

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



O ESTUDO DE INTERAÇÕES ENTRE LARVAS DE LEPIDÓPTEROS E
SEUS PREDADORES, UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL COM O
USO DE MODELOS PLÁSTICOS

Gustavo Schwartz

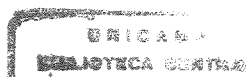
Orientador: Dr. Woodruff Whitman Benson

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) <u>Gustavo Schwartz</u>
e aprovada pela Comissão Julgadora.

A handwritten signature in dark ink, appearing to read "Woodruff Whitman Benson".

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas, para obtenção do título de
Mestre em Ecologia.

Campinas, junho de 2001



UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

NIDADE B @
 CHAMADA:
T/ UNICAMP
Sch 95e
 OMBO BC/ 464 10
 ROC. 46-892/01
 C ☐ D ☒
 PREC. R\$ 11,00
 DATA 15/09/01
 N.º CPD.

CM00159794-7

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

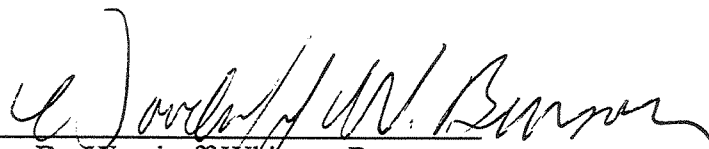
Schwartz, Gustavo

Sch95e O estudo de interações entre larvas de lepidópteros e seus predadores, uma abordagem experimental com o uso de modelos plásticos/Gustavo Schwartz. - - Campinas, SP. [s.n.], 2001.
92f. ilus.

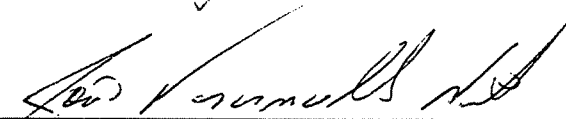
Orientador: Woodruff Whitman Benson
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia.

1. Predação. 2. Lepidóptera. 3. Comportamento. 4. Lagarta. I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

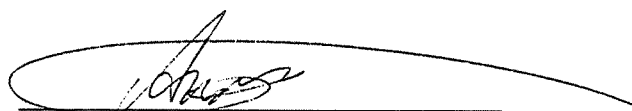
BANCA EXAMINADORA



Dr. Woodruff Whitman Benson



Dr. João Vasconcellos Neto



Dr. André Victor Lucci Freitas

Dra. Cláudia Alves de Magalhães

AGRADECIMENTOS

Em poucas linhas é impossível expressar o que devo a tantas pessoas que fizeram diferença para a realização deste trabalho.

Aos meus professores da Universidade Federal de Santa Maria Rocco A. Di Mare, Carla B. Kotzian e Ana Beatriz Moraes que durante minha graduação sempre me incentivaram a prosseguir no meio acadêmico.

Aos amigos santa-marienses Jeferson e Emilene A. Ortiz, Marcio O. Buss e Mario Jungbeck que, nas rodas de chimarrão me ajudaram a amenizar a saudade de casa dando um ar mais gaúcho a tão diferente vida em Campinas.

Aos meus colegas da turma de mestrado em Ecologia de 1999, André M. R. Chaves, Alexandre Rocha, Arthur Z. Guth, Gustavo Q. Romero, José Carlos Brombal, Lílían P. Pinto, Marcelo Malavazzi, Renato R. Ramos, Tiago E. M. D. Estrada e Viviane G. Ferro. Pelo agradável convívio, companheirismo e amizade que nunca faltaram nas disciplinas que fiz.

Aos colegas de laboratório pela amizade, acolhida, discussões, sugestões e pelo tão salutar ambiente de trabalho que me proporcionaram. Arlindo Gomes Filho pelas discussões de horas a fio, onde o assunto era sempre esmiuçado. E, pela ajuda em todas as fases do meu mestrado. Christiane D. Holvorcen, Sérgio H. Seike e Gabriela W. Chaves por várias sugestões pertinentes no início do trabalho. Claudio E. G. Patto que, além das discussões, obteve fotos bastante informativas sobre meus experimentos.

Aos colegas e professores do Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica 2000, responsáveis por um grande passo em minha vida como ecólogo.

A Renato M. de Jesus, Samir Gonçalves e demais amigos da Reserva Florestal de Linhares. Pelo imprescindível apoio logístico, convívio harmonioso e sugestões que possibilitaram dois meses de trabalho de campo.

Aos amigos (direção, funcionários e Guarda Municipal) da Área de Proteção Ambiental da Serra do Japi, pela hospitalidade em 22 dias de intenso trabalho.

A direção, funcionários e a Guarda Municipal da Reserva Mata de Santa Genebra por terem, em diferentes datas, proporcionado a execução de experimentos essenciais para o método que testei.

Meu agradecimento aos professores que integraram minha pré-banca e banca de mestrado. João Vasconcellos Neto pelo apoio em meu primeiro ano de mestrado e pelas sugestões nesta dissertação. Cláudia A. de Magalhães pelo incentivo em momentos difíceis que passei e pelas importantes sugestões. André V. L. Freitas pela ajuda, discussões e sugestões no decorrer do mestrado e em minha dissertação.

A Woodruff W. Benson, meu orientador, pelas importantes idéias, críticas e sugestões imprescindíveis para a execução desta tese e por ter me ensinado muito sobre como fazer Ecologia.

A Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão de uma bolsa (demanda social) de mestrado.

A minha tia Lia Fleig pela revisão final deste trabalho e, por ter me incentivado a continuar escrevendo.

Aos meus pais Cezar Augusto Schwartz e Maria Elizabeth Schwartz e meus irmãos Cristiano, Betina e Frederico Schwartz. Pelo constante incentivo a minha profissão de biólogo e por serem o referencial de minha vida.

E meu agradecimento especial a Simone F. Teichmann por ter me acompanhado durante todo o processo, sempre me incentivando. Por ter resistido aos longos períodos em que estive ausente, situações difíceis e por compreender a complexidade da formação de um cientista.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS.....	01
ÍNDICE DE FIGURAS.....	07
ÍNDICE DE TABELAS.....	09
RESUMO.....	10
ABSTRACT.....	11
INTRODUÇÃO GERAL.....	12
Objetivos Gerais.....	16
Objetivo Específicos.....	16
CAPÍTULO 1 – O USO DE MASSA DE MODELAR PARA ESTUDOS DE PREDACÃO EM LAGARTAS: UMA AVALIAÇÃO DO MÉTODO.....	17
Introdução.....	17
Material e Métodos.....	20
Áreas de Estudo.....	20
Características Gerais dos Experimentos.....	25
Avaliação do Método de Massa de Modelar.....	28
Horários de Ataque.....	30
Taxas de Ataque e Variáveis do Substrato.....	31
Resultados.....	33
Avaliação do Método de Massa de Modelar.....	33
Horários de Ataque.....	42

Taxas de Ataque e Variáveis do Substrato.....	47
Discussão.....	48
Avaliação do Método de Massa de Modelar.....	48
Horários de Ataque.....	49
Taxas de Ataque e Variáveis do Substrato.....	49
CAPÍTULO 2 – O USO DE MASSA DE MODELAR PARA ESTUDOS DE DISTRIBUIÇÃO LOCAL DE PREDADORES E DIFERENÇAS ENTRE REGIÕES GEOGRÁFICAS.....	51
Introdução.....	51
Material e Métodos.....	52
Áreas de Estudo.....	52
Distribuição Local de Predadores.....	54
Comparações Entre Regiões Geográficas.....	55
Resultados.....	56
Distribuição Local de Predadores.....	56
Comparações Entre Regiões Geográficas.....	61
Discussão.....	64
Distribuição Local de Predadores.....	64
Comparações Entre Regiões Geográficas.....	64
CAPÍTULO 3 – UM EXPERIMENTO PARA INVESTIGAR O SIGNIFICADO DO COMPORTAMENTO DE LAGARTAS QUE REPOUSAM EM FORMA DE “J”	66
Introdução.....	66

Material e Métodos.....	68
Áreas de Estudo.....	68
Os Experimentos.....	68
Resultados.....	72
Discussão.....	77
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	78
LITERATURA CITADA.....	80

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Localização das áreas investigadas.....	22
Figura 1.2. Reserva Florestal de Linhares.....	23
Figura 1.3. Área de Proteção Ambiental da Serra do Japi.....	24
Figura 1.4. Contribuição relativa de ataques por artrópodes pequenos, médios e grandes.....	37
Figura 1.5. Média, erro padrão e desvio padrão do número de células atacadas para cada uma das categorias de artrópodes (RFL – setembro de 1999).....	38
Figura 1.6. Distribuição dos ataques por aves em 10 dias de observação na Reserva Florestal de Linhares.....	39
Figura 1.7. Modelos atacados em grupos experimentais protegidos por resina impedindo artrópodes que se aproximam caminhando, gaiolas de tela contra artrópodes voadores e o tratamento controle sem impedimento de artrópodes.....	41
Figura 1.8. Distribuição dos ataques em dois turnos de observação, para a RFL e para o Japi.....	43
Figura 1.9. Contribuição relativa das três categorias de marcas de artrópodes na RFL em outubro de 1999 no período da noite e dia.....	44
Figura 1.10. Classes de ataques ocorridas durante o dia na RFL em setembro de 1999.....	45
Figura 1.11. Distribuição dos ataques em seis intervalos de duas horas em uma noite de	

acompanhamento na Mata de Santa Genebra.....	46
Figura 2.1. Número de ataques recebidos por lagartas artificiais expostas por 10 dias em 360 pontos consecutivos na RFL.....	57
Figura 2.2. Tamanho das manchas (número de pontos consecutivos) na RFL	58
Figura 2.3. Distribuição do número de ataques sofridos por lagartas artificiais colocadas em 360 pontos por 10 dias na RFL em setembro de 1999.....	60
Figura 2.4. Média, erro padrão e desvio padrão da percentagem de modelos atacados diariamente em áreas de estudo localizadas em quatro regiões geográficas.....	62
Figura 2.5. Contribuição relativa das três categorias de marcas de artrópodes para quatro áreas investigadas: RFL, Japi, Morro do Link e Manaus.....	63
Figura 3.1. Medidas dos modelos em forma de “T” e “J” (forma padrão) com as divisões imaginárias e o modo como foram fixados na folha	70
Figura 3.2. Padrão de distribuição dos modelos em formas de “T” e “J”.....	71
Figura 3.3. Número de ataques em modelos atacados apenas na extremidade cefálica e apenas na extremidade caudal: forma padrão, RFL setembro de 1999; forma padrão, Japi outubro de 1999; forma padrão, RFL fevereiro de 2000; com distinção cefálica e grandes.....	76

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1.1. Distribuição dos ataques por cinco categorias de danos em larvas artificiais fixadas em 360 pontos e acompanhadas por 10 dias (RFL – setembro de 1999).....	36
Tabela 1.2. Contraste de ataques em modelos verdes cilíndricos imitando larvas do pierídeo <i>Eurema albula</i> com círculos nas três categorias de artrópodes (Santa Genebra – abril de 2000).....	40
Tabela 2.1. Teste “runs” para tendência de agregação de ataques em pontos sequenciais ao longo de transectos na RFL em setembro de 1999 e fevereiro de 2000.....	59
Tabela 2.2. Número médio de pontos compondo manchas com um número de ataques maior e menor que a média.....	59
Tabela 3.1. Número de modelos atacados em forma de “T” e “J”: forma padrão, RFL setembro de 1999; forma padrão, Japi outubro de 1999; forma padrão, RFL fevereiro de 2000; com distinção cefálica e grandes.....	73
Tabela 3.2. Número de modelos atacados em forma de “T” e “J” atacados na extremidade cefálica: forma padrão, RFL setembro de 1999; forma padrão, Japi outubro de 1999; forma padrão, RFL fevereiro de 2000; com distinção cefálica e grandes.....	74
Tabela 3.3. Número de modelos atacados em forma de “J” somente na célula cefálica ou na célula caudal: forma padrão, RFL setembro de 1999; forma padrão, Japi outubro de 1999; forma padrão, RFL fevereiro de 2000; com distinção cefálica e grandes.....	75

RESUMO

Neste trabalho aperfeiçoa-se um novo método para o estudo de interações entre larvas de lepidópteros e seus predadores. O método consiste na simulação de larvas de lepidópteros de pele lisa usando massa de modelar. Os danos observados nos modelos são causados principalmente por artrópodes, com as taxas de ataque se mantendo constantes em dias sucessivos numa mesma área, exceto para aves que mostraram uma diminuição nestas taxas. Com o uso de gaiolas de exclusão e resinas de isolamento, demonstra-se que os artrópodes que atacam os modelos se aproximam, em sua maioria, caminhando. Quanto ao horário de atividades, em torno de 90% dos ataques ocorrem a noite, quando provavelmente a orientação visual tenha pouca importância. As taxas de ataque não se correlacionam ao tamanho e altura da folha, contendo a larva artificial. Usando transectos em linha com larvas artificiais de 10 em 10 m, demonstra-se que os ataques tendem a ficar agrupados em pontos ou grupos de pontos. O método foi empregado para comparar taxas e intensidade de ataques entre faunas de diferentes localidades, acusando variações entre elas. Em regiões tropicais e matas secundárias ocorre uma maior intensidade de atividade dos possíveis predadores do que em regiões sub-tropicais e matas primárias. Por fim o método é usado para uma questão comportamental, onde foram simuladas larvas que, usualmente repousam mantendo uma postura em forma de “J”. Sugere-se que este comportamento seja adaptativo contra predação provavelmente por formigas.

ABSTRACT

In this work has improved a new method to study interactions between Lepidoptera larvae and their predators. The method consists in a simulation of Lepidoptera larvae with smooth skin using modeling clay. Observed damages in the models are principally caused by arthropods, with attack rates keeping constants in successive days in the same area, except for birds that showed a decrease in these rates. With the use of exclusion cages and resin for isolation, it is showed that arthropods that attack models have a walking approximation. In relation to activity horary, around 90% of attacks happened at night, when likely the visual orientation has few importance. The attack rates do not have a correlation with size and height of the leaf that supports the model. Using linear transects with artificial larvae in 10 to 10 m, its showed that attacks tend to be grouped in points or groups of points. The method was employed to compare rates and intensity of attacks among faunas from different places, accusing variations among them. In tropical regions and secondary forests activity intensity of the possible predators is higher than the sub-tropical regions and primary forests. Finishing, the method was used for a behavioral question, where they were simulated larvae that usually rest in a “J” posture. It has suggested this behavior is adaptative against probably ant predation.

INTRODUÇÃO GERAL

A ordem Lepidoptera, com suas aproximadamente 200.000 espécies, é uma das maiores entre os insetos. É dividida em dois grandes grupos, os Heterocera (mariposas), abrangendo em torno de 92% do total de espécies e os Rhopalocera (borboletas) (Holloway *et al.* 1992).

O crescimento na fase larval é freqüentemente intenso. A morfologia de uma lagarta é fortemente moldada para a obtenção de alimento, com mandíbulas fortes e alto poder de processamento do alimento. Sua vida se resume quase exclusivamente na aquisição de massa corporal para a fase adulta (Stamp & Casey 1993). A duração do estágio larval pode variar desde poucas semanas até muitos meses, podendo ocorrer diapausa, em especial nas espécies adaptadas para ambientes com forte sazonalidade (Gotthard *et al.* 1999).

Em florestas temperadas, lagartas são importantes desfolhadores e podem responder por até 90% da riqueza de fitófagos sobre uma espécie de carvalho (Marquis & Whelan 1994). Larvas de lepidópteros ainda podem atuar como insetos brocadores de troncos, galhadores, minadores, predadores de sementes, flores ou até serem carnívoros, mas a grande maioria alimenta-se de folhas verdes (Janzen 1988), figurando entre os mais importantes desfolhadores, tanto em ambientes naturais (Tilman 1978, Atlegrim 1989, Torgersen *et al.* 1990, Marquis & Whelan 1994, Kamata & Igarashi 1996, Parry *et al.* 1997) como em agroecossistemas (Kfir 1997). E, podem ser especialistas; Diniz & Morais (1997) registram 74% das espécies de lagartas de uma área de cerrado, se alimentando em apenas uma família de planta hospedeira.

Como fitófagos, lagartas enfrentam fortes pressões bióticas por dois lados, um da planta onde se alimenta, que por sua vez pode produzir uma série de compostos secundários anti-herbivoria ou mesmo liberar odores que atraem parasitóides (Vinson 1976), e de outro lado enfrentam as pressões de inimigos naturais (Lawton & McNeill 1979). Larvas de lepidópteros estão sujeitas a uma ampla gama de patógenos (Kfir 1997, Maddox *et al.* 1999, Malakar *et al.* 1999), parasitas (Peter & David 1991, Parry *et al.* 1997) e predadores (Dyer 1997, Gomes-Filho 1997).

Os predadores de lagartas formam um grupo bastante grande e heterogêneo. Entre os vertebrados constam pequenos macacos, tatus, roedores e alguns marsupiais (Janzen 1988, Grushecky *et al.* 1998), lagartos e anuros (Evans 1986) e pássaros insetívoros (Holmes 1990). Lagartas podem servir como o principal item na dieta de pássaros insetívoros em ambientes temperados (Pelech & Hannon 1995). Predação por estas aves pode ser o fator preponderante de mortalidade (Parry *et al.* 1997).

Através de experimentos de exclusão mostrou-se que, pássaros em florestas temperadas podem reduzir marcadamente populações de lagartas, podendo exercer uma forte pressão de seleção natural (Holmes *et al.* 1979, Marquis & Whelan 1994). Atlegrim (1989) constatou uma redução de 63% nos fitófagos onde os pássaros insetívoros tiveram acesso. Ao crescer, a susceptibilidade de lagartas a diferentes predadores pode mudar. Na mariposa Saturniidae *Imbrasia belina*, existem grupos distintos de pássaros que predam em cada estágio larval (Gaston *et al.* 1997).

Invertebrados que predam lagartas também são bastante diversificados: coleópteros (Spieles & Horn 1998), dermápteros (Kfir 1997), hemípteros (Stamp & Bowers 1991, Dyer 1997, Parry *et al.* 1998), mantídeos (Montlor & Bernays 1993), aranhas (Damman 1986,

Peter & David 1991, Bardwell & Averill 1996) e opiliões (Steward *et al.* 1988) são alguns exemplos.

Himenópteros são importantes predadores de artrópodes (O'Neill & Evans 1982, Martins 1991, Guess & Guess 1993), e vespas sociais predam especialmente larvas de lepidópteros (Gobbi & Machado 1985, 1986, Machado *et al.* 1987, 1988). Devido a estas características, vespas do gênero *Polistes* podem ser usadas no controle da lagarta do tabaco *Manduca sexta* (Rabb & Lawson 1957) e em outros agroecossistemas (Gillaspy 1979). Gould & Jeanne (1984) encontraram uma redução na densidade de lagartas do pierídeo *Pieris rapae* em hortas de repolho onde foram instalados ninhos de *Polistes fuscatus*. Raw (1988) atribui a vespas sociais a permanência de baixos níveis populacionais de pragas em sistemas de rodízio de lavouras em comunidades indígenas no estado de Rondônia. Steward *et al.* (1988) constataram que vespas *Vespula maculiformis* e *Vespula squamosa* podem responder por 90% da predação em lagartas em florestas do sul dos EUA. Em observações no sul do Japão, Furuta (1983) demonstrou a que vespa *Polistes jadwigae* é capaz de responder a aumentos na densidade de lagartas, produzindo um efeito tão grande quanto aves no seu controle. O tamanho do corpo da vespa predadora pode estar positivamente relacionado com o tamanho da presa (Gaston *et al.* 1997). Dyer (1997) verificou que vespas tendem a atacar com maior frequência lagartas de estágios intermediários de desenvolvimento.

Formigas também podem ser predadores importantes de lagartas, especialmente em plantas que possuem nectários extra-florais (Tilman 1978, Smiley 1985, 1986). A pressão de predação por formigas pode ser tão forte a ponto de ser a responsável pela estruturação de comunidades de fitófagos (Heads & Lawton 1985). A cerejeira *Prunus serotina* possui nectários extraflorais que atraem a formiga *Formica obscuripes*, que por sua vez preda a

lagarta *Malacosoma americanum*, o maior desfolhador desta planta (Tilman 1978). Smiley (1985, 1986) demonstrou que a taxa de mortalidade de lagartas de *Heliconius ismenius* aumenta diretamente com o número de formigas visitando nectários extra-florais da planta hospedeira.

Predação pode estar selecionando diversos mecanismos de defesa em lagartas. Compostos químicos que conferem impalatabilidade podem atuar em todas ou algumas fases de vida de um lepidóptero (veja revisão em Trigo 2000). Dyer & Floyd (1993) mostram que larvas com dieta especializada tendem a ser mais rejeitadas pela formiga *Paraponera clavata* que larvas generalistas, devido a defesas químicas. Larvas que possuíam pêlos foram mais rejeitadas que larvas lisas, sendo esta interpretada como defesa mecânica.

Adaptações a predação são diversificadas, proteção química permite a evolução de aposematismo, de mimetismo e de anéis miméticos (Benson 1972, Malcolm 1990). Defesas contra aranhas pode incluir: a falta de movimento, coloração críptica ou em casos de impalatabilidade, a coloração aposemática (Bardwell & Averill 1996). Larvas palatáveis tendem a: alimentar-se na face inferior da folha, forragear durante a noite, abandonar a folha danificada sem que seja inteiramente comida, cortar o pecíolo de folhas danificadas ou ainda repousar longe destas folhas (Heinrich 1979). Estes comportamentos possivelmente representem defesas contra o ataque por predadores visualmente orientados, como vespas e aves (Heinrich & Collins 1983). Outras larvas constroem abrigos em folhas; úteis contra predadores como formigas e para evitar o desprendimento da planta hospedeira e manter um microclima favorável (Loeffler 1996). Algumas lagartas fazem “pontes de fezes” nas bordas das folhas que dificultam o acesso de formigas (Freitas & Oliveira 1996).

Objetivos Gerais

1. Avaliar e estabelecer limites mais claros no uso do método de massa de modelar para experimentos em predação de larvas de lepidópteros.
2. Ampliar as possibilidades de uso do método de massa de modelar para outras aplicações em ecologia, além das já conhecidas.

Objetivos Específicos

1. Verificar a que tipo de predador o método responde melhor e avaliar a susceptibilidade de ataques a altura e tamanho da folha em que um modelo é fixado.
2. Verificar se os modelos atacado refletem a heterogeneidade espacial de predadores.
3. Usando larvas artificiais, avaliar a relação entre uma postura de repouso em lagartas e o padrão de ataque por supostos predadores.

1. O USO DE MASSA DE MODELAR PARA ESTUDOS DE PREDACÃO EM LAGARTAS: UMA AVALIAÇÃO DO MÉTODO

INTRODUÇÃO

Predação é frequentemente difícil de se observar e medir sob condições naturais, levando ao desenvolvimento de diversos métodos indiretos para avaliá-la e quantificá-la. O'Donald & Pilechi (1970), Pilechi & O'Donald (1971) testaram a eficiência de padrões de mimetismo em lagartas tendo pardais como predadores. Para isto confeccionaram larvas artificiais com farinha e gordura, colorindo-as com corante não tóxico e mergulhando-as numa solução a 1% de quinino para torná-las impalatáveis. McKay (1991) estudou predação por aves no pierídeo inglês *Gonepteryx rhamni* na sua planta hospedeira *Frangula alnus*. Nos experimentos larvas artificiais não comestíveis confeccionadas com massa de modelar a base de parafina, foram fixadas sobre folhas. Danos produzidos por bicadas de aves tenderam a ser maiores em plantas mais sombreadas e mais altas, no entanto, as taxas de ataque diminuíram durante o experimento, que durou várias semanas. Madsen (1987) aparentemente foi o primeiro a utilizar massa de modelar em experimentos de predação. Foram comparadas taxas de ataque de mamíferos e aves em modelos simulando duas formas da serpente *Natrix natrix*, a procura de evidências para aposematismo na forma mais freqüente. As marcas de mordidas de mamíferos e bicadas de aves foram nítidas nos modelos. Brodie III (1993), testou níveis de predação para complexos miméticos de cobra coral. Cobras artificiais marrons (crípticas) foram mais atacadas que as com bandas de preto, vermelho e branco (imitando uma cobra coral). Os grupos responsáveis pelos

ataques foram identificados a partir das marcas deixadas nos modelos. Aves tenderam a concentrar ataques nas extremidades, enquanto que as marcas deixadas por mamíferos se distribuem aleatoriamente. Brodie III & Janzen (1995) comparam três padrões de coloração, marrom, aposemático de três cores e aposemático de duas cores, o último inexistente em cobras corais da região de estudo. Os dois padrões aposemáticos sofreram significativamente menos ataques do que o críptico, mas não diferiram entre si.

Andrade (1997) usou o método para avaliar predação em larvas de lepidoptera por aves e artrópodes. Os modelos verdes imitavam larvas do pierídeo *Eurema albula*. Ela mostrou que os ataques tenderam a ser mais freqüentes em estratos vegetacionais superiores a dois metros, e durante a estação chuvosa. Chaves (1998) demonstrou que modelos apresentando diferenciação cefálica são mais atacados e que os ataques tendem a ser dirigidos à cabeça. Num outro experimento ela mostra que modelos foram mais atacados quando fixados em folhas visualmente danificadas. A. Gomes-Filho (comunicação pessoal) observou que a freqüência de ataques por aves tende a aumentar em modelos maiores. Vasconcellos-Neto *et al.* (2000) utilizaram frutos feitos com massa de modelar para investigar o efeito de cor e forma sobre o consumo de frutos de *Melocactus violaceus* pelo lagarto *Tropidurus torquatus* (veja também Janzen & Brodie III 1995). Alves-Costa & Lopes (2001) aplicam o método para investigar a preferência de aves frugívoras para frutos com diferentes cores.

O método de massa de modelar quando usado para aves, pode estar sujeito a problemas de aprendizagem por parte destes predadores (McKay 1991, Alves-Costa & Lopes 2001). Inferências sobre taxas de ataque poderiam sofrer este efeito em experimentos repetidos numa mesma área em curtos intervalos de tempo. Entretanto não existem trabalhos quantificando este efeito.

As maiores vantagens do método são que marcas de ataques ficam registradas no modelo, enquanto que em experimentos onde são usadas presas reais, considera-se predada a larva que estiver desaparecida (Kiritani & Dempster 1973). Outra vantagem é que, modelos quando expostos em baixas densidades parecem não reforçar, tanto negativa como positivamente os ataques (veja os trabalhos que usam o método).

Os estudos de Andrade (1997) e Chaves (1998) mostram taxas de ataque de aproximadamente 40% a cada cinco dias. Desta forma, não se sabe exatamente quais são as taxas diárias de ataque, bem como os horários de maior frequência dos predadores.

Os objetivos deste trabalho foram:

1. Avaliar se ocorrem aumentos ou decréscimos nas taxas de ataque de invertebrados, com um aumento nos dias de exposição dos modelos.
2. Verificar se a forma do modelo influencia nas taxas de ataque, quais os horários de maior atividade dos predadores e que tipo de predador em potencial é responsável pelos danos.
3. Avaliar se as taxas de ataque estão relacionadas com a coloração, idade, altura desde o solo e comprimento das folhas em que os modelos são fixados.
4. Avaliar as taxas de ataque bem como se ocorre aumento ou diminuição dos ataques em larvas artificiais por parte de aves.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de Estudo

Os experimentos de avaliação do método de massa de modelar foram realizados em uma localidade no Espírito Santo e duas em São Paulo (Fig 1.1). Outros experimentos foram realizados em mais duas localidades (tratados no capítulo 2), uma no Amazonas e outra no Rio Grande do Sul. Estas localidades também estão indicadas na Figura 1.1.

Reserva Florestal de Linhares (RFL)

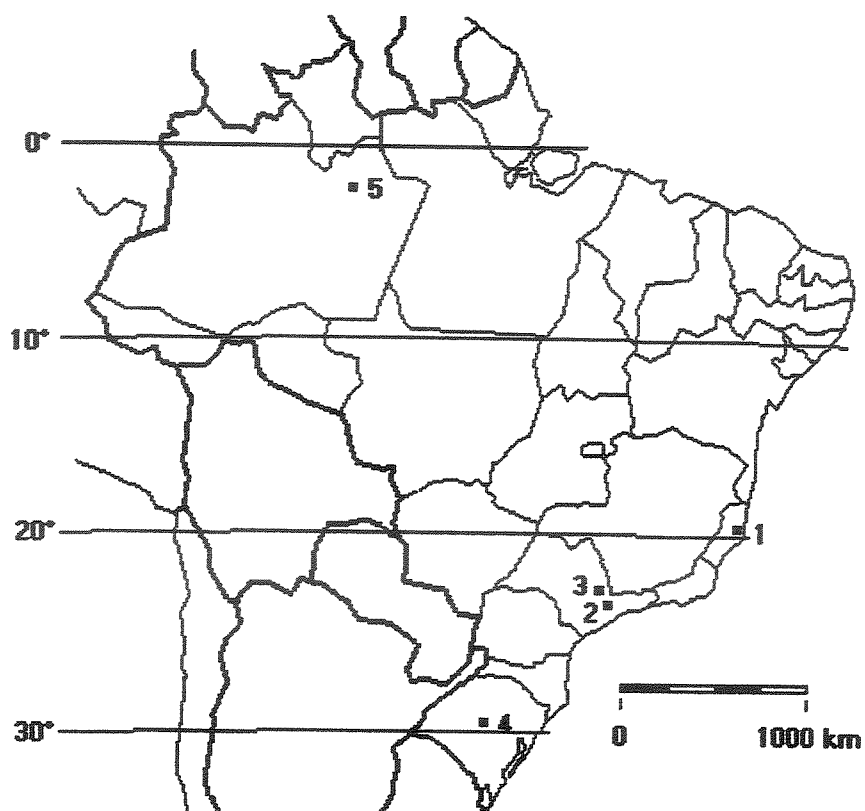
A Reserva Florestal de Linhares (19°30' S; 40°00' W) pertencente a Companhia Vale do Rio do Doce, situa-se nos municípios de Linhares e Sooretama, no Espírito Santo (figura 1.2). Sua área compreende 21.700 ha, sendo 17.800 ha ocupados com vegetação nativa remanescente de Mata Atlântica. O clima é moderadamente sazonal, com verões úmidos e quentes e invernos frios e secos. A precipitação anual varia de valores inferiores a 900 mm a superiores a 1500 mm (Garay *et al.* 1995). Na área existem três principais formações vegetacionais (Peixoto & Gentry 1990): floresta com dossel superior a 30 m, floresta com árvores de porte intermediário ou baixo (mussununga) e vegetação herbácea sobre um solo arenoso (campo nativo). A reserva conta com diversas estradas internas, sendo usadas neste trabalho transectos experimentais que foram monitorados ao longo de 14 delas (Cinco Folhas, Mantegueira, Roxinho, Bicuíba, Baba de Boi, Macanaíba Pele de Sapo, Orelha de Onça, Guaribu Sabão, Oiticica, Louro, Flamengo, Guaribu Amarelo, Peroba Osso e Farinha Seca) somando aproximadamente 40 km de transectos (veja figura 2.2).

Área de Proteção Ambiental da Serra do Japi (Japi)

A Serra do Japi (23°10' S; 47°00' W) é em grande parte coberta por Mata Atlântica remanescente. Tem uma área de 35.400 ha e altitudes entre 700 m a 1300 m, clima subtropical úmido fortemente sazonal, com geadas ocasionais no inverno. As chuvas concentram-se entre novembro e abril, chegando a 2.000 mm ao ano (Pinto 1992). Situa-se nos municípios de Jundiaí, Cabreúva, Pirapora do Bom Jesus e Cajamar, a leste do estado de São Paulo (os locais usados para transectos estão ilustrados na figura 1.3). Brown (1992) descreve a fauna de borboletas e suas bem demarcadas flutuações sazonais. Para os transectos foram usados aproximadamente 12 km de estradas internas (entre elas a Trilha do Mirante e a Rua Bauru), com altitudes desde 800 m a 1.200 m, num terreno bastante acidentado. Estas variações de altitude foram acompanhadas por variações na vegetação, nos pontos com maior cota encontrava-se floresta semidecídua de altitude, enquanto que nos locais mais baixos os estratos herbáceos eram mais abundantes (Leitão-Filho 1992, Rodrigues & Shepherd 1992)

Reserva Municipal Mata de Santa Genebra (Santa Genebra)

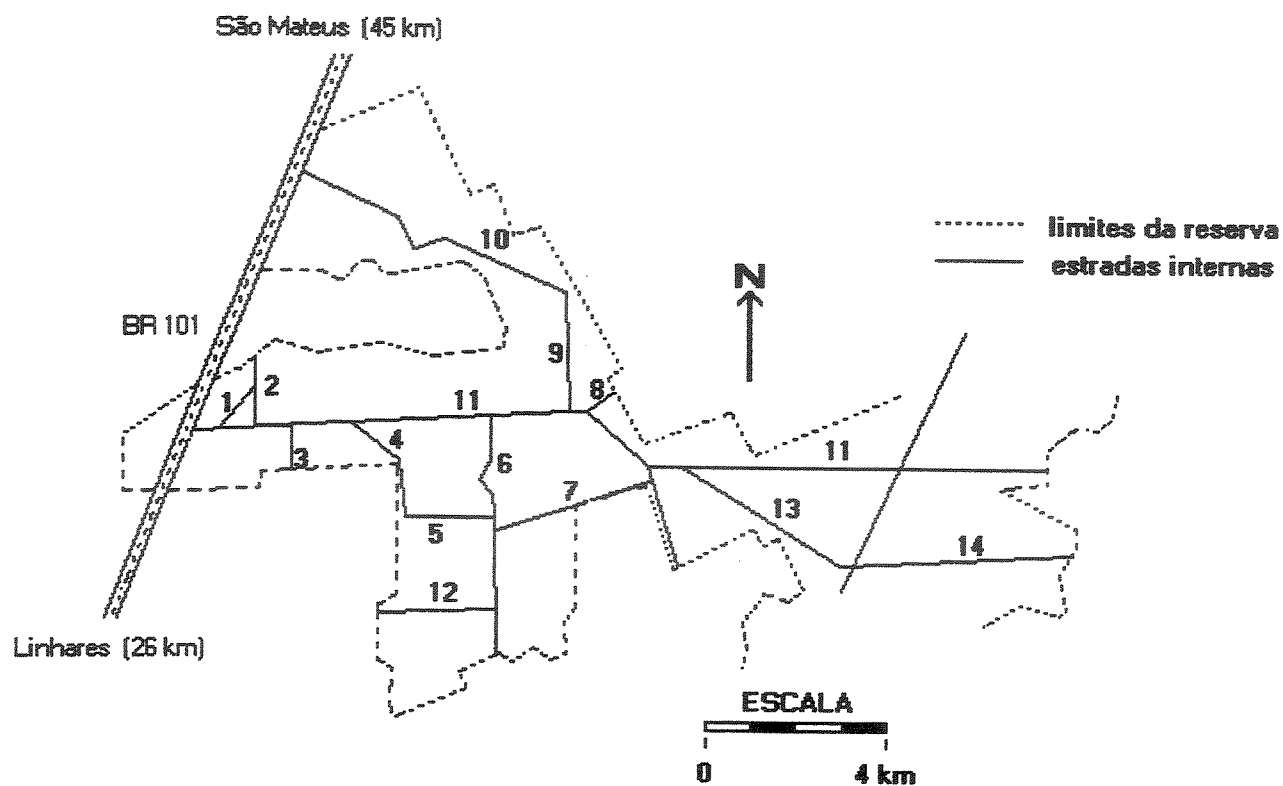
A Mata de Santa Genebra é um fragmento de floresta nativa perturbada de 250 ha (22°44' S; 47°06' W) na margem de zona urbana da cidade de Campinas, São Paulo. A vegetação predominante é floresta semidecídua (Silva 1992), altitude de 670 m, clima sazonal, com inverno seco e frio com infreqüentes geadas e precipitação média anual de 1.360 mm (Morellato & Leitão-Filho 1995). A Mata de Santa Genebra é um dos locais de São Paulo onde a fauna de borboletas é mais bem conhecida, sendo monitorada por vários ciclos sazonais (K.S. Brown Jr. & A.V.L. Freitas, comunicação pessoal). Na área foram usados aproximadamente 2,5 km de trilhas como transectos.



- 1) Reserva Florestal de Linhares, ES (RFL)
- 2) Serra do Japi, SP (Japi)
- 3) Reserva Municipal Mata de Santa Genebra, SP (Santa Genebra)
- 4) Morro do Link, RS*
- 5) Reserva do km 41, AM (Manaus)*

* Áreas tratadas no capítulo 2.

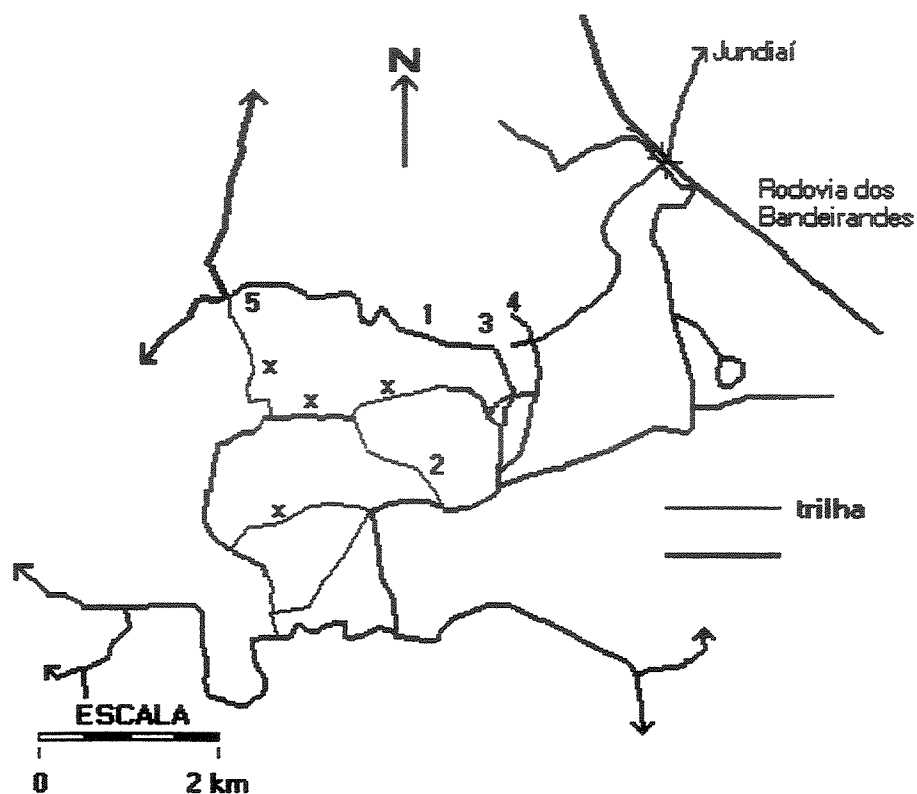
Figura 1.1) Mapa do Brasil mostrando a localização das áreas de estudo.



Estradas onde foram montados os experimentos.

- | | |
|---------------------------|---------------------|
| 1) Cinco Folhas | 8) Guaribú Sabão |
| 2) Mantegueira | 9) Oiticica |
| 3) Roxinho | 10) Louro |
| 4) Bicuiba | 11) Flamengo |
| 5) Baba de Boi | 12) Guaribu Amarelo |
| 6) Macanaíba Pele de Sapo | 13) Peroba Osso |
| 7) Orelha de Onça | 14) Farinha Seca |

Figura 1.2) Setor central da Reserva Florestal de Linhares, mostrando sua rede de estradas internas usadas nos experimentos.



- 1) Trilha do Mirante
- 2) Rua Bauru
- 3) Mirante
- 4) Escritório (Base de Estudos Ecológicos e Educação Ambiental)
- 5) Represa do DAE (Departamento de Água e Esgoto)
- x) Trilhas adicionais onde foram realizados transectos

Figura 1.3) Região da face norte da “Área de Proteção Ambiental da Serra do Japi”, no município de Jundiaí, mostrando onde foram realizados os experimentos.

Características Gerais dos Experimentos

Um método para avaliar diferenças relativas na intensidade de predação foi desenvolvido por Andrade (1997). Ela usou presas artificiais não comestíveis, fabricadas com massa de modelar, de tal modo que as marcas de mordidas deixadas por predadores enganados poderiam ser usadas para a obtenção de índices de predação e informações sobre sua natureza (identificação) a partir das características dos danos produzidos. Nos estudos realizados até o momento, sugere-se que os responsáveis pelos danos de artrópodes sejam vespas, em especial vespas sociais. Entretanto, ataques por artrópodes não foram confirmados no campo, faltando confirmação experimental sobre: 1) a hora em que ocorrem os ataques e, 2) se os artrópodes chegam as presas artificiais usando o voo ou andando. A massa de modelar utilizada nos experimentos pode ter características que favorecem ataques por estímulo tátil/ químico, sugerindo comparações com outros tipos de materiais desta natureza.

O modo de fabricação e as proporções dos modelos são basicamente as mesmas especificadas e recomendadas por Andrade (1997) e Chaves (1998), imitando a forma corporal e coloração de larvas da borboleta *Eurema albula* (Pieridae). Os modelos foram confeccionados com massa de modelar da marca Acrilex®, não tóxicas a base de parafina e sem sabor marcante para o paladar humano. Para fabricar as larvas usadas nos experimentos, barras das cores verde, amarela, azul e branco foram misturadas em proporções iguais para se obter um tom verde claro. A mistura era aquecida em banho-maria dentro de uma seringa plástica descartável (sem agulha) de 20 cm³ e em seguida espremida em tiras cilíndricas, e após resfriadas, cortadas com estilete no comprimento desejado. A relação usada de diâmetro e comprimento foi de 1:10, sendo a maioria com 1,5

mm por 15 mm. Diâmetros maiores que 1,5 mm eram obtidos com cortes na ponta da seringa.

No campo os modelos eram fixados em folhas de plantas nas margens de trilhas e estradas de pouco movimento, separadas a uma distância de 5 m a 10 m, dependendo do experimento. Uma vez percorrido a distância mínima para fixação, escolhia-se a folha de 0,5 m a 2,0 m de altura. Na folha o modelo era fixado na face superior próximos a nervura central com uma fina camada de resina Tanglefoot®. Andrade (1997) e Chaves (1998) usaram cola branca, que apresenta problemas de aderência quando molhado. A resina mostrou-se muito resistente a quedas causadas por chuvas, de fácil manipulação tanto para fixar o modelo como para retirá-lo quando danificado, e econômica (com um frasco de 156 g foi possível fixar mais de 5.000 modelos). O tempo de permanência de um modelo no campo até sua apuração de danos foi de 24 horas, sendo substituído caso atacado. O modelo atacado era acondicionado num envelope com uma anotação indicando sua orientação original. Assim, transectos com 360 pontos, após cinco dias, rendia um total de 1.800 observações. Qualquer experimento diferente deste protocolo geral, ou em que as unidades amostrais sejam outras, a natureza das divergências será especificada em sua descrição.

Após recolhidos, ainda no laboratório, de campo os modelos eram colados em etiquetas de papel com cola Super Bonder® e fixados numa plataforma de isopor (27 x 19 x 1,4 cm) com alfinete de costura. Cada plataforma comportava 248 modelos de 15 mm de comprimento. Posteriormente os modelos eram inspecionados numa lupa e, com o auxílio de uma régua (dividida em 10 intervalos de 1,5 mm), a localização dos danos foi representada por meio de desenhos esquemáticos. Cada um dos 10 intervalos foi considerado como uma “célula” (posição ao longo do corpo da larva artificial) para

posteriores análises de intensidade e posicionamento dos ataques. Os danos registrados em modelos foram classificados em cinco categorias:

1. Modelos com marcas de tamanho inferior a metade do diâmetro do modelo ($<0,75$ mm). Incluem-se nesta categoria marcas de raspagens (talvez de grilos), pequenos furos (possivelmente causados por hemípteros ou por ovipositor de vespas parasitóides) e marcas de mandíbulas pequenas (possivelmente formigas).
2. Modelos com marcas pareadas com aproximadamente a metade do diâmetro do modelo ($0,75$ mm) (provavelmente sejam himenópteros, como formigas ou vespas, pelas marcas claras de pares de mandíbulas efetuando uma mordida).
3. Modelos com marcas maiores que a metade do diâmetro do modelo, muitas vezes partindo-o em pedaços (vespas ou formigas grandes).
4. Marcas em forma de “v”, provavelmente produzidas por aves.
5. Danos não identificados que não se enquadram em nenhuma categoria. Esta categoria foi pouco freqüente e consistiu-se de grandes riscos ou marcas lembrando batidas, talvez em parte devido a objetos que tenham caído e danificado o modelo.

Modelos em que apareciam danos aparentemente múltiplos, representando mais de uma categoria, foram classificados como ataques distintos. Entretanto, nos cálculos de freqüência de modelos atacados foram consideradas como um evento único.

Avaliação do Método de Massa de Modelar

1. Se os modelos estiverem reforçando uma aprendizagem contra os ataques, espera-se que as taxas diminuam no decorrer dos dias de acompanhamento do experimento. Em caso de aprendizagem poderia haver uma redução nas taxas de ataque ou mesmo um aumento, comprometendo a independência dos experimentos. Para testar esta hipótese foram acompanhados por 10 dias 360 pontos distanciados 10 m entre si nas estradas Bicuíba, Baba de Boi e Macanaíba Pele de Sapo (RFL) em setembro de 1999. Para avaliar se as taxas de ataques variaram foi usado o teste G de homogeneidade (Sokal & Rohlf 1997, p. 692).
2. Se os modelos estiverem reforçando uma aprendizagem contra os ataques, espera-se que, em pares de modelos fixados numa mesma folha, apenas um seja atacado. Se isso não estiver acontecendo espera-se que, em pontos atacados, ambos os modelos apresentem marcas de mordidas da mesma categoria. Para avaliar esta hipótese foi montado um experimento na estrada do Roxinho (RFL), em setembro de 1999, usando dois modelos separados em 20 mm entre si na mesma folha em 120 pontos marcados e acompanhados por cinco dias.
3. Os modelos nos experimentos aqui descritos imitam o tamanho, formato e coloração da larva do pierídeo *Eurema albula*. O formato do modelo pode influenciar na probabilidade de ser atacado? Para predadores visualmente orientados, ao menos para aves, parece que sim (Pilechi & O'Donald 1970, Brodie III 1993). Se vespas, formigas ou aves, predadores em potencial, confundirem os modelos artificiais com larvas verdadeiras em função de sua forma, tratamentos com formato não larval deverão sofrer menos ataques. Ao contrário, ficará evidenciado que os ataques não

ocorrem exclusivamente em função da forma larval do modelo. Para o experimento foram fixados em folhas próximas dois modelos, um em forma de lagarta, com 19 mm de comprimento por 1,9 mm de diâmetro e outro em forma de cilindro com 6,7 mm de diâmetro por 15 mm de altura. Estas medidas fizeram que ambos os modelos cobrissem a mesma área sobre a folha ($35,2 \text{ mm}^2$) e também que tivessem volumes iguais (529 mm^3). Foram marcados 240 pontos, distanciados entre si 5 metros em trilhas da Santa Genebra em abril de 2000. O experimento foi vistoriado quatro vezes com intervalos de 1, 1, 3 e 3 dias.

4. Quanto ao tipo de predador em potencial, se insetos voadores como vespas (ou outros que cheguem voando) estiverem atacando, não teriam condições de passar por gaiola de exclusão de tela fina. Se formigas (ou outros animais que se locomovem caminhando) forem as responsáveis pelos ataques, não conseguiriam passar por barreira de resina. Para identificar o modo como o predador em potencial se aproxima do modelo foi montado na Mata de Santa Genebra um experimento usando barreiras seletivas e acompanhado por quatro dias. Em abril de 2000, em cada um de 90 pontos foram fixados dois modelos em folhas separadas do mesmo ramo. Foram três tratamentos, um ($n=30$) em que o ramo contendo os modelos era isolado com uma barreira de 2 cm de largura da resina Tanglefoot®, visando dificultar o acesso de predadores não voadores. Tomou-se o cuidado de isolar o ramo de objetos que pudessem servir de ponte para formigas ou outros animais. Outro tratamento ($n=30$) consistiu em gaiolas de exclusão de modo a impedir o acesso aos modelos de qualquer predador em potencial que voasse, mas não os que chegassem caminhando. As gaiolas consistiam de sacos (38,5 cm de lado por 46,0 cm de comprimento) com malha de 2 mm x 2 mm (38,5 cm de lado

por 46,0 cm de comprimento, de coloração verde e pouco influenciando na entrada de luz) costurados a partir de uma tela fina de náilon verde. Na boca do saco foi entrelaçado um barbante de modo a poder fechá-la em volta do ramo, porém deixando espaço para os predadores em potencial locomoverem-se pelo ramo. O terceiro tratamento (n=30) foi o controle, com dois modelos no mesmo galho mas em folhas diferentes. Dos 90 pontos marcados os tratamentos foram distribuídos na sequência “controle”, “resina” e “gaiola” repetidos sucessivamente.

Horários de Ataque

1. Andrade (1997) na RFL mediu taxas de ataque 5 dias após os modelos serem fixados. No entanto este tempo de espera não permite saber em que horários ocorre a maior incidência de ataques. Para verificar se há predominância de ataques durante o dia ou a noite foram vistoriadas larvas artificiais fixadas em 120 pontos a cada 12h durante cinco dias ao longo da estrada Cinco Folhas (RFL) em outubro de 1999. Em cada ponto foram expostos dois modelos vermelhos (de modo a contrastar com o substrato), um em folha jovem e outro em folha madura. Os dados com relação a idade da folha foram tratados num tópico a parte. Uma vistoria ocorria às 6h e a outra às 18h, horário de início e término de luz natural. O tempo gasto para percorrer todo o transecto era de aproximadamente 1,5h de modo que pela manhã o trabalho iniciava ainda no escuro às 5h30min e terminava às 7h, e a tarde durava das 17h30min até a noite, às 19h. O experimento foi repetido no Japi em novembro de 1999 (próximo a trilha do Mirante), usando 60 pontos de amostragem.

2. Para verificar se existe horários com maior frequência de ataques e identificar os maiores responsáveis, foi realizado um experimento usando pares de modelos, distanciados entre si em 2 m e revisados a cada 2 h no decorrer de uma noite. Foram marcados 72 pontos na Mata de Santa Genebra em abril de 2000.

Taxas de Ataque e Variáveis do Substrato

1. Espera-se que modelos conspícuos sejam mais atacados que os crípticos, se os responsáveis pelos ataques estejam orientando-se visualmente. Por outro, lado se não houver diferenças de ataques para modelos crípticos e conspícuos pode-se sugerir que a orientação visual e contraste de cores não sejam os principais meios de orientação para os responsáveis pelos danos. Mas isso poderá ser devido a imperfeições do modelo quanto a cripticidade. Andrade (1997) e Chaves (1998) testaram modelos com diferentes tonalidades de verde e, Chaves (1998) com outras cores, mas não encontraram diferenças significativas nas taxas de ataque. O fato de não terem registrado diferenças talvez se deva a variações na coloração do substrato. Para testar estas hipóteses foram monitorados 600 modelos em pontos nas estradas Guaribu Sabão e Flamengo (RFL) por 5 dias. Dos 600 modelos, 300 eram verde escuro e 300 verde claro. Destes, 150 de cada tonalidade foram fixados em folhas escuras (maduras) e outros 150 em folhas claras (jovens). O verde escuro foi obtido com a mistura de três partes de verde, duas de preto e uma de amarelo; e o verde claro com quatro partes de amarelo, uma de marrom e outra verde, com material de caixa de seis cores da marca Acrilex®. Os pontos dos quatro tratamentos foram dispostos alternadamente ao longo dos dois lados da estrada.

2. Com o contraste entre folhas verde escuras (maduras) e verde claras (jovens), é possível examinar a possibilidade de predadores concentrarem sua procura de presas em folhas novas, que possivelmente apresentam maiores quantidades de presas ou benefícios da planta (Downhower 1975, Bentley & Benson 1988, Gaume *et al.* 1997, Brouat *et al.* 2000). O tratamento foi repetido no experimento descrito no item anterior onde investigou-se as taxas de ataques durante o dia e a noite.
3. Pretende-se investigar se a intensidade de ataques varia com o tamanho e a altura da folha onde o modelo é fixado. No experimento da RFL em setembro de 1999 foram medidos: o comprimento e a altura desde o chão, das folhas onde foram fixados os modelos nos 100 primeiros pontos do transecto. Foi feita uma regressão linear simples da variável altura com a variável quantidade de modelos atacados por ponto e, desta segunda com variável comprimento da folha (estimador de tamanho).

RESULTADOS

Avaliação do Método de Massa de Modelar

Os resultados do experimentos para verificar tendências, onde foram fixados 360 pontos na RFL em setembro de 1999 indicam não haver qualquer tendência quanto a aumento ou diminuição nas taxas de ataque ($G=9,72$ $gl=9$ $p<0,3$ tabela 1.1), havendo uma média diária de $18,33 \pm 2,06\%$ de modelos atacados. Artrópodes pequenos produziram $58,9 \pm 5,3\%$ (média \pm desvio padrão) dos 671 ataques em 10 dias de observação; artrópodes médios $25,2 \pm 4,7\%$, artrópodes grandes $12,8 \pm 4,4\%$, aves $1,2 \pm 1,4\%$ e modelos com marcas não identificadas $1,9 \pm 1,7\%$ (veja a figura 1.4). A extensão dos danos em modelos atacados, dado pelo número de células danificadas, foi maior conforme o tamanho do artrópode (figura 1.5). O número de células danificadas diferiu entre as três categorias de artrópodes ($F_{(2,647)}=130,78$ $p<0,001$). O número de células atacadas por artrópodes grandes foi maior, principalmente devido ao tamanho das mandíbulas.

Com relação a ataques por aves, permaneceram em $1,19 \pm 1,44\%$ ao dia (tabela 1.1). Não houve variação estatisticamente significativa ($G=12,78$ $gl=9$ $p<0,20$) na frequência de ataques ao longo dos 10 dias do experimento, entretanto a possibilidade de aprendizagem pelas aves não pode ser descartada. Quando as taxas de ataque são ajustadas a uma função linear (figura 1.6) percebe-se uma tendência de diminuição nos ataques. Ao sofrerem a transformação do tipo raiz quadrada de $x + \frac{1}{2}$ os valores do número diário de ataque apresentam um coeficiente de inclinação de 0,787, denotando uma tendência de diminuição de danos causados por aves aos modelos.

No experimento onde foi avaliada a insistência do predador em potencial, o número total de pontos com pelo menos um modelo atacado foi de 87. Destes, 56 (64,4%) apareceram com os dois modelos atacados, com 42 (75,0%) apresentando o mesmo tipo de marca. Quando comparadas as frequências de ataques dos 56 pontos que tiveram os dois modelos atacados com os 42 que tiveram os dois modelos com marcas semelhante ($\chi^2=2,00$ gl=1 $p=0,16$) sugere-se que tenha sido o mesmo indivíduo que causou os danos. Isto leva a crer que os artrópodes tendem a insistir no ataque, não apenas em um modelo, mas em outro que estiver perto.

No experimento entre modelos em forma circular e imitando larvas de *Eurema albula*, não foi observada diferença nos ataques, nem quando separados nas categorias estabelecidas (tabela 1.2). Embora a diferença não tenha sido estatisticamente significativa, artrópodes pequenos morderam mais modelos com a forma de *Eurema albula*, foram 31 contra 26 (veja a tabela 1.2). Para aves, houve quatro modelos atacados imitando *Eurema albula*, contra nenhum modelo em forma de círculo. Embora a tendência não seja significativa, existe a possibilidade de aves estarem confundindo os modelos com larvas reais.

Quanto ao experimento com barreiras, para verificar o tipo de predador, o número de modelos atacados diferiu entre os tratamentos ($G=40,9$ gl=2 $p<0,01$). No tratamento com resina não apareceu nenhum modelo atacado. Os resultados sugerem que os principais responsáveis pelos danos são artrópodes que chegam caminhando. Houve um modelo atacado por ave (controle) e outro atacado por artrópode 3 (isolado com resina) que não entraram nas análises, pois no primeiro caso, porque aves não foram consideradas neste

experimento e no segundo porque caíram galhos estabelecendo pontes, o que deixava dúvidas sobre o tipo de animal responsável pela marca (figura 1.7).

Tabela 1.1: Distribuição dos ataques por cinco categorias de danos em larvas artificiais fixadas em 360 pontos e acompanhadas por 10 dias (RFL - setembro de 1999). Artrópodes 1; 2 e 3 (A1; A2 e A3) e marcas não identificadas (N.I.).

Tipo de dano	Dia de exposição										Σ
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
A1	44	39	44	38	43	32	43	47	32	32	394
A2	23	17	14	19	14	22	17	16	11	16	169
A3	5	14	8	8	15	8	9	10	4	6	87
Aves	3	1	0	2	0	1	0	0	1	0	8
N. I.	2	2	3	0	0	2	2	0	0	2	13
Σ	77	73	69	67	72	65	71	73	48	56	671

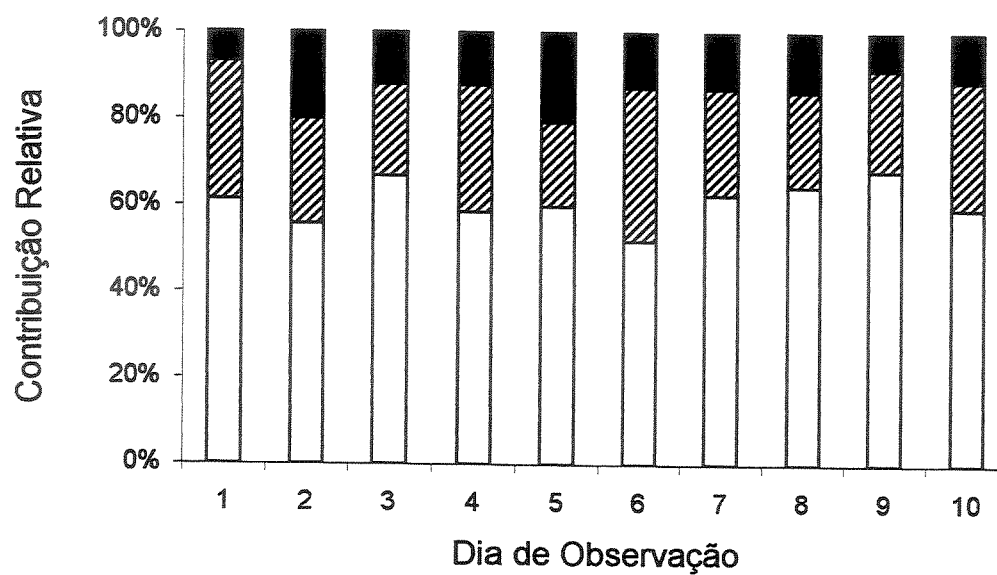


Figura 1.4: Contribuição relativa de ataques por artrópodes pequenos (tipo 1 - branco), médios (tipo 2 – listras) e grandes (tipo 3 - preto) na RFL em setembro de 1999.

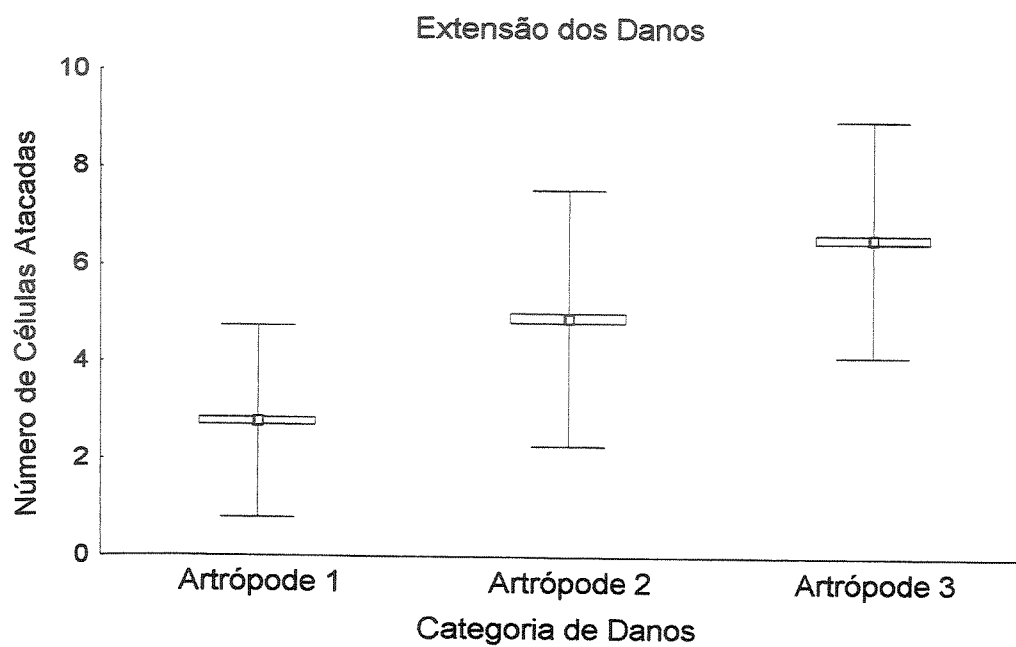


Figura 1.5: Média (quadrado), erro padrão (retângulo) e desvio padrão (barras) do número de células atacadas para cada uma das categorias de artrópodes (RFL - setembro de 1999).

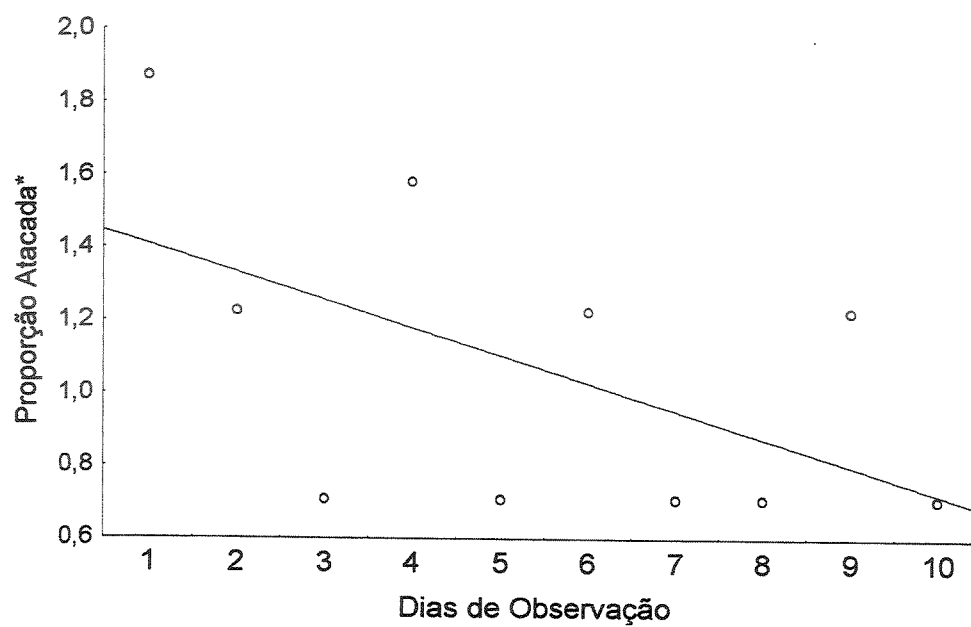


Figura 1.6: Distribuição dos ataques por aves em 10 dias de observação na Reserva Florestal de Linhares. *Números transformados para a raiz quadrada de $x + 1/2$ e coeficiente de inclinação de 0,787.

Tabela 1.2: Contraste de ataques em modelos verdes cilíndricos imitando larvas do pierídeo *Eurema albula* (n = 948) com círculos (n = 944) nas três categorias de artrópodes (Santa Genebra - abril de 2000).

Categoria	Número de ataques		$G_{\text{ajust.}}$	Gl	p
	Cilindros	Círculos			
Artrópode 1	31	26	0,44	1	>0,50
Artrópode 2	20	21	0,02	1	>0,80
Artrópode 3	25	26	0,04	1	>0,80

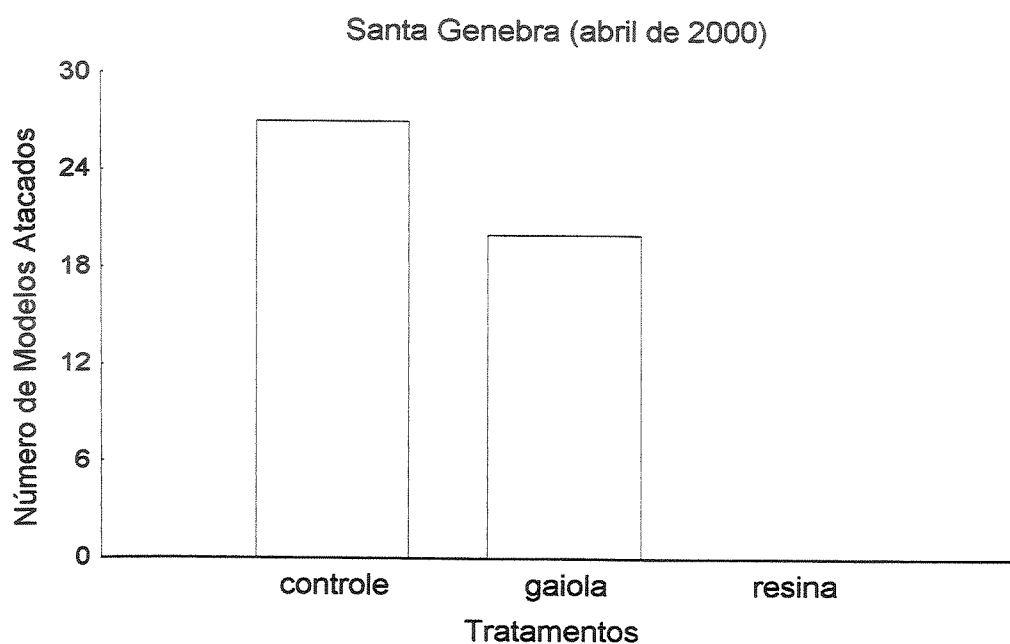


Figura 1.7: Modelos atacados em grupos experimentais protegidos por resina impedindo artrópodes que se aproximam caminhando, gaiolas de tela contra artrópodes voadores e o tratamento controle sem impedimento de artrópodes (acompanhados por quatro dias).

Horários de Ataque

Tanto na Reserva Florestal de Linhares como na Serra do Japi, em torno de 90% dos ataques ocorrem durante o período noturno (figura 1.8). Na RFL foram 188 (de 1133 expostos) ataques à noite contra 27 (de 1123 expostos) durante o dia. No Japi ocorreram 11 ataques à noite e somente um no período diurno. Na RFL o tipo de artrópode responsável pelos danos muda conforme o horário (figura 1.9), com uma forte queda de artrópodes grandes e médios durante o dia ($G=21,6$ $gl=2$ $p<0,01$). Como nos demais experimentos a maior parte dos danos consistiu em marcas muito pequenas de diversos formatos, todos da categoria 1.

Dos danos ocorridos durante o dia na RFL (figura 1.10), 85% são da categoria artrópode 1, talvez de ortópteros (raspagens) ou formigas pequenas. Os furos são devidos a pequenas mandíbulas com pouca intensidade na mordida, existindo a possibilidade de ser um ovipositor.

As observações realizadas em abril de 2000 na Santa Genebra sugerem dois picos de atividade, um entre 20 h e 22 h e outro entre 0 h e 2 h (figura 1.11). Entretanto o número de observações é baixo, de tal forma que não se pode afirmar que existam horários de pico.

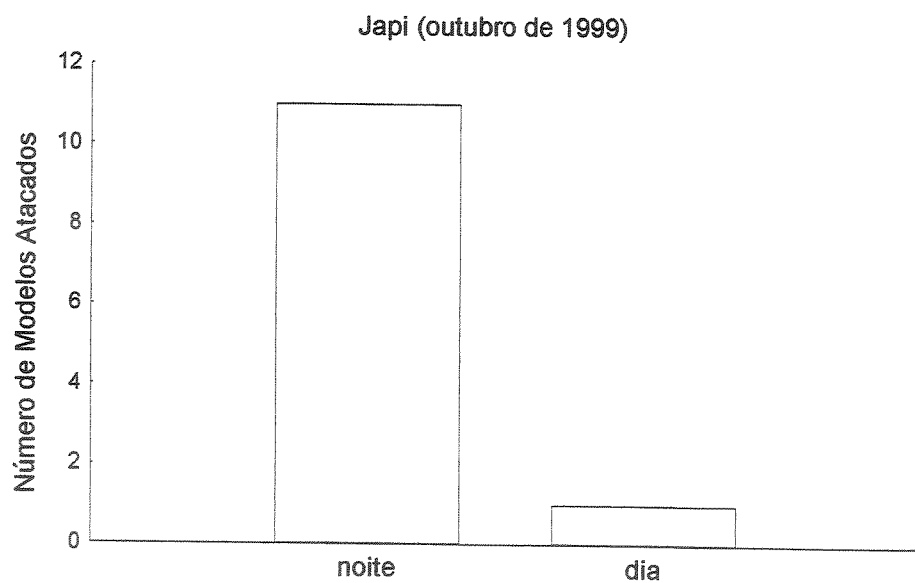
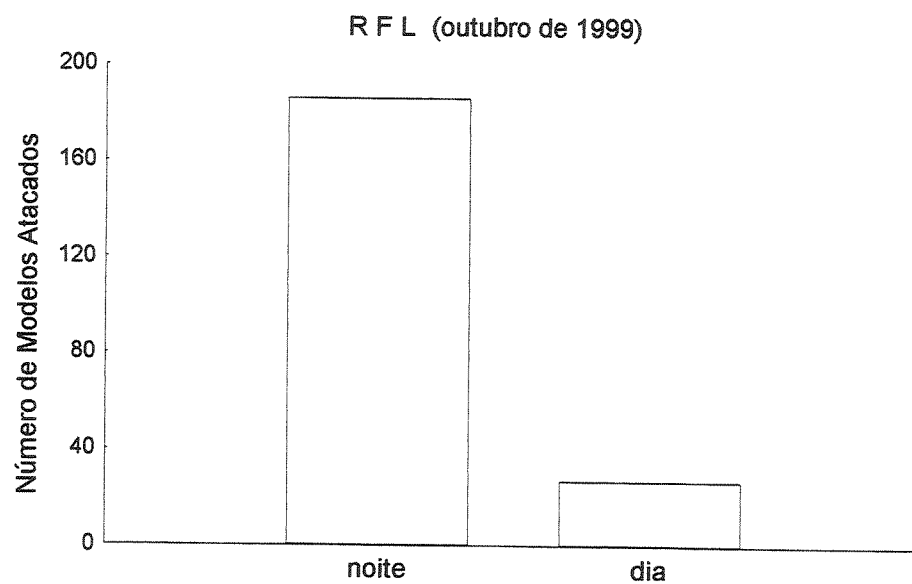


Figura 1.8: Distribuição dos ataques em dois turnos de observação, para a RFL $n=1133$ (noite) e $n=1123$ (dia); Japi $n=597$ (noite) e $n=592$ (dia).

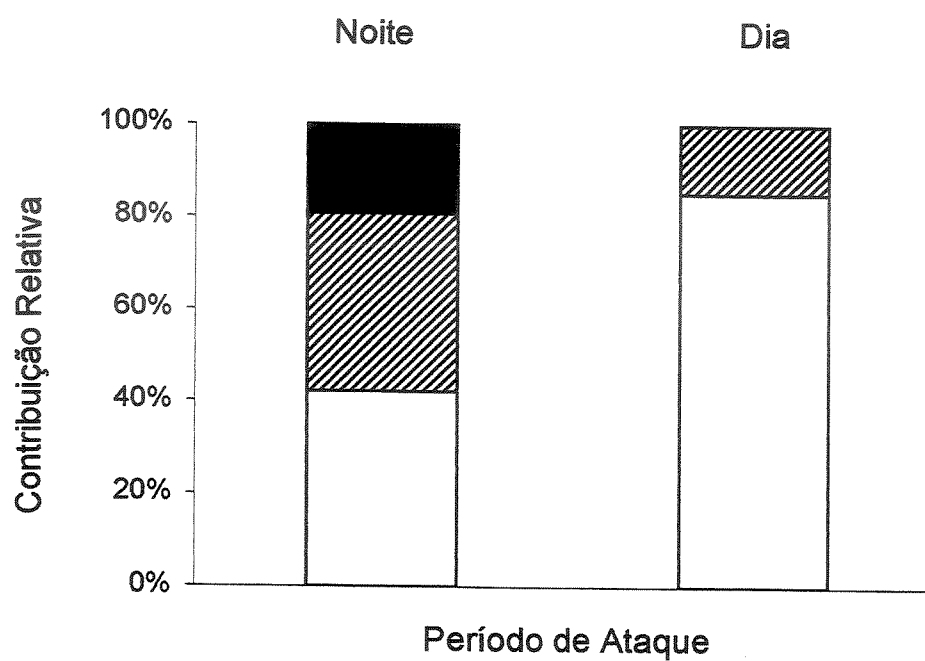


Figura 1.9: Contribuição relativa das três categorias de marcas de artrópodes na RFL em outubro de 1999; Artrópode 1 (branco), Artrópode 2 (hachurado) e Artrópode 3 (preto) no período da noite e dia.

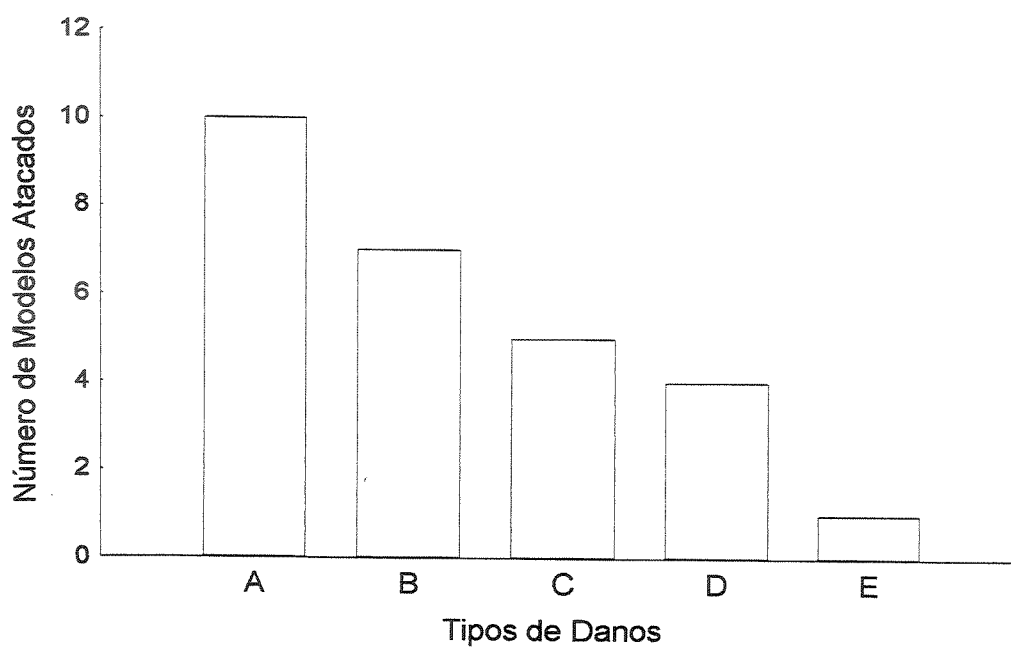


Figura 1.10: Classes de ataques ocorridas em 27 modelos atacados durante o dia na RFL em setembro de 1999. Os tipos de danos incluem: A) raspagens muito pequenas com menos de 0,5 mm, B) mandíbulas pequenas menores que 0,5 mm, C) pequenos furos, D) mandíbulas da categoria artrópode 2 e E) raspagens fundas.

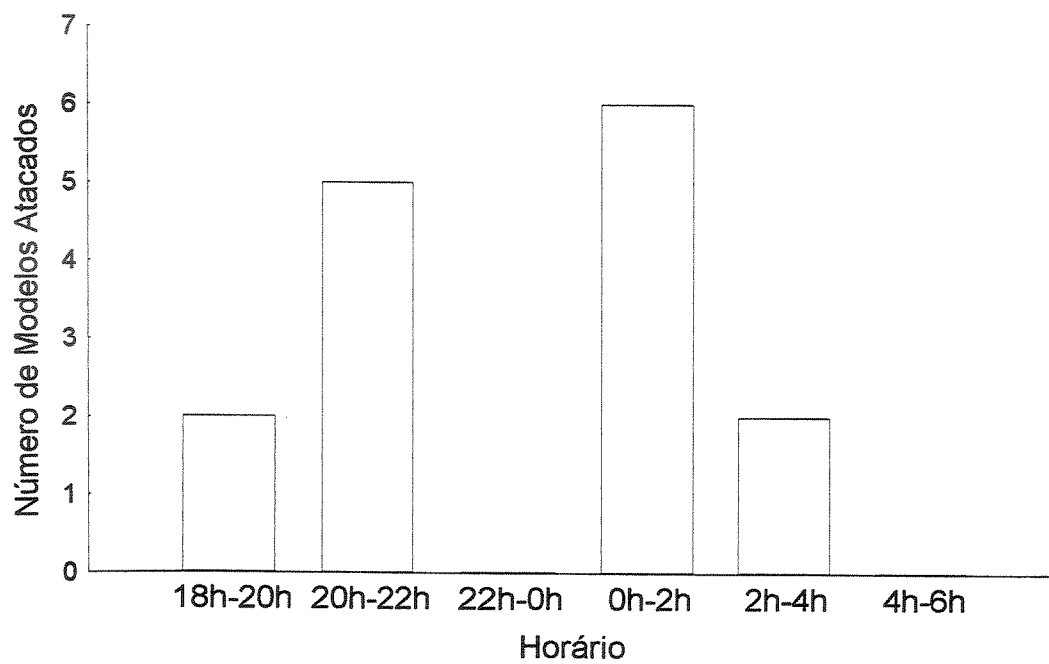


Figura 1.11: Distribuição dos ataques em seis intervalos de duas horas em uma noite de acompanhamento na Mata de Santa Genebra, com 144 modelos em 72 pontos marcados.

Taxas de Ataque e Variáveis do Substrato

No experimento em que foram testadas diferentes tonalidades de verde, não houve diferenças nas taxas de ataque ($G_{\text{ajust}}=0,24$ $gl=1$ $p>0,70$). Modelos crípticos com tonalidades de verde “iguais” a do substrato (239 modelos atacados $n=1485$ 16,1%), e os conspícuos com tonalidades de verde diferentes entre o modelo e o substrato (229 modelos atacados $n=1485$ 15,4%).

Nos experimentos que comparam ataques em folhas novas e maduras, foram 109 modelos atacados ($n = 1139$ 9,6%) em folhas maduras contra 103 ($n = 1118$ 9,2%) em folhas novas ($G_{\text{ajust}}=0,08$ $gl=1$ $p>0,70$) na RFL. No Japi a intensidade de ataque foi igual, com 6 eventos em folhas velhas ($n = 597$ 1%) contra 6 em folhas novas ($n = 592$ 1%). Isso indica que os artrópodes responsáveis pelos ataques percorrem tanto folhas novas (verde claro) como maduras (verde escuro).

No outro experimento, contrastando modelos crípticos e conspícuos, dos 600 pontos marcados, 300 eram com modelos fixados em folhas jovens e outros 300 fixados em folhas maduras. O experimento resultou em 261 ($n = 1480$ 17,6%) modelos atacados em folhas novas e 263 ($n = 1490$ 17,7%) em folhas maduras ($G_{\text{ajust}}=0,02$ $gl=1$ $p>0,80$), mostrando a mesma falta de tendência constatada no experimento anterior.

No experimento realizado na RFL em setembro de 1999, onde comparou-se a intensidade de ataque com duas variáveis das plantas onde os modelos foram fixados; o número mínimo observado de ataques foi zero e o máximo sete. Tanto a altura da folha (para faixa de altura testada de aproximadamente 80 cm) $r=0,16$ ($1,18\pm0,19$ m: $n=100$: $p=0,12$) e o comprimento $r=0,068$ ($12,8\pm4,2$ cm: $n=100$: $p=0,50$) não estão explicando a variável “quantidade de ataques”.

DISCUSSÃO

Avaliação do Método de Massa de Modelar

Não houve tendência em aumentar ou diminuir as taxas de ataque por predadores em dias consecutivos. Quanto a aves, embora não tenha ocorrido nenhuma tendência pronunciada nos dados, apresentaram uma tendência de diminuir as taxas de ataque com o aumento no número de dias de exposição, conforme sugerido por McKay (1991).

No experimento usando dois modelos na mesma folha, na maioria das vezes, ambos foram atacados. Isso sugere que, apesar dos modelos não serem comestíveis, não inibem a investida contra um segundo modelo ao lado. Entretanto, se forem formigas, diversos indivíduos da colônia podem passar na mesma folha. Sugere-se que os artrópodes em geral insistem em continuar mordendo o modelo. Assim o método pode ser utilizado em dias consecutivos numa mesma área sem alterações progressivas nas respostas dos predadores.

Modelos imitando a forma de larvas de *Eurema albula* foram atacadas na mesma proporção que em círculos. Isto sugere que a forma dos modelos não é relevante para estes estudos. A percepção dos diferentes predadores é variável, neste caso, em que provavelmente formigas estejam mordendo, características químicas devem estar determinando os ataques. Para aves, é provável que a forma seja a principal característica determinante dos ataques.

Embora as marcas se pareçam muito com mandíbulas de vespas, as evidências mostram que estas não se interessam pelos modelos de massa de modelar. Desta forma, o método de massas de modelar torna-se inviável para o estudo de predação por vespas, ao contrário do que sugerem Andrade (1997) e Chaves (1998). Os tipos de marcas que aparecem nas gaiolas de exclusão e controle são as mesmas (categoria artrópode 3).

Embora sem observações diretas, as evidências apontam para formigas como as principais responsáveis pelos danos. No controle apareceram dois modelos com marcas de pequenas raspagens, ausentes nas gaiolas e ramos isolados. Mas somente com estas informações é impossível concluir que sejam de artrópodes com aproximação aérea.

Horários de Ataque

Os resultados dos experimentos na RFL em setembro de 1999 e no Japi em outubro de 1999 apontam para um forte aumento de ataques por predadores durante a noite. No entanto ainda existem dúvidas sobre o modo como estes artrópodes se orientam e o que buscam nos modelos. É provável que marcas de grandes mandíbulas sejam devidas a formigas, conforme fica evidenciado no experimento com gaiolas de exclusão para vespas. Marcas do tipo artrópode 3 só foram observadas à noite (figura 1.9) mostrando um claro padrão de atividades deste artrópode. Outra possibilidade é que vespas noturnas do gênero *Apoica* estejam atacando os modelos.

No experimento na Santa Genebra os picos podem estar relacionados aos ciclos de atividades destes artrópodes. Fica também evidenciado que, em horários como no crepúsculo ou amanhecer, as taxas de ataque são baixas. Embora os modelos tenham sido acompanhados por toda a noite, não houve nenhuma observação direta de ataques. Apenas foram observados dois grilos sobre os modelos, sem que tivessem deixado algum dano.

Taxas de Ataque e Variáveis do Substrato

No experimento com cripticidade e conspicuidade, onde o contraste com o substrato foi o usado como critério na distribuição dos modelos, não foi encontrado nenhum padrão. Isto sugere que o modo de orientação destes artrópodes não seja visual ou que o contraste

não foi o suficiente para confundir os predadores. Pode ser que estes predadores percebam ambos os tipos de modelos com facilidade.

Quanto ao experimento com folhas jovens e maduras, apesar da expectativa de que predadores tendessem a concentrar mais ataques em folhas novas (Bentley & Benson 1988), os resultados obtidos aqui sugerem que eles atacam da mesma forma em todas as partes da planta. O fato de não se verificar preferências por determinadas partes da planta, talvez seja porque não tenha sido estudado um sistema em especial. Ao contrário dos estudos de Downhower (1975), Bentley & Benson (1988), Gaume *et al.* (1997) e Brouat *et al.* (2000) em que sistemas foram investigados. Neste trabalho todas as espécies de plantas foram tomadas ao acaso sem ter aparecido um padrão geral. E, por outro lado, os responsáveis pelos danos podem realmente não estarem demonstrando uma maior atividade em partes específicas da planta.

As medidas de comprimento e altura desde o chão das folhas onde os modelos foram fixados não mostraram um padrão claro. Embora a relação entre altura da folha e o número de vezes em que o modelo foi atacado tenha sido baixa (em 10 dias de acompanhamento $r=0,16$), teve uma probabilidade alta ($p=0,12$). Isto vem de acordo com os dados de Andrade (1997) que encontrou as maiores taxas de ataque em estratos mais altos.

Ao invés do comprimento da folha, a espécie da planta onde o modelo é fixado poderia estar explicando as taxas de ataques, entretanto os padrões encontrados foram outros, veja o capítulo 2.

2. O USO DE MASSA DE MODELAR PARA ESTUDOS DE DISTRIBUIÇÃO LOCAL DE PREDADORES E DIFERENÇAS ENTRE REGIÕES GEOGRÁFICAS

INTRODUÇÃO

Em ecologia, modelos de massa de modelar tem sido usados para estudos de predação (Andrade 1997) efeitos de coloração (Madsen 1987, Brodie III 1993, Brodie III & Janzen 1995, Chaves 1998), forma de corpo, hábitat e sazonalidade (McKay 1991, Andrade 1997, Chaves 1998) e comportamento de larvas (Chaves 1998). Embora em ambientes tropicais artrópodes sejam os causadores da maior parte dos danos a modelos artificiais imitando larvas de lepidópteros, sabe-se pouco sobre estes ataques. Ainda existem dúvidas sobre quais grupos de artrópodes estariam atacando os modelos (Andrade 1997, Chaves 1998). Dados apresentados no capítulo anterior indicam que a contribuição relativa de artrópodes que se aproximam caminhando é muito grande, com formigas possivelmente respondendo pela maior parte destes ataques.

Formigas em florestas tropicais podem habitar e nidificar tanto na serrapilheira como em copa (Yanoviak & Kaspari 2000). Formigas que habitam copas podem se distribuir em distintas associações de espécies, formando mosaicos (Majer 1993). Este padrão foi encontrado em florestas tropicais de diferentes continentes (Medeiros *et al.* 1995). Desta forma a distribuição em mosaicos pode ser um padrão geral, ao menos para as lavouras de cacau investigadas (Majer 1993). A forma em mosaico é mantida por meio de associações tanto positivas como negativas de modo que os espaços livres são rapidamente ocupados por uma ou poucas combinações de espécies de formigas (Young 1986, Majer *et*

al. 1994, Medeiros *et al.* 1995, Dejean *et al.* 1997). Esta distribuição também pode estar relacionada a competição por exploração, quanto a disponibilidade de locais para nidificação, bem como a forma como cada espécie nidifica (Young 1986, Medeiros 1995).

O objetivo deste capítulo foi verificar se os modelos artificiais que imitam larvas *Eurema albula* podem demonstrar algum padrão de distribuição espacial de ataques. Para isso segue-se o pressuposto de que formigas sejam as principais responsáveis pelos danos em modelos de massa de modelar e que estejam distribuídas em mosaico na Mata Atlântica.

Pretende-se ainda comparar eventuais diferenças entre áreas geograficamente separadas por meio de observações pontuais, quanto a intensidade de ataques (artrópodes) aos modelos e o tipo de dano deixado. Formigas podem estabelecer diferentes relações ou variar a intensidade de determinada relação conforme variações latitudinais (Jeanne 1979). Jeanne (1979) compara taxas de predação dentro de um gradiente latitudinal, o que por sua vez pode ser refletido nos modelos artificiais.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de Estudo

Os estudos sobre a intensidade de ataque e tipo de danos produzidos foram realizados em quatro áreas: Reserva Florestal de Linhares (RFL) - ES, Área de Proteção Ambiental da Serra do Japi (Japi) - SP, Morro do Link - RS e Reserva do Km 41 - AM. As duas primeiras áreas foram descritas no capítulo 1.

Morro do Link

O Morro do Link (29°38' S e 53°50' W) é uma área particular de 40 ha com aproximadamente 80% do solo coberto por remanescentes de floresta estacional decídua e semi-decídua no extremo sul da Serra Geral do Rio Grande do Sul (Klein 1983), com uma altitude em torno de 200 m acima do nível do mar. A área, que localiza-se no município de Santa Maria, possui um clima sub-tropical com temperaturas médias de 15° a 16°, freqüentes no mês mais frio (julho) e de 25° a 26° no mês mais quente (janeiro) (Moreno 1961). A pluviosidade fica em torno de 1750 mm ao ano (Nimer 1990). A área sofre perturbação antrópica moderada tendo partes deflorestadas (aproximadamente 20%) usadas como pastagens a pelo menos 80 anos, e é conectada com áreas contíguas de floresta. Nesta área foram montados transectos ao longo de 1,5 km de trilhas transitáveis somente a pé.

Reserva do km 41 (Manaus)

Esta área pertence ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. Consiste em 10.000 ha, de floresta Amazônica de terra firme demarcada em floresta contínua e localizada na estrada ZF 3 a aproximadamente 70 km ao norte de Manaus (02°24'S, 59°52'W) (Lovejoy & Bierregaard 1991). A altitude está em torno de 100 m acima do nível do mar, e a temperatura média anual de aproximadamente 27°C, com variação na média mensal menor do que 2°C. A precipitação média anual é de aproximadamente 2200 mm, com a estação chuvosa entre novembro e maio (março e abril têm a maior pluviosidade com 300 mm para cada). A Reserva do km 41 possui 800 ha de trilhas que dividem sua área em quadras de 1 ha. As trilhas usadas como transectos somaram aproximadamente 1,2 km.

Distribuição Local de Predadores

Se os principais responsáveis pelos ataques tiverem uma distribuição espacial em forma de mosaicos, espera-se que os modelos reflitam este padrão. Para examinar esta hipótese, taxas de ataque foram registradas por plantas consecutivas ao longo de transectos realizados na RFL. Utilizou-se o mesmo transecto (360 pontos) descrito na estrada da Bicuiba (RFL setembro de 1999, veja capítulo 1). Como réplica foi montado um transecto em fevereiro de 2000 com o mesmo número de pontos, nas estradas Guaribú Amarelo e Macanaíba Pele de Sapo (uma parte da estrada não usada no transecto anterior), de modo que os transectos de setembro e fevereiro ficaram separados em pelo menos dois quilômetros. Ambos os transectos foram acompanhados por 10 dias, com reposição diária dos modelos danificados.

As comparações das médias de ataques por transecto foram comparadas por meio de ANOVA e a homogeneidade entre ataques com o teste G ajustado. Para verificar se houve concentração de espaços com maior ou menor frequência de ataques, usou-se o teste Wald-Wolfowitz para “runs” disponível no pacote estatístico SYSTAT 7.0 (veja também Sokal & Rohlf 1997 p. 802). O teste detecta padrões de agregação de eventos numa série, como no caso atual, aqueles acima e abaixo de uma média. Neste estudo foi considerado o número de dias (0 a 10) em que os modelos foram atacados.

Para testar se os ataques se distribuíram ao acaso, foi plotada a curva real de distribuição, com o número de modelos atacados em 0 dias até a 10 dias. Contra esta curva plotou-se uma segunda curva (esperada), levando em conta as taxas diárias (observadas) de ataque onde foi possível prever, ao final de 10 dias, o número de modelos nunca atacados até aqueles atacados 10 vezes. Desta forma, supondo que no primeiro dia a percentagem de ataque foi de 20%, espera-se 72 modelos atacados (360 pontos). Se, no segundo dia ocorrer

a mesma taxa, espera-se 14,4 modelos atacados duas vezes (20% de 72) e, 129,6 atacados somente uma vez (144-14,4).

As folhas onde estavam fixados os modelos do primeiro transecto foram herborizadas e classificadas em morfoespécies. Usou-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis para investigar se existem diferenças na intensidade de ataques por espécie de planta. Foram comparadas apenas as 17 morfoespécies que apresentaram 5 ou mais indivíduos.

Comparações Entre Regiões Geográficas

Será que ataques em modelos de massa de modelar podem refletir variações da fauna de predadores em potencial associada a diferentes formações vegetais? Espera-se que, se existirem diferenças nas comunidades destes predadores nas áreas investigadas, os modelos acusarão estas diferenças tanto nas taxas como na intensidade dos ataques. As áreas investigadas (RFL, Japi, Morro do Link e Manaus), foram comparadas após três dias de acompanhamento com os modelos do tipo padrão (massa de modelar verde, 15 mm de comprimento por 1,5 mm de diâmetro). Para a RFL foram fixados 360 modelos em setembro de 1999, para o Japi 360 em outubro de 1999. No Morro do Link foram fixados 150 modelos em dezembro de 1999 e na reserva do Km 41 foram 150 em agosto de 2000.

RESULTADOS

Distribuição Local de Predadores

Nos transectos montados para avaliar a distribuição local de predadores na distribuição de ataques em modelos. O número de ataques por ponto variou entre 0 e 9 (figura 2.1) durante os 10 dias do estudo. Em ambos os transectos também houve trechos em que os ataques foram mais frequentes separados por áreas com baixa atividade de predadores. O teste “runs” confirma que existia trechos em que ataques foram abaixo da média (tabela 2.1). Em geral ataques foram mais intensos em setembro do que em fevereiro ($F_{(1,718)} = 22,48$ $p < 0,001$), embora o padrão geral de ataques foi o mesmo. A agregação de pontos com grande número de ataques e a existência de espaços sem pontos atacados é ilustrada na figura 2.2.

A distribuição de ataques por ponto (figura 2.3) difere dos valores esperados ($G = 69,23$ $gl=10$ $p < 0,001$). Os valores esperados foram obtidos levando em conta a taxa diária de ataques e a quantidade de ataques por modelo se a distribuição destes ataques fosse ao acaso. Foram observados uma maior quantidade de pontos com zero ataques e de pontos com um número alto de ataques, indicando que predadores tendem a forragear mais intensamente em alguns pontos do que em outros. Parece que as taxas de ataque não estão relacionadas à vegetação. Não houve diferença na média de ataques em morfoespécies de planta. No transecto de setembro onde 100 pontos foram amostrados, com o teste de Kruskal-Wallis ($K=13,78$ $gl=16$ $p=0,61$), não havendo diferença significativa.

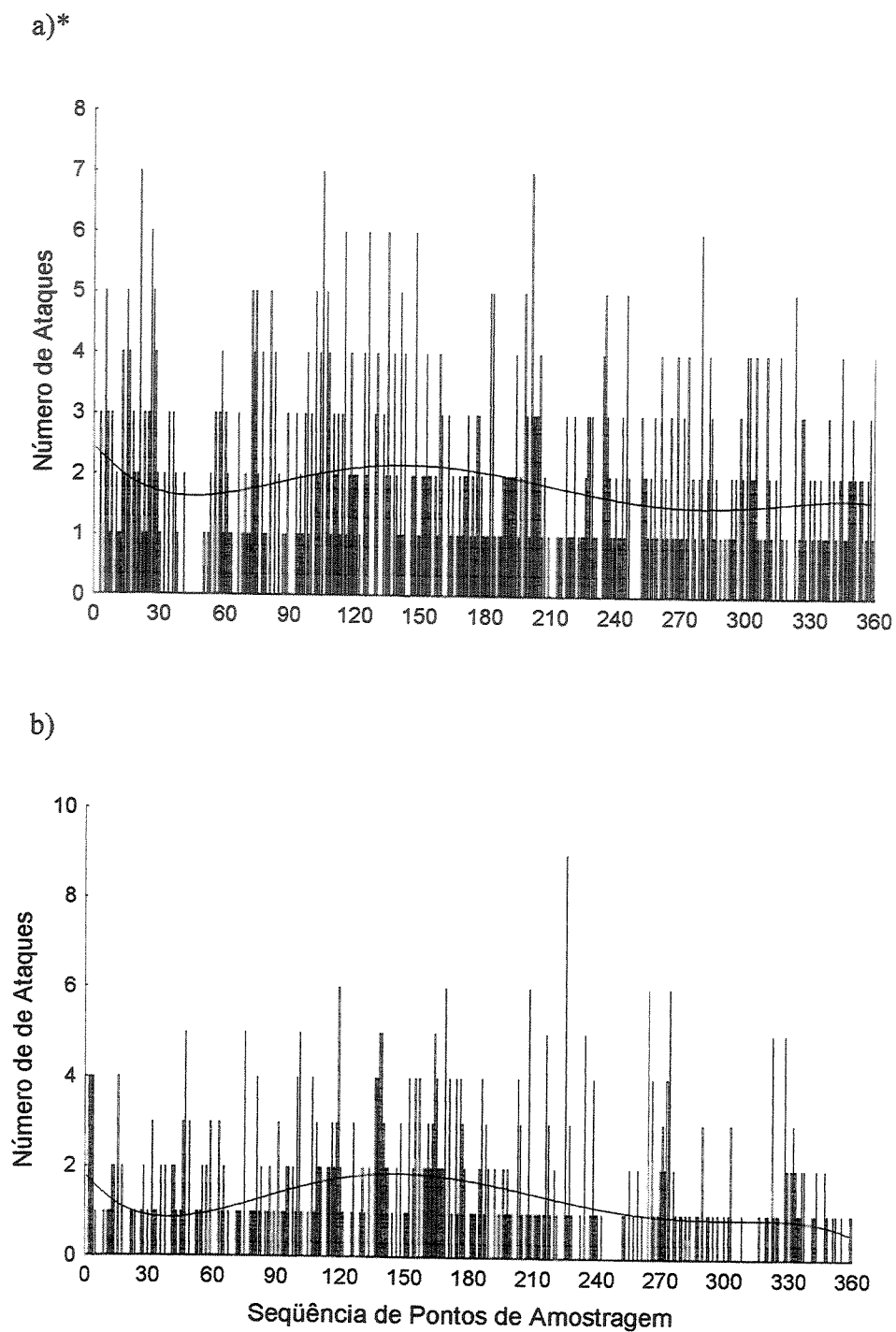
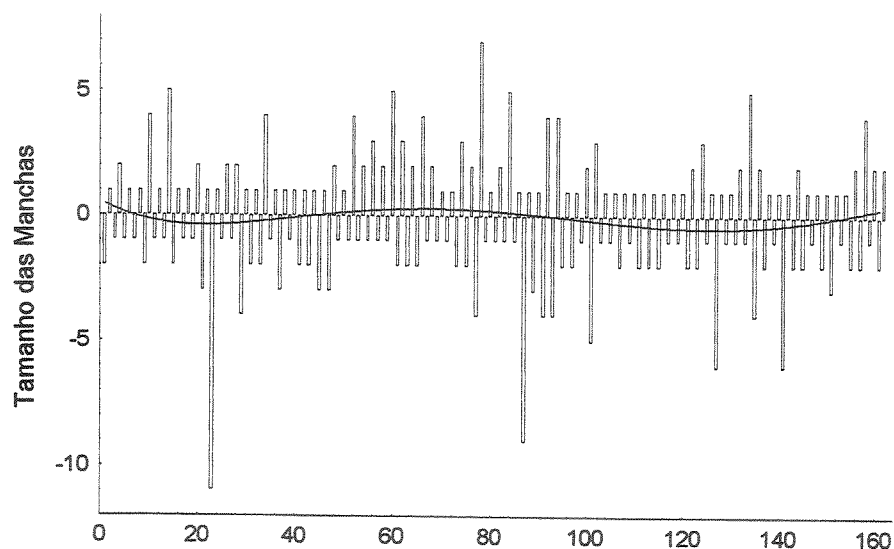


Figura 2.1: Número de ataques recebidos por lagartas artificiais expostas por 10 dias em 360 pontos consecutivos na Reserva Florestal de Linhares. a) setembro de 1999; b) fevereiro de 2000. *no ponto 147 houve uma interrupção no transecto, com um espaço de 2 km.

a)*



b)

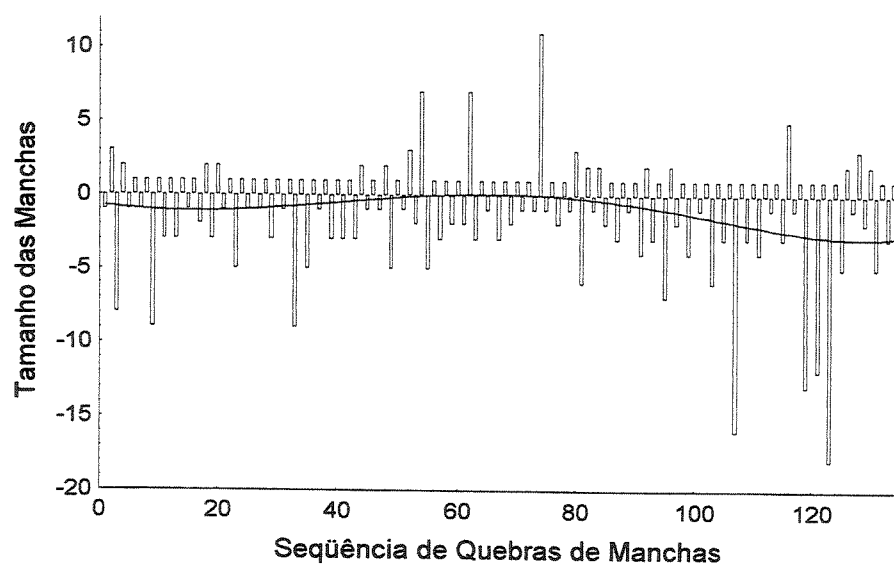


Figura 2.2: Tamanho das manchas (número de pontos consecutivos em que larvas artificiais foram atacadas ≥ 2 vezes “manchas positivas” e 0 e 1 “manchas negativas”) em a) setembro de 1999 e b) fevereiro de 2000, ambas na Reserva Florestal de Linhares. Os valores positivos indicam o número de pontos em sequência com um número de ataques acima da média e os negativos com um número abaixo da média. *na quebra 78 houve uma interrupção no transecto, com um espaço de 2 km.

Tabela 2.1: Teste “runs” para tendência de agregação de ataques em pontos sequenciais ao longo de transectos na Reserva Florestal Linhares em setembro de 1999 e fevereiro de 2000.

	Núm. de ataques por ponto (méd.±d.p.)	Número de “runs” (observado)	Número de “runs” (esperado)	t_s
Setembro de 1999	1,80±1,58	162	219,11 a 260,23	-6,47**
Fevereiro de 2000	1,25±1,50	135	219,11 a 260,23	-13,12**

** significativo a 1%

Tabela 2.2: Número médio de pontos compondo manchas com um número de ataques maior (manchas positivas) e menor (manchas negativas) que a média.

	N	média ± desv. pad.
RFL (set.99) manchas positivas	81	1,89±1,31
RFL (set.99) manchas negativas	81	2,06±1,71
RFL (fev.00) manchas positivas	67	1,67±1,67
RFL (fev.00) manchas negativas	68	3,64±3,68

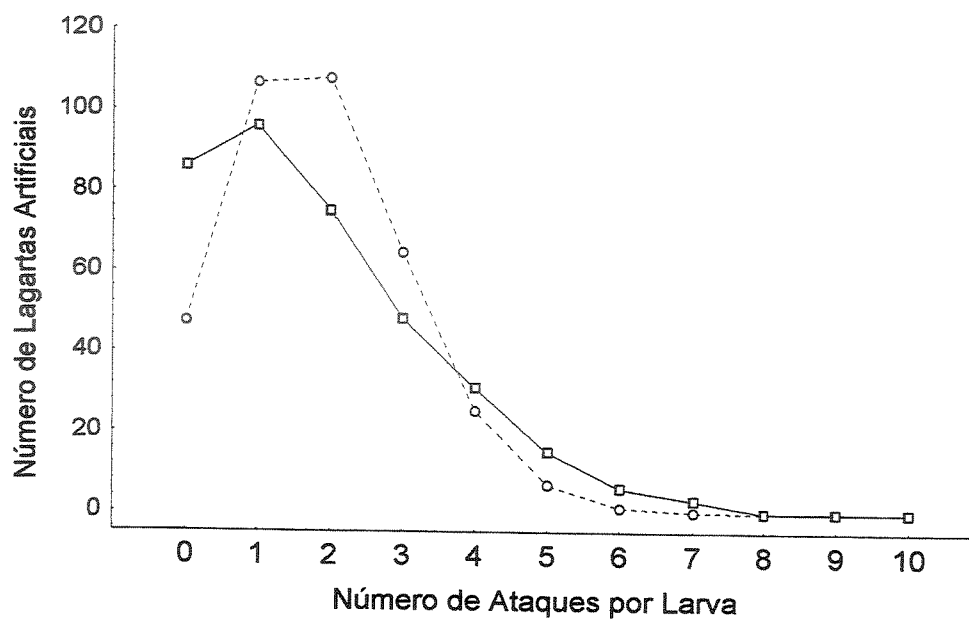


FIGURA 2.3: Distribuição do número de ataques sofridos por lagartas artificiais colocadas em 360 pontos e acompanhados por 10 dias na Reserva Florestal de Linhares em setembro 1999. Distribuição observada (linha contínua) e distribuição esperada (linha tracejada).

Comparações Entre Regiões Geográficas

As taxas diárias de ataques diferiram muito nas diferentes áreas geográficas (figura 2.4). A RFL mostrou as maiores taxas, em torno de 20% ao dia (veja o capítulo 1), seguida por Manaus (11%), Morro do Link (3,5%) e Japi (2,5%). Embora as taxas de ataque variem muito entre as áreas, a contribuição relativa das três categorias de marcas deixadas por artrópodes foram semelhantes (figura 2.5), exceto a categoria “Artrópode 1” que foi relativamente maior em Manaus. “Artrópode 2” tiveram maior contribuição no Morro do Link enquanto “Artrópode 3” contribuíram mais na RFL.

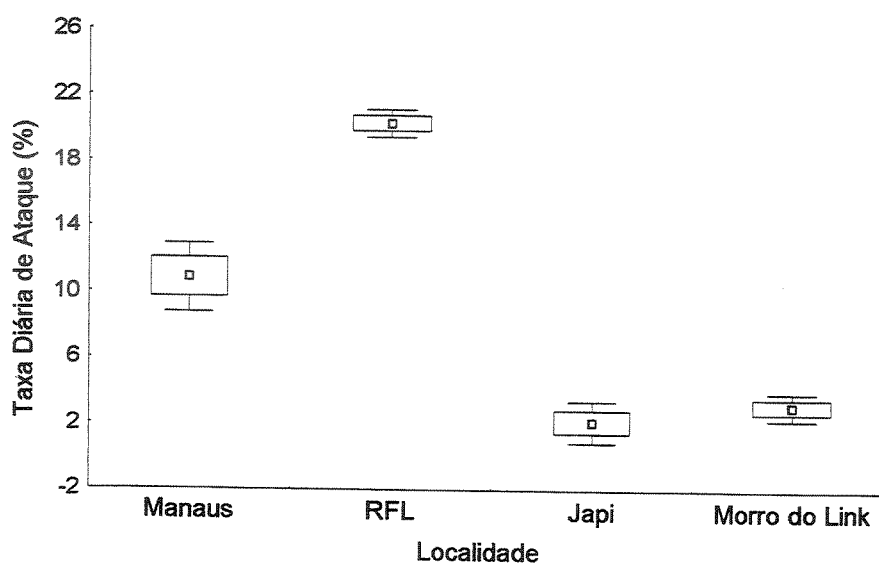


Figura 2.4: Média (quadrado), erro padrão (retângulo) e desvio padrão (barras) da percentagem de modelos atacados diariamente em áreas de estudo localizadas em quatro regiões geográficas: Manaus (agosto de 2000), Reserva Florestal de Linhares (RFL, setembro de 1999), Serra do Japi (outubro de 1999) e Morro do Link (dezembro de 1999). Para esta comparação, cada uma das localidades foi amostrada três vezes (3 dias).

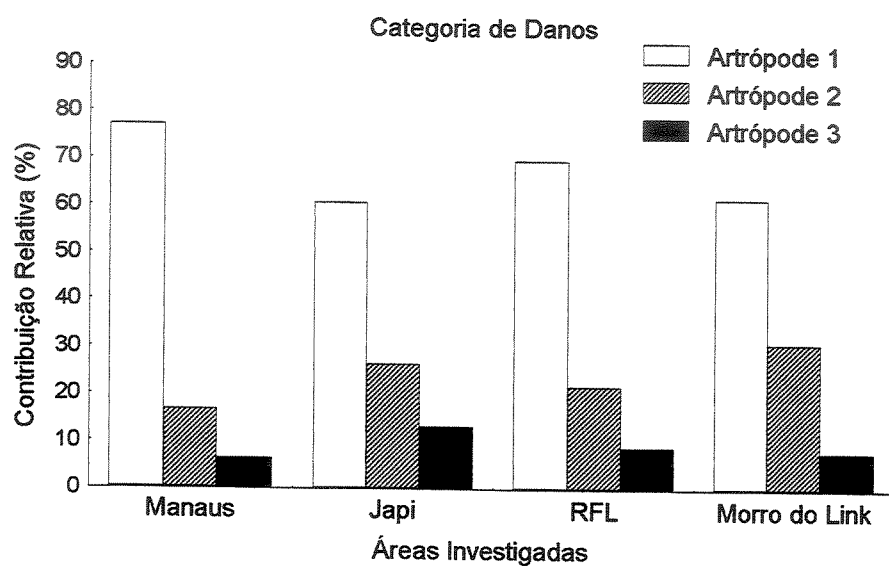


Figura 2.5: Contribuição relativa das três categorias de marcas de artrópodes para quatro áreas investigadas: Manaus (150 modelos monitorados), Reserva Florestal de Linhares (360), Japi (360) e Morro do Link (150).

DISCUSSÃO

Distribuição Local de Predadores

A grande heterogeneidade observada não parece estar relacionada à espécie de planta em que um modelo foi fixado. A existência de espaços com maior frequência de ataques e outros livres de danos poderia ser explicada pelo fato do transecto ter passado por áreas de forrageio de formigas que mordem modelos. Assim como em plantações de cacau (Majer 1993, Majer *et al.* 1994) as áreas amostradas na Reserva Florestal de Linhares podem estar mostrando o mesmo padrão, em mosaicos. Competição e mutualismo (Young 1986) podem estar determinando a distribuição dos artrópodes que atacam os modelos artificiais. Uma vez identificados os responsáveis pelos danos, o método de massa de modelar poderia ser útil no monitoramento destas espécies.

Comparações Entre Regiões Geográficas

O clima tropical da RFL, aliado ao fato de que as amostragens foram realizadas em vegetação secundária em borda de mata, na maioria pouco perturbadas, talvez tenha contribuído para as altas taxas de ataque observadas. A área em Manaus foi localizada em floresta primária, com menor produtividade o que de certa forma pode estar determinando taxas menores que na RFL.

As áreas na Serra do Japi e Morro do Link são subtropicais e estão sob influência de geadas, podendo ser o principal fator para explicar as baixas taxas encontradas em ambas as

áreas. Outro fator que pode ter relevância é a grande semelhança fisionômica e o histórico de ocupação similar entre as áreas. Embora não tenham as mesmas altitudes, diferem em latitude de modo a possuírem fisionomias semelhantes. Supondo que os artrópodes que atacam os modelos sejam formigas, ainda não se dispõe de estudos mais completos sobre a mirmecofauna dos locais investigados. Informações mais detalhadas sobre esta mirmecofauna, poderiam oferecer uma explicação mais precisa para os dados aqui apresentados.

3. UM EXPERIMENTO PARA INVESTIGAR O SIGNIFICADO DO COMPORTAMENTO DE LAGARTAS QUE REPOUSAM EM FORMA DE “J”.

INTRODUÇÃO

Adaptações contra a predação e parasitismo são comuns em larvas de lepidópteros. Defesas em lagartas podem ser morfológicas, como a presença de pêlos (Lederhouse 1990, Bardwell & Averill 1996), químicos (Trigo 2000) ou comportamentais (Heirich 1979). Chaves (1998) utilizou modelos artificiais de lagartas para testar se existe relação de larvas com distinção cefálica e predação. Ela sugere que a ausência de uma cabeça visível seja uma adaptação contra predadores. Substâncias repelentes podem ser regurgitadas após a larva ser atacada (Peterson *et al.* 1987, Bergelson & Lawton 1988), como ácidos digestivos, enzimas ou outros compostos da planta hospedeira. Estratégias de defesa comportamentais são bastante variadas (Heinrich 1979). Abrigos podem diminuir as chances de ataques por formigas (Loeffler 1996) e trampolins de fezes (frass chains) impedem o acesso de formigas (Freitas & Oliveira 1996).

As larvas de muitos Heliconiinae (*Phillaetria*, *Dione*, *Agraulis*, *Dryadula* e *Dryas*) assumem a postura em “J” enquanto repousam (Alexander 1961, Brown 1981). A postura em “J” também ocorre em todas as larvas solitárias de Ithomiinae até o quinto ínstar como *Heterossais*, *Hypoleria* e *Melinaea*, exceto as do gênero *Dircena* (Brown & Freitas 1994). Larvas que mantêm esta postura geralmente permanecem com a cabeça para baixo, formando a curva do “J”, gerando uma figura semelhante a um anzol.

Para estas larvas, que repousam com uma postura em forma de “J”, ainda não existe uma interpretação adaptativa para tal comportamento. Pode estar relacionado a pressões de predação, evoluindo como uma postura de defesa.

O objetivo deste estudo foi de avaliar, usando modelos artificiais, se existe alguma função de proteção da postura em “J” relativa à postura em “T”.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de Estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Florestal de Linhares (RFL) e na Área de Proteção Ambiental da Serra do Japi (Japi), descritos anteriormente.

Os Experimentos

Modelos da forma padrão (comprimento de 15 mm e 25 mm) foram usados em quatro dos experimentos. No quinto foram comparados modelos de 15 mm com diferenciação cefálica, tanto em coloração quanto em volume. Os modelos artificiais foram de forma linear (postura em “T”) ou com a metade anterior curvada em forma de anzol (postura em “J”). Em cada experimento a metade das lagartas era em forma de “T”, alternadas com a outra metade em forma de “J” (figura 3.1). Nos modelos com distinção cefálica de 15 mm o corpo tinha 13,5 mm de comprimento por 1,5 mm de diâmetro e a cabeça 1,5 mm de comprimento por 2,0 mm de diâmetro, presa ao corpo com o adesivo Super Bonder®. As cores também diferiram, o corpo era verde padrão e a cabeça marrom.

Para os modelos padrão (verdes com 15 mm de comprimento) em forma de “T” e “J” foram montados na RFL três transectos, um em setembro de 1999, nas estradas da Bicuíba e Baba de Boi e outro em fevereiro de 2000, nas estradas Guaribu Sabão e Macanaíba Pele de Sapo. O terceiro transecto foi montado em outubro de 1999 na Trilha do Mirante (Japi). O transecto para modelos com diferenciação cefálica foi montado na RFL usando as estradas Peroba Osso e Farinha Seca em outubro de 1999. Os modelos com 25 mm foram dispostos num transecto na RFL nas estradas Macanaíba Pele de Sapo e Orelha de Onça em

fevereiro de 2000 na RFL. Os modelos foram distribuídos alternando lados da estrada e espaçados entre si 8 m a 10 m (figura 3.2).

A distribuição das mordidas foi descrita em termos da parte da lagarta danificada. Para isto, os danos foram assinalados por setores, sendo para isto a lagarta dividida em 10 segmentos imaginários de tamanhos iguais (veja a figura 3.1). O primeiro setor representava a cabeça, sendo a extremidade classificada como cefálica sempre orientada no sentido distal da folha, e o setor “10” o final da cauda. Em todos os experimentos a extremidade cefálica foi arbitrariamente atribuída a extremidade distal em termos de orientação da larva na folha.

A comprimento de cada setor representa 10% do comprimento total do modelo. Para a localização dos danos foi usado uma régua graduada em dez partes de 1,5 mm ou 2,5 mm, conforme o tamanho do modelo, e uma lupa para melhor identificação do tipo de dano.

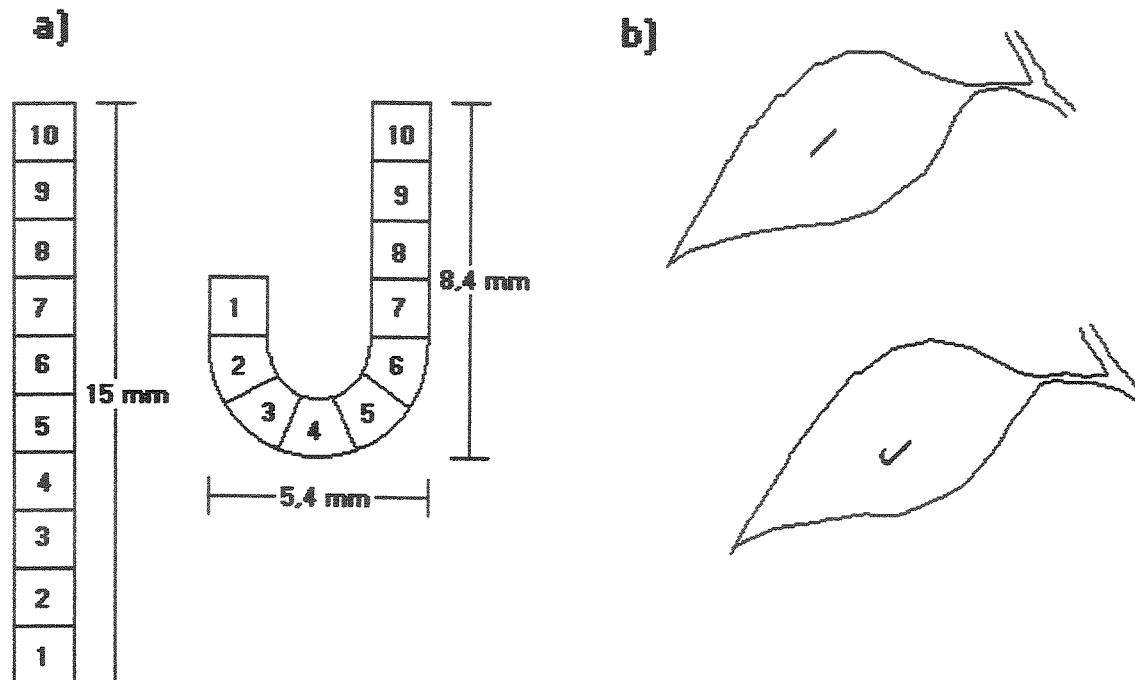


Figura 3.1: a) Medidas dos modelos em forma de “T” e “J” (forma padrão) com as divisões imaginárias usadas para descrever a distribuição de danos recebidos durante os ataques. b) Lagartas artificiais fixadas na nervura central da superfície superior de folhas. O setor “1” representa a cabeça e o setor “10” a cauda da lagarta.

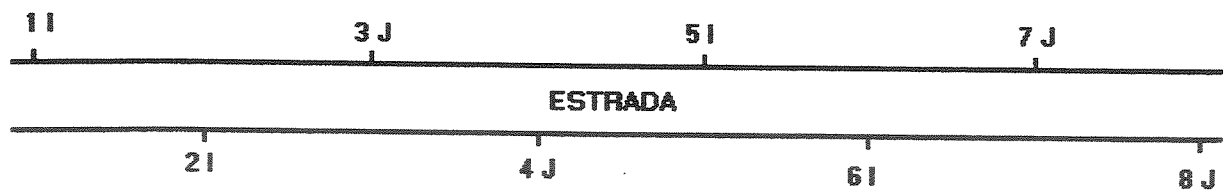


Figura 3.2: Padrão de distribuição no transecto de modelos em forma de "I" e "J".

RESULTADOS

As taxas de ataque não diferiram estatisticamente entre modelos apresentando a forma em “T” e a forma em “J” em nenhum dos cinco experimentos (tabela 3.1). Quando comparadas as proporções de modelos com somente o setor cefálico atacado, houve uma tendência de modelos em “T” serem mais atacados (tabela 3.2). Entretanto em quatro de cinco experimentos a maior frequência de ataques foi nos modelos com postura em “J”.

Foram comparados os modelos que sofreram ataques somente na extremidade cefálica com as que foram atacadas somente na caudal. Modelos em forma de “T” não diferiram, enquanto que modelos em “J” tenderam a sofrer mais ataques na extremidade caudal (veja figura 3.3 e tabela 3.3).

Tabela 3.1: Número de modelos em forma de “T” e “J” atacados: 1) forma padrão RFL, setembro de 1999, 2) forma padrão, Japi outubro de 1999, 3) forma padrão, RFL fevereiro de 2000, 4) com distinção cefálica e 5) grandes.

Experimento	atacados (expostos)		G_{ajust}	G1	P
	“T”	“J”			
1	86 (894)	103 (894)	1,71	1	>0,10
2	23 (897)	30 (899)	0,93	1	>0,30
3	178 (897)	184 (897)	0,30	1	>0,50
4	160 (652)	174 (648)	0,86	1	>0,50
5	50 (360)	50 (360)	-	-	-

Tabela 3.2: Número de modelos em forma de “T” e “J” atacados na extremidade cefálica: 1) forma padrão RFL, setembro de 1999, 2) forma padrão, Japi outubro de 1999, 3) forma padrão, RFL fevereiro de 2000, 4) com distinção cefálica e 5) grandes.

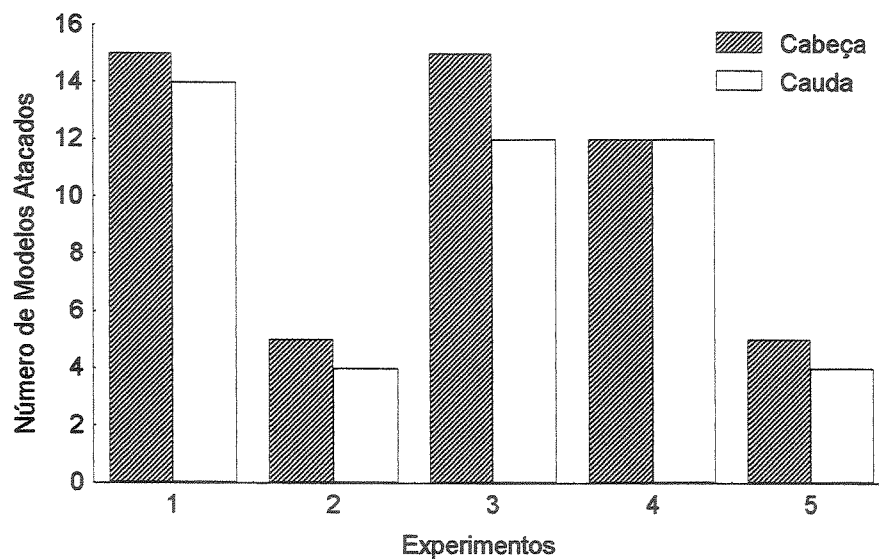
Experimento	“T” (n)	“J” (n)	G _{adj}	gl	p	*
1	15 (894)	2 (894)	11,04	1	<0,001	750%
2	4 (897)	0 (899)	-	-	-	-
3	15 (897)	11 (897)	0,61	1	0,30 a 0,50	36%
4	12 (652)	7 (648)	1,27	1	0,20 a 0,30	71%
5	5 (360)	2 (360)	1,27	1	0,20 a 0,30	250%

* Proporção do número de modelos em “J” atacados sobre os modelos em forma de “T”.

Tabela 3.3: Número de modelos atacados em forma de “J” somente na célula cefálica ou na célula caudal: forma padrão, RFL setembro de 1999 (1); forma padrão, Japi outubro de 1999 (2); forma padrão, RFL fevereiro de 2000 (3); com distinção cefálica (4) e grandes (5).

Experimento	Forma do modelo	Cabeça/cauda	χ^2	gl	P
1	“J”	2/14	9,00	1	<0,001
2	“J”	0/5	-	-	-
3	“J”	11/22	3,67	1	=0,06
4	“J”	7/12	1,32	1	=0,25
5	“J”	2/7	2,78	1	=0,10
1	“T”	15/14	0,03	1	=0,85
2	“T”	5/4	-	-	-
3	“T”	15/12	0,33	1	=0,56
4	“T”	12/12	-	-	-
5	“T”	5/4	-	-	-

Larvas em forma de “T”



Larvas em forma de “J”

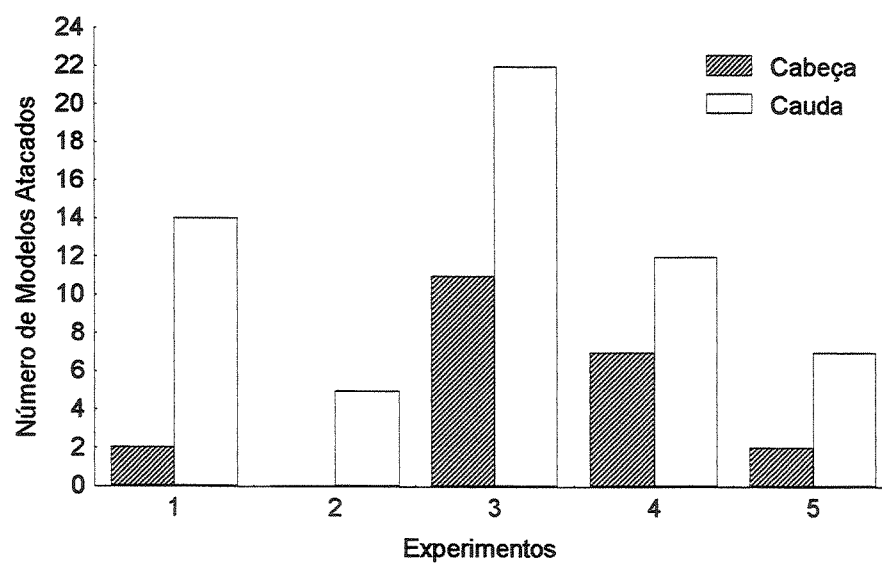


Figura 3.3: Número de ataques em modelos atacados apenas na extremidade cefálica e apenas na extremidade caudal: 1) forma padrão, RFL setembro de 1999, 2) forma padrão, Japi outubro de 1999, 3) forma padrão, RFL fevereiro de 2000, 4) com distinção cefálica e 5) grandes.

DISCUSSÃO

A postura em “J” não parece conferir à larvas uma diminuição nas taxas de ataque. Pelo contrário, em quatro dos cinco experimentos houve uma tendência (não significativa) para lagartas em postura de “J” serem atacadas com maior frequência que lagartas com postura em “T”. Em princípio, parece que descansar em forma de “J” não representa uma adaptação para reduzir a frequência de ataques por predadores.

Estes experimentos sugerem que, em situações reais, larvas que permanecem em “J” podem ter uma menor chance de serem atacadas na cabeça. Alexander (1961) sugere que esta postura sirva para a larva manter sua cabeça protegida. Considerando que, um ataque na parte cefálica aumentasse a possibilidade da larva ser subjugada ou morta; aquelas que repousarem em “J” teriam maiores chances de sobrevivência. Muitas larvas quando seguradas pelo corpo podem regurgitar ou mesmo defender-se ativamente, até mesmo mordendo o predador. Sendo assim, se o ataque não fosse fatal, haveria tempo para que a lagarta acionasse algum outro mecanismo de defesa (Lederhouse 1990).

Os resultados apresentados aqui sugerem que a postura em forma de “J”, embora não influa na frequência de ataques, esteja sendo selecionada para que as larvas escondam a cabeça (Alexander 1961, Chaves 1998).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O uso do método de presas artificiais (confeccionadas com massa de modelar) em estudos de predação deve ser tratado com muita cautela. Embora investigações simulando larvas de Lepidoptera tenham sido feitas para invertebrados (Andrade 1997, Chaves 1998), o método ainda precisa ser consolidado. Em especial, não se sabe com precisão quais organismos são os responsáveis pelos ataques e porque o fazem. Neste trabalho, mostra-se que predadores em potencial que caminham são os principais responsáveis pelos danos e que 90% dos ataques ocorrem durante a noite, onde provavelmente a orientação visual tenha pouca importância. Os ataques tendem a variar em intensidade em determinados pontos ou séries de pontos ao longo de transectos. Em novos trabalhos, usando este método, estas questões devem ser consideradas.

Sugere-se que em novos experimentos em que esta metodologia seja usada para aves, que os modelos tenham aproximadamente 3 cm de comprimento por 0,3 cm de diâmetro. Assim, as taxas de ataque tendem a ser mais altas, otimizando a obtenção de dados.

Outras possibilidades de trabalho e que necessitam serem investigados são:

1. Testar novos materiais para a confecção dos modelos e de se incluir substâncias repelentes ou atraentes para os predadores.
2. Detalhar as informações relacionadas às marcas de mandíbulas deixadas nos modelos.
3. Observar e identificar os artrópodes responsáveis pelos danos.

4. Após a identificação destes artrópodes, investigar suas áreas de vida e relacionar com a distribuição dos danos observados.

LITERATURA CITADA

- Alexander, A.J. 1961. A study of the biology and behavior of the caterpillars, pupae and emerging butterflies of the subfamily Heliconiinae in Trinidad, West Indies. Part I. Some aspects of larval behavior. *Zoologica* **46**: 1-24.
- Alves-Costa, C. & A.V. Lopes. 2001. Using artificial fruits to evaluate fruit selection by birds in the field. *Biotropica* (no prelo).
- Andrade, I. 1997. Avaliação experimental de variações espaciais e temporais no ataque de larvas de Lepidoptera. Tese de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Brasil. 79pp.
- Atlegrim, O. 1989. Exclusion of birds from bilberry stands: Impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* **79**: 136-139.
- Bardwell, C.J. & A.L. Averill. 1996. Effectiveness of larval defenses against spider predation in cranberry ecosystems. *Environmental Entomology* **25**: 1083-1091.
- Benson, W.W. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science* **176**: 936-938.
- Bentley, B.L. & W.W. Benson. 1988. The influence of ant foraging patterns on the behavior of herbivores, In Trager, J.C. (editor). *Advances in myrmecology*. E.J. Brill. Nova Iorque. Pp. 297-306.
- Bergelson, J.M. & J.H. Lawton. 1988. Does foliage damage influence predation on the insect herbivores of birch? *Ecology* **69**: 434-445.
- Bernays, E.A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology* **22**: 121-123.

- Brodie, E.D., III. 1993. Differential avoidance of coral snake banded patterns by free-ranging avian predators in Costa Rica. *Evolution* **47**: 227-235.
- Brodie, E.D., III & F.J. Janzen. 1995. Experimental studies of coral snake mimicry: generalized avoidance of ringed snake patterns by free-ranging avian predators. *Functional Ecology* **9**: 186-190.
- Brouat, C., D. McKey, J.M. Bessière, L. Pascal & M. Hossaert-McKey. 2000. Leaf volatile compounds and the distribution of ant patrolling in an ant-plant protection mutualism: Preliminary results on *Leonardoxa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and *Petalomyrmex* (Formicidae: Formicinae).
- Brown, K.S. Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review of Entomology* **26**: 427-456.
- Brown, K.S. Jr. 1992. Borboletas da Serra do Japi: Diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal, *In* Morellato, L.P.C. (org.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp. Campinas, SP. Pp. 142-186.
- Brown, K.S. Jr. & Freitas, A.V.L. 1994. Juvenile stages of Ithomiinae: overview and systematics (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera* **5**: 9-20.
- Chaves, G.W. 1998. A influência de características morfológicas e comportamentais de lagartas no ataque de predadores: um estudo experimental com larvas artificiais. Tese de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Brasil. 85pp.
- Damman, H. 1986. The osmateral glands of the swallowtail butterfly *Eurytides marcellus* as a defence against natural enemies. *Ecological Entomology* **11**: 261-265.

- Dejean, A., C Djieto-Lordon & J.L. Durand. 1997. Ant mosaic in oil palm plantations of the Southwest province of Cameroon: impact on leaf miner beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology* **90**: 1092-1096.
- Diniz, I.R. & H.C. Morais. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* **6**: 817-836.
- Downhower, J.F. 1975. The distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica* **7**: 59-62.
- Dyer, L.A. 1997. Effectiveness of caterpillar defenses against three species of invertebrate predators. *Journal of Research on the Lepidoptera* **34**: 48-68.
- Dyer, L.A. & T. Floyd. 1993. Determinants of predation on phytophagous insects: the importance of diet breadth. *Oecologia* **96**: 575-582.
- Evans, D.L. 1986. Anti-predatory autoecology in the geometrid larvae of *Larentia pallidata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **40**: 209-214.
- Freitas, A.V.L. & 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.
- Furuta, K. 1983. Behavioral response of the Japanese paper wasp (*Polistes jadwigae* Dalla Torre; Hymenoptera: Vespidae) to the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.; Lepidoptera: Lymantriidae). *Applied Entomology and Zoology* **18**: 464-474.
- Garay, I., A. Kindel & R.M. de Jesus. 1995. Diversity of humus forms in the Atlantic Forest ecosystems (Brazil). The Table-land Atlantic Forest. *Acta Oecologica* **16**: 553-570.
- Gaston, K.J., S.L. Chown & C.V. Styles. 1997. Changing size and changing enemies: the case of the mopane worm. *Acta Oecologica* **18**: 21-26.

- Gaume, L., D. McKey & M.C. Anstett. 1997. Benefits conferred by "timid" ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia* **112**: 209-216.
- Gillaspy, J.E. 1979. Management of *Polistes* wasps for caterpillar predation. *Southwestern Entomologist* **4**: 334-352.
- Gobbi, N. & Machado V.L.L. 1985. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Myraptera) paulista* Ihering, 1896 (Hymenoptera – Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **14**: 334-352.
- Gobbi, N. & Machado V.L.L. 1986. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) ignobilis* (Haliday, 1836) (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **15(Supl.)**: 117-124.
- Gomes-Filho, A. 1997. Predação no fitófago tropical *Eurema albula* (Cramer, 1775) (Lepidoptera: Pieridae): uma avaliação experimental. Tese de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Brasil. 79pp.
- Gotthard, K., S. Nylin & C. Wiklund. 1999. Seasonal plasticity in two Satyrinae butterflies: state-dependent decision making in relation to daylength. *Oikos* **84**: 453-462.
- Gould, W.P. & R.L. Jeanne. 1984. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agents for lepidopterous cabbage pests. *Environmental Entomology* **13**: 150-156.
- Grushecky, S.T., A.M. Liebhold, R. Greer & R. L. Smith. 1998. Does forest thinning affect predation on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae and pupae? *Environmental Entomology* **27**: 268-276.
- Guess, F.W. & S.K. Guess. 1993. Effects of increasing land utilization on species representation and diversity of aculeate wasps and bees in the semi-arid areas of

- southern Africa, In LaSalle, J. & I.D. Gauld (org.). Hymenoptera and biodiversity. CAB International. UK. Pp. 83-113.
- Hedges, P.A. & J.H. Lawton. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid predation. *Ecological Entomology* **10**: 29-42.
- Heinrich, B. 1979. Foraging strategies of caterpillars: leaf damage and possible predator avoidance strategies. *Oecologia* **42**: 325-337.
- Heinrich, B. & S.L. Collins. 1983. Caterpillar leaf damage, and the game of hide-and – seek with birds. *Ecology* **64**: 592-602.
- Holloway, J.D., J.D. Bradley & D.J. Carter. 1992. Guides to insects of importance to man. 1. Lepidoptera. International Institute of Entomology, Natural History Museum. Wallingford. UK. 262pp.
- Holmes, R.T. 1990. Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insects: an overview. *Studies in Avian Biology* **13**: 6-13.
- Holmes, R.T., J.C. Schultz, P. Nothnagle. 1979. Bird predation on forest insects: an exclosure experiment. *Science* **206**: 462-463.
- Janzen, D.H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* **20**: 120-135.
- Janzen, F.J., E.D. Brodie III. 1995. Visually-oriented foraging in a natural population of herbivorous lizards (*Ctenosaura similis*). *Journal of Herpetology* **29**: 132-136.
- Jeanne, R.L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* **60**: 1211-1224.
- Kamata, N. & Y. Igarashi. 1996. Seasonal and annual change of a folivorous insect guild in the Siebold's beech forests associated with outbreaks of the beech caterpillar,

- Quadricalcarifera punctatella* (Motschulsky) (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology* **120**: 213-220.
- Kfir, R. 1997. Natural control of the cereal stemborers *Busseola fusca* and *Chilo partellus* in South Africa. *Insect Science Application* **17**: 61-67.
- Kiritani, K. & J.P. Dempster. 1973. Different approaches to the quantitative evaluation of natural enemies. *Journal of Applied Ecology* **10**: 323-330.
- Klein, R.M. 1983. Aspectos fitofisionômicos da floresta estacional na fralda da Serra Geral (RS), *In* Congresso Nacional de Botânica, Porto Alegre. Sociedade de Botânica do Brasil. Pp. 192.
- Lawton, J.H. & S. McNeill. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore, *In* Anderson, R.M., B.D. Turner & L.R. Taylor (org.). Population dynamics. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp 223-245.
- Lederhouse, R.C. 1990. Avoiding the hunt: Primary defenses of Lepidopteran caterpillars, *In* D. L. Evans & J. O. Schmidt (org.) *Insect Defense: Adaptative mechanisms and strategies of prey and predators*. State University of New York Press, Albany.
- Leitão-Filho, H.F. 1992. A flora da Serra do Japi, *In* Morellato, L.P.C. (org.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp. Campinas, SP. Pp. 142-186.
- Loeffler, C.C. 1996. Caterpillar leaf folding as a defense against predation and dislodgment: staged encounters using *Dichomeris* (Gelechiidae) larvae on goldenrods. *Journal of the Lepidopterists' Society* **50**: 245-260.
- Lovejoy, T.E. & R.O. Bierregaard. 1991. Central Amazonian forests and the minimal critical size of ecosystem project, *In* Gentry, A.H. (org.). Four neotropical rainforests. Yale University Press. New Haven. Pp 60-71.

- Machado, V.L.L., N. Gobbi & D. Simões. 1987. Material capturado e utilizado na alimentação de *Stenopolybia pallipes* (Olivier, 1791) (Hymenoptera – Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **16**(1): 73-79.
- Machado, V.L.L., N. Gobbi & V.V. Alves Jr. 1988. Material capturado e utilizado na alimentação de *Polybia (Trichothorax) sericea* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Zoologia* **5**(2): 261-266.
- Maddox, J.V., M.D. Baker, M.R. Jeffords, M. Kuras, A. Linde, L.F. Solter, M.L. McManus, J. Vávra & C.R. Vossbrinck. 1999. *Nosema portugal*, n. sp., isolated from gypsy moths (*Lymantria dispar* L.) collected in Portugal. *Journal of Invertebrate Pathology* **73**: 1-14.
- Madsen, T. 1987. Are juvenile grass snakes, *Natrix natrix*, aposematically coloured? *Oikos* **48**: 265-267.
- Malakar, R., J.S. Elkinton, A.E. Hajek & J.P. Burand. 1999. Within-host interactions of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) nucleopolyhedrosis virus and *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Journal of Invertebrate Pathology* **73**: 91-100.
- Majer, J.D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia – its structure and influence on arthropod diversity, *In* LaSalle, J. & I.D. Gauld (org.). *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International. UK. Pp. 115-141.
- Majer, J.D., J.H.C. Delabie & M.R.B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* **26**: 73-83.
- Malcolm, S.B. 1990. Mimicry: status of a classical evolutionary paradigm. *Trends in Ecology and Evolution* **5**: 57-62.

- Marquis, R.J. & C.J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* **75**(7): 2007-2014.
- Martins, R.P. 1991. Biologia e comportamento de comunidades de vespas escavadoras (Hymenoptera: Aculeata). Tese de Doutorado, Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Brasil.
- McKay, H.V. 1991. Egg-laying requirements of woodland butterflies: Brimstones (*Gonepteryx rhamni*) and alder buckthorn (*Frangula rhamna*). *Journal of Applied Ecology* **28**: 731-743.
- Medeiros, M.A., H.G. Fowler & J.H.C. Delabie. 1995. O mosaico de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em cacauais do sul da Bahia. *Científica* **23**: 291-300.
- Montlor, C.B. & E.A. Bernays. 1993. Invertebrate predators and caterpillar foraging, *In* Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging (N.E. Stamp & T.M. Casey, editores). Chapman & Hall, Nova Iorque, Pp. 170-202.
- Morellato, L.P.C. (org.). 1992. História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp. Campinas, SP. 321pp.
- Morellato, P.C. & H.F. Leitão-Filho (org.). 1995. Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra. Editora da Unicamp, Campinas, SP.
- Moreno, J.A. 1961. Clima do estado do Rio Grande do Sul. *Semana da Geografia*. Porto Alegre. 42pp.
- Nimer, E. 1990. Clima, *In* IBGE. Geografia do Brasil, vol. 2, Região Sul. Rio de Janeiro.
- O'Donald, P. & C. Pilecki. 1970. Polymorphic mimicry and natural selection. *Evolution* **24**: 395-401.

- O'Neill, K.M. & H.E. Evans. 1982. Patterns of prey use in four sympatric species of *Philantus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of prey selection in the genus. *Journal of Natural History* **16**: 791-801.
- Parry, D., J.R. Spence & W.J.A. Volney. 1997. Responses of natural enemies to experimentally increased populations of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Ecological Entomology* **22**: 97-108.
- Parry, D., J.R. Spence & W.J.A. Volney. 1998. Budbreak phenology and natural enemies mediate survival of first-instar forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Environmental Entomology* **27**: 1368-1374.
- Peixoto, A.L. & A. Gentry. 1990. Diversidade florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* **13**: 19-25.
- Pelech, S. & S.J. Hannon. 1995. Impact of tent caterpillar defoliation on the reproductive success of black-capped chickadees. *Condor* **97**: 1071-1074.
- Peter, C. & B.V. David. 1991. Natural enemies of the pumpkin caterpillar *Diaphania indica* (Lepidoptera: Pyralidae) in Tamil Nadu. *Entomophaga* **36**: 391-394.
- Peterson, S.C., Johnson, N. D. & LeGuyader, J.L. 1987. Defensive regurgitation of allelochemicals derived from host cyanogenesis by eastern tent caterpillars. *Ecology* **68**: 1268-1272.
- Pilecki, C. & P. O'Donald. 1971. The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. *Evolution* **25**: 365-370.
- Pinto, H.S. 1992. Clima da seara do Japi, in Morellato, L.P.C. (org.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp. Campinas, SP. Pp. 40-62.

- Rabb, R.L. & F.R. Lawson. 1957. Some factors influencing the predation of *Polistes* wasps on the tobacco horn worm. *Journal of Economic Entomology* **50**: 778-784.
- Raw, A. 1988. Social wasps (Hymenoptera: Vespidae) and insect pests of crops of the Suruí and Cinta Larga Indians in Rondônia, Brazil. *Entomologist* **107**: 104-109.
- Rodrigues, R.R. & G.J. Shepherd. 1992. Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na Serra do Japi, In Morellato, L.P.C. (org.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp. Campinas, SP. Pp. 64-96.
- Silva, D.M. 1992. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em Mata Mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de Mestrado, Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Brasil. 60pp.
- Smiley, J. 1985. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology* **66**: 845-849.
- Smiley, J. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology* **67**: 516-521.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1997. Biometry. Freeman 3ed. Nova Yorque.
- Spieles, D.J. & D.J. Horn. 1998. The importance of prey for fecundity and behavior in the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) predator *Calosoma sycophanta* (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology* **27**: 458-462.
- Stamp, N.E. & M.D. Bowers. 1988. Direct and indirect effects of predatory wasps (*Polistes* sp.: Vespidae) on gregarious caterpillars (*Hemileuca lucina*: Saturniidae). *Oecologia* **75**: 619-624.

- Stamp, N.E. & M.D. Bowers. 1991. Indirect effect on survivorship of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia* **88**: 325-330.
- Stamp, N.E. & T.M. Casey (eds). 1993. Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall, N.Y.
- Steward, V.B., K.G. Smith & F.M. Stephen. 1988. Predation by wasps on lepidopteran larvae in an Ozark forest canopy. *Ecological Entomology* **13**: 81-86.
- Torgersen, T.R., R.R. Mason & R.W. Campbell. 1990. Predation by birds and ants on two forest insect pests in the Pacific Northwest. *Studies in Avian Biology* **13**: 14-19.
- Trigo, J.R. 2000. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical aposematic Lepidoptera: Facts, perspectives and caveats. *Journal of Brazilian Society of Chemical Ecology* **11**: (Artigo no prelo).
- Vasconcellos-Neto, J., A.L.T. Souza, M.M. Guimarães & D.M. Faria. 2000. Effects of color, shape and location on detection of cactus fruits by a lizard. *Journal of Herpetology* **34**: 306-309.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **21**: 109-133.
- Yanoviak, S.P. & M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* **89**: 259-266.
- Young, A.M. 1986. Notes on the distribution and abundance of ground and arboreal nesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in some Costa Rican cacao habitats. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **88**: 550-571.