

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

ADRIANA TREVIZOLI SALOMÃO

BIOLOGIA E ECOLOGIA DE *PHLOEA SUBQUADRATA* SPINOLA, 1837

(HETEROPTERA: PHLOEIDAE): USO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS E

DINÂMICA POPULACIONAL NA SERRA DO JAPI, JUNDIAÍ, SP

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
ADRIANA TREVIZOLI SALOMÃO
e aprovada pela Comissão Julgadora.

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO
INSTITUTO DE BIOLOGIA PARA
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM
ECOLOGIA.

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcelos Neto

Campinas, 2007

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

Sa36b	<p>Salomão, Adriana Trevizoli Biologia e ecologia de <i>Phloea subquadrata</i> Spinola, 1837 (Heteroptera: Phloeidae): uso de plantas hospedeiras e dinâmica populacional na Serra do Japi, Jundiá, SP / Adriana Trevizoli Salomão. – Campinas, SP: [s.n.], 2007.</p> <p>Orientador: João Vasconcellos Neto. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Phloeidae. 2. Plantas hospedeiras. 3. Myrtaceae. 4. Insetos - Ecologia. I. Vasconcellos Neto, João. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p> <p>(rcdt/ib)</p>
--------------	---

Título em inglês: Biology and ecology of *Phloea subquadrata* Spinola, 1837 (Heteroptera: Phloeidae): host plant utilization and population dynamics in Serra do Japi, Jundiá, SP.

Palavras-chave em inglês: Phloeidae; Host plants - Brazil; Myrtaceae; Insects ecology.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestre em Ecologia.

Banca examinadora: João Vasconcellos Neto, Gustavo Quevedo Romero, Margarete de Macedo Monteiro.

Data da defesa: 14/02/2007.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 14 de fevereiro de 2007.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero


Assinatura

Profa. Dra. Margarete de Macedo Monteiro


Assinatura

Prof. Dr. Marcelo Oliveira Gonzaga

Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Assinatura

Dedico este trabalho à minha mãe,

Arlete (in memoriam),

com todo meu amor.

Agradecimentos

Ao João, pela amizade e orientação durante a iniciação científica e o mestrado, e pela compreensão e apoio durante os vários momentos difíceis por que passei.

Ao Lui, pela ajuda fundamental no campo em todos estes anos: por ter me acompanhado sob sol ou chuva, em dias de calor ou muito frio, e por tornar aqueles momentos mais agradáveis e engraçados. Pelo apoio e incentivo que nunca deixou de me dar, mesmo de longe.

Ao Gustavo Q. Romero, por todas as valiosas sugestões durante a iniciação científica e o mestrado, pelos comentários importantes sobre a versão pré-banca e por aceitar participar da banca de defesa. Por sua disponibilidade, incentivo e amizade.

À Jocélia Grazia, pelas correções sobre a versão pré-banca.

Ao Marcelo O. Gonzaga, pela leitura cuidadosa e sugestões importantes durante a pré-banca e por sua disponibilidade e atenção relativas à banca de defesa.

À Margarete de Macedo Monteiro, pela participação e valiosos comentários na banca de defesa e por todo o apoio.

A todos os membros da banca, pela compreensão nesta etapa tão difícil da minha vida.

Aos amigos que, de perto ou longe, sempre torceram por mim.

Aos amigos e aos colegas da Pós, principalmente Alice, Arlaine, Danilo, Emílio, João Paulo, Silvana, Roberta, Adriana, Alessandra, Claudia (Cau), Gui Becker, Henrique, Leonardo, Lucas e Mário pela convivência agradável durante o curso. Ao Claudemir e à Marina, pela disponibilidade e união quando o dólar “desabou”. À Claudia Paro e ao Rafael pelas boas risadas e caronas no Japi, à Thaís e ao Jobber pela convivência no laboratório, e ao Godoy pela ajuda com a impressora (!). À Carina, Flávia, Kamila, Luciana, Marina, Mônica pelo apoio quando precisei.

Ao pessoal da graduação e colegas que participaram do curso de campo, pela alegria e companhia.

Aos funcionários do Depto. de Zoologia, principalmente Luís, Sueli e Ricardo, pela convivência agradável e pela ajuda sempre que precisei.

Ao Flávio A. M. Santos, Fernando R. Martins e Jorge Tamashiro, pela compreensão e cuidados durante o curso de campo em Itirapina. Ao Flávio, especialmente, agradeço por ter me obrigado a participar do curso. Ao Fernando também por indicar e fornecer o programa ECD 2.0 e ao Tamashiro pela identificação de duas espécies de mirtáceas.

Ao Marcos Sobral, pela identificação das demais espécies de Myrtaceae, e por sua disposição, paciência e simpatia ao me ajudar.

Ao Instituto Agronômico de Campinas por fornecer os dados climáticos de Jundiaí.

Ao S. Lauro, pelo carinho, pela companhia, boa vontade e preocupação durante minhas estadias na Base. Pelo auxílio com as caronas, escadas e “capas de chuva” sempre que precisei. Ao Ronaldo e à D. Zaíra por sempre me receberem bem na Base Ecológica. À Secretaria Municipal de Planejamento e Meio Ambiente, pela autorização para trabalhar na Serra.

À Guarda Municipal de Jundiaí, principalmente Almir, Amarante, Carboneri, Jorginho, Campinho, Ferreira e Delgemo, por todas as caronas, companhia e amizade.

À Célia, pela atenção e eficiência ao desempenhar seu trabalho na Secretaria do Programa de Pós-graduação em Ecologia.

Ao Sebá, pela edição das fotos no Capítulo 1, mas principalmente pelas “broncas” no período final do mestrado, por todo seu incentivo e carinho.

À FMB, pela concessão e prorrogação da bolsa de mestrado e ao Prof. Dr. Keith S. Brown Jr. pela atenção que sempre dispendeu a mim e aos outros bolsistas da Fundação.

Aos meus pais e meu irmão, por tudo.

Sumário

Introdução	1
Referências bibliográficas	9
Figura	16
Capítulo 1. Padrões de uso de plantas hospedeiras por <i>Phloea subquadrata</i> Spinola, 1837 (Heteroptera: Pentatomoidea: Phloeidae).	
Resumo	18
Introdução	19
Material e Métodos	21
Resultados	24
Discussão	27
Agradecimentos	31
Referências bibliográficas	31
Tabelas e figuras	38
Capítulo 2. Dinâmica e estrutura populacional de <i>Phloea subquadrata</i> Spinola, 1837 (Heteroptera: Phloeidae) em <i>Myrciaria jaboticaba</i> (Vell.) O. Berg. (Myrtaceae)	
Resumo	45
Introdução	46
Material e Métodos	47
Resultados	51
Discussão	55
Agradecimentos	58
Referências bibliográficas	59
Tabelas e figuras	65
Síntese	73

Resumo

Phloea subquadrata (Heteroptera: Phloeidae) é um pentatomóideo fitófago que vive sobre troncos de árvores, aos quais se assemelha devido à coloração e ao corpo altamente modificado. Este trabalho verificou os padrões de uso de plantas hospedeiras pelo inseto, incluindo seleção de espécies e sua relação com características estruturais das plantas na Serra do Japi, Sudeste do Brasil. Também foram investigadas a estrutura e dinâmica populacional durante três anos em plantas de *Myrciaria jaboticaba*. *P. subquadrata* foi registrado em dez espécies de Myrtaceae, ocorrendo preferencialmente em plantas com caules descamantes em relação a plantas com caules não-descamantes, e ocupou os maiores ramos disponíveis de cada espécie hospedeira. Não houve relação entre agrupamento dos ramos (isolados vs. moitas) e densidade de plantas hospedeiras e a ocupação e densidade de *P. subquadrata*. Adicionalmente, ninfas e adultos ocorreram durante todo o ano sobre *M. jaboticaba*, mas o período reprodutivo foi restrito à estação quente e chuvosa. A densidade populacional tendeu a aumentar no fim desta estação, e os indivíduos atingiram as fases subadulta e adulta no início da estação chuvosa subsequente. A razão sexual não diferiu de 1:1 apenas no período de recrutamento dos adultos, e foi desviada a favor de machos nos outros meses. Os indivíduos ocorreram mais próximos ao solo na estação seca que na chuvosa, o que sugere que condições climáticas afetaram a seleção de micro-habitats sobre a planta. Fatores abióticos, como chuvas e temperatura, também influenciaram a oviposição, dinâmica e fenologia desta população. Existem alguns poucos trabalhos sobre a biologia de Phloeidae, e este é o primeiro estudo que trata da ecologia desses insetos.

Abstract

Phloea subquadrata (Heteroptera: Phloeidae) is a phytophagous pentatomoidean that lives on tree trunks, resembling to them because of its coloration and its body strongly modified. This study verified the patterns of host plant use by the insect, including species selection and its relation to structural characteristics of plants in Serra do Japi, Southeastern Brazil. Population structure and dynamics on plants of *Myrciaria jaboticaba* also were investigated along three years. *P. subquadrata* was recorded on ten species of Myrtaceae, occurring preferentially on plants that have shedding bark than on plants that have persistent bark, and occupying the largest branches of each host species. The density of *P. subquadrata* was not influenced neither by the level of grouping of the branches nor by the density of host plants. Additionally, nymphs and adults occurred through the year on *M. jaboticaba*, but the reproductive period was restricted to the warm and rainy season. Population density tended to grow at the end of this season, and the individuals attained the subadult and adult phases at the beginning of the subsequent rainy season. Sex ratio did not differ to 1:1 only during the adult recruitment period, and it was deviated towards males in the other months. Individuals occurred closest to the soil in the dry season, and this suggests that climatic conditions affected the microhabitat selection on plants. Abiotic factors, such as precipitation and temperature, also influenced the oviposition, dynamics and phenology of this population. There are some few works concerning the biology of Phloeidae, but this is the first study on the ecology of these insects.

Interações entre insetos e plantas afetam a distribuição e abundância de espécies de plantas, são importantes na dinâmica da ciclagem de energia e nutrientes nos ecossistemas e, além disso, constituem sistemas para o estudo dos mecanismos evolutivos responsáveis por grande parte da diversidade biológica (Strauss & Zangerl 2000). Entretanto, pouco se sabe sobre as populações de insetos tropicais e subtropicais, estando a maior parte do conhecimento restrita a organismos de regiões temperadas. Neste contexto, estudos referentes às espécies que não têm interesse econômico são ainda mais raros.

Para Heteroptera, trabalhos detalhados também existem principalmente sobre as espécies que atacam plantas com valor comercial (*e.g.*, Steinbauer 1997) ou que representam potenciais agentes de controle biológico (*e.g.*, Legaspi 2004). Um dos principais grupos, Pentatomoidea, reúne espécies com hábitos alimentares diversos, variando de predadores (pertencentes à subfamília Asopinae, Pentatomidae) a herbívoros que utilizam diferentes partes das plantas (Costa-Lima 1940). As espécies fitófagas constituem a maior parte do grupo, e nutrem-se geralmente pela extração da seiva das plantas diretamente de seu sistema vascular, particularmente do floema (Grazia *et al.* 1999). Famílias predominantemente fitófagas incluem Pentatomidae, Scutelleridae, Cydnidae, Corimelaenidae e Phloeidae (Grazia *et al.* 1999).

Phloeidae (Heteroptera: Pentatomoidea) é uma pequena família de insetos neotropicais composta por quatro espécies. Exceto por *Serbana borneensis* Distant, originária de Bornéu (Grazia *et al.*, *no prelo*), as demais espécies, *Phloeophana longirostris* (Spinola, 1837), *Phloea corticata* (Drury, 1773) e *P. subquadrata* Spinola, 1837 possuem indicações rigorosas de procedência somente no Brasil (Lent & Jurberg 1965). Estes insetos vivem sobre troncos de árvores e são relativamente raros. Como algumas outras espécies de Heteroptera (Tallamy & Denno 1981, Mappes & Kaitala 1994, Schuh & Slater 1995, Gogala *et al.* 1998, Kudo 2000), apresentam cuidado parental e representam um dos poucos grupos que carregam a prole fixa sob o abdome (Guilbert 2003).

Os fleídeos possuem o corpo altamente modificado, com as margens da cabeça, tórax e segmentos abdominais expandidos em grandes lobos achatados (Leston 1953; Schuh & Slater 1995). Essas características morfológicas, assim como sua coloração (Lent & Jurberg 1965;

Schuh & Slater 1995) e textura (J. Vasconcellos-Neto & A. T. Salomão, *dados não publicados*), fazem com que permaneçam quase indistintos do substrato. Embora sua forma curiosa e seus hábitos singulares tenham atraído, desde a sua descoberta, a atenção de vários pesquisadores (revisão em Lent & Jurberg 1965), Leston (1953) advertiu que toda esta literatura (fim do século XIX e início do século XX) deve ser tratada com reserva até que a história de vida dos fleídeos seja total e acuradamente conhecida. Atualmente, pouco ainda foi esclarecido sobre estes pentatomóideos (Guilbert 2003).

Phloea subquadrata Spinola, 1837 está distribuída apenas nos estados de BA, ES, MG, PR, RJ, RS e SP (Lent & Jurberg 1965, Guilbert 2003). É críptica sobre o caule das plantas hospedeiras, assemelhando-se à superfície da casca (Figura 1). A fêmea exibe cuidado maternal sobre os ovos, e as ninfas permanecem fixadas ao seu abdome até poucos dias após a primeira muda. Passam então para o caule, onde são encontradas principalmente em grupos. O ciclo de vida transcorre totalmente sobre o caule da planta hospedeira e dura cerca de um ano (Bernardes *et al.* 2005).

As informações existentes para *P. subquadrata* consistem basicamente de estudos de morfologia e anatomia (Leston 1953, Lent & Jurberg 1965, Bernardes *et al.* 2005) e de poucas observações naturalísticas feitas no campo (*e.g.*, Guilbert 2003). Em vista da escassez de conhecimentos sobre a espécie e seu sistema, são necessários estudos básicos sobre biologia e comportamento, assim como estudos ecológicos. A existência de uma população na Serra do Japi (Jundiaí, SP) possibilitou a realização deste trabalho, que abordou dois aspectos principais: o uso de plantas hospedeiras e a dinâmica populacional.

I. Plantas hospedeiras

As plantas representam a base de recursos das comunidades terrestres, e insetos herbívoros são, de longe, os organismos mais abundantes e diversos encontrados sobre elas (Strong *et al.* 1984). Segundo Southwood (1978), sistemas formados por plantas, insetos herbívoros e seus inimigos naturais podem representar mais de 50% da diversidade destas comunidades.

Todas as estruturas vegetativas e reprodutivas das plantas são exploradas como alimento por espécies de herbívoros com diferentes hábitos alimentares (Strong *et al.* 1984, Coley & Barone 1996). Fatores como o tipo de tecido atacado e a extensão do dano determinam o grau de impacto sofrido pela planta. Este pode ser muito alto, resultando em diminuição da habilidade competitiva (menores taxas de crescimento e reprodução) ou mesmo mortalidade (Coley & Barone 1996). Herbívoros podem reduzir a área fotossinteticamente ativa, causar abscisão prematura das folhas e, no caso de insetos sugadores de seiva, transmitir ou facilitar a infecção por patógenos e contaminar a planta com excretas (Crawley 1983).

Em contrapartida, embora haja grande abundância de recursos, os herbívoros enfrentam uma série de restrições que podem ter surgido em resposta à pressão de herbivoria (Price *et al.* 1980, Crawley 1989, Coley & Barone 1996), ou como simples resultado de processos fisiológicos das plantas (Edwards & Wratten 1981). Mais provavelmente há uma combinação de ambos os fatores (Edwards & Wratten 1981). Dessa forma, são necessárias especializações para usar as plantas como alimento (Edwards & Wratten 1981), e hoje apenas nove ordens de insetos usam predominantemente esta fonte alimentar (Southwood 1973).

A resistência das plantas baseia-se em características que impedem ou reduzem o consumo por herbívoros, bem como afetam o crescimento e a reprodução dos insetos (Lawton & McNeill 1979). Essas características podem ser nutritivas, anatômicas ou morfológicas, tais como: baixo valor nutricional (baixo teor de nitrogênio e aminoácidos essenciais) (*e.g.*, Lawton & McNeill 1979, Edwards & Wratten 1981, Bernays & Graham 1988), grande diversidade de compostos químicos secundários, sejam eles quantitativos (redutores de digestibilidade) ou qualitativos (tóxicos) (*e.g.*, Southwood 1973, Feeny 1976, Rhoades & Cates 1976, Lawton & McNeill 1979, Bernays & Graham 1988) e barreiras mecânicas, que representam problemas de fixação ou penetração nas superfícies das plantas (Southwood 1973, Edwards & Wratten 1981, Howe & Westley 1988). Fatores abióticos independentes de densidade, como ventos e temperatura (Bernays & Graham 1988), e fatores ecológicos, como distribuição e abundância das plantas, localização das espécies hospedeiras (Edwards & Wratten 1981) e inimigos naturais dos insetos (principalmente parasitóides e predadores) (*e.g.*, Lawton & McNeill 1979, Price *et al.*

1980, Stanton 1983, Price 1987, Bernays & Graham 1988, Vasconcellos-Neto 1991) também podem representar restrições à herbivoria.

O número de espécies de plantas utilizadas por uma população de insetos é um importante componente da amplitude do nicho (Singer 1983), e os fatores que influenciam o espectro de hospedeiros representam um problema central nos estudos das interações inseto-planta. De um modo geral, a planta hospedeira é selecionada pela fêmea adulta. Em consequência, o comportamento de oviposição é uma consideração primária nas teorias de evolução da variação de hospedeiros (Michaud 1990), podendo influenciar no crescimento, sobrevivência da prole e reprodução de insetos fitófagos (Thompson 1988).

Conceitos importantes nos estudos sobre amplitude do nicho são apresentados na literatura com diferentes definições. Insetos herbívoros, por exemplo, podem apresentar dietas monófagas, oligófagas ou polífagas, baseadas no táxon considerado, que varia entre os diversos autores. Adicionalmente, fitófagos podem ser definidos como especialistas ou generalistas conforme a amplitude da dieta, baseando-se no táxon, na escala geográfica, no tecido ou na composição química das plantas utilizadas (*revisão em* Ferreira 1995). Espécies são consideradas especialistas se consomem plantas de uma única espécie, um gênero ou uma família (Futuyma 1976). O consumo de várias espécies hospedeiras por um único indivíduo, ou por diferentes indivíduos de uma população, é referido como generalização (Michaud 1990, Ferreira 1995).

Um número crescente de estudos indica que o uso de hospedeiros é tanto ecologicamente quanto evolutivamente variável (Bernays & Graham 1988). O risco de cada alimento potencial, sua abundância relativa e proporção na dieta não são estáticos no espaço e no tempo (Emlen 1966). Comunidades de plantas mudam na composição de espécies e populações modificam-se na estrutura de idade e tamanho, de modo que interações com insetos, seus mecanismos e consequências, também podem se alterar (Singer 1983, Thompson 1988, Romero *et. al* 2005). Além disso, espécies generalistas ao longo de sua distribuição geográfica podem ser especialistas localmente (Fox & Morrow 1981), devido a diferenças genéticas de preferência entre populações ou simplesmente à disponibilidade relativa de espécies de plantas potencialmente hospedeiras (Thompson 1988). Esta monofagia ecológica sem dúvida contribui para a abundância total de

hábitos especializados, e pode ser amplamente distribuída (Singer 1983). Outro tipo de monofagia ecológica relaciona-se ao uso de espaços livres de inimigos (Hassel & Southwood 1978). O “ranking” de desempenho baseado na sobrevivência e crescimento na ausência de inimigos pode diferir do “ranking” obtido na sua presença, e a seleção pode favorecer a oviposição exclusiva no hospedeiro com adequabilidade média máxima (Thompson 1988, Michaud 1990).

A maioria dos insetos herbívoros é relativamente específica, alimentando-se de um ou poucos gêneros ou de uma única família ou subfamília de plantas (Lawton & McNeill 1979), apesar de sua capacidade fisiológica de utilizar hospedeiros alternativos (Michaud 1990). Já que tanto padrões de alimentação amplos e estreitos existem, supõe-se que adaptações específicas desenvolveram-se para os diferentes estilos de vida. Muitos autores (*e.g.*, Feeny 1976, Schultz 1988) têm se concentrado na importância da química da planta em dirigir a evolução da monofagia, pelo aumento das especializações para lidar com toxinas particulares. Futuyma (1983), entretanto, propôs que a especialização desenvolve-se inicialmente num nível comportamental, talvez em resposta à abundância local de espécies particulares de plantas, seguindo-se então um estágio de evolução de adaptações fisiológicas, tais como detoxificação, que é específica aos compostos secundários próprios do hospedeiro. Outros pesquisadores, como Bernays & Graham (1988) e Fox & Morrow (1981), afirmam que predadores generalistas, como uma principal causa de mortalidade em muitos insetos, podem ter um efeito importante sobre o uso de plantas hospedeiras, podendo constituir um fator seletivo favorecendo dietas mais estreitas em fitófagos. Outro aspecto a ser considerado é o comportamento reprodutivo: em insetos que se acasalam sobre a planta hospedeira, a localização de parceiros seria mais fácil se coespecíficos fossem encontrados em lugares restritos e, portanto, previsíveis (Bernays & Graham 1988, Jaenike 1990).

A vantagem ecológica da especialização parece ser a de que ela permite ao inseto uma adaptação melhor ao seu meio do que um inseto que tem uma ampla variedade de plantas hospedeiras. Um inseto especialista pode desenvolver uma sincronização com a fenologia da planta hospedeira e também se beneficiar de coloração críptica altamente eficaz, tornando-se

invisível aos predadores quando está sobre a planta. Há provavelmente reduções significativas nos custos metabólicos, porque o inseto pode estar perfeitamente adaptado à série de condições nutricionais que ocorrem nas espécies hospedeiras (Edwards & Wratten 1981).

II. Dinâmica de Populações

Devido não apenas à representatividade dos insetos herbívoros na natureza, mas também à sua importância econômica e no funcionamento dos ecossistemas, os fatores que influenciam a abundância de suas populações constituem um dos principais focos de interesse da ecologia (Crawley 1983, Price 1997, Nogueira-de-Sá 1999).

O estudo da dinâmica de populações visa o entendimento dos processos que determinam a variação do tamanho populacional no espaço e no tempo (Begon *et al.* 1996). Fatores abióticos e bióticos, independentes ou dependentes de densidade, contribuem potencialmente para essas flutuações (Hunter & Price 1992, Price 1997). Na tentativa de se entender quais fatores são determinantes, diversas hipóteses, muitas vezes controversas, têm sido elaboradas (Matson & Hunter 1992).

Historicamente, a discussão sobre a determinação da dinâmica populacional de herbívoros tem enfatizado principalmente o impacto de inimigos naturais (forças "top-down") (Strong *et al.* 1984, Bernays & Graham 1988) *versus* a limitação por recursos e competição intra-específica, que constituem forças "bottom-up" (Schultz 1988, Power 1992). As ações dessas forças, entretanto, não são mutuamente exclusivas, e há um consenso cada vez maior de que atuam conjuntamente sobre as populações de fitófagos (Lawton & McNeill 1979, Price *et al.* 1980, Hunter & Price 1992, Walker & Jones 2001, Denno *et al.* 2002). A importância relativa de cada tipo de impacto, por sua vez, varia espacial e temporalmente, de acordo com alterações físicas, como clima e disponibilidade de água, e a estratégia demográfica dos organismos (Crawley 1983, Price 1997, Walker & Jones 2001, Denno *et al.* 2002).

Mudanças nas condições ou nos tipos de hábitat também influenciam o tamanho e a distribuição de uma população (Bach 1980, Price 1997, Gomes-Filho 2003). A maioria dos insetos herbívoros apresenta seleção entre hábitats, entre diferentes espécies de planta e mesmo

entre micro-habitats numa mesma planta (Bradshaw 1974, Crawley 1983, Schultz 1983, Reitz 2002). Então, a abundância populacional numa determinada região pode variar segundo alterações nas proporções relativas de ambientes adequados à permanência e sobrevivência dos indivíduos (Crawley 1983, Gomes-Filho 2003).

As abundâncias das populações de insetos apresentam diferentes níveis de variação temporal (Wolda 1992), havendo um *continuum* de padrões de notável estabilidade até flutuações cíclicas mais ou menos regulares, de grande amplitude (Wolda 1988). Alterações sazonais nas condições climáticas afetam diretamente o ciclo de vida e a sobrevivência dos indivíduos (Tanaka & Tanaka 1982, Boinski & Fowler 1989), e em geral também influenciam indiretamente a dinâmica populacional de insetos herbívoros por seus efeitos sobre a disponibilidade e qualidade das plantas que são utilizadas como recurso (Wheeler 1981, Monteiro & Macedo 2000, Kurota & Shimada 2002). Então, em regiões tropicais, espera-se que as populações de insetos sejam mais estáveis em áreas sempre chuvosas (Wolda 1978), enquanto as populações com sazonalidade marcada pelas estações secas e chuvosas variam de ano para ano (Vasconcellos-Neto 1980, Frieiro-Costa & Vasconcellos-Neto 2003). Adicionalmente, a atividade sazonal de espécies tropicais tende a ser mais longa, a porcentagem de espécies ativas o ano inteiro é maior, e os picos sazonais são menos definidos em comparação aos insetos de regiões temperadas (Wolda 1988).

A época e a duração do período de atividade dos insetos fitófagos e a forma da distribuição de abundância e atividade dependem também das características da estratégia demográfica de cada espécie (Price 1997, Frieiro-Costa & Vasconcellos-Neto 2003), como voltinismo, tempo de desenvolvimento dos imaturos, longevidade dos adultos e sincronismo de machos e fêmeas (Wolda 1988). Danks (1978) apontou a necessidade de informações detalhadas sobre o ciclo de vida dos insetos para entender seus padrões sazonais. Nos trópicos, há muito poucos insetos para os quais o ciclo de vida é suficientemente conhecido (Wolda 1988, 1992). Em consequência, pouco se sabe sobre a dinâmica de populações de insetos tropicais, estando a maior parte dos estudos restrita às regiões temperadas (Wolda 1988).

Este trabalho foi organizado em dois capítulos, apresentados na forma de artigos. O primeiro capítulo trata do uso de plantas hospedeiras por *Phloea subquadrata*, determinando a amplitude da dieta e o padrão de ocupação das plantas. O segundo capítulo consiste no estudo da estrutura e dinâmica de uma população sobre a planta hospedeira *Myrciaria jaboticaba* (Vell.) O. Berg. (Myrtaceae), durante três anos. Os objetivos principais deste trabalho foram:

Capítulo 1: Determinar quais plantas são utilizadas por *P. subquadrata* na Serra do Japi, verificar se os fleídeos apresentam preferência por espécies hospedeiras e investigar se a distribuição de *P. subquadrata* sobre as plantas hospedeiras é influenciada por características estruturais do caule, como tamanho e complexidade da superfície.

Capítulo 2: Descrever a dinâmica populacional, estrutura etária, razão sexual e distribuição de *P. subquadrata* sobre os caules de *M. jaboticaba*, e avaliar se as variações populacionais estão relacionadas às condições climáticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BACH, C. E. 1980. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). **Ecology** 61: 1515-1530.
- BEGON, M., HARPER, J. L., & TOWNSEND, C. R. 1996. **Ecology: individuals, populations and communities**. 3rd edition. Oxford: Blackwell Science. 1068p.
- BERNARDES, J. L. C., GRAZIA, J., BARCELLOS, A. & SALOMÃO, A. T. 2005. Descrição dos estágios imaturos e notas sobre a biologia de *Phloea subquadrata* (Heteroptera: Phloeidae). **Iheringia - Série Zoologia** 95: 415-420.
- BERNAYS, E. A. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology** 69: 886-892.
- BOINSKI, S. & FOWLER, N. L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. **Biotropica** 21:

223-233.

- BRADSHAW, W. E. 1974. Phenology and seasonal modeling in insects. *In*: LIETH, H. (ed.) **Phenology and seasonality modeling**. New York: Springer-Verlag, p. 127-137.
- COLEY, P. D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 27: 305-335.
- COSTA-LIMA, A. M. 1940. **Insetos do Brasil: Hemípteros**. 2^o tomo. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Agronomia. 351p.
- CRAWLEY, M. J. 1983. **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions**. Oxford: Blackwell. 437p.
- CRAWLEY, M. J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. **Ann. Rev. Entomol.** 34: 531-564.
- DANKS, H. V. 1978. Modes of seasonal adaptation in the insects. I. Winter survival. **Can. Entomol.** 110: 1167-1205.
- DENNO, R. F., GRATTON, C., PETERSON, M. A., LANGELLOTTO, G. A., FINKE, D. L. & HUBERTY, A. F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. **Ecology** 83: 1443-1458.
- EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. 1981. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: E.P.U. 71p.
- EMLEN, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. **Am. Nat.** 100: 611-617.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. **Recent Adv. Phytoch.** 10: 1-40.
- FERREIRA, S. A. 1995. **Plantas hospedeiras de *Cornops aquaticum* (Bruner) (Orthoptera: Acrididae) no Pantanal de Poconé – MT**. Dissertação de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 81p.
- FOX, L. R. & MORROW, P. A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? **Science** 211: 887-892.
- 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. Proc. 5th Int.**

- Sym. on the Chrysomelidae.** Sofia: Pensoft Publishers, p. 213-225.
- FUTUYMA, D. J. 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. **Am. Nat.** 110: 285-292.
- FUTUYMA, D. J. 1983. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. *In:* AHMAD, S. (ed.) **Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms.** New York: Academic Press, p. 227-244.
- GOGALA, M., YONG, H. -S. & BRÜHL, C. 1998. Maternal care in *Pygoplatys* bugs (Heteroptera: Terassomidae). **Eur. J. Entomol.** 95: 311-315.
- GOMES-FILHO, A. 2003. **A comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, com ênfase na flutuação populacional de *Anaea ryphea* (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae) e sua relação com as plantas hospedeiras.** Tese de doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 167p.
- GRAZIA, J., DE FORTES, N. D. F. & CAMPOS, L. A. 1999. Heteroptera, Infraordem Pentatomoidea. *In:* BRANDÃO, C. R. F. & CANCELLO, E. M. (eds.) **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX, vol. 5: invertebrados terrestres.** São Paulo: Fapesp, p. 101-112.
- GRAZIA, J.; SCHUH, R. T. & WHEELER, W. C. Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera). **Cladistics** (*no prelo*).
- GUILBERT, E. 2003. Habitat use and maternal care of *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) in the Brazilian Atlantic forest (Espírito Santo). **Eur. J. Entomol.** 61-63.
- HASSEL, M. P. & SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. Foraging strategies of insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 9: 75-98.
- HOWE, H. F. & WESTLEY, L. C. 1988. **Ecological relationships of plants and animals.** New York: Oxford University Press. 273p.
- HUNTER, M. D. & PRICE, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology** 73: 724-732.
- KUDO, S. -I. 2000. The guarding posture of females in the subsocial bug *Elasmucha dorsalis*

- (Heteroptera: Acanthosomatidae). **Eur. J. Entomol.** 97: 137-139.
- KUROTA, H. & SHIMADA, M. 2002. Geographical variation in the seasonal population dynamics of *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae): constraints of temperature and host plant phenology. **Environm. Entomol.** 31: 469-475.
- LAWTON, J. H. & MCNEILL, S. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. *In*: ANDERSON, R. M., TURNER, B. D., TAYLOR, L. R. (eds.). **Population Dynamics**. Oxford: Blackwell, p. 223-244.
- LEGASPI, J. C. 2004. Life history of *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) adult females under different constant temperatures. **Environm. Entomol.** 33: 1200-1206.
- LENT, H. & JURBERG, J. 1965. Contribuição ao conhecimento dos Phloeidae Dallas, 1851, com um estudo sobre genitália (Hemiptera, Pentatomoidea). **Rev. Brasil. Biol.** 25: 123-144.
- LESTON, D. 1953. "Phloeidae" Dallas: Systematics and Morphology, with remarks on the phylogeny of "Pentatomoidea" Leach and upon the position of "*Serbana*" Distant (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 13: 121-140.
- MAPPES, J. & KAITALA, A. 1994. Experiments with *Elasmucha grisea* L. (Heteroptera: Acanthosomatidae): does a female parent bug lay as many eggs as she can defend? **Behav. Ecol.** 5: 314-317.
- MATSON, P. A. & HUNTER, M. D. 1992. The relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. **Ecology** 73: 723.
- MICHAUD, J. P. 1990. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. **Oikos** 57: 278-279.
- MONTEIRO, R. F. & MACEDO, M. V. 2000. Flutuação populacional de insetos fitófagos em restinga. *In*: Esteves, F. A. & Lacerda, L. D. (Eds.). **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. Macaé: NUPEM/UFRJ, p. 77-88.
- NOGUEIRA-DE-SÁ, F. 1999. **Influência da interação com plantas hospedeiras (Asteraceae) e inimigos naturais na abundância de três espécies de Cassidinae (Coleoptera, Chrysomelidae) na Serra do Japi, SP**. Tese de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 96p.

- POWER, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have supremacy? **Ecology** 73: 733-746.
- PRICE, P. W. 1987. The role of natural enemies in insect populations. *In*: BARBOSA, P. & SCHULTZ, J. C. **Insect Outbreaks**. San Diego: Academic Press, p. 287-312.
- PRICE, P. W. 1997. **Insect Ecology**. 3rd edition. New York: John Wiley & Sons. 874p.
- PRICE, P. W., BOUTON, C. E., GROSS, P., MCPHERON, B. A., THOMPSON, J. N. & WEIS, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 11: 41-65, 1980.
- REITZ, S. R. 2002. Seasonal and within plant distribution of *Frankliniella* thrips (Thysanoptera: Thripidae) in north Florida tomatoes. **Fla. Entomol.** 85: 431-439.
- RHOADES, D. F. & CATES, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. **Recent Adv. Phytoch.** 10: 168-213.
- ROMERO, G. Q., VASCONCELLOS-NETO, J. & PAULINO-NETO, H. F. 2005. The effects of the wood-boring *Oncideres humeralis* (Coleoptera, Cerambycidae) on the number and size structure of its host-plants in south-east Brazil. **J. Trop. Ecol.** 21: 233-236.
- SCHUH, R. T. & SLATER, J. A. 1995. **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history**. Ithaca: Cornell University Press. 336p.
- SCHULTZ, J. C. 1983. Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees. *In*: Denno, R. F. & McClure, M. S. (eds.). **Variable plants and herbivores in natural and managed systems**. New York: Academic Press, p. 61-90.
- SCHULTZ, J. C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. **Ecology** 69: 896-897.
- SINGER, M. C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution** 37: 389-403.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1973. The Insect/plant relationship – an evolutionary perspective. **Symp. R. Entomol. Soc. Lond.** 6: 3-42.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. The components of diversity. **Symp. R. Entomol. Soc. Lond.** 9: 19-40.

- STANTON, M. L. 1983. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. *In*: AHMAD, S. (Ed.) **Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms**. New York: Academic Press, p. 125-157.
- STEINBAUER, M. J. 1997. The incidence and relative abundance of *Amorbus obscuricornis* and *Gelonus tasmanicus* (Hemiptera: Coreidae) in Southern Tasmania and their performance on selected *Eucalyptus* species. **Aust. J. Zool.** 45: 631-649.
- STRAUSS, S. Y. & ZANGERL, A. R. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. *In*: HERRERA, C. M. & PELLMYR, O. (eds.) **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Science, p. 77-106.
- STRONG, D. R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Cambridge: Harvard University Press. 312p.
- TALLAMY, D. S. & DENNO, R. F. 1981. Maternal care in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae). **Anim. Behav.** 29: 771-778.
- TANAKA, L. K. & TANAKA, S. K. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. **Biotropica** 14: 114-123.
- THOMPSON, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomol. Exp. Appl.** 47: 3-14.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1980. **Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumaré - SP**. Tese de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 206p.
- 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.
- WALKER, M. & JONES, T. H. 2001. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. **Oikos** 93: 177-187.
- WHEELER, A. G., JR. 1981. The distribution and seasonal history of *Slaterocoris pallipes* (Knight) (Hemiptera: Miridae). **Proc. Entomol. Soc. Wash.** 83: 520-523.
- WOLDA, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. **Am. Nat.** 112: 1017-1045.

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

WOLDA, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. **Oecologia** 89: 47-52.

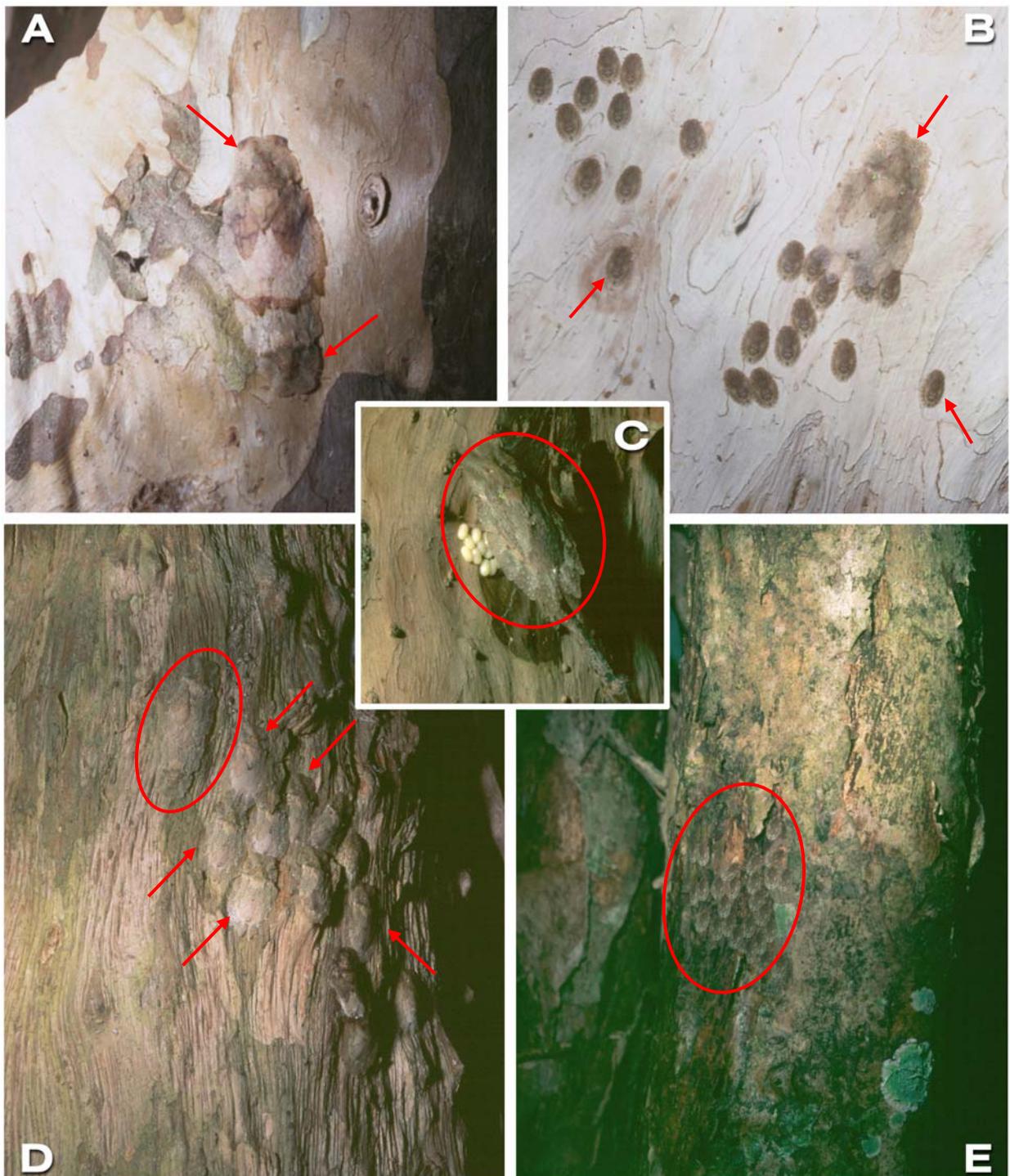


Figura 1. Aspectos de história natural de *Phloea subquadrata* Spinola, 1837 (Phloeidae) sobre as plantas hospedeiras *Myrciaria jaboticaba* (A-D) e *Eugenia blasthanta* (E) (Myrtaceae): A) Casal em cópula; B) Macho adulto e ninfas de 3º instar; C) Fêmea cuidando dos ovos; D) Grupo de adultos e subadultos; E) Grupo de ninfas de 3º instar. As setas indicam alguns indivíduos (A, B, D) e os círculos destacam a fêmea com ovos (C), um casal (D) e um grupo de ninfas (E).

PADRÕES DE USO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS POR *PHLOEA SUBQUADRATA*

SPINOLA, 1837 (HETEROPTERA: PENTATOMOIDEA: PHLOEIDAE)

RESUMO

Constituída apenas por quatro espécies, Phloeidae é uma família de heterópteros fitófagos cuja ecologia é praticamente desconhecida. Estes insetos vivem sobre o tronco de árvores, ao qual se assemelham devido à coloração e ao corpo altamente modificado. Baseado na observação de vários indivíduos de *P. subquadrata* sobre espécies nativas de mirtáceas na Serra do Japi, Jundiaí, SP, este trabalho verificou se: (1) os fleídeos ocorreram somente em Myrtaceae, (2) *P. subquadrata* apresentou preferência por espécies de plantas hospedeiras, (3) a distribuição dos indivíduos sobre as plantas foi determinada pela arquitetura dos caules, e (4) a densidade de plantas hospedeiras afetou a distribuição espacial dos fleídeos. *Phloea subquadrata* foi registrada em dez espécies de Myrtaceae e não as utilizou de forma aleatória, ocorrendo preferencialmente em plantas com caules descamantes em relação a plantas com caules não-descamantes. Em cada espécie hospedeira, foram ocupados os maiores ramos disponíveis. Não houve relação entre agrupamento dos ramos (isolados vs. moitas) e densidade de plantas hospedeiras e a ocupação e densidade de *P. subquadrata*. Este trabalho sugere que características morfológicas dos caules, como presença de casca descamante, padrão de coloração e diâmetro sejam importantes na escolha das plantas pelos fleídeos. O uso de plantas com características morfológicas similares em outras localidades reforça essa hipótese.

PALAVRAS-CHAVE: plantas hospedeiras, especialização, arquitetura da planta, coloração críptica, variação geográfica, Heteroptera, *Phloea subquadrata*, Myrtaceae.

INTRODUÇÃO

A amplitude do conjunto de plantas utilizadas por uma espécie de inseto herbívoro é uma das suas principais características ecológicas (Singer 1983, Coley & Barone 1996, Schoonhoven *et al.* 2005), já que define sua base de recursos e, conseqüentemente, influencia sua dinâmica populacional e interações com outros organismos (Novotny *et al.* 2002). Tem sido notado que a maioria dos insetos fitófagos é relativamente específica (Strong *et al.* 1984, Bernays & Chapman 1994, Schoonhoven *et al.* 2005), e mesmo espécies com capacidade fisiológica para utilizar hospedeiros alternativos (*e.g.* Wicklund 1975) apresentam algum grau de preferência (Crawley 1983, Foss & Rieske 2003). Adicionalmente, espécies generalistas ao longo de sua distribuição geográfica podem ser especialistas localmente (Fox & Morrow 1981), devido a diferenças genéticas de preferência entre populações (*e.g.*, Bowers 1986), à disponibilidade relativa de espécies potencialmente hospedeiras (*e.g.*, Rowell-Rahier 1984) e/ou ao uso de espaços livres de inimigos (Mulatu *et al.* 2004). Neste último caso, a sobrevivência e o crescimento dos insetos sobre as plantas pode variar na ausência ou presença de inimigos naturais (Singer & Stireman 2003), e a seleção pode favorecer o uso exclusivo do hospedeiro com adequabilidade média máxima (Michaud 1990).

A composição de espécies de plantas nas comunidades e a estrutura de idade e tamanho das populações modificam-se não apenas no espaço mas também no tempo, de modo que a abundância relativa de cada tipo de alimento não é estática (Emlen 1966). Por outro lado, o risco associado a cada alimento potencial também pode variar, seja entre espécies ou entre indivíduos da mesma espécie de planta, ao longo do tempo (Mappes & Kaitala 1995, Scheirs & De Bruyn 2002, Nomikou *et al.* 2003). Em conseqüência, o uso de plantas hospedeiras é ecológica e evolutivamente variável (Singer 1983, Thompson 1988, Janz *et al.* 2001), sendo limitado por fatores morfológicos, fisiológicos e ecológicos (Schoonhoven *et al.* 2005).

A especialização pode ser favorecida quando ocorre um “trade-off” no qual os indivíduos utilizam uma espécie mais eficientemente do que várias (Futuyma 1983); a busca por espécies particulares de plantas permite o processamento mais eficiente das informações no ambiente e, portanto, maior precisão e/ou menor tempo de decisão no processo de escolha (Janz & Nylin

1997, Bernays & Funk 1999, Bernays 2001); ou quando a pressão dos inimigos naturais difere entre as espécies de hospedeiros e os indivíduos que utilizam as plantas onde obtêm maior escape de inimigos naturais são selecionados (Price *et al.* 1980, Bernays & Graham 1988, Bernays 1989). A vantagem ecológica da especialização parece ser a de que ela permite ao inseto adaptar-se mais estreitamente ao seu meio do que um inseto que utiliza uma ampla variedade de plantas hospedeiras. Por exemplo, especialistas podem beneficiar-se de coloração críptica eficaz contra predadores quando estão sobre a planta correta (Bernays 1988, Sandoval 1994).

Os poucos trabalhos que relacionam as espécies de pentatomóideos (Heteroptera: Pentatomoidea) com suas plantas hospedeiras são restritos às espécies pragas de culturas (Jones & Sullivan 1982, Pantoja *et al.* 1995) ou consistem em observações ocasionais (*e.g.*, Costa-Lima 1940). A grande maioria destes insetos alimenta-se da seiva das plantas, particularmente do floema (Grazia *et al.* 1999), e em muitas espécies ocorre a proteção dos ovos pela fêmea (Schuh & Slater 1995). Este é o caso dos fleídeos (Phloeidae), que possuem o corpo altamente modificado para imitar o substrato e para os quais há poucas informações disponíveis (Guilbert 2003). A família é composta por quatro espécies, *Serbana borneensis* Distant, de Bornéu (Grazia *et al.*, *no prelo*), *Phloeophana longirostris* (Spinola), *Phloea corticata* (Drury) e *P. subquadrata* Spinola, com indicações rigorosas de procedência somente no Brasil (Lent & Jurberg 1965).

Há registros de espécimes de *P. subquadrata* sobre troncos de *Terminalia cf. kuhlmannii* Alwan & Stace (Combretaceae) (Guilbert 2003), *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg., *C. rhombea* O. Berg., *C. guazumaefolia* (Cambess.) O. Berg. (Bernardes *et al.* 2005), *Myrciaria jaboticaba* (Vell.) O. Berg. (Myrtaceae) (Lent & Jurberg 1965, Bernardes *et al.* 2005), *Savia dictyocarpa* Müll. Arg. (antiga *Securinega guaraiuva* Kuhlman; Euphorbiaceae) e espécies indeterminadas de Myrtaceae (Lent & Jurberg 1965). Na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, foram encontrados vários indivíduos sobre mirtáceas nativas. Para entender a relação entre *P. subquadrata* e suas plantas hospedeiras, este trabalho respondeu as seguintes perguntas: (1) *P. subquadrata* ocorre somente em Myrtaceae ou utiliza indiscriminadamente outras famílias de plantas? (2) *P. subquadrata* apresenta preferência por espécies de plantas hospedeiras? (3) A distribuição dos indivíduos sobre as plantas é determinada pela arquitetura dos caules? (4) A

densidade de plantas hospedeiras afeta a distribuição espacial dos fleídeos?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Serra do Japi (23°11'S, 46°52'W), município de Jundiá, São Paulo, nos arredores da trilha Paraíso I, cerca de 1000m de altitude. A vegetação predominante é a floresta mesófila semidecídua, com alta diversidade florística e algumas famílias caracteristicamente bem representadas quanto ao número de espécies e indivíduos: Leguminosae (*sensu* amplo), Rutaceae, Meliaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Rubiaceae e Lauraceae (Leitão-Filho 1992). Ao redor da trilha, a mata secundária apresenta árvores relativamente espaçadas com altura entre seis e doze metros, com alguns indivíduos emergentes. O clima é sazonal, com verões quentes e úmidos e invernos frios e secos. As temperaturas médias mensais variam entre 13,5°C em julho e 20,3°C em janeiro (Pinto 1992).

Uso de plantas hospedeiras

Para determinar se *Phloea subquadrata* utilizou apenas espécies de Myrtaceae ou também de outras famílias, entre agosto de 2002 e abril de 2003 foram demarcadas aleatoriamente 15 parcelas de 30 x 10 m, da borda da trilha para o interior da mata. Os caules de todas as plantas vivas com altura igual ou superior a 2 m foram cuidadosamente inspecionados até 5 m de distância do solo, e confirmaram-se como hospedeiras as plantas em que foram observadas ninfas, fêmeas cuidando de ovos ou ninfas de 1º e 2º instares, e/ou adultos sugando o caule. A altura das plantas foi adotada como critério de amostragem para abranger todas as classes de diâmetro que poderiam ser utilizadas pelos insetos.

Todas as plantas inspecionadas foram identificadas como Myrtaceae ou não-Myrtaceae. As mirtáceas foram classificadas *a priori* em morfo-espécies, e identificadas posteriormente até o nível de espécie ou gênero quando foi possível coletar material reprodutivo. Caso o fleídeo ocorresse numa planta não-Myrtaceae, esta seria identificada até espécie. Espécies de Myrtaceae podem apresentar grande variação morfológica entre indivíduos, principalmente quanto ao

tamanho e forma das folhas e à coloração do caule (M. Sobral, *com. pess.*). Já que esta última característica é potencialmente importante para a camuflagem e sobrevivência dos fleídeos, conjuntos de indivíduos distintos e bem caracterizados foram considerados “variedades” e analisados separadamente.

Como cada ramo das plantas fornece alimento, sítio para reprodução e abrigo para *P. subquadrata* (e principalmente o substrato sobre o qual são crípticos), para os objetivos deste trabalho, cada ramo representou um recurso disponível no ambiente. Então, para o levantamento da abundância relativa das mirtáceas, os ramos originados a menos de 1,3 m de altura do solo foram registrados individualmente. Para verificar se *P. subquadrata* ocupou indiscriminadamente as plantas hospedeiras ou apresentou preferência por alguma espécie, as distribuições das frequências de ramos ocupados e não-ocupados de cada espécie utilizada foram comparadas por teste G (Sokal & Rohlf 1995). O índice de preferência de Manly (Krebs 1999) foi usado para avaliar quais espécies *P. subquadrata* preferiu. A fórmula para o índice de Manly é:

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \left[\frac{1}{\sum \left(\frac{r_j}{n_j} \right)} \right]$$

em que: α_i = índice de Manly para a espécie i; r_i, r_j = proporção de ramos da espécie i ou j utilizados; e n_i, n_j = proporção de ramos da espécie i ou j disponíveis no ambiente. Apenas ramos com diâmetro dentro da faixa de tamanho utilizada pelos fleídeos (*ver Resultados*) foram considerados disponíveis. A preferência reflete um desvio da utilização aleatória da espécie e é indicada por valores de $\alpha_i > 1/m$ (m = número total de espécies de plantas utilizadas). Do mesmo modo, se $\alpha_i < 1/m$, a espécie é evitada (*ver Krebs 1999 para mais detalhes*).

Seleção das plantas hospedeiras: características do caule

Embora as espécies de Myrtaceae sejam muito semelhantes no aspecto da maioria dos caracteres (McVaugh 1968 *apud* Barroso *et al.* 1991), a arquitetura do caule pode diferir entre elas, principalmente quanto à complexidade da superfície, com córtex que pode ou não se

esfoliar (Barroso *et al.* 1991). Para verificar se a complexidade da superfície do caule afetou a distribuição de *P. subquadrata* nas plantas hospedeiras, as espécies utilizadas foram classificadas em descamantes ou não-descamantes. Foram consideradas descamantes as espécies em que o ritidoma (*i.e.*, casca externa do caule) se desprende em lâminas, que podiam permanecer parcialmente presas ao caule e/ou se soltar em grandes porções. Por outro lado, foram classificadas como não-descamantes as espécies em que não se desprenderam lâminas ou em que se soltaram poucas placas espessas do caule. As frequências de ramos ocupados em relação ao número total de ramos em cada classe foram comparadas por teste G (Sokal & Rohlf 1995). Para as análises foram utilizados apenas os ramos registrados nas parcelas, pertencentes às classes de diâmetro ocupadas pelos fleídeos (*i.e.*, recurso disponível).

O tamanho das plantas, particularmente dos caules, também pode influenciar a escolha da planta hospedeira pelos fleídeos. Para testar essa hipótese, as estruturas de tamanho dos ramos ocupados e não-ocupados, para cada espécie de Myrtaceae, foram obtidas ao medir o diâmetro dos caules à altura do peito (DAP = 1,3 m do solo). Para aumentar o número de registros de plantas ocupadas, mirtáceas fora das parcelas foram inspecionadas à procura de *P. subquadrata*. Para as espécies em que o tamanho da amostra foi suficiente, as distribuições das frequências dos ramos ocupados e não-ocupados nas classes de tamanho foram comparadas por teste G (Sokal & Rohlf 1995).

Densidade das plantas e distribuição dos fleídeos

A distribuição espacial dos recursos (agrupamento e densidade dos ramos disponíveis) pode afetar a ocorrência e densidade de *P. subquadrata* sobre as plantas hospedeiras. Na Serra do Japi, as mirtáceas podem ocorrer isoladas ou em moitas de diferentes tamanhos, com 2 a 15 ramos potencialmente utilizáveis pelos fleídeos. Para investigar se *P. subquadrata* ocorreu mais freqüentemente sobre ramos isolados ou em moitas, entre julho e agosto de 2004 foram feitas 30 parcelas de 10 x 10 m. Desta vez, na tentativa de aumentar o número de registros de fleídeos, as parcelas foram estabelecidas em locais com a variedade “branca” de *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O.Berg, espécie abundante na área e uma das preferidas por *P. subquadrata* (*ver*

Resultados). Todas as espécies hospedeiras de Myrtaceae que possuíram ramos com $DAP \geq 4$ cm (valor mínimo da faixa de tamanho utilizada pelos fleídeos; *ver Resultados*) foram inspecionadas à procura de ninfas e/ou adultos, e a presença/ausência do inseto foi registrada. Um ramo foi considerado isolado quando nenhum outro ramo da mesma espécie (com $DAP \geq 4$ cm) ocorreu num raio de 50 cm do caule, no nível do solo. Por outro lado, moitas foram constituídas por ramos coespecíficos próximos, cuja distância entre os caules no nível do solo não foi superior a 50 cm.

Adicionalmente, para verificar se o tamanho dos ramos ocupados diferiu entre plantas isoladas e em moitas, os diâmetros em cada categoria foram comparados por ANOVA unifatorial (Sokal & Rohlf 1995). Para investigar se *P. subquadrata* ocupou os ramos maiores em cada moita, foram inspecionados 205 ramos das espécies hospedeiras em 50 moitas. Os diâmetros médios dos ramos ocupados e não ocupados em cada moita foram transformados em $\log(n+1)$ para sua normalização e comparados pelo teste *t* pareado (Sokal & Rohlf 1995).

Em maior escala espacial, locais com altas densidades de plantas hospedeiras podem atrair maior quantidade de fleídeos que locais com baixas densidades. Para testar se a densidade de plantas hospedeiras ($N / 100 \text{ m}^2$) influenciou a ocupação dos ramos por *P. subquadrata* e sua densidade sobre eles (proporção de ramos ocupados em cada parcela e número de fleídeos por número de ramos, respectivamente), foi utilizada análise de regressão linear (Sokal & Rohlf 1995). Os dados relativos às variáveis dependentes foram transformados em raiz quadrada de $(N + 0,5)$ para sua normalização.

RESULTADOS

Uso de plantas hospedeiras

Nas parcelas delimitadas em 2002-03 foram amostrados 3900 ramos vivos com altura igual ou superior a 2 m, dos quais 42% pertenceram a Myrtaceae e os restantes a outras famílias. No entanto, *P. subquadrata* utilizou apenas espécies de Myrtaceae como plantas hospedeiras. Foram registrados nessas parcelas 427 ninfas e 32 adultos distribuídos sobre 44 ramos. Uma fêmea foi observada com ovos e duas com ninfas de 1º e 2º instar fixas sob o abdome,

respectivamente. Em 88,6% dos ramos ocupados os indivíduos foram encontrados antes da zona de ramificação da planta (abaixo do fuste).

As mirtáceas foram representadas por dez espécies, das quais apenas seis foram ocupadas por *P. subquadrata* nas parcelas (2002-03): *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg, *Eugenia blastantha* (O. Berg) D. Legrand, *E. acutata* Miq., *E. neoverrucosa* Sobral, *Eugenia* sp. e Myrtaceae sp. indeterminada (Figura 1A-G). *Myrciaria floribunda* apresentou duas variedades, ambas utilizadas pelos fleídeos. A variedade “vermelha” incluiu os ramos com caule de cor castanho-avermelhada (Figura 1A), e a variedade “branca” os ramos com um mosaico castanho-acinzentado sobre o fundo claro marmorizado (Figura 1B). As espécies *E. subavenia* O. Berg., *E. cf. fusca* O. Berg, *E. pyriformis* Cambess e *Myrcia splendens* (Sw.) DC. não foram utilizadas nas parcelas. Entretanto, nos arredores da trilha, foram encontrados ocasionalmente três ramos de *E. cf. fusca* (Figura 1H) ocupados por ninfas e adultos (inclusive casais em cópula).

Além disso, foram registrados ninfas e um casal em cópula sobre um ramo de *Myrcia tomentosa* (Aubl.) DC., espécie não amostrada nas parcelas. Também fora das parcelas foram encontrados adultos e ninfas distribuídos sobre cinco ramos de *Campomanesia guazumaefolia* (Cambess.) O. Berg., espécie já mencionada como hospedeira na Serra do Japi (Bernardes *et al.* 2005). Nas parcelas demarcadas em 2004 foi registrada como espécie hospedeira *Siphoneugena widgreniana* O. Berg. (Figura 1I).

Os fleídeos não utilizaram as espécies de plantas hospedeiras de forma aleatória ($G = 17,4$; g. l. = 6; $p < 0,01$) e apresentaram preferência por *M. floribunda* variedade “branca”, *E. blastantha* e *Eugenia* sp. (Figura 2A). Resultados similares foram obtidos pela análise das parcelas feitas em 2004 ($G = 45,9$; g. l. = 7; $p < 0,001$), porém com a inclusão de *M. floribunda* variedade “vermelha” e *S. widgreniana* no conjunto de espécies preferidas (Figura 2B). Na amostragem de 2002-03 *M. floribunda* foi uma das mirtáceas mais abundantes na área, mas ao considerar a abundância de cada variedade separadamente, este padrão não se manteve. Adicionalmente, *E. blastantha* e particularmente *Eugenia* sp. foram pouco abundantes (Figura 3).

Seleção das plantas hospedeiras: características do caule

Quatro das seis espécies de mirtáceas hospedeiras registradas nas parcelas foram classificadas como descamantes: *M. floribunda* (ambas as variedades), *E. blasthantha*, *E. acutata*, e *Eugenia* sp. (Figura 1A-E). Os ramos dessas espécies foram ocupados preferencialmente em relação às espécies não-descamantes, *E. neoverrucosa* e Myrtaceae sp. indet. (Figura 4; $G = 7,0$; g. l. = 1; $p < 0,01$). A relação foi ainda mais forte com a inclusão de *E. cf. fusca* (Figura 1H) no grupo das espécies não-descamantes ($G = 10,6$; $p < 0,002$).

Os fleídeos utilizaram ramos com diâmetro (DAP) entre 4,4 e 16,6 cm ($\bar{X} \pm DP = 9,0 \pm 2,5$ cm), inclusive nas espécies hospedeiras não amostradas nas parcelas. Entretanto, não se distribuíram da mesma forma sobre caules de diferentes tamanhos. *Phloea subquadrata* foi mais freqüente nos ramos maiores de *E. acutata* ($G = 18,3$; g. l. = 3; $p < 0,001$), *M. floribunda* var. “branca” ($G = 40,6$; g. l. = 4; $p < 0,001$) e var. “vermelha” ($G = 13,6$; g. l. = 3; $p < 0,005$) (Figura 3). Apesar de testes estatísticos não terem sido aplicados para *E. blasthantha*, *E. neoverrucosa*, *Eugenia* sp. e Myrtaceae sp. indet., o padrão de utilização das plantas foi semelhante, com ramos ocupados principalmente nas maiores classes de tamanho de cada espécie (Figura 3).

Embora *E. subavenia* tenha sido a segunda espécie de mirtácea mais abundante na área (Figura 5), não foi utilizada por *P. subquadrata*. Essa espécie foi caracterizada por ramos pequenos (Figura 5), geralmente menores que o diâmetro mínimo utilizado pelos fleídeos. O padrão inverso de abundância e tamanho foi observado nas outras espécies. *Myrcia splendens* e *E. pyriformis* foram representadas por poucos ramos, e juntas totalizaram apenas 2,07% das mirtáceas amostradas ($N = 29$ e $N = 5$, respectivamente). Entretanto, a maior parte (62%) dos ramos de *M. splendens* e todos os de *E. pyriformis* apresentaram diâmetros pertencentes à faixa utilizada pelos fleídeos (Figura 5).

Densidade das plantas e distribuição dos fleídeos

Phloea subquadrata ocorreu com a mesma freqüência em ramos isolados (13,3% de ramos ocupados; $N = 135$ ramos) e em moitas (13,2% de ramos ocupados; $N = 590$ ramos). Além disso, o tamanho dos ramos ocupados em plantas isoladas e moitas foi semelhante ($F_{1, 94} = 2,32$;

$p = 0,127$). Em média, os indivíduos ocuparam os maiores ramos presentes em cada moita ($\bar{X} \pm DP$; ramos ocupados = $8,3 \pm 0,36$ cm; ramos não-ocupados = $7,6 \pm 0,31$ cm; $t = -2,41$; g. l. = 49; $p = 0,01$).

Nas parcelas, a densidade de espécies hospedeiras variou entre 2 e 52 ramos/ 100 m² ($N = 725$ ramos). Foram registrados 934 fleídeos (65 adultos e 869 ninfas do 2º ao 5º instar) em 96 ramos, com densidade variável entre zero e 3,4 indivíduos/ ramo em cada parcela ($\bar{X} \pm DP = 1,3 \pm 1,0$ indivíduos/ ramo). Não houve relação linear significativa entre a densidade de mirtáceas hospedeiras e a proporção de ramos ocupados ($r^2 = 0,05$; $F_{1, 28} = 2,44$; $p = 0,13$) ou a densidade de *P. subquadrata* ($r^2 = -0,02$; $F_{1, 28} = 0,30$; $p > 0,50$) (Figura 6A-B).

DISCUSSÃO

Padrão de uso de plantas hospedeiras

Os resultados deste estudo demonstram que *P. subquadrata* é um fitófago especialista associado com Myrtaceae na Serra do Japi. As espécies preferidas não foram as espécies mais abundantes na área de estudo, e em contrapartida espécies comuns como *Eugenia subavenia*, *E. acutata* e *E. neoverrucosa* foram evitadas. Como *P. subquadrata* não preferiu as mirtáceas mais abundantes, outros fatores, como o risco associado a cada espécie utilizável (Lill *et al.* 2002), a qualidade nutricional (Schoonhoven *et al.* 2005) e/ou as características físicas das plantas (Bernays & Chapman 1994) podem ter determinado a sua distribuição sobre as espécies hospedeiras. Por exemplo, os fleídeos não ocuparam ramos com diâmetro inferior a 4 cm. Então, é provável que *E. subavenia* não tenha sido utilizada devido ao pequeno diâmetro de seus ramos, apesar de sua alta abundância.

A utilização preferencial dos ramos de espécies com caules descamantes sugere que características morfológicas dos caules podem influenciar a escolha da planta hospedeira. Caules descamantes têm superfície estruturalmente mais complexa e apresentam maior quantidade de refúgios, devido às cascas que ficam apenas parcialmente presas ao ramo. De fato, indivíduos de *P. subquadrata* foram freqüentemente observados sob as cascas. Micro-habitats que fornecem abrigo devem ser particularmente importantes para estes fleídeos, já que enquanto se alimentam

ninfas e adultos são forçados a permanecer imóveis por longos períodos de tempo, o que aumenta sua vulnerabilidade a predadores e parasitóides. O seu comportamento, associado à sua forma e coloração, pode aumentar a proteção contra inimigos naturais nos ramos descamantes. Alternativamente, sob certas condições ambientais (*e.g.*, estação seca), o micro-habitat sob as cascas pode apresentar um microclima mais favorável ao desenvolvimento e à sobrevivência dos insetos.

As únicas mirtáceas descamantes evitadas foram *Eugenia acutata* e *E. pyriformis*, respectivamente as espécies mais e menos abundante. Enquanto nas outras espécies descamantes freqüentemente o ritidoma que permaneceu era liso e fino, em *E. acutata* ele foi visivelmente mais espesso (A. T. Salomão, *obs. pess.*). Essa característica poderia dificultar a penetração do aparelho bucal dos fleídeos na planta, diminuindo sua adequabilidade. Por sua vez, *E. pyriformis* possivelmente não foi utilizada pelos fleídeos devido à sua raridade na área e conseqüente redução em sua probabilidade de ser detectada. Entretanto, mesmo se presente em maior abundância seria possível que a espécie não fosse utilizada, já que as cascas que se desprenderam do tronco foram pequenas e, portanto, não ofereceriam aos fleídeos as mesmas vantagens que as cascas maiores das outras espécies.

O aspecto dos ramos também diferiu entre as espécies preferidas e evitadas quanto ao padrão de coloração. Nas espécies preferidas, as cascas e o tronco formaram um mosaico de manchas variáveis em tamanho, cor e forma. A heterogeneidade no padrão do caule poderia minimizar o risco de predação sem incorrer em custos adicionais, pela diminuição da probabilidade de encontro por predadores visualmente orientados e melhor camuflagem caso *P. subquadrata* fosse confundida com as manchas. Enquanto pouco ainda é conhecido sobre as pistas utilizadas por insetos sugadores de seiva na seleção das plantas hospedeiras (Schoonhoven *et al.* 2005), as peculiaridades da aparência dos caules nas plantas preferidas e a presença de olhos bipartidos nos fleídeos, com uma porção dorsal e uma ventral, sugerem que pistas visuais podem ser importantes para estes fitófagos. Entretanto, estudos experimentais são necessários para elucidar essa hipótese e também verificar a importância da estrutura externa do caule na aptidão de *P. subquadrata*.

Em cada espécie hospedeira, os fleídeos ocuparam mais freqüentemente os maiores ramos disponíveis, independentemente de ocorrerem em moitas ou isolados. Caules com diâmetros grandes devem fornecer maior volume de recursos alimentares para insetos sugadores de seiva como os fleídeos. Adicionalmente, podem permitir o desenvolvimento das ninfas de uma mesma fêmea sem que haja competição entre elas. Entretanto, competição seria importante apenas em caules de tamanho muito pequeno, inferior a um certo limiar (possivelmente 4 cm de diâmetro, valor mínimo da faixa de diâmetro utilizada). Por outro lado, caules mais espessos possuem maior superfície, o que significa que simplesmente pelo aumento da área a ser forrageada, predadores e parasitóides podem ter de procurar por mais tempo para encontrar os fleídeos, ocasionando menor mortalidade nestes ramos. Seleção de tamanhos específicos das plantas hospedeiras tem sido demonstrada em outros estudos, e freqüentemente é relacionada à aparência mais conspícua das plantas grandes em relação às pequenas (Rausher *et al.* 1981, Windig 1993), maior abundância ou qualidade de recursos alimentares (Braker 1989, Vasconcellos-Neto 1991, Nogueira-de-Sá & Vasconcellos-Neto 2003, Heisswolf *et al.* 2005) e/ou proteção contra inimigos naturais (Heisswolf *et al.* 2005, Paulino-Neto *et al.* 2005).

A ocorrência de *P. subquadrata* não foi relacionada à densidade de ramos (*i.e.*, disponibilidade de recursos) nas parcelas. Insetos herbívoros freqüentemente respondem à variação na densidade das plantas hospedeiras (Bach 1980, Solomon 1981), mas essas respostas podem ser positivas ou negativas (Strong *et al.* 1984) e variam em função da força da interação entre os fitófagos e as plantas (Root 1973). Algumas espécies, como *P. subquadrata* neste estudo, também podem ser aparentemente indiferentes à densidade das hospedeiras (*e.g.*, Rausher & Feeny 1980). Padrões imprevisíveis na distribuição dos indivíduos poderiam resultar da pressão de inimigos naturais. Parasitóides, por exemplo, podem ser mais abundantes e concentrar seus ataques em locais com alta densidade de insetos hospedeiros. Essa agregação pode, em muitos casos, causar mortalidade dependente de densidade que contribui fortemente para a regulação do hospedeiro (Hassel 1978). Entretanto, vários fatores não considerados neste estudo, como a matriz (*i.e.*, composição e abundância relativa) de espécies de plantas presentes no ambiente (Bach 1980), podem interferir na resposta dos herbívoros.

Variação geográfica no uso de plantas hospedeiras

O uso de espécies de Myrtaceae por *P. subquadrata* em diferentes localidades, como *Campomanesia xanthocarpa* e *C. rhombea* no sul do Brasil (Bernardes *et al.* 2005) e araçás (Myrtaceae spp.) no Rio de Janeiro (Lent & Jurberg 1965; J. Jurberg, *com. pes.*), sugere que a associação entre o fleídeo e essa família de plantas seja generalizada ao longo de sua distribuição geográfica. Isso de fato é possível, já que na área de distribuição do inseto, que se estende do sul da Bahia até o Rio Grande do Sul (Lent & Jurberg 1965, Guilbert 2003), Myrtaceae representa freqüentemente uma das famílias lenhosas dominantes (Landrum & Kawasaki 1997 *e referências*). Em adição, a ocupação de espécies diferentes das registradas na Serra do Japi indica que o subconjunto de espécies de mirtáceas utilizadas por cada população pode ser distinto, provavelmente em função da presença/ausência de espécies hospedeiras e sua abundância relativa em cada região (Fox & Morrow 1981, Bernays & Chapman 1994).

No limite norte de sua distribuição (sul da BA e ES), entretanto, *P. subquadrata* foi encontrada apenas sobre *Terminalia cf. kuhlmannii* (Combretaceae) (Guilbert 2003), apesar da dominância de Myrtaceae em relação ao número de espécies e indivíduos nas comunidades locais (Mori *et al.* 1983, Peixoto & Gentry 1990, Peixoto & Silva 1997, Assis *et al.* 2004). Ainda assim, algumas semelhanças entre os padrões regionais de uso das plantas pelos fleídeos podem ser traçadas. Em primeiro lugar, Myrtaceae e Combretaceae pertencem à ordem Myrtales (Judd *et al.* 2002), o que sugere alguma semelhança química e/ou estrutural (*e.g.*, floema intraxilemático) entre elas. De fato, considera-se que mudanças de hospedeiros, ou expansões do conjunto de plantas utilizadas, são mais prováveis de ocorrer entre plantas quimicamente similares (Jaenike 1990, Bernays & Chapman 1994). Além disso, similarmente às espécies preferidas por *P. subquadrata* na Serra do Japi, *T. cf. kuhlmannii* apresenta caule liso e descamante, formando um mosaico de manchas claras sobre o tronco escuro. Esse registro reforça a hipótese de que características morfológicas do caule, como textura, coloração e presença de cascas, são particularmente importantes na escolha da planta hospedeira pelos fleídeos.

Nesse sentido, é notável também o registro de *P. subquadrata* sobre *Savia dictyocarpa*

Müll. Arg. (Euphorbiaceae) (Lent & Jurberg 1965), que não apresenta afinidade taxonômica com Myrtales (Judd *et al.* 2002), mas possui caule liso e descamante, com padrão variegado de manchas claras sobre o tronco escuro. Essa espécie distribuiu-se do RJ e MG até SC, mas sua ocorrência é descontínua, estando presente com alta frequência em algumas áreas e ausente em outras (Lorenzi 1992). O principal fator determinante de sua utilização, então, poderia ser simplesmente a oportunidade ecológica de utilizar uma nova planta fisicamente próxima aos hospedeiros normais (Strong *et al.* 1984) em algumas localidades, favorecida pelas características externas do caule aparentemente adequadas. Entretanto, não existem informações sobre quais estágios do desenvolvimento de *P. subquadrata* foram encontrados sobre a espécie e a extensão geográfica em que a planta é utilizada.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a G. Q. Romero pelas sugestões na fase inicial do projeto, a J. Tamashiro e M. Sobral pela identificação das plantas, a L. F. Martins pelo auxílio no campo, a S. F. Sendoya pela edição das fotos, à Guarda Municipal de Jundiaí e aos funcionários da Base Ecológica da Serra do Japi pelo apoio logístico. Agradecimentos também a G. Q. Romero, M. O. Gonzaga, J. Grazia e M. M. Monteiro pelas importantes sugestões ao manuscrito. ATS foi financiada no período inicial do projeto por uma bolsa de estudos do Serviço de Apoio ao Estudante (SAE/UNICAMP) e no período final por uma bolsa da FMB. JVN foi financiado por uma bolsa de pesquisa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, bolsa no. 300539/94-0).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASSIS, A. M., THOMAZ, L. D. & PEREIRA, O. J. 2004. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. **Acta Bot. Bras.** 18: 191-201.
- BACH, C. E. 1980. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). **Ecology** 61: 1515-1530.

- BARROSO, G. M., PEIXOTO, A. L., ICHASO, C. L. F., COSTA, C. G., GUIMARÃES, E. F. & DE LIMA, H. C. 1991. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Volume 2. Viçosa: Imprensa Universitária. 377p.
- BERNARDES, J. L. C., GRAZIA, J., BARCELLOS, A. & SALOMÃO, A. T. 2005. Descrição dos estágios imaturos e notas sobre a biologia de *Phloea subquadrata* (Heteroptera: Phloeidae). **Iheringia - Série Zoologia** 95: 415-420.
- BERNAYS, E. A. 1988. Host specificity in phytophagous insects: selection pressure from generalist predators. **Entomol. Exp. Appl.** 49: 131-140.
- BERNAYS, E. A. 1989. Host range in phytophagous insects: the potential role of generalist predators. **Evol. Ecol.** 3: 299-311.
- BERNAYS, E. A. 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. **Annu. Rev. Entomol.** 46: 703-727.
- BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. 1994. **Host plant selection by phytophagous insects**. New York: Chapman & Hall. 312p.
- BERNAYS, E. A. & FUNK, D. J. 1999. Specialists make faster decisions than generalists: experiments with aphids. **Proc. R. Soc. Lond. B** 266: 151-156.
- BERNAYS, E. A. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology** 69: 886-892.
- BOWERS, M. D. 1986. Population differences in larval hostplant use in the checkerspot butterfly, *Euphydryas chalcedona*. **Entomol. Exp. Appl.** 40: 61-69.
- BRAKER, E. H. 1989. Oviposition on host plants by a tropical forest grasshopper (*Microtylopteryx hebardii*: Acrididae). **Ecol. Entomol.** 14: 141-148.
- COLEY, P. D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 27: 305-335.
- COSTA-LIMA, A. M. 1940. **Insetos do Brasil: Hemípteros**. 2^o tomo. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Agronomia. 351p.
- CRAWLEY, M. J. 1983. **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions**. Oxford: Blackwell. 437p.

- EMLEN, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. **Am. Nat.** 100: 611-617.
- FOSS, L. K. & RIESKE, L. K. 2003. Species-specific differences in oak foliage affect preference and performance of gypsy moth caterpillars. **Entomol. Exp. Appl.** 108: 87-93.
- FOX, L. R. & MORROW, P. A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? **Science** 211: 887-892.
- FUTUYMA, D. J. 1983. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. *In*: AHMAD, S. (ed.) **Herbivorous insects: host-seeking behaviour and mechanisms**. New York: Academic Press, p. 227-244.
- GRAZIA, J., DE FORTES, N. D. F. & CAMPOS, L. A. 1999. Heteroptera, Infraordem Pentatomoidea. *In*: BRANDÃO, C. R. F. & CANCELLO, E. M. (eds.) **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX, vol.5: invertebrados terrestres**. São Paulo: Fapesp, p. 101-112.
- GRAZIA, J.; SCHUH, R. T. & WHEELER, W. C. Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera). **Cladistics** (*no prelo*).
- GUILBERT, E. 2003. Habitat use and maternal care of *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) in the Brazilian Atlantic forest (Espírito Santo). **Eur. J. Entomol.** 100: 61-63.
- HASSEL, M. P. 1978. **The dynamics of arthropod predator-prey systems**. Princeton: Princeton University Press.
- HEISSWOLF, A., OBERMAIER, E. & POETHKE, H. J. 2005. Selection of large host plants for oviposition by a monophagous leaf beetle: nutritional quality or enemy-free space? **Ecol. Entomol.** 30: 299-306.
- JAENIKE, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 21: 243-273.
- JANZ, N., NYBLOM, K. & NYLIN, S. 2001. Evolutionary dynamics of host-plant specialization: a case study of the tribe Nymphalini. **Evolution** 55: 783-796.
- JANZ, N. & NYLIN, S. 1997. The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypothesis. **Proc. R. Soc. Lond.**

- B** 264: 701-707.
- JONES, W. A. & SULLIVAN, M. J. 1982. Role of host plants in population dynamics of stink bug (Hemiptera, Pentatomidae) pests of soybean in South Carolina. **Environm. Entomol.** 11: 867-875.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A., STEVENS, P. F. & DONOGHUE, M. J. 2002. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. 2nd edition. Sunderland: Sinauer Associates. 576p.
- KREBS, C. J. 1999. **Ecological methodology**. 2nd edition. Menlo-Park: Addison Wesley Longman, 620p.
- LANDRUM, L. R. & KAWASAKI, M. L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. **Brittonia** 49: 508-536.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. *In*: MORELLATO, L. P. C. (org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp/Fapesp, p. 40-63.
- LENT, H. & JURBERG, J. 1965. Contribuição ao conhecimento dos Phloeidae Dallas, 1851, com um estudo sobre genitália (Hemiptera, Pentatomoidea). **Rev. Brasil. Biol.** 25: 123-144.
- LILL, J. T., MARQUIS, R. J. & RICKLEFS, R. E. 2002. Host plants influence parasitism of forest caterpillars. **Nature** 417: 170-173.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Editora Plantarum Ltda. 352p.
- MAPPES, J. & KAITALA, A. 1995. Host-plant selection and predation risk for offspring of the parent bug. **Ecology** 76: 2668–2670.
- MICHAUD, J. P. 1990. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. **Oikos** 57: 278-279.
- MORI, S. A., BOOM, B. M., CARVALINO, A. M. & SANTOS, T. S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian wet forest. **Biotropica** 15: 68-70.
- MULATU, B., APPLEBAUM, S. W. & COLL, M. 2004. A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space. **Oikos** 107: 231-238.
- NOGUEIRA-DE-SÁ, F. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2003. Host plant utilization and population

- abundance of three tropical species of Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **J. Nat. Hist.** 37: 681-696.
- NOMIKOU, M., JANSSEN, A. & SABELIS, M. W. 2003. Herbivore host plant selection: whitefly learns to avoid host plants that harbour predators of their offspring. **Oecologia** 136: 484-488.
- NOVOTNY, V., BASSET, Y., MILLER, S. E., DROZD, P. & CIZEK, L. 2002. Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. **J. Anim. Ecol.** 71: 400-412.
- PANTOJA, A., DAZA, E., GARCIA, C., MEJÍA, O. I. & RIDER, D. A. 1995. Relative abundance of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) in southwestern Colombia rice fields. **J. Entomol. Sci.** 30: 463-467.
- PAULINO-NETO, H. F., ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2005. Interactions between *Oncideres humeralis* Thomson (Coleoptera: Cerambycidae) and Melastomataceae: host plant selection and patterns of host use in south-east Brazil. **Neotrop. Entomol.** 34: 7-14.
- PEIXOTO, A. L. & GENTRY, A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Rev. Brasil. Bot.** 13: 19-25.
- PEIXOTO, A. L. & SILVA, I. M. 1997. Tabuleiro forests of Northern Espírito Santo, South-eastern Brazil. In Davis, S. D. (org.) **Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation**. Volume 3: The Americas. Cambridge: IUCN Publications Unit, p. 369-372.
- PINTO, H. S. 1992. Clima na Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C. (org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp/Fapesp, p. 30-39.
- PRICE, P. W., BOUTON, C. E., GROSS, P., MCPHERON, B. A., THOMPSON, J. N. & WEIS, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 11:41-65, 1980.
- RAUSHER, M. D. & FEENY, P. 1980. Herbivory, plant density, and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. **Ecology** 61: 905-917.
- RAUSHER, M., MACKEY, D. A. & SINGER, M. C. 1981. Pre and post alighting host discrimination by *Euphydryas editha* butterflies: the behavioral mechanism causing clumped distributions of egg clusters. **Anim. Behav.** 29: 1220-1228.

- ROOT, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). **Ecol. Monogr.** 43: 95-124.
- ROWELL-RAHIER, M. 1984. The food plant preferences of *Phratora vitellinae* (Coleoptera: Chrysomelinae). A. Field observations. **Oecologia** 64: 369-374.
- SANDOVAL, C. P. 1994. Differential visual predation on morphs of the walking-stick *Timema cristinae* (Phasmatodeae: Timemidae) and its consequences for food plant utilization. **Biol. J. Linn. Soc.** 52: 341-356.
- SCHEIRS, J. & DE BRUYN, L. 2002. Temporal variability of top-down forces and their role in host choice evolution of phytophagous arthropods. **Oikos** 97: 139-144.
- SCHOONHOVEN, L. M., VAN LOON, J. J. A. & DICKE, M. 2005. **Insect-plant biology**. Oxford: Oxford University Press. 421 p.
- SCHUH, R. T. & SLATER, J. A. 1995. **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history**. Ithaca: Cornell University Press. 336p.
- SINGER, M. C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution** 37: 389-403.
- SINGER, M. S. & STIREMAN, J. O. III. 2003. Does anti-parasitoid defense explain host-plant selection by a polyphagous caterpillar? **Oikos** 100: 554-562.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. 3rd edition. New York: W. H. Freeman and Company. 887p.
- SOLOMON, B. P. 1981. Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. **Ecology** 62: 1205-1214.
- STRONG, D. R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, R. 1984. **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Cambridge: Harvard University Press, 312 p.
- THOMPSON, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomol. Exp. Appl.** 47: 3-14.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1991. Interactions between Ithomiinae butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. *In*: PRICE, P. W., LEWINSOHN, T. M., FERNANDES, G. H., BENSON, W. W. (eds.) **Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and**

temperate regions. New York: John Wiley & Sons, pp. 291-313.

WICKLUND, C. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. **Oecologia** 18: 185-197.

WINDIG, J. J. 1993. Intensity of *Longitarsus jacobaeae* herbivory and mortality of *Senecio jacobaea*. **J. Appl. Ecol.** 30: 179-186.

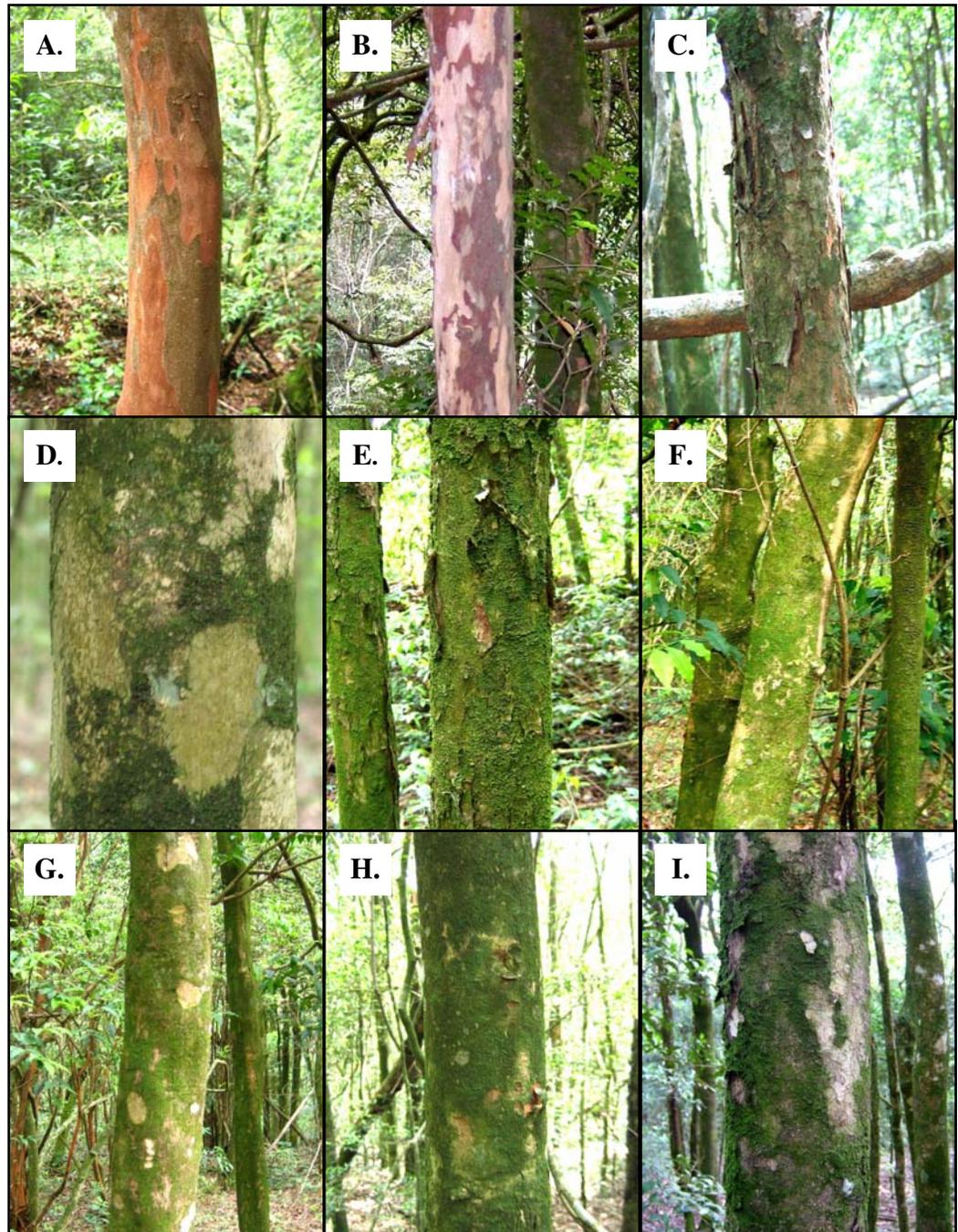


Figura 1. Caules de espécies de Myrtaceae hospedeiras de *Phloea subquadrata* na Serra do Japi, Jundiáí, SP. **A.** *Myrciaria floribunda* var. “vermelha”; **B.** *M. floribunda* var. “branca”; **C.** *Eugenia blasthantha*; **D.** *Eugenia* sp.; **E.** *E. acutata*.; **F.** *E. neoverrucosa*; **G.** Myrtaceae sp. ind.; **H.** *E. cf. fusca*; **I.** *Siphoneugena widgreniana*. A-E e I são descamantes e F-H são não-descamantes. H foi registrada como hospedeira fora das parcelas e I nas parcelas feitas em 2004.

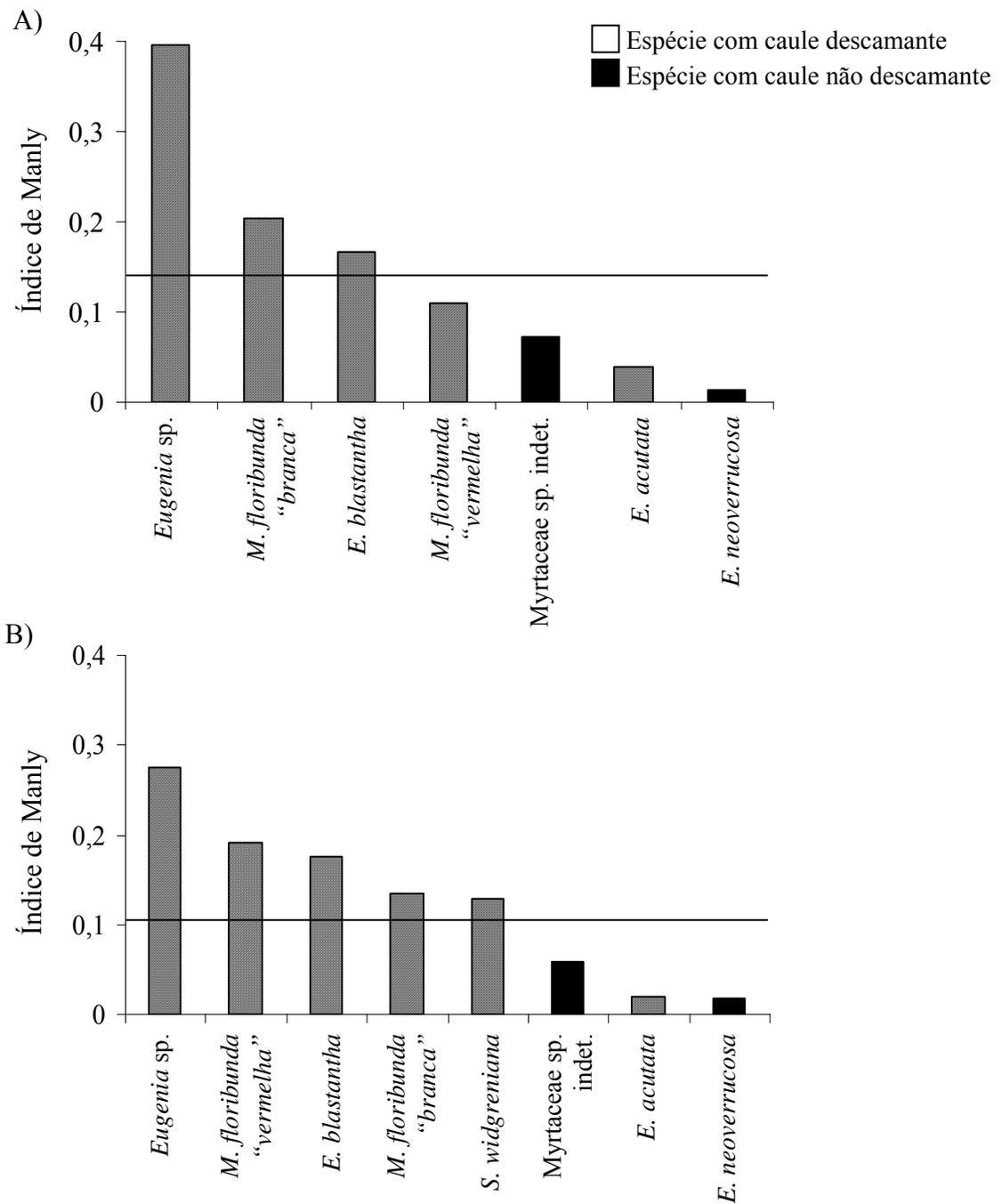


Figura 2. Índice de preferência de Manly (α) para as espécies de mirtáceas hospedeiras de *Phloea subquadrata* na Serra do Japi. A) Amostragem realizada em 2002-03, em 15 parcelas de 300 m². Para ausência de seletividade, $\alpha = 0,143$. Plantas disponíveis = 618; utilizadas = 44. B) Amostragem realizada em 2004, em 30 parcelas de 100 m². Para ausência de seletividade, $\alpha = 0,111$. Plantas disponíveis = 638; utilizadas = 96. Valores superiores ao de α indicam preferência e valores inferiores significam rejeição.

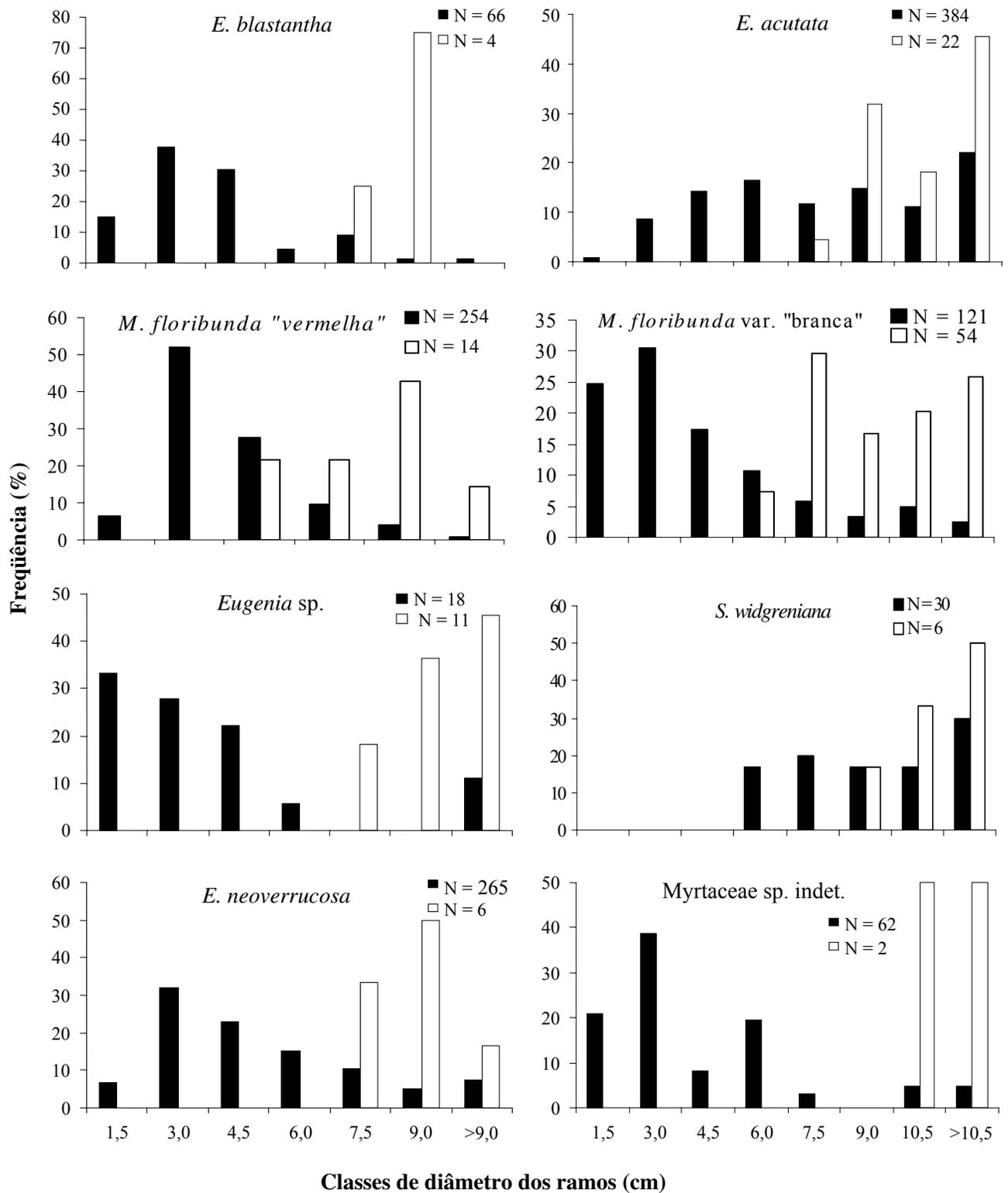


Figura 3. Estrutura de tamanho (DAP) dos ramos de mirtáceas hospedeiras ocupados (barras brancas) e não-ocupados (barras pretas) por *Phloea subquadrata* na Serra do Japi, em 2002-03. *Siphoneugena widgreniana* foi amostrada apenas em 2004.

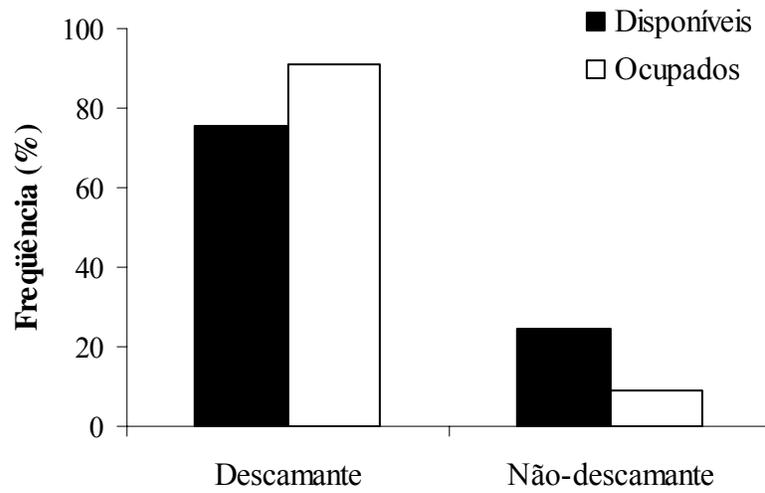


Figura 4. Frequência relativa de ramos disponíveis e ramos ocupados por *Phloea subquadrata* nas mirtáceas hospedeiras com caule descamante e não descamante.

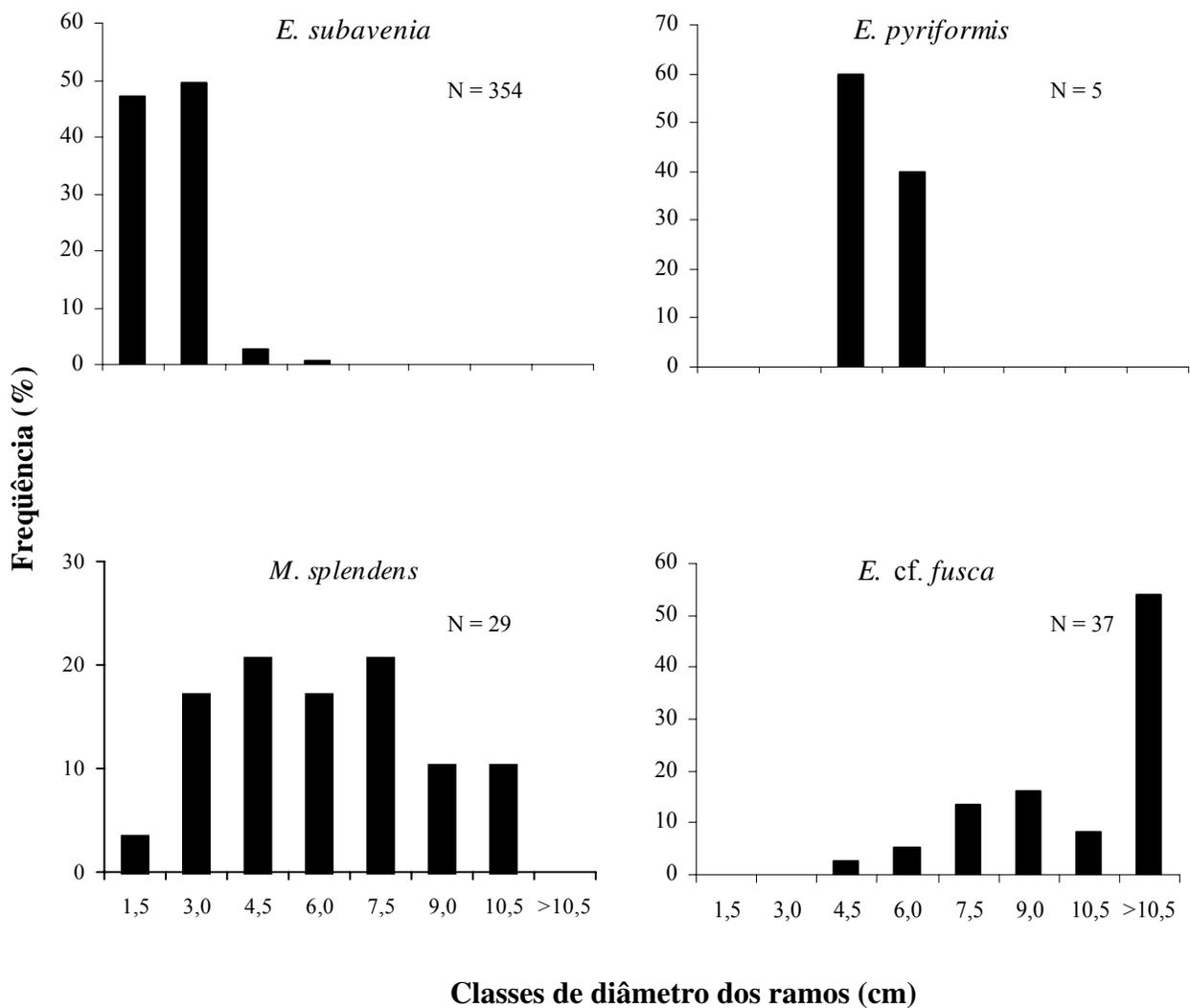


Figura 5. Estrutura de tamanho (DAP) dos ramos de mirtáceas não utilizadas por *Phloea subquadrata* dentro das parcelas, em 2002-03 na Serra do Japi. *Eugenia subavenia* e *E. pyriformis* têm ramos descamantes, e *M. splendens* e *E. cf. fusca* possuem ramos não-descamantes.

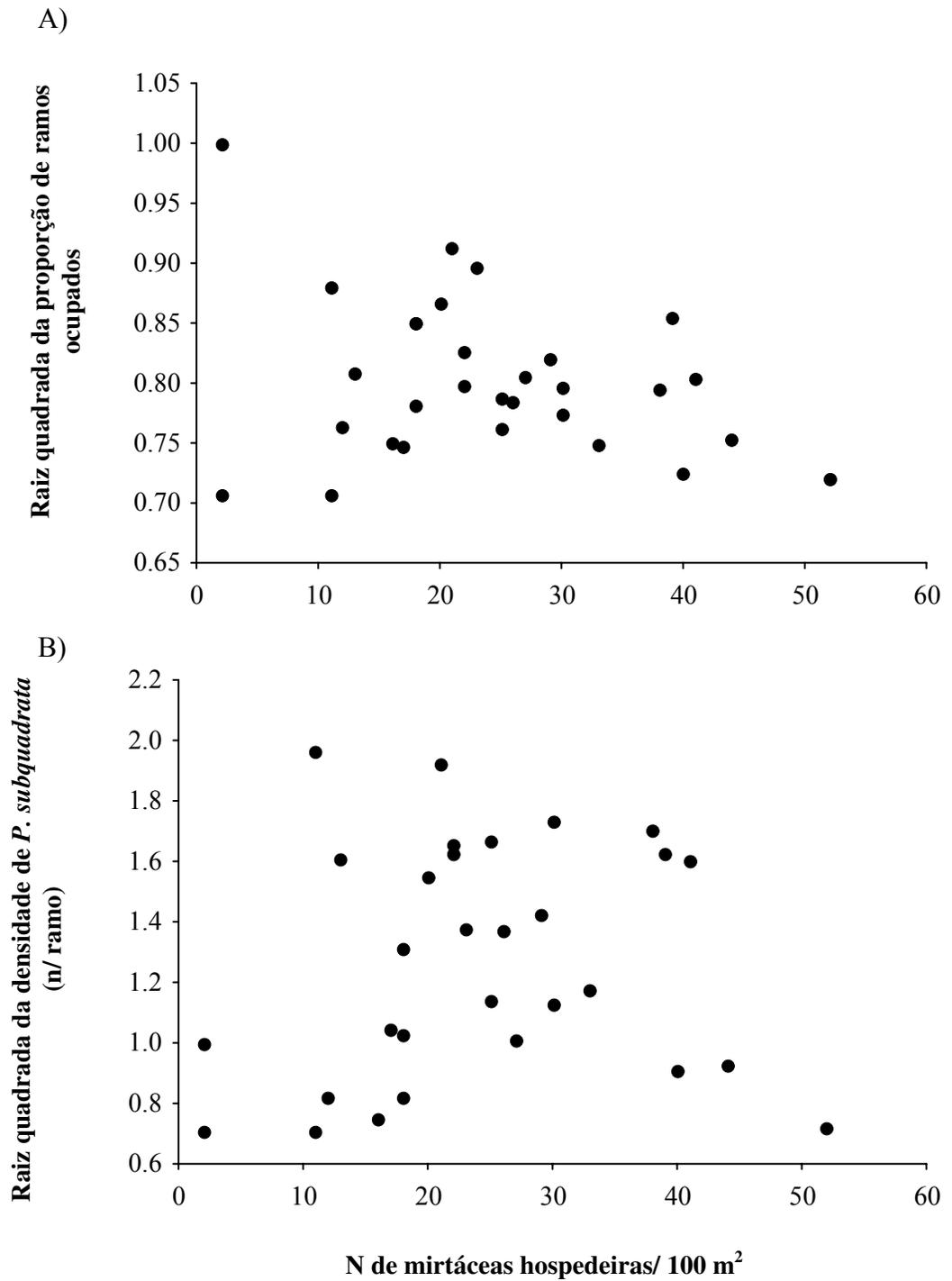


Figura 6. Relação entre a densidade de ramos de mirtáceas hospedeiras por parcela (N/ 100 m²) e: A) a raiz quadrada da proporção de ramos ocupados por *P. subquadrata*; B) a raiz quadrada da densidade de *P. subquadrata* em cada parcela (N / ramo).

**DINÂMICA E ESTRUTURA POPULACIONAL DE *PHLOEA SUBQUADRATA*
SPINOLA (HETEROPTERA: PHLOEIDAE) EM *MYRCIARIA JABOTICABA*
(Vell.) O. Berg. (MYRTACEAE)**

RESUMO

Phloea subquadrata (Heteroptera: Phloeidae) é um pentatomóideo fitófago que vive sobre troncos de árvores, quase indistinto do substrato devido ao seu corpo altamente modificado. Apresenta cuidado maternal e carrega a prole fixa sob o abdome. Neste estudo, as flutuações populacionais, a fenologia e razão sexual sobre a planta hospedeira *Myrciaria jaboticaba* foram investigadas durante três anos. Também foi avaliada a variação na distribuição vertical sobre os caules em diferentes estações climáticas. *Phloea subquadrata* ocorreu durante todo o ano sobre *M. jaboticaba*, mas o período reprodutivo foi restrito à estação quente e chuvosa. A densidade variou entre os meses do mesmo ano e entre anos, e houve nítida variação na estrutura etária ao longo do tempo. A razão sexual não diferiu de 1:1 apenas no período de recrutamento dos adultos, na primeira metade da estação chuvosa, e foi desviada a favor de machos nos outros meses. A distribuição dos fleídeos sobre os caules foi mais próxima ao solo na estação seca que na chuvosa. A dinâmica, fenologia e o período de oviposição desta população foram afetados por fatores abióticos (temperatura e precipitação). Além disso, condições climáticas também pareceram desempenhar um papel importante na seleção de micro-habitats sobre a planta hospedeira.

PALAVRAS-CHAVE: Interações inseto-planta, dinâmica populacional, estrutura etária, razão sexual, micro-habitat, *Phloea*, Brasil.

INTRODUÇÃO

Populações de insetos fitófagos apresentam diferentes padrões e níveis de variação da abundância de imaturos e adultos ativos (Peck 1999, Monteiro & Macedo 2000), atividade reprodutiva (Jones & Rienks 1987) e/ou dispersão ao longo do tempo (Peterson 1997). Em um mesmo ano, estes eventos podem ser restritos a certos períodos ou ocorrer mais ou menos continuamente (Wolda 1980, Boinski & Fowler 1989). De um ano para outro, a abundância das populações de insetos pode apresentar flutuações pequenas em regiões tropicais com maior previsibilidade e estabilidade climática (Ehrlich & Gilbert 1973, Wolda 1978a), ou apresentar grandes variações em áreas com sazonalidade marcada por estações secas e chuvosas (Denlinger 1980, Vasconcellos-Neto 1980, Frieiro-Costa & Vasconcellos-Neto 2003).

Embora as causas evolutivas para as variações populacionais ainda sejam amplamente desconhecidas, a curto prazo essas flutuações estão potencialmente relacionadas a fatores abióticos e bióticos, independentes ou dependentes de densidade (Hunter & Price 1992, Price 1997). Há um consenso cada vez maior de que a limitação por recursos e competição intra-específica, que constituem forças "bottom-up", e o impacto de inimigos naturais (forças "top-down") atuam conjuntamente sobre as populações de herbívoros (Lawton & McNeill 1979, Price *et al.* 1980, Hunter & Price 1992, Lill 2001, Walker & Jones 2001, Denno *et al.* 2002, Gratton & Denno 2003). A importância relativa de cada fator deve variar temporal e espacialmente, de acordo com a história de vida dos organismos e alterações ambientais físicas, como clima e disponibilidade de água (Crawley 1983, Price 1997, Walker & Jones 2001, Denno *et al.* 2002, Gratton & Denno 2003).

Condições climáticas podem influenciar direta ou indiretamente a dinâmica populacional e o ciclo de vida de insetos fitófagos (Boinski & Fowler 1989, Kurota & Shimada 2002). Efeitos diretos podem resultar, por exemplo, de temperaturas extremas (Bursell 1974a), baixa umidade do ar que provoca desidratação e morte dos indivíduos (Bursell 1974b), ou de altos níveis de precipitação que impedem a oviposição ou causam mortes diretamente pela ação mecânica (Silveira-Neto *et al.* 1976, Boinski & Fowler 1989). Indiretamente, variações climáticas podem alterar a disponibilidade de micro-habitats adequados à permanência e sobrevivência dos

indivíduos. Do mesmo modo, flutuações no padrão de chuvas afetam a fenologia das plantas hospedeiras e, conseqüentemente, a disponibilidade e/ou qualidade dos recursos para herbívoros (Wolda 1978b, Denlinger 1986, Freitas *et al.* 2001, Frieiro-Costa & Vasconcellos-Neto 2003).

Pouco é conhecido sobre a dinâmica de populações de insetos nos trópicos, onde mesmo as informações mais básicas sobre sua história de vida são inexistentes (Wolda 1988, 1992). *Phloea subquadrata* Spinola, 1837 (Heteroptera: Phloeidae) pertence a uma pequena subfamília de insetos endêmicos da América do Sul (Schuh & Slater 1995, Grazia *et al.*, *no prelo*), com indicações rigorosas de procedência somente no Brasil (Lent & Jurberg 1965). Vive sobre o tronco de árvores, principalmente espécies de Myrtaceae com caule descamante (Capítulo 1). Devido à sua coloração e seu corpo altamente modificado, assemelha-se à casca das árvores. A fêmea protege os ovos (Guilbert 2003) e carrega a prole fixa sob o abdome até pouco depois da primeira muda (Bernardes *et al.* 2005).

Os objetivos deste trabalho foram: descrever a flutuação populacional e a fenologia (variações temporais na estrutura etária) de *P. subquadrata* sobre a planta hospedeira *Myrciaria jaboticaba* (Vell.) O. Berg.; avaliar se a sazonalidade de fatores abióticos, como precipitação e temperatura, influenciam a dinâmica populacional de *P. subquadrata*; determinar a razão sexual desta população; verificar se a distribuição vertical de *P. subquadrata* sobre as plantas hospedeiras varia entre as estações climáticas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Serra do Japi (23°11'S, 46°52'W), município de Jundiá, São Paulo, na área de uma propriedade particular situada a 950 m de altitude. O local apresenta um conjunto de 31 jaboticabeiras (*M. jaboticaba*, Myrtaceae) plantadas há mais de 40 anos, que têm de um a 11 ramos (como definido no capítulo 1) com diâmetros à altura do peito entre 7 e 49 cm. Há poucas árvores de outras espécies entre elas, e a uma distância de 30-50 m ocorre a mata semi-decídua que constitui a vegetação predominante na serra (Leitão-Filho 1992).

O clima é sazonal, com verões quentes e úmidos de outubro a março e invernos frios e

secos de abril a setembro (Pinto 1992). Durante o estudo, as temperaturas médias mensais variaram entre 15,4°C em julho e 23,8°C em fevereiro (Figura 1). A sazonalidade foi mais marcante nos anos de 2002 e 2003, com uma estação seca bastante severa em 2003. No ano de 2004 as chuvas foram mais distribuídas ao longo do ano e a estação seca foi curta, concentrada em agosto e setembro (Figura 1).

Dinâmica populacional e estrutura etária

Para estudar a dinâmica populacional de *Phloea subquadrata* no campo, foram amostrados mensalmente 19 a 22 indivíduos de *M. jaboticaba* no período de abril de 2002 a março de 2005. As plantas foram numeradas e escolhidas através de sorteio a cada mês. Os caules das árvores foram inspecionados cuidadosamente até 5 m de altura, com o auxílio de uma escada, para registro do número de ninfas e adultos. O tempo de inspeção por planta variou de 15 a 40 minutos, dependendo do seu tamanho (número de ramos e diâmetro).

A flutuação populacional de *P. subquadrata* foi definida como a variação em densidade do inseto ao longo do tempo. Já que o tamanho das árvores amostradas foi variável entre meses, a densidade dos fleídeos foi determinada como o número de indivíduos por área (superfície) de caule. Como a forma dos caules assemelha-se a um cilindro, sua área foi estimada pelo produto do perímetro da planta com a altura inspecionada (5 m). Então, a área amostrada em cada jaboticabeira variou de 2,4 a 30,3 m² ($\bar{X} \pm DP = 10,8 \pm 7,5$ m²) e mensalmente foram amostrados entre 115,1 e 284,8 m² ($\bar{X} \pm DP = 209,3 \pm 33,5$ m²). A estimativa do tamanho populacional em cada ano foi obtida pela média dos produtos da densidade mensal com a área de superfície total das jaboticabeiras (426,1 m²). A superfície dos caules foi considerada especialmente relevante neste estudo populacional porque constitui o substrato sobre o qual *P. subquadrata* é críptica. A fenologia da população foi representada pela variação temporal na estrutura etária (Peck 1999, Romero & Vasconcellos-Neto 2003, 2005a) dos fleídeos. Para determinar a distribuição mensal nas classes de idade, cada indivíduo de *P. subquadrata* encontrado foi identificado como ninfa de 1º, 2º, 3º, 4º ou 5º instar (segundo Bernardes *et al.* 2005) ou adulto.

A ocorrência de cópulas e o número de desovas foram registrados mensalmente para

determinar o período reprodutivo. O número de ovos protegidos por cada fêmea também foi registrado. A proporção de cópulas foi definida como a razão entre o número de fêmeas em cópula e o número total de fêmeas. A proporção de fêmeas com desovas também foi obtida considerando o número total de fêmeas amostradas. O número de ovos postos pelas fêmeas nas diferentes estações reprodutivas foi comparado por meio do teste de Kruskal-Wallis, com nível de significância $\alpha = 0,05$. O teste de Dunn foi usado para determinar desigualdades entre as estações (Zar 1996).

Sincronia entre eventos

Para avaliar se fatores climáticos afetaram as flutuações populacionais de *P. subquadrata*, a densidade mensal total, de ninfas e adultos foi correlacionada com a precipitação total e temperatura média mensais por meio do índice de correlação de Spearman (Zar 1996). O mesmo teste foi utilizado para verificar se fatores climáticos influenciaram a fenologia dos fleídeos, considerando as abundâncias relativas mensais de ninfas de 1º, 2º, 3º, 4º e 5º instares, adultos e fêmeas com ovos. O índice de correlação de Spearman foi selecionado após utilizar o teste de Shapiro-Wilk para testar a normalidade dos dados e verificar que a maioria não tinha distribuição normal, mesmo após transformação.

Considerando que, em geral, organismos não respondem imediatamente às mudanças ambientais (Krebs 2001), também foram feitas correlações com defasagem de um, dois e três meses das variáveis dependentes (densidade e abundância do inseto). Os dados de precipitação e temperatura foram obtidos na Estação Experimental de Jundiaí (EEJ), que se localiza a 8 Km da área de estudo e está a 710 m de altitude. Os dados de temperatura foram ajustados para a área de estudo, subtraindo-se 0,6°C a cada 100 m de elevação (Ogden & Powell 1979). Portanto, foram subtraídos 1,44°C dos dados originais. Para os dados de precipitação não foi necessária uma correção para altitude, já que as chuvas não variam entre locais de diferentes altitudes na Serra (Pinto 1992).

Razão sexual

O sexo dos indivíduos adultos foi identificado segundo Lent e Jurberg (1965) para determinar a razão sexual. Os dados foram agrupados para os três anos, por causa do baixo número de indivíduos em alguns meses. A razão sexual em cada mês foi comparada utilizando o teste qui-quadrado com a correção para continuidade de Yates (Zar 1996).

Distribuição vertical nas plantas

A posição dos fleídeos sobre o caule das plantas hospedeiras pode variar entre diferentes períodos de tempo (Guilbert 2003). Para investigar se a ocupação dos ramos diferiu entre as estações climáticas, de junho de 2003 a março de 2004 a distribuição vertical de *P. subquadrata* foi determinada pela mensuração da posição dos adultos em relação ao solo. Entre abril de 2004 e fevereiro de 2005, foi considerada também a localização das ninfas. Para os dois períodos, apenas um registro foi feito para casais em cópula e grupos ($N \geq 2$), já que a posição dos insetos agrupados pode não ser independente. Nestes casos, foi registrada apenas a localização do indivíduo mais próximo ao solo.

Os dados de altura foram agrupados em quatro categorias, com base nas condições climáticas predominantes na Serra do Japi: estação seca (S), intermediária seca-chuvosa (S-C), chuvosa (C) e intermediária chuvosa-seca (C-S). A estação seca incluiu os dados coletados de junho a setembro e a estação chuvosa compreendeu os dados de dezembro a março. As estações intermediárias corresponderam a períodos de transição e abrangeram os meses de outubro-novembro e abril-maio, respectivamente. Então, a análise para os dados obtidos entre junho de 2003 e março de 2004 foi feita para três categorias apenas (a estação intermediária chuvosa-seca não foi amostrada). Para a análise do período posterior (abril de 2004 a março de 2005) os dados de ninfas e adultos foram agrupados, já que comumente ocorreram juntos nos mesmos grupos. As amostras foram consideradas independentes porque as árvores inspecionadas foram diferentes entre os períodos de amostragem, assim como os indivíduos cujas alturas foram medidas. As posições dos fleídeos durante as estações climáticas foram comparadas com o teste Kruskal-Wallis, com nível de significância (α) de 0,05. O teste Q de Dunn foi utilizado para determinar diferenças entre as estações (Zar 1996).

RESULTADOS

Dinâmica populacional e estrutura etária

Ninfas e adultos estiveram presentes durante todo o período de estudo. A densidade de ninfas foi sempre superior à de adultos (Figura 2), e a dinâmica da população acompanhou basicamente as flutuações no número de ninfas. A abundância de *P. subquadrata* variou entre anos e entre os meses do mesmo ano (Figura 2), porém, não houve um padrão bem definido de flutuação sazonal da densidade. Observou-se apenas uma tendência ao aumento do número de adultos no início da estação chuvosa e à diminuição na densidade de ninfas neste mesmo período. No fim da estação chuvosa ocorreu aumento do número de ninfas e crescimento populacional (após o período de oviposição; veja abaixo) (Figura 2). Assim, em fevereiro-abril de 2003, janeiro-fevereiro de 2004 e fevereiro-março de 2005, aproximadamente metade da população era constituída por ninfas de 1º e 2º instares. Na estação fria e seca, a maior parte dos indivíduos estava no 3º e 4º instares ninfais, e atingiram as fases subadulta e adulta no início da estação chuvosa (outubro-janeiro de 2002, novembro-dezembro de 2003 e setembro-dezembro de 2004) (Figura 3). Houve, portanto, nítida variação na estrutura etária ao longo do tempo.

A densidade dos fleídeos nas plantas foi bastante elevada durante 2002, com até 89 ninfas e 8 adultos/10 m² de superfície de caule (em agosto e dezembro, respectivamente). A população sobre as jabuticabeiras foi composta por $1663,9 \pm 242,6$ indivíduos, e a densidade total média ($\bar{X} \pm EP = 46,9 \pm 6,8$ indivíduos/10 m²; $N = 12$) foi 3,2 e 4,1 vezes maior que em 2003 ($14,9 \pm 2,5$ ind./10 m²) e 2004 ($11,3 \pm 0,9$ ind./10 m²), respectivamente. A diminuição acentuada do tamanho populacional ocorreu em dezembro de 2002, quando houve uma redução bastante significativa do número de ninfas de 4º e 5º instares. A adição de ninfas dos primeiros instares, principalmente no fim do verão (entre março e abril de 2003), não foi suficiente para elevar a densidade até os níveis anteriores. Adicionalmente, no ano de 2003 o número de ninfas decresceu continuamente de maio a dezembro (Figura 2). A população voltou a crescer entre janeiro e abril de 2004 com o aparecimento das ninfas pequenas (novamente sem alcançar as densidades do ano anterior), e neste ano a densidade de imaturos manteve-se mais ou menos constante, sofrendo decréscimo apenas em novembro, no período de recrutamento dos adultos. A

densidade dos fleídeos aumentou novamente em fevereiro e março de 2005, e desta vez a população atingiu os níveis de densidade do ano anterior (Figura 2). Nos últimos dois anos de estudo, apesar das flutuações populacionais distintas, a densidade média foi semelhante tanto para ninfas ($t = 1,190$, g.l. = 14,7, $p = 0,25$) quanto para adultos ($t = -1,4686$, g.l. = 22, $p = 0,16$). O tamanho populacional estimado foi de $526,5 \pm 87,9$ indivíduos em 2003 e $401,1 \pm 31,0$ indivíduos em 2004.

Ninfas de 1º instar foram adicionadas à população entre outubro e abril (Figura 3). Em cada estação reprodutiva ocorreram dois picos de densidade, o primeiro no início do período (outubro-novembro de 2002 e outubro-2003 a janeiro de 2004) e o segundo ao fim (janeiro-março de 2003, abril de 2004, fevereiro de 2005). Na estação 2004-05 não foi registrado o primeiro pico, porém este deve ter ocorrido em novembro, dado o aparecimento de ninfas de 2º instar em dezembro. Ao longo do estudo, as ninfas de 2º instar surgiram na população nos períodos subseqüentes aos primeiros picos de densidade do 1º instar e atingiram proporção máxima após o segundo pico (fevereiro a abril de 2003, janeiro-fevereiro e maio de 2004 e março de 2005) (Figura 3). Em abril de 2002, a proporção dessa fenofase na população foi bastante alta, o que provavelmente reflete a ocorrência de um pico de 1º instar em fevereiro e/ou março. As ninfas de 2º instar ocorreram na maior parte do ano, sendo ausentes ou pouco freqüentes apenas no final do inverno e/ou início da primavera (julho e setembro de 2002, setembro-outubro de 2003, setembro-novembro de 2004) (Figura 3).

Durante os picos de abundância, a proporção de ninfas de 3º instar chegou a representar 65% do total de indivíduos. Essas ninfas apareceram na população em janeiro-fevereiro e ocorreram em maior proporção um ou dois meses após um pico de 2º instar (em junho-agosto de 2002 e 2003, março de 2004 e janeiro de 2005), desaparecendo em novembro (Figura 3). As ninfas de 4º instar ocorreram em maior proporção de maio a outubro-novembro em 2002 e 2003 e de abril a setembro em 2004, e estiveram ausentes principalmente em janeiro (Figura 3). Subadultos estiveram presentes em maior proporção durante a primavera e começo do verão. Nos demais períodos foram pouco freqüentes ou ausentes (Figura 3). Os adultos, embora presentes durante todo o ano, apresentaram picos restritos ao verão (dezembro a março em 2002-

03, novembro a janeiro-fevereiro em 2003-04 e 2004-05). Além disso, a proporção de insetos adultos nunca representou mais que 35% da população, exceto em dezembro de 2004, quando chegou a 45% do número total de indivíduos (Figura 3).

Casais em cópula foram registrados durante quase todo o período de estudo (Figura 4). O período de acasalamento só foi suspenso na primeira metade da estação seca, em junho-julho de 2002, maio-junho de 2003 e em abril, junho-julho de 2004. Entretanto, fêmeas com ovos foram registradas apenas de setembro a março (Figura 4). O período de produção de ovos ocorreu um mês antes do aparecimento das ninfas de 1º instar (Figuras 3 e 4).

O tamanho das desovas variou de 5 a 36 ovos, e houve variação significativa entre os períodos reprodutivos ($H = 13,06$; g.l. = 3; $p < 0,005$). O número de ovos em 2002-03 ($\bar{X} \pm DP$: $20,0 \pm 7,5$; $N = 23$) foi menor que em 2003-04 ($26,4 \pm 4,2$; $N = 17$) e 2004-05 ($26,1 \pm 7,3$; $N = 15$). O tamanho das desovas no início do estudo (estação reprodutiva 2001-02) também foi pequeno ($21,3 \pm 2,0$ ovos). Entretanto, o teste estatístico não detectou diferença significativa ($p > 0,05$) com os outros períodos devido ao pequeno tamanho da amostra ($N = 6$).

Sincronia entre eventos

Houve correlação positiva entre a densidade de adultos e a temperatura no mesmo mês e com um e dois meses de defasagem, mas com tendência mais acentuada no mesmo mês (Tabela 1). A densidade de ninfas foi correlacionada negativamente com a precipitação no mesmo mês e após um mês. A densidade total da população também apresentou correlação negativa com a chuva no mesmo mês, e uma relação marginalmente significativa com um mês de atraso (Tabela 1), reforçando que a densidade total esteve amplamente relacionada à densidade de ninfas.

As ninfas de 1º instar responderam positivamente à precipitação após 1 e 2 meses (Tabela 2). Ninfas de 2º instar foram correlacionadas com chuvas após 2 e 3 meses. Houve correlação negativa entre a abundância de ninfas de 3º instar e a precipitação depois de 1 e 2 meses. Ninfas de 4º instar também apresentaram correlação negativa com a chuva para 1, 2 e 3 meses de defasagem, com tendência mais acentuada após um mês. Subadultos responderam positivamente à precipitação no mesmo mês, porém negativamente depois de 3 meses. Houve correlação

positiva entre a proporção de adultos e as chuvas em até 2 meses de atraso (Tabela 2).

A proporção de ninfas de 1º instar foi correlacionada positivamente com a temperatura em até 2 meses de defasagem, mas principalmente após um mês (Tabela 2). Ninfas de 2º instar responderam à temperatura depois de 2 e 3 meses. Houve correlação negativa entre a proporção de ninfas de 3º instar e a temperatura no mesmo mês e após um mês. Ninfas de 4º instar também responderam negativamente, de forma significativa, em até 3 meses de atraso, porém de forma mais acentuada após um mês. A proporção de subadultos foi correlacionada positivamente com a temperatura no mesmo mês e após um mês. Houve correlação positiva entre a abundância relativa de adultos e a temperatura em até 2 meses de atraso. Também foi observada uma relação positiva entre a abundância relativa de fêmeas com ovos e a temperatura no mesmo mês, e uma correlação negativa após três meses (Tabela 2).

Razão sexual

Ocorreu variação da razão sexual na população ao longo do tempo. De modo geral, ela esteve desviada a favor de machos durante quase todo o ano, não sendo significativamente diferente de 1:1 apenas de outubro a janeiro (Tabela 3), período em que também ocorreu o recrutamento dos adultos e no qual atingiram a maior abundância relativa na população (Figura 3).

Distribuição vertical

A distribuição de *P. subquadrata* sobre os caules de *Myrciaria jaboticaba* variou sazonalmente (Figura 5). Em 2003-04, os adultos estiveram mais próximos ao solo na estação seca que na estação chuvosa ($H = 7,30$; g.l. = 2; $p = 0,026$), e o mesmo padrão foi observado para ninfas e adultos em 2004-05 ($H = 37,81$, g.l. = 3, $p < 0,001$). As estações intermediárias apresentaram condições ambientais diversas de um ano para outro, e a ocupação dos caules variou conforme as condições ambientais no período. Em 2003, quando a quantidade de chuvas foi regular, a distribuição dos indivíduos na estação seca-chuvosa foi intermediária entre as estações seca e chuvosa. Entretanto, na estação seca-chuvosa de 2004, quando a pluviosidade foi

85% maior que o normal para o período (495 vs. 267 mm; dados da EEJ), os fleídeos ocuparam o caule do mesmo modo que na estação chuvosa (Figura 5).

DISCUSSÃO

A sazonalidade dos fatores climáticos afetou fortemente a densidade e a fenologia de *P. subquadrata*. Temperaturas mais altas estimularam o recrutamento dos adultos e a atividade de oviposição dos fleídeos, e a densidade de ninfas e a densidade total diminuíram com o início da estação chuvosa. Adicionalmente, a população de *P. subquadrata* parece ter sido afetada negativamente pela ocorrência eventual de condições climáticas adversas. Em dezembro de 2002, por exemplo, a pluviosidade foi anormalmente baixa (apenas 51mm), caracterizando um período seco em plena estação chuvosa. Neste mês houve redução acentuada no número de ninfas de 4^o e 5^o instares, o que resultou em um recrutamento de adultos menor que o esperado. Segundo Bursell (1974b), mesmo insetos que têm acesso contínuo (ou pelo menos regular) à água, como *P. subquadrata* nos caules das plantas, podem ser adversamente afetados por baixas umidades. Além disso, a forma achatada dos fleídeos é mais pronunciada a partir do 4^o instar ninfal (Bernardes *et al.* 2005), o que aumenta a razão corpórea área/ volume. Isso sugere que ninfas de 4^o e 5^o instares, e mesmo adultos jovens que ainda não estão completamente esclerotizados, podem ser particularmente vulneráveis à dessecação. Efeitos negativos de seca ou chuva intensa fora de época sobre a abundância de insetos fitófagos também foram registrados por outros estudos em áreas tropicais (Wolda 1978b, Vasconcellos-Neto 1980).

Além disso, no ano de 2003 ocorreu a seca mais severa do período de estudo e dos anos anteriores (140 mm a menos que o normal; dados do EEJ). Sob essas condições, a densidade de ninfas diminuiu de maio a setembro. Por outro lado, em 2004 as chuvas foram distribuídas ao longo de quase todo o ano e a estação seca foi curta. Neste ano, a densidade de ninfas manteve aproximadamente os mesmos níveis de abril a outubro. Então, as variações populacionais nestes dois anos reforçam a hipótese de que os fleídeos são influenciados pelas condições climáticas. Além da dificuldade em manter o balanço hídrico durante a estação seca (Janzen & Schoener 1968, Bursell 1974b), insetos fitófagos, particularmente sugadores de seiva, podem ser afetados

negativamente por estresse hídrico nas plantas hospedeiras, levando à diminuição da aptidão e densidade (Huberty & Denno 2004). Entretanto, em períodos curtos de seca, como em 2004, os efeitos da estação podem ser compensados pelas reservas de água no solo e nas plantas (Rizzini 1997).

Essa influência dos fatores climáticos sobre a população de *P. subquadrata* é consistente com o padrão observado para outros organismos estudados na Serra do Japi, como plantas (Morellato 1992, Romero & Vasconcellos-Neto 2005b), borboletas (Brown 1992), besouros (Medeiros & Vasconcellos-Neto 1994, Frieiro-Costa & Vasconcellos-Neto 2003, Nogueira-de-Sá & Vasconcellos-Neto 2003), ortópteros (Del-Claro 1991) e aranhas (Sordi 1996, Romero & Vasconcellos-Neto 2003). Do mesmo modo, tem sido demonstrado que a sazonalidade dos fatores climáticos moldam a dinâmica e fenologia de animais e plantas em outros ambientes tropicais (Denlinger 1980, Wolda 1980, Tanaka & Tanaka 1982, Boinski & Fowler 1989).

A atividade de acasalamento ocorreu com a mesma intensidade em quase todo o período de estudo, sendo interrompida apenas nos meses mais secos. O período de oviposição, entretanto, foi restrito aos meses mais quentes e úmidos. Como os ovos de *P. subquadrata* são relativamente grandes e delicados, sujeitos à dessecação (Bernardes *et al.* 2005), fêmeas devem maximizar a sobrevivência de sua prole ao ovipor em períodos adequados. Além disso, a discrepância entre as atividades de acasalamento e oviposição sugere que encontrar parceiros pode ser uma tarefa complexa para os fleídeos. De fato, a coloração críptica impõe limitações que conflitam com atividades essenciais dos organismos, como alimentação e reprodução (Edmunds 1974). Para não ser detectado *P. subquadrata* não deve se mover, o que dificulta o encontro de parceiros. Neste caso, as fêmeas podem obter uma vantagem seletiva em estocar esperma à espera de condições adequadas para ovipor. Por outro lado, a duração aparentemente prolongada das cópulas de *P. subquadrata* (A. T. Salomão e J. Vasconcellos-Neto, *dados não publicados*) sugere que, nesta população onde a razão sexual é desviada para machos na maior parte do ano, os machos podem não apenas inseminar uma fêmea, como evitar que outros machos a inseminem depois (Carrol & Loye 1990, Carrol 1991).

O tamanho das desovas variou entre os períodos reprodutivos e foi menor em 2002-03 (e

aparentemente também em 2001-02), quando a densidade populacional foi mais alta. Em 2003-04 e 2004-05, tanto a densidade média quanto o tamanho das desovas foram semelhantes. Em populações que atingem abundâncias anormalmente altas, seja devido à invasão de novas áreas ou à remoção de uma fonte de mortalidade, é esperada redução em alguns componentes da aptidão (Price 1997). Por exemplo, uma redução da fecundidade em altas densidades tem sido documentada para vários insetos (*veja referências em* Stiling 1988) e pode resultar da distribuição de recursos limitados entre os indivíduos da população (Price 1997). Entretanto, dado o tamanho das árvores hospedeiras na área de estudo e, conseqüentemente, o volume de recursos disponível para *P. subquadrata*, essa explicação não parece ser plausível. Uma vez que os fleídeos são crípticos sobre os caules das plantas hospedeiras, é mais provável que altas densidades afetem negativamente a “performance” dos indivíduos, já que sua abundância permitiria um aumento na eficiência de detecção por predadores (Greenwood 1969, Gendron & Staddon 1983).

De modo geral, machos foram mais freqüentes que fêmeas ao longo do ano. A razão sexual não diferiu de 1:1 apenas nos meses em que ocorreu o recrutamento dos adultos. Então, é provável que o desvio na razão sexual seja devido a diferenças de comportamento e/ou à ação diferencial de fatores de mortalidade sobre os sexos. Por exemplo, as fêmeas poderiam subir através do caule após o período reprodutivo, o que diminuiria a probabilidade de serem amostradas. Entretanto, nesta época também se inicia a estação seca e fria na Serra, quando a população tendeu a ocupar a parte inferior dos ramos. Dessa forma, parece improvável que o desvio na razão sexual seja devido a diferenças sexuais na distribuição sobre as árvores. Mais provavelmente, fêmeas sofrem maior mortalidade em conseqüência da reprodução, seja pelo alto custo energético de seu esforço reprodutivo (principalmente para fêmeas que investem em desovas grandes) ou porque ficam mais expostas aos predadores enquanto põem os ovos, cuidam da desova e ninfas e/ou dispersam em busca de novas plantas hospedeiras (Tallamy 1984, Reznick 1985, Reguera & Gomendio 1999).

A variação temporal na distribuição vertical dos caules sugere fortemente que *P. subquadrata* seleciona micro-hábitats sobre suas plantas hospedeiras de acordo com as condições

ambientais. De fato, temperatura e umidade variam amplamente no espaço e tempo entre os micro-habitats dos insetos (Bursell 1974a, b), causando alterações na disponibilidade de ambientes adequados à sua permanência. Em alturas maiores, a velocidade do vento é maior e diminui a temperatura e a umidade relativa do ar (Cox & Moore 1985), o que pode afetar negativamente a temperatura e o balanço hídrico dos insetos (Willmer 1986). Essas condições podem ser particularmente limitantes para o desenvolvimento e sobrevivência de *P. subquadrata* durante o período frio e seco, enquanto na estação chuvosa variações no microclima, principalmente na umidade do ar, são de menor importância e os indivíduos podem ocupar também a parte superior da planta. Reações aos gradientes de umidade no ambiente têm sido demonstradas em muitos insetos (Lees 1943, Böcher & Nachman 2001, Guarnieri *et al.* 2002) e são interpretadas como adaptações ao habitat, em que vantagens são obtidas pelo uso de condições ambientais ótimas onde estas ocorrem (Bursell 1974b).

Em conclusão, este foi o primeiro estudo sobre a dinâmica populacional de uma espécie de Phloeidae, uma família de insetos tropicais cuja ecologia é praticamente desconhecida (*mas veja* Capítulo 1). Além disso, representa um dos poucos trabalhos sobre populações de insetos tropicais a considerar, além dos adultos, ovos e todos os instares ninfais em um período de tempo relativamente longo (*revisão em* Wolda 1988). Para o melhor entendimento da ecologia desses heterópteros, ainda são necessários estudos que determinem principalmente o efeito dos inimigos naturais sobre as adaptações comportamentais (*e.g.*, cuidado parental) e a dinâmica populacional de *P. subquadrata*. Futuros estudos também devem incluir as outras espécies hospedeiras presentes na vegetação natural para entender como a utilização das diferentes espécies de plantas afeta a dinâmica populacional deste herbívoro.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a G. Q. Romero, J. Grazia, M. M. Monteiro e M. O. Gonzaga pela leitura e revisão do manuscrito, a L. F. Martins pelo auxílio no campo, ao Sr. Carlos Lima por permitir o trabalho em sua propriedade, à Guarda Municipal de Jundiá e aos funcionários da Base Ecológica da Serra do Japi pelo apoio logístico. ATS foi financiada por uma bolsa de

estudos da FMB e JVN por uma bolsa de pesquisa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, bolsa no. 300539/94-0).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERNARDES, J. L. C., GRAZIA, J., BARCELLOS, A. & SALOMÃO, A. T. 2005. Descrição dos estágios imaturos e notas sobre a biologia de *Phloea subquadrata* (Heteroptera: Phloeidae). **Iheringia - Série Zoologia** 95: 415-420.
- BÖCHER, J. & NACHMAN, G. 2001. Temperature and humidity responses of the arctic-alpine seed bug *Nysius groenlandicus*. **Entomol. Exp. Appl.** 99: 319-330.
- BOINSKI, S. & FOWLER, N. L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. **Biotropica** 21: 223-233.
- BROWN, K. S., JR. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. *In*: MORELATTO, L. P. C. (org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp/Fapesp, p. 142-187.
- BURSELL, E. 1974a. Environmental aspects: temperature. *In*: ROCKSTEIN, M. (ed.) **The physiology of Insecta**. Volume II. 2nd edition. New York and London: Academic Press. p. 1-41.
- BURSELL, E. 1974b. Environmental aspects: humidity. *In*: ROCKSTEIN, M. (ed.) **The physiology of Insecta**. Volume II. 2nd edition. New York and London: Academic Press. p. 43-84.
- CARROL, S. P. 1991. The adaptive significance of mate guarding in the soapberry bug, *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). **J. Insect Behav.** 4: 509-530.
- CARROLL, S. P. & LOYE, J. E. 1990. Male-biased sex ratios, female promiscuity, and copulatory mate guarding in an aggregating tropical bug, *Dysdercus bimaculatus*. **J. Insect Behav.** 3: 33-48.
- COX, C. B. & MOORE, P. D. 1985. **Biogeography: an ecological and evolutionary approach**. 4th edition. Oxford: Blackwell, 244p.
- CRAWLEY, M. J. 1983. **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions**. Oxford:

- Blackwell, 437p.
- DEL-CLARO, K. 1991. **Polimorfismo mimético de *Scaphura nigra* Thunberg 1824 (Tettigoniidae: Phaneropterinae)**. Dissertação de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 75p.
- DENLINGER, D. L. 1980. Seasonal and annual variation of insect abundance in the Nairobi National Park, Kenya. **Biotropica** 12: 100-106.
- DENLINGER, D. L. 1986. Dormancy in tropical insects. **Ann. Rev. Ecol. System.** 31: 239-264.
- DENNO, R. F., GRATTON, C., PETERSON, M. A., LANGELLOTTO, G. A., FINKE, D. L. & HUBERTY, A. F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. **Ecology** 83: 1443-1458.
- EDMUNDS, M. 1974. **Defence in animals: a survey of anti-predator defences**. Essex: Longman. 357p.
- ERLICH, P. R. & GILBERT, L. E. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. **Biotropica** 5: 69-82.
- FREITAS, A. V. L., VASCONCELLOS-NETO, J., VANINI, F., TRIGO, J. R. & BROWN, K. S., JR. 2001. Population studies of *Aeria olena* and *Tithorea harmonia* (Nymphalidae, Ithomiinae) in Southeastern Brazil. **J. Lepidopt. Soc.** 55: 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. Proc. 5th Int. Sym. on the Chrysomelidae**. Sofia: Pensoft Publishers, p. 213-225.
- GENDRON, R. P. & STADDON, J. E. R. 1983. Searching for cryptic prey: the effect of search rate. **Am. Nat.** 121: 172-186.
- GRATTON, C. & DENNO, R. F. 2003. Temporal shifts in top-down and bottom-up effects on an herbivore population. **Oecologia** 134: 487-495.
- GRAZIA, J.; SCHUH, R. T. & WHEELER, W. C. Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera). **Cladistics (no prelo)**.

- GREENWOOD, J. J. D. 1969. Apostatic selection and population density. **Heredity** 24: 157-161.
- GUARNERI, A. A., LAZZARI, C., DIOTAIUTI, L. & LORENZO, M. G. 2002. The effect of relative humidity on the behaviour and development of *Triatoma brasiliensis*. **Physiol. Entomol.** 27: 142-147.
- GUILBERT, E. 2003. Habitat use and maternal care of *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) in the Brazilian Atlantic forest (Espírito Santo). **Eur. J. Entomol.** 100: 61-63.
- HAASE, P. 2002. **Ecological climate diagrams: ECD version 2.0**. Lengerich: Peter Haase.
- HUBERTY, A. F. & DENNO, R. F. 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. **Ecology** 85: 1383-1398.
- HUNTER, M. D. & PRICE, P.W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology** 73: 724-732.
- JANZEN, D. H. & SCHOENER, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. **Ecology** 49: 96-110.
- JONES, R. E. & RIENKS, J. 1987. Reproductive seasonality in the tropical genus *Eurema* (Lepidoptera: Pieridae). **Biotropica** 19: 7-16.
- KREBS, C. J. 2001. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. 5th edition. New Jersey: Prentice-Hall. 695p.
- KUROTA, H. & SHIMADA, M. 2002. Geographical variation in the seasonal population dynamics of *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae): constraints of temperature and host plant phenology. **Environm. Entomol.** 31: 469-475.
- LAWTON, J. H. & MCNEILL, S. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. *In*: ANDERSON, R. M., TURNER, B. D. & TAYLOR, L. R. (eds.). **Population Dynamics**. Oxford: Blackwell, p. 223-244.
- LEES, A. D. 1943. On the behaviour of wireworms of the genus *Agriotes* Esch. (Coleoptera, Elateridae): I. Reactions to humidity. **J. Exp. Biol.** 20: 43-53.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. *In*: MORELLATO, L. P. C. (org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp/Fapesp, p. 40-63.

- LENT, H. & JURBERG, J. 1965. Contribuição ao conhecimento dos Phloeidae Dallas, 1851, com um estudo sobre genitália (Hemiptera, Pentatomoidea). **Rev. Brasil. Biol.** 25: 123-144.
- LILL, J. T. 2001. Selection on herbivore life-history traits by the first and third trophic levels: the devil and the deep blue sea revisited. **Evolution** 55: 2236-2247.
- MEDEIROS, L. & VASCONCELLOS-NETO, J. 1994. Host plants and seasonal abundance patterns of some brazilian Chrysomelidae. *In*: JOLIVET, P. H., COX, M. L. & PETITPIERRE, E. (eds.) **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 185-189.
- MONTEIRO, R. F. & MACEDO, M. V. 2000. Flutuação populacional de insetos fitófagos em restinga. *In*: ESTEVES, F. A. & LACERDA, L. D. (eds.). **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. Macaé: NUPEM/UFRJ, p. 77-88.
- MORELLATO, L. P. C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. *In*: MORELLATO, L. P. C. (org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp/Fapesp, p. 98-111.
- NOGUEIRA-DE-SÁ, F. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2003. Host plant utilization and population abundance of three tropical species of Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **J. Nat. Hist.** 37: 681- 696.
- OGDEN, J. & POWELL, J. A. 1979. A quantitative description of the forest vegetation on an altitudinal gradient in the Mount Field National Park, Tasmania, and a discussion of its history and dynamics. **Austr. J. Ecol.** 4: 293-325.
- PECK, D. C. 1999. Seasonal fluctuations and phenology of *Prosapia* spittlebugs (Homoptera: Cercopidae) in upland pastures of Costa Rica. **Environm. Entomol.** 28: 372-386.
- PETERSON, M. A. 1997. Host plant phenology and butterfly dispersal: causes and consequences of uphill movement. **Ecology** 78: 167-180.
- PINTO, H. S. 1992. Clima na Serra do Japi. *In*: MORELLATO, L. P. C. (org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora Unicamp/Fapesp, p. 30-39.

- PRICE, P. W. 1997. **Insect Ecology**. 3rd edition. New York: John Wiley & Sons. 874p.
- PRICE, P. W., BOUTON, C. E., GROSS, P., MCPHERON, B. A., THOMPSON, J. N., WEIS, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 11: 41-65.
- REGUERA, P. & GOMENDIO, M. 1999. Predation costs associated with parental care in the golden egg bug *Phyllomorpha laciniata* (Heteroptera: Coreidae). **Behav. Ecol.** 10: 541-544.
- REZNICK, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. **Oikos** 44: 257-267.
- RIZZINI, C. T. 1997. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. 2^a edição. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural. 747p.
- ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). **J. Arachnol.** 31: 297-304.
- ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2005a. Population dynamics, age structure and sex ratio of the bromeliad-dwelling jumping spider, *Psecas chapoda* (Salticidae). **J. Nat. Hist.** 39: 153-163.
- ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2005b. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) in south-east Brazil. **Rev. Brasil. Bot.** 28: 171-178.
- SCHUH, R. T. & SLATER, J. A. 1995. **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history**. Ithaca: Cornell University Press, p. 234-236.
- SILVEIRA-NETO, S., NAKANO, O., BARBIN, D. & VILLA-NOVA, N. A. 1976. **Manual de ecologia dos insetos**. São Paulo: Ed. Agronômica Ceres. 419p.
- SORDI, S. J. 1996. **Ecologia de populações da aranha *Porrmosa lagotis* (Lycosidae) nas Reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Jundiá (SP)**. Dissertação de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 108p.
- STILING, P. 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. **J. Anim. Ecol.** 57: 581-593.

- TALLAMY, D. W. 1984. Insect parental care. **Bioscience** 34: 20-24.
- TANAKA, L. K. & TANAKA, S. K. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. **Biotropica** 14: 114-123.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1980. **Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumaré - SP**. Dissertação de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas. 206p.
- WALKER, M. & JONES, T. H. 2001. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. **Oikos** 93: 177-187.
- WALTER, H. & LIETH, H. 1960. **Klimadiagramm-Weltatlas**. Teil I. Jena: Fischer.
- WILLMER, P. 1986. Microclimatic effects on insects at the plant surface. *In*: JUNNIPER, B. & SOUTHWOOD, T. R. E. (eds.) **Insects and the plant surface**. London: Arnold, p. 65-80.
- WOLDA, H. 1978a. Fluctuations in abundance of tropical insects. **Am. Nat.** 112: 1017-1045.
- WOLDA, H. 1978b. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. **J. Anim. Ecol.** 47: 369-381.
- WOLDA, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. **J. Anim. Ecol.** 49: 277-290.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why? **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 19:1-18.
- WOLDA, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. **Oecologia** 89: 47-52.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical Analysis**. Upper Saddle River: Prentice Hall. 662p.

Tabela 1. Coeficientes de correlação de Spearman entre a densidade de ninfas, adultos e total de *Phloea subquadrata* e a precipitação e temperatura, com 1, 2 e 3 meses de defasagem da variável dependente (densidade do hemíptero). Os números entre parênteses correspondem aos valores de *P*.

Variável climática		Defasagem (em meses)			
		0	1	2	3
Ninfas	Chuva	-0,399 (0,016)	-0,414 (0,012)	-0,157 (0,359)	0,092 (0,596)
	Temperatura	-0,103 (0,550)	0,119 (0,489)	0,098 (0,570)	0,274 (0,106)
Adultos	Chuva	0,033 (0,847)	0,206 (0,227)	0,077 (0,655)	<-0,001 (0,999)
	Temperatura	0,551 (<0,001)	0,508 (<0,002)	0,392 (0,018)	0,279 (0,099)
Total	Chuva	-0,355 (0,033)	-0,329 (0,050)	-0,104 (0,546)	0,087 (0,612)
	Temperatura	0,015 (0,931)	0,207 (0,225)	0,159 (0,353)	0,295 (0,080)

Os valores de *P* em negrito foram considerados significativos no nível de 0,05.

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Spearman entre a abundância das fenofases de *Phloea subquadrata* e a precipitação e temperatura, com 1, 2 e 3 meses de defasagem da variável dependente (abundância do hemíptero). Os números entre parênteses correspondem aos valores de *P*.

Fase de desenvolvimento	Variável climática	Defasagem (em meses)			
		0	1	2	3
1º instar	Chuva	0,313 (0,063)	0,508 (0,002)	0,352 (0,035)	0,265 (0,118)
	Temperatura	0,439 (0,007)	0,570 (<0,001)	0,475 (0,003)	0,175 (0,307)
2º instar	Chuva	-0,183 (0,286)	0,168 (0,328)	0,555 (<0,001)	0,694 (<0,001)
	Temperatura	-0,150 (0,382)	0,231 (0,176)	0,427 (0,009)	0,609 (<0,001)
3º instar	Chuva	-0,524 (0,001)	-0,503 (0,002)	-0,437 (0,008)	-0,059 (0,731)
	Temperatura	-0,575 (<0,001)	-0,463 (0,005)	-0,243 (0,153)	-0,043 (0,801)
4º instar	Chuva	-0,437 (0,008)	-0,581 (<0,001)	-0,574 (<0,001)	-0,342 (0,041)
	Temperatura	-0,466 (0,004)	-0,682 (<0,001)	-0,604 (<0,001)	-0,479 (0,003)
5º instar	Chuva	0,462 (0,005)	0,226 (0,185)	-0,106 (0,537)	-0,399 (0,016)
	Temperatura	0,599 (<0,001)	0,369 (0,027)	0,061 (0,724)	-0,273 (0,108)
Adultos	Chuva	0,491 (0,002)	0,484 (0,003)	0,611 (<0,001)	0,280 (0,098)
	Temperatura	0,525 (0,001)	0,655 (<0,001)	0,442 (0,007)	0,319 (0,058)
Fêmeas com ovos	Chuva	0,267 (0,115)	0,057 (0,743)	-0,035 (0,841)	-0,135 (0,433)
	Temperatura	0,481 (0,003)	0,143 (0,405)	-0,145 (0,398)	-0,387 (0,020)

Os valores de *P* em negrito foram considerados significativos no nível de 0,05.

Tabela 3. Razão sexual dos adultos de *Phloea subquadrata*, entre abril de 2002 e março de 2005. Os dados foram agrupados para os três anos.

Mês	Fêmeas (N)	Machos (N)	Razão sexual (F:M)	χ^2	P
Janeiro	90	109	1:1,21	1,63	0,202
Fevereiro	112	147	1:1,31	4,46	0,035
Março	93	132	1:1,42	6,42	0,011
Abril	106	164	1:1,55	12,03	<0,001
Maio	40	68	1:1,70	6,75	0,009
Junho	52	100	1:1,92	14,53	<0,001
Julho	52	85	1:1,63	7,47	0,006
Agosto	44	82	1:1,86	10,86	0,001
Setembro	54	81	1:1,50	5,01	0,025
Outubro	80	88	1:1,10	0,29	0,589
Novembro	98	92	1:0,95	0,08	0,772
Dezembro	141	171	1:1,21	2,70	0,101

Os testes de qui-quadrado foram calculados utilizando a correção de Yates. Os valores de *P* em negrito foram considerados significativos no nível de 0,05.

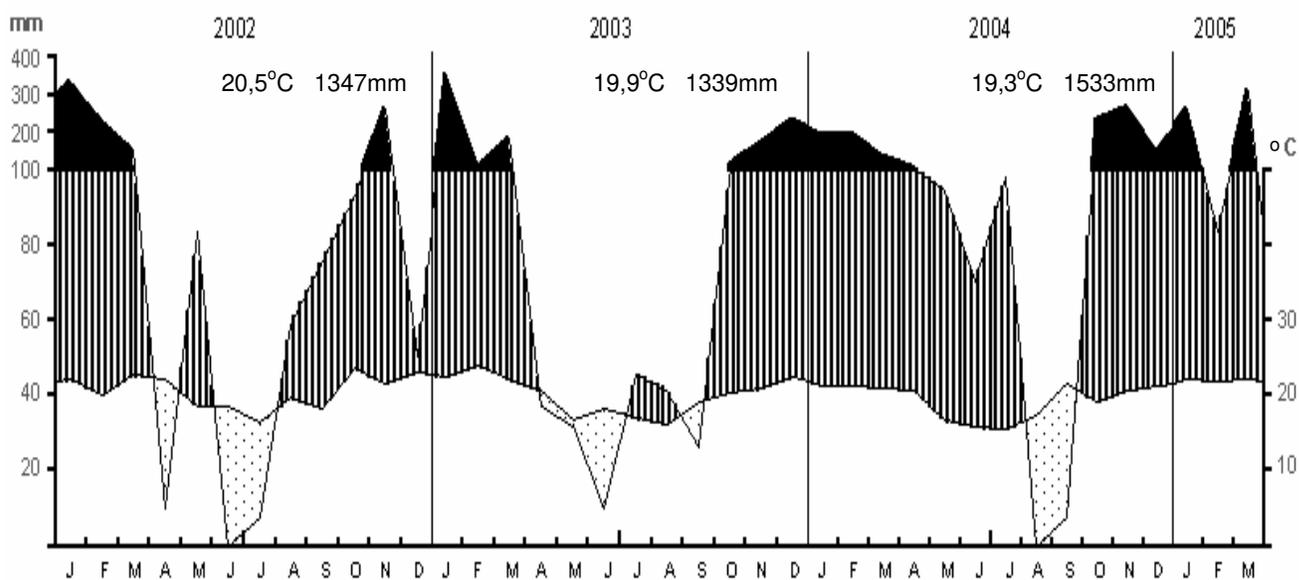


Figura 1. Diagrama climático para a Serra do Japi, no município de Jundiaí, São Paulo (conforme Walter & Lieth 1960), de 2002 a 2005. Em 2005 são apresentados somente os dados do início do ano, que corresponde à época em que o estudo foi realizado. As áreas pontilhadas representam períodos secos e as áreas escuras períodos super-úmidos. O diagrama foi construído utilizando o programa ECD versão 2.0 (Haase 2002).

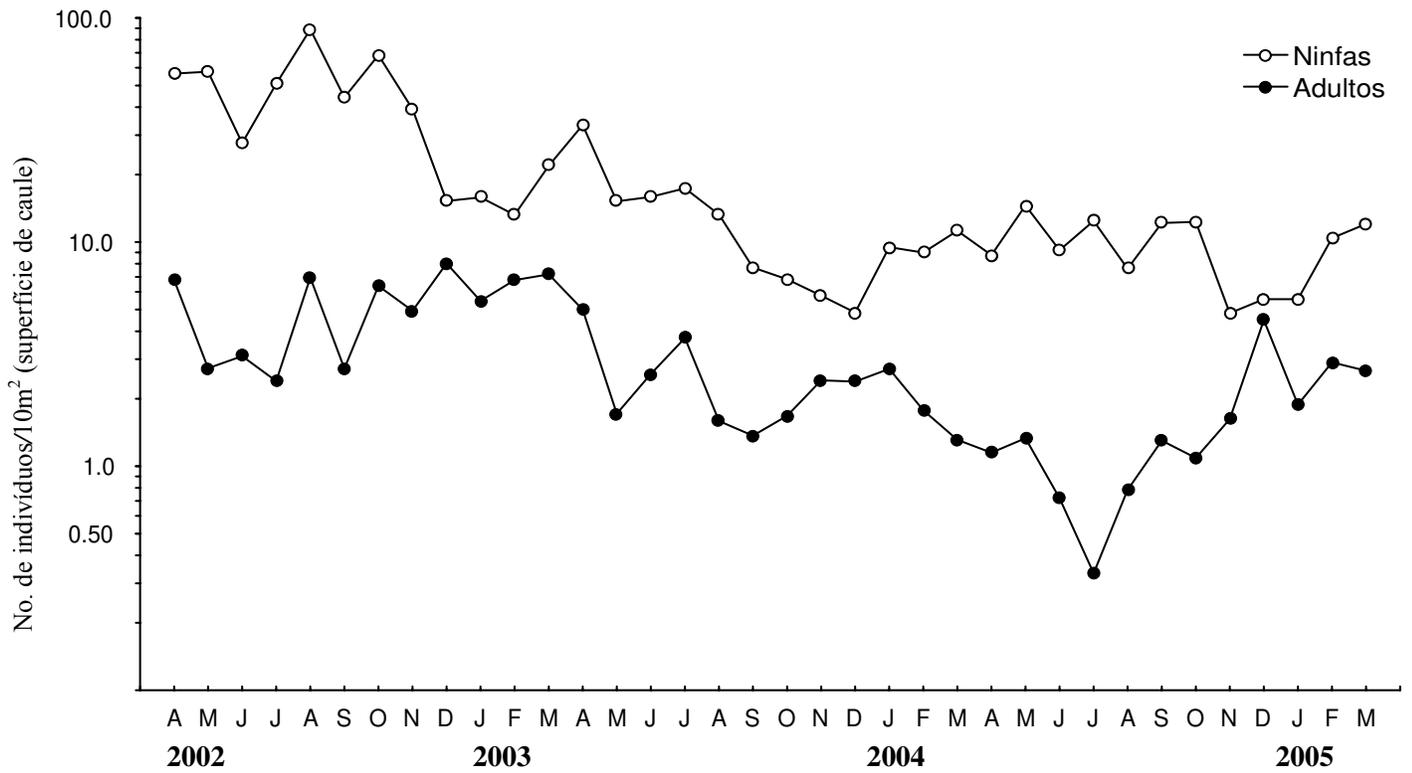


Figura 2. Densidade populacional de ninfas e adultos de *Phloea subquadrata* sobre *Myrciaria jaboticaba* (Myrtaceae) entre abril de 2002 e março de 2005, na Serra do Japi ($N = 17627$ registros de indivíduos).

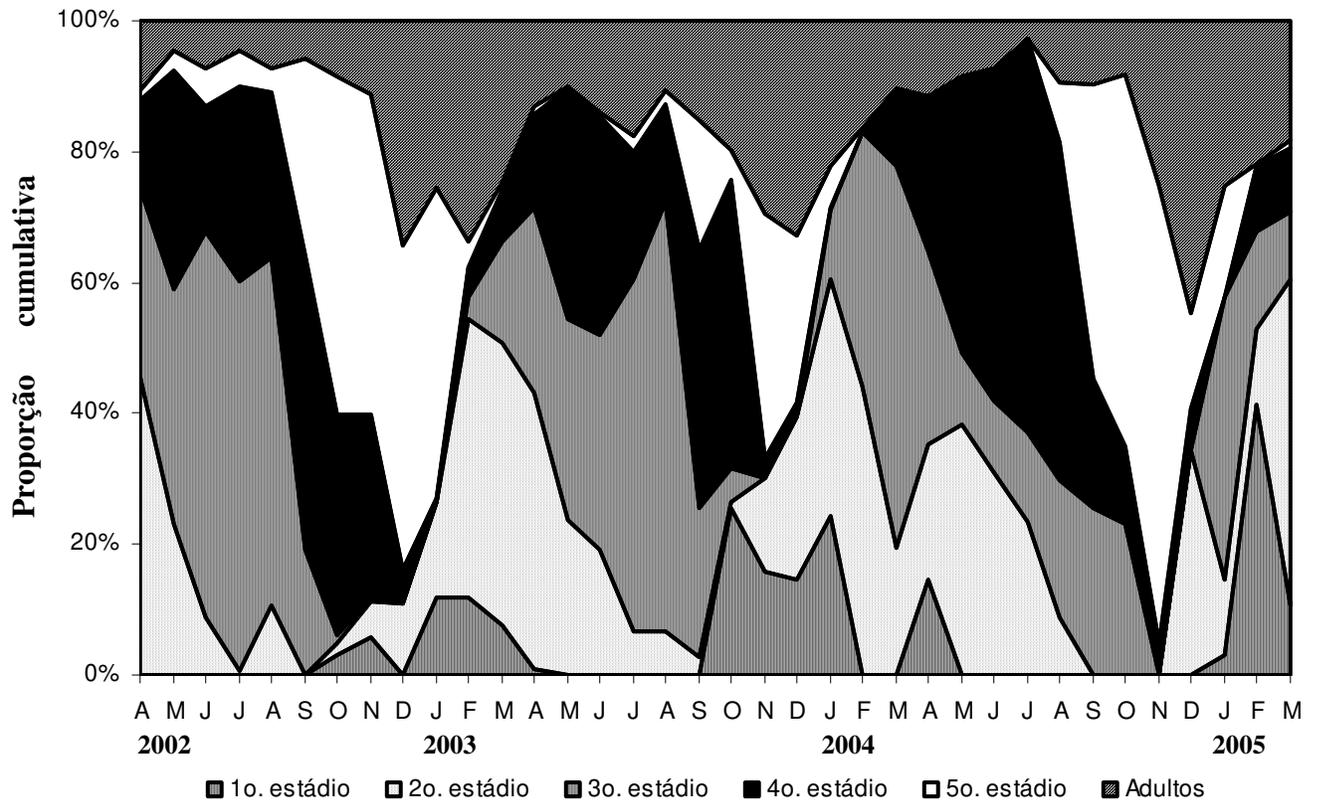


Figura 3. Fenograma da população de *P. subquadrata* sobre *Myrciaria jaboticaba*, entre abril de 2002 e março de 2005, na Serra do Japi ($N = 17627$ registros de indivíduos).

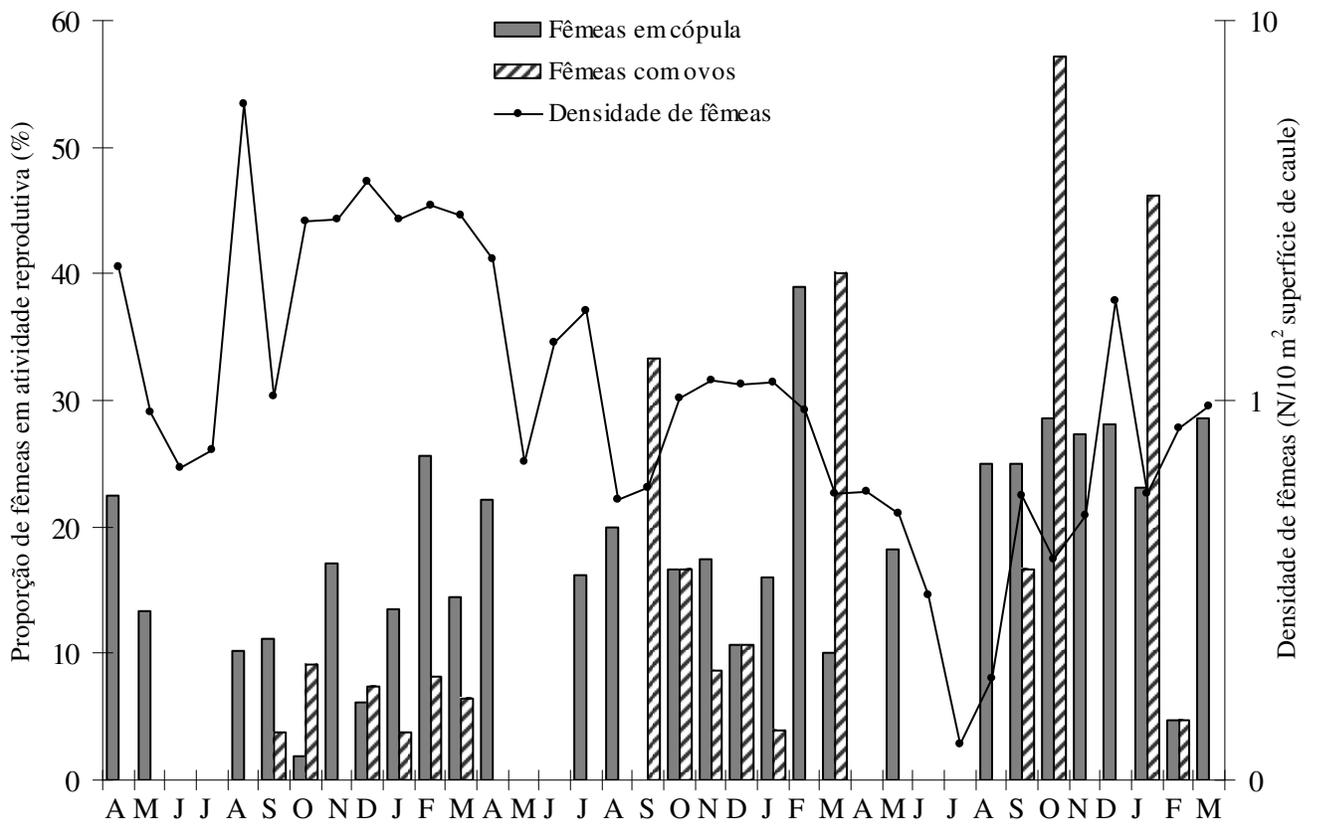


Figura 4. Variação na proporção de fêmeas de *P. subquadrata* em cópula ou cuidando de ovos (novos registros), e densidade total de fêmeas entre abril de 2002 e março de 2005, na Serra do Japi ($N = 1004$). A densidade de fêmeas está plotada em escala logarítmica.

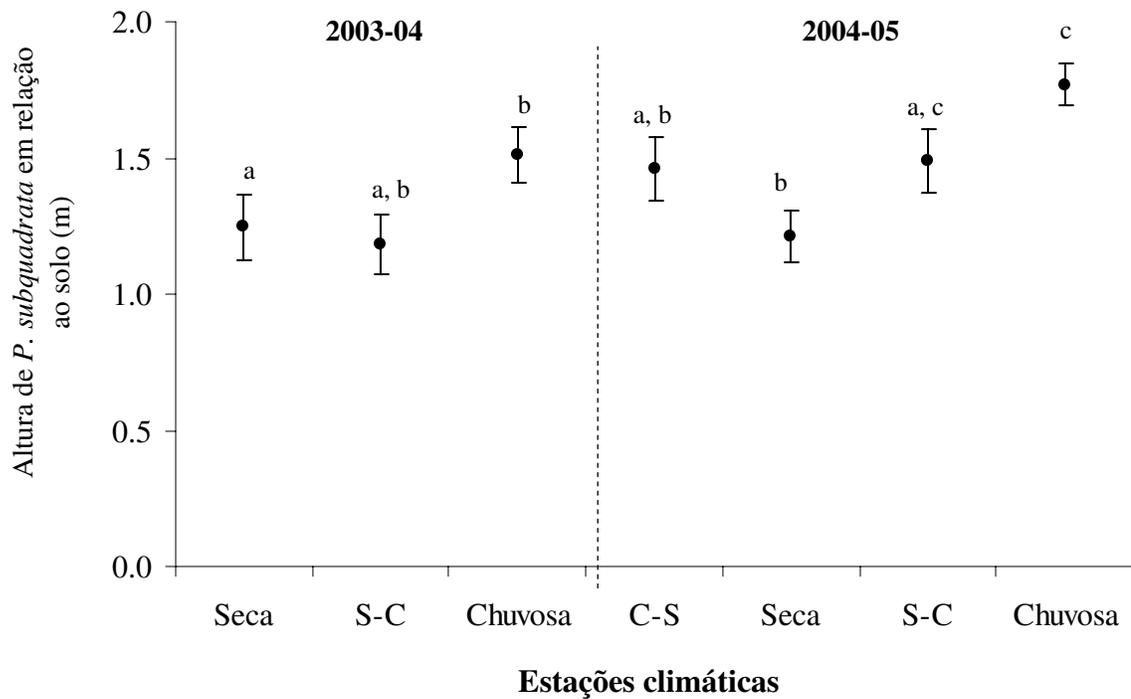


Figura 5. Média (\pm EP) da altura de *P. subquadrata* sobre os caules de *M. jaboticaba* nas estações climáticas de 2003-04 (adultos; $N = 274$ registros) e 2004-05 (adultos e ninfas; $N = 554$ registros). A estação seca corresponde aos meses de junho a setembro, S-C (seca-chuvosa) a outubro e novembro, estação chuvosa aos meses de dezembro a março e C-S (chuvosa-seca) a abril e maio. Letras iguais e diferentes sobre as médias indicam diferenças estatísticas não significativas e significativas, respectivamente (Kruskal-Wallis/Dunn *a posteriori*, com $\alpha = 0,05$).

- *Phloea subquadrata* Spinola, 1837 apresentou hábitos especialistas e foi associada a Myrtaceae na Serra do Japi, onde utilizou dez espécies nativas, além da espécie cultivada *Myrciaria jaboticaba*. Entretanto, “preferiu” *Eugenia* sp., *E. blasthanta*, *Myrciaria floribunda* e *Siphoneugena widgreniana*. Características estruturais do caule, como presença de ritidoma descamante e diâmetro, influenciaram a ocupação dos ramos disponíveis no ambiente. Os fleídeos foram mais freqüentes em ramos de espécies com caule descamante e, em cada uma das espécies hospedeiras, utilizaram os ramos de maior diâmetro. A freqüência de ocupação das plantas e a densidade de *P. subquadrata* sobre os caules não se relacionaram à densidade das plantas hospedeiras nas parcelas. De modo similar, esses insetos utilizaram plantas isoladas e em moitas na mesma proporção.

- A população de *Phloea subquadrata* foi encontrada durante o ano todo sobre o caule das árvores, e ninfas foram sempre mais abundantes que adultos. O tamanho populacional variou entre anos e flutuações ocorreram entre meses do mesmo ano. Embora casais em cópulas tenham ocorrido durante quase todo o ano, exceto na primeira metade da estação seca, o período de oviposição foi restrito à estação chuvosa e quente. A população cresceu no fim da estação chuvosa, e a estrutura etária variou nitidamente ao longo do ano. Ninfas de 1º e 2º instares foram mais comuns no fim da estação chuvosa, enquanto as ninfas de 3º e 4º instares constituíram a maior parte da população na estação seca e fria. O aparecimento de subadultos e o recrutamento dos adultos ocorreram com o aumento da temperatura no início da estação chuvosa subsequente. Correlações com precipitação e temperatura reforçaram que as abundâncias de fêmeas com ovos, ninfas e adultos de *P. subquadrata* responderam às condições climáticas na Serra do Japi. A distribuição dos indivíduos sobre os caules também variou de acordo com as condições ambientais, o que sugere que fleídeos podem selecionar micro-habitats sobre as plantas.