



Predação no fitófago tropical Eurema albula (Cramer, 1775) (Lepidoptera: Pieridae): uma avaliação experimental.

Arlindo Gomes Filho

Orientador: Woodruff Whitman Benson

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Arlindo Gomes Filho

Assinada pela Comissária Julgadora Woodruff Whitman Benson

05/09/97

Dissertação 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.

Setembro de 1997

G586p

32184/BC

97 2147 2-

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Gomes Filho, Arlindo

G586p Predação no fitófago tropical Eurema albula Cramer
(Lepidoptera: Pieridae): uma avaliação experimental / Arlindo
Gomes Filho. --- Campinas, SP: [s.n.], 1997.
80f: illus.

Orientador: Woodruff Whitman Benson

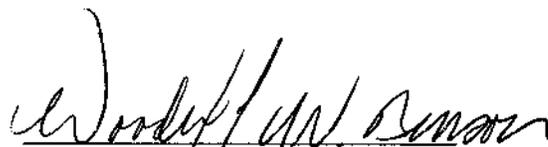
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

I. Predação (Biologia).^x 2. Ecologia.^x 3. Relação inseto-planta.^x
I. Benson, Woodruff Whitman.^x II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia: III. Título.

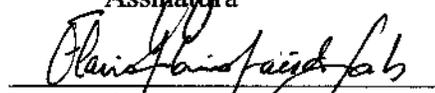
BANCA EXAMINADORA

TITULARES

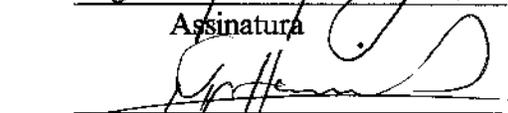
Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Flávio A. Mães dos Santos


Assinatura

Prof. Dr. Mohamed E. E. D. M. ~~Abib~~


Assinatura

SUPLENTE

Prof. Dr. João Semir

Assinatura

APROVADA

Campinas, 05 de setembro de 1997.

Dedico este trabalho aos meus pais,
Arlindo e Maria Ritta, e às minhas
irmãs, Irene, Ivone e Ione.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Wodruff Whitman Benson, meu orientador, pela sugestão do projeto e pelo contínuo apoio e confiança durante todas as etapas do desenvolvimento do trabalho.

Agradeço ao Prof. Dr. Keith Brown Jr. pela ajuda na coleta de fêmeas de Eurema albula para obtenção de imaturos no insetário da Reserva Florestal de Linhares, pela leitura cuidadosa de versões preliminares do trabalho e pelas críticas emitidas durante a fase de pré-banca.

Aos professores Dr. João Semir e Dr. Flávio Mães dos Santos sou grato pelas críticas e sugestões durante a fase de pré-banca e por integrarem a banca examinadora.

Agradeço ao Prof. Dr. Mohamed E. E. D. M. Abib por compor a banca examinadora.

Agradeço aos professores Dr. Edilberto Giannotti (UNESP/Rio Claro) pela identificação das vespas e Dr. Arno Lise (PUC/Porto Alegre) pela identificação das aranhas.

Agradeço a CAPES pela concessão de uma bolsa de mestrado (1994-1996) e a FAEP (Unicamp) por conceder um mês de bolsa adicional para conclusão do trabalho.

Agradeço a todos os funcionários da RFL pela colaboração e por tornarem agradável minha estadia na reserva.

Agradeço a administração da RFL pelo apoio logístico e permissão para trabalhar na área.

Agradeço a Sílvia (JF) e ao Aquiles pelo apoio e amizade quando da minha chegada em Campinas, e especialmente, a Sílvia Serrão por ter sido parte importante do meu primeiro ano em Campinas.

Agradeço ao Felipe (Juiz de Fora) pelo incentivo a distância e por me apresentar ao mundo das borboletas.

Sou grato aos colegas do curso de Pós-Graduação em Ecologia que direta e/ou indiretamente contribuíram para o meu crescimento intelectual e com os quais dividi momentos agradáveis.

Agradeço a Flávia e a Inara pela identificação das formigas.

Agradeço a Malva Hernandez pela amizade e carinho com que me recebeu na Unicamp.

Sou grato a Maria e a Gabriela pela companhia na fase final de coleta de dados no campo e pelo contínuo incentivo. Agradeço ao Fernando (Fefo) e ao André Victor (Bacú) pelos boas conversas e momentos divertidos.

Ao Santos D'Ângelo Neto (Beleza moço?!) agradeço a ajuda na identificação das aves insetívoras e por me mostrar uma forma “mais humana” de se fazer ciência.

Agradeço a Isabel Andrade (Bel) por sua amizade, pelo apoio, incentivo e ajuda durante diversos momentos desse trabalho, por suportar minhas eventuais oscilações de humor durante certas madrugadas de capturas de aves no campo e pelas saudáveis e prazerosas conversas sobre viver e fazer ciência.

Ao amigo Jorge Rodolfo Lima, agradeço a companhia e amizade durante minha temporada em Campinas, o contínuo apoio e incentivo e as prazerosas e infundáveis conversas sobre ciência, ética, religião, amizade, filosofia oriental e outras incertezas.

Agradeço aos meus pais pelo apoio ao longo de toda minha vida acadêmica.

Agradeço a Patrícia Borges Pita pelo imenso carinho e incentivo, por dividir comigo os bons e maus momentos e por ser parte tão importante na minha vida.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	iii
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	ix
RESUMO.....	xi
ABSTRACT	xii
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	12
Área de estudo.....	12
A borboleta <u>Eurema albula</u>	14
A planta hospedeira	16
Avaliação experimental da predação.....	17
Sobrevivência de larvas em plantas grandes <i>versus</i> plantas pequenas	17
Experimento de exclusão	18
Predação de pupas	26
Potenciais predadores	28
Formigas.....	28
Vespas.....	29
Aranhas	31
Aves	31
Análise Estatística.....	32

RESULTADOS.....	33
Sobrevivência de larvas em plantas grandes <i>versus</i> plantas pequenas	33
Experimento de exclusão	33
Predação de pupas	39
Potenciais predadores	41
Formigas.....	41
Vespas	41
Aranhas	45
Aves	50
DISCUSSÃO	52
Sobrevivência de larvas em plantas grandes <i>versus</i> plantas pequenas	52
Experimento de exclusão	55
Predação de pupas	61
Potenciais predadores	64
CONCLUSÕES	68
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa da Reserva Florestal de Linhares, mostrando sua localização no estado do Espírito Santo e sua posição relativa no Brasil.....13
- Figura 2. Adulto da borboleta E. albula coletado na Reserva Santa Genebra, Campinas, SP.....15
- Figura 3. Mapa esquemático da área de estudo mostrando a localização dos transectos e a disposição dos agrupamentos de plantas experimentais em três habitats, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....20
- Figura 4. Gaiolas de exclusão de malha grossa e malha fina, utilizadas no experimento realizado no período de 10 a 18/08/96, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....21
- Figura 5. Representação esquemática dos 6 tratamentos aplicados nas plantas de Senna pendula durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....23
- Figura 6. Distribuição de frequência das plantas de Senna pendula utilizadas no experimento de exclusão de predadores, agrupadas por classes de tamanho.....25
- Figura 7. Insetário construído na Reserva Florestal de Linhares para obtenção de imaturos de Eurema albula, durante a realização dos experimentos de predação.....27

Figura 8. Distribuição de frequência de 65 plantas de <u>S. pendula</u> inspecionadas para levantamento de predadores (formigas e aranhas), agrupadas por classes de tamanho.....	30
Figura 9. Curvas de sobrevivência de 30 larvas de <u>E. albula</u> deixadas a risco por 6 dias em plantas grandes e plantas pequenas na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	34
Figura 10. Taxas de mortalidade de larvas de <u>E. albula</u> em plantas de <u>Senna pendula</u> submetidas a 6 tratamentos para exclusão de diferentes categorias de predadores.....	37
Figura 11. Número de pupas predadas em 30, após serem deixadas a risco por 5 dias em três habitats na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	40
Figura 12. Porcentagem média de plantas de <u>Senna pendula</u> grandes e pequenas observadas com formigas na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	42
Figura 13. Variação na abundância de vespas atraídas por iscas nos três habitats amostrados durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	47
Figura 14. Porcentagem média de plantas de <u>Senna pendula</u> grandes e pequenas observadas com aranhas na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Esquema de montagem de um bloco num “Quadrado Latino Cruzado Incompleto”, conforme proposto em Petersen (1985).....	24
Tabela 2. ANOVA das taxas de mortalidade de 270 larvas de <u>E. albula</u> , em plantas de <u>Senna pendula</u> submetidas a 6 tratamentos para exclusão de predadores, durante 3 períodos consecutivos de 3 dias, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	35
Tabela 3. Resultado das comparações <i>a priori</i> entre todos os tratamentos utilizando-se o método LSD (Least Significant Difference).....	38
Tabela 4. Espécies de formigas observadas em três habitats, durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	43
Tabela 5. Espécies de vespas observadas em três habitats, durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	44
Tabela 6. Número total de vespas e a proporção das espécies mais abundantes em cada habitat, e na área de estudo como um todo.....	46
Tabela 7. Espécies de aranhas encontradas sobre plantas de <u>Senna pendula</u> na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	48

Tabela 8. Espécies de aves insetívoras observadas em vegetação de subbosque na Reserva Florestal de Linhares, ES.....	51
---	----

RESUMO

Inimigos naturais podem ser importantes na determinação da abundância de populações de insetos. Em lepidópteros, sabe-se que predadores de diferentes tipos agem em todos os estágios de seu ciclo de vida. Neste estudo a intensidade da predação natural por diferentes categorias de predadores sobre larvas e pupas da borboleta Eurema albula (Pieridae) foi avaliada experimentalmente e através de observações de história natural, na Reserva Florestal de Linhares, ES. A sobrevivência de larvas em indivíduos pequenos de sua planta hospedeira Senna pendula (Caesalpinaceae) foi significativamente maior do que em indivíduos grandes. No experimento principal gaiolas de exclusão com diferentes malhas e barreiras pegajosas de resina foram utilizadas para restringir de forma seletiva o acesso de diferentes grupos de predadores a plantas contendo larvas jovens de E. albula. Diferentes categorias de predadores generalistas predaram larvas de E. albula e taxas diárias de mortalidade da ordem de 3,3 a 11% foram detectadas para as diferentes categorias estudadas. Não houve variação espacial nas taxas de mortalidade. Trinta pupas foram distribuídas em três habitats (interior da mata, borda de mata e mussununga) para quantificação e comparação das taxas de predação. A intensidade da predação sobre pupas não diferiu entre os habitats, e a taxa média de mortalidade foi de 12% ao dia. Paralelamente aos experimentos, o número de espécies de diferentes grupos de predadores foi quantificado através de observação e coleta de indivíduos diretamente sobre as plantas (formigas e aranhas), uso de iscas atrativas e censos (formigas e vespas) e observação direta e uso de redes de neblina (aves insetívoras). Foram identificadas 11 espécies de formigas, 7 espécies de vespas, 12 espécies de aranhas e 21 espécies de aves potencialmente predadoras de E. albula na área.

ABSTRACT

Natural enemies may play an important role in determining the abundance of insect populations. Butterflies are attacked by different kinds of predators in all stages of their life cycle. In this study the intensity of attack by different groups of predators on larvae and pupae of the butterfly Eurema albula (Pieridae) was investigated both experimentally and by means of field observations in the Reserva Florestal de Linhares, ES. The survivorship of larvae feeding on large *versus* small plants of Senna pendula (Caesalpinaceae) was found to be higher for larvae feeding on small plants. The main experiment consisted of using exclusion cages with different meshes and sticky barriers to selectively restrict the access of different groups of predators to plants bearing E. albula larvae. Plants without cages and sticky barriers were used as controls, making it possible to calculate the reduction in death due to removing one or another source of predation. The exclusion cages and sticky barriers were removable and rotating treatments among sample units allowed control for individual differences among plants. Different groups of generalist predators preyed upon larvae of E. albula and daily mortality rates around 3,3 to 11% were attributed to each predator category (birds, wasps and ants). No spatial variability in mortality rates was detected. Thirty pupae of E. albula were distributed in each of three habitats (inside forest, forest edge and scrub vegetation) and the rates of attack compared. The intensity of predation on pupae did not differ among habitats, and the mean daily mortality rate was 12%. At the time of the experiments the number of species in each predator category was estimated through direct counts on plants (ants and spiders), censusing at baits (ants and wasps), and field observations and mist-net capturing (insectivorous birds). Potential predators of E. albula included 11 species of ants, 7 wasps, 12 spiders and 21 birds.

INTRODUÇÃO

As variações no tamanho das populações naturais e suas causas são temas centrais da Ecologia (Hutchinson, 1978; McIntosh, 1991; Royama, 1992). Tentativas de se entender quais são os processos e fatores que determinam a abundância, assim como aqueles responsáveis pela regulação das populações, têm gerado diferentes explicações, muitas vezes controversas (Begon *et al.*, 1996; Ricklefs, 1990).

Davidson e Andrewartha (1948a, b) e Andrewartha e Birch (1954), propuseram um papel central para fatores abióticos, principalmente climáticos, na determinação da abundância de populações de insetos, a partir de observações de flutuações populacionais do tisanóptero Thrips imaginis na Austrália. Por outro lado, Nicholson (1954a, b, 1958) e Lack (1954) defendiam que os processos dependentes da densidade das interações bióticas, em particular os inimigos naturais ou a competição intraespecífica por algum recurso crítico, exercem o principal papel na determinação dos tamanhos populacionais. Apesar de reconhecer a forte influência dos fatores abióticos na variação do tamanho populacional em algumas circunstâncias, Nicholson destacava que os processos dependentes da densidade são de crucial importância na determinação da abundância das espécies, operando como mecanismos reguladores ou estabilizadores.

No início da década de sessenta, Hairston *et al.* (1960), através do “argumento da Terra Verde”, propuseram um modelo em que o controle das populações naturais se daria tanto por competição por recursos quanto por predação, dependendo do nível trófico considerado. Segundo o modelo HSS, os predadores, como um nível trófico superior, seriam limitados por recursos através de competição intraespecífica pelas presas, em última instância,

os herbívoros. Sendo mantidos em baixas densidades pelos predadores, os herbívoros seriam incapazes de esgotar os recursos disponíveis, possibilitando a ampla distribuição e abundância das plantas verdes na superfície da terra. Estas, por sua vez, não sendo controladas pela herbivoria, seriam limitadas através de competição intra e interespecífica por recursos como espaço, nutrientes e luz.

Este tipo de modelo enfatiza um controle “de cima para baixo” (top-down), e o que determina se a população é limitada por recursos ou por predação é sua posição no nível trófico. Os organismos no topo da cadeia serão predadores e os demais serão alternadamente limitados, com efeito em cascata, por predação e por recursos. A dinâmica populacional dos insetos fitófagos, por exemplo, seria determinada primariamente por inimigos naturais (Lawton e Strong, 1981; Strong *et al.*, 1984; Bernays e Graham, 1988 - mas veja Courtney, 1988), tornando de grande relevância a avaliação da intensidade da predação e da importância de diferentes tipos de predadores atuando em ecossistemas naturais.

Um ponto de vista diferente, defendido por autores como White (1978), Schultz (1988) e Power (1992), postula um controle “de baixo para cima” (bottom-up), resultante de competição intraespecífica e limitação por recursos, esta última podendo ser agravada pela atuação de defesas induzidas nos vegetais. Uma vez que os processos “top-down” e “bottom-up” não são mutuamente exclusivos, a questão mais importante seria então avaliar sua importância relativa e descobrir os fatores bióticos e/ou abióticos que determinam a prevalência de um ou outro tipo de regulação no sistema em estudo (Hunter e Price, 1992; Matson e Hunter, 1992).

Questões relacionadas à regulação populacional, como a importância dos inimigos naturais, têm sido estudadas empregando-se tanto abordagens teóricas, com a formulação de

modelos matemáticos (p.ex., May, 1972; Hassell, 1978, 1985), quanto empíricas, através da construção de tabelas de vida (p.ex., Courtney e Duggan, 1983; Hayes, 1984) e análise dos fatores-chave, aqueles cuja mortalidade associada contribuem de forma mais significativa para as flutuações populacionais (Varley e Gradwell, 1960). Numa revisão de estudos populacionais em lepidópteros usando o método do fator chave, Dempster (1983) conclui que em 75% dos casos inimigos naturais não foram importantes na regulação populacional, sendo mais importantes a disponibilidade e qualidade dos recursos alimentares. Entretanto, os mesmos dados foram analisados por Strong *et al.* (1984), que concluíram que os inimigos naturais foram a causa mais freqüente na regulação populacional daqueles organismos. Recentemente, Cornell e Hawkins (1995) analisaram 530 tabelas de vida publicadas, representando 124 insetos herbívoros holometábolos, e verificaram que o ataque por predadores, parasitóides e patógenos é a causa de mortalidade mais citada (48%) para estágios imaturos desses insetos.

Bellows *et al.* (1992) discutiram o uso de tabelas de vida para avaliação do impacto dos inimigos naturais em estudos de campo. Apesar de constituir um método eficiente para monitoramentos a longo prazo, as tabelas de vida normalmente apenas inferem as fontes de mortalidade (Jones, 1987; Royama, 1996), sendo difícil associar o desaparecimento da presa com seus predadores, e portanto, determinar com segurança a importância efetiva dos diversos grupos de inimigos naturais.

A partir dos estudos de Paine (1966, 1974) e Connell (1970), mostrando experimentalmente os efeitos de predadores sobre as interações competitivas e diversidade de espécies em costões rochosos marinhos, experimentos de campo passaram a ser progressivamente mais empregados em estudos ecológicos em diversos ambientes (veja

revisões em Connell, 1983; Schoener, 1983; Sih *et al.*, 1985 e especialmente Hairston, 1989 e Tilman, 1989 para discussões sobre a evolução e importância da abordagem experimental em estudos de campo em ecologia).

Nos insetos herbívoros, eventos de predação são rápidos e de difícil observação, comumente resultando no desaparecimento completo da presa e dificultando a identificação do predador. A dificuldade em quantificar o impacto da predação sobre herbívoros a partir de observação direta levou ao desenvolvimento de diferentes métodos, como rastreamento de alimento (p.ex., testes serológicos) e métodos de exclusão (p.ex., exclusão mecânica) (Kiritani e Dempster, 1973; Luck *et al.*, 1988).

A importância dos métodos de exclusão no estudo da predação em sistemas naturais foi destacada por Price (1987). Tais estudos se caracterizam pela aplicação de algum tipo de barreira (p.ex., barreiras de resina e gaiolas de exclusão) que restringe de forma seletiva o acesso de predadores às presas ou suas plantas hospedeiras, possibilitando a quantificação do seu impacto nos insetos herbívoros.

Em ambientes terrestres, técnicas experimentais de exclusão de inimigos naturais têm sido crescentemente usadas, enfocando tanto grupos específicos, como aranhas (Askenmo *et al.*, 1977; Gunnarsson, 1983, 1996); gafanhotos (Joern, 1986); e lepidópteros (Ashby, 1974; Dempster, 1967; Solomon e Glen, 1979; Rausher, 1981; Campbell e Torgersen, 1982; Smiley, 1986; Jones, 1987; Kristensen, 1994; Harrison e Wilcox, 1995), quanto comunidades de herbívoros (Holmes *et al.*, 1979; Gradwohl e Greenberg, 1982; Atlegrim, 1989; Dial e Roughgarden, 1995; Floyd, 1996), e demonstrando que predadores podem exercer uma forte influência na abundância de artrópodos.

Dentre os diversos tipos de insetos fitófagos, lepidópteros se caracterizam como um grupo especialmente conveniente para estudos ecológicos pela relativa facilidade de localização, identificação e acompanhamento de estágios imaturos no campo, pelo ciclo de vida curto de muitas espécies, e pela possibilidade de marcação e acompanhamento de adultos com métodos relativamente fáceis e pouco dispendiosos. Assim, sua ecologia, em linhas gerais, é relativamente bem conhecida (Gilbert e Singer, 1975; Vane-Wright e Ackery, 1984).

Em adição à ação de doenças e parasitóides, especialmente importantes nas fases de ovo e larva, lepidópteros são predados em todos os estágios de seu ciclo de vida. A predação por vertebrados, principalmente aves, parece ocorrer predominantemente nas fases mais avançadas de desenvolvimento (larvas grandes, pupas e adultos), enquanto que a predação por invertebrados (p.ex., formigas, aranhas, vespas) pode ocorrer em todas as fases (Dempster, 1984).

A sobrevivência de imaturos pode estar relacionada a diferenças na qualidade da planta hospedeira, como valor nutricional, grau de defesas físicas e químicas, e vulnerabilidade dos fitófagos aos inimigos naturais (espaço livre de inimigos). Como espaço livre de inimigos entende-se “o modo de viver de uma determinada espécie que reduz ou elimina sua vulnerabilidade a uma ou mais espécies de inimigos naturais” (Jeffries e Lawton, 1984).

A escolha de plantas por fitófagos pode representar um compromisso entre diferentes pressões seletivas atuando simultaneamente. Larvas da borboleta Pieris rapae alimentando-se em plantas de repolho com baixo teor de nitrogênio levam mais tempo para completar seu desenvolvimento, resultando numa maior taxa de mortalidade devido à predação (Loader e Damman, 1991). Stamp e Bowers (1988, 1991) mostraram que larvas da mariposa Hemileuca lucina, embora normalmente se alimentem de folhas jovens e expostas ao sol de Spiraea

latifolia , quando expostas e atacadas por vespas Polistes movem-se para a região inferior da planta e passam a se alimentar de folhas maduras, onde ficam mais protegidas, porém crescem mais devagar. Esse efeito indireto resulta numa redução de 20% na sobrevivência das larvas dessa mariposa (Stamp e Bowers, 1991). Nesses dois casos a utilização da planta hospedeira é influenciada indiretamente pela ação de inimigos naturais.

A ação direta de predadores é também freqüentemente intensa sobre populações de lepidópteros. Em Pieris rapae, numa plantação de crucíferas na Inglaterra, aves responderam pela mortalidade de 22-23% dos ovos e larvas, enquanto a taxa de mortalidade atribuída aos artrópodos variou de 53-63% (Dempster, 1967). Num campo de cultivo da Dinamarca, a mortalidade de imaturos de Pieris brassicae devido à predação foi de 98%, sendo 28% predados por aves e 70% por artrópodos (Kristensen, 1994). Holmes et al. (1979), num experimento utilizando gaiolas de exclusão, demonstraram que pássaros podem reduzir marcadamente a densidade de larvas de lepidópteros em vegetação de sub-bosque de floresta temperada, sugerindo que aves podem atuar como agentes de limitação populacional destes fitófagos.

Nas florestas temperadas a maioria dos pássaros na estação reprodutiva se alimenta principalmente de artrópodos obtidos na vegetação (Holmes et al., 1979; Holmes e Schultz, 1988; Marquis e Whelan, 1994), sendo as presas mais importantes larvas de lepidópteros (Holmes et al., 1979; Holmes e Schultz, 1988). Em sistemas tropicais aves também são predadores importantes. Apenas uma espécie de ave, o formicarídeo Myrmotherula fulviventris, reduziu em aproximadamente 50% a fauna de artrópodos do folhiço seco do subbosque (“aerial litter”) numa floresta do Panamá (Gradwohl e Greenberg, 1982).

Dentre as diversas categorias de predadores artrópodos, formigas são talvez os organismos mais citados como importantes agentes de mortalidade. Campbell e Torgersen (1982) demonstraram experimentalmente o impacto de formigas sobre pupas da mariposa Choristoneura occidentalis no campo. Naquele estudo as espécies Formica haemorrhoidalis e Camponotus spp. removeram 94,2% das 400 pupas expostas em ramos de Pseudotsuga menziesii não protegidos por barreiras de resina, numa floresta do estado de Washington. Jones (1987) também documentou a importância das formigas como predadoras de imaturos da borboleta Pieris rapae na Austrália, demonstrando que duas espécies de formigas do gênero Iridomyrmex foram as principais responsáveis pela mortalidade larval. Naquele estudo as formigas se alimentaram principalmente de lagartas em fases mais adiantadas de desenvolvimento. Diversos estudos examinaram também o papel de nectários extraflorais em atrair formigas que, através de predação e efeitos indiretos, protegem plantas contra herbívoros (p.ex., Bentley, 1977; Koptur, 1984; Barton, 1986; Oliveira et al., 1987; Costa et al., 1992).

Entre outros artrópodos, Rab e Lawson (1957) mostraram que vespas Polistes foram importantes predadores de larvas de lepidópteros num campo de cultivo de fumo na América do Norte. Vespas Polistes foram também observadas predando larvas de Papilio xuthus no Japão (Watanabe, 1981). Steward et al. (1988), através da apresentação de larvas da mariposa Heliiothis virescens como “presas artificiais” em copas de carvalho (Quercus sp.) numa floresta norte-americana, determinaram que vespas do gênero Vespula foram os predadores mais importantes, respondendo pelo desaparecimento de 90% das 1450 larvas utilizadas.

Dempster (1967) mostrou que larvas de Pieris rapae em estádios iniciais de desenvolvimento são predadas intensamente pelo besouro carabídeo Harpalus rufipes e pelo

opilião Phalangium opilio na Inglaterra. Ashby (1974) estudou a predação sobre larvas de Pieris rapae na Nova Zelândia e descobriu que larvas de Diptera (Syrphus novae-zealandiae e Meslastomona fasciatum) e opiliões (Phalangium opilio) foram os predadores mais importantes. Hirose *et al.* (1980) observaram as aranhas Carrhotus xanthogramma e Misumenops tricuspidatus e larvas do besouro coccinelídeo Harmonia axirydis predando larvas pequenas da borboleta Papilio xuthus no Japão.

Estudos sobre o uso de predadores para controle biológico em sistemas agrícolas frequentemente enfatizam o papel de hemípteros como predadores (Awan, 1990). Isto talvez se deva à tolerância desses insetos a sistemas antrópicos e à facilidade de criá-los em laboratório. Também em agrossistemas, recentemente tem sido estudada a importância de aranhas como predadores generalistas capazes de manter em baixos níveis as populações de herbívoros (p.ex., Riechert e Bishop, 1990; Carter e Rypstra, 1995).

Interações populacionais sofrem ainda variações temporais e espaciais (Jones, 1987; Jones *et al.*, 1987; Floyd, 1996; Gunnarsson, 1996). A formiga Formica obscuripes, atraída por nectários extra-florais da cerejeira Prunus serotina, preda larvas da mariposa Malacosoma americanum apenas nas primeiras três semanas após a expansão de folhas novas (Tilman, 1978). Depois desse tempo, as lagartas são suficientemente grandes e produzem teias para escapar da maior parte da predação. Nesta planta, a produção de néctar parece estar ajustada para maximizar a chance de predação por formigas durante o período de susceptibilidade das lagartas (Tilman, 1978). Já o efeito das formigas atraídas aos nectários extraflorais sobre o sucesso reprodutivo de Cassia fasciculata variou bastante em intensidade entre três populações estudadas por Barton (1986) no nordeste da Flórida. Smiley (1986) atribuiu a formigas 75% da mortalidade de larvas de Heliconius ismenius em plantas de Passiflora vitifolia e

quadrangularis na Costa Rica. O efeito da predação por formigas foi localmente estável, sugerindo que a ocorrência ou não de formigas faz com que plantas difiram na sua adequabilidade como hospedeiras.

Jones *et al.* (1987) registraram variações na ação de vespas parasitóides Apanteles glomeratus e Cotesia rubeculata e formigas predadoras do gênero Iridomyrmex sobre Pieris rapae na Austrália. A sobrevivência de imaturos foi menor no verão como resultado do aumento na atividade das formigas predadoras. A sobrevivência também variou entre as dez áreas estudadas, sendo que taxas de mortalidade mais baixas ocorreram nas áreas com menor densidade de larvas. A avaliação da heterogeneidade espacial e temporal na ação de possíveis fatores reguladores (p.ex., predação) é de grande importância, já que essa heterogeneidade pode dificultar a detecção do efeito dependente da densidade e mascarar o caráter regulador da interação (Jones *et al.*, 1987).

Destaca-se, portanto, a necessidade de se determinar a importância relativa dos diferentes tipos ou categorias de inimigos naturais, buscando-se distinguir o efeito que cada uma dessas categorias exerce na dinâmica da população sob a ação desses organismos, além de se detectar as possíveis variações espaciais e temporais dessas interações. A avaliação da ação de diferentes grupos de predadores, além de ser parte da questão sobre o que determina a abundância de insetos fitófagos e seu impacto sobre as plantas nos trópicos, encerra ainda uma importância prática através da geração de informações úteis para o manejo de fitófagos em ecossistemas naturais e naqueles sob manejo.

Estudos quantitativos sobre predação de lepidópteros em regiões neotropicais são escassos (DeVries, 1987). Uma vez que existem poucos estudos comparativos sobre a importância de diferentes tipos de inimigos naturais sobre insetos fitófagos tropicais, meu

objetivo foi investigar experimentalmente e através de observações de história natural o impacto de diferentes categorias de predadores sobre um lepidóptero que ataca plantas de pequeno porte em margens de mata e clareiras. A identificação e determinação experimental do impacto relativo das diferentes categorias de predadores sobre um inseto fitófago tropical pode contribuir para o entendimento da real importância da predação na regulação populacional nesse grupo de organismos, assim como acrescentar informações sobre a importância relativa dos processos “top-down” e “bottom-up” na regulação populacional em comunidades terrestres.

Utilizando a borboleta Eurema albula (Cramer, 1775) (Lepidoptera: Pieridae) como um organismo modelo, procurei responder as seguintes perguntas:

1. Existe diferença na sobrevivência de larvas de E. albula utilizando plantas grandes *versus* plantas pequenas?
2. Existe um fator de mortalidade associado a predadores voadores de diferentes faixas de tamanho? Há predadores terrestres? Qual é a intensidade de ambos?
3. Existe variação espacial na predação, com determinadas plantas ou agrupamentos de plantas sendo mais "protegidas" por predadores contra herbivoria?
4. Ocorre predação sobre pupas? Qual é a intensidade da predação neste estágio? A intensidade da predação sobre pupas varia entre habitats?

5. Quais são os potenciais predadores de Eurema albula na área de estudo?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A Reserva Florestal de Linhares (RFL) (Figura 1) pertence à Companhia Vale do Rio Doce (CVRD) e situa-se nos municípios de Linhares e São Mateus, ao norte do estado do Espírito Santo (19° 30' S e 40° 00' W). A reserva é um remanescente de Mata Atlântica, apresentando 217 km² de floresta semidecídua tropical úmida, pouco perturbada. O clima da região é moderadamente sazonal, com verões úmidos e quentes (temperatura média em janeiro = 25,3° C) e invernos frios e secos (temperatura média em julho = 20,0° C). A precipitação anual média é de 1320 mm (dados da estação climatológica da RFL para o período de 1975-1993).

O estudo foi realizado ao longo da estrada da Mantegueira, distante aproximadamente 2 km do alojamento de pesquisadores e visitantes da reserva. A área caracteriza-se por ser uma borda de mata, apresentando um grande número de espécies oportunistas e invasoras. Experimentos foram também realizados no interior da mata e em vegetação de mussununga. As manchas de mussununga se caracterizam por diferirem da mata na sua estrutura e composição, sendo uma vegetação mais baixa, com indivíduos mais esparsos, distribuídos sobre um solo extremamente arenoso.

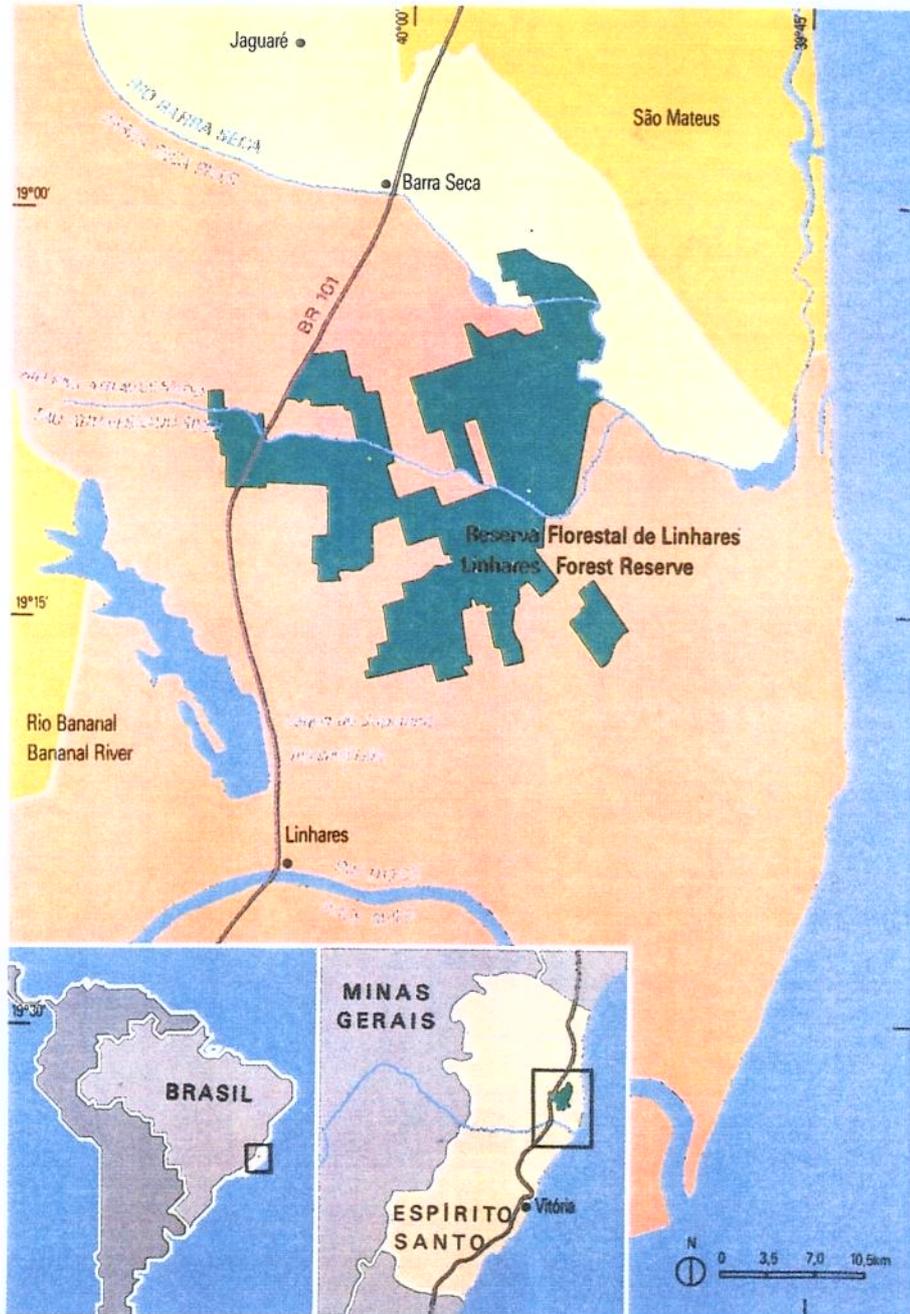


Figura 1. Mapa da Reserva Florestal de Linhares, mostrando sua localização no estado do Espírito Santo e sua posição relativa no Brasil.

A borboleta Eurema albula

Eurema albula (Cr., 1775) (Pieridae: Coliadinae) é uma espécie de ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde o México até o Brasil, e nas Ilhas do Caribe (DeVries, 1987).

No Brasil este inseto distribui-se em uma ampla faixa latitudinal, ocorrendo desde a Amazônia e os estados do Nordeste, até as regiões Sudeste e Sul (Silva et al., 1968; K. S. Brown e W. W. Benson, com. pessoal).

Os adultos de E. albula têm asas de coloração branca, com uma estreita borda preta (Figura 2). O comprimento da asa anterior normalmente varia entre 15 e 22 mm. A borboleta passa por 5 instares larvais. As larvas são lisas e predominantemente verdes, com uma linha lateral branca, bem visível nos estádios avançados de desenvolvimento. O tempo médio de desenvolvimento de larvas criadas na RFL à temperatura ambiente (c. 20° C) no mês de julho foi de 40 dias, sendo: ovo = 5 dias; 1° instar = 3 dias; 2° instar = 4 dias; 3° instar = 4 dias; 4° instar = 5 dias; 5° instar = 5 dias; pré-pupa = 1 dia; pupa = 13 dias (Edson R. Sujii e Woodruff W. Benson, não publicado).

Eurema albula é uma borboleta que habita tipicamente áreas abertas de vegetação secundária e margens de mata, podendo ser encontrada também no interior de matas mais abertas. Possui um vôo compassado e fraco, tipicamente entre 0,5 e 2 m de altura do chão. Na RFL, a espécie apresenta um pico de abundância nos meses de maio a agosto, com um acentuado declínio seguido por densidades baixas entre setembro a abril (W. W. Benson, não publicado). As taxas de parasitismo de ovos e larvas por himenópteros parasitóides são baixas, normalmente inferiores a 10%, sendo a maior parte da mortalidade (> 90%) devida ao



Figura 2. Adulto da borboleta *E. albula* coletado na Reserva Santa Genebra, Campinas, SP.

desaparecimento diário dos imaturos (W. W. Benson, não publicado). Uma descrição de E. albula pode ser encontrada em DeVries (1987).

A planta hospedeira

A planta hospedeira de E. albula na Costa Rica é Cassia fruticosa (Caesalpinaceae) (DeVries, 1987). No Brasil existem registros de larvas alimentando-se em Cassia sp. e Cassia alata (Silva et al., 1968). Na Reserva Florestal de Linhares, E. albula deposita ovos isolados em várias espécies do gênero Senna (Caesalpinaceae) (antigo subgênero de Cassia elevado à categoria de gênero em 1982), em especial plantas pequenas do arbusto Senna pendula (Willd.). Quando adultos, esses arbustos sarmentosos podem alcançar 3-4 m de altura. Apresentam folhas pinadas, com até 8 pares de folíolos. Há um nectário extrafloral na nervura central, entre o par de folíolos proximal. A floração, na RFL, acontece no outono e inverno. Uma descrição detalhada de Senna pendula, incluindo as variedades reconhecidas, pode ser encontrada na revisão de Irwin e Barneby (1982), tratando da subtribo Cassiinae no Novo Mundo.

Avaliação experimental da predação

Sobrevivência de larvas em plantas grandes *versus* plantas pequenas

Fêmeas de *E. albula* preferem plantas pequenas para oviposição. Plantas pequenas (< 1 m) podem abrigar menos predadores, caracterizando-se como um “espaço livre de predadores” (*sensu* Jeffries e Lawton, 1984). Desta forma a seleção pode favorecer a escolha de plantas com menor predação, resultando na maior sobrevivência de larvas. Para investigar possíveis diferenças na sobrevivência de larvas de *E. albula* em plantas de diferentes tamanhos, durante 6 dias (15 a 20/06/96) a sobrevivência de 30 larvas (15 larvas em plantas grandes e 15 em plantas pequenas) foi acompanhada no campo. Utilizei 26 larvas de 3º e 4º instares e 4 larvas de 2º instar. As larvas foram distribuídas aleatoriamente entre as plantas. Foi introduzida uma larva por planta, sempre em folhas jovens. As plantas foram vistoriadas a intervalos de 1 dia. Considerei plantas grandes indivíduos com comprimento do caule superior a 1 m e plantas pequenas, indivíduos com comprimento inferior ou igual a 1 m. O comprimento do caule foi usado como indicador de tamanho porque, além da facilidade de mensuração, existe uma boa relação entre esta medida e outros indicadores do tamanho da planta, como por exemplo o número de folhas ($r = 0,74$; $p < 0,001$). Uma vez que em cerca de 150 horas de observação de plantas no campo, larvas em desenvolvimento nunca foram observadas abandonando a planta enquanto esta ainda continha folhas, larvas não encontradas sobre as plantas foram consideradas como predadas.

Experimento de exclusão

Este experimento consistiu da aplicação de gaiolas de exclusão e barreiras de resina para avaliar a importância de diferentes tipos de predadores de larvas de E. albula. O delineamento também permitiu investigar como a predação varia entre habitats e entre plantas no mesmo habitat. As plantas usadas no experimento foram obtidas de sementes coletadas de plantas adultas na RFL, tendo sido cultivadas no Departamento de Zoologia da Unicamp. Após a germinação das sementes, as plântulas foram transferidas individualmente para vasos de plástico (20 cm de altura x 10 cm de diâmetro), tendo recebido água regularmente. Nenhum tipo de adubo químico ou orgânico foi utilizado.

Para restringir a atuação de diferentes grupos de predadores, plantas contendo larvas foram protegidas com gaiolas de tela fina (para excluir todos os predadores voadores) e tela grossa (para excluir apenas aves), com ou sem o uso de barreiras de resina para impedir o acesso de predadores não voadores, como formigas. Plantas deixadas sem gaiolas e barreiras de resina foram usadas como controles, permitindo o cálculo da redução da mortalidade consequente da remoção de uma ou mais fontes de predação. As gaiolas de exclusão e barreiras de resina não foram permanentes. Deste modo, a aplicação de vários tratamentos em uma mesma planta permitiu controlar para diferenças individuais entre as plantas.

A intensidade de predação foi avaliada experimentalmente utilizando-se um conjunto de 30 plantas de S. pendula, distribuídas em 5 blocos, em 3 habitats (borda de mata - 3, interior de mata - 1 e mussununga- 1). Cada bloco consistiu de um agrupamento de 6 plantas, distribuídas linearmente cerca de 0,5 m entre si, em relação a sua base. A distância entre os

blocos variou de cerca de 200 m, entre os blocos da borda, e aproximadamente 100 m, entre o bloco da mata e mussununga (Figura 3).

Para avaliar a importância absoluta de diferentes tipos de predadores, foram utilizadas "gaiolas de exclusão" (ver Holmes *et al.*, 1979; Kristensen, 1994) e barreiras de resina (ver Smiley, 1986) que impedem o acesso de diferentes tipos de predadores à planta. As gaiolas de exclusão de aves foram construídas com tela de arame usada em avicultura (malha 2,5 cm = diâmetro dos hexágonos formados pelo arame), formando armações cilíndricas com 35 cm de diâmetro e 1 m de altura, que permitiram sua rápida montagem e desmontagem nas plantas (Figura 4). O tamanho da malha foi suficientemente grande para permitir a passagem de insetos voadores potencialmente predadores de larvas. Para impedir a passagem de insetos voadores, a gaiola de arame foi recoberta com tela de nylon tipo sombrite (malha 0,5 cm). Esse tratamento excluiu, além das aves, outros tipos de predadores voadores. Para exclusão de formigas e outros predadores que chegam às plantas escalando-as, foram usadas barreiras de resina (Tanglefoot Co., Grand Rapids, Michigan, USA). A resina foi aplicada sobre uma tira de plástico transparente de aproximadamente 6 cm de largura, que foi enrolada na base do caule das plantas e amarrada nas extremidades com um pequeno pedaço de elástico. Esse sistema permitia a remoção da barreira de resina do caule da planta e o subsequente emprego de novos tratamentos naquele indivíduo. Foram aplicados 6 tratamentos: **MG** = gaiola de malha grossa, para exclusão de aves; **R** = barreira de resina, para exclusão de formigas; **MF** = gaiola de malha fina, para exclusão de vespas e outros predadores aéreos; **MGR** e **MFR** = gaiolas de malha grossa e malha fina associadas com resina, para exclusão das categorias anteriores combinadas e **C** = tratamento controle, em que as plantas não receberam nenhum

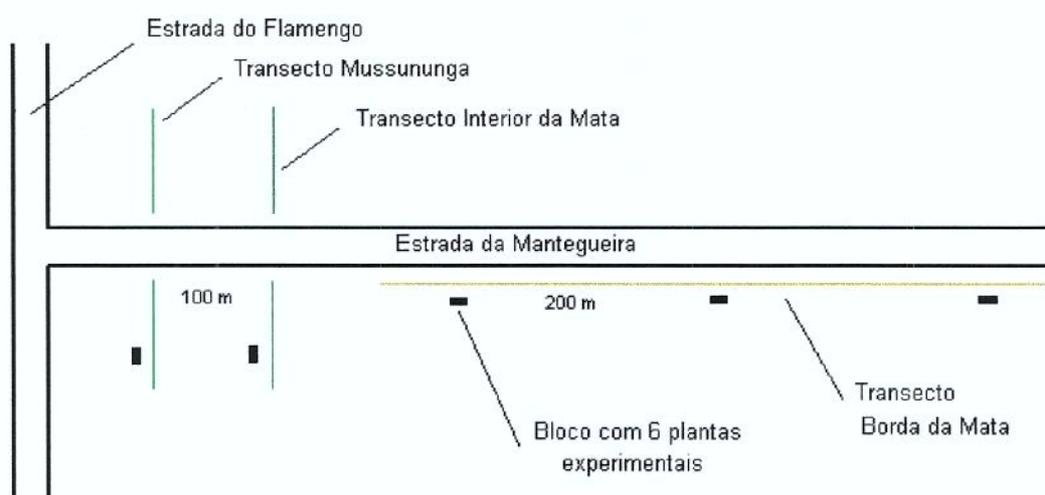


Figura 3. Mapa esquemático da área de estudo mostrando a localização dos transectos e a disposição dos agrupamentos de plantas experimentais em três habitats, na Reserva Florestal de Linhares, ES.



Figura 4. Gaiolas de exclusão de malha grossa (direita) e malha fina (esquerda), utilizadas no experimento realizado no período de 10 a 18/08/96 na Reserva Florestal de Linhares, ES.

tipo de barreira e, portanto, foram expostas a todos os tipos de predadores. A figura 5 apresenta de forma esquemática os 6 tratamentos aplicados nas plantas de *S. pendula* durante o experimento de exclusão.

O desenho experimental consistiu de um Quadrado Latino Cruzado Incompleto (veja Petersen, 1985), em que cada planta recebeu aleatoriamente 3 larvas de *E. albula*, a grande maioria sendo de 2° ou 3° instar, deixadas a risco por 3 dias. Cada planta foi usada 3 vezes, recebendo um tratamento diferente por vez. Foram 6 tratamentos (R, MG, MF, MGR, MFR e C) e estes foram atribuídos às 6 plantas em cada bloco conforme o indicado na tabela 1. As plantas foram vistoriadas ao final de cada período para substituição das larvas desaparecidas e troca dos tratamentos em cada um dos blocos. Com este procedimento, cada uma das 30 plantas recebeu 3 tratamentos dentre os 6 possíveis. Esse desenho possibilitou o uso de vários tratamentos (permitindo separar o efeito de diferentes categorias de predadores) com o uso de um número relativamente pequeno de unidades amostrais, tornando viável o processo de acompanhamento e vistoria das larvas no campo. Além disso, foi possível avaliar simultaneamente possíveis diferenças espaciais nas taxas de predação (entre blocos), e ainda a existência de efeitos de um tratamento sobre tratamentos subsequentes (efeito residual), oriundos, por exemplo, da aprendizagem de alguns predadores (p.ex., aves e talvez vespas) do fato que a planta se encontrava protegida. Antes do experimento, as plantas foram mantidas em vasos no viveiro de mudas da RFL, e durante a realização do experimento (10 a 18/11/96), foram transportadas ao campo e os vasos enterrados na área de estudo. As plantas receberam água nos dias mais quentes. A figura 6 apresenta a distribuição de alturas das plantas utilizadas no experimento. Como todos os ramos saindo do solo de um mesmo vaso foram medidos, a somatória das classes é maior do que o número total de vasos (= 30 plantas). Um total de 270 larvas foram utilizadas, sendo 172 (63,7%) de 2° instar, 62 (22,9%) de 3°

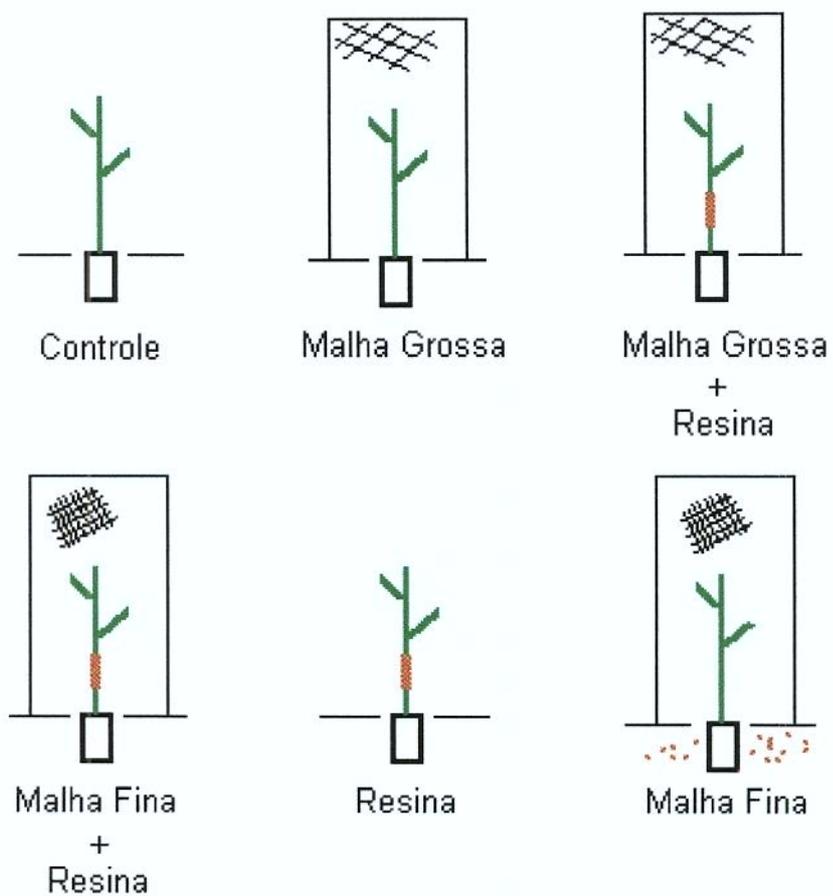


Figura 5. Representação esquemática dos 6 tratamentos aplicados nas plantas de *Senna pendula* durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Tabela 1. Esquema de montagem de um bloco num Quadrado Latino Cruzado Incompleto (veja Petersen, 1985). Os números em algarismos romanos representam os tratamentos aplicados e são arbitrários.

		PLANTAS					
PERÍODO	1	2	3	4	5	6	
1°	I	II	III	IV	V	VI	
2°	II	III	IV	V	VI	I	
3°	III	IV	V	VI	I	II	

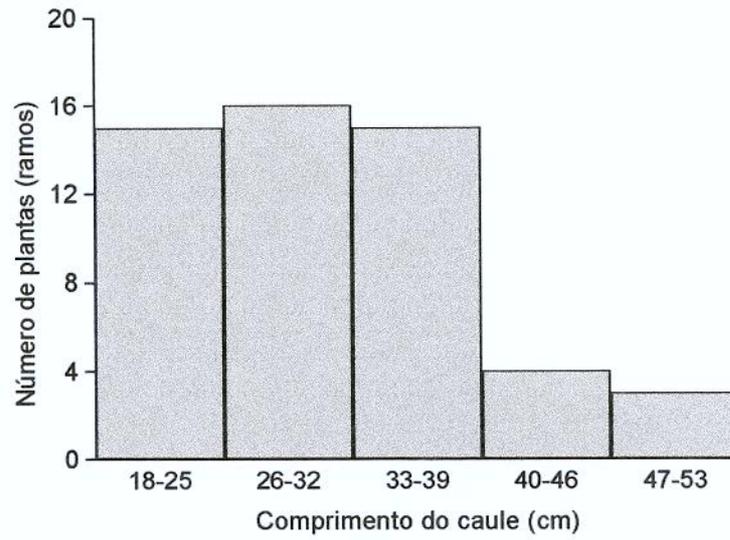


Figura 6. Distribuição de frequência das plantas de *S. pendula* utilizadas no experimento de exclusão de predadores, agrupadas por classes de tamanho.

instar, 28 (10,4%) de 4º instar e 8 larvas (3,0%) de 5º instar. Todas as larvas foram obtidas de ovos depositados em plantas de Senna pendula por fêmeas capturadas no campo e mantidas num insetário construído na RFL (Figura 7).

Predação de pupas

Noventa pupas foram distribuídas em três habitats: borda de mata, interior da mata e mussununga. Cada habitat recebeu 30 pupas, espaçadas 10 m entre si ao longo de um transecto. Foram usados dois transectos de 150 m em cada lado da estrada e um transecto ao longo da borda da mata (Figura 3). Pupas de E. albula são inicialmente verdes, tornando-se gradualmente amareladas com a proximidade da eclosão do adulto. São bastante crípticas, semelhantes a uma pequena folha jovem. As pupas foram fixadas na vegetação com massa de modelar de cor verde (em ramos vivos) ou marrom (em ramos secos), em alturas variando de 0,15 a 1,1 m. Na fixação, foram usados os fios do cremáster e as pupas foram penduradas de cabeça para baixo, tendo sido ignorado o fio de seda tipicamente observado em pupas de pierídeos e que auxilia na fixação ao substrato. As pupas foram deixadas a risco por 5 dias e então vistoriadas para avaliação da taxa de desaparecimento. Para facilitar sua localização, foram utilizadas pequenas marcas feitas com fita adesiva amarela, coladas na vegetação a aproximadamente 0,5 m das pupas. Todas essas pupas foram obtidas a partir de larvas criadas no insetário.



Figura 7. Insetário construído na Reserva Florestal de Linhares para obtenção de imaturos de

Eurema albula, durante a realização dos experimentos de predação.

Potenciais predadores

O número de espécies de potenciais predadores de larvas e pupas de E. albula foi avaliado através de iscas atrativas (formigas e vespas), vistorias em plantas da população natural de Senna pendula (formigas e aranhas) e capturas com redes de neblina e observação direta (aves). O objetivo com a inspeção das plantas de Senna pendula foi comparar a frequência de potenciais predadores em plantas grandes e plantas pequenas, incluindo-se aí os indivíduos utilizados no experimento de sobrevivência. Com a utilização das iscas atrativas, visou-se comparar a riqueza de vespas e formigas nos três diferentes habitats (borda, interior da mata e mussununga), buscando-se correlacionar possíveis diferenças na presença desses predadores com diferenças na mortalidade das larvas entre os habitats. Os censos de formigas e vespas foram realizados nos mesmos transectos de montagem do experimento de exclusão. O levantamento de aves insetívoras teve como objetivo detectar as espécies potencialmente predadoras presentes na área.

Formigas

A riqueza de formigas foi avaliada em 65 plantas da população natural de Senna pendula da área através de transectos realizados ao longo de 800 m de borda de mata. Foram realizados 10 transectos: 4 em junho, 3 em julho e 3 em agosto. Durante os transectos, as plantas foram inspecionadas visualmente, registrando-se a presença ou ausência de formigas e a morfoespécie. As formigas foram identificadas visualmente com auxílio de uma coleção de

referência montada previamente. O comprimento do caule de todas as plantas inspecionadas foi medido. A figura 8 mostra a distribuição de frequências de tamanho das 65 plantas agrupadas por classes.

Simultaneamente à realização do experimento de exclusão, um levantamento das espécies de formigas presentes em cada um dos habitats foi realizado. Foram utilizadas iscas de sardinha, depositadas no chão sobre pequenos cartões de cartolina (5 x 5 cm) espalhados ao longo de um transecto. Dez iscas foram distribuídas por habitat, espaçadas aproximadamente 10 m entre si. As iscas foram montadas entre 10 e 12 horas da manhã e vistoriadas 2 horas depois. Foram realizados 5 censos, em dias alternados (11, 13, 15, 17 e 19 de agosto de 1996).

Vespas

Durante a execução do experimento de exclusão, o número de espécies de vespas foi avaliado através de censos realizados nos horários centrais do dia (10, 12 e 14:00 h), em três habitats (interior de mata, borda de mata e mussununga). Censos pilotos realizados previamente durante 5 dias consecutivos, a intervalos de 1 hora, das 08:00 às 16:00 h, indicaram que o período de maior atividade desses insetos é a parte central do dia. A isca foi uma solução de mel diluído em água, pulverizada sobre a vegetação por volta de 08:00 h da manhã em 10 pontos, distantes 10 m entre si e distribuídos ao longo de transectos de 100 m. Durante as amostragens, foi registrado o número de indivíduos de cada uma das morfoespécies

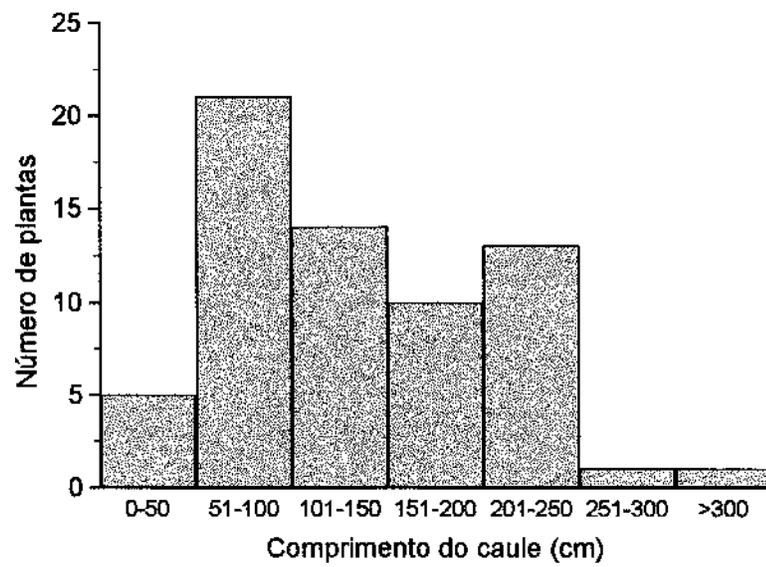


Figura 8. Distribuição de freqüência de 65 plantas de *S. pendula* inspecionadas para levantamento de predadores (formigas e aranhas), agrupadas por classes de tamanho.

observadas nestes pontos. A separação das morfoespécies foi feita com o auxílio de uma coleção de referência. Os censos foram realizados em 10 dias consecutivos (10 a 19/08/96).

Aranhas

A abundância de aranhas foi estimada de censos na mesma população de S. pendula vistoriada para contagem de formigas. Realizei 7 censos: 2 em junho, 3 em julho e 2 em agosto. As plantas foram inspecionadas visualmente e as aranhas encontradas foram, sempre que possível, coletadas, mortas em álcool 10% e conservadas em álcool 70% para posterior identificação.

Aves

As aves foram identificadas através de observação direta, com o auxílio de um binóculo Nikon 9 X 35 mm. Para realização das observações, as estradas e trilhas localizadas junto à área de estudo foram percorridas durante 9 dias, em dezembro de 1995, entre 06:00 e 18:00 horas. Capturas com rede de neblina foram realizadas usando-se 4 redes de 12 X 3 m nos três habitats: interior de mata, borda de mata e mussununga. As redes foram abertas no período de 06:00 às 10:00 horas da manhã, três dias em cada habitat (julho/97). Após sua identificação, as aves capturadas recebiam uma pequena marca colorida nos pés, feita com tinta solúvel não

tóxica e eram imediatamente liberadas. Todos os contatos com bandos mistos forrageando na área foram também registrados.

Análise Estatística

A sobrevivência de larvas de E. albula em plantas grandes *versus* plantas pequenas foi comparada empregando-se um teste não paramétrico (Teste Logrank de Peto e Peto), mais adequado para análise de curvas de sobrevivência de experimentos que são interrompidos antes da morte de todos os indivíduos (Pyke e Thompson, 1986). Os dados do experimento de exclusão (proporção de larvas desaparecidas em cada tratamento) foram transformados em arcoseno e submetidos a uma análise de variância segundo modelo em Petersen (1985:330-340). A homogeneidade das variâncias foi avaliada aplicando-se o teste de Bartlett. Comparações *a priori* entre todos os tratamentos foram realizadas utilizando-se o método LSD (Least Significant Difference), e através do método de Dunn-Sidák, o tratamento controle foi comparado contra todos os demais tratamentos conjuntamente. Considerando-se que no experimento de exclusão o efeito esperado dos tratamentos é unidirecional (as barreiras contra o acesso dos pedadores devem reduzir as taxas de mortalidade), a comparação das médias foi feita utilizando-se testes unicaudais. O teste t foi utilizado para comparar a proporção de plantas grandes e pequenas apresentando formigas e aranhas. As análises de frequência foram realizadas empregando-se o teste G. Exceto quando discriminado em contrário, todos os testes foram aplicados conforme Sokal e Rohlf (1981).

RESULTADOS

Sobrevivência de larvas em plantas grandes *versus* plantas pequenas

A sobrevivência das larvas de *E. albulu* foi maior em plantas pequenas. Treze das 15 larvas (86,6%) desapareceram em plantas grandes, contra 9 desaparecimentos nas plantas pequenas (60,0%). A comparação das curvas de sobrevivência (Figura 9) mostra que a maior mortalidade em plantas grandes não se deve ao acaso (Teste Logrank de Peto e Peto - $\chi^2 = 3,88$; gl = 1; $p < 0,05$), podendo estar relacionada a diferenças biológicas entre plantas de diferentes tamanhos. As taxas diárias de mortalidade em plantas grandes e plantas pequenas são 28% e 14%, respectivamente.

Experimento de exclusão

A taxa de mortalidade das larvas variou em função do grau de acesso dos predadores (tratamento) às plantas hospedeiras (Tabela 2), enquanto não foram constatados efeitos significativos para os outros fatores (bloco, plantas, período). As variâncias não diferiram significativamente entre os tratamentos ($\chi^2 = 4,84$; gl = 5; $0,25 < p < 0,50$), atendendo a premissa de homogeneidade das variâncias na ANOVA. As taxas de sobrevivência nos diferentes tratamentos foram positivamente correlacionadas com o grau de proteção das plantas ($r_s = 0,98$; $p < 0,01$) ou seja, quanto maior o número de categorias de predadores excluídas, maior a taxa de sobrevivência. A maior taxa de predação (62,2% das

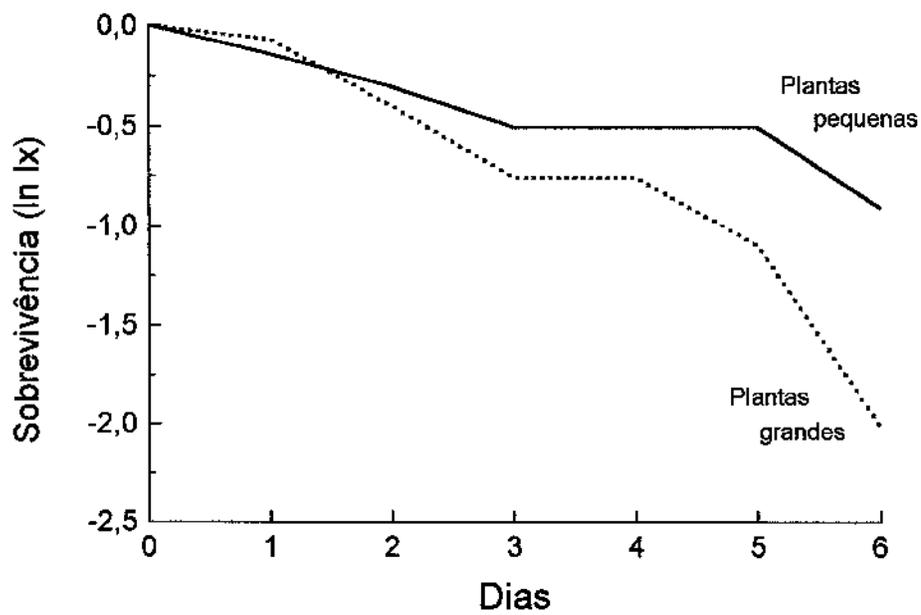


Figura 9. Curvas de sobrevivência de 30 larvas de *E. albula* deixadas a risco por 6 dias em plantas grandes e plantas pequenas na Reserva Florestal de Linhares, ES. A sobrevivência das larvas foi significativamente maior nas plantas pequenas (Teste Logrank de Peto e Peto - $\chi^2 = 3,88$; gl = 1; $p < 0,05$)

Tabela 2. ANOVA das taxas de mortalidade de 270 larvas de E. albula, em plantas de S. pendula submetidas a 6 tratamentos para exclusão de predadores, durante 3 períodos consecutivos de 3 dias, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F	P
Total	89	53132,32	596,99		
Bloco	4	2423,00	605,75	1,170	> 0,05
Planta	25	15360,53	614,42	1,176	> 0,05
Período	2	391,99	195,99	0,378	> 0,05
Período x Bloco	8	136180	170,22	0,329	> 0,05
Tratamento	5	10109,85	2021,97	3,904	< 0,05
Resíduo	5	2771,46	554,29	1,070	> 0,05
Erro	40	20713,68	517,84		

larvas morrendo num período de 3 dias) foi registrada no tratamento Controle, sendo a predação menos intensa no tratamento MFR (24,4%), que propicia o maior nível de proteção (Figura 10). A predação por formigas (MF), foi de 28,9%. A predação atribuída às vespas (MGR) foi também de 28,9%. Quando simultaneamente formigas e vespas tiveram acesso à planta hospedeira (MG), 40,0% das larvas foram predadas. Quando aves e vespas tiveram acesso e formigas foram excluídas das plantas (R), a mortalidade foi de 35,6%. Merece atenção a taxa de mortalidade de 24,4% verificada no tratamento MFR, que deve ser atribuída a outros fatores, já que nesse caso as três as categorias de predadores foram excluídas. Todos os valores acima foram estimados para um período de 3 dias, equivalendo, portanto, às seguintes taxas diárias: C = 28%, MG = 16%, R = 14%, MF = 11%, MGR = 11% e MFR = 9%.

As comparações *a priori* realizadas entre os tratamentos indicam que a mortalidade no tratamento controle difere significativamente de todos os demais tratamentos combinados ($F_{1,40} = 36,17$; $p < 0,001$), assim como de cada tratamento isoladamente (Tabela 3). Os tratamentos MFR, MGR, MF, R e MG não foram estatisticamente diferentes.

A taxa de mortalidade não diferiu espacialmente (entre blocos), assim como entre plantas nos blocos. Não houve diferença na mortalidade ao longo do tempo (entre os períodos), e o tratamento aplicado num dado período não influenciou a mortalidade em tratamentos de períodos subsequentes (efeito residual) (Tabela 2).

Observações diretas da ação de predadores foram raras. Durante o experimento, não foram observadas formigas predando larvas de E. albula. Em apenas uma ocasião, fora do período experimental, uma larva de segundo instar foi vista sendo predada por uma formiga do gênero Crematogaster. Larvas de terceiro instar foram observadas sendo predadas pela

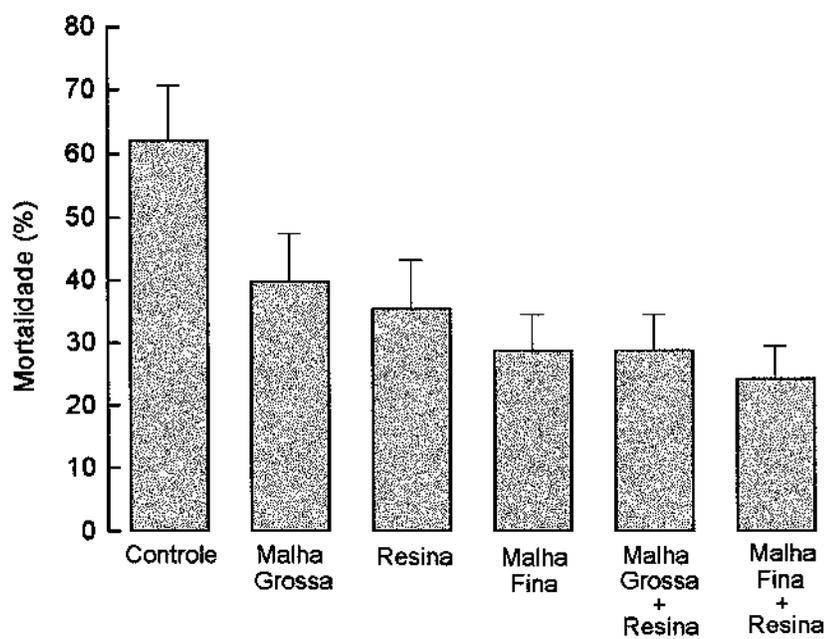


Figura 10. Taxas de mortalidade de larvas de *E. albula* em plantas de *S. pendula* submetidas a 6 tratamentos para exclusão de diferentes categorias de predadores. As barras verticais representam o erro padrão da média.

Tabela 3. Resultado das comparações *a priori* entre todos os tratamentos utilizando-se o método da menor diferença significativa - LSD (Least Significant Difference). Os valores indicam a diferença entre as taxas médias de mortalidade em cada tratamento. $LSD_{\alpha=0,05} = 13,99$; $\alpha=0,01 = 20,13$; $\alpha=0,001 = 27,48$.

	C	MFR	MGR	MF	R	MG
MG	19,30 *	12,25	8,60	8,60	3,65	---
R	22,95 **	8,60	4,95	4,95	---	
MF	27,90 ***	3,65	0	---		
MGR	27,90 ***	3,65	---			
MFR	31,55 ***	---				
C	---					

formiga Pseudomyrmex sp. e por um hemíptero não identificado (W. W. Benson, comunicação pessoal). Predação por vespa foi registrada durante os censos de formigas, quando uma vespa Polistes versicolor atacou uma larva de tamanho de 3º instar numa planta vizinha a um indivíduo grande de S. pendula. W. W. Benson também observou uma larva de E. albula de 5º instar sendo predada por vespa na área de estudo (W. W. Benson, observação pessoal).

Predação de pupas

Das 90 pupas deixadas a risco, 56 (62%) desapareceram até o final dos 5 dias de experimento. As taxas de mortalidade na borda, mata e mussununga foram 70,0; 53,3 e 63,3%, respectivamente (Figura 11). Não houve diferença entre os habitats quanto ao número de pupas removidas ($G_{adj} = 0,75$; $gl = 2$; $p > 0.05$).

Admitindo-se que as pupas desaparecidas tenham sido de fato predadas, é provável que os principais predadores sejam aves insetívoras do subbosque. Cinquenta e cinco pupas foram removidas por inteiro e uma foi encontrada rompida, apresentando uma perfuração de aproximadamente 3 mm de diâmetro, sendo boa parte de seu conteúdo removido. Não observei nas proximidades nenhuma evidência de formigas, aranhas ou qualquer outro potencial predador.

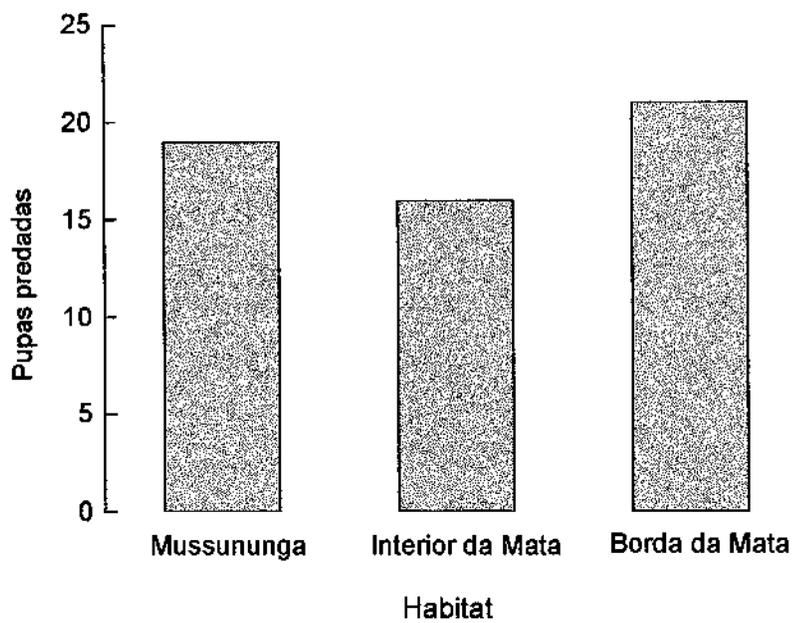


Figura 11. Número de pupas predadas entre 30 deixadas a risco por 5 dias em três habitats, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Potenciais predadores

Formigas

Oito espécies de formigas foram encontradas sobre plantas de Senna pendula:

Pseudomyrmex termitarius, Pseudomyrmex sp1, Ectatomma tuberculatum, Camponotus sp1, Camponotus sp2, Crematogaster sp1, Crematogaster sp2 e Wasmannia auropunctata. Destas, Pseudomyrmex sp1 e Crematogaster sp1 foram observadas predando larvas de Eurema albula. Formigas foram mais frequentemente observadas em plantas grandes ($t = 2,195$; $gl = 18$; $p < 0,05$) (Figura 12).

A amostragem com iscas de sardinha revelou 5 espécies de formigas no interior da mata, 6 na borda da mata e 7 na mussununga (Tabela 4). Três espécies amostradas nos censos (Pheidole sp1., Solenopsis virulescens e Pachycondyla obscuricornis) não foram observadas sobre plantas de Senna pendula. Considerando-se os censos nas plantas e os censos com iscas nos três habitats, um total de 11 espécies de formigas foram registradas na área.

Vespas

Obtive 264 registros de vespas visitando as iscas distribuídas nos transectos. As vespas foram separadas em 7 morfoespécies (Tabela 5), sendo que pela dificuldade de observação 2 indivíduos foram atribuídos à categoria não determinado (ND). A borda da mata foi o habitat de maior riqueza (7), contra 4 espécies no interior da mata e 3 espécies na mussununga.

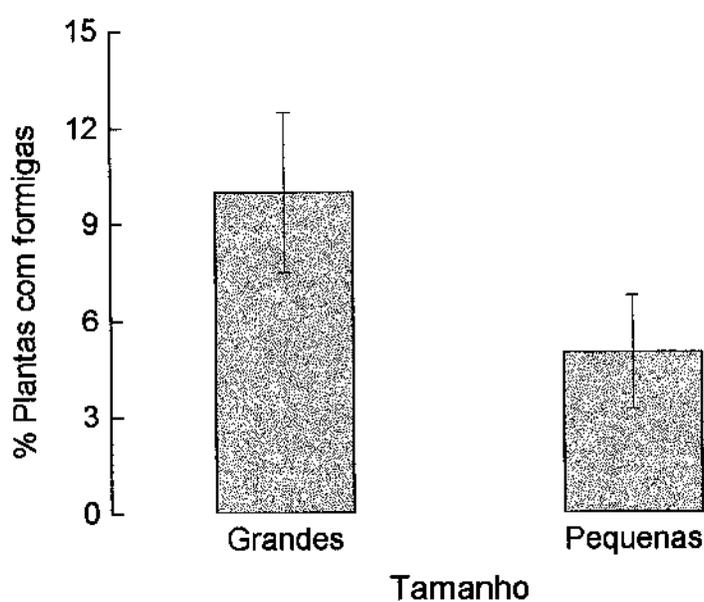


Figura 12. Porcentagem média de plantas de Senna pendula grandes (n = 39) e pequenas (n = 26) observadas com formigas. As barras verticais representam o erro-padrão da média. Dados de 10 censos realizados em 65 plantas na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Tabela 4. Espécies de formigas observadas em três habitats, durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

<u>Espécie</u>	<u>Borda da Mata</u>	<u>Interior da Mata</u>	<u>Mussununga</u>
<u>Pseudomyrmex termitarius</u>	X	X	X
<u>Crematogaster sp1</u>	X	X	X
<u>Crematogaster sp2</u>	X	X	X
<u>Pheidole sp1</u>			X
<u>Solenopsis virulescens</u>	X		X
<u>Ectatoma tuberculatum</u>	X	X	X
<u>Pachycondyla obscuricornis</u>	X	X	X

Tabela 5. Espécies de vespas observadas em três habitats, durante o experimento de exclusão, na Reserva Florestal de Linhares, ES.

ESPÉCIE	Borda	Mata	Mussununga
<u>Polistes versicolor</u>	X		
<u>Polybia occidentalis</u>	X		
<u>Polybia</u> sp.	X	X	X
<u>Polybia ignobilis</u>	X		
<u>Mischocyttarus drewseni</u>	X	X	
<u>Agelaia angulata</u>	X	X	X
sp 7 (Eumenidae)	X	X	X

As espécies não se distribuíram de forma homogênea, sendo que apenas duas espécies, Polybia sp. e Agelaia angulata somaram 90,5% das observações (Tabela 6), sendo também as espécies mais abundantes em dois dos três habitats. Considerando-se separadamente cada um dos habitats, o maior número de vespas foi observado no interior da mata, seguido da mussununga e da borda da mata (Tabela 6). O número de vespas variou ao longo do experimento, ocorrendo um aumento gradativo do primeiro ao último dia (Figura 13). Apesar do gradativo aumento, de um modo geral a diferença relativa na abundância de vespas entre os habitats foi mantida ao longo dos dias.

Aranhas

Foram identificadas 12 espécies de aranhas, pertencentes a 10 gêneros e 8 famílias (Tabela 7). Em duas ocasiões, aranhas da família Salticidae foram observadas predando larvas de 2º instar (3-6 mm de comprimento) em plantas de S. pendula, sendo uma delas durante o experimento de exclusão. Nos 7 censos, realizados num conjunto de 65 plantas de S. pendula, foram registradas 32 aranhas. A probabilidade de encontrar aranhas em plantas grandes é maior do que em plantas pequenas ($t = 2,579$; $gl = 12$; $p < 0,05$) (Figura 14).

Tabela 6. Número total de vespas e a proporção das espécies mais abundantes em cada habitat e na área de estudo com um todo. Dados de 6 transectos realizados no período de 10 a 19/08/96.

HABITAT	N° Vespas	<u>Polybia</u> sp.	<u>Agelaia angulata</u>	Outras
Interior da mata	148	56,8%	41,2%	2,0%
Borda da mata	47	57,5%	6,4%	36,2%
Mussununga	69	82,6%	10,1%	7,3%
Total	264	63,6%	26,9%	9,5%

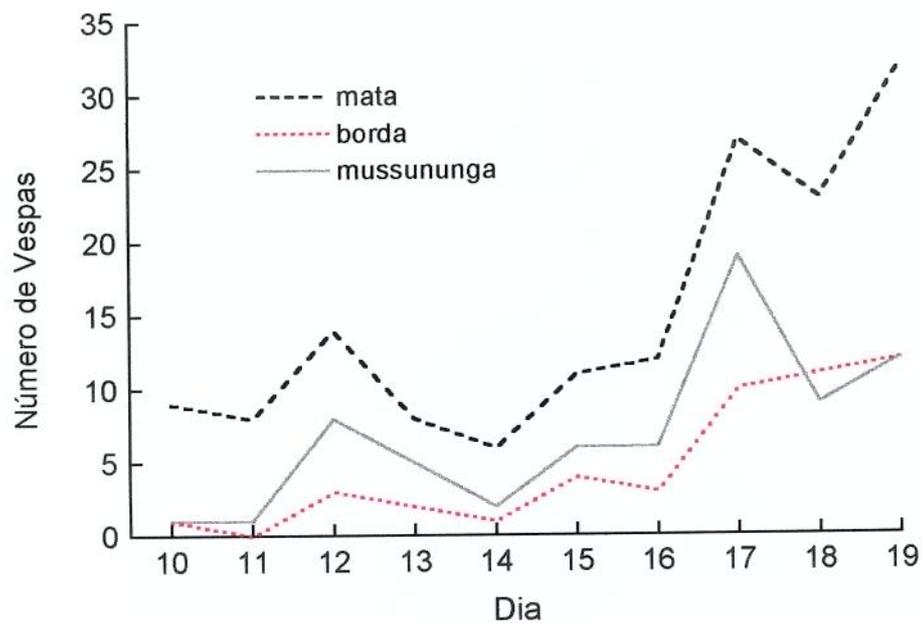


Figura 13. Variação na abundância de vespas atraídas por iscas nos três habitats amostrados durante o experimento de exclusão na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Tabela 7. Espécies de aranhas encontradas sobre plantas de Senna pendula na Reserva Florestal de Linhares, ES.

FAMÍLIA	ESPÉCIE
Salticidae	<u>Thiodina</u> sp1
Salticidae	<u>Thiodina</u> sp2
Salticidae	<u>Thiodina</u> sp3
Salticidae	<u>Dendryphantes</u> sp1
Araneidae	<u>Acacesia hamata</u>
Araneidae	<u>Eustala</u> sp1
Miturgidae	<u>Cheiracanthium inclusum</u>
Thomisidae	<u>Tmanus</u> sp1
Theridiidae	<u>Thwaitesia</u> sp1
Uloboridae	<u>Philoponella</u> sp1
Anyphaenidae	<u>Aysha</u> sp1
Oxyopidae	<u>Peucetia</u> sp1

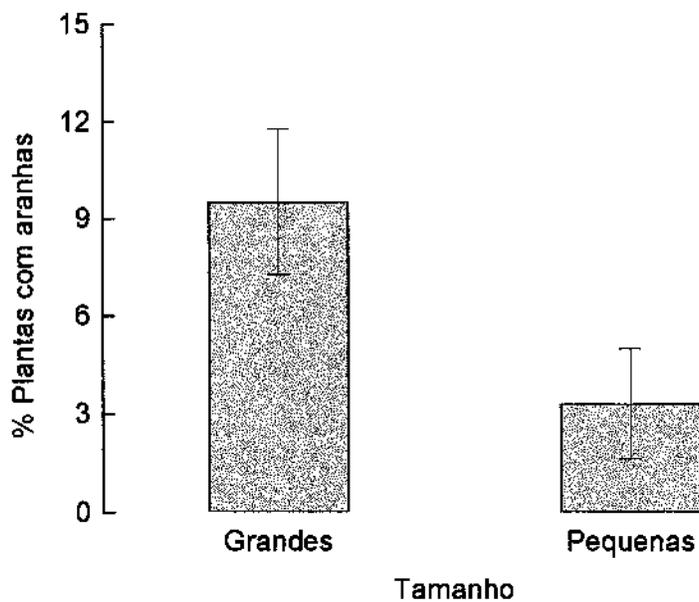


Figura 14. Porcentagem média de plantas de plantas de Senna pendula grandes ($n = 39$) e pequenas ($n = 26$) com aranhas. As barras verticais representam o erro-padrão da média.

Dados de 7 censos realizados em 65 plantas na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Aves

Através de observações diretas, capturas em rede e registros de bandos mistos, foram identificadas 21 espécies de aves, pertencentes a 9 famílias, potencialmente predadoras de larvas de Eurema albula (Tabela 8). Indivíduos de Thamnophilus punctatus, Myrmotherula axillaris, Pachyramphus marginatus e Hemithraupis flavicollis foram vistos alimentando-se de larvas de lepidópteros durante observações de campo. Bandos mistos foram muito frequentes na área. Em 61 dias de campo nos meses de junho, julho e agosto, bandos foram vistos forrageando no local 57 vezes. Dezenove avistamentos aconteceram durante a realização do experimento de exclusão, equivalendo a 2,1 bandos/dia nesse período.

Tabela 8. Espécies de aves insetívoras observadas em vegetação de subbosque na Reserva Florestal de Linhares, ES.

Família	Espécie	Nome Vulgar
Formicariidae	<u>Thamnophilus punctatus</u> ^{a c}	Choca-bate-cabo
Formicariidae	<u>Myrmotherula axillaris</u> ^{a c}	Choquinha-de-flanco-branco
Formicariidae	<u>Pyriglena leucoptera</u>	Papa-taoca
Furnariidae	<u>Automolus leucophthomus</u>	Barraqueiro-de-olho-branco
Furnariidae	<u>Xenops minutus</u>	Bico-virado-miudo
Furnariidae	<u>Xenops rutilans</u> ^a	Bico-virado-carijó
Tyrannidae	<u>Mionectes oleagineus</u>	Abre-asas
Tyrannidae	<u>Myiornis auricularis</u>	Miudinho
Tyrannidae	<u>Rhynchocyclus olivaceus</u> ^b	Bico-chato-oliváceo
Tyrannidae	<u>Attila rufus</u>	Tinguaçu-de-cabeça-cinza
Tyrannidae	<u>Attila spadiceus</u>	Capitão-de-saíra-amarelo
Tyrannidae	<u>Pachyramphus marginatus</u> ^{a c}	Caneleiro-bordado
Tyrannidae	<u>Pachyramphus viridis</u> ^{a d}	Caneleiro-verde
Pipridae	<u>Schiffornis turdinus</u> ^{b d}	Flautim-marrom
Troglodytidae	<u>Thryothorus genibarbis</u>	Garrincha-de-bigode
Troglodytidae	<u>Trogodytes aedon</u>	Corruíra
Muscicapidae	<u>Ramphocaenus melanurus</u>	Balança-rabo-de-bico-longo
Turdidae	<u>Turdus fumigatus</u> ^b	Sabiá-da-mata
Turdidae	<u>Platycichla flavipes</u> ^b	Sabiá-una
Emberizidae	<u>Hemithraupis flavicollis</u> ^{a c}	Saíra-galega
Emberizidae	<u>Tachyphonus cristatus</u> ^{a b}	Tiê-galo

a - espécies observadas também como integrantes de bandos mistos

b - espécies capturadas com rede de neblina

c - espécies observadas se alimentando de larvas de lepidóptero no campo

d - registro de alimentação de larvas de lepidópteros na literatura

DISCUSSÃO

Sobrevivência de larvas em plantas grandes *versus* plantas pequenas

A maior taxa de sobrevivência das larvas nas plantas pequenas revela uma tendência coerente com o padrão de oviposição das fêmeas de E. albula em plantas de menor porte. O aumento no tamanho de uma planta é geralmente acompanhado de um aumento na sua complexidade estrutural, que pode resultar num maior número de “nichos ocupáveis” (p.ex., botões florais, flores), maior conspicuidade (“aparência”) da planta e numa maior superfície de pouso. Como consequência, pode ocorrer um incremento da fauna de insetos associados residentes, como algumas aranhas, ou visitantes, como vespas, incluindo-se aí potenciais predadores de herbívoros. Em S. pendula, foi verificada uma maior mortalidade de larvas de E. albula em plantas grandes (comprimento do caule > 1 m), que apresentaram maior número de formigas e aranhas (Figuras 12 e 14). O uso de plantas de S. pendula maiores por espécies de Phoebis (Pieridae) na área de estudo pode também contribuir para aumentar a quantidade de presas nessas plantas, favorecendo uma maior frequência de predadores.

Borboletas da espécie Papilio xuthus estudadas no Japão depositam seus ovos preferencialmente em indivíduos pequenos da sua planta hospedeira Zanthoxylum ailanthoides (Watanabe, 1979), onde a sobrevivência de ovos e larvas é significativamente maior (Watanabe, 1981). Num estudo sobre os requisitos para a oviposição do pierídeo Gonepteryx rhamni na Inglaterra, McKay (1991) usou modelos artificiais de larvas para avaliar sua vulnerabilidade à predação e observou uma tendência para maior taxa de ataque nos modelos localizados em plantas sombreadas e mais altas. Recentemente, na RFL, Andrade e Benson

(1996), usando larvas artificiais distribuídas em diferentes estratos da vegetação, verificaram que as presas artificiais foram significativamente mais atacadas nos estratos superiores (> 2 m de altura) durante a primavera, em 2 anos consecutivos. Portanto, o risco de predação deve ser relativamente maior em plantas de maior porte, independentemente da espécie, assim como em indivíduos maiores de uma mesma espécie de planta.

Em duas espécies de Betula estudadas por Fowler (1985) na Inglaterra, a fauna de insetos foi pouco influenciada por diferenças no porte das plantas. Naquele estudo, entretanto, apenas a fauna de insetos herbívoros foi considerada e diferenças em biomassa amostrada foram controladas.

Além da maior riqueza e abundância de predadores, outros fatores podem contribuir para aumentar a mortalidade de larvas utilizando plantas grandes. A teoria de alocação de recursos de Coley *et al.* (1985) propõe que plantas jovens e pequenas tendem a investir muito em crescimento e, conseqüentemente, pouco em defesas químicas, devido à necessidade de passar rapidamente pelos estágios mais vulneráveis de desenvolvimento (i.e., plântula, planta jovem). Assim, plantas grandes podem acumular defesas químicas e apresentar baixa qualidade nutricional, por possuírem proporcionalmente maior número de folhas maduras, com menor concentração de água e nitrogênio e maior grau de lignificação dos tecidos (Scriber e Slansky, 1981). Larvas da borboleta Battus philenor, por exemplo, crescem mais lentamente quando alimentadas em folhas maduras de Aristolochia reticulata, devido a maior dureza da folha, combinada com uma menor concentração de nitrogênio (Rausher, 1981). Entretanto, respostas fisiológicas e comportamentais à qualidade nutricional das plantas hospedeiras são muito variáveis, já que naquele mesmo estudo (Rausher, 1981) larvas de B. philenor se

alimentaram e cresceram igualmente bem tanto em folhas jovens quanto maduras de Aristolochia serpentaria.

Aspectos relacionados a possíveis diferenças no valor nutricional ainda não foram estudados em S. pendula, e apesar de larvas de Eurema albula aparentemente não apresentarem problemas em se alimentar de folhas retiradas de plantas grandes, a ocorrência de efeitos negativos indiretos (Loader e Damman, 1991; Stamp e Bowers, 1991), como por exemplo, eventuais diferenças no tempo de desenvolvimento, ainda não foi avaliada. De qualquer modo, neste estudo larvas foram introduzidas sempre em folhas jovens de plantas de diferentes tamanhos, eliminando ou pelo menos minimizado a influência de efeitos nutricionais na sua sobrevivência.

Predadores generalistas podem influenciar o comportamento de herbívoros (Stamp e Bowers, 1988, 1991; Bernays, 1989) e o uso de plantas hospedeiras (Bernays e Grahan, 1988). Portanto, na RFL, predadores podem estar selecionando E. albula no sentido de ovipositar na subpopulação de indivíduos pequenos de S. pendula, que se caracterizariam como um espaço livre de predadores (*sensu* Jeffries e Lawton, 1984). Entretanto, Berdegue *et al.* (1996), revisando estudos que utilizaram o conceito de espaço livre de predadores, propuseram que para se testar com rigor a existência e importância relativa de um espaço livre de predadores num dado sistema, a aptidão do organismo envolvido precisa ser comparada entre o “modo de vida” (i.e., parte da planta utilizada, espécie de planta hospedeira, habitat) original e o modo de vida alternativo. Além disso, esses autores propõem que, para se demonstrar a real existência de um espaço livre de predadores, a aptidão do organismo no modo de vida alternativo deve ser igual ou menor do que no modo de vida original na ausência de predadores. Além de demonstrar a sobrevivência diferencial (i.e., um indicador da aptidão), é preciso mostrar que os

inimigos naturais são mais importantes que outras forças moldando o nicho do organismo (Berdegue *et al.*, 1996).

Assim, experimentos precisam ser realizados em maior escala para avaliar a importância relativa da predação, qualidade nutricional e microclima, e interação entre esses fatores na escolha de plantas de diferentes tamanhos por Eurema albula.

Experimento de exclusão

Neste estudo, através de técnicas de exclusão, demonstrou-se uma forte pressão de predação sobre imaturos de E. albula, evidenciada pela maior sobrevivência de larvas em plantas com algum tipo de barreira contra o acesso de predadores. A técnica permitiu ainda quantificar o impacto relativo de diferentes grupos funcionais de inimigos naturais (formigas, vespas e, parcialmente, aves) numa região tropical. Predadores de todas as categorias (terrestres e voadores) se alimentaram de larvas de E. albula e as taxas de sobrevivência nos diversos tratamentos foram positivamente correlacionadas com o grau de proteção das plantas.

A diferença significativa entre o tratamento controle e os demais tratamentos mostra claramente o efeito de redução nas taxas de predação resultantes da aplicação de barreiras protetoras nas plantas. Embora as diferenças entre os tratamentos MG, R, MF, MGR e MFR não tenham sido consideradas estatisticamente significativas, houve uma nítida redução na mortalidade conforme aumentou-se o número de barreiras, evidenciando a ação de categorias de predadores distintas.

O impactos isolados de formigas e vespas foram quantificados, e as duas categorias predaram larvas de E. albula com a mesma intensidade (11% ao dia). A intensidade da predação por aves não pode ser efetivamente separada do efeito das vespas no tratamento R (exclusão de formigas), nem do efeito dos demais predadores no tratamento C (plantas sem proteção). O valor de 14% ao dia obtido no tratamento R (predação por aves e vespas) sugere que a intensidade de predação por aves pode ser relativamente pequena (estimada em 3,3% ao dia, a partir das taxas de 11 e 14%, obtidas em MGR e R, repectivamente), se comparada à predação por formigas ou vespas. Embora a mortalidade no tratamento C tenha sido maior que no tratamento MG (predação por formigas e vespas), deve-se considerar a possibilidade da malha grossa ter dificultado o acesso de vespas às plantas. Caso isso tenha acontecido, a importância de vespas terá sido subestimada e as taxas de mortalidade em MGR (apenas vespas) e MG (formigas e vespas) devem ser mais elevadas, enquanto a mortalidade em R permanecerá a mesma.

Cabe ressaltar que no experimento foram utilizadas principalmente larvas pequenas, de 2º e 3º instares (c. 4-10 mm de comprimento), introduzidas em plantas também pequenas. Essas larvas pertencem a uma faixa de tamanho mais acessível a formigas (Tilman, 1978; Barton, 1986), aranhas e pequenas vespas, do que a aves, que freqüentemente predam presas maiores (Dempster, 1984; Kristensen, 1994). Tais fatores podem ter favorecido uma menor taxa de predação por aves nas plantas experimentais, embora provavelmente não tenham eliminado seu efeito, já que em várias ocasiões algumas espécies de aves, especialmente integrantes de bandos mistos, foram observadas forrageando nos estratos inferiores e vistoriando pequenos arbustos, de altura pouco superior à das plantas experimentais de S. pendula.

A taxa de mortalidade de 9% ao dia no tratamento MFR, com as plantas mais protegidas, indica a existência de outros fatores causando a mortalidade das larvas nas plantas, ou que alguns predadores foram capazes de superar as barreiras de proteção empregadas. O fato de que larvas criadas em plantas no laboratório ou mesmo alimentadas com folhas isoladas quase não sofrem mortalidade favorece a segunda alternativa.

Todas as categorias de predadores generalistas parecem se alimentar das larvas de Eurema albula. Predadores aéreos (aves e vespas) foram importantes, assim como predadores terrestres que alcançam a planta escalando-a. A mortalidade total por predação foi conseqüência de uma pressão da ordem de 28% ao dia, resultante da ação conjunta de todas as categorias de predadores generalistas investigadas.

A detecção de diferenças espaciais na intensidade de predação (entre habitats) foi comprometida por limitações de amostragem e o resultado pode não corresponder a uma realidade biológica. O pequeno número de repetições, associado ao pequeno número de larvas utilizadas por planta, resultou em variâncias muito elevadas em todos os tratamentos, impedindo que os valores de mortalidade fossem considerados estatisticamente diferentes. O efeito dos tratamentos nas taxas de mortalidade não foi suficientemente intenso para diminuir o efeito da variação devida ao acaso, mesmo com o esforço de amostragem realizado.

Embora aumentar o número de larvas por planta pudesse contribuir para minimizar o efeito de variação casual, tal procedimento geraria outro problema. Uma grande quantidade de larvas por planta representa uma situação artificial, já que em condições naturais plantas pequenas comumente não comportam um número elevado de larvas. Isto resultaria numa superestimativa da taxa de predação real, pois muitos tipos de predadores respondem mais rapidamente ao aumento na densidade de presas (p.ex., Solomon e Glen, 1979; Jones et al.,

1987; Crawford e Jennings, 1989). Como o aumento do número de plantas experimentais levaria a dificuldades práticas relacionadas com tempo de manipulação e vistoria de gaiolas, a melhor maneira de se refinar o experimento (aumentando o poder do teste) seria aumentar o número de repetições. No presente estudo esse procedimento foi impedido pela escassez sazonal de larvas de E. albula. No ano de 1996, a população de E. albula da área de estudo manteve-se em níveis bastante baixos, mesmo durante a estação seca, quando geralmente atinge seu pico populacional. Ainda que contando com um insetário e plantas hospedeiras para obtenção de imaturos, a escassez de adultos no campo (mais precisamente na área do experimento, já que os adultos parecem ter migrado para “bolsões úmidos” na Reserva; K. S. Brown, comunicação pessoal) dificultou a criação e obtenção de larvas nas quantidades necessárias para a realização de um grande número de replicações e a execução do experimento de exclusão por um longo período de tempo.

Aspectos metodológicos como a mortalidade de larvas causada pelo seu aprisionamento nas barreiras de resina, redução do impacto de formigas e aranhas pelo fato das plantas terem sido transplantadas, assim como um efeito atrativo das barreiras de resina sobre alguns predadores podem ser seguramente desconsiderados. No caso dos tratamentos MG e MGR, a possibilidade de que a tela de arame, mesmo possuindo uma malha grossa, tenha influenciado parcialmente o acesso de vespas às plantas não pode ser descartada. Uma possível solução para este problema seria usar um espantalho para afastar aves, assegurando assim a não interferência na predação por vespas. Além disso, nenhum dos métodos de exclusão deve ter sido totalmente eficaz na exclusão de certos predadores, como algumas aranhas, que tanto podem alcançar a planta escalando-a como saltando ou se pendurando de plantas vizinhas por fios de seda. Aranhas compreendem um grupo de predadores relativamente abundantes na área, e além disso, foram efetivamente

observadas predando larvas de E. albula em plantas de S. pendula. Um dos eventos, inclusive, ocorreu numa planta experimental. O efeito desse tipo de predador pode estar embutido nos resultados de todos os tratamentos, inclusive na mortalidade causada por “outros fatores” no tratamento MFR. O impacto relativo das diversas categorias de predadores na mortalidade das larvas será maior ou menor, dependendo do quanto da mortalidade pode ser atribuída a outras causas.

A maioria dos estudos de exclusão mostrando o impacto dos inimigos naturais, inclusive predadores, sobre insetos fitófagos, foi realizada em regiões temperadas, enfocando outros grupos de organismos (p.ex., Askenmo, 1977; Gunnarsson, 1996 - aranhas; Joern, 1986 - gafanhotos) ou comunidades de artrópodos (p.ex., Holmes et al., 1979; Atlegrim, 1989; Floyd, 1996), dificultando a comparação com os resultados obtidos neste estudo.

De um modo geral, métodos de exclusão têm sido úteis em demonstrar que aves são predadores importantes em diferentes sistemas, como florestas (Holmes et al., 1979; Marquis e Whelan, 1984; Gunnarsson, 1996), campos (Joern, 1986) e regiões áridas (Floyd, 1996) e agrossistemas (Dempster, 1967; Krisensen, 1994).

Particularmente quanto a lepidópteros, Dempster (1967) estimou em cerca de 20% a predação sobre larvas Pieris rapae por aves na Inglaterra, enquanto Kristensen (1984), usando gaiolas de exclusão, atribuiu a aves 27,9% da mortalidade de larvas de Pieris brassicae num campo de cultivo da Dinamarca. Em ambos os estudos a taxa de predação por aves foi estimada para o estágio larval, o que resulta em taxas de mortalidade diária inferiores às obtidas para E. albula neste estudo. Além disso, os estudos de Dempster (1967) e Kristensen (1994) foram realizados em áreas de cultivo, que devem facilitar a atuação das aves.

Outro aspecto importante é a possibilidade de aves, como um nível trófico superior, afetarem indireta e positivamente a sobrevivência de fitófagos, reduzindo a abundância de espécies do nível trófico intermediário, como por exemplo, aranhas (comprovadamente predadores de larvas de *E. albula*). Este tipo de efeito indireto foi demonstrado recentemente por Spiller e Schoener (1994) e Floyd (1996), e deve ser freqüente em ambientes complexos como florestais tropicais, onde são comuns os predadores que se alimentam em mais de um nível trófico.

Apesar da maioria das espécies de vespas (Vespidae) se alimentarem de larvas de lepidópteros (Krombein, 1967), sua importância como predadores não tem recebido muita atenção, especialmente em regiões tropicais. Alguns estudos disponíveis para regiões tropicais referem-se ao comportamento de detecção de presas (Raveret Richter e Jeanne, 1985) e atividades de forrageamento (Gobbi e Machado, 1986; Machado *et al.*, 1987, 1988; Prezoto *et al.*, 1994; Giannotti *et al.*, 1995), sendo muito freqüente o relato de lepidópteros como parte predominante da dieta das vespas. Porém, estudos enfatizando particularmente o papel de vespas na predação de lepidópteros são praticamente inexistentes, o que também é válido para formigas e aranhas.

O recente estudo de Andrade e Benson (1996) na Reserva Florestal de Linhares avaliando a intensidade de predação sobre insetos fitófagos tropicais usando larvas artificiais de massa de modelar mostrou que, em 80% dos modelos atacados, as marcas eram de mandíbulas de insetos, identificadas como sendo predominantemente de vespas. Este resultado concorda com a menor taxa de mortalidade estimada para aves neste estudo.

Assim como verificado para *E. albula*, em dois outros estudos que avaliaram especificamente o impacto de formigas sobre larvas de lepidópteros em ambientes tropicais, a

exclusão de formigas das plantas hospedeiras aumentou significativamente a sobrevivência das larvas (Smiley, 1986; Freitas e Oliveira, 1996). Entretanto, ao contrário do observado para E. albula, Smiley (1986) conclui que formigas foram os principais predadores de Heliconius ismenius, atribuindo pouca ou nenhuma participação de outros predadores na mortalidade das larvas, enquanto em Freitas e Oliveira (1996) o impacto de outros inimigos naturais sobre larvas da borboleta Eunica bechina não foi avaliado.

Predação de pupas

Apesar da pupa de E. albula ser bastante críptica durante grande parte do período de desenvolvimento, parece que aves possuem uma acuidade visual suficientemente apurada para detectar e preda as borboletas neste estágio. Nesse processo, a ave aparentemente remove a pupa inteira, sem deixar vestígios no local. Diversas vezes bandos mistos e aves isoladas foram observadas forrageando nos locais dos experimentos. Admitindo-se que a maioria dos ataques sofridos pelas pupas tenham sido causados por aves, a ausência de diferenças significativas nas taxas de ataques entre os habitats pode ser parcialmente explicada pela grande mobilidade dessa categoria de predadores. As aves aparentemente estão regulando seu forrageamento de tal forma que cada ambiente está sendo examinado com a mesma intensidade. Uma evidência disto é que durante o levantamento de aves um mesmo indivíduo de Schiffornis turdinus (Pipridae) foi capturado tanto no interior da mata quanto na vegetação de mussununga.

A taxa média de mortalidade verificada neste estudo para 5 dias foi de 62,2%, implicando numa taxa diária de mortalidade de 17,7% e uma taxa de mortalidade para o estágio (9-13 dias) de 83-92%. Este valor pode ser uma superestimativa, já que em populações naturais larvas em fase de pré-pupa podem se fixar em locais mais protegidos do que os locais utilizados durante o experimento. Baker (1970) demonstrou que a chance de pupas de Pieris brassicae e Pieris rapae serem predadas por aves foi influenciada pelo seu grau de exposição em diferentes substratos num jardim da Inglaterra. Seria interessante a execução de um experimento usando pupas de E. albulu escondidas em vários graus, para avaliar se a exposição e conspicuidade são realmente importantes, além de acompanhar larvas no campo para descobrir onde pupas se fixam naturalmente.

Borboletas da espécie Battus philenor apresentam dimorfismo quanto ao padrão de coloração das pupas, e pupas verdes e marrons podem ser encontradas numa mesma população. A sobrevivência de pupas de B. philenor foi estudada experimentalmente por Sims e Shapiro (1983), através da exposição de ambos os tipos de pupas em diferentes substratos (ramos verdes da vegetação e troncos de carvalhos). Pupas foram significativamente mais predadas nos troncos do que nos ramos, independentemente da cor, e a taxa diária média de predação foi de 1,4%. Foi verificada uma tendência de maior susceptibilidade à predação das pupas de cores contrastantes com o substrato, mas as diferenças não foram estatisticamente significativas. Aves e roedores foram sugeridos como predadores importantes.

White (1986) ressaltou que dados de mortalidade em pupas são raros para Lepidoptera. No seu levantamento de 8 estudos com 7 espécies de borboletas em regiões temperadas, a mortalidade média de pupas devido à predação variou de 0 a 100%, com um valor médio em

torno de 60%. Entretanto, este valor representa a mortalidade para o estágio, que é comumente muito longo nas regiões mais frias.

Num estudo de 3 anos Euphydryas editha bayensis, uma borboleta de campo rupestre, White (1986) acompanhou a sobrevivência de pupas no campo. A mortalidade das pupas variou de 53 a 89%, sendo a predação e baixas temperaturas os principais fatores de mortalidade. A taxa de predação oscilou de 32 a 74%, para um período de exposição variando de 17 a 27 dias (taxas diárias de 2,1 e 4,9%, respectivamente). A mortalidade foi causada principalmente por aves e roedores. Estes valores são bem inferiores aos obtidos para E. albula, sugerindo uma maior intensidade de predação nos trópicos. Cook *et al.* (1994), utilizando pupas congeladas, avaliou experimentalmente a intensidade de predação sobre pupas da mariposa Lymantria dispar numa floresta de pinheiros da América do Norte, encontrando uma taxa de mortalidade média de 68,3% para um período de 5 dias de exposição (20,5% ao dia). Aproximadamente 75% da mortalidade foi causada por pequenos mamíferos e o restante foi atribuído a formigas. Mais recentemente, Harrison e Wilcox (1995) avaliaram a predação em pupas da mariposa Orgyia vetusta, em áreas com alto e baixo nível de infestação. A taxa média de predação em áreas com densidades “normais” (i.e., não em estado de irrupção), após 6 dias de exposição, foi de 60-83% (14,2-25,6% ao dia), e formigas foram consideradas os principais predadores.

Como destacado por White (1986), dados sobre mortalidade de pupas são escassos na literatura, seja como parte de tabelas de vida ou mesmo como estudos específicos sobre aspectos da ecologia das pupas. A taxa de predação de pupas de Eurema albula foi bem superior às taxas encontradas para lepidópteros de regiões temperadas (Baker, 1970; Sims e Shapiro, 1983; White, 1986), excetuando-se as espécies de mariposas que são pragas e sujeitas

à irrupções periódicas (Cook *et al.*, 1994; Harrison e Wilcox, 1995), em que a intensidade de predação foi semelhante à encontrada neste estudo. Os principais predadores citados foram aves, pequenos mamíferos e formigas, ao contrário deste estudo, onde aves parecem ser os principais predadores.

Potenciais predadores

As estimativas de potenciais predadores de larvas e pupas de Eurema albula resultaram em 11 espécies de formigas, 7 espécies de vespas, 12 espécies de aranhas e 21 espécies de aves.

Formigas comumente atacam ovos e larvas pequenas de lepidópteros (Koptur, 1984; Waseloh, 1989; Barton, 1986), mas também podem atacar larvas grandes (Jones, 1987) e sua eficiência em predar insetos herbívoros varia grandemente entre espécies (Schemske, 1980; Koptur, 1984). Apesar da variação na intensidade e eficiência na predação, formigas pertencentes a 6 dos 8 gêneros registrados neste estudo já foram observadas predando insetos herbívoros em outros estudos (p.ex., Schemske, 1980; Koptur, 1984; Barton, 1986), evidenciando o real potencial das formigas amostradas na área como predadores. Duas das 11 espécies registradas, Pseudomyrmex termitarius e Crematogaster sp., foram observadas predando larvas de E. albula. A composição de espécies variou pouco entre os três habitats estudados, e apesar da abundância das formigas variar em função da densidade dos ninhos (Laine e Niemelä, 1980; Jones, 1987), as presas estão submetidas a um conjunto semelhante de predadores nos três ambientes.

Nas plantas grandes de S. pendula na borda da mata, a abundância de nectários extraflorais pode contribuir para aumentar o número de formigas, já que quanto maior o número de ramos na planta, maior a probabilidade de que alguns apresentem nectários extraflorais ativos, favorecendo a presença de formigas. Porém, a presença de formigas nos nectários extraflorais de S. pendula se dá de forma bastante pontual e irregular, e os nectários extraflorais, apesar de contribuírem, parecem não determinar a presença ou abundância de formigas em plantas grandes. Plantas grandes devem acumular maior número de presas, que pode também favorecer a presença de formigas.

A maior riqueza de vespas foi verificada na borda da mata, seguida do interior da mata e da mussununga. O aumento gradual no número de vespas verificado ao longo do experimento ocorreu independentemente das variações de temperatura no período. É possível que tenha resultado de um maior número de vespas descobrindo gradativamente as iscas, passando então a retornar diariamente. Entretanto, a manutenção da diferença relativa entre os habitats ao longo dos dias mostra que efetivamente há mais vespas no interior da mata do que na mussununga, e mais vespas na mussununga do que na borda.

Uma espécie de Eumenidae não identificada e Polistes versicolor foram observadas predando larvas de lepidópteros. Das 7 espécies registradas, duas espécies apenas (Agelaia angulata e Polybia sp.) somaram quase 90% do total de indivíduos observados. Indivíduos da espécie mais abundantes não foram observados predando larvas de E. albula. Entretanto, as espécies mais abundantes não são necessariamente os predadores mais eficientes. Além disso, todas as 7 espécies registradas na área se alimentam de larvas de lepidópteros (E. Giannotti, com. pessoal).

A maior frequência de aranhas em plantas grandes de S. pendula pode estar associada a uma maior abundância de presas nesses indivíduos. Isto pode ser resultado do maior tamanho em si (assim fornecendo um número mínimo de presas suficiente para sustentar uma aranha) e pelo aumento de “estruturas atrativas” a fitófagos e insetos visitantes, como flores, frutos e nectários extraflorais, assim como devido a insetos fitófagos que utilizam preferencialmente plantas de maior porte (p.ex., Phoebis spp. no caso de S. pendula). Das 12 espécies de aranhas registradas sobre S. pendula, 4 pertencem à família Salticidae, um grupo cujos representantes foram observados predando larvas de E. albula.

No experimento de exclusão, a utilização tanto de larvas como de plantas de S. pendula pequenas pode ter minimizado o impacto de predação por aves. Andrade e Benson (1996) verificaram uma maior intensidade de ataque sobre modelos de larvas de massa de modelar distribuídos nos estratos superiores da vegetação na área de estudo, mas principalmente durante a primavera e verão. Entretanto, várias das espécies presentes forrageiam no subbosque (p.ex., Thamnophilus punctatus, Myrmotherula axillaris, Xenops minutus, Xenops rutilans, Automolus leucophthalmus) e muitas outras (p.ex., Pachyramphus viridis, Hemithraupis flavicollis, Tachyphonus cristatus, Schiffornis turdinus, Attila rufus) podem descer regularmente para estratos inferiores, inspecionando pequenos arbustos de tamanho pouco superior ao das plantas usadas no experimento (observação pessoal).

A abundância de aves não foi quantificada, mas as observações de campo indicam que aves foram abundantes e ativas nos três habitats em que foram realizados os experimentos de exclusão. A frequência de registros de bandos mistos e a observação da eficiência na captura de presas das aves insetívoras forrageando nesses bandos (incluindo larvas de lepidópteros na

sua dieta) indicam que aves são predadores de larvas, e especialmente de pupas, na área de estudo, em todos os habitats.

Além das 4 espécies observadas predando larvas de lepidópteros, Sick (1984) relatou que Pachyramphus viridis e Schiffornis turdinus se alimentam de lagartas de lepidópteros, e menciona ainda que Automolus leucophthalmus, Xenops minutus e X. rutilans se alimentam “de insetos e suas larvas”. Além disso, algumas espécies não estritamente insetívoras incluem insetos em sua dieta, especialmente na estação reprodutiva (Sick, 1984), como por exemplo Mionectes oleagineus.

CONCLUSÕES

Karban (1989) destacou as dificuldades em se estabelecer generalizações sobre a importância de forças “top-down” e “bottom-up”, mostrando que num sistema relativamente simples, envolvendo três espécies de insetos herbívoros sobre uma mesma espécie de planta, cada espécie foi influenciada primariamente por um fator diferente: competição, predação ou qualidade da planta hospedeira.

Apesar de haver alguns estudos de exclusão mostrando o impacto de predadores generalistas, especialmente aves, sobre comunidades de artrópodos (Askenmo, 1977; Atlegrim, 1989; Karban, 1989; Gunnarsson, 1996; Floyd, 1996), a maioria destes estudos foi realizada em regiões temperadas. Em sistemas tropicais naturais (excluindo agrossistemas) tais estudos experimentais são escassos (Spiller e Schoener, 1994; Dial e Roughgarden, 1995), sendo ainda mais raros aqueles enfocando o impacto de predadores sobre grupos específicos, como por exemplo, lepidópteros (Smiley, 1986).

Neste trabalho, foi possível mostrar a sobrevivência diferencial de larvas de E. albula em plantas hospedeiras de diferentes tamanhos, reforçando a idéia de que predadores generalistas podem constituir uma importante pressão seletiva moldando o comportamento de insetos fitófagos (Bernays, 1989) e indicando sua importância na determinação do nicho das espécies (Bernays e Graham, 1988), especialmente em ambientes tropicais (Basset, 1996).

No experimento principal, a técnica de exclusão revelou que há uma forte pressão de predação e que diferentes categorias de predadores generalistas se alimentam de larvas de Eurema albula. Isto foi demonstrado pelo gradativo aumento na sobrevivência das larvas conforme diferentes barreiras contra o acesso de grupos distintos de predadores foram

adicionadas às plantas. A taxa de mortalidade total resultou da ação conjunta de predadores terrestres (formigas e provavelmente aranhas) e aéreos (vespas e aves). O efeito de vespas e formigas sobre as larvas de E. albula foi semelhante, sendo inferido um menor impacto de aves, influenciado talvez pelo tamanho das larvas e plantas utilizadas. Pupas foram predadas com a mesma intensidade nos três habitats (interior da mata, borda da mata e mussununga), a uma taxa de aproximadamente 12% ao dia, sendo provavelmente aves os principais predadores.

Portanto, predadores generalistas exerceram um impacto importante nas fases de larva e pupa da borboleta E. albula na Reserva Florestal de Linhares. Esses resultados ressaltam a importância de forças “top-down” no controle populacional de insetos (mais precisamente fitófagos exófagos) em sistemas terrestres, e sua consequente influência na estruturação de comunidades tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atlegrim, O. 1989. Exclusion of birds from bilberry stands: impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* **79**:136-139.
- Andrade, I. e W. W. Benson. 1996. Attacks on imitation caterpillars reveal predation patterns in a tropical forest. *Bulletin of the Ecological Society of America* **77**:13
- Andrewartha, H. G. e L. C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ashby, J. W. 1974. A study of arthropod predation of Pieris rapae L. using serological and exclusion techniques. *Journal of Applied Ecology* **11**:419-425.
- Askenmo, C.; A von Bromssen; J. Ekman e C. Jansson. 1977. Impact of some wintering birds on spider abundance in spruce. *Oikos* **28**:90-94.
- Awan, M. S. 1990. Predation by three hemipterans: Tropiconabis nigrolineatus, Oechalia schellenbergii and Cermatulus nasalis, on the Heliothis punctiger larvae in two types of searching arenas. *Entomophaga* **35**:203-210.
- Baker, R. R. 1970. Bird predation as a selective pressure on the immature stages of the cabbage butterflies, Pieris rapae e P. brassicae. *Journal of Zoology* **162**:43-59.
- Barton, A. M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* **67**:495-504.
- Begon, M.; J. L. Harper e C. R. Townsend. 1996. *Ecology - Individuals, Populations and Communities*. 3ª edição, Blackwell Scientific Publications, London.
- Bellows, T. S.; R. G. Van Driesche e J. S. Elkinton. 1992. Life-table construction and analysis in the evaluation of natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **37**:587-614.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* **8**:407-427.

- Berdegue, M.; J. T. Trumble; J. D. Hare e R. A. Redak. 1996. Is it enemy-free space? The evidence for terrestrial insects and freshwater arthropods. *Ecological Entomology* **21**:203-217.
- Bernays, E. A. 1989. Host range in phytophagous insects: the potential role of generalist predators. *Evolutionary Ecology* **3**:299-311.
- Bernays, E. A. e M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* **69**:886-892.
- Campbell, R. W. e T. R. Torgersen. 1982. Some effects of predaceous ants on western spruce budworm pupae in north central Washington. *Environmental Entomology* **11**:111-114.
- Carter, P. E. e A. L. Rypstra. 1995. Top-down effects in soybean agroecosystems: spider density affects herbivore damage. *Oikos* **72**:433-439.
- Coley, P. D.; J. P. Bryant e F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* **230**:895-899.
- Connell, J. H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. Balanus glandula and several predatory species of Thais. *Ecological Monographs* **40**:49-78.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* **122**:661-696.
- Cook, S. P.; F. P. Hain e H. S. Smith. 1994. Oviposition and pupal survival of gypsy moth (*Lepidoptera*: *Lymantriidae*) in Virginia and North Carolina pine-hardwood forests. *Environmental Entomology* **23**:360-366.
- Cornell, H. V. e B. A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *American Naturalist* **145**:563-593.
- Costa, F. M. B.; A. T. Oliveira-Filho e P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in Qualea grandiflora (*Vochysiaceae*) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology* **17**:362-365.
- Courtney, S. 1988. If it's not coevolution, it must be predation? *Ecology* **69**:910-911.

- Courtney, S. P. e A. E. Duggan. 1983. The population biology of the Orange Tip butterfly Anthocharis cardamines in Britain. *Ecological Entomology* **8**:271-281.
- Crawford, H. S. e D. T. Jennings. 1989. Predation by birds on spruce budworm Choristoneura fumiferana: functional, numerical and total responses. *Ecology* **70**:152-163.
- Davidson, J. e H. G. Andrewartha. 1948a. Annual trends in a natural population of Thrips imaginis (Thysanoptera). *Journal of Animal Ecology* **17**:193-199.
- Davidson, J. e H. G. Andrewartha. 1948b. The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in size of a natural population of Thrips imaginis (Thysanoptera). *Journal of Animal Ecology* **17**:200-222.
- 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. 1983. The natural control of populations of butterflies and moths. *Biological Review* **58**:461-481.
- Dempster, J. P. 1984. The natural enemies of butterflies. pp. 97-104 in Vane-Wright, R.I. and P. R. Ackery (eds.) *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London.
- DeVries, P. J. 1987. *The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Dial, R. e J. Roughgarden. 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. *Ecology* **76**:1821-1834.
- Floyd, T. 1996. Top-down impacts on creosotebush herbivores in a spatially and temporally complex environment. *Ecology* **77**:1544-1555.
- Fowler, S. V. 1985. Differences in insect species richness and faunal composition of birch seedlings, saplings and trees: the importance of plant architecture. *Ecological Entomology* **10**:159-169.

- Freitas, A. V. L. e P. S. Oliveira. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology* **65**:205-210.
- Gianotti, E.; F. Prezoto e V. L. L. Machado. 1995. Foraging activity of Polistes lanio lanio (Fabr.) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **24**:455-463.
- Gilbert, L. E. e M. C. Singer. 1975. Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **6**:365-397.
- Gobbi, N. e V. L. L. Machado. 1986. Material capturado e utilizado na alimentação de Polybia (trichothorax) ignobilis (Haliday, 1836) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade de Entomológica do Brasil* **15**:117-124.
- Gradwohl, J. e R. Greenberg. 1982. The effect of a single species of avian predator on the arthropods of aerial leaf litter. *Ecology* **63**:581-583.
- Gunnarsson, B. 1983. Winter mortality of spruce-living spiders: effect of spider interactions and bird predation. *Oikos* **40**:226-233.
- Gunnarsson, B. 1996. Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. *Journal of Animal Ecology* **65**:389-397.
- Hairston, N. G. 1989. *Ecological Experiments: Purpose, Design and Execution*. Cambridge University Press, NY.
- Hairston, N. G., F. E. Smith e L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* **94**:421-424.
- Harrison, S. e C. Wilcox. 1995. Evidence that predator satiation may restrict the spatial spread of a tussock moth (Orgyia vetusta) outbreak. *Oecologia* **101**:309-316.
- Hassell, M. P. 1978. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hassell, M. P. 1985. Insect natural enemies as regulating factors. *Journal of Animal Ecology* **54**:323-334.

- Hayes, J. L. 1984. Colias alexandra: a model for the study of natural populations of butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera* **23**:113-124.
- Hirose, Y.; I. Susuki; M. Takagi; K. Hiehata; M. Yamasaki; M. Kimoto; M. Yamanaka; M. Iga e K. Yamaguchi. 1980. Population dynamics of the citrus swallowtail Papilio xuthus L. (Lepidoptera: Papilionidae): mechanisms stabilizing its numbers. *Researches on Population Ecology* **21**:260-285.
- Holmes, R. T., J. C. Schultz e P. Nothnagle. 1979. Bird predation on forest insects: an exclosure experiment. *Science* **206**:462-463.
- Homes, R. T. e J. C. Schultz. 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Canadian Journal of Zoology*. **66**:720-728.
- Hunter, M. D. e P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* **73**:724-732.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven: Yale University Press.
- Irwin, H. S. e R. C. Barneby. 1982. The American Cassiinae: a synoptical revision of Leguminosae tribe Cassieae subtribe Cassiinae in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **2**:455-918.
- Jeffries, M. J. e J. H. Lawton. 1984. Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of Linnean Society*. **23**:269-286.
- Joern, A. 1986. Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper populations (Orthoptera: Acrididae) in a sandhills grassland. *Oikos* **46**:243-249.
- Jones, R. E. 1987. Ants, parasitoids, and the cabbage butterfly Pieris rapae. *Journal of Animal Ecology* **56**:739-749.
- Jones, R. E.; V. G. Nealis; P. M. Ives e E. Scheermeyer. 1987. Seasonal and spatial variation in juvenile survival of the cabbage butterfly Pieris rapae: evidence for patchy density-dependence. *Journal of Animal Ecology* **56**:723-737.

- Karban, R. 1989. Community organization of Erigeron glaucus folivores: effects of competition, predation, and host plant. *Ecology* **70**:1028-1039.
- Kiritani, K. e J. P. Dempster. 1973. Different approaches to the quantitative evaluation of natural enemies. *Journal of Applied Ecology* **10**:323-330.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of Inga (Mimosoidae) saplings by ants. *Ecology* **65**:1787-1793.
- Kristensen, C. O. 1994. Investigations on the natural mortality of eggs and larvae of the large white Pieris brassicae (L.) (Lep., Pieridae). *Journal of Applied Entomology* **117**:92-98.
- Krombein, K. V. 1967. *Trap-Nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests and Associates*. Smithsonian Press, Washington, D.C.
- Lack, D. L. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford University Press, New York.
- Laine, K. J. e P. Niemelä. 1980. The influence of ants on the survival of mountain birches during an Oporinia autumnata (Lep., Geometridae) outbreak. *Oecologia* **47**:39-42.
- Lawton, J. H. e D. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist* **118**:317-338.
- Loader, C. e H. Damman. 1991. Nitrogen content of food plants and vulnerability of Pieris rapae to natural enemies. *Ecology* **72**:1586-1590.
- Luck, R. F., M. Shepard e P. E. Kenmore. 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. *Annual Review of Entomology* **33**:367-391.
- Machado, V. L. L.; N. Gobbi e D. Simões. 1987. Material capturado e utilizado na alimentação de Stelopolybia pallipes (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **16**:73-79.
- Machado, V. L. L.; N. Gobbi e V. V. Alves-Jr. 1988. Material capturado e utilizado na alimentação de Polybia (trichothorax) sericea (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae). *Revista Brasileira de Zoologia* **5**:261-266.

- Marquis, R. J. e C. J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* **75**:2007-2014.
- Matson, P. A. e M. D. Hunter. 1992. The relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology* **73**:723.
- May, R. M. 1972. Limit cycles in predator-prey communities. *Science* **177**:900-902.
- McIntosh, R. P. 1991. *The Background of Ecology - Concept and Theory*. Cambridge University Press.
- 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.
- Nicholson, A. J. 1954a. Compensatory reactions of populations to stress, and their evolutionary significance. *Australian Journal of Zoology* **2**:1-8.
- Nicholson, A. J. 1954b. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* **2**:9-65.
- Nicholson, A. J. 1958. Dynamics of insect populations. *Annual Review of Entomology* **3**:107-136.
- Oliveira, P. S.; A. F. da Silva e A. B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* **74**:228-230.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* **100**:65-75.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* **15**:93-120.
- Petersen, R. G. 1985. *Design and Analysis of Experiments*. Marcel Dekker, New York, New York, USA.
- Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**:733-746.

- Prezoto, F.; E. Giannotti e V. L. L. Machado. 1994. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social Polistes simillimus Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae). *Insecta* **3**:11-19.
- Price, P. W. 1987. The role of natural enemies in insect populations. p. 287-312 in P. Barbosa e J. C. Schultz (org.) *Insect Outbreaks*. Academic Press, San Diego, CA.
- Pyke, D. A. e J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* **67**:240-245.
- 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.
- Rausher, M. D. 1981. Host plant selection by Battus philenor butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. *Ecological Monographs* **51**:1-20.
- Raveret Richter, M. A. e R. L. Jeanne. 1985. Predatory behavior of Polybia sericea (Olivier), a tropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**:165-170.
- Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology*. 3ª ed., W. H. Freeman and Company.
- Riechert, S. E. e L. Bishop. 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology* **71**:1441-1450.
- Royama, T. 1992. *Analytical Population Dynamics*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Royama, T. 1996. A fundamental problem in key-factor analysis. *Ecology* **77**:87-93.
- Schemske, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by Costus woodsonii (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology* **68**:959-967.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* **122**:240-285.
- Scriber, J. M. e F. Slansky. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* **26**:183-211.

- Schultz, J. C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology* **69**:896-897.
- Sick, H. 1984. *Ornitologia Brasileira*. Editora Universidade de Brasília, Brasília, DF. v. 1 e 2.
- Sih, A.; P. Crowley; M. McPeck; J. Petranka e K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **16**:269-311.
- Silva, A. G. A.; C. R. Gonçalves; D. M. Galvão; A. J. L. Gonçalves; J. Gomes; M. N. Silva e L. Simoni. 1968. Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil: seus parasitos e predadores. Tomo 1 Parte II. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro, Brasil.
- Sims, S. R. e A. M. Shapiro. 1983. Pupal color dimorphism in California *Battus philenor* (L.) (Papilionidae): mortality factors and selective advantage. *Journal of the Lepidopterists' Society* **37**:236-243.
- Smiley, J. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology* **67**:516-521.
- Sokal, R. R. e F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2ª edição, W. H. Freeman and Company.
- Solomon, M. E. e D. M. Glen. 1979. Prey density and rate of predation by tits (*Parus* spp.) on larvae of codling moth (*Cydia pomonella*) under bark. *Journal of Applied Ecology* **16**:49-59.
- Spiller, D. A. e T. W. Schoener. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* **75**:182-196.
- Stamp, N. E. e M. D. Bowers. 1988. Direct and indirect effects of predatory wasps (*Polistes* sp.: Vespidae) on gregarious caterpillars (*Hemileuca lucina*: Saturnidae). *Oecologia* **75**:619-624.
- Stamp, N. E. e M. D. Bowers. 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia* **88**:325-330.
- Steward, U. 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 T. R. S. Southwood. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology* **59**:686-692.
- Tilman, D. 1989. Ecological experimentation: strengths and conceptual problems. pp. 136-157 in G. E. Likens (ed.) *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives*. Springer-Verlag, New York.
- Vane-Wright, R. I. e P. R. Ackery. 1984. *The Biology of Butterflies*. Academic Press, London.
- Varley, G. C. e G. R. Gradwell. 1960. Key factors in insect population studies. *Journal of Animal Ecology*. **29**:399-401.
- Waseloh, R. M. 1989. Simulation of predation by ants based on direct observations of attacks on gypsy moth larvae. *The Canadian Entomologist* **121**:1069-1076.
- Watanabe, M. 1979. Oviposition of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae) in a deforested area. *Applied Entomology and Zoology* **14**:484-487.
- Watanabe, M. 1981. Population dynamics of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L., in a deforested area. *Researches in Population Ecology* **23**:74-93.
- White, R. R. 1986. Pupal mortality in the bay checkerspot butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae). *The Journal of Research on the Lepidoptera* **25**:52-62.
- White, T. R. C. 1978. The importance of relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* **33**:71-86.