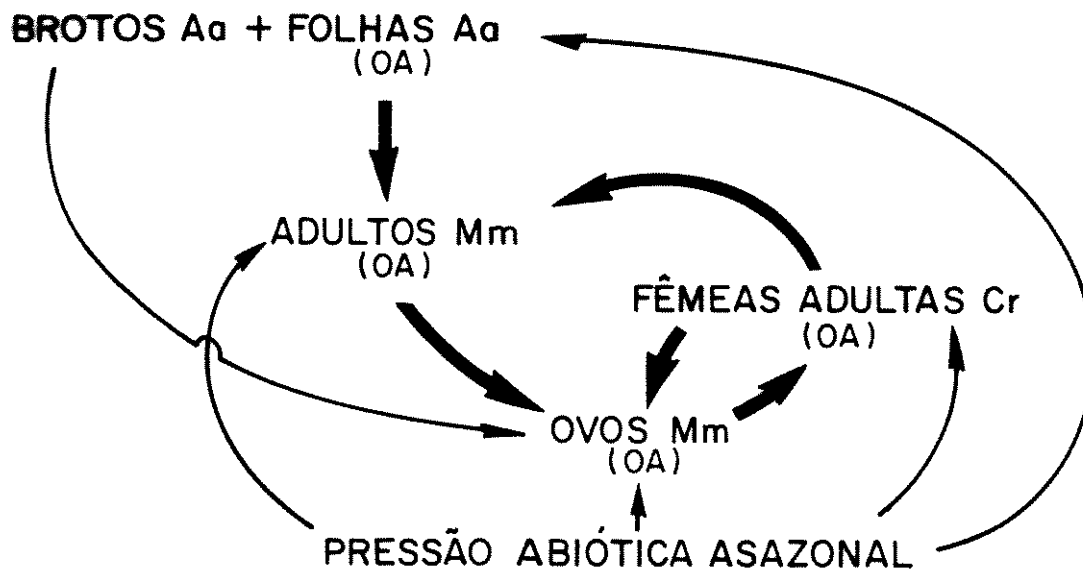


Figura 36- Modelo esquemático do "feed-back" que levaria a variações numéricas asazonais nas populações de *M. marginata* e *C. rotundiventris*. Aa- *Alagoptera arenaria*; Mm- *Mecistomela marginata*; Cr- *Chrysocharodes rotundiventris*; Da- Disponibilidade asazonal.

recursos mais perenes ou serem mais generalistas e a espécies menores utilizarem recursos mais efêmeros e/ou serem mais especialistas?

Ou ainda:

o tamanho do corpo pode ser uma consequência adaptativa do modo de vida, incluindo grau de especialização?

Nestas questões estão também envolvidas muitas outros fatores, como por exemplo, número de gerações, ciclo de vida, ambiente abiótico, etc.

A variação da densidade populacional local de *C. rotundiventris* parece responder de acordo com a hipótese de concentração de recurso de Root (1973); verificado pela correlação positiva significativa entre número de casais e número médio de vespas por casal. No presente estudo, entretanto, ao invés de variações espaciais na concentração do recurso estas variações são detectadas no tempo, pois é ao longo do tempo que varia a concentração do seu recurso, fêmeas de *M. marginata*.

A existência de dependência de densidade espacial em interações parasitóide-hospedeiro foi recentemente revisada (Walde & Murdoch, 1988). Explícita ou implicitamente o parasitismo dependente da densidade tem sido atribuído a uma agregação ativa de adultos do parasita onde há maior densidade de hospedeiro. No nível temporal a dependência de densidade pode ser observada na própria dinâmica da interação parasitóide - hospedeiro. A diferença, neste caso, é que não há gerações discretas e a espécie não é univoltina, como na maioria dos estudos (Hassel & Waage, 1984). Analogamente aos estudos de dependência de densidade no nível espacial existe uma agregação temporal do parasita. Contudo se esta agregação resulta em maior taxa de parasitismo é uma questão em aberto. Waage (1983) e Smith

& Maelzer (1986) encontraram correlação positiva entre número de parasitas e densidade do hospedeiro, mas não entre este parâmetro e taxa de parasitismo, que eram independentes.

4.2- Movimentação de *M. marginata*

Os parâmetros utilizados como indicadores de movimentação em *M. marginata*, residência e recrutamento, apresentaram um padrão de variação estacional. Assim, pode-se dizer que a movimentação deste besouro exibe uma estacionalidade, que está principalmente relacionada a temperatura (tabelas 8 e 9).

Iglesias (1988) atribui à temperatura o papel principal na determinação da estacionalidade dos insetos na mesma área. Segundo o autor a temperatura seria importante devido a seu efeito na redução do tempo de desenvolvimento das espécies, o que aumentaria o número de indivíduos e de espécies e consequentemente sua expansão espacial durante a época mais quentes, o verão. Este efeito seria sentido principalmente nas espécies menores, que em geral têm também menor tempo de desenvolvimento. Os resultados aqui obtidos levam a crer que outro fator importante na determinação da estacionalidade seja o efeito que a temperatura exerce sobre a movimentação dos insetos. Van der Eijk (1983) trabalhando com *Gyrinus marinus* (Coleoptera: Gyrinidae) encontrou que condição climática parece ser o principal fator determinante da atividade de voo. A ocasião para voar está relacionada a fatores tais como, tamanho populacional, poluição do lago, quantidade de água. Entretanto, estes fatores só poderiam ser efetivos se o clima permitisse o voo. Em meses mais quentes haveria maior movimentação e consequentemente maior

captura de insetos. Também a movimentação poderia influenciar o padrão de expansão espacial verificado no verão para alguns insetos (Iglesias, 1988).

Rogers (1984), discutindo o efeito do estresse ambiental sobre estratégias de sobrevivência, coloca que em ambientes sazonalmente hostis a diapausa é a estratégia utilizada para a sobrevivência em espécies de insetos de regiões temperadas. *M. marginata* não é submetida a uma forte agressividade ambiental sazonal. O que se verifica é uma estação menos favorável devido a temperaturas um pouco mais baixas. Como exposto por Sinclair (1965) "não há habitats asazonais; qualquer que seja o ambiente, certos períodos do ano são menos favoráveis para os animais do que outros". O vôo representa um custo. Assim, *M. marginata* ao diminuir sua mobilidade (aumento da residência) poderia estar maximizando sua sobrevivência. Tal comportamento poderia ser considerado como uma estratégia de movimento para sobreviver a estações desfavoráveis (Sinclair, 1984). Este padrão de comportamento poderia ainda ser interpretado como uma consequência fisiológica da queda de temperatura. Verificou-se, entretanto, que esta diminuição não é igual para machos e fêmeas, é nesta ocasião que a residência apresenta maior diferença entre os dois sexos (figuras 21 e 22). Provavelmente isto é devido ao fato de que, como a reprodução é contínua na espécie, as fêmeas têm que continuar à procura de recurso para oviposição.

O fato de haver uma residência maior para machos do que para fêmeas, pode, em parte ser devido ao fato desta espécie apresentar prole sedentária. Isto levaria as fêmeas a movimentarem-se também em busca de recurso disponível para sua prole, aspecto importante na biologia de espécies com esta característica, como já ressaltado por Rausher (1979, 1980).

Lawrence (1988) estudando ecologia de movimentação em *Tetraopes tetraophthalmus* (Coleoptera: Cerambycidae) encontrou uma residência menor para os machos, que são particularmente sensíveis ao tamanho e à razão sexual de populações já existentes nas plantas hospediras (Lawrence, 1987). Para esta espécie a competição sexual parece, portanto, ser bastante importante na movimentação. Entretanto, esta espécie difere de *M. marginata* principalmente por viver pouco tempo durante o ano, cerca de 2 meses; assim, aqueles indivíduos que não se reproduzirem neste curto espaço de tempo não deixarão prole. *M. marginata* pode viver pelo menos 9 meses, de forma que este besouro há muito tempo para reprodução - a cópula foi observada em todos os meses de estudo (figura 15). Esta diferença na duração da estação de crescimento e / ou reprodução da insetos entre regiões trpicaais e temperadas foi discutida por Wolda (1988). Tal diferença pode trazer muitas consequências para a ecologia das espécies, dentre as quais a exposta acima.

Em Lepidoptera as fêmeas geralmente são mais sedentárias que os machos (Brussard et al., 1974; Tabashnik, 1980), os quais, no geral voam maiores distâncias. Assim, como os Lepidoptera adultos são coletados em voo a razão sexual tende para machos. Em *M. marginata* as fêmeas é que se movimentam mais e, apesar disto, a razão sexual observada também é desviada para machos. Isto ocorre em parte porque a captura ocorre na planta hospedeira, o que leva a uma capturabilidade de machos superior à de fêmeas. Este efeito pode ser verificado comparando-se os gráficos de residência estacional (figura 21) e capturabilidade estacional (figura 18), onde há maior diferença entre as residências de macho e fêmea há maior capturabilidade de machos. Isto pode também ser visualizado nos mapas de movimentação entre palmeiras (figuras 29, 30, 31 e

32). Aí são detectados com maior frequência os deslocamentos de machos, pois estes são mais residentes e, podem, conseqüentemente fazer movimentos de menor distância, particularmente no inverno. Uma outra hipótese para explicar este padrão é de que as fêmeas movimentam-se com maior rapidez, e, portanto, o intervalo entre amostragens é pequeno para detectar maior número de mudanças de palmeiras.

O voo representa um custo em termos energéticos para o indivíduo, particularmente em épocas mais desfavoráveis. Além disso, insetos quando procurando suas plantas hospedeiras ficam mais expostos e vulneráveis a inimigos naturais. Mesmo assim, as fêmeas teriam que se movimentar por causa de reprodução, o que pode torná-las menos longevas que os machos (mortalidade diferencial), implicando em um aumento da razão sexual. No geral este alta razão sexual não pode ser explicada por uma capturabilidade diferencial entre os sexos. Mesmo nos meses em que não foram verificadas diferenças estatisticamente significativas entre as razões sexuais de captura e estimada a razão sexual observada foi desviada para machos (figura 18). A razão sexual desviada pode ser o fator que leva a encontrar maior eficiência de cópula nas fêmeas.

4.3- Discriminação de hospedeiro em *C. rotundiventris*

O hábito de foresia envolvendo o transporte de fêmeas de parasitas que se reproduzem em ovos de seu transportador foi descrito para várias famílias de Hymenoptera (Clausen, 1976).

A família Eulophidae, a qual pertence *C. rotundiventris* só foi registrada em associação com Coleoptera (Curculionidae - De

Santis, 1948; e Chrysomelidae - Carroll, 1978 - ambos na América do Sul).

Similarmente ao que foi descrito por Carroll (1978) para *Emersonella niveipes* Girault, a discriminação de hospedeiro por *C. rotundiventris*, também parece ter dois componentes. Entretanto, estes componentes aqui seriam: 1- seleção para hospedeiro fêmea e 2- seleção para fêmeas em cópula. O primeiro é amplamente conhecido e registrado na literatura sobre foresia, embora haja casos em que o parasita é encontrado em machos, transferindo-se às fêmeas por ocasião da cópula (Chopard, 1923). O segundo, entretanto, ainda não tinha sido registrado. Carroll (1978) verificou que *E. niveipes* seleciona hospedeiros que estão prestes a colocar ovos, mas não se refere a diferenças entre fêmeas isoladas e em cópula. As fêmeas isoladas devem ser, principalmente, fêmeas que ainda não copularam ou que já terminaram seu período de oviposição. Em qualquer dos casos, a vantagem seletiva da discriminação seria evidente uma vez que fêmeas em cópula teriam maior probabilidade de ovipor e tenderiam a fazê-lo antes que fêmeas isoladas.

4.4- Discriminação de hospedeiro em *M. marginata*.

Em *M. marginata* há uma nítida discriminação de hospedeiro no nível coespecífico, machos e fêmeas escolhem plantas de maior tamanho, onde o principal parâmetro seria número de folhas (tabela 13). Esta escolha parece ser feita antes do pouso, uma vez que em plantas menores ocorre menor imigração (tabela 12). Parece, contudo, que se este mecanismo de seleção pré-pouso (Rausher et al., 1982) "falhar" haveria um mecanismo pós-pouso

pois, também nestas plantas a residência é menor (tabela 12). A densidade de folhas (nº de folhas / volume) deve ser também importante na residência, pois quanto menor a densidade maior a superfície relativa de perda, e conseqüentemente a emigração.

5- CONCLUSÕES

1- *Mecistomela marginata* é encontrado em sua planta hospedeira ao longo de todos os meses do ano, exibindo variação numérica irregular e não correlacionada a fatores climáticos. Também seu recurso, folhas de *Alagoptera arenaria*, não variou quantitativamente ao longo do ano. A reprodução do besouro é contínua e, portanto, seus ovos também são encontrados em todos os meses. Isto permite que seu parasita de ovo, que é forético do adulto, *Chrysocharodes rotundiventris*, se reproduza também continuamente.

2- Ambas as espécies de insetos, *M. marginata* e *C. rotundiventris*, demonstraram discriminação de hospedeiro no nível coespecífico. O besouro foi encontrado principalmente em palmeiras maiores (maior número de folhas). A vespa é encontrada, quase que exclusivamente, em forésia com besouros fêmeas e neste grupo discrimina entre fêmeas em cópula e fêmeas sozinhas, preferindo as primeiras.

3- A movimentação do besouro, avaliada principalmente através de residência e recrutamento, relaciona-se principalmente com temperatura. Nos meses mais quentes, no verão, os insetos se movimentam mais. Os machos desta espécie de coleóptero são mais residentes que as fêmeas, que devem se locomover também à procura de sítios para oviposição e desenvolvimento de sua prole, que é sedentária. A maior diferença entre a movimentação de machos e fêmeas se dá nos meses de temperatura mais baixa, no inverno principalmente. Nesta época os machos diminuem muito sua

atividade, o que não é verificado nas fêmeas que continuam a ter que se deslocar entre palmeiras para oviposição.

6- RESUMO

Estudaram-se alguns aspectos da biologia populacional de *Mecistomela marginata* (Thunberg, 1821) (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae) como variação numérica e interação com sua planta hospedeira *Alagoptera arenaria* (Gomes) O.Ktze. (Palmae) e seu parasitóide de ovo forético, *Chrysocharodes rotundiventris* De Santis, 1990 (Hymenoptera: Eulophidae). Também foi estudada a ecologia da movimentação do besouro. O trabalho foi desenvolvido de setembro de 1988 a dezembro de 1989 na restinga de Barra de Maricá, município de Maricá, Rio de Janeiro. Foram marcadas, mapeadas e medidas 65 palmeiras que eram vistoriadas quinzenalmente a procura de *M. marginata* para marcação e recaptura e anotação de seu sexo, estado de cópula e número de foréticos.

Verificou-se que *M. marginata* tem variação numérica asazonal e reproduz-se ao longo de todo o ano, havendo reposição contínua de indivíduos. O recurso utilizado pelo adulto, folhas de *A. arenaria*, está disponível também asazonalmente. Apesar do alimento utilizado pela larva (brotos foliares) ter apresentado significativa variação quantitativa ele também está presente por todo o ano. Assim, o teto que ele imporia ao tamanho populacional deve ser maior que outros limites que efetivamente regulam a população. O parasitóide de ovo também não mostrou variação populacional estacional. Em ambas as espécies de insetos, o besouro e seu parasitóide, parece que a asazonalidade está principalmente relacionada à disponibilidade não estacional do recurso para alimentação e a fracas pressões abióticas.

Na época menos favorável em termos abióticos, quando as temperaturas são mais baixas, *M. marginata* apresenta maior

residência. Este efeito é mais sentido nas fêmeas que têm que continuar a se locomover à procura de sítios para colocação de sua prole, que é sedentária. Este gasto de energia adicional pode levar a uma maior mortalidade das fêmeas e, conseqüentemente, uma razão sexual desviada para machos, que foi observada.

Ambas as espécies de insetos estudadas apresentam discriminação de hospedeiro no nível coespecífico. *M. marginata* utiliza principalmente palmeiras maiores (maior número de folhas) e *C. rotundiventris* escolhe fêmeas para foresia e, dentre estas, prefere os indivíduos em cópula.

7- SUMMARY

The purpose of this work was to study some features related to population ecology of *Mecistomela marginata* (Thunberg, 1821) (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae) such as: numerical variation through time and interactions with its host plant, *Alagoptera arenaria* (Palmae), and with an egg parasitoid, the wasp *Chrysocharodes rotundiventris* De Santis, 1990 (Hymenoptera: Eulophidae). The ecology of beetle movement was also studied. This study was undertaken from September, 1988 to December, 1989 at the restinga of Barra de Maricá, Maricá, Rio de Janeiro. Sixty-five palms were mapped, marked and checked bimonthly in search of *M. marginata* adults, which were all marked, sexed and recaptured. The mating status and number of phoretic wasps were also recorded.

This beetle did not show any seasonal variation in numbers and in reproductive activity. *M. marginata* food resource, *A. arenaria* leaves, is also available throughout the year. Although there was a seasonal quantitative variation in larval food, leaf bud, it is also present throughout the year. Therefore, it appears that the ceiling set to population size by availability of larval food plant is not below other factors that actually regulate population abundance. The egg parasitoid did not show any apparent seasonal variation. In both insect species, the beetle and the wasp, the lack of seasonal variation seems to be related to their aseasonal resource availability and to weak abiotic pressures.

In less favorable seasons, low temperatures, *M. marginata* showed higher rates of residence. This effect was more evident in

males than in females. This additional need of energy may cause greater mortality in females. As a result, the sex-ratio is biased towards the male.

The beetle and the wasp showed coespecific host discrimination; *M. marginata* prefer larger palms (more leaves) and *C. rotundiventris* selected female beetles for phoresy and, among these, preferred the mated ones.

8- REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Bach, C.E. 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology* 65: 175-90.
- Bach, C.E. 1988. Effects of host plant size on herbivore density: patterns. *Ecology* 69(4): 1090-102.
- Brussard, P.F.; Ehrlich, P.R. & Singer, M.C. 1974. Adult movements and population structure in *Euphydryas editha*. *Evolution* 28: 408-15.
- Burk, T. 1988. Insect behavioral ecology: some future paths. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 319-35.
- Carroll, C.R. 1978. Beetles, parasitoids and tropical morning glories: a study in host discrimination. *Ecol. Entomol.* 3: 79-85.
- Chopard, L. 1923. Les parasites de la Mante religieuse. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 91: 249-72.
- Clausen, C.P. 1976. Phoresy among entomophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 21: 343-68.
- Cormack, C.M. 1966. A test for equal catchability. *Biometrika* 22: 330-42.

- De Santis, L. 1948. Um caso interessante de foresia. *Notas Museo La Plata. Zool.* 13: 129-35.
- Everly, R.R. 1959. Influence of height and stage of development of dent corn on oviposition by European corn borer moths. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 52: 272-9.
- Gall, C.F. 1984. Population structure and recommendations for conservation of the narrowly endemic alpine butterfly *Boloria acrocroma* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Conservation* 28: 111-38.
- Fisher, C.R. 1935. Os coleopteros phytophagos da tribu Alurnini, pragas das palmeiras (Chrysomelidae: Hispinae). *Revista de Entomologia* 5: 257-92.
- Hassel, M.P. & Southwood, T.R.E. 1978. Foraging strategies of insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9: 75-98.
- Hassel, M.P. & Haage, J.K. 1984. Host parasitoid population interactions. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 89-114.
- Ives, P.M. 1978. How discriminating are cabbage butterflies? *Aust. J. Ecol.* 3: 261-76.
- Iglesias, R.R. 1988. Diversidad taxonomica y ataxonomica en poblaciones de insectos: um exemplo del ecosistema restinga. Tese de doutorado, Universidade de Barcelona, Espanha. 141 p.
- Janzen, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and

contemporary time. *Am. Nat.* 102: 592-5.

Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225-47.

Jones, R.R. 1977. Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. *J. Ani. Ecol.* 46: 195-212.

Kareiva, P. 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecol. Mon.* 52: 261-82.

Kareiva, P. 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. Pp. 259-89 in Denno, R.F. & McClure, M.S. (eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Acad. Press, NY.

Lamego, J.A.R. 1940. Restinga de Barra de Maricá. Div. do DNPM, Bol. 96 63 p.

Lawrence, W.S. 1987. Effects on sex ratio on milkweed beetle emigration from host plant patches. *Ecology* 68: 539-46.

Lawrence, W.S. 1988. Movement ecology of the red milk-weed beetle in relation to population size and structure. *J. Anim. Ecol.* 57: 21-35.

- Lawrence, W.S. & Bach, C.E. 1989. Chrysomelid beetle movements in relation to host-plant size and surrounding non-host vegetation. *Ecology* 70: 1679-90.
- Macêdo, M.V., De Santis, L. & Monteiro, R.F. 1990. *Chrysocharodes rotundiventris* De Santis sp. n. (Eulophidae), um parasitóide forético, com notas sobre sua ecologia e comportamento. *Revta. Bras. Ent.* 34(3): 637-641.
- McCauley, D.E. 1983. An estimate of the relative opportunities for natural and sexual selection in a population of milkweed beetles. *Evolution* 37: 701-7.
- Mitchell, N.D. 1977. Differential host selection by *Pieris brassicae* (the large white butterfly) on *Brassica oleraceae* subsp. *oleracea* (the wild cabbage). *Entomol. Exp. Appl.* 22: 208-19.
- Nishijima, Y. 1960. Host plant preference of the soybean pod borer, *Grapholitha glytivorella* Matsumura (Lep.: Eucosmidae) I. Oviposition site. *Entomol. Exp. Appl.* 3: 38-47.
- Price, P.W. 1975. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons. NY. 514 pp.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.H. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Rev. Biol.* 52: 137-54.

- Rausher, M.D. 1979. Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology* 60: 503-11.
- Rausher, M.D. 1980. Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34: 342-55.
- Rausher, M.D. 1983. Ecology of host selection behavior in phytophagous insects. Pp. 223-57. in Denno, R.F. & McClure, M.S. (eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Acad. Press, NY.
- Rausher, M.D.; MacKay, D.A. & Singer, M.C. 1982. Pre- and post-alighting host discrimination by *Euphydryas editha* butterflies: the behavioral mechanisms causing clumped distributions of egg clusters. *Anim. Behav.* 29: 1220-28.
- Risch, S.J. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62: 1325-40.
- Rogers, D. 1984. Pattern and process in large-scale animal movement. Pp. 160-80 in Swingland, I.R. & Greenwood, P.J. (eds.). *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford, 311 pp.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecol. Monogr.* 43: 95-124.

- Seber, G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-59.
- Sinclair, A.R.E. 1975. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *J. Animal Ecol.* 44: 497-520.
- Sinclair, A.R.E. 1984. The function of distance movements in vertebrate. Pp. 240-58 in Swingland, I.R. & Greenwood, P.J. (eds.). *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford, 311 pp.
- Smith, A.D.M. & Maelzer, D.A. 1986. Aggregation of parasitoids and density-independence of parasitism in field populations of the wasp *Aphytis melinus* and its host, the red scale *Aonidiella aurantii*. *Ecol. Entomol.* 11: 425-34.
- Solomon, B.P. 1981. Response of a host specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. *Ecology* 62: 1205-14.
- Southwood, T.R.E. 1984. Foreword in Swingland, I.R. & Greenwood, P.J. (eds.). *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford, 311 pp.
- Stanton, M.L. 1983. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. Pp. 125-57 in Ahmad, S. (ed.). *Herbivorous insects-host-seeking behavior and mechanisms*. Acad. Press, Inc. 257 pp.

- Suguio, K. & Tessler, M.G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. Pp. 15-20 in Lacerda, Araújo, Cerqueira & Turcq (eds.). Restingas, origem, estrutura e processos. CEUFF, Niterói, RJ.
- Swingland, I.R. & Greenwood, P.J. (eds.) 1984. The ecology of animal movement. Clarendon Press, Oxford, 311 pp.
- Tabashnik, B.E. 1980. Population structure of pierid butterflies III- Pest populations of *Colias philodice eriphyle*. *Oecologia (Berl.)* 47: 175-83.
- Taylor, L.R. & Taylor, R.A.J. 1984. Insect migration as a paradigm for survival by movement. Pp. 181-214 in Swingland, I.R. & Greenwood, P.J. (eds.). The ecology of animal movement. Clarendon Press, Oxford, 311 pp.
- van der Eijk, R.H. 1983. Population dynamics of gyrid beetle. 1. Flight activity of *Gyrinus marinus* Gyll. (Col.: Gyrinidae). *Oecologia (Berl.)* 57: 55-64.
- Waage, J.K. 1983. Aggregation in field parasitoid populations: foraging time allocation by a population of *Diadegma* (Hymenoptera: Ichneumonidae) *Ecol. Entomol.* 8: 447-53.
- Walde, S.J. & Murdoch, W.W. 1988. Spatial density dependence in parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 441-66.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food, and

abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47: 369-81.

Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.