



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

DANIELLE DE PAULA MAIA

INTERAÇÃO TRITRÓFICA ENTRE *PACHYMERUS CARDO* (FÅHRAEUS),
PACHYMERUS NUCLEORUM (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, BRUCHINAE)
E SEUS PARASITOIDES EM POPULAÇÕES DE *SYAGRUS ROMANZOFFIANA*
(CHAM.) GLASSMAN (ARECACEAE)

CAMPINAS

2013

INSTITUTO DE BIOLOGIA

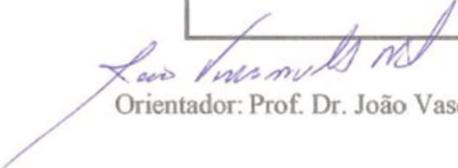
DANIELLE DE PAULA MAIA

“Interação Tritrófica entre *Pachymerus cardo* (Fåhraeus), *Pachymerus nucleorum* (Coleoptera: Chrysomelidae, Bruchinae) e seus parasitoides em populações de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)”

Este exemplar corresponde à redação final da Dissertação defendida pela candidata

Danielle De Paula Maia
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da UNICAMP para obtenção do Título de Mestra em PARASITOLOGIA.


Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

CAMPINAS,
2013

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

M28i Maia, Danielle de Paula, 1981-
Interação tritrófica entre *Pachymerus cardo* (Fahraeus), *Pachymerus nucleorum* (Fabricius) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) e seus parasitoides em populações de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) / Danielle de Paula Maia. – Campinas, SP : [s.n.], 2013.

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

1. Interações tritróficas. 2. *Syagrus romanzoffiana*. 3. *Pachymerus*. 4. Parasitoides. I. Vasconcellos-Neto, João, 1952-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Interaction tritrophic *Pachymerus cardo* (Fahraeus), *Pachymerus nucleorum* (Fabricius) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) and their parasitoids in population *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)

Palavras-chave em inglês:

Tritrophic interactions

Syagrus romanzoffiana

Pachymerus

Parasitoids

Área de concentração: Parasitologia

Titulação: Mestra em Parasitologia

Banca examinadora:

João Vasconcellos Neto [Orientador]

Helena Maura Torezan Silingardi

Valmir Antonio Costa

Data de defesa: 22-10-2013

Programa de Pós-Graduação: Parasitologia

Campinas, 22 de outubro de 2013

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto (orientador)



Assinatura

Profª. Dra. Helena Maura Torezan Silingardi



Assinatura

Prof. Dr. Valmir Antonio Costa



Assinatura

Assinatura

Assinatura

Prof. Dr. Fernando Antonio Frieiro-Costa

Assinatura

Prof. Dr. Gustavo Schiffler

Assinatura

RESUMO

A dinâmica populacional de plantas é fortemente influenciada pela dispersão das sementes. A predação desses propágulos ocasiona significativa redução de sementes viáveis, podendo diminuir a população dessa planta. Besouros da subfamília Bruchinae (Chrysomelidae), antigamente conhecidos como bruquídeos, são um grupo de insetos predadores de sementes que atacam principalmente frutos de palmeiras (Família Arecaceae), podendo por sua vez, suas larvas serem atacadas por vespas parasitoides. Neste trabalho aprofundaram-se os estudos das interações tri-tróficas entre a palmeira *Syagrus romanzoffiana*, besouros da subfamília Bruchinae (Pachymerinae), como herbívoros predadores de suas sementes, e uma espécie de parasitoide *Heterospilus prosopodis* (Hymenoptera: Braconidae), como terceiro nível trófico. A área de estudo foi a Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. Durante vinte e quatro meses foram acompanhadas quarenta palmeiras mensalmente, sendo registradas observações pontuais sobre a fenologia. No mesmo período, frutos maduros recém-caídos do cacho eram coletados para posteriormente serem acondicionados em gaiolas, que eram dispostas ao nível do solo, para mensurar o ataque dos besouros e seus parasitoides. A produção de flores, frutos verdes e frutos maduros ocorreram ao longo de todo o período de estudo. Foram encontradas duas espécies de besouros predando as sementes de *S. romanzoffiana*: *Pachymerus cardo* e *Pachymerus nucleorum*. Esta última ocorreu ao longo de todo o período de estudo, sendo que o pico de predação ocorreu no mês de dezembro. A predação por *P. cardo* não ocorreu de forma constante durante os anos de estudo. Registrou-se o ataque às larvas de *Pachymerus* sp. por vespas parasitoides pertencentes à espécie *Heterospilus prosopodis*. O parasitismo não foi constante durante o tempo do estudo, observando maior emergência de parasitoides nos

meses mais quentes e chuvosos. Forças *top-down* talvez sejam mais importantes na regulação desta interação tritrófica *Syagrus romazzofiana*, *Pachymerus spp.* e seu parasitoide onde os efeitos são manifestados principalmente no ciclo seguinte da interação.

ABSTRACT

The population dynamics of plants is strongly influenced by seed dispersal. Predation these seedlings causes significant reduction of viable seeds, which can decrease the population of this plant. Subfamily Bruchinae beetles (Chrysomelidae), formerly known as bruchids, are a group of insect seed predators that attacks mainly palm fruits (Family Arecaceae), and can turn their larvae are attacked by parasitoid wasps. In this work deepened studies of tritrophic interactions between the palm *S.romanzzofiana*, beetles sufamilia Bruchinae (Pachymerinae) as predators of herbivores and their seeds a kind of parasitoid *Heterospilus sp.* (Hymenoptera: Braconidae) as the third trophic level. The study area was the University of Campinas in Campinas - SP. For twenty-four months were monitored monthly and forty palm off on phenological observations recorded in the same period, newly fallen ripe fruit bunch were collected for later packed into cages that were placed at ground level, to measure the attack of the beetles and their parasitoids. . Production of flowers, green fruits and ripe fruits occur throughout the study period. We found two species of beetles preying on seeds of *S. romanzoffiana*: *Pachymerus cardo* and *Pachymerus nucleorum*, the latter occurred throughout the study period, with peak predation occurred in december and predation by *P.cardo* not occurred steadily during the years of study. Recorded the attack on larvae *Pachymerus sp.* by wasp parasitoids of the species *Heterospilus prosopodis*. Parasitism was not constant during the time of the study, watching largest emergence of parasitoids in the warmer months and rainy.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
INTRODUÇÃO.....	1
JUSTIFICATIVA	10
OBJETIVOS.....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	11
RESULTADO.....	20
DISCUSSÃO	29
REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA	38

DEDICO ESTE TRABALHO À MINHA FAMÍLIA

*“Mesmo quando tudo parece desabar,
cabe a mim decidir entre rir e chorar,
ir ou ficar, desistir ou lutar;
Porque descobri, no caminho incerto da vida,
que o mais importante é o decidir”*
CORA CORALINA

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao Professor João por aceitar me acompanhar nesta jornada como orientador. Pela paciência, pelas conversas e ensinamentos.

A CAPES pela bolsa de estudo que possibilitou este trabalho.

A Professora Silmara pelo companheirismo nos momentos difíceis e pela ajuda imprescindível na reta final desta dissertação.

Ao Professor Fernando Frieiro, pelas inestimáveis correções e sugestões na pré banca. Bem como a Professora Helena Maura por aceitar fazer parte da pré banca e banca .

À Profa. Dra. Cibele Stramare Ribeiro-Costa pela identificação dos besouros bruquideos .

Ao Prof. Dr. Juliano Fiorelini Nunes pela identificação da espécie do himenóptera parasitoide.

Aos funcionários Ricardo e Sueli que prontamente me auxiliavam nos momentos de aperto.

Aos colegas de laboratórios, Adriana, Mateus, Jober, Márcio, Gustavo, Melissa, Suzana , Yuri, Hebert, Gabriela , pela companhia , bate papo e aprendizado .

A Janaina Cortinoz, por toda ajuda com estatística circular, por todas as ideias compartilhadas, pelas longas conversas regadas com muito café.

Aos amigos, que prefiro chamar de irmãos, Aline, Dani Lins (Luluzinha) , Renato (Zé), Vinicius , Marcelinho, Carlos (Tomate) e Rosangela (Rô) pelos longos anos que moramos juntos. Obrigada pelas risadas, principalmente pela paciência, pelo amor, pelo tempo, pela jornada que até aqui juntos vivemos

Aos amigos de sempre, que estiveram aqui desde o começo, quando tudo era ainda um sonho de universidade pública, Cristiane , Francis e Ramon , pessoas estas que jamais me deixarão esquecer de um copo de café !

A Nili, minha irmã colombiana! Que me ajudou a escrever este pedaço da minha vida. Obrigada pelo auxílio na escrita com as correções e sugestões, pelos ensinamentos em estatística, e o mais importante obrigada por todo o tempo que você disponibilizou para nós.

Ao Ulysses, por ser um companheiro paciente, amoroso, um ótimo ajudante de campo, por compreender minhas ausências e carinhosamente me mandar “catar coquinho”.

Aos meus pais pela educação, pelo amor e por sempre me incentivarem , me apoiarem e por terem uma paciência enorme comigo Aos meus irmãos Michael e Tatieska, por torcerem por mim. Aos meus avós pela infância maravilhosa.... Amo todos vocês....

INTRODUÇÃO

As plantas são um dos maiores grupos de seres vivos sobre o planeta Terra. Constituem a base das cadeias ecológicas terrestres ao serem as produtoras da matéria orgânica na natureza. Sustentam todos os níveis subsequentes dentro das cadeias alimentares nos diferentes ecossistemas.

Vegetais da família Arecaceae, conhecidos comumente como palmeiras, são uma fonte importante de alimento essencial para uma ampla variedade de vertebrados, particularmente roedores e primatas (HENDERSON 2002; DONATTI 2004).

Palmeiras são consideradas espécies chaves no Neotrópico por apresentarem frutificação ao longo de todo o ano, sendo de grande importância para os animais em época de escassez de alimentos (PERES 1994). Podem causar colapso na comunidade de frugívoros se estiverem ausentes (DONATTI 2004). Nos trópicos existem 550 espécies e 67 gêneros e no Brasil estão distribuídas 119 espécies, pertencentes a 39 gêneros (HENDERSON *et al.* 1995; DONATTI 2004), entre eles o gênero *Syagrus* Mart.

O gênero *Syagrus* está constituído por 36 espécies, das quais 30 ocorrem no Brasil. As espécies brasileiras são plantas na maior parte solitárias, ou de crescimento cespitoso (LORENZI 2004). Palmeiras do grupo dos cocosoides não espinhosos, ao qual pertence o gênero *Syagrus*, produzem frutos de alto valor calórico em comparação com os demais grupos da família Arecaceae. O alto valor nutritivo dos frutos destas palmeiras está relacionado a alta porcentagem de lipídeos no mesocarpo e endosperma, se comparados, aos demais grupos, nos quais a principal forma de armazenamento calórico dos seus frutos são os carboidratos (HENDERSON 2002).

Os frutos da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, também conhecida como jerivá, coqueiro ou baba de boi, entre outros nomes, se caracterizam por serem globosos, amarelos, medir entre dois e três centímetros, e conter mesocarpo fibroso-carnoso. Esta espécie pode apresentar uma altura que varia desde sete até 15 m e inflorescências interfolares e ramificadas de até 1,5 m de comprimento. Distribui-se desde o sul da Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Goiás até Rio Grande do Sul, na Mata Atlântica, Mata de Pinhais, florestas de galeria e mata semidecídua da bacia do Paraná (LORENZI *et al.*, 1996).

Nos estudos de dinâmica populacional de plantas, é importante ressaltar tanto a produção como a dispersão de sementes como processos chaves que permitem o estudo e entendimento das dinâmicas das populações. No entanto, existem outros processos ecológicos que podem afetar as populações vegetais. Aqueles que sofrem pressão de predação podem ter o recrutamento de novas plantas limitado na sua população, o que reduz, subsequentemente, o número de sementes viáveis disponíveis (JANZEN 1971), resultando, finalmente, numa alteração da distribuição espacial (SCHUPP 1995) e possivelmente temporal das espécies.

De acordo com JANZEN (1971), a densidade de sementes e plântulas é maior no entorno das plantas mãe. Mortalidade resultante de ataques dependentes de densidade, por exemplo, por herbívoros predadores de sementes, também será mais intensa na mesma proximidade. Herbívoros localizam mais rapidamente áreas com grandes concentrações de recursos e permanecem nelas por mais tempo (ROOT 1973; PRICE *et al.* 1980). Os vegetais sofrem intensa predação de suas sementes, podendo ser categorizada como predação pré-dispersão, no qual a predação ocorre antes da dispersão da semente, ou como predação pós-dispersão que ocorre após a semente ter sido dispersa por animais. Este

segundo fenômeno, em geral, ocorre quando as sementes se encontram caídas sobre o solo (JANZEN 1971).

Frutos carnosos evoluíram independentemente diversas vezes sendo possível que, em algumas linhagens, o mesocarpo tenha a função de deter insetos predadores de sementes (PRICE *et al.* 1980). FRAGOSO *et al.* (2002), estudando *Attalea maripa*, observou que larvas de primeiro instar de *Pachymerus cardo* podem ser incapazes de alcançar o mesocarpo, devido à impossibilidade de penetrar no fruto através da casca (exocarpo) fibrosa ou pela presença de macromoléculas abrasivas.

Particularmente em palmeiras, as taxas de predação de sementes são caracteristicamente altas (CORTINOZ 2011; SILVA 2008; GRENHA 2007), o que levou HENDERSON (2002) a afirmar que a predação de sementes é o destino mais provável do que a germinação. A relação entre palmeiras e coleópteros predadores é muito específica. Estão associados a cerca de 100 espécies de Arecaceae, 20 espécies de besouros bruquíneos, além de escolítídeos e curculionídeos (DELOBEL 1995; GUIX & RUIZ 1997, HENDERSON 200; ALVES-COSTA 2005). Além do aborto de frutos, a predação por insetos é, frequentemente, a maior fonte de mortalidade de sementes, padrão registrado especialmente nos trópicos (FRAGOSO *et al.* 2002). Entre os insetos predadores de sementes destacam-se os besouros da subfamília Bruchinae (JANZEN 1971), que é muito homogênea quanto ao regime alimentar. Larvas de todos os seus representantes são predadores de sementes de uma variedade de famílias de plantas (BONDAR 1936).

As larvas de Bruchinae se desenvolvem e se alimentam somente em sementes, sendo estas pertencentes a 33 famílias vegetais. Aproximadamente 84% das espécies hospedeiras pertencem à família Fabaceae. Outras famílias de plantas atacadas por Bruchinae são Arecaceae (4,5%), Convolvulaceae (4,5%) e Malvaceae (2%). A proporção

restante (5%), é representada por outras 29 famílias vegetais atacadas por estes besouros predadores de sementes (JOHNSON *et al.* 1985; JOHNSON 2004; SOUTHGATE 1979).

A subfamília Bruchinae , representada no Novo Mundo pela tribo Pachymerini (RAMOS 2001), quase exclusivamente utiliza palmeiras como plantas hospedeiras e são comumente chamados de bicho do coco (JHONSON *et al.* 1995). Membros desta subfamília colocam seus ovos nos frutos ou diretamente nas sementes. As larvas se alimentam no interior das sementes, destruindo-a durante o desenvolvimento (JHONSON *et al.* 1995). Estes especialistas em predação de sementes de palmeiras estão distribuídos em quatro gêneros: *Caryoborus* (três espécies), *Caryobruchus* (quatro espécies), *Pachymerus* (sete espécies) e, *Speciomerus* (quatro espécies) (DELOBEL 1995).

A família Chrysomelidae e suas divisões em subfamílias e suas relações evolutivas ainda não tem consenso entre os especialistas, tendo ocorrido muitas modificações ao longo do tempo (*e.g.* SEENO & WILCOX 1982; HSIAO 1994; REID 1995; SUZUKI 1996; SCHMITT 1996). Recentemente a família Bruchidae, os conhecidos carunchos, também foi incluída como uma subfamília de Chrysomelidae, denominada, então, Bruchinae (REID 2000 e SCHMITT 1996, respectivamente). Dessa forma neste trabalho será adotado subfamília para designar este grupo de coleópteros.

Os bruquíneos frequentemente colocam seus ovos nos frutos que já tenham sido manipulados por frugívoros (frutos “chupados” por roedores ou que tenham corte profundo, provocados por queixadas ou cutias). Este comportamento pode reduzir a probabilidade de seus ovos serem removidos ou destruídos durante a manipulação de frutos intactos por vertebrados frugívoros (FRAGOSO *et al.* 2002). Em frutos de sementes nuas, as fêmeas de bruquíneos preferem ovipor embaixo do endocarpo. Tal comportamento sugere que a umidade pode ser o fator chave para a escolha do local de oviposição. Ovos em endocarpos

nus, provavelmente, secariam mais facilmente porque não teriam a proteção para reter a umidade (FRAGOSO *et al.* 2002).

O tipo de comportamento de oviposição em espécies de bruquíneos pode ser uma das formas que estes besouros utilizam para superar as barreiras impostas pela planta hospedeira contra seu ataque. Pode ser, também, estratégia para prevenir a mortalidade de seus ovos pela ação de inimigos naturais, como parasitoides (RIBEIRO-COSTA 2002).

Em relação ao sítio de oviposição e à fase de maturação em que a desova ocorre, JOHNSON (2004) descreve três guildas de oviposição que se caracterizam por períodos e maneiras diferentes na colocação dos ovos. Algumas espécies só colocam seus ovos nos frutos enquanto preso à planta (Guilda A); outras em sementes expostas de frutos enquanto ainda estão na planta (Guilda B) e, algumas apenas em sementes maduras ou frutos livres no substrato (Guilda C). Espécies da guilda C, geralmente, mostram preferência por um único hospedeiro. SILVA (2007) observou que a espécie de bruquíneo *Pachymerus cardo* é um agente de predação pós-dispersão da semente, predando o fruto maduro quando este se encontra no chão.

Os bruquíneos podem ser uma pressão de seleção com relação à evolução de sementes de palmeiras. Aquelas que apresentam maior dureza e espessura do endocarpo são selecionadas favoravelmente, já que o revestimento da semente pode de fato aparecer como uma barreira para os predadores. Por exemplo, JANZEN (1971) menciona a espessura do endocarpo como uma evidência de co-evolução entre as palmeiras e os besouros da tribo Pachymerini.

Três espécies de besouros têm sido registradas predando os frutos de *S. romanzoffiana*: *Revena rubiginosa* Boheman (Coleptera: Curculionidae) e dois pertencentes à tribo Pachymerini: *Pachymerus cardo* (Fåhraeus) e *Pachymerus nucleorum* (Fabricius)

(Coleoptera: Bruchidae). A primeira espécie preda a semente no período de pré-dispersão (frutos ainda no cacho) e as duas outras espécies no período pós-dispersão (frutos já caídos no solo).

A subfamília Bruchinae sofre altas taxas de mortalidade devido aos ataques de parasitoides (ROSSI *et al.* 2007). Estes besouros são atacados em todos os estágios de desenvolvimento, seja por parasitoides pertencentes à ordem Hymenoptera (dez famílias) ou Diptera (uma família) (SOUTHGATE 1979). Sabe-se que as populações de insetos frequentemente apresentam flutuações em tamanho, e para explicar este fato diversas teorias foram apresentadas (NICHOLSON, 1954a, NICHOLSON, 1954b – competição intraespecífica; ANDREWARTHA & BIRCH, 1954 – fatores abióticos; PIMENTEL 1961 feedback genético; PRICE, 1975 – (inimigos naturais) sobre quais fatores limitam o tamanho destas populações, principalmente em insetos herbívoros (KESTRING 2007). KESTRING (2007) e HAIRSTON *et al.* (1960) argumentaram que os herbívoros raramente consomem todos os recursos disponíveis (“o mundo é verde”), logo suas populações devem ser limitadas pelos inimigos naturais, e não pela escassez de recursos. No entanto, diversos estudos têm demonstrado que as populações de insetos herbívoros podem ser limitadas tanto pelo tipo de recurso disponível (forças do tipo ‘bottom-up’), como pela ação de inimigos naturais (forças do tipo ‘top-down’) (HAIRSTON *et al.* 1960; MENGE & SUTHERLAND 1976; MENGE 1992, POWER 1992, WOOTTON 1994; MENGE 1995; HARTVIGSEN *et al.* 1995; ABRAMS *et al.* 1996; STILING 1996; ROININEM *et al.* 1996; STILING & ROSSI 1997; ABRAHAMSON & WEIS 1997; POLIS *et al.* 2000).

Os parasitoides têm alta representatividade nos ecossistemas terrestres e podem constituir até 20 por cento de todas as espécies de insetos (GODFRAY 1994). São as

fêmeas que, geralmente, localizam o hospedeiro, colocando seus ovos diretamente nele ou nas imediações (GODFRAY 1994). Segundo seu comportamento, os parasitoides podem ser classificados como ectoparasitoides, cujo desenvolvimento é externo e a larva alimenta-se através de lesões causadas no tegumento do hospedeiro; ou como endoparasitoides, no qual o desenvolvimento e alimentação ocorrem no interior do hospedeiro. Também podem ser classificados como idiobiontes ou cenobiontes (NUNES 2007; HANSON & GAULD 1995; GODFRAY 1994). Os idiobiontes utilizam como hospedeiros, larvas de últimos instares, pré-pupas ou pupas principalmente de Lepidoptera, Diptera ou Coleoptera que geralmente estão em locais escondidos. A fêmea idiobionte precisa localizar e ter acesso a eles e, para isso utiliza o ovipositor que geralmente é adaptado à perfuração do substrato no qual o hospedeiro está abrigado (CIRELLI & PENTEADO-DIAS 2003) e ao picá-lo provoca paralisia permanente (GODFRAY 1994). Os tipos mais importantes de cenobiontes são parasitoides de ovo-larva e larva-pupa e não paralisam suas presas durante a oviposição. Os cenobiontes ovipõem em um hospedeiro que é paralisado apenas por pequeno intervalo de tempo, continuando, posteriormente, o desenvolvimento (GODFRAY 1994).

Hymenoptera são extremamente abundantes na natureza e ocupam diversos tipos de ambientes disponíveis. Atualmente, estão incluídas nesta ordem cerca de 115.000 espécies, mas estima-se que existam pelo menos 250.000 espécies no mundo (HANSON & GAULD 2006; AUSTIN & DOWTON 2000). No plano econômico, o grupo oferece alternativas para o controle de insetos-praga para a agricultura através de inimigos naturais, minimizando o uso de agroquímicos (CIRELLI & PENTEADO-DIAS 2003). A família Braconidae representa a segunda maior família de Hymenoptera e é uma das maiores

famílias entre os animais, com cerca de 14.890 espécies descritas e 40.000 espécies estimadas, distribuídas pelas diversas regiões do mundo (WHARTON *et al.* 1997).

Os himenópteros da família Braconidae são em sua grande maioria parasitoides primários (SHAW 2006), mas existem algumas espécies filófagas (MACEDO & MONTEIRO 1989) e, no Neotrópico se agrupam em 36 subfamílias, das quais 23 são cenobiontes endoparasitoides, seis idiobiontes ectoparasitoides e uma é cenobionte ectoparasitoide (Rhysipolinae) (SHAW 2006). Este grupo é monofilético e relativamente pouco conhecido, muitas espécies foram descritas incompletamente, sem ilustrações ou qualquer informação sobre sua biologia (VAN ACHTERBERG 1988 apud NUNES 2007). Além disso, por serem frequentes em ambientes quentes e áridos e comuns em campos agrícolas, os Braconidae são utilizados em muitos programas de controle biológico (SHAW 2006).

Dentro de Braconidae, a subfamília Doryctinae é representada por vespas parasitoides de diversas espécies de insetos, principalmente de xilófagos da ordem Coleoptera, atuando como reguladores naturais das suas populações (NUNES 2007). A subfamília está constituída por mais de 1300 espécies descritas contidas em aproximadamente 160 gêneros (MARSH 2002; BELOKOBYSKIY *et al.* 2004 apud NUNES 2007), é considerada cosmopolita, com registro em 328 países, sendo diversa no Neotrópico, onde ocorrem dois terços das espécies descritas (SHENEFELT & MARSH 1976; BELOKOBYSKIY 1992 apud NUNES 2007; MARSH 2002).

A maior parte dos Doryctinae é idiobionte ectoparasita de larvas de coleópteros que se ocultam na madeira ou em tecido vivo de plantas, e frequentemente estão associados às árvores mortas ou danificadas e a troncos de lenhas empilhadas (SHAW 2006). O Brasil

tem o maior registro de ocorrência de gêneros validamente descritos, o que representa 82 % dos gêneros Neotropicais (NUNES 2007).

Heterospilus Haliday 1836 é o gênero de Doryctinae frequentemente encontrado no Neotrópico, representando até 50% das espécies desta região (BARBALHO *et al.* 1999). Este gênero de vespas parasita principalmente Coleoptera (Anobiidae, Bostrichidae, Bruchinae, Buprestidae, Cerambycidae, Curculionidae, Languriidae, Mordellidae), e Lepidoptera (Gelechiidae, Pyraloidea, Tortricidae) (SHAW 2006). O grupo é o mais abundante dentre todos os Braconidae na fisionomia de Mata Atlântica ombrofila densa (NUNES 2007).

O conhecimento da fauna de Doryctinae tem aumentado significativamente nos últimos anos. Seis novos gêneros da Mata Atlântica foram descritos, revelando a importância e diversidade do grupo (NUNES 2007) e contribuindo com as estimativas de biodiversidade. Os parasitoides têm grande importância ecológica na manutenção do equilíbrio ambiental através da regulação ambiental de diversos insetos hospedeiros (LA SALLE & GAULD 1993). FRAGOSO *et al.* (2002) observou que larvas de bruquíneos são atacadas por vespas Braconidae e que características do fruto podem afetar a escolha do local de oviposição pela fêmea que pode dificultar o acesso das vespas parasitoides a suas larvas.

Segundo THOMPSON (1997) a preservação da diversidade de interações é um componente essencial de qualquer programa de conservação. Neste trabalho foram estudadas as interações tritróficas envolvendo *Syagrus romanzoffiana* como planta hospedeira, bruquíneos da tribo Pachymerini, como herbívoro predador de suas sementes e seu parasitoide *Heterospilus prosopodis* (Braconidae) como o terceiro nível trófico destas relações.

JUSTIFICATIVA

A palmeira *Syagrus romanzoffiana* tem papel ecológico relevante, visto que fornece frutos para grande número de vertebrados durante o ano, podendo então ser considerada um elemento chave na Mata Atlântica. Além da relevância ecológica, esta planta também é utilizada como ornamental, tendo ainda grande potencial econômico pelos óleos de suas sementes. Como existem poucas informações sobre interações tritróficas entre palmeiras, predadores de sementes e seus parasitoides, em especial para *S. romanzoffiana*, séries temporais de dados foram coletadas permitindo compreender a importância de forças “botton-up” e “top-down” em sistemas naturais. Além disso, a identificação da espécie a qual pertence o parasitoide dos besouros objeto de estudo deste trabalho contribuiu para ampliar a área de distribuição conhecida da mesma.

OBJETIVOS

A pesquisa visa descrever aspectos da relação tritrófica da palmeira *Syagrus romanzoffiana*, como planta hospedeira, os besouros das espécies *Pachymerus cardo* e *Pachymerus nucleorum* como predadores de sementes e a relação com o parasitoide *Heterospilus prosopodis* (Braconidae).

O esperado é que, apesar das palmeiras terem sido plantadas e provirem de diversas fontes, suas fenologias (produção de flores, frutos verdes e maduros) sejam influenciadas pelos mesmos fatores climáticos como temperatura e precipitação. Para melhor compreensão destas relações tróficas este trabalho visou registrar: 1) A fenologia da palmeira *S. romanzoffiana*, relacionando-a com a temperatura e precipitação, verificando se estes fatores influenciam na produção de flores, frutos verdes e frutos maduros; 2) Estudar

a flutuação da população de *P. cardo* e *P. nucleorum*, relacionando-a tanto com a abundância de recursos (frutos maduros) como com as variações climáticas e 3) Verificar a variação da população do parasitoide, relacionando-a com os fatores climáticos e as variações da população de seu hospedeiro.

MATERIAL E MÉTODOS

- Área de estudo

O estudo foi realizado na população não nativa de *Syagrus romanzoffiana* localizada em área urbana de praças e jardins dentro da Cidade Universitária Zeferino Vaz, campus da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Figura 1, Campinas (22°48'57"S, 47°03'33"W, 640m), Estado de São Paulo, Brasil.

Segundo a classificação climática de Koeppen, a área de estudo enquadra-se no microclima Cwa, que abrange toda a parte central do Estado e é caracterizado pelo clima tropical de altitude, com chuvas no verão e seca no inverno.



Figura 1. Área de estudo, Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP.

-Dados Climáticos

Para determinar a influência do clima na fenologia reprodutiva da palmeira *Syagrus romanzoffiana* e na predação de suas sementes por bruquíneos, os dados climáticos (temperatura e pluviosidade) foram obtidos no site do Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas- entre o período de Janeiro de 2010 a Fevereiro de 2012 (seguindo o método de Walter, 1971).

- Fenologia de *Syagrus romanzoffiana*

Foram visitadas mensalmente 40 palmeiras, compreendendo o período de março de 2010 a fevereiro 2012 no campus da Universidade Estadual de Campinas. Coletaram-se

dados da fenologia, registrando presença ou ausência para cada fenofase (flor, fruto verde e fruto maduro) por palmeira. As palmeiras estavam localizadas em cinco pontos: onze palmeiras se encontravam no ponto 1, nove palmeiras no ponto 2, sete palmeiras no ponto 3, cinco palmeiras no ponto 4, e oito palmeiras no ponto 5 (Figura 2).



Figura 2. Localização dos pontos de coleta de dados fenológicos da palmeira *S. romanzoffiana* na Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, Campinas, SP.

Para verificar se houve picos nos eventos fenológicos (flor, fruto verde e fruto maduro) de *S. romanzoffiana*, realizaram-se análises com estatística circular (MORELLATO *et al.* 2010). Os dados analisados correspondem à proporção média de palmeiras em cada fenofase, expressada em porcentagem por cada mês. Escolheram-se os dados do ângulo médio (μ), que indica a data média da ocorrência da fenofase; desvio padrão circular; comprimento do vetor

médio (r), que mede a concentração em torno de μ , e o valor de p do teste de Rayleigh (teste para avaliar a uniformidade dos dados) como resultados da análise. As análises de estatística circular foram feitas utilizando a versão demonstrativa do programa Oriana 4.0 (KOVACH 2009). Adicionalmente, os dados da fenologia da planta foram correlacionados com as variáveis climáticas, utilizando-se análises de correlação de Spearman, incluindo defasagens temporais de até três meses para verificar se os eventos fenológicos ocorreram ou não de forma sincronizada com os eventos climáticos (i.e., temperatura e pluviosidade).

- Taxa de predação dos bruquíneos

Durante o período compreendido entre fevereiro de 2010 a fevereiro de 2012, foram realizadas coletas mensais de frutos recém-caídos (frutos com polpa túrgida) dos cachos das palmeiras. Os frutos eram inicialmente acondicionados em sacos plásticos e triados no laboratório, separando-se os frutos maduros intactos daqueles que apresentavam furos de saída da larva de *Revena rubiginosa* (Curculionidae). Os frutos maduros considerados intactos eram então armazenados na geladeira à temperatura entre 4° e 5°C graus durante 24 horas. A baixa temperatura fazia com que as larvas deste curculionídeo, que ainda estivessem dentro dos frutos, saíssem dos mesmos, permitindo assim o descarte daqueles frutos predados, garantindo frutos intactos.

Colocaram-se grupos de 100 frutos maduros intactos de fato em gaiolas de metal (25 x 20 x 5 cm) (Figura 3). Mensalmente, ao longo de 24 meses, foi colocada uma gaiola em cada um dos cinco pontos utilizados para o registro de fenologia de *S. romanzoffiana*. Cada gaiola estava identificada com dados do mês e ano no qual era colocada no campo (Figura 3). As gaiolas permaneciam no campo pelo período de quatro meses, sendo então retiradas e levadas

ao laboratório. No laboratório, os frutos de cada gaiola eram individualizados e colocadas em potes plásticos (6 X 5 cm) e mantidos em temperatura ambiente.

No mês de junho de 2011, os pontos 3 e 5, tiveram que ser realocados, devido à reestruturação paisagística no local onde as gaiolas se encontravam. Tal reestruturação não impossibilitou as coletas de dados de fenologia de *S. romanzoffiana*, mas não foi mais possível deixar as gaiolas na área. Assim elas foram remanejadas para o ponto 6 (Figura 4).



Figura 3. Localização dos frutos sob as palmeiras. **A.** Palmeira em um dos pontos onde eram depositadas as gaiolas. **B.** Gaiolas com frutos de *S. romanzoffiana* colocados ao nível do solo na Unicamp.



Figura 4. Área para onde foram remanejadas as gaiolas das posições 3 e 5.

Durante o mês seguinte à retirada dos frutos do campo, estes foram vistoriados semanalmente para verificar se havia furos de saída feitos pelos besouros bruquíneos adultos ou presença de adultos de vespas parasitoides. No final deste mês, não havendo emergências (besouro ou parasitoides), os frutos eram quebrados manualmente através de um torno de bancada N°5, para verificar se o fruto realmente estava intacto, ou se continha algum indício de predação. Foram considerados predados aqueles com larvas ou pupas em desenvolvimento, furo de saída de besouro adulto (Figura 5); ou presença de vespas parasitoides (larvas, casulos ou adultas) (Figura 6). Quando houve presença de larva ou pupa dos besouros, estas foram identificadas por meio de lupa como *P.cardo* ou *P.nucleorum* segundo os caracteres para sua

diferenciação citados no trabalho de CASARI & TEIXEIRA (1997).

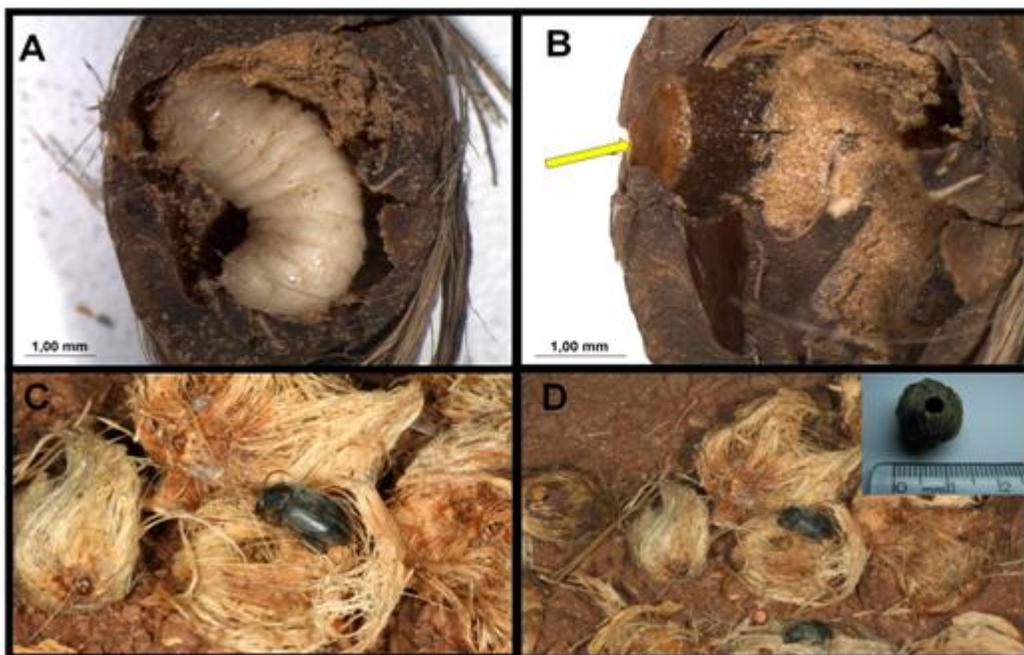


Figura 5. Dano causado por *Pachymerus nucleorum* nos frutos de *Syagrus romanzoffiana*. **A.** Larva de *P. nucleorum* construindo o orifício de saída; **B.** Seta indica a fina camada do furo de saída; **C.** Adulto de *P.nucleorum* que acabou de emergir do fruto; **D.** Detalhe do fruto com furo de saída.

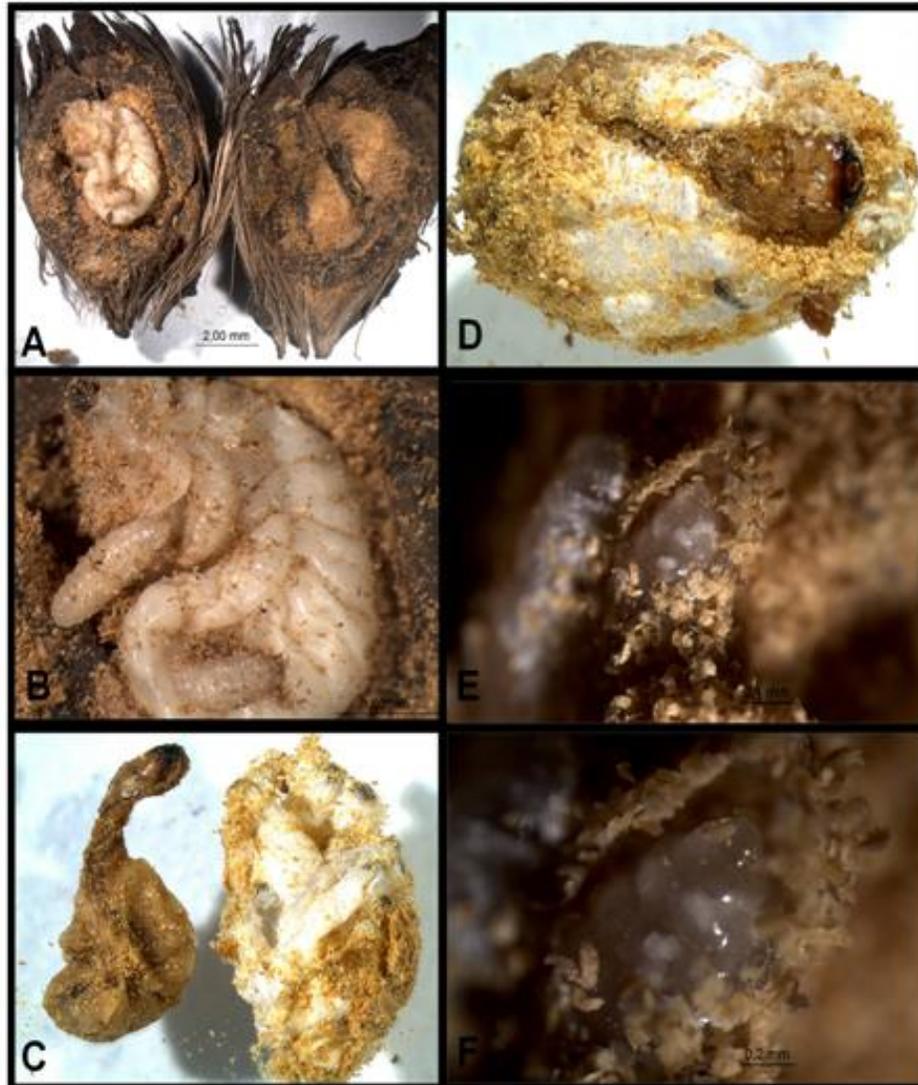


Figura 6. Associação do parasitoide *Heterospilus prosopodis* e *Pachymerus nucleorum*. **A** e **B.** Larva de *P.nucleorum* sendo consumida pelas larvas do parasitoide *H. prosopodis*; **C.** Restos da larva do besouro e casulos do parasitoide; **D.** Larva do bruquíneo envolta pelos casulos do parasitoide; **E** e **F.** Larvas do parasitoide construindo o casulo.

Para determinar se existe relação entre a predação de sementes por bruquíneos e as variáveis climáticas temperatura e pluviosidade, assim como a relação entre a taxa de predação dos besouros com a produção de frutos maduros, realizaram-se correlações de

Spearman, utilizando somente os dados de predação para *P. nucleorum*, já que para *P. cardo* os dados registrados eram, na sua maioria, zeros. Também foram feitas correlações entre a taxa de predação dos besouros (somente dados de *P. nucleorum*) com as variáveis de temperatura, pluviosidade e produção de frutos maduros com três meses de defasagem (n=23, n=22 e n=21 para um, dois e três meses, respectivamente), pois os organismos podem demorar a responder tanto às mudanças climáticas quanto à disponibilidade de recursos básicos.

- Taxa de ataque das vespas parasitoides

Foi considerado presente o parasitismo dos bruquíneos na presença de larvas, casulos ou vespas adultas do parasitoide *H. prosopodis* (Figura 6).

As taxas médias de ataque dos parasitoides por mês foram relacionadas com as variáveis climáticas (temperatura e pluviosidade) e com a predação de sementes por bruquíneos, a fim de avaliar se o ataque por vespas parasitoides é influenciado pelo clima, bem como pela abundância de larvas de bruquíneos. A taxa de predação geral não discriminou que espécie de *Pachymerus* era o predador, já que nos registros de parasitismo foi impossível em muitos casos identificar se o predador tinha sido *P. nucleorum* ou *P. cardo*. Utilizou-se a análise de correlação de Spearman, com defasagem de até três meses. Para as análises com defasagem entre a taxa de parasitismo e a predação de bruquíneos, o número de registros foi n=23, n=22 e n=21 para um, dois e três meses de defasagem respectivamente.

RESULTADOS

- Fenologia reprodutiva de *Syagrus romanzoffiana*

A produção de flores ocorreu, em praticamente, todos os meses ao longo dos dois anos de estudo, com exceção do mês de março de 2011, no qual pontualmente não houve flores no campus. O pico médio de floração ocorreu no mês de dezembro (Figura 7, Tabela 1). A produção de flores relacionou-se positivamente com o aumento da temperatura ($r = 0,5364$, $p = 0,0069$), característica, também, observada para a pluviosidade ($r = 0,4195$, $p = 0,0413$) (Figura 7).

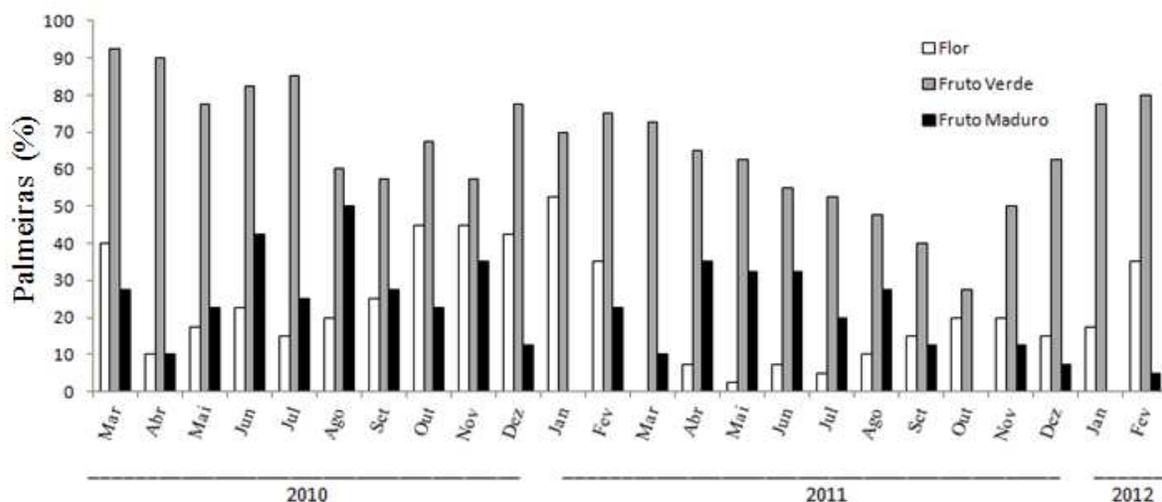


Figura 7. Porcentagem de palmeiras portando cada uma das fenofases reprodutivas (flor, fruto verde e fruto maduro) no campus da UNICAMP, no período entre março de 2010 a fevereiro de 2012.

Tabela 1. Resultado das análises de estatística circular para a ocorrência de picos fenológicos de *Syagrus romanzoffiana* no campus da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), entre 2010 e 2012.

Produção de Flores	Ângulo médio (μ)	343,181° (Dezembro)
	Desvio padrão circular	89,235°
	Comprimento de vetor (r)	0,297
	Teste de Rayleigh (p)	<0,001
Produção de Frutos Verdes	Ângulo médio (μ)	82,198° (Março)
	Desvio padrão circular	118,713°
	Comprimento de vetor (r)	0,117
	Teste de Rayleigh (p)	<0,001
Produção de Frutos Maduros	Ângulo médio (μ)	182,294° (Julho)
	Desvio padrão circular	89,239°
	Comprimento de vetor (r)	0,297
	Teste de Rayleigh (p)	<0,001

A produção de frutos verdes também foi constante ao longo dos dois anos de estudo, sendo que o pico de palmeiras portando esta fenofase ocorreu no mês de março/2010 (Figura 7, Tabela 1). Não se encontrou sincronia entre a produção de frutos verdes e as variáveis climáticas (precipitação e temperatura), no entanto, a produção de frutos verdes se relacionou positivamente com o aumento da temperatura, com defasagem de dois ($r = 0,5031$, $p = 0,0122$) e três meses ($r = 0,6393$, $p = 0,0008$), sendo maior a influência da temperatura sobre a produção dos frutos verdes após três meses. O mesmo padrão foi observado em relação à pluviosidade, onde a produção de frutos verdes se relacionou

positivamente com o aumento da pluviosidade, porém com defasagem de dois ($r = 0,4614$, $p = 0,0232$) e de três meses ($r = 0,5421$, $p = 0,0062$).

Os frutos maduros ocorreram, praticamente, durante os dois anos de estudo, com exceção dos meses de janeiro de 2011, outubro de 2011 e janeiro de 2012 (Figura 7). O pico de frutos maduros ocorreu no mês de julho (Tabela 1). Observou-se relação negativa com a temperatura de forma sincrônica ($r = -0,5284$, $p = 0,0079$), assim, como com defasagem para um mês ($r = -0,4072$, $p = 0,0483$). O mesmo comportamento foi observado para produção de frutos maduros em relação à pluviosidade, sendo que se relacionaram negativamente de forma imediata ($r = -0,6455$, $p = 0,0007$), e apresentaram defasagem de um mês ($r = -0,4072$, $p = 0,0483$), ou seja, a menor produção de frutos ocorreu em sincronia com a maior taxa de pluviosidade, podendo-se estender até o mês seguinte, mas com menor intensidade (Tabela 2).

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Spearman entre a porcentagem de indivíduos de *Syagrus romanzoffiana* em cada fenofase reprodutiva e, temperatura e pluviosidade, incluindo análise de defasagem para um, dois e três meses, Unicamp, 2010 a 2012. Os valores de p estão entre parênteses e, resultados significativos estão em negrito.

Fenofase	Variável Climática	Defasagem (em meses)			
		0	1	2	3
Flor	Temperatura	0,5364 (0,0069)	0,3296 (0,1157)	0,1178 (0,5836)	-0,2113 (0,3217)
	Pluviosidade	0,4195 (0,0413)	0,147 (0,4927)	-0,1254 (0,5593)	-0,1733 (0,4181)
Frutos Verdes	Temperatura	0,1456 (0,4971)	0,3669 (0,0778)	0,5031 (0,0122)	0,6393 (0,0008)
	Pluviosidade	0,1507 (0,4821)	0,3494 (0,0942)	0,4614 (0,0232)	0,5421 (0,0062)
Frutos Maduros	Temperatura	-0,5284 (0,0079)	-0,4577 (0,0245)	-0,2247 (0,2912)	0,0114 (0,958)
	Pluviosidade	-0,6455 (0,0007)	-0,4072 (0,0483)	-0,1882 (0,3785)	0,093 (0,6654)

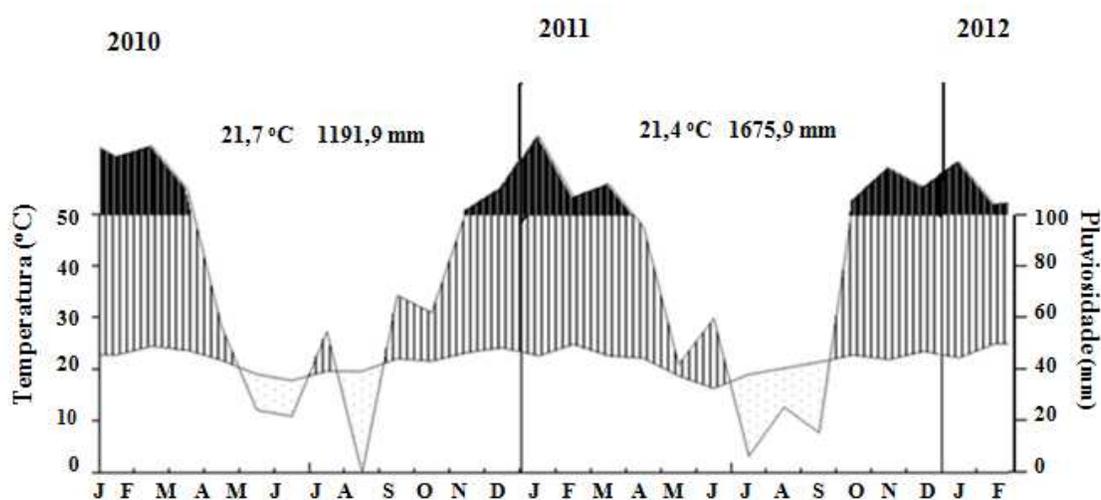


Figura 8. Diagrama Climático de Campinas baseado em dados meteorológicos coletados pelo Centro integrado de informações agrometeorológicas - CIIAGRO entre o período de janeiro de 2010 a fevereiro de 2012 (segundo o método de Walter, 1971). A área branca representa períodos com baixa umidade. A área hachurada indica períodos úmidos (taxa de precipitação excede taxa potencial de evaporação). A área preta se refere a períodos superúmidos (>100 mm).

- Predação de sementes de *S. romanzoffiana* por bruquíneos

Foram encontradas duas espécies de besouros predando as sementes maduras de *S. romanzoffiana*: *Pachymerus cardo* e *Pachymerus nucleorum*, ambas pertencentes a subfamília Bruchinae (Chrysomelidae). Todos os frutos predados tiveram adultos, larvas e pupas identificadas. Os orifícios de saída dos adultos são bem característicos, medindo em torno de 3,0 mm de diâmetro, podendo ser facilmente observados.

A porcentagem total de sementes predadas, somando-se frutos atacados por *P. nucleorum*, *P. cardo* e larvas parasitadas (onde estas compreendem a soma das larvas dos besouros que foram atacadas pelos parasitoides, que podiam ser encontrados ainda dentro da semente, em fase de desenvolvimento; seus adultos ou pela presença dos seus casulos), correspondeu ao total de 20,20% de 11.400 sementes. Deste total, 18,79% correspondeu à predação por *P. nucleorum*, 0,42% à predação por *P. cardo* e 0,99% às larvas atacadas por parasitoides. A predação de sementes de *S. romanzoffiana* por *P. nucleorum* ocorreu ao longo de todo o período de estudo (Figura 9), sendo que o pico de predação para a espécie ocorreu no mês de dezembro (Tabela 3). Houve relação significativa da taxa média de predação por *P. nucleorum* com as variáveis climáticas (temperatura e pluviosidade), sem defasagem temporal. A predação por *P. nucleorum* se relacionou de forma negativa e sincrônica com a produção de frutos maduros ($r=-0,5132$, $p=0,0123$) (Tabela 3).

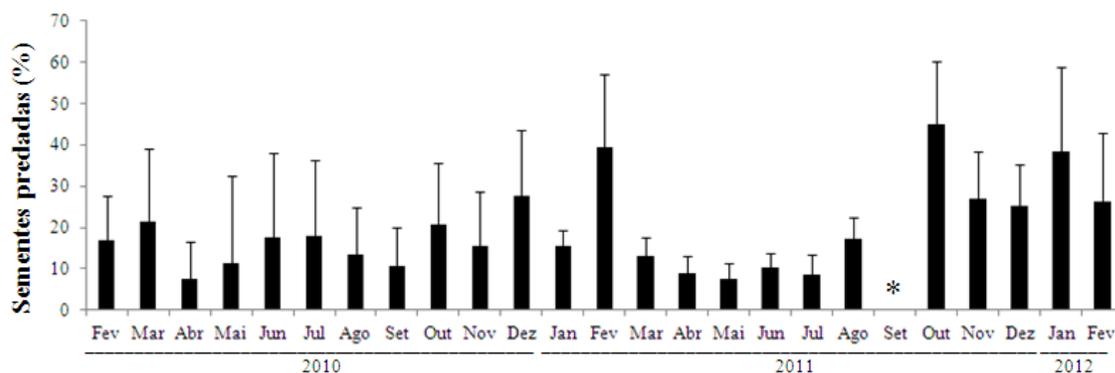


Figura 9. Porcentagem média e desvio padrão de sementes atacadas por *P. nucleorum*, no campus da Unicamp. (*) não houve coleta de dados.

Tabela 3. Resultado da análise de estatística circular para a ocorrência de *Pachymerus nucleorum* no campus da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), 2010-2012.

Predação de Sementes por <i>P. nucleorum</i>	Ângulo médio (μ)	352,114° (Dezembro)
	Desvio padrão circular	93,916°
	Comprimento de vetor (r)	0,261
	Teste de Rayleigh (p)	<0,001

Tabela 4. Coeficientes de correlação de Spearman entre a porcentagem média de predação de sementes por besouros *Pachymerus nucleorum* e suas variáveis preditoras: temperatura, pluviosidade e porcentagem média de frutos maduros, incluindo defasagem de um, dois e três meses. Os valores de p estão entre parênteses e resultados significativos estão em negrito, Unicamp, 2010-2012.

Variável Preditora	Defasagem (em meses)			
	0	1	2	3
Temperatura	0,5142 (0,0102)	0,2035(0,303)	-0,6(0,7806)	-0,3046 (0,1478)
Pluviosidade	0,4954 (0,0138)	0,3111 (01389)	0,0122 (0,9548)	-0,203 (0,3414)
Frutos Maduros	-0,5132(0,0123)	-0,4137 (0,0556)	-0,2784 (0,2218)	0,0124 (0,9586)

Como a taxa média de predação pelos besouros da espécie *P. cardo* foi de apenas 0,42%, apresentando muitos zeros nos registros de coleta, não se realizaram testes estatísticos para a mesma. A predação da espécie, não ocorreu de forma constante durante os anos de estudo. Observou-se que *P. cardo* apresentou a maior porcentagem média de

emergência dos adultos nos meses de novembro e dezembro de 2011 (4,6 % e 2,0 %, respectivamente) (Figura 10).

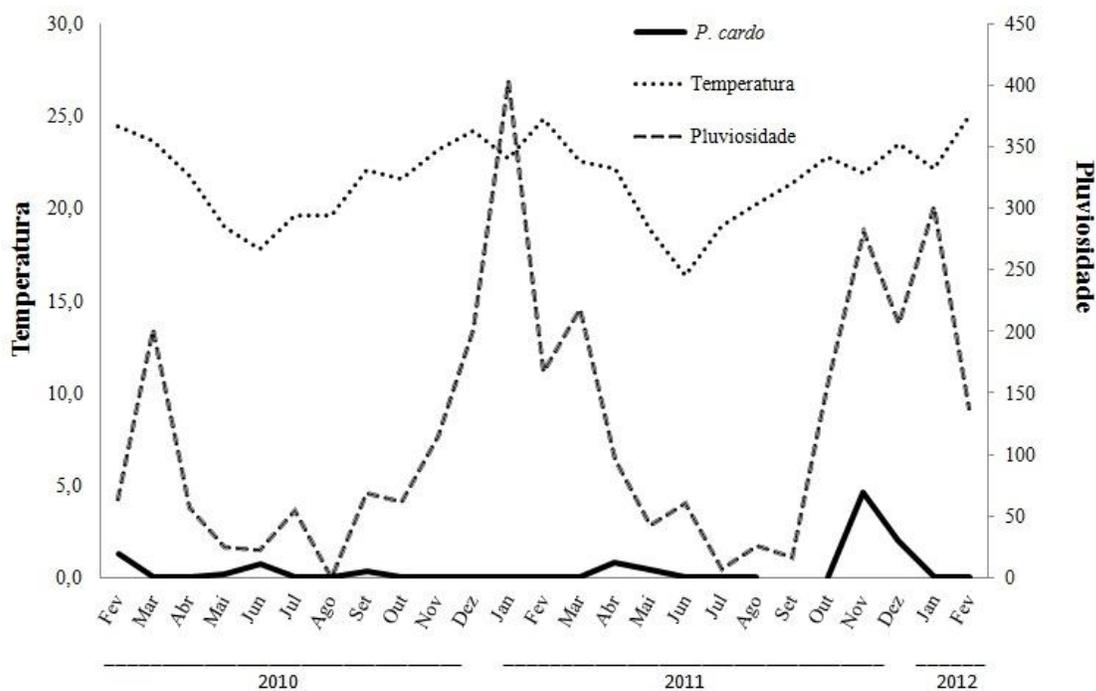


Figura 10. Precipitação pluviométrica, temperatura e taxa média de predação de *P. cardo*, de fevereiro de 2010 a fevereiro de 2012, na Unicamp.

- Vespas parasíticas de *Pachymerus* spp.

No decorrer dos anos de estudo registrou-se o ataque às larvas de *Pachymerus* spp. por vespas parasitoides pertencentes à espécie *Heterospilus prosopodis*. (Figura 11). Não se encontrou relação entre a porcentagem média de parasitoides que emergiram com a pluviosidade, contudo, observou-se relação negativa da temperatura com defasagem de três meses ($r = -0,4884$, $p = 0,0155$) (Tabela 5). Houve relação positiva entre a taxa de ataque pelos parasitoides e a taxa de predação de sementes de *S. romanzoffiana* por bruquíneos de

forma imediata e com defasagem de um mês (Tabela 5). O parasitismo não foi constante durante o tempo do estudo, observando maior emergência de parasitoides nos meses mais quentes e chuvosos (fevereiro) (Figura 11).

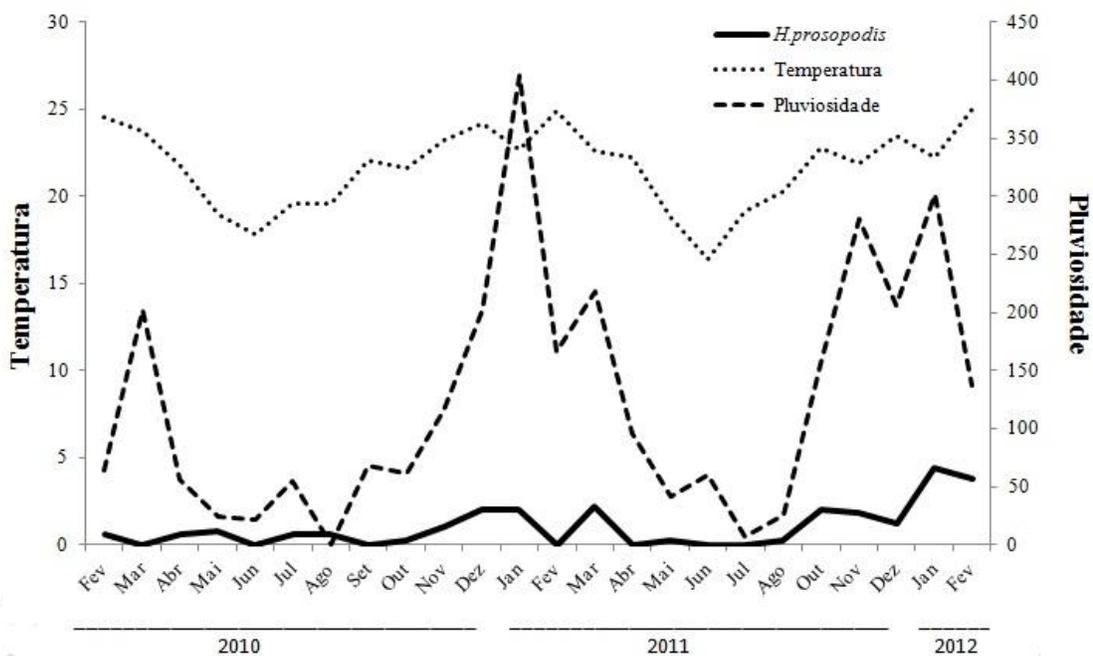


Figura 11. Precipitação pluviométrica, temperatura e taxa média de parasitismo de *H. prosopodis* de fevereiro de 2010 a fevereiro de 2012, na Unicamp.

Tabela 5. Coeficientes de correlação de Spearman entre a porcentagem de parasitismo por *H. prosopodis* e suas variáveis preditoras: temperatura, pluviosidade e taxa média de predação de sementes por bruquíneos, incluindo defasagem de um, dois e três meses. Os valores de p estão entre parênteses e resultados significativos estão em negrito. Unicamp, 2010-2012.

Variável Preditora	Defasagem (em meses)			
	0	1	2	3
Temperatura	0,016 (0,9409)	-0,0884 (0,6811)	-0,2205 (0,3005)	-0,4884 (0,0155)
Pluviosidade	-0,1739 (0,4165)	-0,1619 (0,4498)	-0,2013 (0,3455)	-0,1215 (0,5717)
Predação de Sementes	0,6012 (0,0019)	0,6959 (0,0002)	0,3059 (0,1662)	0,521 (0,0154)

DISCUSSÃO

A população de *Syagrus romanzoffiana* estudada, apesar de ser composta por palmeiras plantadas e provavelmente provirem de diversas fontes, apresentou padrão de floração semelhante ao descrito por outros autores para esta espécie (SILVA 2008, CORTINOZ 2011; MORELLATO *et al.* 2000). Outra palmeira que pode apresentar padrão semelhante de floração com *S. romanzoffiana* é *Euterpe edulis*, que floresce de setembro a dezembro (LORENZI 2002).

A produção de flores da palmeira concentrou-se nos meses que correspondem ao final da primavera e início de verão, provavelmente pela relação positiva que se evidenciou entre a produção de flores com a temperatura e precipitação da região estudada.

MORELLATO *et al.* (2000) igualmente encontraram relação positiva destes parâmetros climáticos com a floração das espécies estudadas em floresta atlântica do sudeste. Segundo TALORA & MORELLATO (2000), a floração seria desencadeada pelo aumento do fotoperíodo, temperatura e umidade na transição da estação seca para a úmida. Para muitas espécies o período de estresse hídrico que inibe a atividade meristemática tem como resultado indireto a sincronização da floração pela subsequente reidratação das gemas florais no período seguinte. Em plantas tropicais, o florescimento na época de maiores temperaturas e pluviosidade coincide com o aumento da abundância e, conseqüentemente, da atividade de insetos polinizadores (ADLER & KIELPINSKI 2000, SCARIOT & LIERAS 1991). Algumas espécies de plantas sincronizam seu período de floração com o de maior atividade dos polinizadores (AUGSPURGER 1983; SILVA, 2008).

A produção de frutos verdes ocorreu quase o ano todo; sua sincronia com temperatura e precipitação, assim como a defasagem deste processo de dois e três meses em relação a estas variáveis climáticas, dá evidência de um padrão similar ao encontrado por outros autores, como CORTINOZ (2011) na região de Campinas, São Paulo, e BEGNINI (2008) em Santa Catarina. No entanto a população de *S. romanzoffiana* estudada em Ubatuba, São Paulo apresentou pico em maio (GENINI *et al.* 2009).

A porcentagem de palmeiras apresentando a fenofase de frutos maduros também ocorreu ao longo de todo o ano, com exceção dos meses de janeiro de 2011, outubro de 2011 e janeiro de 2012. Isso pode ter se dado pela diminuição na produção de cachos com flores, nos seis meses anteriores. À medida que a produção de flores aumenta, observa-se um aumento na produção de frutos maduros. Além disso, observou-se que a maior presença de frutos maduros foi encontrada nos meses mais secos, ou seja, com os menores valores de temperatura e pluviosidade.

Para os frutos maduros encontrou-se relação negativa com as variáveis climáticas. O pico ocorreu em julho onde os dias são mais curtos e a temperatura é menor. Resultados similares, foram observados por SILVA (2007) e CORTINOZ (2011).

Assim, observando a diferença na precipitação entre julho de 2010 (54,8 mm) e temperatura (19,6° C) e, julho de 2011 precipitação (6,6 mm) e temperatura (19,1° C) e a relação negativa com os dados pluviométricos, sugere-se que a estação seca exerce forte influência na fenofase de frutos maduros, corroborando o encontrado por SILVA (2007) e CORTINOZ (2010). Este mesmo comportamento, também, foi registrado por RIBEIRO (2004), que constatou que *S. romanzoffiana* frutifica no período mais seco do ano, onde menor precipitação, temperaturas mais amenas e fotoperíodo mais curto influenciam positivamente a maturação dos frutos.

Segundo BEGNINI (2008), o jerivá pode alterar a intensidade do desenvolvimento de flores e frutos entre os anos. Evidências insinuam que as populações comportam-se com anos de intensa frutificação e anos de baixa frutificação, resultando na variação de oferta de alimentos para a fauna de frugívoros e insetos herbívoros. BERNACCI *et al.* (2006) também encontraram variações no número de indivíduos florescendo entre os anos. Palmeiras frutificam o ano todo (HENDERSON, 2002) tendo sua produção de frutos maduros durante os meses mais secos, ou seja, no período de maior escassez alimentar, o que torna os frutos das palmeiras uma importante fonte de recurso para muitos animais de florestas .

Observou-se, para a espécie *P. nucleorum* que a predação de sementes ocorreu ao longo de todo ano, com uma taxa total de 18,8 % para a área de estudo. Em uma série temporal anterior a este estudo, CORTINOZ (2011), obteve um valor de predação maior

(37%) . GRENHA (2008), estudando taxas de predação na palmeira *Allagoptera arenaria* por *P. nucleorum*, obteve para as suas áreas de estudo 29,3% e 20,6%. *P. nucleorum* torna-se economicamente importante, pois entre as espécies de palmeiras que utiliza, encontram-se a carnaúba (*Copernicia cerifera* Mart.), coco da Bahia (*Cocos nucifera* L.), licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.), piaçava (*Attalea funifera* Martius) e babaçu (*Orbignya phalerata* Mart) (GARCIA *et al.* 1980). GRENHA (2008) também pode observar que destas mesmas palmeiras somente um adulto de *P. nucleorum* emergiu de cada fruto, o mesmo observado em *P. cardo*, corroborando os dados aqui obtidos.

Não houve relação significativa da taxa média de predação por *P. nucleorum* com as variáveis temperatura e pluviosidade. Com relação à produção de frutos maduros observou-se relação negativa sincrônica, sendo que a taxa média de predação por *P. nucleorum* diminuiu à medida que aumentava a produção de frutos maduros. O padrão encontrado neste trabalho pode ser explicado, considerando o proposto por SCHUPP (1992): como estratégia, numa escala populacional, a planta produz um grande número de sementes, podendo haver a “saciedade do predador”, levando a uma correlação negativa entre a densidade de sementes e as taxas de predação. O recrutamento de novas plântulas, através do aumento na produção de sementes, pode se dar por causa da saciedade do predador (AUGSPURGER & KITAJIMA 1992). O alto grau de recrutamento pode estar associado com a alta densidade de adultos na área, como proposto por SCHUPP (1992) e provavelmente a variação na produção sementes influencie a demografia da palmeira.

Na área de estudo não há predadores vertebrados e a predação de sementes pelos bruquíneos e o ataque de parasitoides às larvas dos besouros foi maior e constante ao longo do ano, quando comparadas a áreas onde a presença de vertebrados dispersores de sementes

mantém baixa a quantidade de sementes disponíveis para a oviposição dos bruquíneos como observado por CORTINOZ (2011),

As maiores taxas de predação por *P. nucleorum* foram observadas cinco meses após o pico de produção de frutos maduros (julho). Observou-se que os besouros não ovipõem imediatamente à queda do fruto no solo. As fêmeas de *P. nucleorum* ovipõem na superfície dos frutos já secos, facilitando a migração das larvas de primeiro ínstar para a cicatriz placentária da semente, onde penetram e alcançam o endocarpo, para completar o seu desenvolvimento (GARCIA *et al.* 1979). A oviposição ocorreu, portanto, após o mesocarpo apresentar-se completamente seco, pois esta porção fibrosa poderia servir como uma barreira mecânica ou química que impediria a migração das larvas (FRAGOSO *et al.* 2002). No campus pôde-se observar que durante o dia os besouros se abrigavam embaixo dos frutos secos, nos troncos, nas folhas secas das próprias palmeiras caídas no solo, em pedaços de papel que estivessem jogados no solo ou em qualquer objeto que pudessem abrigá-los.

A predação de sementes por *P. cardo* ocorreu nos meses onde a temperatura e a pluviosidade foram maiores. A espécie foi observada somente em dois pontos de estudo. Em um dos pontos ela era encontrada em moita localizada abaixo de um grupo de palmeiras, o segundo ponto foi onde as gaiolas tiveram que ser realocadas no segundo semestre de 2011. Esta nova área apresenta grande número de palmeiras e de outras árvores, que acaba propiciando ambiente mais sombreado e úmido. Como no primeiro ponto, este microclima mais úmido sugere preferência da espécie por este tipo de ambiente. CORTINOZ 2011, encontrou as maiores taxas de predação de *P. cardo* em dois fragmentos

florestais de Mata Atlântica, sugerindo que esta espécie seja mais comum em áreas fechadas.

O ataque de vespas parasitoides, como se pôde observar, ocorreu em meses onde saíram *P. nucleorum* e *P. cardo* e também em meses onde emergiram somente *P. nucleorum*. Em meses onde as duas espécies ocorrem e registrou-se saída de parasitoides, não há como afirmar que o ataque ocorreu exclusivamente para uma espécie ou para outra. Em trabalhos de predação por *P. nucleorum* em *Allogoptera arenaria*, foi observado que das larvas de bruquíneos emergiu uma espécie de Braconidae (GRENHA 2008). CORTINOZ (2011) também observou ataques de vespas parasitoides nos bruquíneos, sendo elas identificadas como pertencentes ao gênero *Heterospilus* sp. Para o bruquíneo *P. cardo*, Delobel *et al.* (1995) encontraram uma espécie de himenóptero parasitoide, um tricogramatídeo que não foi identificado, parasitando ovos. Não foi observada a presença de outros parasitoides.

Para a porcentagem média de parasitoides que emergiram não se encontrou relação imediata com as variáveis climáticas (temperatura e pluviosidade), porém observou-se relação negativa, com defasagem de três meses para a variável temperatura, não acontecendo o mesmo para pluviosidade. Houve relação positiva entre a taxa de ataque pelos parasitoides e a taxa média de predação de sementes de *S. romanzoffiana* por bruquíneos de forma imediata e com defasagem de um mês .

O pico de predação total (soma de predação de *P. cardo* e *P. nucleorum*) ocorreu no mês de dezembro, sendo que a maior taxa média de parasitismo ocorreu no mês de janeiro para *H. prosopodis*. MORALES-RAMOS *et al.* (1993) encontraram, para a espécie *Heterospilus megalopus*, que o desenvolvimento de ovo a adulto levou aproximadamente

20 dias. Isso gera a hipótese de que, caso *H. prosopodis* apresente o mesmo tempo de desenvolvimento, entre vinte e trinta dias, seria esperado então que após um mês onde se encontrou pico da taxa média de predação, ou seja, uma grande disponibilidade de recursos, larvas de bruquíneos, ocorresse a maior taxa de parasitismo, isto é, maior porcentagem de parasitoides emergiriam das sementes que haviam sido predadas.

Estudos sobre a predação de sementes são relevantes quando se considera uma espécie como *S. romanzoffiana*, de importante papel ecológico na dieta de um grande número de vertebrados em época de grande escassez de recurso nos meses mais secos do ano. Os insetos predadores de sementes são importantes para a comunidade devido à atuação direta sobre a aptidão de espécies vegetais (GRENHA 2008), e os parasitoides no papel de controle da dinâmica de populações de bruquíneos e também das palmeiras (DELOBEL *et al.* 1995).

De modo geral, a população estudada apresentou padrão fenológico com produção de flores, frutos verdes e frutos maduros durante todo o ano, sendo que a porcentagem média de frutos maduros ocorreu nos meses de inverno, período de clima seco. As maiores taxas de predação média pelos besouros ocorrem cinco meses após as altas taxas de produção de frutos maduros, ou seja, mais indivíduos adultos saíram das sementes no verão, com pico de predação ocorrendo em dezembro. O parasitoide apresentou as maiores taxas de parasitismo concomitantemente aos meses de maior taxa de predação de bruquíneos com defasagem temporal de um mês, sendo que tanto a taxa de predação por bruquíneos como a taxa de parasitismo foram maiores no verão, ou seja, nos meses mais quentes.

Os resultados encontrados mostram padrões similares aos encontrados por outros autores, GRENHA 2008; CORTINOZ 2011, dando relevância à estreita relação que existe

entre cada um dos níveis tróficos estudados planta-herbívoro-parasitoide e, mostrando que além da influência dos fatores climáticos sobre as populações, os recursos representam fatores chave que permitem o entendimento da dinâmica das populações.

No passado pressupunha-se que somente populações de insetos de regiões temperadas fossem sazonais e as populações dos trópicos fossem estáveis durante todo o ano (WOLDA 1978); no entanto insetos tropicais podem ter variações em seus tamanhos populacionais (WOLDA 1980). Embora muitas populações de insetos de regiões subtropicais tenham suas dinâmicas populacionais influenciadas tanto pela sazonalidade climática como por inimigos naturais, este padrão não ocorreu com a população de *Pachymerus nucleorum* estudada, embora tenha apresentado período de maior ocorrência.

Para populações de insetos, fatores climáticos afetam suas taxas de crescimento e taxas de mortalidade (BALE *et al.* 2002) e a disponibilidade de plantas limitam a população de herbívoros nos períodos mais frios e secos do ano (JOANSSON, BOLMGREN & JONZÉN 2013). Muitos insetos são afetados pela estação seca e/ou muitas vezes frias, onde claramente verifica-se o efeito *botton-up* nas populações destes herbívoros, que ultrapassam a época desfavorável do ano como adultos em diapausa. Isto claramente não acontece com *P. nucleorum*, talvez pela sua biologia como herbívoro endófago de frutos e pelo recurso estar disponível o ano todo.

Os efeitos das variações climáticas em outras espécies de herbívoros já foram relatados para as regiões tropicais (WOLDA 1978, 1980, 1988; VASCONCELLOS-NETO 1980, 1991). A influência dos fatores climáticos sobre populações foi também observada para outros organismos no sudeste brasileiro, como plantas (MORELLATO 1992; ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2005), borboletas (BROWN 1992, FREITAS *et al.* 2001), besouros cassidíneos (MEDEIROS & VASCONCELLOS-NETO 1994;

FRIEIRO-COSTA & VASCONCELLOS-NETO 2003; NOGUEIRA-DE-SÁ & VASCONCELLOS-NETO 2003), besouros serra-pau (PARO *et al.*, 2012), ortópteros (DEL-CLARO 1991), aranhas (SORDI 1996; ROMERO & VASCONCELLOS-NETO 2003) e heterópteros (SALOMÃO 2007; POSTALI 2009). Embora muitas populações de insetos de regiões subtropicais tenham suas dinâmicas populacionais influenciadas tanto pela sazonalidade climática como por inimigos naturais, este padrão não ocorreu com a população de *P. nucleorum* estudada.

Talvez as forças *top-down* sejam mais importantes na regulação desta interação tritrófica *Syagrus romanzoffiana*, *Pachymerus* spp. e seu parasitóide onde os efeitos devem ser manifestados principalmente no ciclo seguinte da interação. Deste modo, espera-se que a produção de frutos possa ter efeito na taxa de ataque pelos bruquíneos no ciclo seguinte e consequentemente na de parasitoides no próximo período.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P. A., Menge, B. A., Mittelbach, G. G., Spiller, D. A. & Yodzis, P. 1996. The role of indirect effects in food webs. In: G. A. Polis & K. O. Winemiller. **Food webs. Integration of patterns and dynamics**. Chapman and Hall, New York, New York, USA. pp. 371–395.
- ABRAHAMSON, W. G. & Weis, A. E. 1997. **Evolutionary ecology across tree trophic levels. Goldenrods, gallmakers and natural enemies**. Princeton, Princeton University Press.
- ACHTERBERG, C. VAN. 1988. Parallelisms in the Braconidae (Hymenoptera) with special reference to the biology, p. 85-115. In: V. K. Gupta, (ed.). **Advances in Parasitic Hymenoptera Research**. Leiden, E. J. Brill, 546 p.
- ADLER, G. H. & Kielipinski, K. A. 2000. Reproductive phenology of a tropical canopy tree, *Spondias mombim*. *Biotropica* 32: 686-692.
- ALVES-COSTA, C.P. 2004. Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal. **Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas**.
- ALVES-COSTA, C.P & Knogge, C. 2005. Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). **Naturwissenschaften** 92: 265–268
- AUSTIN, A.D. & DOWTON, M. Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control. Collongwood, Australia: CSIRO Publishing, 2000
- BALE S. J. et al. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology** 8 (1): 1–16

- BARBALHO, S.M. Estudos dos Doryctinae (Hymenoptera-Braconidae) da fauna brasileira . São Carlos. 1999. 94p. **Tese (Doutorado em Ciências)- Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP**
- BEGNINI, M. R. 2008. O Jerivá - *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) - fenologia e interações com a fauna no Parque Municipal da Lagoa do Peri, Florianópolis, SC. **Trabalho de conclusão de Curso. Universidade Federal de Santa Catarina**
- BELOKOBYLKIJ, S.A; ZAUDIVAR-RIVERÓN, A; QUICKE, D.L.J Phylogeny of genera of the parasitic wasps subfamily Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) based on morphological evidence. **Zoological Journal of the Linnean Societt** 142: 369-404. 2004
- BELOKOBYLKIJ, S.A. On the classification and phylogeny of Braconid wasps subfamilies Doryctinae and Exothecinae (Hymenoptera: Braconidae) I. Classification, 1. **Entomologischeskoe Obozrenie** 71: 900-928. 1992. (in Russian), **Entomological Review** 72 : 109-137 (English translation 1993).
- BERNACCI, L.C.; Martins, F. R. & Santos, F. A. M. 2006. Dinâmica populacional da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, em um fragmento florestal no sudeste do Brasil, **Infobibos**, 2006.
- BONDAR, G. 1936. Notas biológicas sobre bruquídeos observados no Brasil. **Arquivos do Instituto de Biologia Vegetal** 3: 7-44.
- BROWN Jr. K.S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In : Morelato, L.P.C. (ed.), **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Editora Unicamp/Fapesp, Campinas, Brasil. p. 142-187.

- CASARI, S. A. & Teixeira, E. P. 1997. Descriptions and biological notes of final larval instar and pupa of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae). **Annales de La Societe Entomologique de France**, 33: 295-321.
- CIRELLI, K.R. N & A. M. Penteado-Dias. 2003. Fenologia dos Braconidae (Hymenoptera, Ichneumonoidea) da Área de Proteção Ambiental (APA) de Descalvado, SP Análise da riqueza da fauna de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) em remanescentes naturais da Área de Proteção Ambiental (APA) de Descalvado, SP. **Revista Brasileira de Entomologia** 47(1): 99-105.
- CORTINOZ, J.R. 2011. Papel de dispersores/predadores vertebrados e parasitoides na taxa de predação de sementes por besouros em fragmentos florestais do sudeste brasileiro. **Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas.**
- DE 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 (Mestrado). Campinas: Universidade Estadual de Campinas.**
- DEL-CLARO, K. 1991. Polimorfismo mimético de *Scaphura nigra* Thunberg, 1824 (Tettigoniidae: Phaneropterinae). **Dissertação de mestrado Universidade Estadual de Campinas. Campinas-SP.**
- DELOBEL ,A; Couturier G, Kahn F & Nilsson JA. 1995. Trophic relationship between palms and bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. **Amazoniana XIII**: 209-219.
- DONATTI, C. I. Consequencias da defaunação na dispersão e predação de sementes e no recrutamento de plântulas da palmeira brejauva (*Astrocaryum aculeatissimum*) na

Mata Atlântica. **Tese de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2004.**

FRAGOSO, J.M.V; Silvius, K.M. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increase palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. **Journal of Ecology** **90**, 1024-1032,2002

FREITAS, A. V. L.et al. 2001. Populations studies of *Aeria olena* and *Tithorea harmonia* (Ithomiinae) in Southeastern Brazil. **Journal of Lepdopterologist Society** 55(4): 156-163.

FRIEIRO-COSTA, F.A. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2003. Biological and ecological studies on the tortoise beetle *Omaspides tricolorata* Boheman 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). In: Furth, D.G. (ed.) Special topics in leaf beetle biology. **Proceeding of 5th International Symposium. on the Chrysomelidae.** Sofia: Pensoft Publishers. pp 213-225.

GALETTI, M. & Aleixo, A. 1998. Effects of the harvesting of a keystone palm on frugivores in the Atlantic Forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, 35: 286-293

GARCIA, A.H. *et al.* 1979. Contribuição ao conhecimento da biologia do *Pachymerus nucleorum* Fabr. 1792 (Bruchidae-Coleoptera) em *Syagrus oleraceae* Mart. (Palmae). **Anais da E.A.V.- U.F.G.-** Ano 9 – N. 1

GENINI, J., Galetti, M & Morellato, L. P. C. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. **Flora**, 204:131–145

GODFRAY, H. C. J. 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. New Jersey, **Princeton University Press**, 437 p.

- GUIX, J. C. 2006. Complex plant-disperser-pest interactions in NW Amazonia: beetle larvae and companions travelling inside *Attalea maripa* palm nuts. **Orsis**, 21: 83-90
- GRENHA, V. *et al.* 2008. Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O'Kuntze (Arecaceae) por *Pachymerus nucleorum* Fabricius (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). **Revista brasileira de Entomologia** 52 (1): 50-56
- HAIRSTON, N. G., Smith, F. E.; Slobodkin, L. B. (1960) Community structure, population control and competition. *American Naturalist*, 94, 421-425.
- HANSON, P. E. & Gauld, I. D. (eds.). 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. **Oxford, Oxford University Press.**
- HANSON, P.E. & Gauld, I.D. 2006. Hymenoptera de la region Neotropical. Gainesville: **Memoirs of the American Entomological Institute**, 994p.
- HARTVIGSEN, G.; Wait, D.A. & Coleman, J.S. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. **Oikos** 74: 463-468
- .
- HENDERSON, A; Galeano, G.; Bernal, R. 1995 .Field guide to the palms of the Americas. **Princeton: Princeton University Press**.410 p..
- HENDERSON, A. 2002. Evolution and Ecology of Palms. **The New York Botanical Garden Press, New York.**
- HSIAO, T.H. 1994. Molecular techniques for studying systematic and phylogeny of Chrysomelidae. In: Jolivet, P.H., Cox, M.L. & Petitpierre, E. (eds.). **Novel Aspects of**

- the Biology of Chrysomelidae**, Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. pp. 237-248.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.
- JOANSSON, J.; BOLMGREEN, K. & JONZEN, N. 2013. Climate change and the optimal flowering time of annual plants in seasonal environments. *Global Change Biology* 19: 197–207.
- JOHNSON, C. D. 1985. Potential Useful Tropical Legumes and Their Relationships with Bruchid Beetles, p. 206-210. *In*: K. C. MISRA (ed.). Ecology and Resource Management in Tropics. Vol.1. **Presented Papers, Silver Jubilee Symposium of International Society for Tropical Ecology**. Varanasi, Bhargava Book Depot, xi+324 p.
- JOHNSON, C.D.; ZONA, S. & Nilsson, J.A. 1995. Bruchid beetles and palms seeds: recorded relationships. *Principes*, 39:25-35.
- JOHNSON, C. D.; Southgate, B. J. & Delobel, A. 2003. A Revision of the Caryedontini (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerinae) of Africa and the Middle East. *Memoirs of the American Entomological Society* 44: 1-120.
- JOHNSON, C.D. & Romero, J. 2004. A review of evolution of ovoposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 48 (3):401-408.
- KESTRING, D. Comportamento germinativo e predação de sementes em *Mimosa Bimucronata* (DC).Kuntze (Fabaceae: Mimosoideae): dinâmica de germinação, hipoxia e qualidade nutricional. **Tese de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2007**

- KOVACH, W.L., 2009. Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 3. **Kovach Computing Services, Pentraeth**, Wales, U.K
- LORENZI, H., SOUZA, H. M., MEDEIROS-COSTA, J.T., CERQUEIRA, L. S. C. & VON BEHR, N., 1996, *Palmeiras no Brasil: exóticas e nativas*. Ed. Plantarum, Nova Odessa, SP
- LORENZI, H. 2002. Árvores brasileira – **Manual de identificação e cultivo de plantas**
- LORENZI, H. *et al.* Palmeiras brasileiras e exóticas e cultivadas. Nova Odessa: **Instituto Plantarum**, 2004. 416 p
- MACEDO M. V. ; MONTEIRO R. F. 1989. Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). **Journal of the New York Entomological Society** 97: 358-362
- MACEDO, M. V. Ecologia de *Allorhogas dyspistus* Marsh (Braconidae), um galhador de sementes, e de seus parasitóides e competidores. **Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas** 1997
- MENGE, B.A. & Sutherland, J.P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. **American Naturalist** 110: 351-369
- MENGE, B.A. 1992. Community regulation: under what conditions are button-up factors important on rocky shores? **Ecology** 73(3): 755-765
- MENGE, B. A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. **Ecological Monographs** 65:21–74

- MORELLATO, L.P.C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (Ed.) História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Campinas: **Editora Unicamp/Fapesp**. p. 98-111
- MORELLATO, L.P.C., Talora, C.D., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, C.E.E., Zipparo, V., 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, 32: 811–823
- MORELLATO L.P.C.; Alberti, L.F. & Hudson, I.L. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: Hudson I.L & Keatley, M. (Eds). **Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis**. Netherlands: Springer, pp. 357-371
- NOGUEIRA-DE-SÁ, F. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2003. Host plant utilization and population abundance of three tropical species of Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **Journal of Natural History** 37: 681- 696
- NUNES, J.F. A fauna de Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) em remanescentes de Mata Atlântica ombrofila densa . **Tese de Mestrado. Universidade Federal de São Carlos, 2007**
- PARO, C. M. ; ARAB, A. ; VASCONCELLOS NETO, J. 2012. Population dynamics, seasonality and sex ratio of twig-girdling beetles(Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae: Onciderini) of an Atlantic rain forest in south-eastern Brazil.. **Journal of Natural History** 46: 1249-1261
- PERES, C.A. Composition , density and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. **Biotropica**, v.26,p.285-294,1994

- POLIS, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R. & Maron, J.. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Trends in Ecology and Evolution** 15: 473–475
- POSTALI, T. C. 2009. História Natural e Biologia Populacional de *Phloeophana longirostris* Spinola 1837 (Hemiptera: Phloeidae), na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Estadual de Campinas**
- POWER, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? **Ecology** 73(3): 733-746
- PRICE, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPherson, B.A., Thompson, J.N., Weis. A.E. 1980. Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 11: 41-65
- RAMOS, F. A. et al. 2001 Oviposição e predação de *Speciomerus revoili* (Coleoptera, Bruchidae) em sementes de *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) em Brasília, DF, Brasil. **Braz. J. Biol.** [online]., vol.61, n.3, pp. 449-454
- REID, C.A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). In: Pakaluk, J. & Slipinski, S.A. (eds). **Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy, A. Crowson**. Warszawa, Muzeum i Instytut Zoologii PAN. pp. 559-631
- REID, C.A.M. 2000. Spilopyrinae Chapius: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). **Invertebrate Taxonomy** 14: 837-862
- RIBEIRO-COSTA, C.S., Costa, A.S. 2002. Comportamento de oviposição de Bruchidae (Coleoptera) predadores de sementes de *Cassia leptophylla* Vogel (Caesalpinacea),

- morfologia dos ovos e descrição de uma nova espécie. **Revta. Brás. Zool.**19(Supl.1):305-316
- ROSSI, M. N, Rodrigues, L.M.S, Ishino, M.N, & Klein, D.K. Padrão de oviposição e dinâmica espacial de *Acanthoscelides Schrankie* (Coleoptera: Bruchidae) e seus parasitóides em populações de *Mimosa bimucronata* (DC) Kuntze (Fabacea:Mimosoidae). **Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil, 23 a 28 de Setembro de 2007, Caxambu – MG**
- ROININEM, H., Price, P. W.; Tahvanainen, J. (1996) Bottom-up and top-down influences in the trophic system of a willow, a galling sawfly, parasitoids and inquilines. *Oikos*, **77**, 44-50
- ROMERO, G.Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). **Journal of Arachnology** **31**: 297-304
- ROMERO, G.Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2005. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) in south-east Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **28**: 171-178
- 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
- SHENEFELT, R.D.; MARSH, P.M.; Braconid 9, Doryctinae.p 1263-1424. In VAN DER VECHT and SHENEFELT (eds.) **Hymenopterorum Catalogus (nova editio), part 13**. W.Junk, Gravenhage, The Netherlands.1976.
- SALOMÃO, A.T. 2007. Biologia e Ecologia de *Phloea subquadrata* Spinola, 187 (Heteroptera: Phloeidae): uso de plantas hospedeiras e dinâmica populacional na

Serra do Japi, Jundiaí- SP. **Dissertação (Mestrado): Universidade Estadual de Campinas**

SCARIOT, A. O. & Lieras, E. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in central Brazil. *Biotropica* 23: 12-22

SCHMITT, M. 1996. The phylogenetic system of the Chrysomelidae: history of ideas and present state of knowledge. In: Jolivet, P.H. & Cox, M.L. (eds). Chrysomelidae Biology, Vol. 1: The Classification, Phylogeny and Genetics. **Amsterdam, SPB Academic Publishing**. pp. 57-96.

SCHUPP, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *The American Naturalist* 140: 526-530

SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82: 399-400

SEENO, T.N. & Wilcox, J.A. 1982. Leaf beetle genera. *Entomography* 1: 1-221

SILVA, F.R., 2008. Fenologia, predação e dispersão de sementes de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman em ambientes insulares, em SC. **Tese de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina –SC**

Site acessado em 06/10/2009 as 14:22 <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-de-campinas.html> as 14:22

SORDI, S.J. 1996. Ecologia de populações da aranha *Porrmosa lagotis* (Lycosidae) nas Reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Jundiaí (SP). **Dissertação de Mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas**

- SOUTHGATE, B.J. (1979) Biology of the Bruchidae. *Annual Review of Entomology*, 24, 449-473.
- STILING, P.D. 1996. **Ecology: theories and application**. Prentice Hall.
- STILING, P.D. & Rossi, A.M. 1997. Experimental manipulation of top-down and bottom-up factors in tri-trophic system. *Ecology* 78(5): 1602-1606
- SUZUKI, K. 1996. Higher classification of the family Chrysomelidae (Coleoptera). In: Jolivet, P.H. & Cox, M.L. (eds). *Chrysomelidae Biology, Vol. 1: The Classification, Phylogeny and Genetics*. **Amsterdam, SPB Academic Publishing**, pp. 3-54
- THOMPSON, J. N. 1997. Conserving interaction biodiversity. In: Pickett, S. T. A., Ostfeld, R. S., Shachak, M. & Likens, G. E. (eds.), *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. **Chapman and Hall, New York**, pp. 285-293
- VAN ACHTERBERG, C. Parallelisms in the Braconidae (Hymenoptera) with special reference to the biology. pp. 85-115 *In* GUPTA, V.K. **Advances in Parasitic Hymenoptera Research**. E.J.Brill.Leiden. 1988
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) em Sumaré - SP. **Dissertação de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas**.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1991. Interactions between Ithomiinae butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. In: Price, P.W.; Lewinsohn, T.M.; Fernandes, G.W. & Benson, W.W. (Eds.) *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. **New York: John Wiley & Sons**. pp 291-313.

WOLDA, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. **Journal of Animal Ecology** 47: 369-381.

WOLDA, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. **Journal of Animal Ecology** 49: 277-290.

WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why? **Annual Review of Ecology and Systematics** 19:1-18.

WOOTTON, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics** 25:443-466.