

**A INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS
E COMPORTAMENTAIS DE LAGARTAS NO ATAQUE DE PREDADORES:
UM ESTUDO EXPERIMENTAL COM LARVAS ARTIFICIAIS**

Gabriela Wiedemann Chaves

Dissertação a ser apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de Campinas
como requisito parcial para obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Orientador: Woodruff Whitman Benson

Campinas

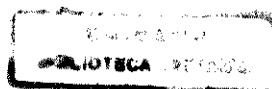
1998

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a
Gabriela Wiedemann Chaves
e aprovada pela Comissão Julgadora.

28/10/98 W. Whitman Benson

C398i

36121/BC



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	1. UNICAMP
	C398i
V.	Ex.
TOMBO BC/	36121
PROC.	329/99
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	05/01/99
N.º CPD	

CM-00119579-2

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Chaves, Gabriela Wiedemann

C398i A influência de características morfológicas e comportamentais de lagartas no ataque de predadores: um estudo experimental com larvas artificiais / Gabriela Wiedemann Chaves. -- Campinas, SP: [s.n.], 1998.
99f.:ilus.

Orientador : Woodruff Whitman Benson
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

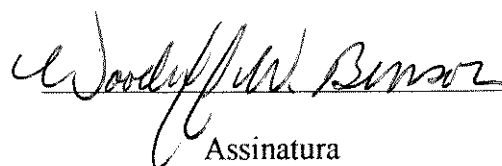
1. Predação. 2. Lepidoptera. 3. Ecologia. I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 28 de outubro de 1998.

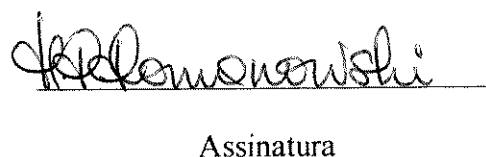
BANCA EXAMINADORA

Titulares:

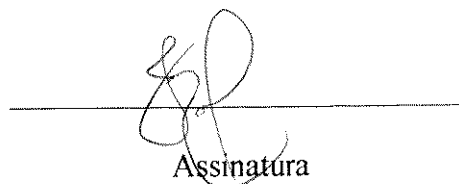
Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson


Assinatura

Profa. Dra. Helena Piccoli Romanowski


Assinatura

Prof. Dr. Kleber Del Claro


Assinatura

Suplente:

Prof. Dr. José Roberto Trigo

Assinatura

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Woody Benson pela amizade, apoio e incentivo constantes aos seus alunos e por sempre estar disponível para compartilhar suas idéias inovadoras e tempestades cerebrais.

Aos meus pais, Glenda Wiedemann Chaves e Edison Baptista Chaves, pelo grande incentivo ao meu trabalho, além do apoio logístico e financeiro.

Ao Claudio E. G. Patto pela amizade, companheirismo, indispensável auxílio no campo, e discussões valiosas que me deram a força e incentivo necessários para realizar este estudo.

Ao Arlindo Gomes Filho e Maria Argenis Bonilla Gomez pela amizade, companhia no campo, e incentivo constantes.

À Profa. Cláudia Alves de Magalhães pela amizade, incentivo, e grande disponibilidade para discutir o delineamento experimental e análises estatísticas de meu estudo.

À Profa. Dra. Helena Piccoli Romanowski, ao Prof. Dr. Kleber Del-Claro e ao Prof. Dr. Flávio Antônio Maës dos Santos pela cuidadosa e prestativa análise prévia de minha tese.

Aos meus colegas de turma Adriano, Aleixo, Cecília, Hermes, Márcio, Milene, Paulinha, Patto e Rodrigo pela amizade, companheirismo e alegria compartilhados.

Aos alunos da pós-graduação em Ecologia, em especial a Chris, Flávia, Bel e Márcio, pelas grandes amizades e discussões proveitosas.

À Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Capes pela concessão da bolsa de mestrado.

À Reserva Florestal de Linhares - CVRD pelo apoio logístico e permissão para trabalhar em sua área, principalmente nas pessoas de Renato M. de Jesus e Alessandro que sempre estiveram disponíveis para ajudar no que fosse necessário, e D. Luzia e D. Zenite pela simpatia e hospitalidade, que tornaram as temporadas no campo tão mais agradáveis.

ÍNDICE

Agradecimentos.....	II
Resumo.....	X
Abstract.....	XII
Introdução.....	1
Considerações Gerais	
Área de Estudo.....	7
Procedimentos gerais para a fabricação dos modelos.....	7
Procedimentos gerais para os experimentos.....	9
Características gerais dos experimentos.....	13
Coloração da Presa	
Introdução.....	19
Material e Métodos.....	22
Resultados.....	25
Discussão.....	33
Diferenciação Cefálica da Presa	
Introdução.....	36
Material e Métodos.....	37
Resultados.....	39
Discussão.....	43

Tamanho da Presa

Introdução.....	46
Material e Métodos.....	47
Resultados.....	51
Discussão.....	57

Comportamento da Presa

Introdução.....	59
Material e Métodos.....	61
Resultados.....	65
Discussão.....	71

Discussão Geral e Conclusões.....	75
--	-----------

Literatura Citada.....	78
-------------------------------	-----------

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representação esquemática das estradas internas da Reserva Florestal de Linhares, ES, onde foram realizados os experimentos.....	8
Figura 2. a. Marcas de bicadas de aves em modelos de lagartas; b. marcas de mandíbulas de insetos em modelos de lagartas.....	12
Figura 3. Número de modelos perdidos e analisados nas diferentes amostragens de 1997 (abril, julho, dezembro) de todos os tipos de modelos dos diferentes experimentos.....	15
Figura 4. Número de modelos perdidos ou analisados nas diferentes amostragens de 1997 (abril, julho, dezembro) nos três tipos de substratos do experimento "Danos Foliares"	16
Figura 5. Proporção de modelos atacados por aves ou insetos em todos os tipos de modelos dos diferentes experimentos.....	18
Figura 6. Modelos de larvas de diferentes cores utilizados nos três experimentos de "Coloração da presa"	23
Figura 7. Proporção de modelos atacados nos três experimentos de "Coloração da presa"	26
Figura 8. Proporção observada dos modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores nos 3 experimentos de "Coloração da presa"	28
Figura 9. Proporção de modelos de diferentes tonalidades de verde observados em cada categoria de contraste.....	30
Figura 10. Número observado de modelos verde escuros com e sem marcas de ataque por predadores nas diferentes categorias de contraste.....	31

Figura 11. Proporção de modelos atacados por predadores nas três categorias de contraste em larvas artificiais de coloração verde escura.....	32
Figura 12. Modelos utilizados no experimento "Diferenciação cefálica da presa".....	38
Figura 13. Representação esquemática dos setores do corpo do modelo para a localização da marca da ataque no experimento "Diferenciação cefálica da Presa".....	40
Figura 14. Proporção de modelos atacados no experimento "Diferenciação cefálica da Presa".....	41
Figura 15. Proporção observada dos modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento " Diferenciação cefálica da Presa ".....	42
Figura 16. Modelos de diferentes tamanhos no experimento "Tamanho da Presa".....	48
Figura 17. A. Representação esquemática das dimensões medidas das marcas de mandíbulas de insetos predadores nos modelos. B. Representação esquemática das modificações causadas na superfície do modelo por mordidas de insetos.....	49
Figura 18. Proporção de modelos atacados no experimento "Tamanho da Presa".....	52
Figura 19. Proporção observada de modelos com diferentes tamanhos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento "Tamanho da Presa" ..	53
Figura 20. Proporção observada da altura e largura das marcas de mandíbulas de insetos para os três tamanhos de modelos no experimento "Tamanho da Presa".....	54
Figura 21. Tamanho médio da altura e largura das marcas observadas nos modelos de diferentes tamanhos no experimento "Tamanho da Presa"	56

Figura 22. A. Representação esquemática da colocação na vegetação dos modelos utilizados no experimento "Localização da presa na folha". B. Representação esquemática do experimento sobre os efeitos de danos foliares na localização de larvas por predadores.....	62
Figura 23. Folha recortada visando imitar danos produzidos por um fitófago.....	63
Figura 24. Proporção de modelos atacados no experimento "Localização da presa na folha".....	66
Figura 25. Proporção observada de modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento "Localização da presa na folha".....	67
Figura 26. Proporção de modelos atacados nos diferentes substratos de experimento "Danos foliares".....	69
Figura 27. Proporção observada de modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento "Danos foliares".....	70

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Resultados obtidos do teste de Bartlett para homogeneidade entre variâncias da intensidade de ataques (número de mordidas) causados por insetos predadores nos diferentes grupos de dados considerados em todos os capítulos deste estudo.....	14
Tabela 2 - Comparação de proporções de modelos atacados entre os diferentes grupos de padrões de coloração.....	27
Tabela 3 - Preferências de ataque nas diferentes regiões do corpo do modelo.....	44
Tabela 4 - Comparação das dimensões das marcas de mandíbulas de insetos predadores nos diferentes tamanhos de modelos.....	55

RESUMO

Predadores frequentemente reconhecem suas presas visualmente através de características tais como presença de movimento, destaque do ambiente, e sinais deixados pela presa, como folhas danificadas por fitófagos. Realizei um estudo experimental relacionando as características visuais de presas com o risco de ataque por predadores, visando responder às seguintes questões: (i) Predadores não especializados visualmente orientados atacam presas chamativas em função de sua conspicuidade, ou as evitam? (ii) Presas mais perfeitas (com cabeças) são mais atacadas, pois são reconhecidas como alimento pelos predadores? Os predadores direcionariam seus ataques para a cabeça, assim conseguindo subjugar a presa com maior rapidez? (iii) Presas maiores são mais atacadas por serem mais visíveis ou por representarem maior quantidade de recursos? Presas maiores são atacadas por predadores de maior porte? (iv) A localização de presas (em cima ou embaixo da folha) afeta o risco de predação? (v) Presas associadas a danos foliares são mais atacadas, pois os predadores visualmente orientados usariam o dano como pista visual para encontrar lagartas? Fabriquei modelos de lagartas de lepidóptera com massa de modelar para usar como presas em experimentos montados na Reserva Florestal de Linhares, município de Linhares, ES, nos meses de abril, julho e dezembro de 1997. Modelos cilíndricos de massa de modelar (Verde e 1,5 mm de diâmetro x 20,0 mm de comprimento no caso do tratamento controle) foram fixados na vegetação numa altura de 1-2m do solo, espaçados um do outro por 10 m, e vistoriados para sinais de ataque após cinco dias. Coloquei ao todo 90 modelos de cada tipo para a maioria dos

experimentos, com exceção do experimento referente a danos foliares onde foram 180 modelos de cada tipo em abril, 450 em julho e 360 em dezembro. A grande maioria dos danos foram produzidos por insetos (geralmente acima de 95%), a maioria aparentemente por vespas sociais. As taxas de ataque diminuíram com a cripticidade, porém a coloração da presa não teve influência sobre as tentativas de predação. Os ataques foram direcionados diferencialmente às extremidades do corpo, principalmente para a região cefálica em larvas com cabeças artificiais, como o esperado caso o predador visasse reduzir as reações de larvas e o tempo de manipulação. A análise das marcas de mandíbulas de insetos predadores mostra que larvas maiores são atacadas por predadores de maior tamanho. Isto pode estar relacionado a capacidade de defesa da presa e de manipulação e transporte pelo predador. Lagartas embaixo de folhas foram atacadas na mesma frequência que em outras situações, sugerindo que o hábito de ficar sob folhas não está diretamente relacionado ao risco de detecção por predadores visualmente orientados. Modelos situados em folhas visivelmente danificadas receberam mais ataques do que aqueles em folhas controles com danos crípticos, sugerindo que danos de herbivoria servem efetivamente como pistas visuais para muitos predadores. Adicionalmente, os resultados destes experimentos evidenciaram que diversas táticas comportamentais observadas em predadores no laboratório são relevantes para comunidades de predadores em condições naturais.

ABSTRACT

Predators commonly recognize their prey visually through characteristics such as movement, background mismatching and signs such as leaf damage. Using artificial caterpillar prey made from modeling clay, I experimentally investigated the relationship between predation risk and prey characteristics, seeking to answer the following questions: (i) Visually oriented unspecialized predators attack prey in function of their conspicuousness, or avoid colorful prey? (ii) More exact caterpillar models (with heads) would better mislead the predators resulting in higher attacks rates? Do predators concentrate their attacks on the cephalic region, supposedly permitting prey to be subjugated more rapidly? (iii) Are larger prey more attacked, as might be expected due to their greater visibility and resource value? Are larger prey attacked by bigger predators? (iv) Are prey situated on the undersides of leaves less subject to predator attack? Are prey associated with damaged leaves more attacked, possibly because such damage gives them away to predators? I made imitation plasticine caterpillars which were set out in experiments undertaken at the Linhares Forest Preserve, Espírito Santo, Brazil, during April, July and December of 1997. The basic design used medium green cylindrical models 1.5 mm in diameter x 20 mm long that glued to 1-2-m-high leaves at 10 m intervals. I examined models for attack damage after 5 days. Experimental models varied in size, shape, color and leaf surface to which they were affixed. Each treatment on each date consisted of 90 models, except for the "Leaf Damage" experiment where I used 180 sets of models (3 treatments) in April, 450 in July and 360 in December. The models were attacked principally by predaceous insects (usually more

than 95% of the attacks), most apparently being social wasps. Although the more cryptic, green models tended to be attacked less, attack rates did not vary significantly with color. The attacks were concentrated near the extremities of the model prey, and when distinct heads were provided, the cephalic region was especially attacked. This behavior perhaps allows the predator to kill the prey faster, thereby diminishing a predator's injury risk and prey manipulation time. The measurement of the bite marks preserved in the clay showed that larger predators attacked larger artificial prey. Models placed on the upper and lower surfaces of leaves were attacked at similar rates. Therefore, the habit of staying under leaves does not seem to be an adaptation to reduce predator detection. Models located on damaged leafs were more attacked, suggesting that leaf damage is used as a visual cue in prey detection by visually hunting predators. Additionally, my results provide evidence that several predator tactics observed in the laboratory are relevant to predator communities in nature.

INTRODUÇÃO

A predação pode ser definida como o consumo de um organismo (presa) por outro (predador) estando a presa viva ao sofrer o primeiro ataque (Begon et al. 1996). Esta interação interespecífica costuma ter um importante papel na dinâmica populacional tanto da presa quanto do predador (Gause 1934). Consumidores afetam a distribuição e a abundância do item que consomem e vice-versa, e estes efeitos são de central importância em Ecologia. O impacto da predação nas populações de presas e predadores pode não ser semelhante numa mesma relação e parece estar relacionadas ao nível trófico. Hairston et al. (1960) postularam que as populações são reguladas pelo alimento, a exceção de herbívoros, insetos fitófagos em especial, que seriam regulados por inimigos naturais. A regulação de populações de insetos herbívoros através da manutenção de populações de seus predadores tem sido amplamente estudada, principalmente com o intuito de controlar pragas em ecossistemas agrícolas e florestais (veja Huffaker 1957; Van Den Bosch 1982).

Tanto espécies de presas como de predadores evoluíram características morfológicas, químicas ou comportamentais em função da relação presa-predador refletir sobre suas histórias-de-vida (Endler 1978). Predadores mais eficientes na captura de presas, e presas que conseguem escapar da predação apresentam maior aptidão, deixando um maior número de descendentes que possuem suas características (Krebs e Davies 1993).

Muitos inimigos naturais reconhecem suas presas através de pistas químicas e visuais. Em insetos, informações químicas são às vezes extremamente específicas, sendo utilizadas em estreitas interações, em particular por parasitóides (Dyer e Floyd 1993; Stamp e Wilkens 1993). Pistas visuais, por sua vez, são mais abrangentes e utilizadas por

inimigos naturais generalistas (Cott 1940), como aves (Heinrich 1993; Heinrich e Collins 1983) e lagartos (Schoener 1968) entre os predadores vertebrados de insetos, e por vespas e aranhas dentre os invertebrados (Montlor e Bernays 1993).

O reconhecimento visual consiste da percepção de vários componentes, como movimento, destaque do ambiente, associação a características ambientais. As formigas apresentam uma excelente visão mas não atacam presas que permanecem imóveis (Hölldobler e Wilson 1990), libélulas aparentemente atacam qualquer pequeno animal que passe voando ou nade (Green 1974), enquanto para aves nem sempre o movimento da presa é necessário (Heinrich e Collins 1983). Algumas presas não são tão ativas (talvez justamente para não chamarem atenção), porém possuem coloração ou estruturas destacantes no ambiente, atraindo seus predadores e podendo apresentar maiores probabilidades de serem atacadas. Esta capacidade não refere-se apenas a cores ou estruturas chamativas da presa, mas sim ao destaque do conjunto destas características no ambiente (Endler 1981). Existem, ainda, situações onde detectar visualmente a presa em si é difícil e seus predadores a localizam através de pistas visuais ambientais, como fezes ou folhas danificadas (Heinrich 1979).

Lagartas que se alimentam externamente em folhagens parecem ser especialmente susceptíveis a uma variedade de inimigos naturais, entre esses predadores visualmente orientados estão vespas-sociais e aves (Strong et al. 1984). Esses predadores, aparentemente limitados pelo alimento, contribuem para manter o "mundo verde" (Hairston et al. 1960). Aves parecem ser os principais inimigos naturais de lagartas dentre os predadores visualmente orientados (Heinrich 1993; Heinrich e Collins 1983), embora lagartos arborícolas devam ser importantes em algumas situações (Schoener 1968). As aves são os predadores vertebrados de lagartas mais refinadamente estudados e apresentam

muita habilidade para aprender a procurar suas presas visualmente (Greenberg 1985; Heinrich 1993; Heinrich e Collins 1983; Lawrence 1985a, b, 1986). A diversidade visual de cores e texturas crípticas das lagartas é um indício da importância seletiva desses predadores de maior acuidade visual (Cott 1940).

Vespas representam um dos principais predadores invertebrados de lagartas (Rabb e Lawson 1957; Morris 1972; Steward et al. 1988; Andrade 1997), porém há poucos estudos referentes às suas táticas de forrageamento e intensidade de predação em diferentes comunidades. Populações de presas podem adaptar-se a predação por vespas. As lagartas de *Barathra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) possuem pêlos corporais sensíveis a vibrações, fazendo com que a larva fique imóvel possivelmente diminuindo suas probabilidades de ser percebida por vespas (Tautz e Markl 1978). Vespas também podem utilizar pistas visuais na detecção de suas presas (Raveret Richter e Jeanne 1985), inclusive danos foliares causados por lagartas (Cornelius 1993). A pressão de predação exercida por estes insetos pode ser alta, podendo ter importantes consequências evolutivas nas populações de presas (Bernays 1988). Estes himenópteros podem predar até 90% da população de suas presas em aproximadamente 20 dias (Steward et al. 1988).

A predação deve ser um evento favorável energeticamente ao predador. Pode ser vantajoso ao atacar a presa causar sua morte rápida, o que diminui tanto as possibilidades da presa se defender ou fugir, como a quantidade de energia gasta no ataque (Alcock 1993). O direcionamento do ataque a regiões vitais do corpo da presa, especialmente a cabeça, é a tática mais amplamente usada para causar a morte rápida (Cott 1940). Licenídeos adultos apresentam uma falsa-cabeça (retro-orientação) e experimentos mostram que aves aparentemente se confundem quanto a orientação do corpo destas borboletas, atacando mais a extremidade caudal que a cefálica (Robbins 1980, 1981). Algumas lagartas não

apresentam a região cefálica visivelmente diferenciada, possivelmente também para confundir seus predadores, porém não existem estudos a respeito. Embora existam informações limitadas sobre a preferência de aves atacarem a região cefálica das presas, não se sabe se isto ocorre comumente na natureza e se predadores, além das aves, mostram essa preferência como uma característica geral de predação.

O benefício obtido pelo predador depende também da quantidade de energia recebida durante a predação, ou seja, o resultado da relação "energia gasta durante o ato/energia ganha no ato". Desta forma, o tamanho da presa está diretamente relacionado ao desempenho do predador. Porém, às vezes uma presa grande requererá mais esforço para ser subjugada, aumentando a energia gasta, ou até expondo o predador a riscos físicos. De acordo com a teoria de otimização, é o balanço entre essas variáveis que determinará o tamanho ótimo de presas para um predador (Schoener 1971). Estudos com lagartas em ambientes temperados mostram uma relação diretamente proporcional do tamanho da presa em relação ao do predador: artrópodos predam mais larvas de estádios iniciais, enquanto aves são mais importantes nos estádios finais (Dempster 1967; Weseloh 1988; Bernays e Montllor 1989). Não se sabe se em comunidades naturais existe uma preferência absoluta por larvas maiores ou se a distribuição de preferências em diferentes espécies, junto com suas respectivas capacidades suportes, resulta numa pressão de predação relativamente uniforme dentre os tamanhos de presas.

Em um ato de predação a presa apresenta grande possibilidade de morte e, portanto, qualquer diminuição nos riscos são muito vantajosas. Lagartas de lepidópteros podem adotar diversas táticas comportamentais anti-predação. Heinrich (1979) afirma que as principais táticas comportamentais adotadas por lagartas palatáveis para diminuir o ataque de aves são as seguintes: (1) restringirem-se a forragear no lado de baixo da folha; (2)

restringirem-se a forragear durante a noite; (3) deslocarem-se para folhas distantes após terem se alimentado, assim não ficando próximas à evidência de herbivoria; (4) removerem as evidências, cortando folhas parcialmente comidas. Esses comportamentos sugerem que folhas parcialmente comidas são importantes como pistas visuais para predadores na detecção de presas. Podemos ainda incluir nesta lista (5) não se destacar do substrato em morfologia, postura e coloração (Cott 1940); (6) ficar imóvel (Tautz e Markl 1978), saltar da planta hospedeira ou se manter inacessível (Freitas e Oliveira 1996) quando perturbadas.

O impacto da predação em populações de presas é melhor estimado usando taxas de ataque, porém estas são difíceis de serem documentadas devido à rapidez com que muitos predadores consomem ou removem suas vítimas e à falta de pistas deixadas quando uma presa é capturada. Em um estudo sobre o efeito do padrão de coloração da cobra-coral sobre os ataques de aves e mamíferos, Brodie III (1993) quantificou as taxas de ataque e identificou os predadores responsáveis através dos danos inflingidos em modelos artificiais de presas. McKay (1991) estudou a predação de larvas de uma borboleta através do uso não padronizado de modelos feitos com massa de modelar. Andrade e Benson (1996) e Andrade (1997) usaram o mesmo método para estudar as variações espaciais e temporais na atividade de predadores visualmente orientados (em especial vespas e aves) em uma área de Mata Atlântica.

A utilização desta metodologia experimental com modelos de presas parece muito adequada para examinar a importância de determinadas características das lagartas na sua probabilidade de predação, visto que é possível variar dentre os modelos apenas a característica a ser testada. A utilização de presas artificiais isola apenas a informação visual, sendo possível quantificar sua eficácia para um teste de hipóteses. Desta forma, as

informações resultantes dos testes expressam unicamente o impacto de determinada informação visual da presa na atratividade desta aos predadores.

Neste estudo meus objetivos foram verificar experimentalmente se as taxas de ataque por predadores visualmente orientados variavam face a diferenças morfológicas e comportamentais da presa. Utilizei como presas modelos de lagartas confeccionados manualmente com massa de modelar não tóxica. Meus estudos estão organizados em quatro capítulos, sendo que o primeiro trata de cores da presa (cripticidade e coloração), o segundo da diferenciação morfológica e orientação do corpo da presa (distinção da região cefálica), o terceiro do tamanho da presa, e o quarto sobre comportamento (proximidade a danos foliares e localização na folha).

CONSIDERAÇÕES GERAIS

ÁREA DE ESTUDO

Realizei o estudo na Reserva Florestal de Linhares (RFL), situada 30 km ao norte da cidade de Linhares, Espírito Santo. Andrade (1997) desenvolveu neste mesmo local seu estudo sobre ataques de predadores visualmente orientados a modelos de larvas de Lepidoptera. A reserva, situada na Mata Atlântica, apresenta uma extensa área de floresta subtropical úmida pouco perturbada. A área total da RFL é de 217 km², dos quais cerca de 157 km² são cobertos por florestas nativas (Jesus 1988). O clima da região é quente e úmido, com estação seca no inverno de 2 a 5 meses.

A RFL apresenta um sistema interno de estradas de terra e montei meus experimentos ao longo das estradas da Mantegueira, Bicuíba, Rochinho e de trechos da estrada do Flamengo (Figura 1). Realizei os experimentos nos meses de abril, julho e dezembro de 1997 e usei os mesmos transectos nos 3 períodos. Os transectos (15 km aproximadamente) foram utilizados apenas uma vez a cada visita.

PROCEDIMENTOS GERAIS PARA A FABRICAÇÃO DOS MODELOS

Fabriqueei os modelos de acordo com Andrade (1997) utilizando massa de modelar comum, colorida, não tóxica, da marca Corfix[®]. Coloquei a massa de modelar da cor desejada dentro de uma seringa plástica descartável de 20ml (sem agulha) e esta era então mergulhada em água quente para amolecer o material. A seguir, expremi a massa em fios e, após resfriarem, cortá-los em segmentos do comprimento pré-definido com a ajuda de

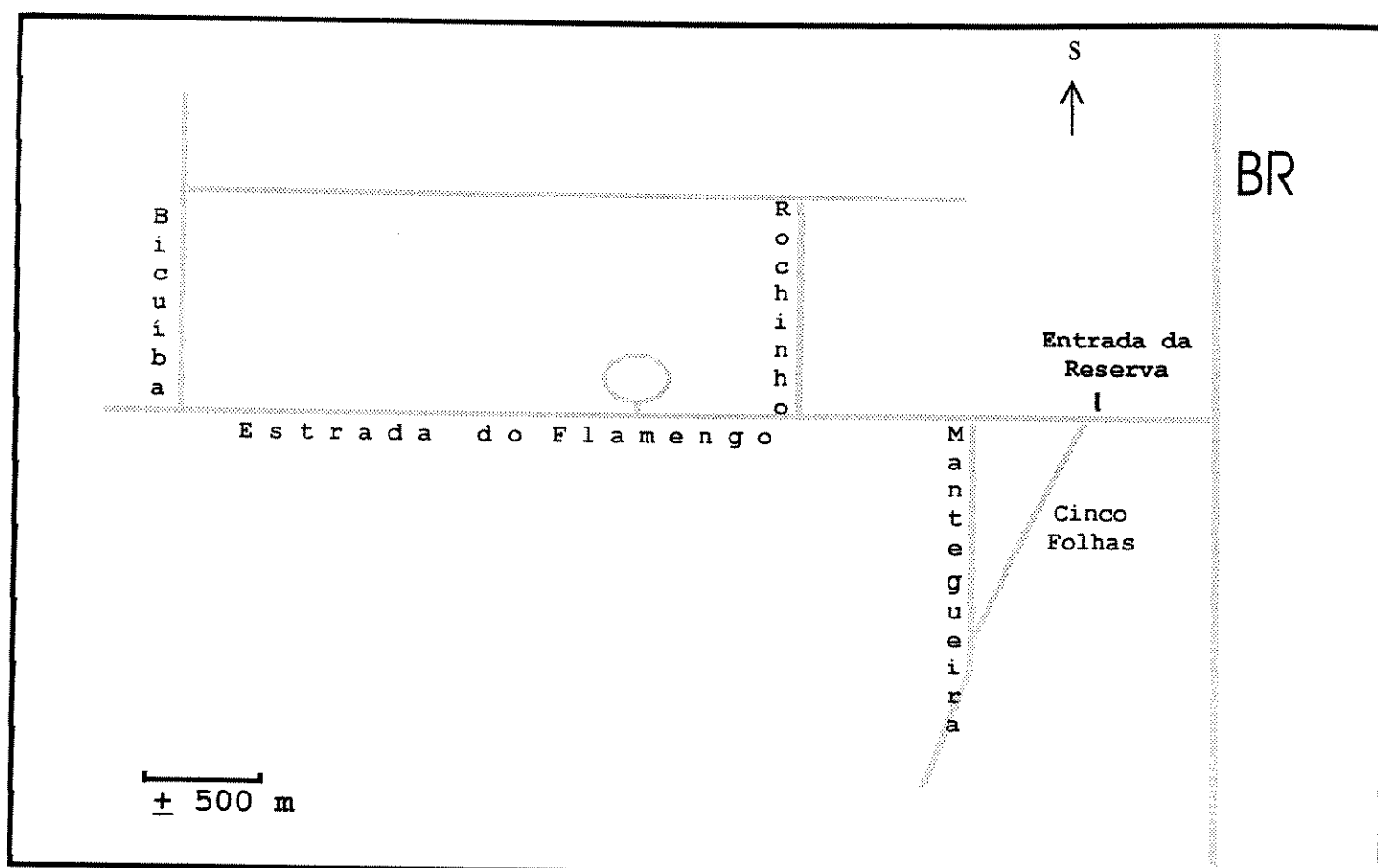


Figura 1. Representação esquemática das estradas internas da Reserva Florestal de Linhares, ES, onde foram realizados os experimentos.

estilete e régua com escala em milímetros. Obtive o diâmetro desejado cortando o orifício do bico da seringa. Defini as cores, tamanhos ou outros detalhes (como “presença de cabeça”) dos modelos de acordo com cada experimento (ver "Material e Métodos" de cada capítulo). Utilizei massa de modelar com uma única tonalidade de verde como “verde padrão” dentre os experimentos. Criei esta tonalidade por que o verde original do produto possui um tom pouco natural e para mudá-lo misturei 1 parte de verde, 1 de azul e 1 de amarelo.

PROCEDIMENTOS GERAIS PARA OS EXPERIMENTOS

A metodologia padrão para os experimentos é a seguinte, baseada em Andrade (1997):

- (i) os modelos básicos apresentam 1,5 mm de diâmetro e 20,0 mm de comprimento;
- (ii) fixei-os na nervura central das folha, por ser o local de maior aderência da cola (I. Andrade, comunicação pessoal), com cola líquida branca, por esta se mostrar eficiente, não danificando o substrato ou apresentando solventes químicos, não descolando em contato com umidade ou chuvas não muito intensas (W. W. Benson e I. Andrade, dados não publicados);
- (iii) coloquei os modelos na vegetação na altura de 1-2 m do solo, pois além de serem mais facilmente amostrados, foi nesta altura da vegetação que Andrade (1997) encontrou as maiores taxas de ataque por predadores visualmente orientados;
- (iv) os modelos ficaram espaçados um do outro a uma distância de 10 m, para evitar que a maior proximidade dos modelos favorecesse o aprendizado dos predadores e outros fenômenos que pudessem reduzir a independência entre as observações;

(v) vistoriei os experimentos após 5 dias, tempo considerado adequado por Andrade (1997) para a obtenção de taxas de ataque entre 30 e 40%, proporções estas adequadas para extimativas e comparações de ataques por predadores visualmente orientados. Os experimentos que não se enquadram nestas características apresentam as novas especificações na respectiva seção de metodologia.

Realizei as amostragens dos experimentos “Coloração da presa”, “Tamanho da presa”, “Distinção da cabeça da presa”, e “Localização da presa na folha” juntas e misturadas. Desta forma, cada bloco experimental (o total é de 30 blocos a cada dia) apresenta uma larva de cada tipo descrito para todos os experimentos citados acima. Sorteiei a ordem em que coloquei os modelos ao longo dos transectos. Assim foram usados 270 modelos de cada tipo de cada um dos cinco experimentos, sendo 90 conjuntos em abril, 90 em julho e 90 em dezembro de 1997. Os experimentos sobre a influência de danos foliares na susceptibilidade de larvas ao ataque foram realizados nas mesmas épocas, mas em dias diferentes (ver o item “Material e Métodos” do capítulo “Comportamento da Presa”).

Realizei estes experimentos em três amostragens espaçadas temporalmente para reduzir a possibilidade de aprendizado dos predadores da região, e para que os números amostrais fossem grandes sem introduzir muitos modelos ao mesmo tempo no ambiente. Desta forma, não delinee os experimentos em repetições ou replicações. Como neste estudo eu testo a importância de características de presas na imagem de busca de seus predadores, assumo cada modelo como minha unidade amostral, sendo possível considerar as amostragens como um todo. Assim, eu analisei os resultados somando os números obtidos nas 3 amostragens.

Classifiquei as marcas de ataque como atribuíveis a bicos de aves (Figura 2A) e a mandíbulas de insetos (Figura 2B), de acordo com Andrade (1997). Nos poucos casos em que um modelo apresentava simultaneamente marcas de aves e de insetos, eu contei ambas as observações. Quantifiquei a intensidade do ataque por insetos predadores contando o número de marcas de mandíbulas (mordidas) nos modelos com o auxílio de um microscópio estereoscópico. As marcas de mandíbulas de insetos foram consideradas aos pares. Devido ao fato de muitas vezes ser impreciso o número exato de marcas, especialmente quando numerosas, classifiquei-as em categorias geométricas de número de marcas: (i) apenas 1; (ii) de 2 a 3, (iii) de 4 a 7; (iv) de 8 a 15; (v) de 16 a 31; e (vi) de 32 para cima. Fiz uma escala destas categorias utilizando o logaritmo (base = 2) do primeiro número do intervalo, ou seja, 0, 1, 2, 3, 4 e 5, respectivamente. Calculei a média aritmética dos valores em categorias, considerando que esta é equivalente a média geométrica dos valores originais (Zar 1996). Os gráficos, as medidas de intensidade média, e as análises de intensidade de predação foram feitos utilizando esta escala.

Realizei a maioria das análises no pacote estatístico SYSTAT (Wilkinson 1990). Comparei as taxas de predação dentre os tipos de modelos utilizando o teste de independência através do teste-*G* (Sokal e Rohlf 1997). Este teste, próprio para a comparação de proporções, se mostrou bastante adequado a este tipo de metodologia (Hurlbert 1984), já tendo sido usado por Brodie III (1993) para análises análogas. Em casos onde algum dos tratamentos mostrou-se independente, verifiquei suas diferenças dos demais através do teste *a posteriori* de comparações não planejadas de homogeneidade (Sokal e Rohlf 1997). Os modelos que foram perdidos (descolaram do substrato, em folhas que caíram, etc.) foram desconsiderados da análise. Os números observados de modelos atacados, atacados por aves e por vespas, e não atacados estão em "Apêndice".

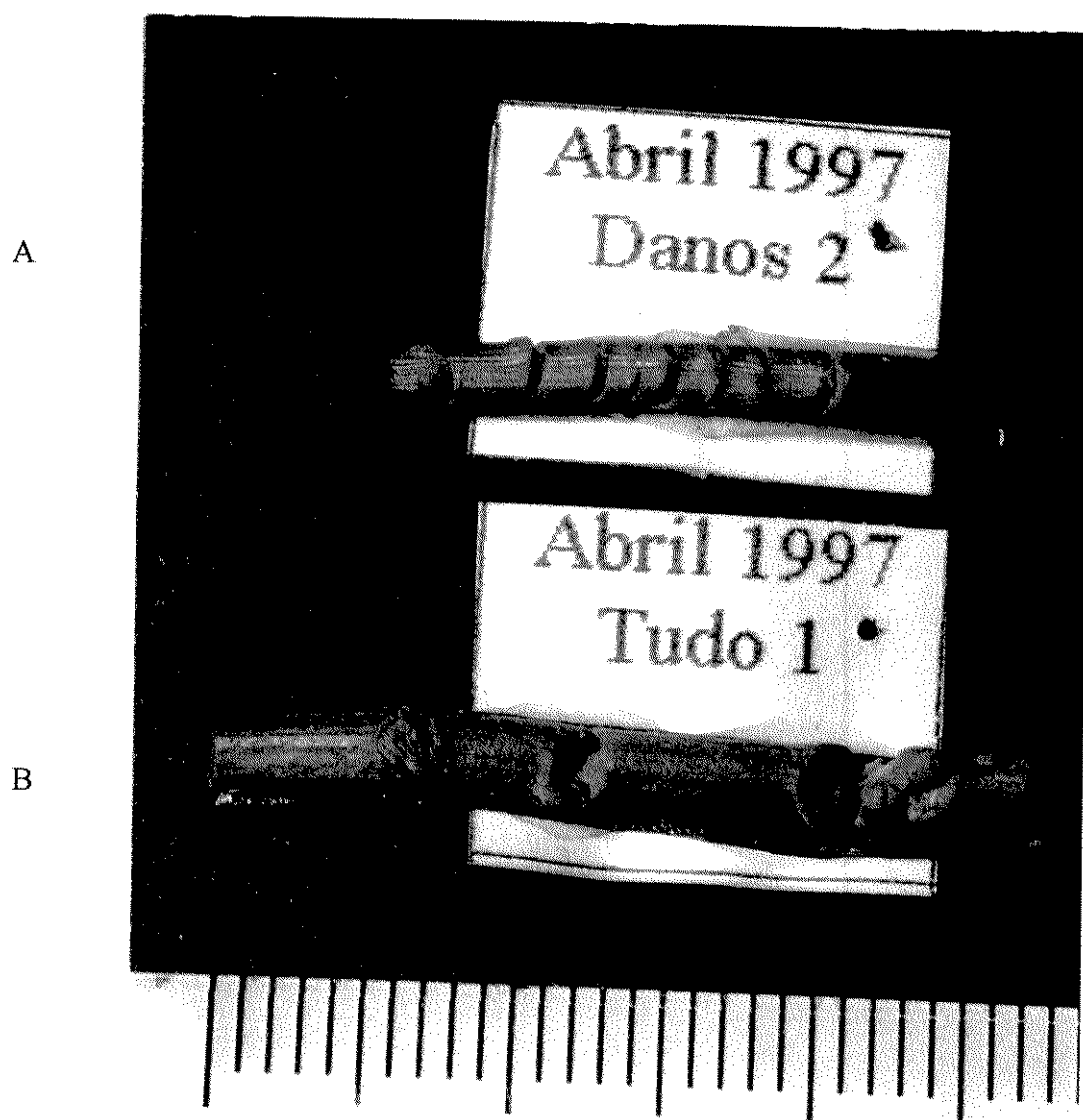


Figura 2. A. Marcas de mandíbulas de insetos em modelos de lagartas; B. marcas de bicadas de aves em modelos de lagartas.

Comparei as médias de intensidade de ataque por vespas (número de mordidas) dentre os modelos através de Anova (Sokal e Rohlf 1997), pois as variâncias entre os grupos analisados foram homogêneas (Tabela 1). Os modelos que apresentaram marcas de aves e insetos eu eliminei da análise, pois as marcas poderiam estar sobrepostas.

CARACTERÍSTICAS GERAIS DOS EXPERIMENTOS

As probabilidades dos diferentes tipos de modelos descolarem das folhas a cada amostragem de cinco dias foi a mesma em abril e julho (Figura 3), ficando em torno de 20%. Em dezembro a proporção perdida foi muito maior, provavelmente em decorrência das fortes chuvas que ocorreram durante o período experimental, que são normais para a época (Jesus 1988). Neste mês a proporção de modelos colados na face inferior da folha foi superior aos demais ($G_{adj}=25,49$; $gl=11$; $p=0,008$). Os modelos de diferentes cores, tamanhos e cabeças representaram um grupo homogêneo na proporção de modelos desprendendo da folhagem em dezembro ($G_H=12,47$; $gl=10$; $p=0,25$). Desta forma, é adequado a experimentos com modelos de larvas que forem realizados em ambientes ou épocas chuvosas adotar o método de colar os modelos na face inferior das folhas, visto que a predação em presas localizadas embaixo de folhas foi semelhante a observada para presas na face superior (ver o capítulo "Comportamento da Presa").

No experimento "Danos Foliares" a proporção de modelos perdidos em dezembro foi menor que as observadas nos outros experimentos. Isto provavelmente foi devido ao fato que o experimento não foi simultâneo aos demais, ocorrendo em dias casualmente menos chuvosos. Mesmo assim, devido a pluviosidade o número de modelos perdidos foi superior aos observados em abril e julho para o mesmo experimento (Figura 4).

Tabela 1 - Resultados obtidos do teste de Bartlett para homogeneidade entre variâncias da intensidade de ataques (número de mordidas) causados por insetos predadores nos diferentes grupos de dados considerados em todos os capítulos deste estudo.

Grupos de dados	χ^2	gl	p
Coloração da Presa			
Tons de verde	0,37	2	0,83
Coloração monocromática	1,71	2	0,43
Coloração policromática	3,55	2	0,17
Diferenciação cefálica da Presa	0,93	2	0,63
Tamanho da Presa	2,74	2	0,25
Comportamento da Presa			
Localização da presa na folha	0,09	1	0,76
Danos foliares	1,95	2	0,38

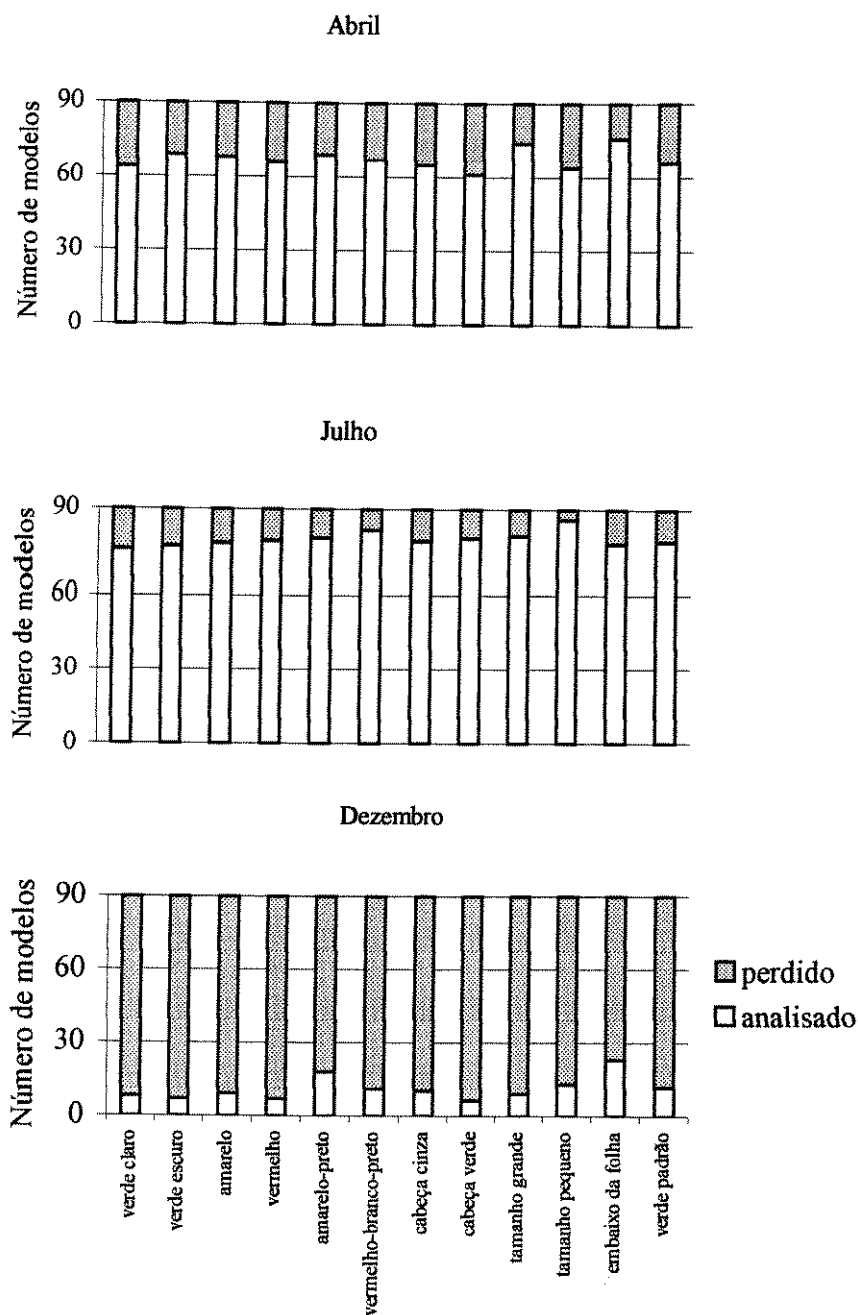


Figura 3. Número de modelos perdidos e analisados nas diferentes amostragens de 1997

(abril, julho, dezembro) de todos os tipos de modelos dos diferentes experimentos.

Perdidos é a designação para modelos que descolaram da folha, ou que estavam em uma folha que caiu.

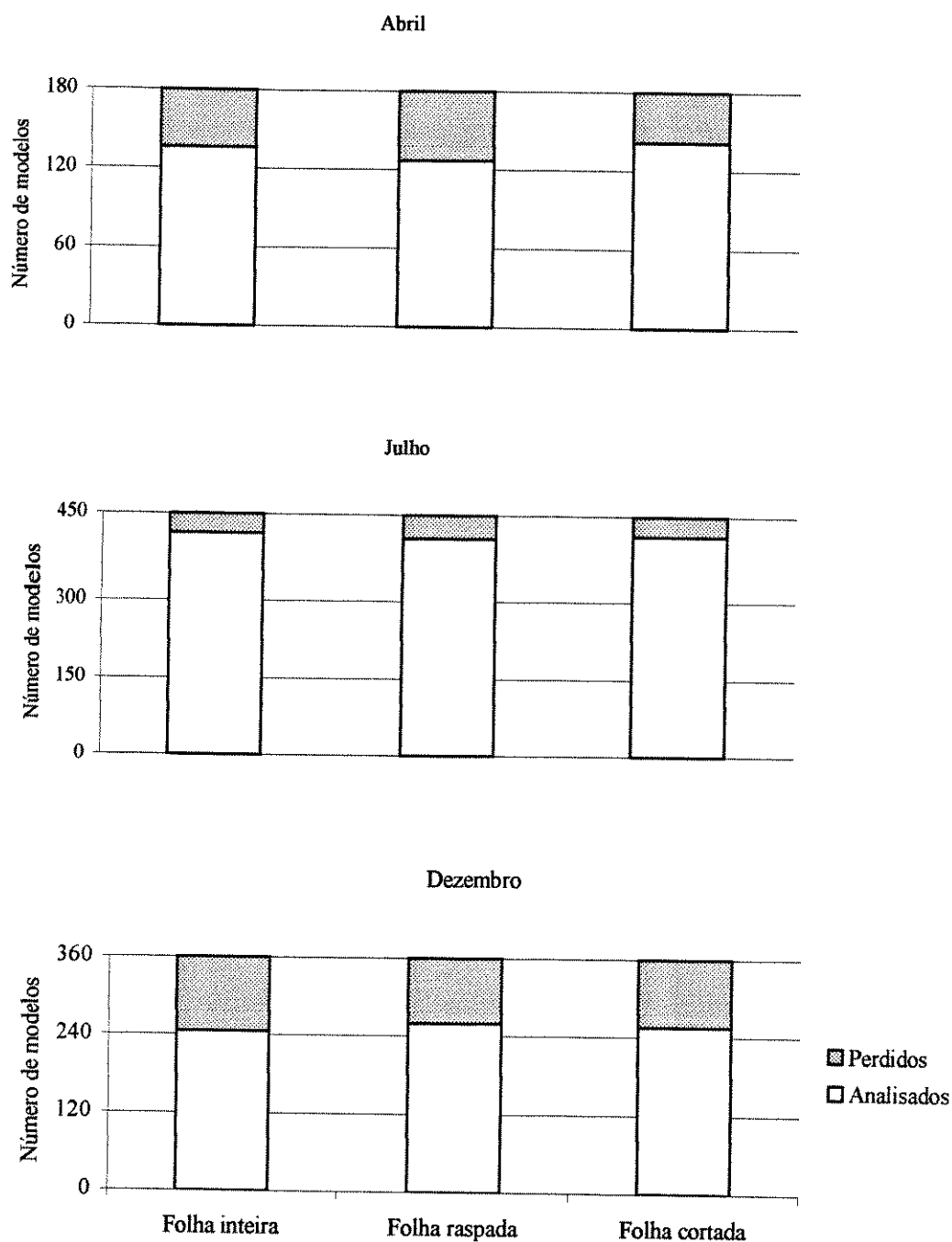


Figura 4. Número de modelos perdidos e analisados nas diferentes amostragens de 1997 (abril, julho, dezembro) nos três tipos de substratos do experimento "Danos Foliares".

Perdidos é a designação para modelos que descolaram da folha, ou que estavam em uma folha que caiu.

Insetos foram os causadores da maior parte dos ataques a modelos (Figura 5) e, portanto, meus resultados se referem principalmente às suas táticas de forrageamento. Andrade (1997) coloca que dentre os principais predadores invertebrados de lagartas de lepidópteros que são visualmente orientados os que mais atacam modelos de massa de modelar são himenópteros. Nesta ordem as famílias Vespidae, Sphecidae e Formicidae apresentam espécies que são importantes predadores de larvas de lepidópteros (LaSalle e Gauld 1993). Vespídeos e esfecídeos parecem ser os himenópteros responsáveis pelos ataques aos modelos artificiais de larvas, visto que predação por formigas caçadoras (Formicidae) é estimulada principalmente pelo movimento de suas presas (Hölldobler e Wilson 1990).

A maior taxa de ataque a modelos de larvas (considerando todos os modelos de todos os tipos) foi observada em julho (42,7%; n=945), seguida de dezembro (41,2%; n=133) e abril (30,6%; n=809). O alto valor encontrado em julho, em relação ao de abril, foi inesperado quando comparado aos baixos níveis de predação observados por Andrade (1997) na mesma época, mas no ano anterior. O inverno (julho-agosto) caracteriza-se pela seca nesta região. Porém, choveu em quase todos os dias em que foram realizados os experimentos, talvez estimulando a atividade de predadores nestes dias.

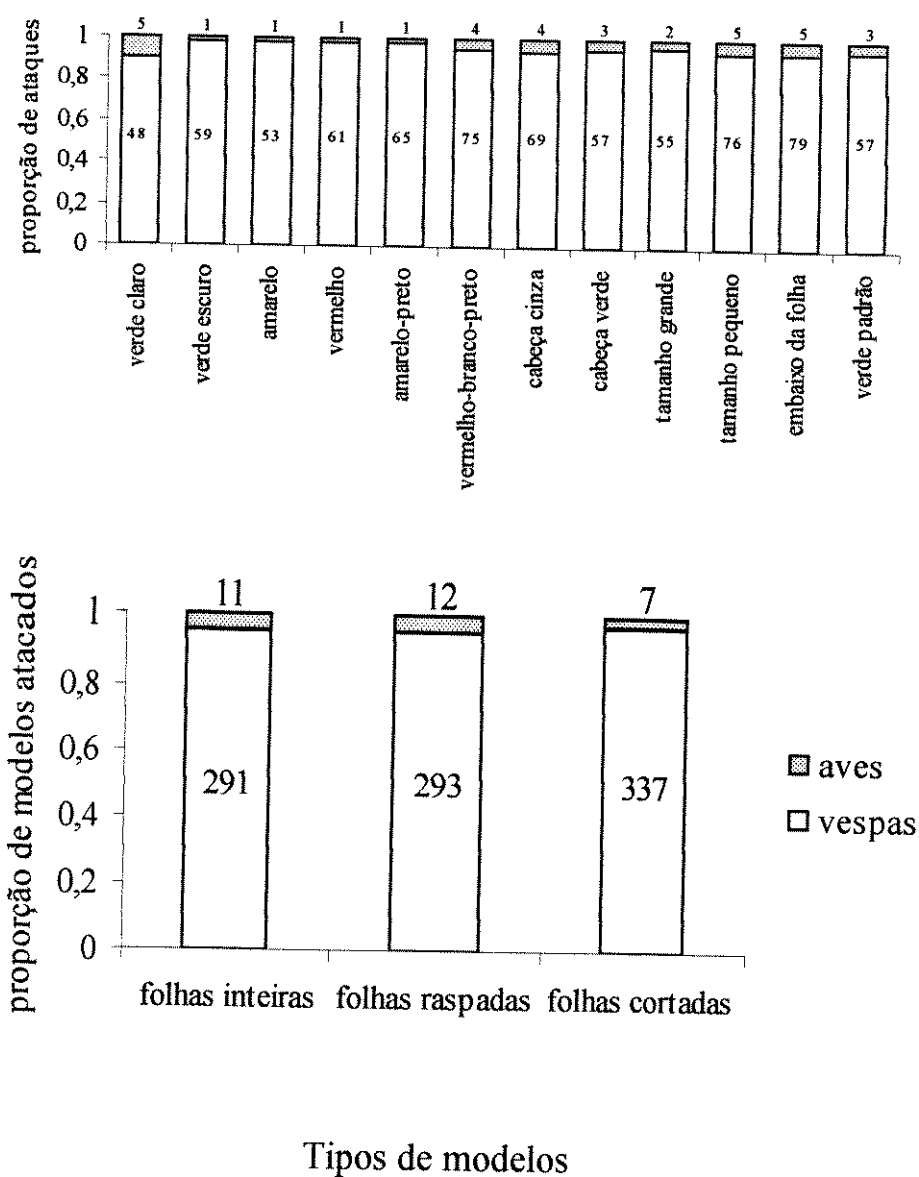


Figura 5. Proporção de modelos artificiais atacados por aves e por insetos de todos os tipos de modelos dos diferentes experimentos colocados juntos na mata, e dos modelos colocados em diferentes substratos no experimento "Danos Foliares". Números dentro ou acima das barras correspondem ao número de ataques analisado.

COLORAÇÃO DA PRESA

INTRODUÇÃO

Predadores como aves e outros grupos visualmente orientados podem exercer fortes pressões seletivas sobre a coloração de suas presas (Endler 1978). Podemos considerar a coloração da presa em dois extremos: crípticas e conspícuas. A primeira refere-se aqueles indivíduos que conseguem ficar desapercibidos no ambiente, possuindo uma aparência (coloração, textura) semelhante ao substrato onde se encontram, diminuindo assim suas chances de serem percebidos por predadores (Endler 1981). É comum a coloração chamativa estar associada a algum tipo de defesa contra predação e a necessidade de fácil reconhecimento pelo predador (Del-Claro e Vasconcellos-Neto 1992). Esta afirmação baseia-se na idéia de que o predador teve experiências anteriores desagradáveis com aquela forma de presa e aprendeu a não consumi-las mais, sendo vantajoso para a presa apresentar cores de fácil reconhecimento para o predador ("coloração de advertência", "de aviso", ou "aposemática") (Brower e Brower 1964).

A cripticidade de presas desde cedo foi muito discutida na literatura (ver revisão em Stamp e Wilkens, 1993). Baseia-se na idéia da semelhança do indivíduo com o substrato, estando diretamente relacionada ao ambiente onde este se encontra. Coloração protetiva é de alta importância devido a pressão de predação: presas menos visíveis a seus predadores no ambiente são menos predadas. A mariposa *Biston betularia* (Lepidoptera: Geometridae) estudada por Kettlewell (1955) apresenta duas formas na Inglaterra, uma melânica em áreas poluídas cujas asas assemelham-se aos troncos cobertos de fuligem, e outra de áreas rurais com asas cinza claro, parecida ao aspecto de líquens que crescem nos troncos deste

ambiente. A hipótese de predação diferenciada de formas é viável neste contexto, visto que troncos de árvores são os substratos naturais destas mariposas. Um animal estar mais ou menos destacado no ambiente depende tanto do substrato onde se encontra como para quais animais ele quer comunicar sua presença e para quais não. A alta capacidade de aves detectarem presas crípticas é bem documentada (Lawrence 1985a; 1985b; Gendron 1986), porém pouco se sabe sobre estas habilidades em predadores invertebrados (Montllor e Bernays 1993).

Presas que apresentem coloração contrastante com o seu ambiente chamam mais a atenção de seus predadores visualmente orientados (Endler 1978). Organismos impalatáveis utilizam o fato de determinadas cores serem mais chamativas, contrastando com os substratos normalmente encontrados no ambiente natural, para comporem um padrão de fácil reconhecimento (Brower e Brower 1964). De uma maneira geral as cores vermelho, amarelo, preto e branco, e combinações destas são chamativas em substratos verde ou marrom. Estas são as cores mais utilizadas por lagartas de lepidópteros para comporem padrões de advertência (Rothschild 1972). Espécies aposemáticas podem ter seu padrão de coloração imitado por outras palatáveis (Mimetismo Batesiano), pois ao serem confundidas com o modelo, desfrutariam da proteção contra predadores visualmente orientados. Porém mímicos palatáveis devem apresentar baixas densidades, pois a possibilidade de o predador encontrar o modelo impalatável deve ser inferior ao limiar que torna ataques lucrativos. Mesmo em uma espécie impalatável a proporção de indivíduos aposemáticos predados necessária para o aprendizado dos predadores não deve ser alta (Gilbert 1983), podendo ser mais vantajoso manter ou reverter a uma coloração críptica. Desta forma, uma espécie rara e impalatável não deve evoluir coloração de advertência, pois a taxa de predação seria alta demais, extinguindo a população. Este parece ser um dos

principais fatores que promovem a formação de anéis de miméticos Müllerianos (Rettenmeyer 1970), onde muitas espécies impalatáveis convergem em coloração, formando um grande grupo para o aprendizado de predadores visualmente orientados.

A Reserva Florestal de Linhares apresenta muitas espécies de borboletas com diferentes padrões de coloração no estágio larval. A família Pieridae é muito comum na área e consiste de várias espécies palatáveis e de pequenas lagartas lisas com várias tonalidades de verdes (com exceções, como o gênero *Phoebis*). Larvas semelhantes são eventualmente encontradas em imaturos de mariposas Geometridae, Sphingidae e Noctuidae e nos ninfalídeos da sub-família Satyrinae. Na sub-família Danainae (Nymphalidae) são comuns lagartas impalatáveis de coloração preta com anéis amarelos, alaranjados ou brancos ao longo do corpo, aparentemente compondo um padrão aposemático. Larvas impalatáveis de borboletas com apenas uma cor chamativa, como vermelho ou amarelo, são raras, sugerindo que combinações de cores sejam mais eficientes. Algumas espécies dos gêneros *Methona*, *Melinaea*, *Aeria* e *Tithorea* (Ithomiinae) apresentam padrões dominados pelas cores amarelo e preto. A família Papilionidae apresenta muitas espécies impalatáveis cujas larvas são pretas com tubérculos branco-amarelados e/ou avermelhados. As larvas palatáveis do licenídeo *Paiwarria venullius* são possivelmente mímicos das lagartas impalatáveis de *Parides* (Papilionidae), sugerindo um caso de mimetismo Batesiano (A.V.L. Freitas, comunicação pessoal).

Mimetismo tem sido amplamente observado e estudado em borboletas (veja revisões em Gilbert 1983; Turner 1984). Em muitos lepidópteros são as larvas que, ao se alimentarem das plantas hospedeiras, adquirem as defesas a serem utilizadas em toda a vida do inseto (Brower et al. 1967). Ainda, às vezes, apenas este estágio de vida é impalatável

(Bowers e Collinge 1992). Porém, casos de mimetismo em lagartas de lepidópteros não parecem ser tão comuns quanto em borboletas (Berenbaum 1995).

Meus objetivos principais nesta parte do trabalho são verificar se as taxas de ataque por predadores visualmente orientados variam de acordo com a cripticidade da presa no ambiente; e com a coloração da presa. Pretendo responder, principalmente, às seguintes questões: (i) Há variação na taxa de ataque por predadores visualmente orientados face a diferentes cripticidades da presa? (ii) As taxas de ataque por predadores visualmente orientados são diferentes em presas com coloração destacante na vegetação?

MATERIAL E MÉTODOS

Coloquei os modelos de larvas com diferentes cores em folhas na vegetação para avaliar a intensidade de ataque por predadores visualmente orientados em relação a presas com diferentes conspicuidades ao ambiente. Trabalhei com três grupos de larvas: (i) modelos com coloração não destacante da vegetação (verde claro; verde médio (= verde padrão); e verde escuro); (ii) modelos de coloração monocromática e chamativa (vermelho e amarelo); e (iii) modelos com coloração policromática e chamativa (combinação de amarelo/preto; e de vermelho/branco/preto) (Figura 6).

Criei as tonalidades dos modelos misturando diferentes cores em diferentes proporções de massa de modelar. Fiz as colorações nas seguintes proporções: verde escuro: 1 parte de verde, 1 de azul, 1 de amarelo, e 1/2 de preto; verde médio: 1 parte de verde, 1 de azul e 1 de amarelo; e verde claro: 1 parte de verde, 1 de azul, 1 de amarelo e 2 de branco. Nos modelos de coloração policromática eu cortei pequenos pedaços de massa de modelar com 1,5mm de diâmetro (como descrito no capítulo "Considerações Gerais") e

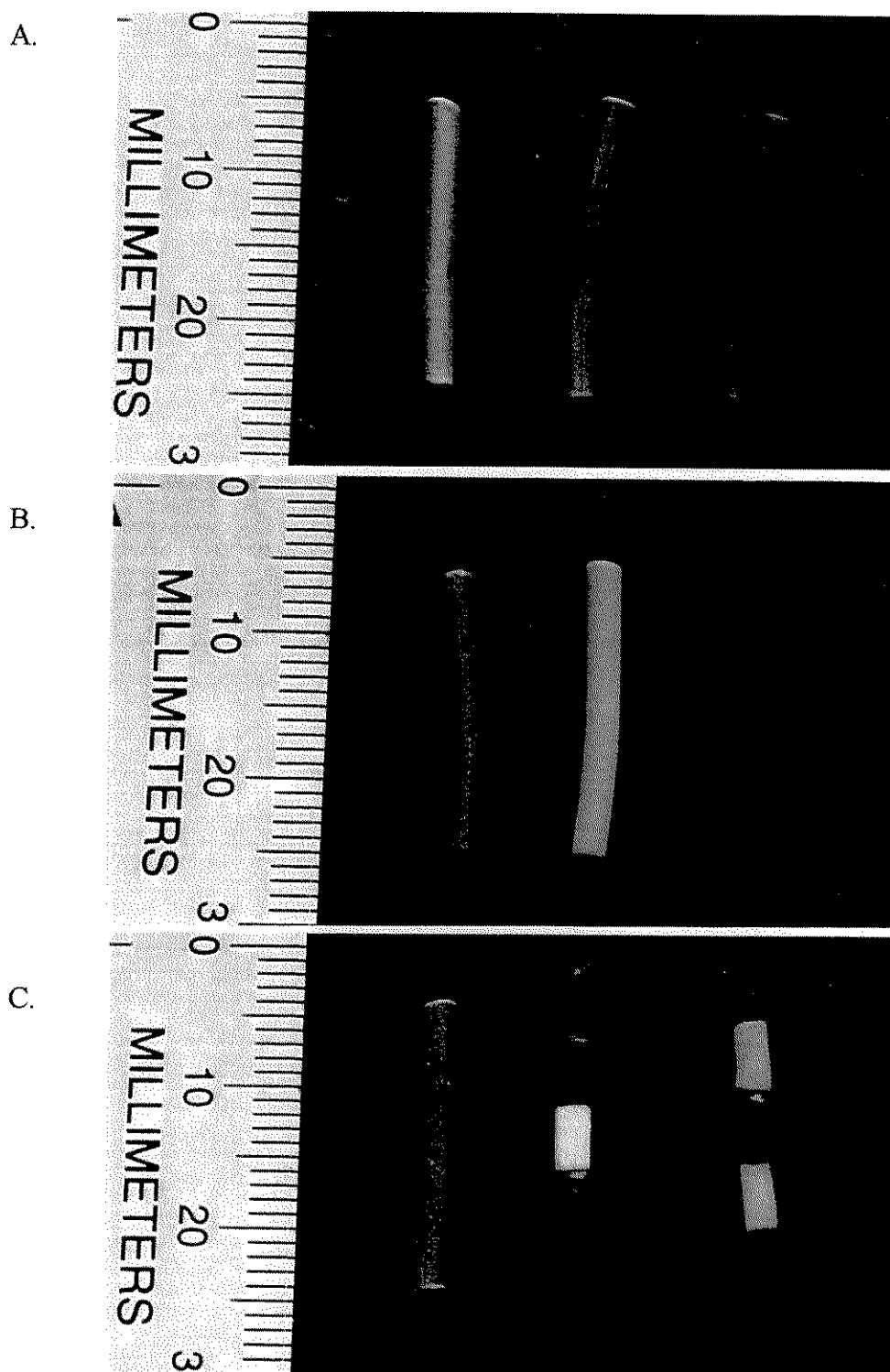


Figura 6. Modelos de larvas de diferentes cores utilizados nos 3 experimentos de "Coloração da presa". "A" mostra os modelos de diferentes tonalidades de verde, "B" os modelos de diferentes colorações monocromáticas, e "C" os modelos de diferentes colorações policromáticas.

4mm de comprimento. Colei 5 destes pedaços para cada modelo com a cola Super-bonder[®] (ficando o modelo com 20mm de comprimento). Fiz dois tipos de modelos: em um alternei as cores amarelo e preto (as extremidades sempre eram pretas) para que o modelo apresentasse as mesmas cores ao comum padrão aposemático de larvas de Ithomiinae (Nymphalidae); no outro coleí um pedaço preto em um branco seguido de um vermelho, outro branco e um último preto, para que o modelo apresentasse as cores presentes em larvas impalatáveis de *Danaus* (Nymphalidae: Danainae).

No primeiro grupo eu comparei as taxas de predação entre os tipos de modelos e em relação a modelos com diferentes contrastes da folha. Eu classifiquei as tonalidades dos modelos e das folhas no momento de recolher os modelos usando o catálogo de cores “Munsell Color Chart” (1977). As tonalidades dos modelos foram as seguintes: verde escuro 4/4 5G, verde médio 5/8 5G, e verde claro 7/6 5G. Eu considerei como índice de contraste a comparação da tonalidade do modelo sobre a da folha. Para tal, eu digitalizei em “Scanner HP IICx” as cores referentes a tonalidade dos modelos e folhas do catálogo “Munsell Color Chart” (1977), e as converti para padrões de cinza. No programa Corel Photo-Paint[®] versão 6.0 eu sobrepos as duas tonalidades e fui diminuindo o contraste entre elas até estas ficarem iguais. O valor desta diminuição foi utilizado como índice de contraste entre o modelo e a folha sobre o qual se encontrava. Esta escala de contraste varia entre 100 (contraste mínimo, tons iguais) e -99 (máximo de contraste). No segundo e terceiro grupos eu comparei a predação em modelos de cor verde padrão em relação as cores primárias amarelo e vermelho e as combinações de cores.

Para a análise de diferenças entre ataques em modelos verde com diferentes contrastes eu considerei apenas os resultados para larvas verde escuro, por estas

apresentarem números de observações melhor distribuídos entre as categorias de contraste, além de um maior número de categorias, quando comparados a modelos verde claro ou médio (ver Resultados). Devido ao grande número de categorias de contraste de tonalidade de verde e a alta frequência de zeros, eu as agrupei em três categorias de contraste com números semelhantes de observações. As proporções de modelos atacados foram comparadas com teste- G , como descrito no capítulo "Considerações Gerais".

RESULTADOS

As porcentagens de modelos atacados foram de 32,7% para verde claro, 35,1% para amarelo, 36,5% para verde escuro, 38,8% para verde padrão ou médio, 39,8% para amarelo-preto, 40,4% para vermelho, e 46,9% para vermelho-branco-preto (Figura 7), sendo que os tratamentos não apresentaram diferenças significativas (Tabela 2). Os modelos de coloração vermelho/branco/preto apresentaram uma proporção de modelos atacados superior às demais cores, porém a diferença não é significativa.

A intensidade de ataque nos diferentes modelos foi semelhante entre os modelos (Figura 8) com diferentes tonalidades de verde ($F_{(2, 159)}=0,22$; $p=0,80$), colorações monocromáticas ($F_{(2, 196)}=2,01$; $p=0,14$), e policromáticas ($F_{(2, 170)}=1,69$; $p=0,19$). As intensidades médias de ataque em cada categoria foram semelhantes: verde claro = 2,16; verde escuro = 2,29; amarelo = 1,76; vermelho = 2,17; amarelo/preto = 2,35; vermelho/branco/preto = 2,30. Os modelos policromáticos apresentaram uma tendência de serem mordidos mais vezes, porém isto não foi significativo.

As diferentes tonalidades de modelos apresentaram uma gama de nove categorias de contraste com o substrato. Os modelos de tonalidades verde claro e verde médio

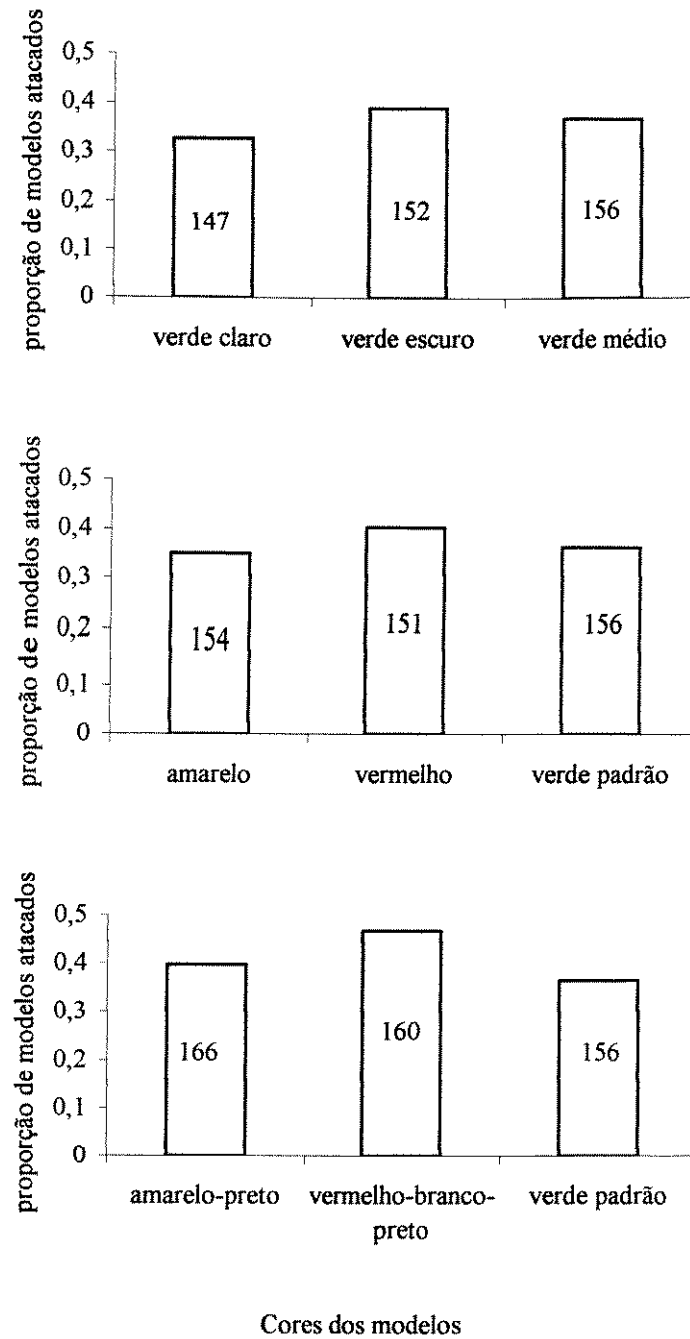


Figura 7. Proporção de modelos atacados nos três experimentos de "Coloração da presa".

Números dentro das barras correspondem aos totais de modelos analisados em cada categoria.

Tabela 2 - Comparação de proporções de modelos atacados entre os diferentes grupos de coloração.

Comparação	Número de modelos	Porcentagem de modelos atacados	G _{adj}	gl	p
verde claro x verde médio x verde escuro	147 x 156 x 152	32,7 x 36,5 x 38,8	1,25	2	0,53
amarelo x vermelho x verde padrão	154 x 152 x 156	35,1 x 40,4 x 36,5	0,98	2	0,61
amarelo-preto x vermelho-branco-preto x verde padrão	166 x 160 x 156	39,8 x 46,9 x 36,5	3,64	2	0,16

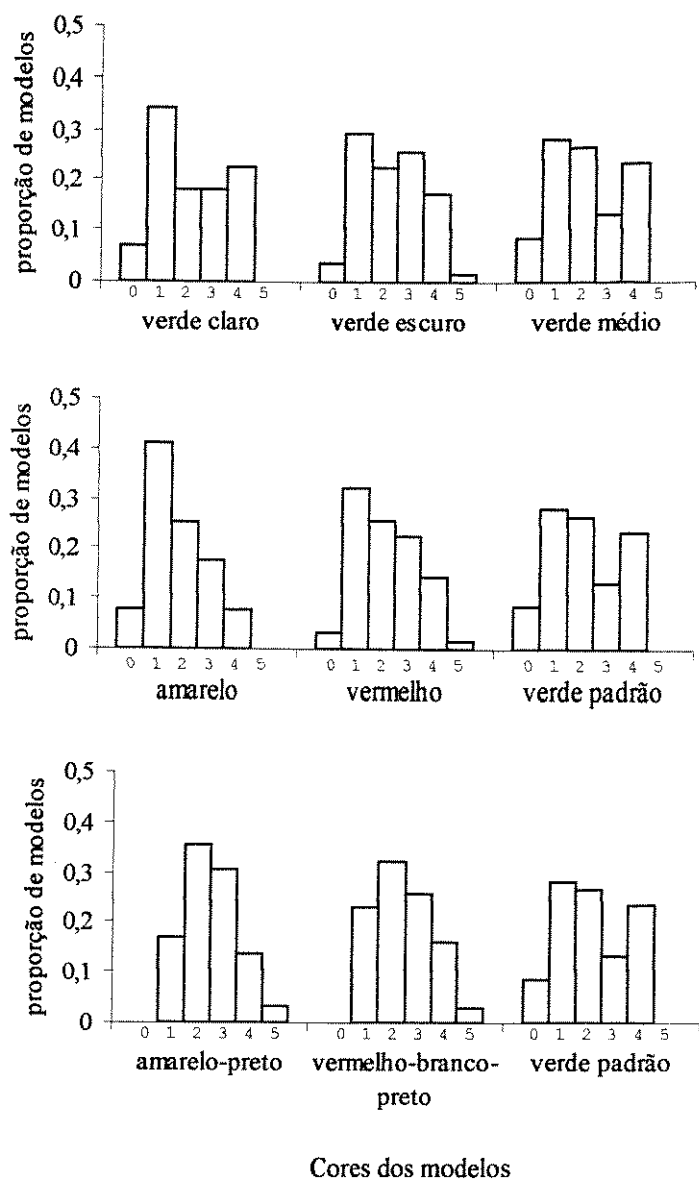


Figura 8. Proporção observada de modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores nos três experimentos de "Coloração da presa". Valores da legenda representam o logaritmo do primeiro número do intervalo de quantidade de mordidas o qual a categoria se refere. verde claro: n=44; verde escuro: n=58; verde médio e padrão: n=60; amarelo: n=51; vermelho: n=62; amarelo-preto: n=65; vermelho-branco-preto: n=74.

apresentaram, em geral, grande contraste. Já os modelos verde escuro tanto foram contrastantes em algumas folhas, como mais camuflados em outras (Figura 9). Por este motivo, nas análises dos dados considerei apenas modelos verde escuro (ver "Material e Métodos" deste capítulo). Algumas categorias de contraste apresentam um número de observações baixo, ou mesmo zero (Figura 10). Assim, agrupei as medidas de contraste em três categorias (ver "Material e Métodos" deste capítulo).

As proporções de modelos atacados nas diferentes categorias de contraste foram diferentes ($G_{adj}=10,8$; $gl=2$; $p=0,004$), com os modelos de maior contraste sendo mais atacados (52,72%) seguidos dos de menor contraste (37,78%), e a menor taxa de ataque foi observada nos modelos de contraste intermediário (21,28%) (Figura 11). Porém, os modelos de menor contraste apresentaram taxas não significativamente diferentes das observadas tanto para modelos de contraste intermediário ($G_H=2,02$; $gl=1$; $p=0,15$) como para modelos de grande contraste ($G_H=1,22$; $gl=1$; $p=0,27$). Desta forma, a grande variação observada na comparação inicial foi devida a diferenças nas taxas de ataque entre modelos de contraste intermediário (pouco atacados) e de grande contraste (muito atacados).

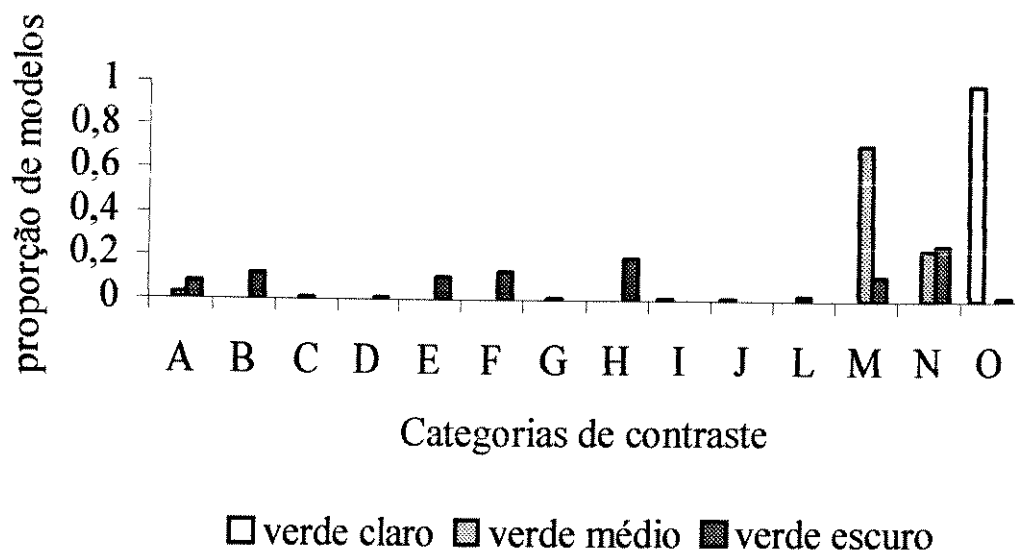


Figura 9. Proporção de modelos de diferentes tonalidades de verde observados em cada categoria de contraste. O índice de contraste aumenta no sentido do eixo, ou seja, a categoria "A" é composta pelos modelos menos contrastantes com o substrato, enquanto "O" é composta pelos modelos mais contrastantes. A-O - categorias crescentes de contraste com o substrato. verde claro: n=145; verde médio: n=149; verde escuro: n=147.

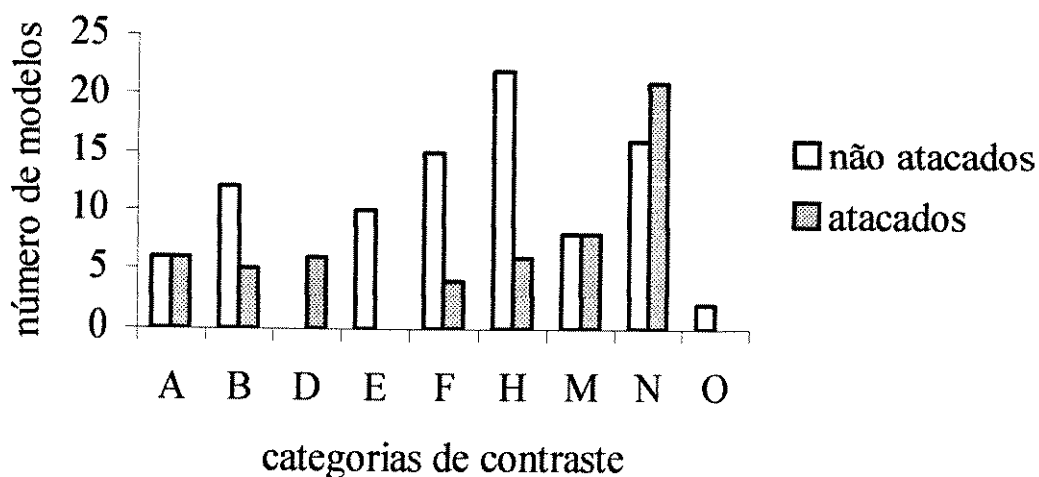


Figura 10. Número observado de modelos verde escuros ($n=147$) com e sem marcas de ataque por predadores nas diferentes categorias de contraste. O índice de contraste aumenta da esquerda para a direita, ou seja, a categoria "A" é composta pelos modelos que menos contrastam com o substrato, enquanto "O" é composta pelos modelos mais contrastantes. Veja o texto para mais detalhes.

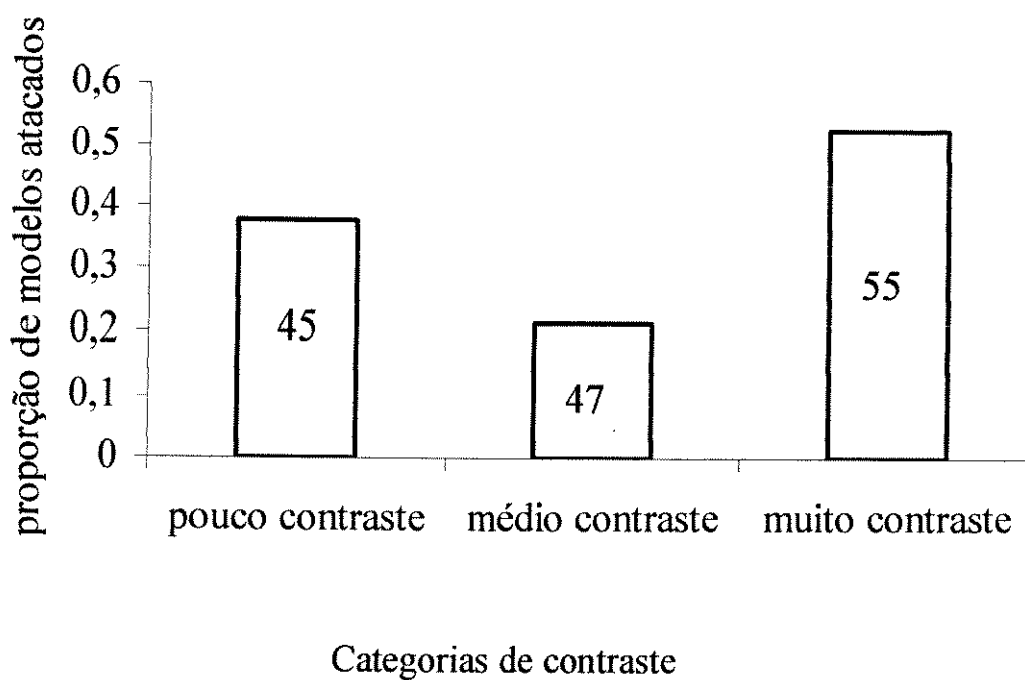


Figura 11. Proporção de modelos atacados por predadores nas três categorias de contraste em larvas artificiais de coloração verde escura. Números dentro das barras correspondem aos totais de modelos analisados em cada categoria.

DISCUSSÃO

Os resultados sugerem que a coloração da presa não está afetando o comportamento de ataque dos predadores no ambiente natural. Entretanto, as amostras em torno de 150 larvas por categoria não permitem a detecção de sutis diferenças em taxas de ataque. Por outro lado, a sua cripticidade com o substrato parece influenciar sua probabilidade de ser atacada, com a taxa de ataque diminuindo com o grau de cripticidade. Os dados indicam que não há, de uma maneira geral, fortes preferências por itens alimentares de diferentes cores e que falta uma inibição destes predadores, em sua maior parte vespas, a colorações aposemáticas nesta comunidade.

Andrade (1997) não observou diferenças significativas entre as taxas de ataque em modelos artificiais de larvas de Lepidoptera com diferentes tonalidades de verde em um pequeno experimento também na Reserva Florestal de Linhares, ES. As respectivas taxas de ataque foram de 30,68% para verde claro ($n=88$), 38,93% para verde amarelado ($n=88$), e 45,56% para verde escuro ($n=90$). Meus resultados mostram proporções muito mais uniformes com a maior taxa de ataque apresentada por modelos verde médio. Estes resultados sugerem que efetivamente a tonalidade de verde do corpo em si não apresenta fortes efeitos sobre a probabilidade de uma presa ser atacada nas condições do experimento.

A semelhança entre as taxas de ataque em modelos de diferentes cores pode ter diferentes significados. Uma alternativa é que seja consequência de não existir no local de estudo nem a preferência por cores destacantes, nem a inibição a estas cores. Porém, talvez estes fatores estejam se cancelando, alguns predadores foram atraídos e outros repelidos pelos modelos de cores chamativas. De acordo com Berenbaum (1995) casos de mimetismo em lagartas de borboletas são raros e esta idéia talvez justifique que os principais predadores não apresentem reações a padrões de cores.

Talvez as cores testadas não se destaquem tanto para estes predadores no mosaico de cores da mata. Vermelho e amarelo são cores destacantes no ambiente para vertebrados, porém a maioria dos predadores registrados são vespas. Estes insetos parecem apresentar uma percepção visual bem mais limitada quando comparada à de aves (Heinrich 1993), porém a capacidade de vespas perceberem cores não é bem estudada. Ainda, vespas se alimentam também de frutos e visitam flores a procura de néctar, que normalmente apresentam estas cores destacantes (Giannotti et al. 1995).

No que se refere a cripticidade da presa, meus resultados são de difícil interpretação dentro das hipóteses mais prováveis (apresentadas na "Introdução" deste capítulo). A alta taxa de ataque (porém não justificada) observada em modelos mais crípticos pode ser devido a sua maior semelhança a larvas de lepidópteros. Lagartas palatáveis geralmente se assemelham a cor e textura de seu substrato (planta hospedeira), provavelmente por ficarem menos visíveis aos predadores. Ainda, talvez seja mais difícil para predadores reconhecer que um modelo críptico é artificial, ao contrário de modelos conspícuos, e portanto ser mais facilmente enganado. Por outro lado, a grande diferença observada em taxas de ataques entre modelos de coloração de intermediária cripticidade (baixo ataque) e modelos conspícuos (alto ataque) sugere que larvas mais destacantes na vegetação realmente devem despertar mais a atenção dos predadores, sendo mais atacadas. Desta forma, estudos com outros tipos de delineamento e maiores tamanhos amostrais são necessários para esclarecer a importância geral da cripticidade na proteção de presas. Acredito que a padronização dos diferentes destaques da presa (p. ex. a combinação de larvas artificiais com folhas artificiais de cor e textura padronizadas) é um fator que provavelmente clareará tendências.

Pouco se conhece sobre a importância de artrópodes predadores na seleção das colorações de suas presas. Porém, a importância de vespas como predadores aponta uma

maior necessidade de conhecimento de como estes animais percebem e respondem a formas e colorações de potenciais presas (Montllor e Bernays 1993). Estratégias de defesa contra predação, como impalatibilidade juntamente com coloração de advertência, são mais associadas a aves predadoras. Atribui-se como defesas contra artrópodes predadores (principalmente insetos e aranhas) características como presença de espinhos, glândulas urticantes, e regurgitação de alimento com compostos secundários (Bowers, 1993). Mantídeos predadores possivelmente usam pistas visuais para aprender a rejeitar o hemíptero impalatável *Oncopeltus fasciatus* (Berenbaum e Miliczki 1984). Ainda se sabe pouco sobre a capacidade de aprendizado na maioria dos insetos predadores (Montllor e Bernays 1993), e há mais estudos focalizando aprendizado em parasitóides (ver revisão em Vet e Groenewald 1990) do que em predadores.

Devemos, finalmente, considerar as limitações intrínsecas a metodologia do estudo, como o fato de tratarmos de modelos de larvas, e não de presas naturais. Animais vivos podem apresentar características morfológicas e/ou comportamentais que para a percepção humana não sejam destacantes, porém sejam importantes para o reconhecimento por seus predadores. Por exemplo, larvas normalmente descansam nas margens ou nervuras das folhas, podendo existir assim uma relação entre coloração e "microsubstrato", um tipo de camuflagem a feições específicas do ambiente, e fatores como este não foram considerados.

DIFERENCIAÇÃO CEFÁLICA DA PRESA

INTRODUÇÃO

É muito importante para o predador matar rapidamente a presa, pois diminui as chances desta se defender ou fugir, e a quantidade de tempo e energia gastos durante o ato (Alcock 1993). Assim, o direcionamento do ataque a regiões vitais do corpo da presa, especialmente a cabeça, é uma tática amplamente usada por predadores (Cott 1940). Em contra-partida, parece que muitas presas evoluem no sentido de confundir o predador no momento de reconhecer regiões vitais, reduzindo a diferenciação visual entre as partes cefálica e caudais do corpo.

A presença de uma região cefálica bem diferenciada é uma das características aparentemente usadas por predadores para reconhecer que um objeto é uma presa, e não um item inerte (Cott 1940). Muitos insetos escondem a cabeça, confundindo o predador, podendo até não serem reconhecidos como um item alimentar. As cabeças de alguns Chlamysinae (Coleoptera) são difíceis de ver, aumentando sua semelhança com fezes de lagartas quando repousam sobre folhas (Del-Claro e Vasconcellos-Neto 1992).

As estratégias de lepidópteros confundirem predadores no momento de reconhecer a cabeça da presa são facilmente observadas na natureza, porém pouco estudadas (Larsen 1982). Adultos da família Lycaenidae (Lepidoptera) apresentam finas expansões terminais (assemelhando-se a antenas) que parecem confundir os predadores no momento de direcionar o ataque (Robbins 1980, 1981). Porém estas borboletas apresentam a tática complementar de voar rapidamente após um distúrbio. Lagartas não são tão velozes, mas ao serem seguradas pela extremidade do abdomen podem se dobrar e regurgitar em partes sensíveis do predador (olhos, antenas). Várias lagartas são muito semelhantes nas

extremidades, porém se desconhecem estudos que demonstrem o valor adaptativo deste tipo de morfologia em larvas de Lepidoptera.

Este capítulo trata de um experimento que visa testar a importância da região cefálica de lagartas no ataque de predadores. Meu estudo é o primeiro a abordar a questão de preferências para ataques na região cefálica de presas em comunidades naturais de predadores. A hipótese biológica é que, com maior perfeição da larva (com uma cabeça visível), um maior número de predadores será enganado e a taxa de ataque aumentará. Ainda existe a previsão de uma concentração de ataques nas extremidades das larvas e, em especial, na extremidade cefálica. Assim, pretendo responder às seguintes questões: (i) Predadores visualmente orientados atacam diferencialmente presas com e sem diferenciação da região cefálica? (ii) Os ataques ocorrem preferencialmente na região cefálica? A expectativa biológica é que, se predadores usam a presença de uma cabeça diferenciada para reconhecer presas, ataques devem ser maiores em formas com cabeça. Ainda, se é importante a rápida subjugação da presa, os ataques devem ser concentrados mais próximos a cabeça.

MATERIAL E MÉTODOS

No experimento sobre polarização cefálica utilizei três tipos de presas: (i) sem cabeça definida (verde padrão); (ii) com cabeça mas da mesma cor do corpo (cabeça verde); e (iii) com cabeça de cor destacante do corpo verde (cabeça cinza) (Figura 12). Para produzir as cabeças, eu confeccionei manualmente pequenas esferas de massa de modelar com aproximadamente 4mm de diâmetro que foram aderidas ao corpo do modelo através de leve pressão (sem o uso de cola). Desta forma, modelos com cabeça ficaram um pouco maiores, 20% em comprimento, que modelos sem.

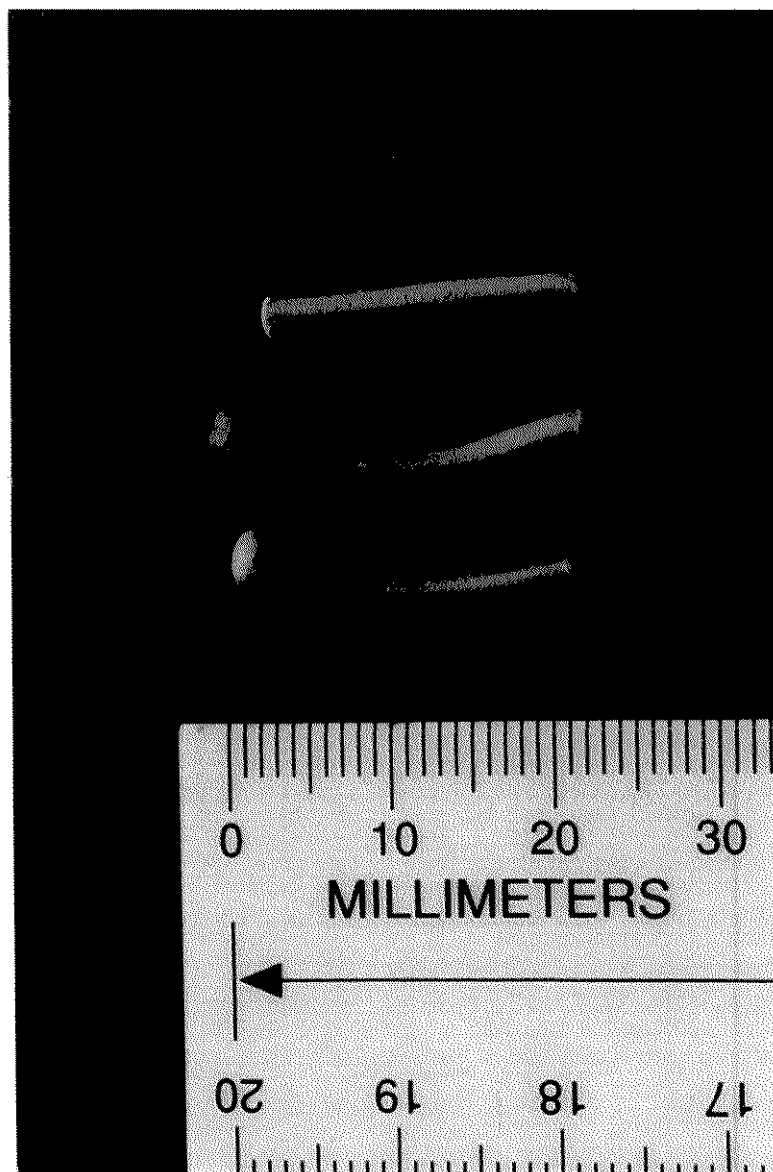


Figura 12. Modelos utilizados no experimento "Distinção da Cabeça da Presa". Modelos sem cabeça definida (verde padrão); com cabeça definida mas da mesma cor do corpo (cabeça verde); e com cabeça definida e de cor destacante do corpo verde (cabeça cinza).

Além de quantificar o ataque de predação nos modelos, eu dividi a larva em três setores e registrei a localização das mordidas: nas extremidades (2/3) ou no centro do modelo (1/3). Nos modelos diferenciados cefalicamente eu registrei em qual setor estavam as marcas: terço cefálico, central e caudal (Figura 13). Em modelos que apresentaram marcas de ataque em mais de um setor eu registrei uma observação para cada setor atacado.

Fiz todas as comparações através de teste-*G*. Comparei a ocorrência de ataque nas extremidades e no centro do modelo para verificar se ataques ocorriam uniformemente ao longo dos modelos, usando uma hipótese nula de proporções 2:1. Considerando os modelos com polarização antero-posterior, eu avaliei se estes eram igualmente atacados nas duas extremidades ou se a região cefálica era mais atacada do que a caudal.

RESULTADOS

As taxas de ataque variaram entre 45,1% (cabeça cinza), 39,0% (cabeça verde) e 36,5% (sem cabeça) (Figura 14), porém os tratamentos não foram significativamente diferentes entre si ($G_{adj}=2,47$; $gl=2$; $p=0,291$). Observa-se uma tendência não significativa decrescente de ataque em relação ao aumento em definição da cabeça da presa. Presas com cabeça destacante foram mais atacadas que aquelas com cabeça da mesma cor do corpo, que por sua vez foram mais atacadas que aquelas sem cabeça definida. A intensidade dos ataques nos diferentes modelos foi semelhante ($F_{(2, 181)}=0,01$; $p=0,99$), sendo a média das categorias igual a 2,15; 2,13; e 2,15 (aproximadamente 4 mordidas por modelo) para modelos sem cabeça, com cabeça verde, e com cabeça cinza, respectivamente. Portanto, a tendência das larvas com cabeças cinza serem atacadas menos intensamente não é significativa (Figura 15).

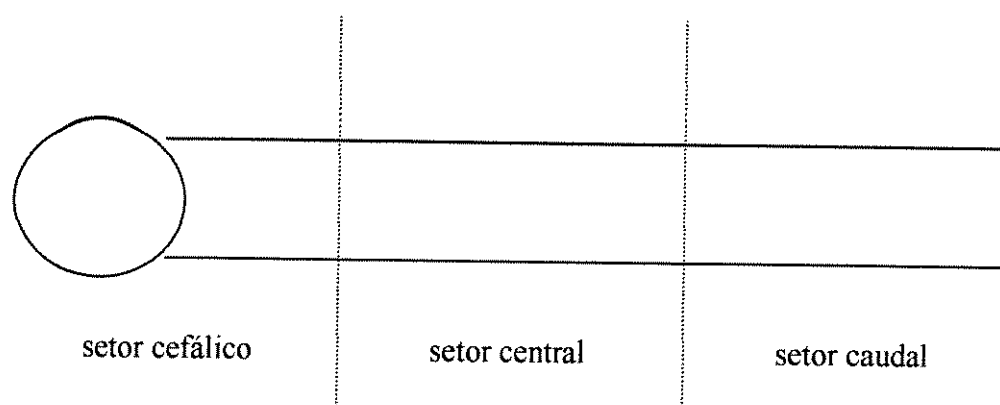


Figura 13. Representação esquemática dos setores do corpo do modelo para a localização da marca de ataque: terço cefálico, central e caudal.

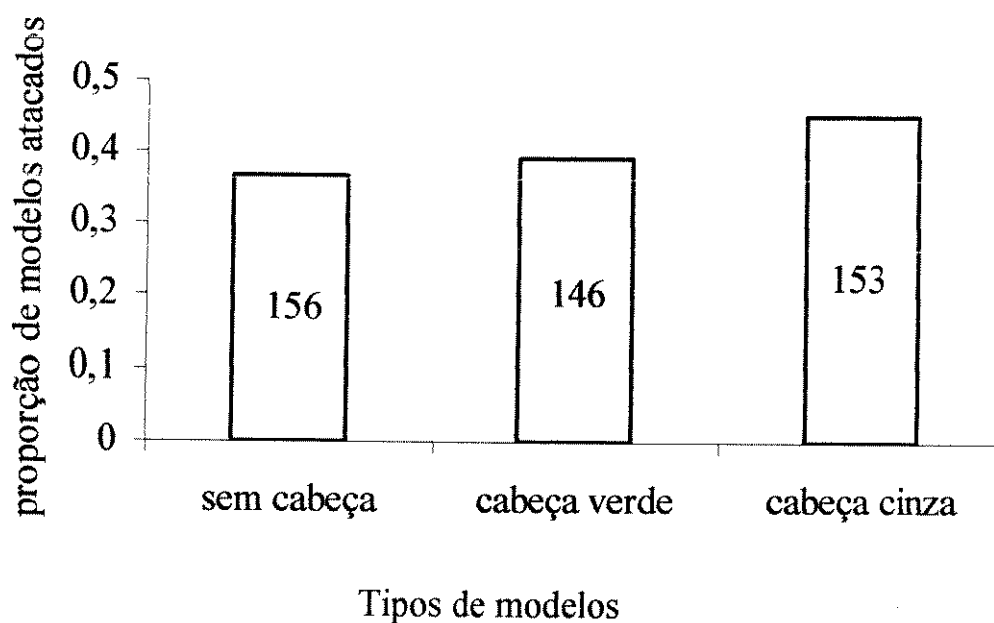


Figura 14. Proporção de modelos atacados no experimento "Diferenciação cefálica da presa". Números dentro das barras correspondem aos totais de modelos analisados em cada categoria.

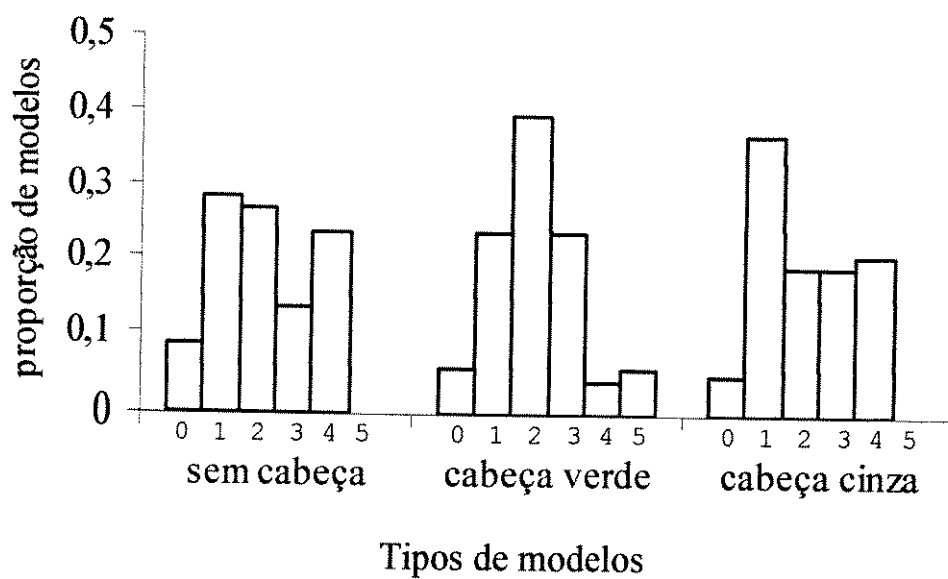


Figura 15. Proporção observada dos modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento "Diferenciação cefálica da presa". Valores da legenda representam o logaritmo do primeiro número do intervalo de quantidade de mordidas o qual a categoria se refere. sem cabeça $n=60$; cabeça verde $n=56$; cabeça cinza $n=68$.

Os diferentes tipos de modelos foram significativamente mais atacados nas extremidades que no centro do corpo, sendo a proporção mais próxima de 3:1 do que 2:1 (hipótese nula). Esta proporção não variou dentre os diferentes modelos. A extremidade com cabeça definida foi significativamente mais atacada que a caudal tanto em modelos de cabeça cinza quanto aqueles de cabeça verde, em uma proporção de 2:1 (Tabela 3).

DISCUSSÃO

A tendência não significativa de aumentar ataques em larvas com maior definição cefálica sugere que as vespas responsáveis pelos ataques usam a presença de uma cabeça diferenciada para ajudar a reconhecer presas. Os resultados indicam que vespas podem ter uma percepção de presas e um comportamento de caça mais sofisticado do que o geralmente reconhecido (Heinrich 1993; Montllor e Bernays 1993).

A localização dos ataques de predadores nas presa artificiais demonstra uma clara preferência dos predadores para as extremidades da presa, e à região cefálica quando percebida. Esta preferência parece ser favorável, pois permite matar mais rapidamente a presa, diminuindo o tempo de manipulação, a probabilidade de escape da presa e qualquer injúria que o predador pudesse sofrer durante o ato de predação. Isto pode ser especialmente importante para insetos predadores que apresentam tamanho corporal semelhante a suas presas. Ainda no caso de vespas, a indecisão por parte do predador no momento de direcionar o ataque pode dar tempo para a larva saltar da planta.

Tabela 3. Preferências de ataque nas diferentes regiões do corpo do modelo.

A. Comparação entre extremidades e região central do corpo¹. Teste de heterogeneidade verifica se as proporções de ataque nas extremidades e centro do corpo são semelhantes entre modelos de cabeça cinza, cabeça verde e sem cabeça. Teste “pooled” verifica se as proporções de ataque nas extremidades e centro dos modelos se ajustam a hipótese nula 2:1.

Teste	gl	G	p
Heterogeneidade	2	0,05	0,98
“Pooled”	1	16,48	0,00005
Total	3	16,53	0,0009

B. Comparação entre extremidade cefálica e extremidade caudal². Teste de heterogeneidade verifica se as proporções de ataque nos setores cefálico e caudal do corpo de modelos com cabeça são semelhantes entre modelos de cabeça cinza e de cabeça verde. Teste “pooled” verifica se as proporções de ataque nos setores cefálico e caudal modelos com cabeça se ajustam a hipótese nula 1:1.

Teste	gl	G	p
Heterogeneidade	1	0,28	0,6
“Pooled”	1	16,50	0,00005
Total	2	16,78	0,0002

¹Proporções de ataques observados nas extremidades de modelos: cabeça cinza, 76,38% (n=127); cabeça verde, 77,55% (n=98); sem cabeça, 76,58% (n=111).

²Proporções de ataques observados no setor cefálico de modelos: cabeça cinza, 67,01% (n=97); cabeça verde, 63,15% (n=76).

Seria interessante saber como predadores visualmente orientados reagiriam a presas com duas cabeças. Ou então, a comparação entre o que acontece quando a cabeça está junto a danos foliares (sugerindo que a larva estaria se alimentando) em relação a quando está na direção oposta revelaria importantes tendências. Ainda, se os predadores apresentam direcionamento em seus ataques a presas de "coloração anelada" mas com cabeça definida e sem destaque de coloração.

Estudos sobre a orientação de ataques geralmente tratam de predadores vertebrados (Cott 1940; Robbins 1980; Alcock 1993). Os resultados apresentados aqui indicam que vespas predadoras, e talvez outros insetos predadores com mandíbulas mastigadoras, além de serem muito importantes como predadores, reconhecem a polarização cefálica de presas e direcionam seus ataques de acordo com estas diferenças. Como consequência, adaptações atribuídas à predação por vertebrados podem também ser selecionadas por insetos. Porém, precisa-se de mais estudos sobre a percepção de insetos visualmente orientados que predam larvas.

INTRODUÇÃO

O tamanho da presa é importante na decisão de ataque no momento da escolha da presa pelo predador. Presas maiores, embora raras, individualmente são encontradas com maior facilidade (chamam mais a atenção devido ao tamanho) e representam uma maior quantidade de alimento e, às vezes, de biomassa. Porém, por possuírem um maior porte e provavelmente maior força e resistência, requerem maior quantidade de tempo e energia para serem subjugadas, sem mencionar no risco de vida do predador (Dixon 1959; Schoener 1971).

Indivíduos pequenos de *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae) podem sofrer sérios danos ao tentarem preda larvas grandes de *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) (Morris 1963). A lagarta de *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae) foge de predadores apenas quando estes são maiores do que ela (Freitas e Oliveira 1996). As teorias de otimização prevêm que os predadores tenderão a evoluir no sentido de escolherem as presas que lhe rendam de imediato a maior quantidade líquida de energia e não às maiores disponíveis (Davies 1977, Krebs 1978).

A gama de tamanho de predadores observada atualmente poderia ser em parte consequência do deslocamento de caracteres (tamanho) resultante da utilização especializada de determinada classe de tamanho de presas (Hutchinson 1959). Porém, em alguns casos, esta mesma gama pode ser explicada pela hipótese nula (Simberloff e Boecklen 1981; Bowers e Brown 1982). A tendência de organismos utilizarem os recursos disponíveis, de forma mais ou menos uniforme, é chamada de partilha de recursos

(Schoener 1968). A literatura sobre partilha de recursos baseada exclusivamente em tamanho da presa é escassa, parecendo ser um assunto abandonado na ecologia atual, visto que está concentrada nestes antigos estudos.

Realizei este estudo com presas artificiais visando verificar a importância do tamanho (volume corporal) de presas na probabilidade de ataque de predadores visualmente orientados em uma comunidade natural. Pretendi responder principalmente às seguintes questões: (i) Presas com diferentes volumes corporais apresentam diferenças na taxa de ataque por predadores visualmente orientados? A hipótese biológica é de que presas de maior volume seriam mais atacadas por serem mais conspícuas e por representarem uma maior quantidade de recurso alimentar e, portanto, atrairiam um maior número de predadores. (ii) O tamanho do predador (medido através da marca da mandíbula) variou com o tamanho da presa?

MATERIAL E MÉTODOS

Neste experimento avaliei variações nas taxas de ataque por predadores visualmente orientados e o tamanho destes (marcas de mandíbulas) às presas com diferentes tamanhos. Utilizei 3 tamanhos de modelos: (i) pequeno (1 mm de diâmetro X 15 mm de comprimento); (ii) médio (1,5 mm X 20 mm); (iii) e grande (2 mm X 25 mm) (Figura 16). O volume foi de $11,8\text{mm}^3$ para modelos pequenos, $35,3\text{mm}^3$ para modelos médios e $78,5\text{mm}^3$ para modelos grandes. O tamanho médio corresponde ao volume padrão utilizado nos demais experimentos, como descrito no capítulo "Considerações Gerais".

Medi as larguras e alturas das marcas de mandíbulas resultantes dos ataques por insetos predadores, provavelmente diferentes vespas, (Figura 17a) usando um microscópio estereoscópio com micrômetro ocular de precisão de 0,01mm. Estas dimensões

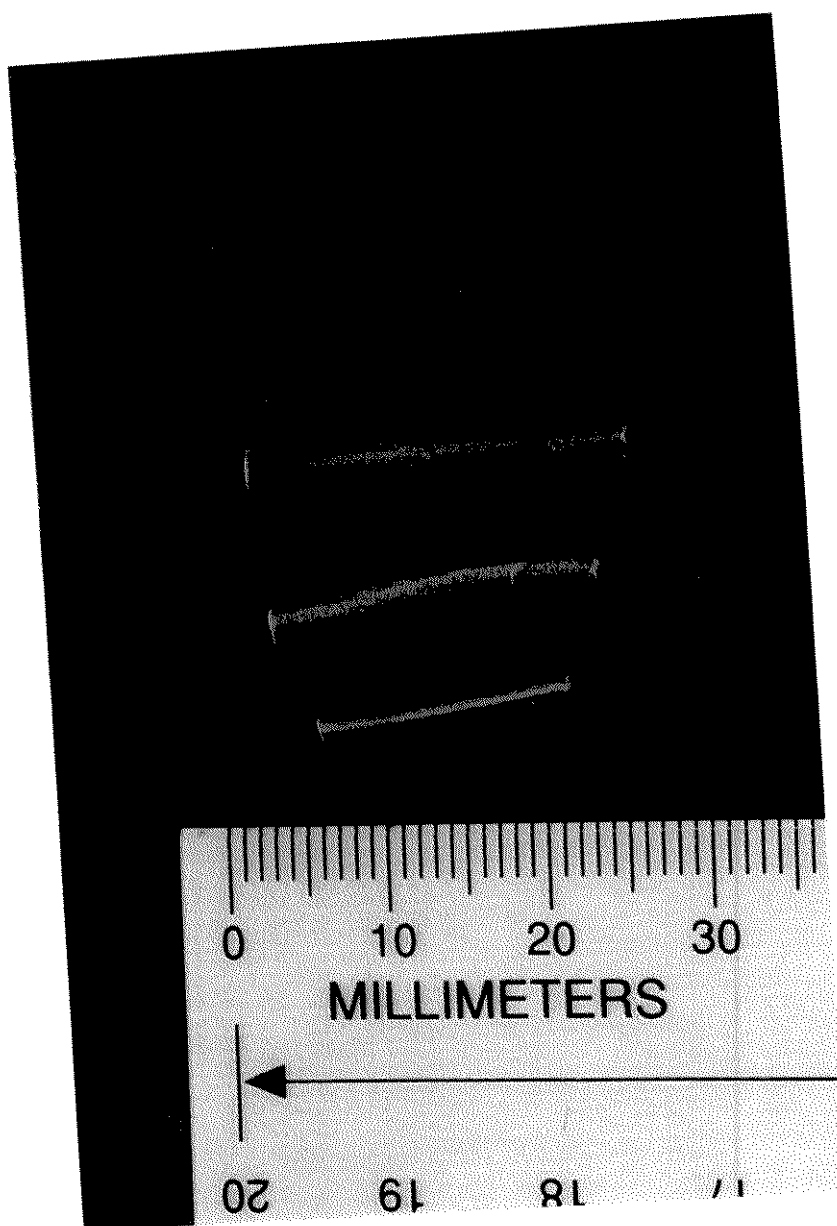
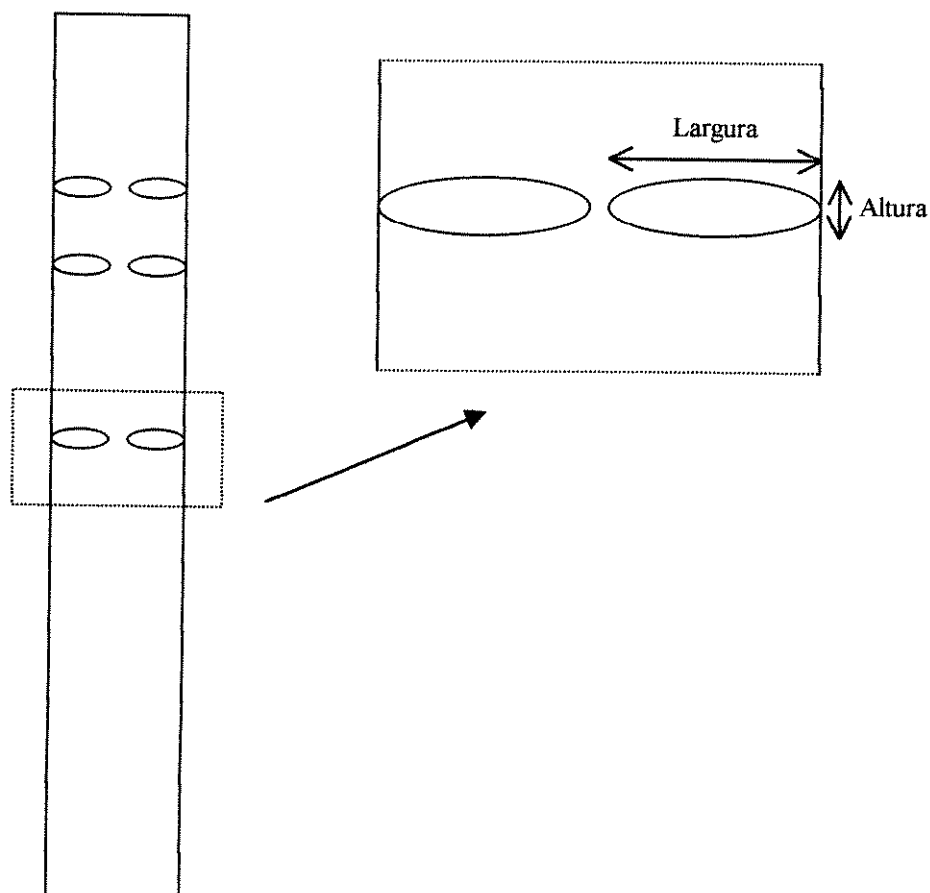


Figura 16. Modelos de diferentes tamanhos no experimento "Tamanho da Presa".

Tamanhos pequeno, médio e grande.

a.



b.

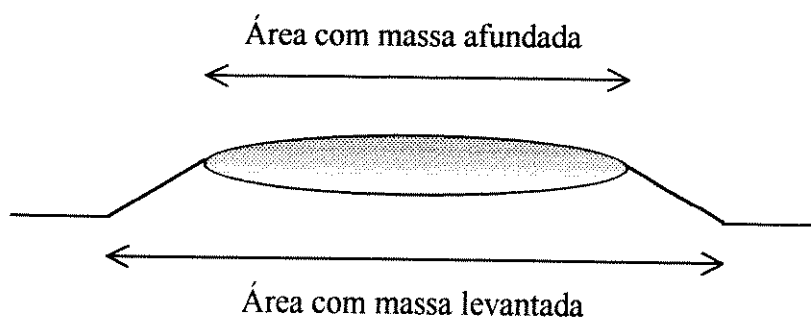


Figura 17. a. Representação esquemática das dimensões medidas das marcas de mandíbulas de insetos predadores nos modelos. b. Representação esquemática das modificações causados na superfície do modelo por mordidas de insetos.

representam apenas a área afundada pela mordida e não todas as alterações provocadas na superfície do modelo (Figura 17b). Selecionei uma marca em cada modelo, sendo que para medi-la essa deveria estar bem definida e sem sobreposição com outras, além de ser simétrica. Quando um modelo apresentava mais de um tamanho de marca eu escolhi o tamanho mais freqüente no modelo. As medidas de altura das marcas de mandíbulas foram analisadas através de Kruskal-Wallis (Sokal e Rohlf 1997), visto que as variâncias entre os grupos não foram homogêneas (teste de Bartlett: $\chi^2=15,50$; gl=2; p=0,0004).

Desconsidere para os três tamanhos de modelos os valores de largura de marcas de mandíbulas superiores a 0,8 mm, pois modelos pequenos apresentam o diâmetro de 1,0 mm, não podendo assim registrar valores superiores. Estas medidas apresentaram variâncias homogêneas (teste de Bartlett: $\chi^2=1,65$; gl=2; p=0,44) e, portanto, foram analisadas através de ANOVA (Sokal e Rohlf 1997). Eu testei se a gama de tamanhos de marcas estava relacionada ao tamanho do modelo atacado.

RESULTADOS

Ao contrário de nossa expectativa inicial, as taxas de ataque diminuíram com o aumento do tamanho das larvas (Figura 18), variando entre 33,7% (grande), 36,5% (médio) e 47,2% (pequeno). A comparação entre estas taxas demonstrou que são diferentes ($G_{adj}=6,85$; $gl=2$; $p=0,03$), porém modelos grandes e médios apresentaram taxas de ataque semelhantes ($G_H=0,27$; $gl=1$; $p=0,60$). Desta forma as diferenças se devem à alta taxa de ataque em modelos pequenos, que não se assemelha a encontrada para modelos grandes ou médios ($G_H=3,74$; $gl=1$; $p=0,05$). A intensidade do ataque (número de mordidas) de predadores nos diferentes modelos foi semelhante ($F_{(2,183)}=0,65$; $p=0,54$), sendo as médias observadas de 1,92, 2,15, 1,96 (que correspondem a aproximadamente 4 mordidas), para tamanho pequeno, médio e grande, respectivamente. Os modelos pequenos apresentaram poucos ataques na categoria 4 quando comparados aos de outros tamanhos (Figura 19). Os tamanhos máximos e mínimos das marcas de mandíbulas de predadores foram praticamente os mesmos para os três tamanhos de modelos (Figura 20), porém, o tamanho médio das marcas é diretamente proporcional ao tamanho do modelo (Tabela 4; Figura 21).

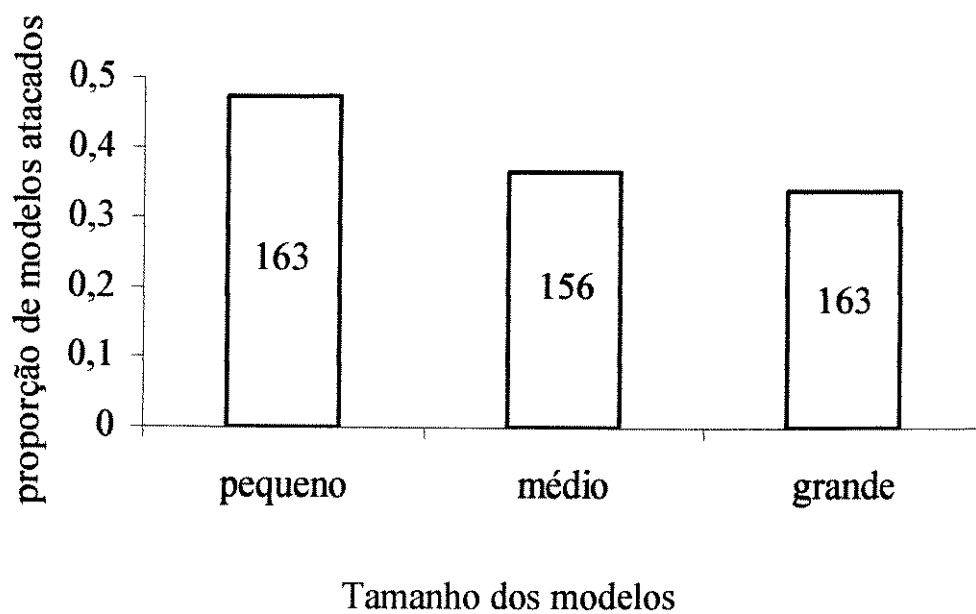


Figura 18. Proporção de modelos atacados no experimento "Tamanho da presa". Números dentro das barras correspondem aos totais de modelos analisados em cada categoria.

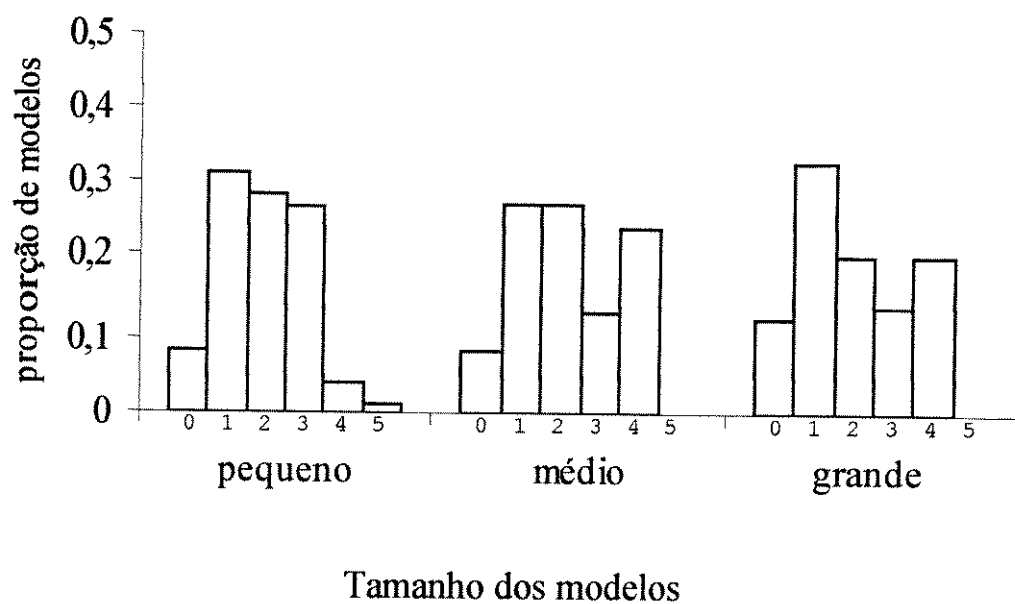
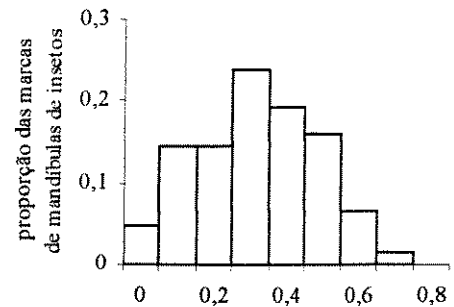
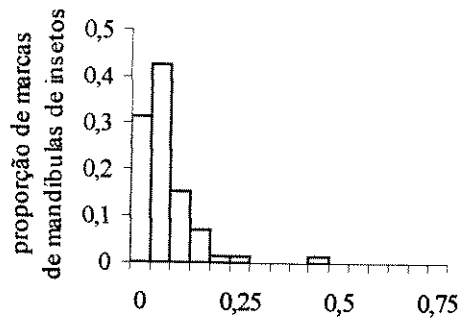
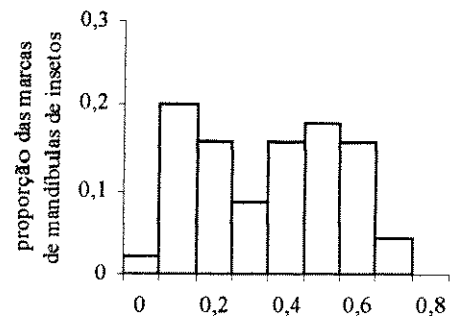
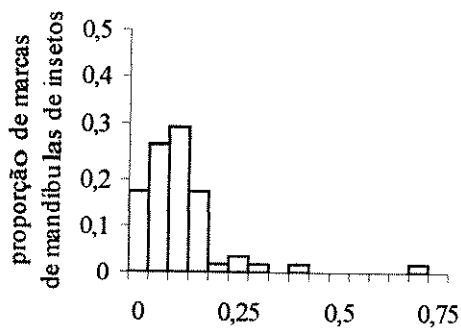


Figura 19. Proporção observada de modelos com diferentes tamanhos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento "Tamanho da Presa". Valores da legenda representam o logaritmo do primeiro número do intervalo de quantidade de mordidas o qual a categoria se refere. grande $n=71$; médio $n=60$; pequeno $n=55$.

Tamanho pequeno



Tamanho médio



Tamanho grande

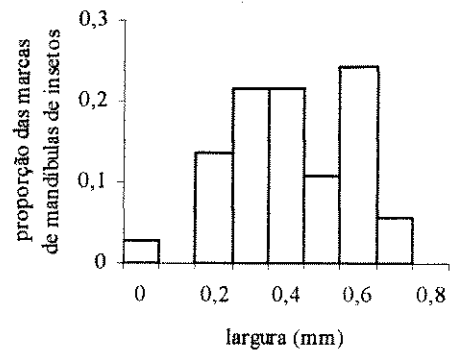
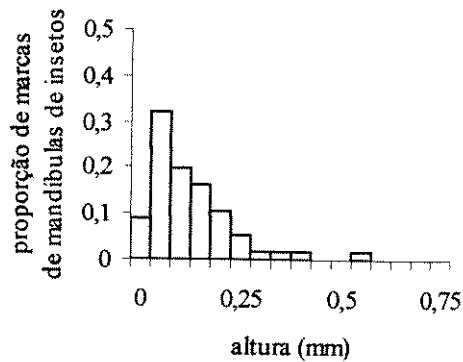


Figura 20. Proporção observada da altura e largura das marcas de mandíbulas de insetos em intervalos de classes de 0,05mm e 0,1mm, respectivamente, para os três tamanho de modelos. Altura: pequeno $n=73$; médio $n=58$; grande $n=56$. Largura: pequeno $n=63$; médio $n=45$; grande $n=37$.

Tabela 4 - Comparação das dimensões das marcas de mandíbulas de insetos predadores nos diferentes tamanhos de modelos.

A. As alturas foram comparadas através do teste Kruskal-Wallis.

Dimensão	Modelo	n	Média (mm)	EP	χ^2	gl	p
altura	Pequeno	73	0,109	0,0082	18,28	2	0,0001
	Médio	58	0,154	0,0145			
	Grande	56	0,173	0,0140			

B. As larguras foram comparadas através de ANOVA.

Dimensão	Modelo	n	Média (mm)	EP	F	gl	p
largura	Pequeno	63	0,44	0,021	3,91	2	0,0223
	Médio	45	0,48	0,029			
	Grande	37	0,54	0,028			

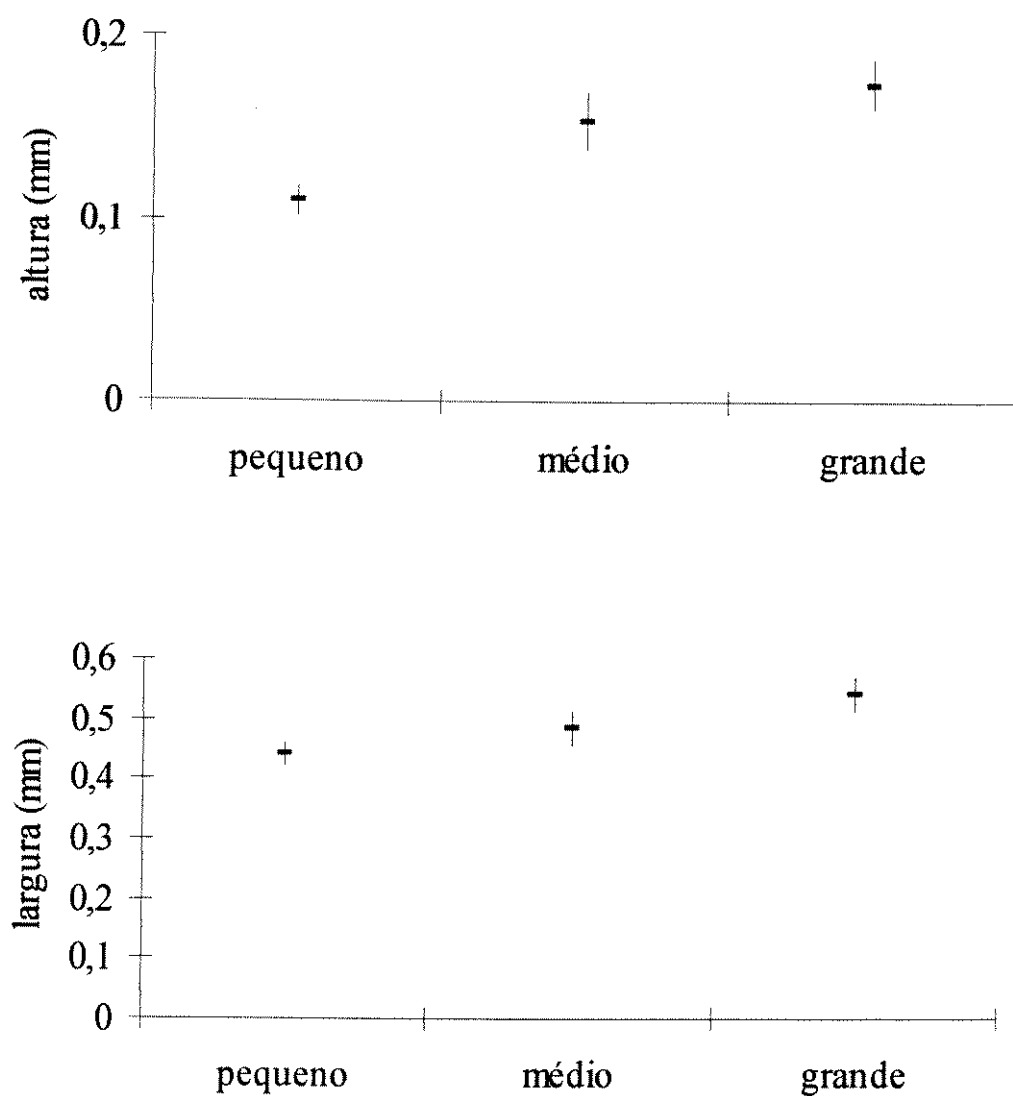


Figura 21. Tamanho médio da altura e largura das marcas observadas nos modelos de diferentes tamanhos. Barra horizontal corresponde a média dos valores, e a linha vertical ao intervalo de ± 1 erro padrão. Altura: pequeno $n=73$; médio $n=58$; grande $n=56$. Largura: pequeno $n=63$; médio $n=45$; grande $n=37$.

DISCUSSÃO

Para manter a estabilidade populacional (sem extinção) é necessário que a prole cresça e sobreviva para produzir, em média, um casal. Portanto, as larvas de ínstaes iniciais apresentarão maior mortalidade que aquelas de ínstaes finais (Dempster 1984). Assim, em termos de biomassa podemos até esperar uma maior demanda para presas maiores, por estas fornecerem diretamente ao predador uma maior massa de alimento. Porém em termos populacionais da presa larvas menores deverão apresentar maior mortalidade em relação às maiores. Meus resultados mostram que larvas menores, com 15 mm de comprimento, são marcadamente mais atacadas que larvas maiores.

Geralmente os estádios larvais iniciais de lepidópteros (lagartas menores) apresentam maior mortalidade (Dempster 1984), mas nem sempre os autores consideram predação como o principal fator. Dempster (1967) sugere que a grande mortalidade observada nos estádios iniciais de lagartas de *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) se deve a predação por artrópodos e fatores desconhecidos. Harcourt (1966) considera a chuva como a maior causa de mortalidade de larvas de estádios iniciais de *P. rapae* no Canadá, devido a correlação positiva observada entre mortalidade e pluviosidade. Porém, o autor não realizou experimentos para excluir predadores artrópodos (Dempster 1984). Meus resultados sugerem um importante papel para vespas predadoras na sobrevivência de pequenas larvas em um ambiente natural.

Estudos sobre larvas de Lepidoptera em ambientes temperados mostram uma relação generalizada entre tamanho do predador e da presa, pois os artrópodos predam mais os ínstaes iniciais, enquanto aves são mais importantes nos estádios finais (Dempster 1967; Weseloh 1988; Bernays e Montllor 1989). Meus resultados indicam que vespas representam uma pressão de predação importante em larvas tropicais de várias dimensões.

Porém, considerando apenas as vespas, observamos que o tamanho destes predadores também varia proporcionalmente ao das presas.

As maiores taxas de ataque em presas menores sugerem que exista número relativamente grande de predadores especializados nessas, ou que predadores que consomem presas maiores também predem esta categoria de presas. Uma maior abundância de predadores menores pode ser esperada uma vez que presas menores são mais abundantes. Esta interpretação depende da premissa que os predadores de presas pequenas também são menores (situação essa encontrada em meus resultados) de tal forma que o número de predadores mantido é aproximadamente proporcional à abundância de larvas (ou podem ser até mais abundantes ou eficientes devido ao reduzido tempo de busca para presas abundantes).

O fato de modelos pequenos raramente terem recebido um grande número de mordidas sugere que os hábitos de manipulação podem variar com os tamanhos da presa. Ainda, existe um fenômeno trivial: a limitação física de que não caibam muitas mordidas em um modelo pequeno. Como este estudo trata de diversas espécies de predadores insetos visualmente orientados, com suas respectivas habilidades no momento do ataque, a hipótese de limitação física é, talvez, a mais plausível, porém são necessários estudos sobre os hábitos dos predadores para esclarecer este ponto.

Assim, meus resultados apontam para uma correlação entre o tamanho de larvas de Lepidoptera e de seus predadores invertebrados. Pequenos predadores estariam exercendo um papel diferencial no controle de fitófagos no local de estudo, pois a pressão exercida por predadores sobre diferentes tamanhos de lagartas é desigual, sendo as presas menores mais atacadas.

COMPORTAMENTO DA PRESA

INTRODUÇÃO

Diversos comportamentos de forrageamento em lagartas de lepidópteros parecem representar defesas contra predação (Heinrich 1979, 1993; Montllor e Bernays 1993). A preferência por descansar na face inferior da folha seria uma forma de larvas se esconderem de predadores e outros inimigos naturais (Heinrich 1979; Greenberg e Gradwohl 1980). Porém, algumas espécies de pássaros apresentam uma certa preferência em forragear embaixo de folhas (Greenberg e Gradwohl 1980; Whelan 1989a).

Outra tática anti-predação seria a de se manter longe de folhas com marcas de herbivoria, que poderiam ser usadas por predadores visualmente orientados para localizar presas (Heinrich 1979). Predadores freqüentemente usam pistas deixadas pelas presas para sua localização. A fidelidade destes sinais à presença de presas está diretamente relacionada com a sua eficácia quando usados por predadores (Vet e Dicke 1992). Predadores de insetos herbívoros parecem utilizar tanto pistas químicas (fezes de lagartas, voláteis liberados pelas plantas danificadas) como visuais (danos causados por herbivoria) na detecção de suas presas (Montllor e Bernays 1993; Heinrich 1993; Stamp e Wilkens 1993), porém, suas importâncias relativas variam de acordo com o grupo taxonômico. Relações tritróficas (Price et al. 1980) têm sido estudadas principalmente do ponto de vista das interações químicas entre plantas e inimigos naturais de fitófagos, em particular parasitóides (Vet e Dicke 1992). A literatura recente apresenta vários casos onde infoquímicos liberados por plantas informam predadores da presença de herbívoros (ver revisão em Vet e Dicke 1992). A utilização de danos foliares como pista visual na detecção

de suas presas é menos documentada, porém o comportamento é conhecido tanto para aves (Heinrich e Collins 1983) como para vespas (Cornelius 1993).

Lagartas palatáveis tendem a descansar longe de folhas com marcas de herbivoria e de se alimentar de forma a não deixar danos muito visíveis em folhas, podendo até cortar o pecíolo após consumir a lâmina foliar (Heinrich 1979). Heinrich (1979) interpretou este comportamento como uma tática anti-predação, pois os predadores não achariam pistas visuais que pudessem ser associadas à presença das lagartas. Lederhouse (1990) também interpretou a alimentação das larvas de instares iniciais de *Papilio glaucus* (Lepidoptera: Papilionidae) nas margens das folhas como um comportamento anti-predação de redução de pistas visuais para predadores.

Buscando compreender o papel de comportamentos anti-predação, montei experimentos usando larvas artificiais para examinar a influência da posição da larva (superfície foliar superior e inferior) e da presença de danos foliares sobre ataques por predadores visualmente orientados numa comunidade natural. Como principais objetivos pretendi responder às seguintes perguntas: (i) As taxas de ataque por predadores diferem de acordo com a face foliar? Será que presas localizadas na face superior da folha (sendo mais visíveis) são mais predadas que presas localizadas na face inferior da folha? (ii) Há variações nas taxas de ataque em função da presença ou não de danos foliares? Caso existam variações, danos de herbivoria seriam pistas visuais para predadores visualmente orientados?

MATERIAL E MÉTODOS

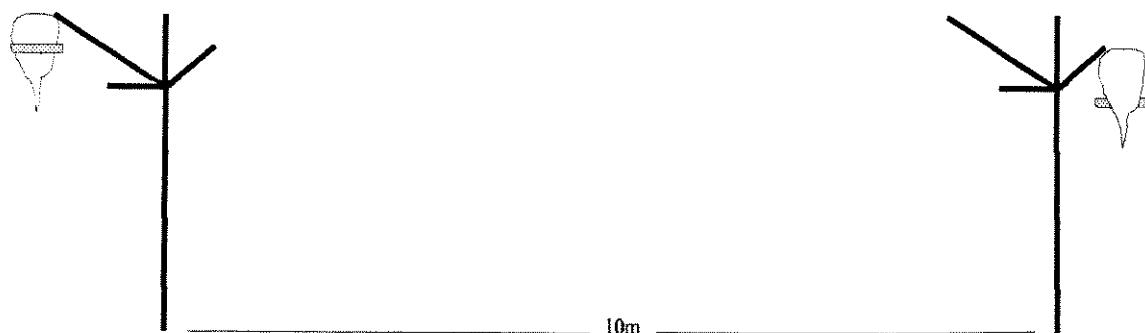
Localização da presa na folha

Neste experimento avaliei diferenças na taxa de ataque em larvas artificiais localizadas em diferentes faces de folhas. Trabalhei com 2 grupos de modelos: aqueles colados em cima das folhas e aqueles colados embaixo de folhas (Figura 22A). Os modelos de larvas apresentavam a cor verde padrão. Comparei as taxas de ataque nestes grupos após 5 dias.

Danos foliares

Neste experimento comparei as frequências de ataques em modelos colocados em folhas com recortes que simulavam danos causados por lagartas com modelos em dois tipos de folha-controle sem pista visual. O experimento contou com três tipos de substratos: folhas inteiras, folhas inteiras porém raspadas na face inferior, e folhas recortadas visando imitar os danos produzidos por um fitófago (figura 22B). Para produzir o segundo tipo de substrato eu raspei a lâmina de uma tesoura na face inferior das folhas. Este tratamento visava controlar a liberação de infoquímicos que poderiam também estar envolvidos na atração de predadores às folhas recortadas, que simulam danos por herbívoros. No terceiro tipo eu recortei cerca de um terço da lateral da folha em forma de "V" com tesoura (figura 23).

A.



modelo em cima da folha

modelo embaixo da folha

B.

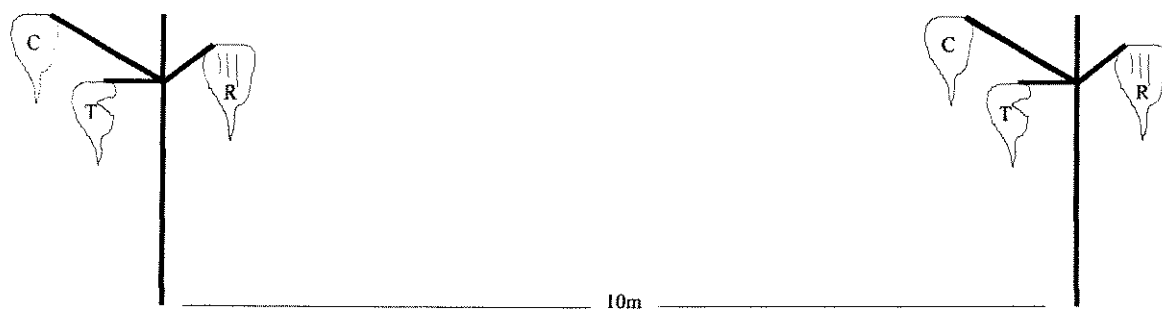


Figura 22. A. Representação esquemática da montagem do experimento sobre “Localização da presa na folha”. B. Representação esquemática do experimento sobre os efeitos de danos foliares na localização de larvas por predadores. Coloquei 3 modelos em cada planta (espaçadas por 10m) em diferentes substratos: C - folhas inteiras (sem pistas visuais ou químicas); R - folhas raspadas na parte inferior (pistas químicas); e T - folhas recortadas grosseiramente, simulando danos causados por fitófagos (pistas visuais e químicas).

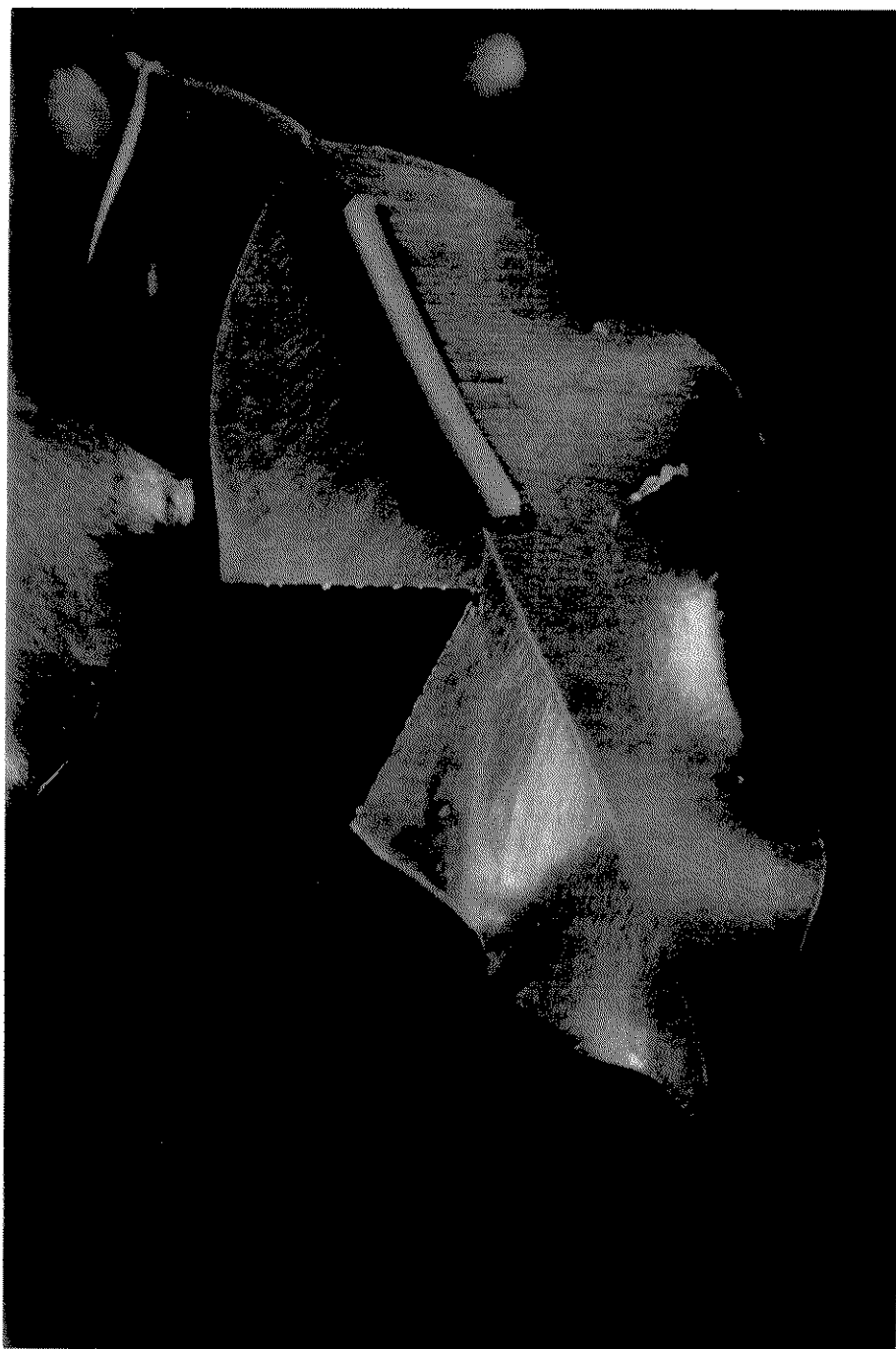


Figura 23. Folha recortada visando imitar danos produzidos por um fitófago.

As folhas recortadas simulavam danos de herbivoria que podem ser usados como pista visual no encontro de presas por predadores de fitófagos. Porém, a planta ao ser danificada potencialmente liberará compostos voláteis que poderiam atrair outros predadores (Vet e Dicke 1992). Para controlar esta possibilidade, também montei um controle consistindo de folhas raspadas na face inferior, por apresentarem eventuais pistas químicas de danos de herbivoria sem as visuais. As diferenças nas taxas de ataque em folhas inteiras e folhas raspadas indicariam a importância de voláteis na atração de predadores às larvas artificiais. A diferença entre folhas raspadas e folhas recortadas, por sua vez, indicaria a importância geral de pistas visuais na detecção destas presas, removido o efeito de atração química.

Nos experimentos, coloquei um grupo amostral (3 modelos verde padrão, um em cada tipo de substrato) em uma planta a cada 10m (figura 22). As plantas foram escolhidas apenas em função da disponibilidade de um número adequado de folhas na faixa de altura. Exclui também plantas com folhas compostas com folíolos pequenos. Fora estes critérios, não houve relações de plantas por espécie. No local de estudo as folhas apresentam, em sua grande maioria, forma elíptica, inteira e as dimensões médias das folhas são de 12 cm de comprimento e 5 cm de largura, podendo chegar a 21 cm e 15 cm ($n=172$). Em abril eu montei 180 grupos amostrais, em julho 450 e em dezembro 360. Todas as amostragens nas diferentes épocas foram realizadas nos mesmos transectos sem, entretanto, usar necessariamente as mesmas plantas.

Os dados foram analisados através de teste- G , como descrito no capítulo "Considerações Gerais". De acordo com a idéia de que predadores usam danos foliares como pistas para encontrar presas, o esperado é que modelos em folhas recortadas sejam igualmente ou mais predados (no caso de uso de recortes como pistas) que os controles.

Desta forma, uma maior taxa de ataque em folhas inteiras seria inesperado. Portanto, nestes experimentos, o uso de testes unicaudais é apropriado.

É importante salientar que não pretendo avaliar a importância generalizada de pistas químicas na orientação de inimigos naturais na busca de suas vítimas, ou sequer reduzir a importância de infoquímicos na comunidade estudada. Este estudo se refere a um grupo de predadores visualmente orientados, provavelmente generalistas no que diz respeito a espécies de presas (palatáveis e de pele lisa) e de plantas hospedeiras, que parecem funcionar essencialmente sem orientação por substâncias voláteis liberadas por danos foliares. Por outro lado, substâncias específicas de larvas podem ser usadas de uma forma generalizada. Embora o uso de odores por predadores invertebrados não seja conhecido, vespas são capazes de retornar aos locais onde anteriormente caçaram larvas através do odor de hemolinfa deixado nas folhas (Takagi et al. 1980).

RESULTADOS

Localização da presa na folha

A proporção de modelos atacados na face inferior de folhas foi superior à encontrada para modelos em cima (44,9% vs. 36,5%; Figura 24), porém não significativamente ($G_{adj}=2,38$; $gl=1$; $p=0,12$). Também, o número de mordidas em modelos nos dois tipos de substrato foi semelhante ($F_{(1, 133)}=1,28$; $p=0,26$; Figura 25), sendo a média de 2,4 para modelos embaixo de folhas e de 2,15 para modelos em cima.

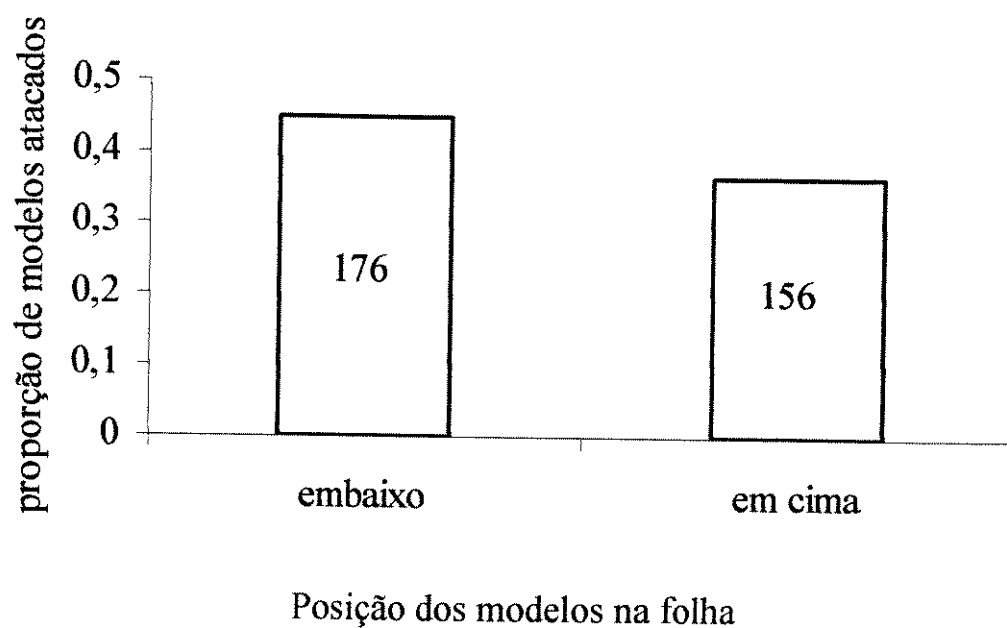
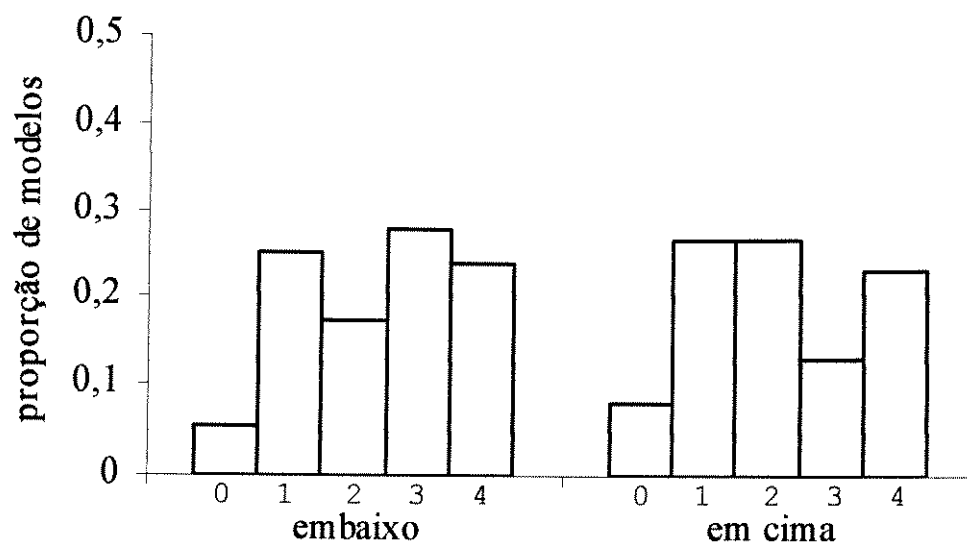


Figura 24. Proporção de modelos atacados no experimento “Localização da presa na folha”. Números dentro das barras correspondem aos totais de modelos analisados em cada categoria.



Posição dos modelos na folha

Figura 25. Proporção observada de modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento “Localização da presa na folha”. Valores da legenda representam o logaritmo do primeiro número do intervalo de quantidade de mordidas o qual a categoria se refere. modelos colados embaixo de folhas $n=75$; modelos colados em cima de folhas $n=59$.

Danos foliares

Os resultados demonstram que as taxas de ataque nos diferentes substratos são diferentes ($G_{adj}=7,37$; $gl=2$; $p_{unicaudal}=0,013$), sendo maior em folhas recortadas (41,91%) e seguidas de folhas sem manipulação (36,28%), e a menor em folhas raspadas (36,03%) (Figura 26). Larvas em folhas raspadas e em folhas inteiras foram igualmente atacadas ($G_H=0,01$; $gl=1$; $p_{unicaudal}=0,42$). Assim, as diferenças encontradas na comparação global se devem a alta taxa de ataque sofrida por larvas em folhas cortadas em relação às larvas em folhas inteiras ($G_H=5,77$; $gl=1$; $p_{unicaudal}=0,008$). A intensidade do ataque por insetos foi a mesma nos três tipos de substratos ($F_{(2, 436)}=0,38$; $p=0,68$), sendo a média de 1,99 para folhas inteiras, 1,99 para folhas raspadas, e 1,92 para folhas cortadas. A maioria dos ataques é caracterizada por apresentar entre 2 e 16 mordidas (categorias 1, 2, 3) (Figura 27).

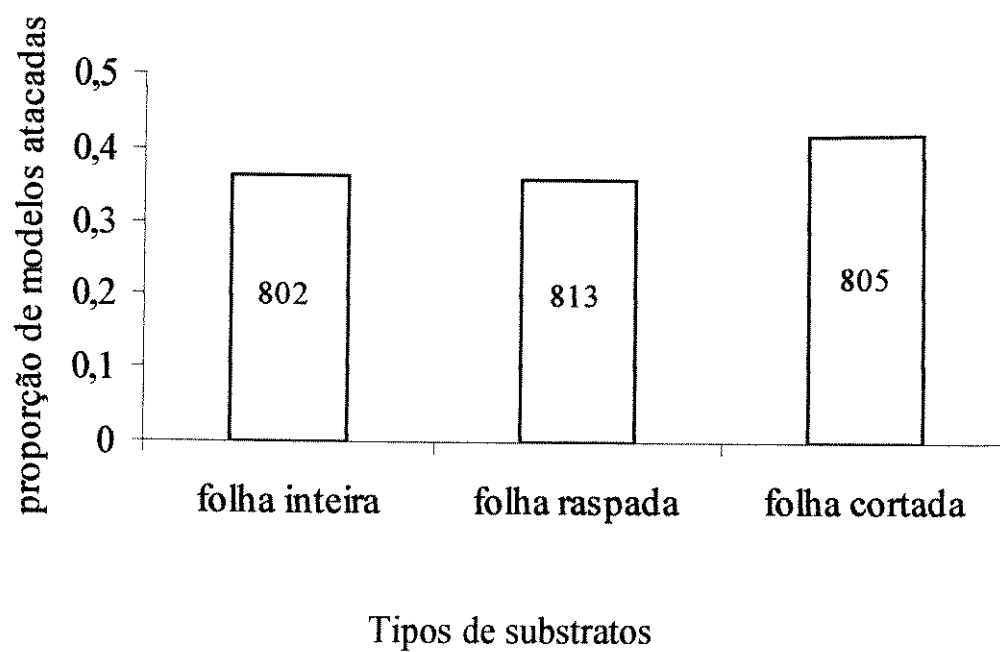


Figura 26. Proporção de modelos atacados nos diferentes substratos do experimento "Danos Foliares". Números dentro das barras correspondem aos totais analisados.

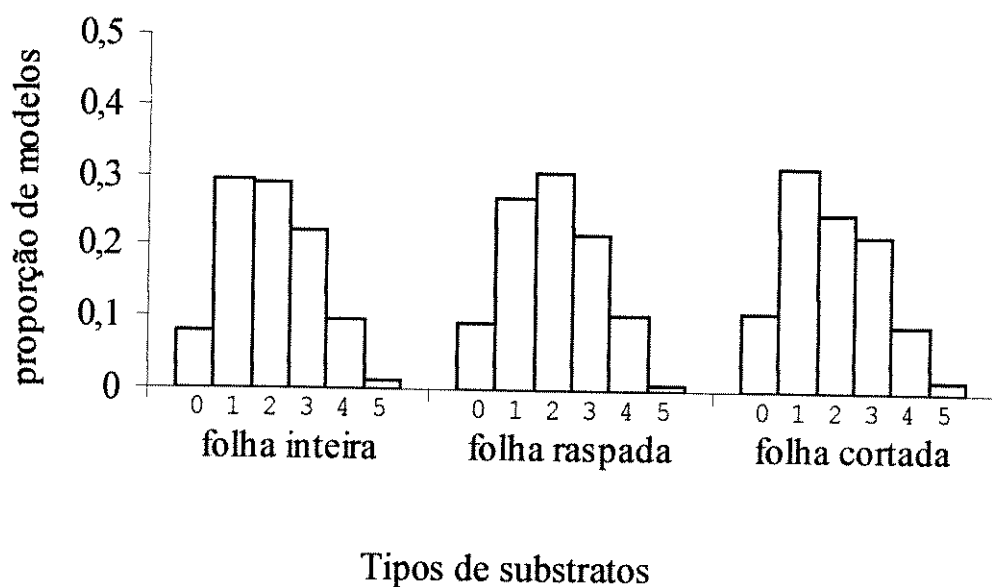


Figura 27. Proporção observada de modelos nas categorias de intensidade de marcas de insetos predadores no experimento "Danos Foliares". Valores da legenda representam o logaritmo do primeiro número do intervalo de quantidade de mordidas o qual a categoria se refere. Folha inteira n=284; folha raspada n=275; folha cortada n=333.

DISCUSSÃO

Localização da presa na folha

Heinrich (1979) especulou que muitas lagartas palatáveis podem se localizar na face inferior das folhas devido à reduzida chance de serem predadas. Porém, meus resultados sugerem que a localização da presa na folha não altera a probabilidade desta ser predada. Talvez na face inferior da folha seja mais difícil o predador perceber que o modelo não é uma presa verdadeira (devido a sombra, por exemplo). Porém, até o momento considero esta hipótese pouco provável, pois ao que tudo indica este tipo de modelo artificial é bem aceito visualmente por vespas (Andrade 1997).

Greenberg e Gradwohl (1980) observaram que diversas aves tropicais no Panamá forrageam preferencialmente na face inferior das folhas, mas a maioria não o faz. Porém, a maior parte de ataques de predadores registrados em meu estudo foi efetuada por insetos, principalmente vespas, sugerindo que esconder-se sobre a folha não seria vantagem na presença destes predadores. Durante a realização dos experimentos eu observei várias vespas forrageando embaixo de folhas. Outros insetos predadores de lagartas, como grilos, podem igualmente ficar escondidos em locais protegidos, o que favoreceria o encontro de presas na face inferior de folhas. A frequência de ataques por aves em cima e embaixo das folhas também foram semelhantes, e não existe evidência que a pressão de predação exercida por aves favoreceria o uso da face inferior da folha.

O grande número de espécies de lepidópteros cujas lagartas ficam na face inferior da folha talvez adote este comportamento por razões outras que predação. A lagarta palatável de *Laurentia clavaria pallidata* (Lepidoptera: Geometridae) aparentemente mantém-se em cima das folhas, movendo-se para a superfície inferior apenas quando há uma alta incidência de luz (Evans 1986). Assim, podem haver outras hipóteses para

lagartas se manterem na superfície inferior de folhas: nesta face uma larva pode "pular" da planta com maior facilidade, aumentando assim as opções de escape; a superfície inferior da folha talvez seja mais tenra, facilitando a alimentação; ainda, a face inferior da folha pode ser mais protegida de chuva.

Danos foliares

Meu estudo aborda pela primeira vez a questão da importância de danos foliares como pista na descoberta de presas em comunidades naturais de predadores. Danos foliares mostraram-se uma importante pista na detecção de presas por vespas predadoras e esta informação parece ser principalmente visual, não química. Presas em folhas com danos visíveis, quebrando o contorno da folha, foram mais atacadas que as demais em folhas inteiras, enquanto modelos em folhas intactas foram igualmente atacados a modelos em folhas raspadas.

Meu estudo demonstrou a importância generalizada de danos foliares como pista visual em uma comunidade de vespas predadoras tropicais. Vespas podem utilizar várias pistas para detectar suas presas. Raveret Richter e Jeanne (1985) demonstraram que o conjunto de pistas visuais, olfatórias e quimiotáteis são importantes em diferentes momentos no reconhecimento de presas para *Polybia sericea* (Hymenoptera: Vespidae). Vespas também são capazes de reencontrar o local em que uma larva foi morta anteriormente (Hirose e Takagi 1980; Takagi et al. 1980; Raveret Richter e Jeanne 1985). Cornelius (1993) mostrou que vespas utilizam sinais visuais, químicos, ou ambos dependendo da espécie de planta hospedeira, e sugere que a informação visual de dano foliar ao ser acrescentada da informação química informa ao predador se a herbivoria é recente ou não.

Os predadores visualmente orientados devem acessar o contorno das folhas e reconhecerem folhas com irregularidades (danos de herbivoria), uma evidência é que danos foliares são mais dificilmente reconhecidos por vespas em folhas lobadas (Cornelius 1993). Desta forma, o forrageamento de vespas em plantas hospedeiras com estes dois tipos de folhas deve ser diferenciado, de uma maneira geral. Porém, em meu estudo a grande maioria das folhas apresenta forma elíptica inteira.

A importância de dano foliar como pista visual pode ser inferida do hábito de lagartas impalatáveis forragearem de maneira aleatória, enquanto as palatáveis se distanciam de folhas com marcas de herbivoria (Heinrich, 1979), e/ou se alimentam de forma pouco conspícua a partir das bordas de folhas (Lederhouse, 1990). Porém, talvez o formato do dano foliar causado pelo fitófago possa ser importante no momento do reconhecimento pelo predador (Heinrich, 1979), e este aspecto não foi abordado em meu estudo.

Outro fator importante é a probabilidade de ataque em relação a espécie de planta em que a presa está. Aves insetívoras de florestas temperadas mostram preferências em forragear em determinadas espécies de plantas, aparentemente em função da abundância de presas e arquitetura da planta, que poderia interferir na procura por presas (Robinson e Holmes 1984). Ainda, as tendências em preferência por forragear em determinadas espécies de plantas pode se inverter ao se trocar as ofertas de biomassa de presas (Whelan 1989b). Greenberg (1985) afirma que aves reconhecem diferentes plantas através da estrutura da folhagem. Vespas também podem aprender a reconhecer as plantas hospedeiras de suas presas. Geitzenauer e Bernays (1996) demonstraram que *Polistes arizonensis* (Hymenoptera: Vespidae) prefere alimentar-se de larvas de *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) presentes em girassol (*Helianthus annuus* - Asteraceae) em

relação a *Physalis pubescens* (Solanaceae). Na Mata Atlântica, com sua flora muito diversa, provavelmente será mais difícil para um predador generalista aprender a forragear apenas em determinadas plantas, pois as chances de encontro com mais de um indivíduo desta espécie são bem menores.

Em ambientes tropicais predadores generalistas podem aumentar em importância devido à grande diversidade de espécies e diminuição na densidade média de cada espécie de presa. Assim, a tática comportamental de lagartas se manterem longe de danos foliares parece ser vantajosa em um ambiente tropical como uma estratégia anti-predatória contra a ação de predadores generalistas.

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

Predadores visualmente orientados usam várias características morfológicas e comportamentais no reconhecimento de suas presas. Presas que fogem deste "gestalt" do predador apresentam maior sobrevivência, e portanto, maior valor adaptativo. Este escape do padrão procurado é considerado proteção contra predadores visualmente orientados. A maioria dos estudos referentes a evolução de táticas anti-predação focaliza predadores vertebrados (Heinrich 1993). Meus estudos demonstraram que vespas podem representar uma importante pressão de predação para larvas de Lepidoptera, podendo exercer uma forte influência na manutenção de estratégias defensivas nessas presas.

Em meus estudos a cor da presa propriamente dita não parece ser importante na proteção contra predação por insetos, porém sua cripticidade com o ambiente sim. Coloração de advertência pode ser um importante instrumento no aprendizado de predadores (Berenbaum e Miliczki 1984), porém os predadores estudados aqui não parecem ter uma resposta generalizada em relação a cores e padrões chamativos. É possível que as larvas artificiais usadas no experimento não sejam uma boa representação de lepidópteros camuflados encontrados na natureza e, portanto, não se deve estranhar que são achadas por predadores. O que é admirável é que (i) predadores são enganados e que (ii) vespas sejam tão freqüentes como fonte de mortalidade.

Meus resultados indicam que o reconhecimento da região cefálica parece ser importante para o direcionamento do ataque do predador e em menor grau para o reconhecimento da presa. O ataque direcionado para esta região vital proporciona a morte mais rápida da presa, assim reduzindo reações desagradáveis para o predador. É muito

importante ressaltar que o reconhecimento da orientação da presa foi realizado por predadores invertebrados, que geralmente são considerados "mais limitados" em estratégias de ataque (Heinrich 1993).

O tamanho da presa parece estar diretamente relacionado ao tamanho médio de seu predador e vice-versa. Presas menores, apesar de serem menos conspícuas, tendem a ser mais atacadas. Entretanto, presas de todos os tamanhos testados estão sujeitas a altas taxas de ataque, sugerindo que larvas susceptíveis a predação por vespas podem ser consumidas rapidamente, abrindo a possibilidade de competição por recursos, uma possível partilha de recursos baseada em competição interespecífica.

O posicionamento de larvas embaixo de folhas não parece ser uma adaptação contra a predação, em particular por vespas. Nesta posição, por exemplo, as larvas possivelmente podem fugir pulando com maior facilidade da folha. As preferências pela face inferior da folha também podem ser influenciadas pela predação por pássaros (Greenberg e Gradwohl 1980), além de aspectos fisiológicos e mecânicos relacionados a dessecação, aquecimento, ou melhor apoio do substrato e facilidade na obtenção de alimento.

Lagartas situadas em folhas com marcas de herbivoria apresentam uma maior probabilidade de ataque do que aquelas em folhas vizinhas sem danos ou apenas raspadas para estimular a liberação de infoquímicos. Esta constatação fornece evidência a favor das hipóteses levantadas por Heinrich (1979) referentes ao encobrimento de danos por larvas para evitar sua descoberta por predadores. Porém, Heinrich (1979) considerou as aves como os principais predadores, enquanto meus resultados suportam a idéia que a pressão de vespas neste contexto também pode ser importante.

As baixas taxas de ataque por aves podem ser interpretadas de duas formas: (i) aves são pouco importantes como predadores de larvas do tipo avaliado nesta forma de floresta

tropical; ou (ii) estes predadores não são enganados por presas artificiais e os reconhecem como itens não comestíveis. Talvez pequenas larvas de lepidópteros, como as representadas pelos modelos, não sejam suficientemente grandes para serem itens procurados e representativos da dieta destes predadores. As presas artificiais talvez não enganem aves que forrageiam pousadas e vasculhem porções da vegetação, enquanto aves que procuram presas durante pousos rápidos devem ser mais facilmente enganadas. Andrade (1997) observou um Tiê-galo (*Tachyphonus cristatus* - Thraupidae) num bando misto de pássaros que investiu contra um modelo. Contudo, presas maiores, mais destacantes, ou modelos mais "perfeitos" (com cabeça, por exemplo) deveriam chamar mais a atenção dos predadores e provavelmente serem mais atacados, entretanto isto não aconteceu.

A predação por vespas geralmente é sub-estimada por estas deixarem poucas pistas (Morris 1972; Dempster 1984). Porém, quando medida adequadamente freqüentemente se revela extremamente importante para as populações de presas (Steward et al. 1988; Montllor e Bernays 1993). Gomes-Filho (1997) num estudo sobre predação de lagartas de um pequeno pierídio na mesma área, utilizou gaiolas de exclusão, e detectou níveis parecidos de predação por diferentes tipos de predadores (aves, insetos voadores, insetos terrestres). Estas informações apoiam a idéia que predadores invertebrados de lagartas, entre estes vespas, têm uma grande importância em ambientes tropicais.

Características gerais anti-predação de lagartas extraídas de observações de história natural são objeto de constante interesse (Heinrich 1979, 1993; Montllor e Bernays 1993; Stamp e Wilkens 1993). O presente estudo confirma algumas premissas e hipóteses e demonstra que a compreensão de muitas características defensivas de insetos não está completa ainda, principalmente devido ao pouco conhecimento sobre insetos predadores.

LITERATURA CITADA

-
- Alcock, J. 1993. Animal Behavior: an evolutionary approach. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, EUA
- Andrade, I. 1997. Avaliação experimental de variações espaciais e temporais no ataque de larvas de Lepidoptera. Tese de mestrado apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ecologia da Unicamp, Campinas, SP. 75 pp.
- Andrade, I, e W.W. Benson. 1996. Attacks on imitation caterpillars reveal predation patterns in a tropical forest. Supplement to Bulletin of the Ecological Society of America. Annual Combined Meeting. Providence, Rhode Island. p. 13.
- Begon, M., J.L. Harper e C.R. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Science, Oxford, Inglaterra.
- Berenbaum, M.R. 1995. Aposematism and mimicry in caterpillars. Journal of the Lepidopterists' Society 49:386-396.
- Berenbaum, M.R. e E. Miliczky. 1984. Mantids and milkweed bugs: Efficacy of aposematic coloration against invertebrate predators. American Midland Naturalist 111: 64-68
- Bernays, E.A. 1988. Host specificity in phytophagous insects: selection pressure from generalist predators. Entomological Experimentalis et Applicata 49: 131-140.
- Bernays, E.A. e C.B. Montllor. 1989. Aposematism of *Uresiphita reversalis* larvae (Pyralidae). Journal of the Lepidopterists' Society 43: 261-273
- Bowers, M.A. e J.H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? Ecology 63: 391-400.

- Bowers, M.D. 1993. Aposematic caterpillars: life-styles of the warningly colored and unpalatable. Páginas 331-371 in N.E Stamp e T.M. Casey, editores. Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging. Chapman & Hall, New York, New York, EUA.
- Bowers, M.D. e S.K. Collinge. 1992. Fate of iridoid glycosides in different life stages of the buckeye, *Junonia Coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae). Journal of Chemical Ecology **18**:817-831.
- Brodie III, E.D. 1993. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. Evolution **47**:227-235.
- Brower, L.P. e J.V.Z. Brower. 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: a study in ecological chemistry. Zoologica **49**: 137-158.
- Brower, L. P., J.Z. Brower e J.M. Corvino. 1967. Plant poisons in a terrestrial food chain. Proceedings of National Academic Science. **57**:893-898.
- Cornelius, M.L. 1993. Influence of caterpillar-feeding damage on the foraging behaviour of the paper wasp *Mischocyttarus flavitarsis* (Hymenoptera: Vespidae). Journal of Insect Behaviour **6**:771-781.
- Cott, H.B. 1940. Adaptive Coloration in Animals. Methuen, London, Inglaterra.
- Davies, N.B. 1977. Prey selection and social behaviour in wagtails (Aves: Motacillidae). Journal of Animal Ecology **46**:37-57.
- Del-Claro, K. e J. Vasconcellos-Neto. 1992. Os padrões de coloração animal: exemplos na Serra do Japi. Páginas.288-309 in L.P. Morellato, editora. História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp/Fapesp. Campinas, São Paulo, Brasil.

- Dempster, J.P. 1967. The control of *Pieris rapae* with DDT. I. The natural mortality of the young stages of *Pieris*. *Journal of Applied Ecology* **4**: 485-500
- Dempster, J.P. 1984. The natural enemies of butterflies. Páginas 97-104 in R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery, editores. *Biology of butterflies*. Academic Press, London, Inglaterra.
- Dixon, A.F.G. 1959. An experimental study of the searching behavior of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). *Journal of Animal Ecology* **28**: 259-81.
- Dyer, L. e T. Floyd. 1993. Determinants of predation on phytophagous insects: the importance of diet breadth. *Oecologia* **96**:575-582.
- Endler, J.A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* **11**: 319-364.
- Endler, J.A. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* **16**:25-31.
- Evans, D.L. 1986. Anti-predatory autoecology in the geometrid larvae of *Laurentia clavaria pallidata*. *Entomological Experimentalis et Applicata* **40**:209-214.
- Freitas, A.V.L. e P.S. Oliveira. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology* **65**:205-210.
- Gause, G.F. 1934. The destruction of one species by another. Páginas 114-128 in Gause, G.F. *The Struggle for Existence*. Hafner. New York, EUA.
- Geitzenauer, H.L. e E.A. Bernays. 1996. Plant effects on prey choice by a vespid wasp, *Polistes arizonensis*. *Ecological Entomology* **21**: 227-234.
- Gendron, R.P. 1986. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail. *Animal Behavior* **34**:898-912.

- Gianotti, E., F. Prezoto e V.L.L. Machado. 1995. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade de Entomologia do Brasil* **24**:455-463.
- Gilbert, L.E. 1983. Coevolution and Mimicry. Páginas 263-281 in Futuyma, D.J. e M. Slatkin, editores. *Coevolution*. Sinauer Associates Publishers. Sunderland, Massachusetts, EUA.
- Gomes-Filho, A. 1997. Predação no Fitófago Tropical *Eurema albula* (Cramer, 1775) (Lepidoptera: Pieridae): uma avaliação experimental. Tese de mestrado apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ecologia da Unicamp, Campinas, São Paulo, Brasil.
- Green, J. 1974. Territorial behaviour in some nigerian dragonflies. *Zoological Journal of the Linnean Society* **55**:225-233.
- Greenberg, R. 1985. A comparison of foliage discrimination learning in a specialist and a generalist species of migrand wood warbler (Aves: Parulidae). *Canadian Journal of Zoology* **63**: 773-776.
- Greenberg, R. e J. Gradwohl. 1980. Leaf surface specializations of birds and artropods in a Panamanian Forest. *Oecologia* **46**:115-124.
- Hairston, N.G., F.H. Smith e L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* **94**:421-425.
- Harcourt, D.G. 1966. Major factors in survival of the immature stages of *Pieris rapae*. *Can Entomology* **98**: 653-662.
- Heinrich, B. 1979. Foraging strategies of caterpillars: leaf damage and possible predator avoidance strategies. *Oecologia* **42**:325-337.

- Heinrich, B. 1984. Strategies of thermoregulation and foraging in two vespid wasps, *Dolichovespula maculata* and *Vespula vulgaris*. *Journal of Comparative Physiology* **154B**: 175-180.
- Heinrich, B. 1993. How avian predators constrain caterpillar foraging. pp. 224-247. *in* N.E Stamp, T.M. Casey (eds.). *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman & Hall, New York. 587p.
- Heinrich, B. e S.L. Collins. 1983. Caterpillar leaf damage, and the game of hide-and seek with birds. *Ecology* **64**:592-602.
- Hiroshi, Y. e M. Takagi. 1980. Attraction of two species of *Polistes* wasp to prey wounded by them. *Applied Entomology and Zoology* **15**: 108-110.
- Hölldobler, B. e E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA.
- Huffaker, C.B. 1957. Fundamentals of biological control of weeds. *Hilgardia* **27**:101-157.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, **54**: 187-211.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* **93**: 145-159.
- Jesus, R.M. 1988. A Reserva Florestal da CRVD. *Anais do 6º Congresso Florestal Estadual*, Nova Prata, RS **1**:60-112.
- Kettlewell, H.B.D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the *Lepidoptera*. *Heredity* **10**: 287-301.

- Krebs, J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. Páginas 23-63 in J.R. Krebs e N.B. Davies, editores. Behavioural Ecology: An Evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra.
- Krebs, J.R e N.B. Davies. 1993. An Introduction to Behavioral Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. 3 ed.
- Larsen, T.B. 1982. False head butterflies: the case of *Oxylides faunas* Drury (Lycaenidae). Journal of the Lepidopterists' Society **36**:238-239.
- LaSalle, J. e I.D. Gauld. 1993. Hymenoptera: their diversity and their impact on the diversity of other organisms. Páginas 1-26 in J. LaSalle e D. Gauld, editores. Hymenoptera and biodiversity. C.A.B. International, Wallingford, Oxon.
- Lawrence, E.S. 1985a. Evidence for search image in blackbirds (*Turdus merula* L.): short-term learning. Animal Behavior **33**:929-937.
- Lawrence, E.S. 1985b. Sit-and-wait predators and cryptic prey: a field study with wild birds. Journal of Animal Ecology **54**:965-975.
- Lawrence, E.S. 1986. Can great tits (*Parus major*) acquire search images? OIKOS **46**: 3-12.
- Lederhouse, R.C. 1990. Avoiding the hunt: primary defenses of lepidopteran caterpillars. Páginas 175-189 in D.L. Evans and J.O. Schmidt, editores. Insect defenses, adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. SUNY Press, Albany.
- McKay, H.V. 1991. Egg-laying requirements of woodland butterflies: brimstones (*Gonepteryx rhamni*) and alder buckthorn (*Frangula alnus*). Journal of Applied Ecology **28**:731-743.

- Montllor, C.B. e E.A. Bernays. 1993. Invertebrate predators and caterpillar foraging. Páginas 170-202 in N.E Stamp, T.M. Casey, editores. Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging. Chapman & Hall, New York, New York, EUA.
- Morris, R.F. 1963. The effect of predator age and prey defense of the functional response of *Podisus maculiventris* Say to the density of *Hyphantria cunea* Drury. Canadian Entomologist. **95**: 1009-1020.
- Morris, R.F. 1972. Predation by wasps, birds and mammals on *Hyphantria cunea*. The Canadian Entomologist **104**: 1581-1591.
- Munsell Color Chart. 1977. Munsell Color, Macbeth Division of Kollmorgen Instruments Corporation. New York, New York, EUA.
- Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPherson, J.N. Thompson e A.E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 41-65.
- Rabb, R.L. e F.R. Lawson. 1957. Some factors influencing the predation of *Polistes wasps* on the tobacco hornworm. Journal of Economic Entomology **50**: 778-784.
- Ravaret Richter, M.A. and R. L. Jeanne. 1985. Predatory behavior of *Polybia sericea* (Oliver), a tropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae). Behavioural Ecology and Sociobiology **16**: 165-170.
- Rettenmeyer, C.W. 1970. Insect mimicry. Annual Review of Entomology **15**: 53-74.
- Robbins, R.K. 1980. The lycaenid "false head" hypothesis: historical review and quantitative analysis. Journal of the Lepidopterists' Society **34**: 194-208.
- Robbins, R.K. 1981. The "false head" hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. The American Naturalist **118**: 770-775.

- Robinson, S.K. e R.T. Holmes. 1984. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *The Auk* **101**: 672-684.
- Rothschild, M. 1972. Colour and poisons in insect protection. *New Scientist* **11**: 170-172.
- Schoener, T.W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* **49**:704-726.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 369-404.
- Simberloff, D. e W. Boecklen. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* **35**: 1206-1228.
- Sokal, R.R. e F.J. Rohlf. 1997. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, New York, New York, EUA.
- Stamp, N.E. e R.T. Wilkens. 1993. On the cryptic side of life: being unapparent to enemies and consequences for foraging and growth of caterpillars. Páginas 283-330 in N.E Stamp e T.M. Casey, editores. *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman & Hall, New York, New York, EUA.
- Steward, V.B., K.G. Smith e F.M. Stephen. 1988. Predation by wasps on lepidopteran larvae in an Ozark forest canopy. *Ecological Entomology* **13**: 81-86.
- Strong, D.R., J.H. Lawton e R. Southwood. 1984. *Insects on Plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra.
- Takagi, M., Y. Hirose e M. Yamasaki. 1980. Prey-location learning in *Polistes jadwidae* Dalla Torre (Hymenoptera: Vespidae), field experiments on orientation. *Kontyu* **48**: 53-58.
- Tautz, J. e H. Marki. 1978. Caterpillars detect flying wasps by hairs sensitive to airborne vibration. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **4**: 101-110.

- Turner, J.R.G. 1984. Mimicry: the palatability spectrum and its consequences. Páginas 141-161 in R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery, editores. *Biology of butterflies*. Academic Press, London, Inglaterra.
- Van Den Bosch, R., P.S. Messenger e A.P. Gutiérrez. 1982. *An Introduction to Biological Control*. Plenum. New York, EUA.
- Vet, L.E.M. e M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* **37**:141-72.
- Vet, L.E.M. e A.W. Groenewold. 1990. Semiochemicals and learning in parasitoids. *Journal of Chemical Ecology* **16**: 3119-3135.
- Weseloh, R.M. 1988. Effects of microhabitat, time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia* **77**: 250-254.
- Whelan, R.M. 1989a. An experimental test of prey distribution learning in two paruline warblers. *The Condor* **91**: 113-119.
- Whelan, C.J. 1989b. Avian foliage structure preferences for foraging and the effect of prey biomass. *Animal Behaviour* **38**: 839-846.
- Wilkinson, L. 1990. *SYSTAT: The system for statistics*. SYSTAT, Evanston, Illinois, EUA.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, EUA.