

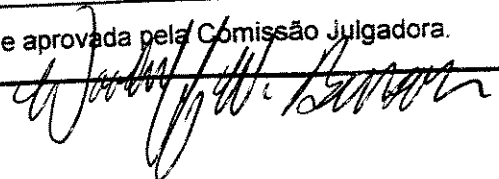
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA



**A COMUNIDADE DE BORBOLETAS FRUGÍVORAS DA RESERVA DE SANTA  
GENEBRA, CAMPINAS, SP, COM ÊNFASE NA FLUTUAÇÃO POPULACIONAL DE  
*ANAEA RYPHEA* (CRAMER) (NYMPHALIDAE: CHARAXINAE) E SUA RELAÇÃO  
COM AS PLANTAS HOSPEDEIRAS**

**ARLINDO GOMES FILHO**

**ORIENTADOR: PROF. DR. WOODRUFF WHITMAN BENSON**

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

Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas,  
como requisito parcial para obtenção do  
título de Doutor em Ecologia.

Maio de 2003



UNIDADE	32
Nº CHAMADA	
T/UNICAMP	
G585c	
V. 0	EX
TOMPO 801	55135
PROC.	16-124103
C <input type="checkbox"/>	D <input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	07/08/03
Nº CPD	

BIBID. 297416

CM00187244-1

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

**Gomes Filho, Arlindo**

G585c

A comunidade de borboletas frugívoras da reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, com ênfase na flutuação populacional de *Anaea ryphea* (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae) e sua relação com as plantas hospedeiras/Arlindo Gomes Filho.--  
Campinas, SP: [s.n.], 2003.

Orientador: Woodruff Whitman Benson  
Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas .  
Instituto de Biologia.

1. <sup>Relatório</sup>Interação inseto-plantas. 2. <sup>9</sup>Lepidoptera. I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

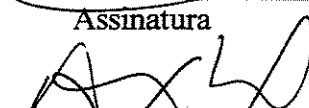
Banca Examinadora

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas



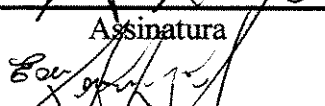
Assinatura

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



Assinatura

Prof. Dr. Edson Ryoiti Sujii



Assinatura

Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira



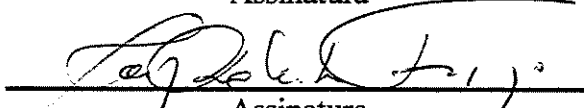
Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto



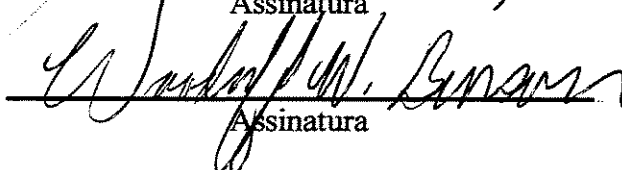
Assinatura

Prof. Dr. José Roberto Trigo



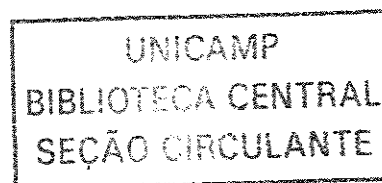
Assinatura

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

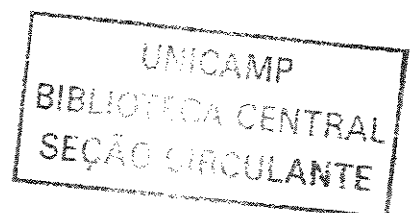


Assinatura

Campinas, 09 de maio de 2003.



Ao meu pai,  
Arlindo Gomes (*in memoriam*)



## **Agradecimentos**

Agradeço ao Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson pela orientação e apoio ao longo dos anos. Aos Profs. Drs. André Víctor Lucci Freitas, Arício Xavier Linhares, Edson Ryoiti Sujii, Gilson Rudinei Pires Moreira, João Vasconcellos Neto, José Roberto Trigo e Keith Spalding Brown Jr., agradeço pela participação na avaliação prévia e/ou na banca examinadora desta tese. Ao Prof. Dr. José Roberto Trigo sou também especialmente grato por permitir que as análises químicas apresentadas neste trabalho fossem realizadas sob sua orientação no Laboratório de Ecologia Química, Departamento de Zoologia, Unicamp, e ainda, por incentivar minha participação nas diferentes atividades de seu laboratório. Agradeço aos Profs. Keith Spalding Brown Jr. e André Víctor Lucci Freitas pelas dicas sobre biologia de lepidópteros, pela ajuda na identificação das espécies, pela ajuda no campo, empréstimo de literatura e contínuo apoio e incentivo. Sou grato à Direção da Reserva de Santa Genebra pela autorização para trabalhar na área e pelo apoio recebido ao longo de todo trabalho, e ao CEPAGRI, Unicamp, pelo fornecimento dos dados meteorológicos. A Direção do Parque Nacional do Itatiaia facilitou minhas viagens a Campinas na fase pré-defesa de tese e o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) concedeu uma bolsa de Doutorado. Agradeço também a inúmeras pessoas com as quais convivi durante minha permanência na Unicamp. Por diferenças de afinidade ou por mera circunstância, criei vínculos mais sólidos com alguns colegas alunos, professores e funcionários. Não vou citá-los individualmente, mas estou certo que eles sabem quem são. Muitos foram fundamentais para que eu conseguisse concluir este trabalho, me ajudando das mais diversas formas, quer seja me oferecendo hospedagem, me emprestando equipamento, me ajudando na criação de larvas em laboratório, na coleta de dados no campo, no plantio e manutenção de mudas para experimentos, na elucidação e execução de algum teste estatístico, na leitura crítica de algum manuscrito, ou mesmo simplesmente ouvindo pacientemente minhas idéias sobre ecologia e sobre outras questões acadêmicas e pessoais. A todos agradeço sinceramente pela ajuda e pelos bons momentos compartilhados. Cabe agradecer ainda alguns amigos dos tempos de Graduação, colegas e professores, que de forma direta ou indireta, também se fizeram presentes na realização deste trabalho. Por fim, agradeço a minha família pelo constante apoio e incentivo.

## Índice

Índice de Figuras.....	vii
Índice de Tabelas.....	xi
Resumo.....	xv
Abstract.....	xvi
Introdução Geral.....	1
Capítulo 1. Variação espaço-temporal numa comunidade de lepidópteros “frugívoros” num fragmento florestal no sudeste do Brasil .....	8
Introdução.....	8
Material e Métodos.....	10
Resultados.....	19
Discussão.....	44
Capítulo 2. Ecologia populacional da borboleta <i>Anaea ryphea</i> (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, .....	52
Introdução.....	52
Material e Métodos.....	56
Resultados.....	66
Discussão.....	97
Capítulo 3. Uso de plantas hospedeiras e desempenho larval na borboleta <i>Anaea ryphea</i> (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae).....	108
Introdução.....	108
Material e Métodos.....	111
Resultados.....	116
Discussão.....	130
Considerações finais.....	137
Referências.....	142
Apêndices.....	164

## Índice de Figuras

### *Capítulo 1*

Figura 1. Mapa da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os códigos indicam a posição aproximada das armadilhas distribuídas na borda (B), trilha central (T) e interior da mata (IM).....	11
Figura 2. Temperatura média mensal e distribuição de chuvas nas proximidades da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, entre 1998 e 2001. Dados da Estação Climatológica do CEPAGRI/Unicamp, distante ca. de 4 km da Reserva.....	14
Figura 3. Aspecto das armadilhas dispostas nos diferentes ambientes. a) borda da mata b) trilha central c) interior da mata d) inspeção e marcação dos indivíduos capturados.....	15
Figura 4. Distribuição de abundância de espécies para a comunidade total de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP (a), e para as subcomunidades da borda (b), trilha central (c) e interior da mata (d).....	22
Figura 5. Distribuição de abundância de espécies para a comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP (barras).....	23
Figura 6. Estimativas de riqueza dos diversos estimadores para diferentes tamanhos amostrais (a b c d e) e curva aleatorizada de acumulação de espécies (f). A linha horizontal representa o número total de espécies amostradas ( $n = 44$ ) e é apresentada apenas para facilitar a comparação entre os estimadores.....	25
Figura 7. Curvas de rarefação para os três habitats. As curvas foram reescaladas em função do número de indivíduos capturados, conforme Gotelli e Colwell (2001). Os intervalos de confiança de 95% (mencionados nos resultados) não foram apresentados para maior clareza da figura.....	26

Figura 8. Número de espécies registradas em cada um dos ambientes na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....	30
Figura 9. Variação temporal na riqueza (a) e na abundância (b) da comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....	36
Figura 10. a) Variação do número de espécies em relação ao número de indivíduos capturados mensalmente; b) Variação na riqueza mensal (representada pelo desvio em relação à riqueza estimada) após a remoção do efeito da abundância através de regressão linear. As linhas pontilhadas são apenas para referência.....	37
Figura 11. Curvas de rarefação para as subcomunidades representadas pelos anos 1 e 2 e pelas estações seca e chuvosa amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. As curvas foram reescaladas em função do número de indivíduos capturados, conforme Gotelli e Colwell (2001). Os intervalos de confiança de 95% (mencionados nos resultados) não foram apresentados para maior clareza da figura.....	40
Figura 12. Variação temporal nas populações de (a) espécies abundantes que utilizam diferentes plantas hospedeiras e (b) de espécies que utilizam as mesmas plantas hospedeiras, apresentando diferentes padrões de abundância ( <i>A. ryphea</i> muito abundante vs. <i>H. clytemnestra</i> pouco abundante).....	42
Figura 13. Variação temporal nas populações de (a) espécies menos relacionadas taxonomicamente, que utilizam recursos alimentares distintos na fase larval e apresentam padrão semelhante de flutuação e (b) de espécies mais aparentadas que utilizam o mesmo grupo de plantas hospedeiras.....	43



## Capítulo 2

Figura 14. a) Ovo b) Larva de 1º estágio c) Larva de 3º estágio em descanso numa "ponte de fezes" d) Larva de 4º estágio e) Larva de 5º estágio f) Pupa g e h) Adulto i) Ovo parasitado por Eulophidae j) *Croton floribundus* k) *C. priscus* l) Modelo de larva feito de massa de modelar atacado por invertebrado m) Modelo atacado por ave n) Abdômen de fêmea dissecada, mostrando oócitos maduros.....57

Figura 15. Proporção de indivíduos adultos de *A. ryphea* capturados em três ambientes com diferentes níveis de perturbação na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....68

Figura 16. Razão sexual para adultos de *Anaea ryphea* capturados em isca de banana fermentada em diferentes ambientes na Reserva de Santa Genebra, no período de março de 1999 a abril de 2001.....69

Figura 17. Variação na estrutura etária (desgaste alar) da população de *Anaea ryphea* da Reserva de Santa Genebra, no período de março de 1999 a abril de 2001.....70

Figura 18. Relação entre tempo de permanência na população (intervalo em dias entre captura e última recaptura) e a distância entre pontos de captura.....73

Figura 19. Variação do tempo de desenvolvimento (ovo até larvas de 4º instar) para imaturos de *A. ryphea* em função da proximidade com a estação seca. Cada unidade do eixo X representa uma aproximação de 10 dias em direção à estação seca, variando do final de fevereiro (F3) até o segundo terço do mês de maio (MA2).....74

Figura 20. Flutuação na densidade de adultos e imaturos de *Anaea ryphea* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os valores de densidade são dados como imaturos/planta e adultos/armadilha. Escala aritmética (acima) e escala logarítmica (abaixo).....76

Figura 21. Curvas de sobrevivência (a) e probabilidades diárias de sobrevivência (b) para coortes de imaturos de <i>Anaea ryphea</i> acompanhadas em estações reprodutivas de três anos consecutivos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....	79
Figura 22. Variação da intensidade média de mortalidade causada por diferentes fatores detectados nas tabelas de vida e a mortalidade total para cada uma das coortes monitoradas ao longo das estações reprodutivas, pr = predação; pa = parasitismo; do = doença.....	85
Figura 23. Relação entre a intensidade de mortalidade de larvas L4 (a) e mortalidade total (b) e variação de temperatura em função da época de desenvolvimento dos imaturos no campo.....	87
Figura 24. Avaliação da dependência da densidade na ação de diferentes fontes de mortalidade sobre imaturos de <i>A. ryphea</i> na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP: a) parasitismo por microhimenoptera em ovos; b) predação em ovos; c) predação em larvas L1; d) predação em larvas L2; e) predação em larvas L3; f) doença em larvas L4.....	88
Figura 25. Porcentagem de folhas maduras e jovens em populações de <i>Croton floribundus</i> e <i>C. priscus</i> na estação seca e chuvosa na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os números no interior dos círculos indicam o número total de folhas.....	92
Figura 26. Taxa de ataques de predadores em modelos artificiais de larvas de lepidoptera sobre plantas de <i>C. floribundus</i> e <i>C. priscus</i> na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Números no interior das barras indicam o número de modelos em cada tratamento.....	95
Figura 27. Proporção de fêmeas de <i>A. ryphea</i> com diferentes quantidades de espermatóforos de acordo com a época do ano.....	96

### Capítulo 3

- Figura 28. Distribuição de imaturos de *Anaea ryphea* sobre plantas de *C. floribundus* e *C. priscus* e a disponibilidade de recursos considerando-se tanto as folhas quanto as plantas como unidades amostrais na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....117
- Figura 29. Comparação no desempenho de *Anaea ryphea* utilizando *Croton floribundus* (F) e *C. priscus* (P) em temperatura ambiente (Experimento 1) e em condições controladas (Experimento 2). a) peso do adulto b) comprimento da asa c) tempo de desenvolvimento d) sobrevivência do adulto. As barras verticais representam o erro-padrão da média.....124
- Figura 30. Curvas de sobrevivência para coortes de *Anaea ryphea* sobre *Croton floribundus* e *C. priscus* monitoradas em duas estações reprodutivas (2000 e 2001) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....129

### Índice de Tabelas

#### Capítulo 1

- Tabela 1. Lista das 44 espécies de Lepidoptera capturadas em 3 ambientes (4 armadilhas em cada ambiente) ao longo de 26 meses, em ordem de freqüência de capturas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. B = Borda; T = Trilha; I = Interior da mata.....20
- Tabela 2. Valores de diversidade para as comunidades de borboletas frugívoras amostradas em três habitats na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....27
- Tabela 3. Índices de similaridade entre habitats obtidos para as comunidades de borboletas frugívoras amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....31
- Tabela 4. Distribuição diferencial dos indivíduos nos três habitats investigados, agrupados por subfamílias.....32

Tabela 5. Valores de diversidade obtidos para as subcomunidades de borboletas frugívoras amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, organizadas por ano e por estação.....	38
---	----

Tabela 6. Valores de similaridade obtidos para as subcomunidades de borboletas frugívoras amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, organizadas por ano e por estação.....	39
--	----

Tabela 7. Coeficientes de correlação (Pearson) entre o log + 1 das abundâncias mensais para as 15 espécies mais abundantes (N > 50 indivíduos capturados ao longo dos 26 meses de estudo). Valores em negrito representam pares de espécies que apresentaram padrões de flutuação mais semelhantes.....	41
---	----

## *Capítulo 2*

Tabela 8. Tabelas de vida para os estágios imaturos da população de <i>Anaea ryphea</i> na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, em três estações reprodutivas.....	78
---	----

Tabela 9. Tabelas de vida para os estágios imaturos da população de <i>Anaea ryphea</i> na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, agrupados em 8 coortes artificiais.....	82
--	----

Tabela 10. Sumário da análise do fator chave e dos testes de dependência de densidade na mortalidade de estágios imaturos de <i>A. ryphea</i> causada por diferentes fatores. b e $r^2$ são coeficientes de regressão e determinação dos testes de dependência da densidade entre os valores k de cada fonte de mortalidade e o log da densidade de indivíduos iniciando cada estágio/estádio.....	84
--	----

Tabela 11. Intensidade de mortalidade (força de mortalidade k) atuando sobre os estágios/estádios de desenvolvimento de <i>A. ryphea</i> em diferentes épocas da estação de crescimento na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....	86
--	----

Tabela 12. Variação sazonal na qualidade nutricional de folhas maduras de <i>Croton floribundus</i> e <i>C. priscus</i> amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. (n = 30 amostras em todas as comparações).....	93
--	----

Tabela 13a. ANOVA do teor de água nas folhas de <i>Croton</i> spp. em função da estação e da espécie utilizada pelas larvas da borboleta <i>Anaea ryphea</i> .....	94
--	----

Tabela 13b. ANOVA do teor de nitrogênio nas folhas de <i>Croton</i> spp. em função da estação e da espécie utilizada pelas larvas da borboleta <i>Anaea ryphea</i> .....	94
--	----

### Capítulo 3

Tabela 14. Componentes da história de vida de <i>A. ryphea</i> criadas em <i>Croton floribundus</i> e <i>C. priscus</i> em laboratório, em condições não controladas (Experimento 1).....	120
---	-----

Tabela 15. ANOVA dos parâmetros de história de vida utilizados como indicadores de desempenho para larvas de <i>A. ryphea</i> . Larvas criadas em laboratório em condições ambiente (Experimento 1). Contrastes estatisticamente significativos são indicados em negrito.....	121
---	-----

Tabela 16. Componentes da história de vida de <i>A. ryphea</i> criadas em <i>Croton floribundus</i> e <i>C. priscus</i> em laboratório, em condições controladas (Experimento 2).....	122
---	-----

Tabela 17. ANOVA dos parâmetros de história de vida utilizados como indicadores de desempenho para larvas de <i>A. ryphea</i> . Larvas criadas em laboratório em condições controladas de temperatura, luminosidade e umidade relativa (Experimento 2). Contrastes estatisticamente significativos são indicados em negrito.....	123
--	-----

Tabela 18. Parâmetros nutricionais avaliados para folhas maduras de populações de <i>Croton floribundus</i> e <i>Croton priscus</i> amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os resultados referem-se a amostragens feitas durante a estação chuvosa (n = 30 amostras por espécie).....	127
--	-----

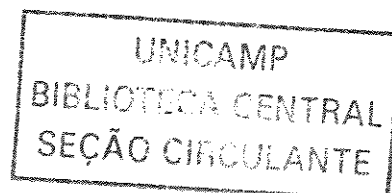
Tabela 19. Tabelas de vida para estágios imaturos de <i>A. ryphea</i> se alimentando em plantas de <i>C. floribundus</i> e <i>C. priscus</i> na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.....	128
---	-----

## Resumo

Neste estudo descrevo quantitativamente a comunidade de “borboletas frugívoras” de um fragmento florestal remanescente em Campinas, SP, com ênfase na biologia populacional de *Anaea ryphea* (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae), a espécie mais abundante. Durante 26 meses quantifiquei variações temporais e espaciais na riqueza, diversidade e abundância da comunidade empregando armadilhas (4 amostragens/mês) distribuídas em diferentes ambientes (Borda, Interior da Mata e Trilha Central). Avaliei as flutuações na abundância dos estágios imaturos e adultos da população de *Anaea ryphea* e inferi suas causas de mortalidade através de censos e construção de tabelas de vida, respectivamente. Investiguei a relação entre o uso das plantas hospedeiras e desempenho larval com o monitoramento de imaturos no campo, criação de larvas em laboratório e análise química das plantas hospedeiras.

A comunidade apresentou um número relativamente baixo de espécies comuns, de ampla distribuição. A diversidade e abundância da comunidade não se distribuiu aleatoriamente entre habitats (menor abundância dentro da mata; menor diversidade na borda) e ao longo do tempo. Houve ainda uma grande assincronia nas flutuações das espécies dessa guilda, sugerindo que sua dinâmica está principalmente sob controle biótico ao invés de climático. Sugere-se que, para inventários de curta duração em fragmentos similares, esforços de amostragem concentrados nas bordas e trilhas/clareiras são suficientes para obtenção de estimativas muito próximas da “riqueza total” desse grupo de lepidópteros

A população de *A. ryphea* revelou uma estrutura semelhante àquela descrita para outras espécies em regiões tropicais, sendo composta predominantemente por machos, com uma estrutura espacial que acompanhou a disponibilidade de plantas hospedeiras. A população de imaturos variou sazonalmente e de forma correlacionada com as oscilações da temperatura, pluviosidade, quantidade e qualidade de plantas hospedeiras e da atividade reprodutiva dos adultos. A população de adultos variou de forma mais irregular e diferenças na densidade entre anos (estações de crescimento) não foram muito acentuadas, sugerindo uma certa estabilidade da população quanto ao número de indivíduos alcançado anualmente. O parasitismo de ovos foi o fator mais importante influenciando a variação no tamanho da população ao longo da estação de crescimento (fator chave) e atuou de forma dependente da densidade, com potencial regulador sobre a população.



No nível populacional as fêmeas de *A. ryphea* utilizaram predominantemente *Croton floribundus* em comparação a *C. priscus*, e detectou-se diferenças no desempenho das larvas nas duas espécies de planta. Considerando-se os indicadores de desempenho no laboratório e no campo, as respostas nas diferentes plantas hospedeiras foram conflitantes, sugerindo um sucesso reprodutivo médio similar nas duas espécies. A preferência por *C. floribundus* se correlacionou positivamente com o maior tamanho e peso dos adultos (avaliados em laboratório) e negativamente com a sobrevivência dos imaturos no campo. *Croton priscus* apresentou melhor qualidade nutricional (baseada no teor de água e nitrogênio), o que, entretanto, não se refletiu num melhor desempenho larval. Esta espécie apresentou um menor risco de mortalidade para os imaturos de *A. ryphea* no campo. Os resultados, portanto, não permitem determinar os fatores que levam ao uso diferencial das plantas hospedeiras. Sugere-se a continuidade dos estudos sobre a relação preferência-desempenho nesse sistema através de testes de oviposição no nível individual.

### Abstract

In this study I present a quantitative description of the “frugivorous” butterfly community inhabiting a remnant forest fragment in Campinas, SP, emphasizing aspects of the population ecology of *Anaea ryphea* (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae), the most abundant species in the area. During 26 months I quantified temporal variations in community richness, diversity and abundance using traps (4 samples/month) distributed in different habitats (Forest Edge, Forest Interior and Central Trail). I evaluated the fluctuation in abundance of immature stages and adults of *Anaea ryphea* and inferred mortality causes through censuses and the construction of life tables. I investigated the relationship between host plant use and offspring performance through the monitoring of immatures in the field, rearing of larvae in the lab and chemical analysis of host plants.

The community was composed of a small number of common, widely distributed species. The diversity and abundance of the community were not randomly distributed among habitats (lower diversity on the forest edge; lower abundance inside the forest) and along time. The abundance of species varied greatly along time, with a strong assynchrony in fluctuations, which suggests that the dynamics is mainly under biotic rather than climatic



control. It is proposed that, for short term inventories in similar forest fragments, sampling efforts concentrating on forest edges and trails/gaps are sufficient for obtaining estimates very close to the “total richness” of this butterfly guild.

The *A. ryphea* population revealed a structure similar to that described for other tropical species, with a male-biased sex ratio in captures and a spatial structure that follows the host plant availability. The population of immatures varied seasonally and correlated well with oscillations in temperature, rainfall, host plant quantity and quality and reproductive activity of adults. The adult population varied more irregularly and differences in density among years (growing seasons) were not large, suggesting a certain “stability” of the population regarding the number of individuals reached annually. Egg parasitism was the most important factor influencing the variation of population size along the growing season (key factor) and acted in a density-dependence way, with a regulation potential over the population.

At the population level, females of *A. ryphea* used mostly *C. floribundus* as host plant, and differences in larval performance were detected. Considering performance indicators of host plants for both field and laboratory conditions, results were conflicting, suggesting a similar mean reproductive success for both species. The preference for *C. floribundus* correlated well with larger size and weight of adults (measured in the laboratory) and poorly with immature survivorship in the field. *Croton priscus* showed better nutritional quality (higher amounts of water and nitrogen), which nevertheless was not translated into a better larval performance. It also showed a lower risk of mortality for immatures of *A. ryphea* in the field. Therefore the results do not permit determination of the reasons for the host plant differential use. It is suggested that the host plant preference-offspring performance relationship in this system be studied through oviposition choice tests conducted at the individual level.

Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é determinar se existem regularidades em suas propriedades coletivas e emergentes, mesmo quando há diferenças nas espécies componentes (Begon et al., 1996a). Essa busca de padrões torna necessária a descrição das comunidades, que pode ser feita por meio de descritores envolvendo as relações numéricas entre os indivíduos que a compõem, considerando-se o número de espécies e suas abundâncias relativas (May, 1975; Whittaker, 1975; Strong et al., 1984b; Hughes, 1986; Magurran, 1988; Morse et al., 1988). Tais descritores incluem medidas de diversidade e os ajustes aos modelos teóricos de distribuição de abundância de espécies, usados para caracterizar e comparar a estrutura de comunidades em diferentes sistemas (May, 1975; Whittaker, 1975; Sugihara, 1980; Platt et al., 1984; Hughes, 1986; Magurran, 1988; Pimm, 1991; Bonilla, 1999; Tokeshi, 1999).

As regiões tropicais concentram a maior parcela da biodiversidade mundial (Wilson, 1988, 1992) e a elevada riqueza de artrópodos nesses ambientes, especialmente insetos, tem despertado grande atenção nesse grupo como indicador da riqueza global (Erwin, 1983, 1988; May, 1988, 1990; Stork, 1988; Gaston, 1991; Bartlett et al., 1999; Godfray et al., 1999). O interesse em descrever e quantificar essa alta diversidade tem resultado num crescente número de estudos (Godfray et al., 1999 e referências), muitos dos quais são limitados a curtos períodos de amostragem, empregando métodos não comparáveis, com pequenos tamanhos amostrais, dados de presença e ausência apenas, e especialmente ausência de dados sobre variações espaço-temporais (p.ex.: Basset et al., 1992; Daily e Ehrlich, 1995). Uma abordagem recente, especialmente útil para lidar com ambientes de alta diversidade, tem sido o desenvolvimento e aplicação de métodos de extrapolação baseados em inventários de curta

duração (Colwell e Coddington, 1994). Entretanto, como destacado por DeVries et al. (1997), a validade desses inventários rápidos precisa ser testada contra estudos de longo prazo.

Apesar dos climas tropicais úmidos serem mais constantes do que climas temperados, diferentes níveis de variação nas abundâncias de populações de insetos em ambientes tropicais têm sido demonstrados (Wolda, 1992). Existem populações muito estáveis (Ehrlich e Gilbert, 1973), e outras com explosões populacionais (Wolda e Foster, 1978) ou flutuações sazonais (Wolda e Flowers, 1985; Wolda, 1988).

Além das variações temporais, variações espaciais nas condições ou nos tipos de habitat também podem influenciar a distribuição de abundância das espécies da comunidade (Wolda, 1983) através de seu efeito nas populações de cada espécie individualmente (Gleason, 1926) ou das interações entre elas (Schoener, 1974). As espécies componentes da comunidade também podem responder de forma diferenciada aos diferentes tipos e intensidades de perturbação no ambiente (Daily e Ehrlich, 1995; Brown e Hutchings, 1997). As perturbações podem alterar as proporções relativas de habitats adequados, modificando inicialmente a distribuição de abundâncias das espécies e eventualmente a composição das comunidades, através da extinção de espécies de determinados habitats (Peck e Forsyth, 1982; Halffter et al., 1992). Em algumas situações, entretanto, locais com distúrbios de intensidade intermediária podem sofrer um aumento na diversidade de espécies (Connell, 1978; Fox, 1979), ainda que seja difícil separar o efeito de perturbação da heterogeneidade.

Considerando-se a dominância numérica e diversidade taxonômica dos insetos nos neotrópicos (Godfray et al., 1999; Novotný e Basset, 2000), e sua reconhecida importância no funcionamento dos ecossistemas através de interações de predação, herbivoria, parasitismo, polinização, dispersão e predação de sementes, além de atividades de decomposição e ciclagem de nutrientes (Samways, 1994; Didham et al., 1996; Thompson e Althoff, 1999), o número de estudos que tem investigado de forma sistematizada os padrões de variação

espaço-temporal na diversidade e abundância em comunidades de insetos tropicais é ainda pequeno (p.ex.: Wolda, 1988, 1992; DeVries e Walla, 2001; DeVries et al., 1997, 1999; Didham et al., 1998; Bonilla, 1999). A primeira parte desse estudo (capítulo 1) descreve a composição e investiga a magnitude das variações espaciais e temporais na diversidade e abundância de uma guilda de lepidópteros frugívoros adultos que habitam um fragmento florestal no sudeste do Brasil.

A atual ênfase nos estudos em nível de comunidades, visando descrever e quantificar a diversidade biológica (Godfray et al., 1999; Gaston, 2000; Purvis e Hector, 2000) e, mais recentemente, relacioná-la ao funcionamento dos ecossistemas (Chapin et al., 1997; Lacroix e Abbadie, 1998; Orians, 2000; Schwartz et al., 2000; Hughes e Petchey, 2001; Lyons e Schwartz, 2001), foi precedida por um intenso e especial interesse em se descrever as flutuações de populações naturais e compreender os processos e fatores que as determinam (Hutchinson, 1978; McIntosh, 1991; Cappuccino e Price, 1995; Begon et al., 1996a). Parte dos estudos, com enfoque mais teórico, tem se concentrado na discussão dos conceitos de população em equilíbrio e regulação populacional (Berryman, 1987; 1991; Turchin, 1995; Wolda, 1995), e na demonstração da ocorrência de regulação por processos dependentes da densidade através de modelos matemáticos (Hassell, 1987; Turchin, 1990). Paralelamente, um número relativamente grande de pesquisas tem procurado descrever empiricamente as flutuações populacionais e detectar evidências de regulação em condições naturais, visando avaliar a frequência e importância relativa das diferentes categorias de fatores (p. ex.: inimigos naturais, quantidade e qualidade dos recursos alimentares, migração) afetando as flutuações populacionais e atuando como agentes reguladores (Dempster, 1983; Stiling, 1988; Murdoch, 1994; Cornell e Hawkins, 1995; Harrison e Cappuccino, 1995; Hawkins et al., 1997; Cornell et al., 1998).

Os estudos pioneiros estavam preocupados em descobrir se eram os fatores climáticos (independentes da densidade) ou os fatores bióticos (dependentes da densidade) os principais responsáveis em “controlar” o tamanho das populações (Nicholson 1933, 1954; Andrewartha e Birch, 1954; Lack 1954). Esse debate foi posteriormente substituído pela polarização entre aqueles que apoiam os fatores bióticos e atribuem maior importância aos fatores controladores atuando “de cima para baixo”, com a ênfase nos inimigos naturais (Varley et al., 1973; Strong et al., 1984a), *versus* aqueles que defendem a maior importância do controle “de baixo para cima”, enfatizando os recursos alimentares, tais como a quantidade e qualidade do alimento, inclusive a capacidade da presa se defender (Dempster e Pollard, 1981; Haukioja et al., 1985; Power, 1992).

No início da década de sessenta, Hairston, Smith e Slobodkin (1960), através do “argumento da Terra Verde”, propuseram um modelo em que o controle das populações naturais se daria tanto por competição por recursos quanto por predação, dependendo do nível trófico considerado. Este modelo, nascido da escola de “biocontrole agrícola”, propõe para fitófagos um controle de cima para baixo. Os organismos no topo da cadeia serão predadores e os demais serão alternadamente limitados, com efeito em cascata, por recursos e por predação. Com três níveis tróficos, a dinâmica populacional dos insetos fitófagos, no meio, seria determinada primariamente por inimigos naturais (Varley et al., 1973; Lawton e Strong, 1981; Strong et al., 1984a; Hassell, 1985; Bernays e Graham, 1988).

Um ponto de vista contrário postula um controle de baixo para cima, resultante de competição intraespecífica e limitação por recursos (White, 1978; Dempster e Pollard, 1981; Ohgushi e Sawada, 1985; Schultz, 1988; Power, 1992), possivelmente agravada pela atuação de defesas induzidas nos vegetais (Haukioja et al., 1985). Uma vez que os processos controladores “de cima para baixo” e “de baixo para cima” não são mutuamente exclusivos, a questão mais importante seria então avaliar sua importância relativa e descobrir os fatores

bióticos e/ou abióticos que determinam a prevalência de um ou outro tipo de regulação no sistema em estudo (Hunter e Price, 1992; Matson e Hunter, 1992; Haukioja, 1993; Hunter et al., 1997).

Para entender as flutuações em populações de insetos fitófagos, primeiro é necessário descrever suas características em diferentes escalas temporais, para diversas espécies em diferentes contextos ecológicos (Price, 1991). Para as regiões temperadas já há atualmente um número relativamente grande de estudos demográficos com diversos grupos de insetos herbívoros, incluindo lepidópteros, porém valorizando espécies de importância econômico-agrícola ou espécies florestais com tendências a erupções populacionais (revisões em Dempster, 1983; Courtney, 1986; Stiling, 1988; Cornell e Hawkins, 1995; Hawkins et al., 1997; Cornell et al., 1998). Embora ainda pequena, a quantidade de estudos descrevendo as flutuações populacionais de lepidópteros em regiões neotrópicas também vem aumentando nos últimos anos, especialmente para o estágio adulto (p. ex.: Ehrlich e Gilbert, 1973; Vasconcellos-Neto, 1980; Saalfeld e Araújo, 1981; Quintero, 1988; Freitas, 1993, 1996; Ramos e Freitas, 1999; Vanini et al., 1999; Freitas e Ramos, 2001; Freitas et al., 2001). Já investigações sobre a dinâmica dos estágios imaturos continuam bastante escassas (Costa, 1991; Moraes e Brown, 1991; Caldas, 1995ab, 1996).

Os estudos sobre os estágios imaturos, críticos para entender as relações com inimigos naturais e plantas hospedeiras, têm enfatizado a identificação e quantificação das causas de mortalidade e também fatores que afetam o tempo de desenvolvimento e a posterior capacidade reprodutiva dos adultos (Haukioja et al., 1983; Bultman e Faeth, 1985; Cappuccino e Kareiva, 1985; Haukioja e Neuvonen, 1985; Watt, 1988; Faeth, 1990; Gould et al., 1990; Harrison, 1994; Caldas, 1995ab, 1996). Além de descrever as flutuações populacionais e identificar as causas de mortalidade, alguns desses estudos têm procurado determinar o principal fator responsável pelas variações no tamanho da população (fator

chave *sensu* Varley e Gradwell, 1960, 1970; Varley et al., 1973; Podoler e Rogers, 1975) e identificar fatores atuando de forma dependente da densidade, funcionando como agentes reguladores dessas populações (Dempster, 1983; Strong et al., 1984a; Stiling, 1988; Hassell et al., 1989). O segundo capítulo desta tese apresenta os resultados de um estudo populacional realizado com a borboleta *Anaea ryphea* (Cramer), a espécie dominante da guilda de lepidópteros que se alimentam de frutos em fermentação na fase adulta, estudada no primeiro capítulo. Os padrões de flutuação populacional dos estágios imaturos e dos adultos são apresentados e discutidos em relação às variações de fatores climáticos, recursos alimentares e ação de inimigos naturais.

A relação entre a preferência das fêmeas de insetos fitófagos por certas espécies de planta hospedeira para oviposição, entre as várias que sustentam seu desenvolvimento, e o crescimento, sobrevivência e reprodução de sua prole -- seu desempenho (Thompson, 1988a) -- é também um aspecto importante da vida desses organismos, podendo influenciar direta e indiretamente sua dinâmica populacional (Rausher e Papaj, 1983; Ohgushi, 1995).

A evolução adaptativa leva à expectativa de que insetos fitófagos devem utilizar preferencialmente as plantas hospedeiras que propiciam o melhor sucesso reprodutivo, medido pela produção de netos. No entanto, os estudos disponíveis avaliando a relação entre preferência para oviposição e desempenho em insetos fitófagos têm mostrado resultados conflitantes, que variam desde elevados graus de ajuste positivo, com as fêmeas utilizando preferencialmente as plantas onde a prole apresenta a melhor performance (p. ex.: Singer, 1972, 1983; Rausher, 1982; Leather, 1985; Nylin, 1988; Singer et al., 1988; Roininen e Tahvanainen, 1989; Nylin e Janz, 1993; Janz et al., 1994), até situações opostas, quando as plantas mais utilizadas são aquelas nas quais a prole tem seu desempenho reduzido (p. ex.: Chew, 1977; Courtney, 1981; Wiklund, 1981; Williams, 1983; Penz e Araújo, 1991; Valladares e Lawton, 1991; Berdegué et al., 1998; Leyva et al., 2000).

O grau de ajuste entre a preferência das fêmeas e o desempenho de seus imaturos pode resultar tanto de fatores intrínsecos à planta hospedeira, como defesas físicas e químicas, qualidade nutricional e fenologia, abundância, sazonalidade e tempo de existência da associação (Chew, 1977; Courtney, 1981; Williams, 1983; Nylin, 1988; Nylin e Janz, 1993; Janz et al., 1994) quanto de fatores extrínsecos, como interações com competidores, inimigos naturais como predadores e parasitóides e associação com mutualistas (Price et al., 1980; Atsatt, 1981; Valladares e Lawton, 1991; Ohsaki e Sato, 1994, 1999). Na terceira parte desse estudo investiguei a interação entre a borboleta *Anaea ryphea* e suas plantas hospedeiras, buscando avaliar o grau de correlação entre o uso de plantas para oviposição e o desempenho de sua prole.



## **Variação espaço-temporal numa comunidade de lepidópteros “frugívoros” num fragmento florestal no sudeste do Brasil**

As regiões tropicais concentram a maior parte da biodiversidade mundial (Wilson, 1988; Gaston, 2000), representada principalmente por uma expressiva riqueza de insetos (Groombridge, 1992; Wilson, 1992; Thompson e Altholf, 1999). Cerca de um quarto das espécies descritas são fitófagas -- se alimentam de tecido vegetal vivo em alguma fase da vida -- e, juntamente com as plantas superiores, somam quase metade da variedade de formas de vida conhecidas (Strong et al., 1984a). Uma parcela significativa desse total são lepidópteros, que além da representatividade taxonômica, participam de interações importantes para a manutenção do funcionamento dos ecossistemas como herbivoria, predação de sementes, parasitismo e polinização (Samways, 1994; Didham et al., 1996; Thompson e Althoff, 1999).

Estudos quantitativos documentando variações espaciais e temporais na composição, diversidade e distribuição de abundância de insetos em ambientes tropicais com diferentes características podem revelar padrões em diferentes escalas (Wolda, 1978, 1983, 1992; Morse et al., 1988; DeVries et al., 1997, 1999). O acelerado processo de alteração desses ambientes, com acentuada perda e fragmentação de habitats, não apenas tem causado a redução da riqueza, mas também alterado a composição e abundância das espécies nos habitats remanescentes (Daily e Ehrlich, 1995), em especial uma redução na diversidade e abundância em habitats fragmentados (Souza e Brown, 1984; Klein, 1989; Rodrigues et al., 1993; Baz e Garcia-Boyer, 1995; Zabel e Tschardtke, 1998). A riqueza e abundância de espécies pode ser limitada pela diminuição da heterogeneidade ambiental (diversidade de habitats) e escassez de fontes de alimento para os estágios imaturos e adulto, resultantes da fragmentação (Rodrigues et al., 1993; Daily e Ehrlich, 1995; Brown e Hutchings, 1997).

Conseqüentemente, um habitat fragmentado tende a conter um menor número de espécies se comparado a uma área contínua do mesmo tamanho, devido à extinção local de espécies após o isolamento. Entretanto, a diversidade e a abundância de algumas espécies pode também aumentar em fragmentos remanescentes em razão do favorecimento de espécies típicas de áreas abertas e ambientes secundários (Lovejoy et al., 1986; Singer e Ehrlich, 1991; Daily e Ehrlich, 1995; Brown e Hutchings, 1997).

Os estudos existentes sobre comunidades de borboletas em ambientes tropicais têm sido realizados por períodos de tempo muito variáveis e empregando diversas metodologias (Emmel e Leck, 1969; Brown, 1992; Pinheiro e Ortiz, 1992; Spitzer et al., 1993, 1997; Daily e Ehrlich, 1995; DeVries et al., 1997, 1999; Wood e Gillman, 1998; Brown e Freitas, 2000a,b; Ramos, 2000; Lewis, 2001). Enquanto alguns têm investigado toda a comunidade de borboletas (Brown, 1992; Brown e Freitas, 2000a,b), outros têm se restringido a uma parcela específica da comunidade total (Pinheiro e Ortiz, 1992; Daily e Ehrlich, 1995; DeVries et al., 1997, 1999; Wood e Gillman, 1998; Lewis, 2001), porém poucos têm investigado de forma sistemática a influência das variações espaço-temporais na composição e diversidade de espécies.

As comunidades de borboletas neotropicais podem ser divididas em duas guildas principais, baseado nos hábitos alimentares dos adultos. O primeiro grupo compreende espécies que visitam flores e se alimentam de néctar, e inclui as espécies das famílias Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae, e alguns Nymphalidae (Biblidinae). O segundo grupo compreende a guilda das borboletas “frugívoras”, composta por ninfalídeos das subfamílias Charaxinae, Morphinae (Morphinae + Brassolinae, para alguns autores; p. ex.: De Jong et al., 1996), Brassolinae, Satyrinae, Biblidinae, Liminetidinae e alguns gêneros de Nymphalinae. Essas espécies se alimentam de frutos fermentados em decomposição, fezes de vertebrados e seiva secretada por algumas espécies de planta.

Os objetivos deste estudo foram: 1) descrever a composição e investigar a magnitude das variações espaciais e temporais na diversidade e abundância de lepidópteros frugívoros adultos num fragmento florestal no sudeste do Brasil; e 2) testar a “hipótese nula” de que a comunidade de borboletas e suas espécies componentes se distribuem aleatoriamente ao longo do tempo e espaço. O caráter sistematizado da coleta dos dados e a duração relativamente longa do estudo permitiram avaliar a magnitude e generalidade das variações sazonais nas espécies da comunidade, assim como investigar as variações espaciais numa escala bastante reduzida.

## **Material e Métodos**

### **Área de Estudo**

Realizei o estudo na Reserva Municipal de Santa Genebra (RSG), no município de Campinas, SP ( $22^{\circ} 50' S$ ;  $47^{\circ} 06' W$ , 600 m de altitude – Fig. 1). A reserva é um fragmento remanescente de floresta semidecídua de 252 ha, muito perturbado. A composição florística da mata é típica de matas semidecíduas do planalto paulista. As famílias de plantas arbustivas e arbóreas mais comuns no local são Leguminosae, Rubiaceae, Meliaceae e Euphorbiaceae (Morellato, 1991). O clima da região é sazonal, com uma estação seca de maio a agosto, e uma estação úmida e mais quente de novembro a fevereiro, com dois períodos transicionais (março-abril e setembro-outubro), caracterizadas por variações na precipitação e temperatura (Passos, 1995). A pluviosidade média anual é de 1366 mm e a temperatura média anual cerca de  $22-23^{\circ}C$  (Fig. 2). Apesar de já degradada anteriormente, a fragmentação da floresta ocorreu nos anos 50. A área esteve anteriormente cercada por plantações de algodão e cana,

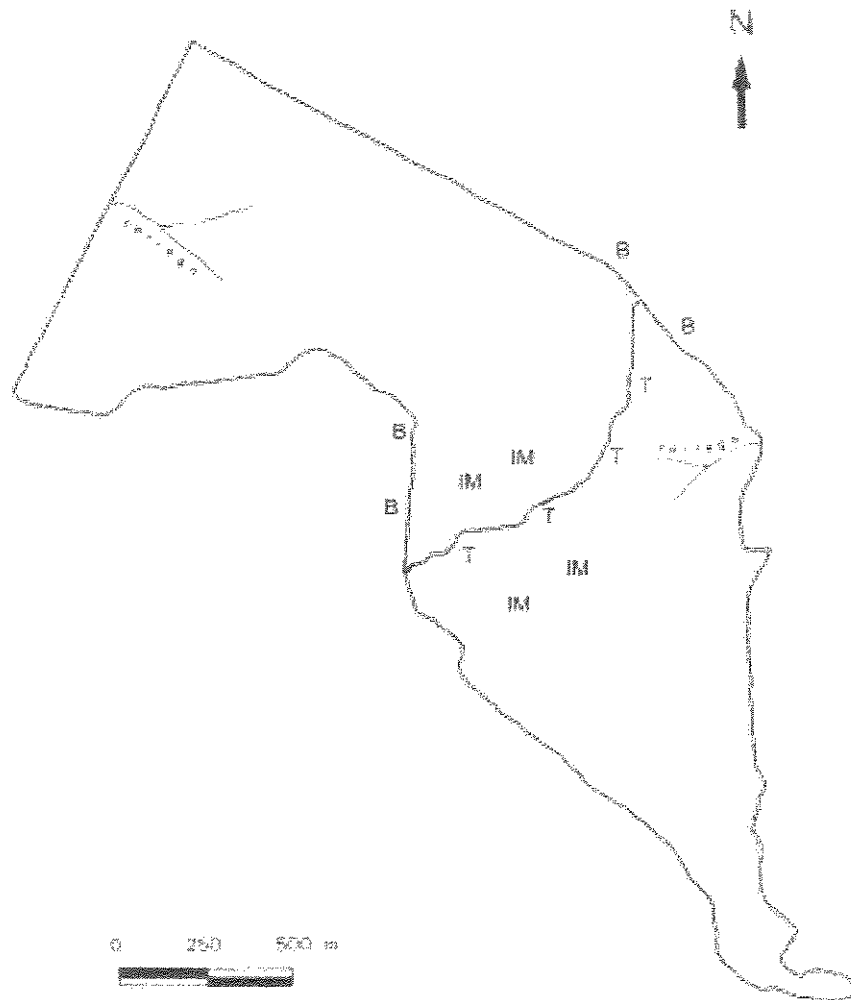


Figura 1. Mapa da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os códigos indicam a posição aproximada das armadilhas distribuídas na borda (B), trilha central (T) e interior da mata (IM).

mais tarde substituídas por culturas de milho, girassol e soja. Mais recentemente, os arredores têm sido ocupados por habitações humanas (Galetti, 1993).

### Amostragem da guilda de lepidópteros “frugívoros”

Avaliei as variações espaço-temporais na composição, diversidade e abundância de adultos de lepidópteros frugívoros usando armadilhas Van Someren-Rydon (Fig. 3; DeVries, 1987:35) com iscas de banana fermentada. A armadilha consiste de um cilindro de filó (35 cm de diâmetro x 90 cm de altura), aberto na parte inferior, que é presa a uma plataforma de madeira compensada (3 mm de espessura), mantendo-se um vão de ca. de 1 cm entre o filó e a madeira para permitir a entrada e dificultar a saída das borboletas. A armadilha funciona no princípio de que as borboletas, após serem atraídas pelo cheiro das iscas, pousam na plataforma e, baixando as asas e andando, entram na armadilha pela abertura entre o filó e a base. Após se alimentarem, tendem a tentar sair voando para cima em razão da luminosidade, permanecendo presas.

Distribuí 12 armadilhas arbitrariamente em três ambientes com diferentes níveis de perturbação: 4 armadilhas nas bordas externas da reserva (B), 4 armadilhas nas bordas da trilha central da reserva (TC) e 4 armadilhas no interior da mata (IM) (Fig. 3). A borda da mata faz limite com plantações de soja, milho e girassol, e em alguns trechos com habitações humanas. Caracteriza-se pela interrupção brusca entre a mata e esses ambientes intensamente alterados, apresentando alta insolação e luminosidade, temperaturas mais elevadas, ventos mais intensos em algumas épocas do ano e presença acentuada de lianas e espécies invasoras (capins e ervas). A trilha central é resultante de uma estrada abandonada que atravessa a reserva e reproduz parcialmente uma clareira estreita e alongada. Exibe condições intermediárias de luminosidade, temperatura e condições de vento entre aquelas observadas

na borda e no interior da mata. Observam-se muitos indivíduos jovens de espécies pioneiras, incluindo plantas hospedeiras de alguns lepidópteros. O interior da mata apresenta menor luminosidade, menores temperaturas e maior umidade.

Pendurei as armadilhas a alturas variando entre 1,5 a 3,5 m. Realizei quatro amostragens por mês, a intervalos aproximados de 7 dias, durante 26 meses (março de 1999 a abril de 2001), totalizando 104 amostragens. Abri as armadilhas nos horários centrais do dia (11:00 a 13:00 h) e cada armadilha recebeu uma isca de banana fermentada em caldo de cana, sendo vistoriada após 24 h de exposição. Esse procedimento permitia que as armadilhas permanecessem abertas por um período de crepúsculo e um período de alvorecer, possibilitando a captura de espécies de voo restrito a esses horários. Durante todo o período de amostragem, mantive as armadilhas nos mesmos locais, exceto por mudanças ocasionais para árvores próximas, no caso de quebra dos galhos de sustentação ou crescimento excessivo dos ramos durante a estação chuvosa. Ainda que haja algum grau de seletividade nas armadilhas, podendo a eficácia da amostragem depender de aspectos como variações na atratividade da isca sobre diferentes espécies de lepidópteros, diferenças no padrão de distribuição espacial, movimentação e distância dos insetos das armadilhas, os dados representam um indicador das variações relativas na abundância e densidade, permitindo monitorar e descrever tendências espaciais e temporais.

Identifiquei os indivíduos capturados no campo, conforme Brown (1992), liberando-os em seguida. Coletei os indivíduos de identificação duvidosa, que foram posteriormente identificados pelo Drs. Keith S. Brown e André V. L. Freitas, do Museu de História Natural, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Espécimes testemunhos de todas as espécies amostradas serão depositados no Museu de História Natural da Unicamp.

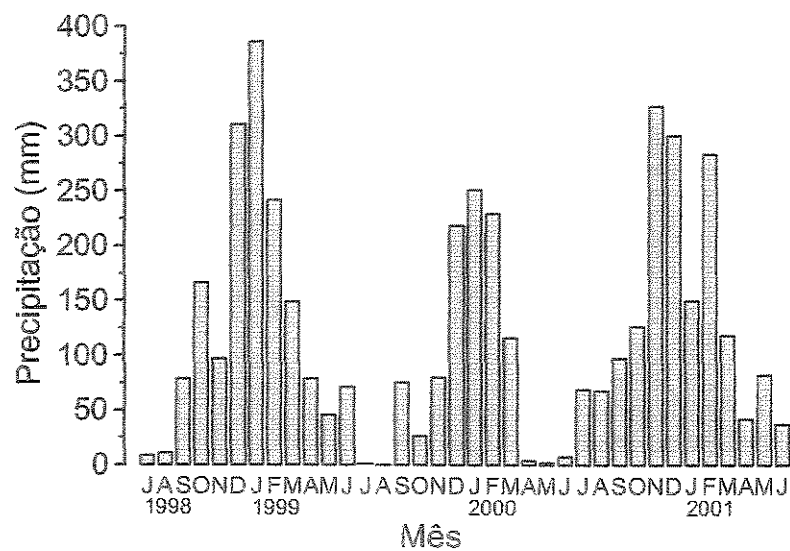
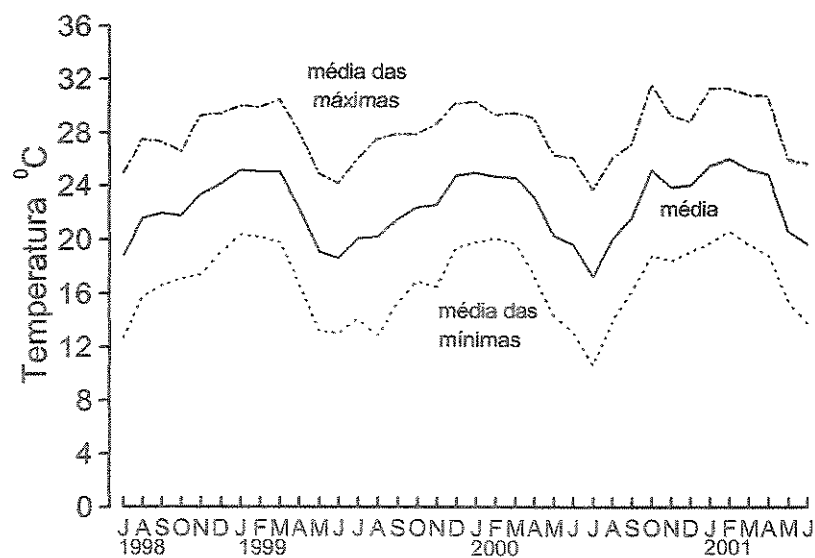


Figura 2. Temperatura média mensal e acúmulo mensal de chuvas nas proximidades da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, entre 1998 e 2001. Dados da Estação Climatológica do CEPAGRI/Unicamp, distante ca. de 4 km da Reserva.

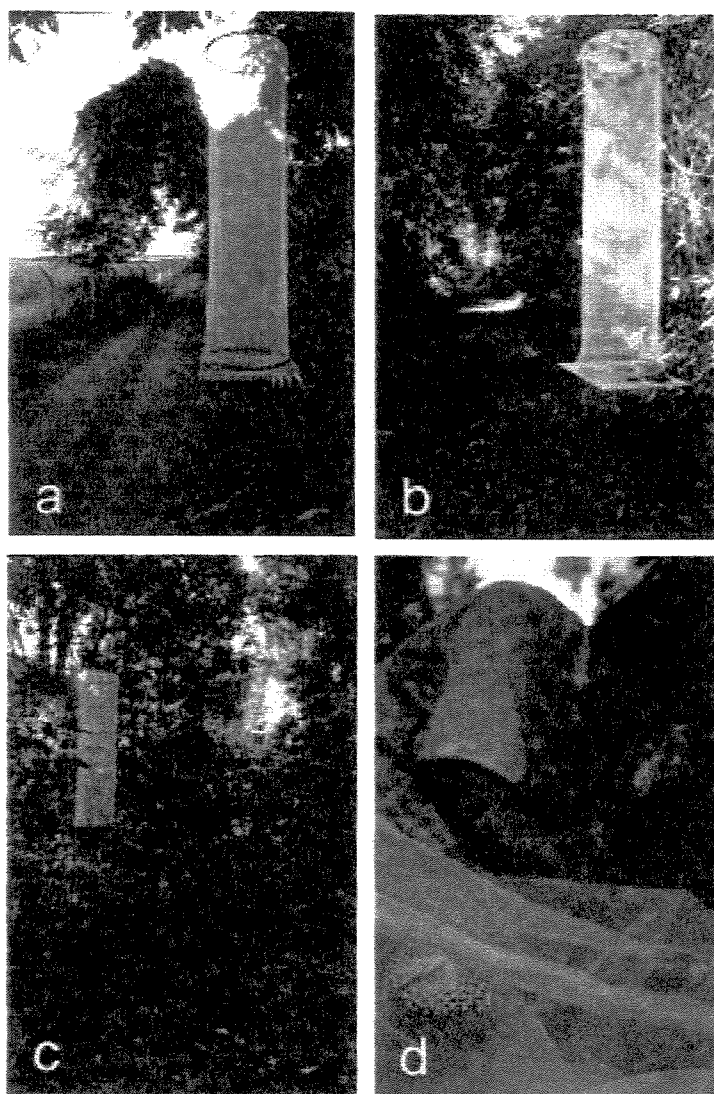


Figura 3. Aspecto das armadilhas dispostas nos diferentes ambientes. a) borda da mata b) trilha central c) interior da mata d) inspeção e marcação dos indivíduos capturados.



## Análise dos dados

Analisei a distribuição de abundância das espécies da comunidade plotando em escala logarítmica a abundância das espécies em ordem decrescente (Fig. 4), o que facilita a comparação das proporções de espécies raras, comuns e muito abundantes. Posteriormente, agrupei as abundâncias das espécies transformadas em  $\log_{10}$  por classes de abundância e plotei-as contra o número de espécies por classe. Ajustei a distribuição de frequências gerada aos modelos de distribuição log-normal de Preston (1948) e log-série de Fisher et al. (1943), conforme Magurran (1988). Esse procedimento, além de avaliar qual modelo melhor descreve a comunidade, permite também estimar por extrapolação a riqueza total de espécies e comparar a estrutura da comunidade de um mesmo grupo de organismos ou de organismos diferentes em diferentes locais e épocas (Magurran, 1988; Ludwig e Reynolds, 1988).

Construí uma curva de acumulação de espécies, representando o número de espécies acumuladas em função do número de amostragens. Em razão do formato da curva ser afetado pela ordem na qual as amostras são agrupadas, aleatorizei 500 vezes a ordem de agrupamento das amostragens e construí uma curva empregando a média e o desvio padrão do número acumulado de espécies para cada valor do esforço de amostragem (Colwell e Coddington, 1994). Comparei a riqueza de espécies entre habitats construindo curvas de rarefação em função do número de amostragens. Para eliminar possíveis efeitos de diferenças na abundância (densidade), e portanto, no número de indivíduos amostrados e probabilidade de registrar espécies mais raras, as curvas foram plotadas após reescalonamento do eixo-X para número de indivíduos, conforme proposto por Gotelli e Colwell (2001).

Empreguei os estimadores de riqueza não paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap para estimativa da riqueza da comunidade de borboletas frugívoras amostrada pelo método empregado. Esses estimadores estimam o número de espécies de uma

comunidade com base: 1) no número de espécies raras presentes nas amostras - espécies representadas por apenas um indivíduo (singletons) ou por apenas dois (doubletons) indivíduos - (Chao 1); 2) no número de espécies que ocorrem em somente uma amostra e no número de espécies que ocorrem em exatamente duas amostras (Chao 2); 3) no número de espécies que ocorrem somente em uma amostra (Jack 1); 4) no número de espécies que ocorrem em somente uma amostra e número de espécies que ocorrem em exatamente duas amostras (Jack 2); 5) na proporção de amostras que contém cada espécie  $j$  (Bootstrap). Todos esses estimadores foram apresentados e discutidos em Colwell e Coddington (1994) e uma descrição mais detalhada de cada um, com suas respectivas fórmulas, encontra-se no Apêndice A1.

Expressei a diversidade alfa ( $\alpha$ ) usando três tipos de medidas: a riqueza de espécies, o índice de diversidade de Shannon-Wiener e o índice de diversidade de Simpson (Magurran, 1988). Empreguei o índice de Whittaker  $\beta_w$  (Apêndice 2) para estimar a diversidade beta ( $\beta$ ) -- a substituição na composição de espécies -- tanto ao longo dos meses (dimensão temporal), quanto entre os habitats de borda, trilha e interior da mata (dimensão espacial). Obtive a diversidade gama ( $\gamma$ ) a partir do conjunto total de amostragens da comunidade. Estimeei a similaridade entre habitats empregando os índices de Jaccard, para dados de presença e ausência, e Morisita, que considera também a abundância relativa das espécies (Magurran, 1988; Krebs, 1999).

Para avaliar a consistência dos resultados ao longo do tempo (entre anos e entre estações), além de estimar os parâmetros da comunidade total, considerando os 26 meses de estudo, calculei medidas de diversidade e similaridade e estimei a riqueza por rarefação para as “subcomunidades” do Ano 1 (período de maio/1999-abril/2000) e Ano 2 (maio/2000-abril/2001) e das estações seca e chuvosa ( $S1$  = maio/99-novembro/1999;  $C1$  = dezembro/1999-março/2000;  $S2$  = abril/2000-agosto/2000;  $C2$  = setembro/2000-abril/2001).

Para poder tratar de períodos exatos de 6 e 12 meses, os dois primeiros meses de estudo (março e abril de 1999) foram excluídos dessas análises. Usei os dados climatológicos (Fig. 2) para delimitar as estações seca e chuvosa.

Avaliei a hipótese de que os indivíduos da comunidade se distribuem homogeneamente entre habitats com testes de  $\chi^2$ , considerando diferentes níveis taxômicos. Investiguei também a influência de fatores climáticos na variação temporal da abundância e diversidade da comunidade através de correlações com dados mensais de pluviosidade e temperatura (CEPAGRI/Unicamp). Como a riqueza é uma medida de diversidade que pode ser muito influenciada pela abundância, correlacionei também a pluviosidade e temperatura mensais com a diversidade medida pelo índice de Simpson, que é pouco influenciado pelo tamanho amostral (Magurran, 1988).

Calculei os índices de diversidade e similaridade, e os ajustes aos modelos teóricos de distribuição de abundância no programa BIO-DAP. Usei o programa EstimateS 5.0 (Colwell, 1997) para obter a curva de acumulação de espécies e os estimadores de riqueza não paramétricos. Para as demais análises segui Sokal e Rohlf (1995) e usei o pacote estatístico SYSTAT (Wilkinson, 1988).

## Resultados

### Distribuição de abundância e estimativas de riqueza

Capturei 4117 indivíduos, pertencentes a 44 espécies em 15 gêneros de Nymphalidae, distribuídas em 5 subfamílias: Brassolinae (3 espécies), Charaxinae (10), Morphinae (1), Nymphalinae (23) e Satyrinae (7). *Anaea ryphea* foi a espécie mais abundante, com 21,5% dos indivíduos capturados, e as 10 espécies mais abundantes somaram 81% das capturas (Tabela 1). A maior parte das espécies capturadas pode ser classificada como espécies comuns ( $\geq 5$  indivíduos). Tanto a comunidade total quanto as subcomunidades de cada um dos habitats apresentaram poucas espécies raras ou muito abundantes (Fig. 4). A distribuição de abundância das espécies da comunidade total foi adequadamente descrita pelo modelo log-normal ( $\chi^2 = 6,96$ ; g.l. = 9;  $p = 0,65$ ; Fig. 5). O número esperado de espécies  $S^*$  baseado nos parâmetros da distribuição log-normal foi estimado em 44,4 espécies, indicando que a amostragem capturou praticamente todas as espécies susceptíveis a essa combinação de armadilha e isca. A distribuição de abundância das espécies não se ajustou ao modelo da série logarítmica ( $\chi^2 = 17,51$ ; g.l. = 9;  $p < 0,05$  – Fig. 5).

As estimativas de riqueza total obtidas pelos estimadores não paramétricos também foram bastante próximas ao número total de espécies amostradas. Os estimadores (valor estimado  $\pm 1$  desvio padrão) Chao 1 ( $46,0 \pm 3,7$  spp), Chao 2 ( $44,6 \pm 1,31$ ), e Jack 1 ( $46,0 \pm 1,39$ ) estimaram uma riqueza total que inclui o valor de 44 espécies amostradas. Os estimadores Jack 2 (45,0) e Bootstrap (45,2) estimaram uma espécie acima do valor registrado.

Tabela 1. Lista das 44 espécies de Lepidoptera capturadas em 3 ambientes (4 armadilhas em cada ambiente) ao longo de 26 meses, em ordem de frequência de capturas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. B = Borda; T = Trilha; I = Interior da mata.

Habitat	Subfamília	Espécie	Autor	Borda	Trilha	Interior	Total
BTI	Charaxinae	<i>Anaea ryphea</i>	(Cramer, 1775)	270	501	116	887
BTI	Nymphalinae	<i>Biblis hyperia</i>	(Cramer, 1780)	372	241	6	619
BTI	Nymphalinae	<i>Smyrna blomfieldia</i>	(Fabricius, 1782)	89	223	119	431
BTI	Nymphalinae	<i>Hamadryas februa</i>	(Hübner, 1823)	232	83	22	337
BTI	Nymphalinae	<i>Hamadryas epinome</i>	(Felder & Felder, 1867)	23	180	103	306
BTI	Nymphalinae	<i>Myscelia orsis</i>	(Drury, 1782)	2	122	90	214
BTI	Charaxinae	<i>Memphis morvus</i>	(Prittwitz, 1865)	43	99	55	197
BTI	Charaxinae	<i>Memphis arginussa</i>	(Geyer, 1832)	27	90	22	139
BTI	Satyrinae	<i>Taygetis laches</i>	(Fabricius, 1793)	18	31	56	105
BTI	Nymphalinae	<i>Hamadryas feronia</i>	(Linnaeus, 1758)	87	12	2	101
BTI	Nymphalinae	<i>Hamadryas arete</i>	(Doubleday, 1847)	29	52	3	84
BTI	Nymphalinae	<i>Hamadryas amphinome</i>	(Linnaeus, 1767)	35	35	4	74
BT	Charaxinae	<i>Memphis appias</i>	(Hübner, 1825)	18	55	0	73
BTI	Charaxinae	<i>Hypna clytemnestra</i>	Butler, 1866	4	34	31	69
BTI	Morphinae	<i>Morpho achilles</i>	(Linnaeus, 1758)	14	32	8	54
BTI	Satyrinae	<i>Pareuptychia interjecta</i>	(Fabricius, 1775)	1	26	15	42
BTI	Nymphalinae	<i>Eunica maja</i>	(Fabricius, 1775)	6	24	8	38
BTI	Charaxinae	<i>Zaretis itys</i>	(Cramer, 1777)	12	17	3	32
BTI	Satyrinae	<i>Ypthimoides erigone</i>	(Butler, 1867)	14	14	3	31
BT	Nymphalinae	<i>Diaethria clymena</i>	Bates, 1864	22	3	0	25
BTI	Charaxinae	<i>Archaeoprepona demophon</i>	(Linnaeus, 1758)	2	11	8	21
BTI	Nymphalinae	<i>Catonephele numilia</i>	(Hewitson, 1852)	3	12	6	21
BTI	Nymphalinae	<i>Colobura dirce</i>	(Linnaeus, 1758)	1	5	14	20
BTI	Nymphalinae	<i>Eunica margarita</i>	(Godart, 1824)	5	11	1	17
BTI	Satyrinae	<i>Praepedaliodes phanias</i>	(Hewitson, 1861)	4	12	1	17
BT	Nymphalinae	<i>Callicore hydaspes</i>	(Drury, 1782)	10	6	0	16
BTI	Brassolinae	<i>Caligo illioneus</i>	(Cramer, 1776)	11	2	2	15
BT	Nymphalinae	<i>Callicore sorana</i>	(Godart, 1823)	13	1	0	14
BTI	Nymphalinae	<i>Ectima thecla</i>	(Fabricius, 1796)	3	9	2	14
BT	Satyrinae	<i>Hermeuptychia hermes</i>	(Fabricius, 1775)	13	1	0	14

Habitat	Subfamília	Espécie	Autor	Borda	Trilha	Interior	Total
BTI	Brassolinae	<i>Eryphanis reevesi</i>	Doubleday, 1849	4	7	2	13
BTI	Charaxinae	<i>Prepona laertes</i>	(Hübner, 1811)	1	8	3	12
BT	Nymphalinae	<i>Doxocopa laurentia</i>	(Godart, 1824)	4	8	0	12
TI	Satyrinae	<i>Taygetis virgilia</i>	(Cramer, 1779)	0	4	8	12
BTI	Charaxinae	<i>Archaeoprepona chalciope</i>	(Hübner, 1825)	3	4	2	9
T	Nymphalinae	<i>Epiphile huebneri</i>	Hewitson, 1867	0	8	0	8
T	Nymphalinae	<i>Adelpha goyama</i>	Schaus, 1902	0	6	0	6
BTI	Charaxinae	<i>Archaeoprepona amphimachus</i>	(Fabricius, 1775)	2	1	1	4
TI	Nymphalinae	<i>Temenis laothoe</i>	Ebert, 1961	0	3	1	4
BT	Brassolinae	<i>Blepolenis batea</i>	(Hübner, 1822)	2	1	0	3
B	Satyrinae	<i>Ypthimoides variabilis</i>	Butler, 1867	3	0	0	3
B	Nymphalinae	<i>Diaethria candrena</i>	(Godart, 1821)	2	0	0	2
I	Nymphalinae	<i>Adelpha phliassa</i>	(Hübner, 1823)	0	0	1	1
B	Nymphalinae	<i>Historis odius</i>	(Fabricius, 1775)	1	0	0	1
Total				1405	1994	718	4117

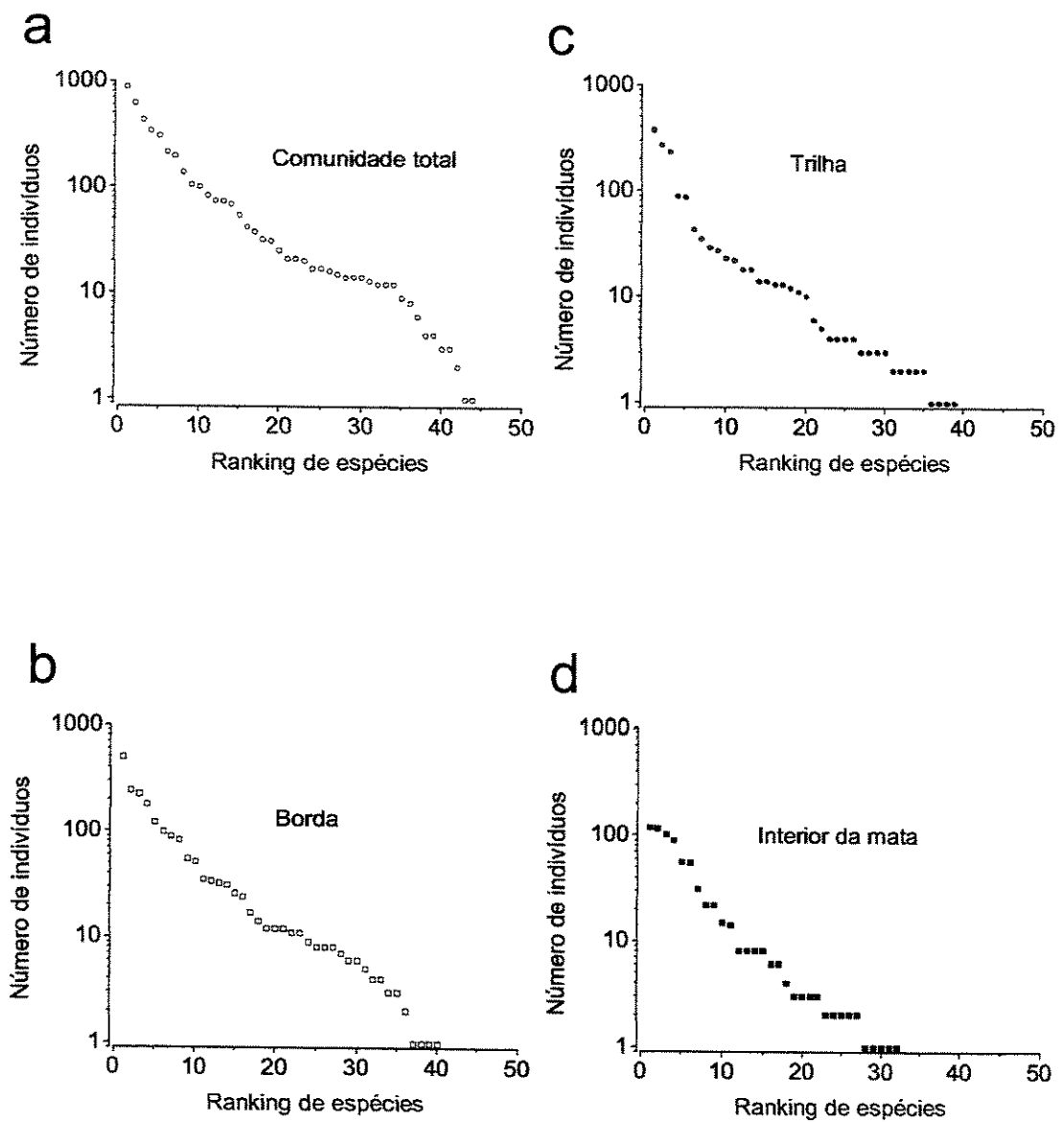


Figura 4. Distribuição de abundância de espécies para a comunidade total de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP (a), e para as subcomunidades da borda (b), trilha central (c) e interior da mata (d).

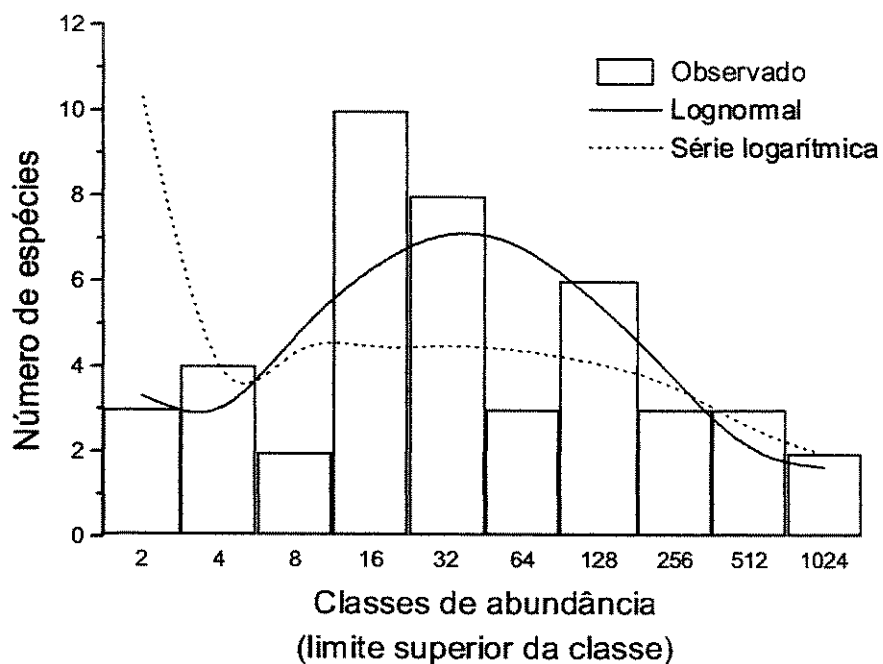


Figura 5. Distribuição de abundância de espécies para a comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP (barras). A comunidade se ajustou ao modelo log-normal truncado conforme Magurran (1988) ( $\chi^2=6,96$ ;  $p = 0,65$ ; g.l. = 9), com os seguintes parâmetros: média = 1,403, variância = 0,549 e número esperado de espécies (riqueza total)  $S^* = 44,4$ . O modelo da série logarítmica foi rejeitado ( $\chi^2 = 17,51$ ;  $p < 0,05$ ; g.l. = 9). Os parâmetros da curva série logarítmica são  $x = 0,998$ ;  $\alpha = 6,87$ .



A figura 6 apresenta as curvas geradas pelos diferentes estimadores e a curva aleatorizada de acumulação de espécies para os diversos tamanhos amostrais. Os estimadores Chao 1, Chao 2 e Jack 2 foram os que se aproximaram mais rapidamente da riqueza total estimada, em geral por volta de apenas 10 amostragens. Porém tanto Chao 1 quanto Chao 2 apresentaram desvios muito grandes, e o estimador Jack 2 apresentou uma instabilidade nas estimativas de riqueza. O estimador Bootstrap se aproximou do valor de 44 espécies entre 40-50 amostragens, e apresentou maior estabilidade. Já o estimador Jack 1 se aproximou da riqueza total amostrada entre 30-40 amostragens, com estimativas de erro relativamente pequenas ao longo de toda a curva.

#### Variação espacial na diversidade e abundância

Considerando-se o número total de espécies capturadas, a riqueza foi maior e similar nos ambientes mais perturbados/iluminados (borda: 39, trilha 40) -- muitas borboletas são heliófilas e/ou usam plantas de crescimento contínuo de ambientes ensolarados -- e menor no interior da mata, com 32 espécies. Entretanto, as curvas de rarefação indicam que essa diferença deve-se a variações na densidade de borboletas e que a riqueza não difere entre os habitats (Fig. 7). As estimativas de riqueza (com intervalos de 95% de confiança) para a borda e a trilha central corrigidas para o mesmo número de indivíduos capturados no interior da mata (718) foram de 34,6 (31,0 - 38,2) e de 35,7 (32,5 - 38,9), respectivamente. Quando a abundância relativa das espécies foi incorporada nas medidas de diversidade (Índices de Shannon-Wiener e Simpson), tanto o interior da mata quanto a trilha foram os ambientes mais diversos, dependendo do índice considerado (Tabela 2). Enquanto o índice de Shannon

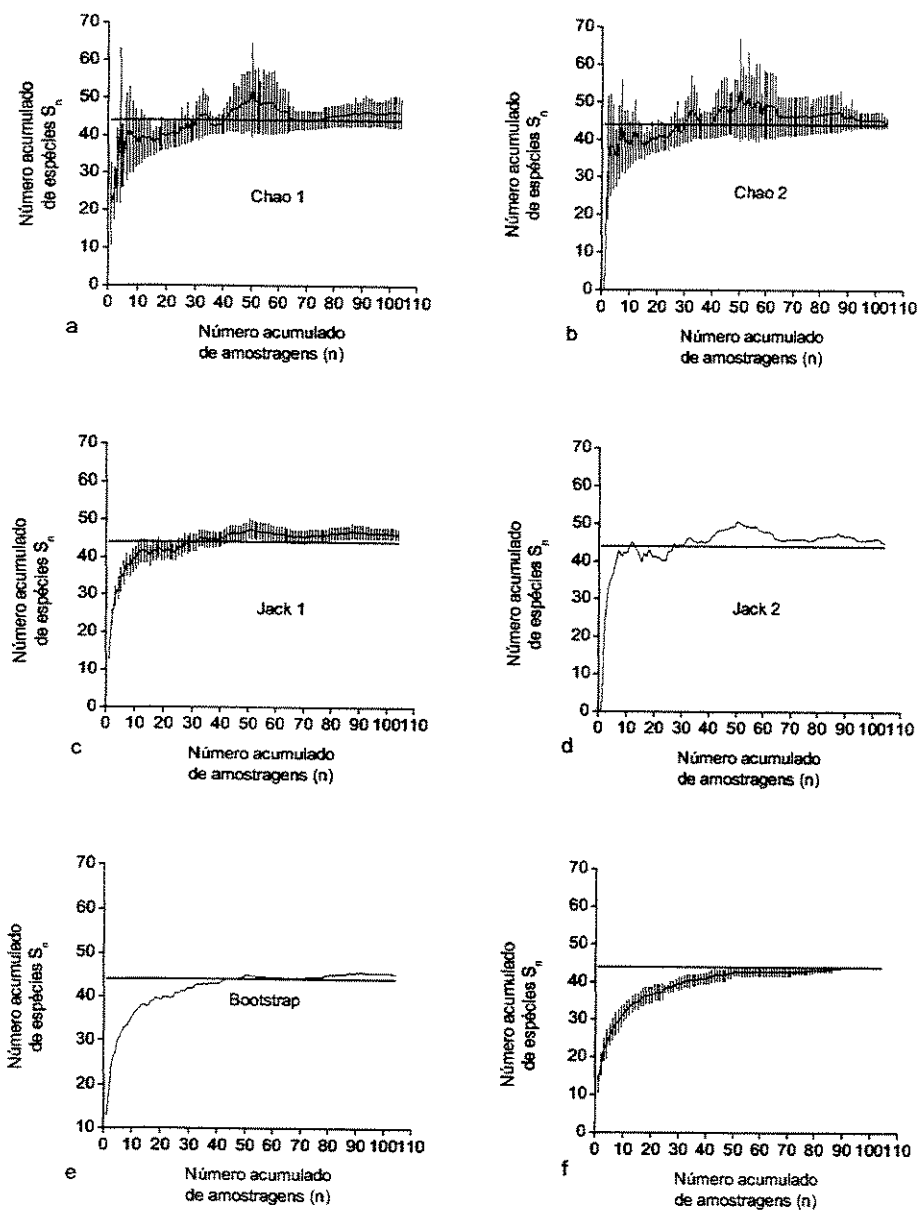


Figura 6. Estimativas de riqueza dos diversos estimadores para diferentes tamanhos amostrais (a b c d e) e curva aleatorizada de acumulação de espécies (f). A linha horizontal representa o número total de espécies amostradas ( $n = 44$ ) e é apresentada apenas para facilitar a comparação entre os estimadores.

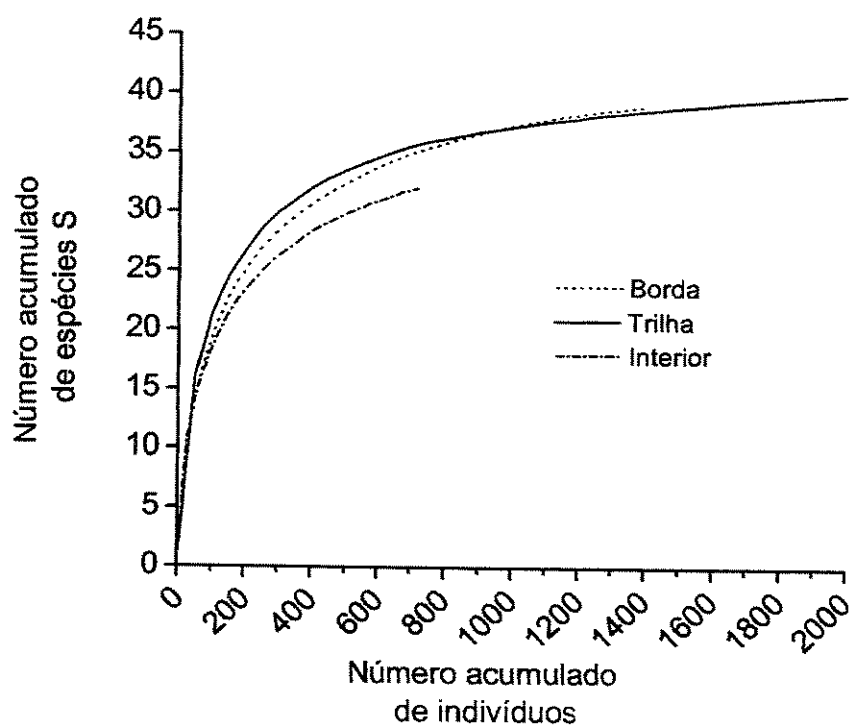


Figura 7. Curvas de rarefação para os três habitats. As curvas foram reescaladas em função do número de indivíduos capturados, conforme Gotelli e Colwell (2001). Os intervalos de confiança de 95% (mencionados nos resultados) não foram apresentados para maior clareza da figura.

Tabela 2. Valores de diversidade para as comunidades de borboletas frugívoras amostradas em três habitats na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Índice	Borda	Trilha	Interior
Riqueza <sup>1</sup>	39 (1405)	40 (1994)	32 (718)
Shannon-Wiener H'	2,43	2,68	2,56
Simpson 1/λ	6,88	8,99	9,44

1 – Os valores entre parênteses representam o número de indivíduos capturados em cada habitat.

indicou maior diversidade na trilha, o índice de Simpson indicou maior diversidade no interior da mata. Isso provavelmente é devido à estrutura dos índices, já que o primeiro atribui maior peso ao componente riqueza de espécies, sendo mais sensível às espécies raras, enquanto o segundo enfatiza a equitabilidade e as espécies abundantes. A trilha e o interior da mata apresentam diversidade semelhante e superior àquela da borda.

Seis espécies (14%) foram capturadas em apenas um dos habitats, nove (20%) compartilharam pelo menos dois habitats e 29 (66%) foram capturadas nos três ambientes (Fig. 8). Todas as 6 espécies registradas em apenas um dos habitats foram espécies pouco abundantes, 4 delas apresentando até 5 indivíduos e 2 apresentando entre 5-10 indivíduos. Isso é esperado em razão da própria raridade. Espécies representadas por apenas 1-2 indivíduos não podem ser registradas nos três habitats e aquelas representadas por 3-5 indivíduos, pela lógica matemática, têm pouca probabilidade de serem capturadas em todos os ambientes, ainda que ocorram igualmente nos três.

Considerando-se apenas a presença ou ausência das espécies, a maior similaridade na composição ocorreu entre a borda e a trilha, enquanto a borda e o interior da mata compartilharam menos espécies (Tabela 3). Nenhuma espécie teve sua menor abundância na trilha, o que sugere que as condições da trilha foram intermediárias. Quando consideramos também a abundância relativa das espécies, as subcomunidades da trilha e do interior da mata tendem a ser mais parecidas do que o conjunto de espécies da trilha e da borda, ao mesmo tempo em que a diferença entre as subcomunidades da borda e do interior da mata se acentua (Tabela 3). O índice de Morisita é, portanto, especialmente claro no sentido de mostrar a qualidade intermediária do ambiente ao longo da trilha. De um modo geral, a diversidade beta na dimensão espacial foi baixa --  $\beta_w = 0,189$  -- havendo um pequeno ganho qualitativo de espécies em função da mudança de um habitat para outro.

Considerando-se todos os indivíduos capturados, a comunidade não se distribuiu igualmente nos três habitats ( $\chi^2 = 594,4$ ; g.l. = 2;  $p < 0,001$ ). A maioria dos indivíduos foi capturada na trilha (48%), seguida da borda (34%) e do interior da mata (18%). O número de indivíduos capturados em cada um dos habitats variou significativamente considerando-se tanto as espécies individualmente quanto ao nível de subfamílias. Das 34 espécies com mais de 10 indivíduos capturados, apenas uma - *Eryphanis reevesi* - se distribuiu igualmente nos três ambientes. *Taygetis laches*, *T. virgilia* e *Colobura dirce* utilizaram predominantemente o interior da mata. Nove espécies – *Hermeuptychia hermes*, *Ypthimoides erigone*, *Callicore hydaspes*, *C. sorana*, *Caligo illioneus*, *Diaethria clymena*, *Hamadryas feronia*, *H. februa* e *Biblis hyperia* utilizaram preferencialmente o ambiente de borda. As 22 espécies restantes foram capturadas predominantemente na trilha central. De forma semelhante, nenhuma das subfamílias se distribuiu igualmente nos três habitats (Tabela 4).

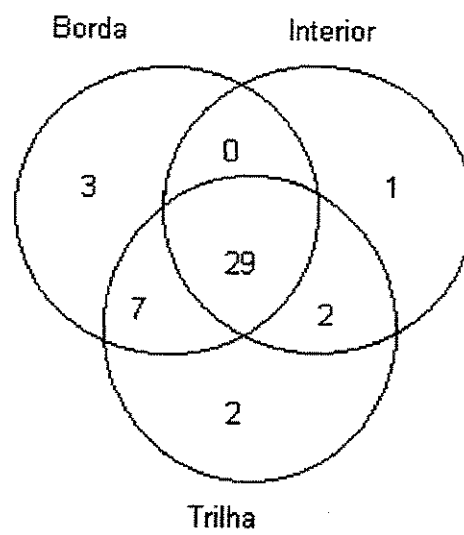


Figura 8. Distribuição de espécies nos três ambientes amostrados na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Tabela 3. Índices de similaridade entre habitats obtidos para as comunidades de borboletas frugívoras amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Índice de similaridade	Borda-Trilha	Trilha-Interior	Borda-Interior
Jaccard $C_j$	0,84	0,76	0,69
Morisita C	0,78	0,83	0,45



Tabela 4. Distribuição diferencial dos indivíduos nos três habitats investigados, agrupados por subfamílias (g.l. = 2 para testes individualizados por subfamília; g.l. = 8 para teste em que as frequências esperadas relativas foram ajustadas em relação ao total de capturas).

Subfamília	Borda	Trilha	Interior	$\chi^2$	p
Brassolinae	17	10	4	8,19	< 0,05
Charaxinae	382	820	241	379,05	< 0,001
Morphinae	14	32	8	17,33	< 0,001
Nymphalinae	939	1044	382	321,15	< 0,001
Satyrinae	53	88	83	99,38	< 0,001
Total	1405	1994	718	147,99	< 0,001

## Variação temporal na diversidade e abundância

Tanto a diversidade quanto a abundância da comunidade variaram temporalmente. O número de espécies capturadas mensalmente (somatório das 4 amostras) variou de um máximo de 32 em março/99 a um mínimo de 13 em junho/99 (Fig. 9a). A amplitude dessa variação temporal diferiu entre anos. No primeiro ano de estudo essa diferença entre a riqueza máxima e mínima foi maior, com uma variação mais acentuada e aparentemente sazonal. Na Figura 9a pode-se observar o pico na riqueza de espécies na estação chuvosa no primeiro ano (seta 1), seguida de uma redução superior a 50% na estação seca subsequente (seta 2). Nesse período todos os habitats responderam de forma similar ao(s) fator(es) responsável(is) pela variação, com uma redução proporcionalmente igual no número de espécies em cada ambiente.

Com a chegada da nova estação chuvosa no final de 1999, a aparente sazonalidade se tornou menos clara, com picos de riqueza não correlacionados (pluviosidade) ou apenas fracamente correlacionados (temperatura) com as variações sazonais (riqueza x pluviosidade:  $r = 0,28$ ;  $p = 0,155$ ;  $n = 26$  meses; riqueza x temperatura:  $r = 0,41$ ;  $p = 0,035$ ;  $n = 26$  meses) (Fig. 9a; setas 3, 4 e 5). Além disso, a riqueza de espécies variou de forma independente entre habitats. A variação na riqueza total refletiu predominantemente a variação nas capturas da trilha central, com a maior abundância de borboletas em geral. A riqueza do interior da mata, com poucas capturas, pareceu flutuar de forma independente dos outros ambientes, e a borda apresentou quedas na riqueza em meses nos quais a riqueza na trilha central aumentou (Figura 9a). O número médio de espécies capturadas mensalmente foi de  $21,4 \pm 3,79$  ( $n = 26$ ).

A diversidade medida pelo índice de Simpson também não se correlacionou com as variações mensais de pluviosidade e temperatura (diversidade x pluviosidade:  $r = -0,016$ ;  $p = 0,937$ ;  $n = 26$  meses; diversidade x temperatura:  $r = 0,225$ ;  $p = 0,272$ ;  $n = 26$  meses). A

diversidade beta na dimensão temporal foi acentuadamente mais alta -  $\beta_w = 1,057$ , mostrando um ganho significativo no número total de espécies em função da amostragem nos diferentes meses ao longo do estudo. Considerando-se a comunidade total, a riqueza de espécies tendeu a ser maior em meses com mais capturas de borboletas ( $r_{\text{riqueza} \times \log \text{abundância}} = 0,76$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 26$  meses; Fig. 10a), com desvios distribuídos “aleatoriamente” em relação à riqueza estimada para diferentes tamanhos amostrais (Fig. 10b).

A comparação das subcomunidades do primeiro e segundo ano revelou uma maior riqueza no segundo ano, refletida também pelos dois índices de diversidade (Tabela 5). Esse aumento se confirmou através da análise de rarefação, que mostrou para o segundo ano uma subcomunidade mais rica em ca. de 4 espécies, ajustada a um número similar de indivíduos capturados (Fig. 11a). A similaridade entre os anos também foi elevada, especialmente quando as abundâncias das espécies foram consideradas, eliminando o efeito das espécies raras, sujeitas a grandes erros de amostragem (Tabela 6).

A análise das subcomunidades das estações seca e chuvosa mostrou que a diversidade, medida pela riqueza, foi maior no período chuvoso do segundo ano, resultado mostrado também pelos índices de Shannon e Simpson. Essas mesmas medidas sugeriram uma menor diversidade para a estação chuvosa do primeiro ano, o que se confirmou através do ajuste para o número acumulado de indivíduos capturados (Fig. 11b). As curvas de rarefação mostraram que a riqueza esperada de espécies foi similar entre as duas estações secas e a estação chuvosa do primeiro ano, sendo ligeiramente superior (ca. de 3 espécies ou 7% do total) apenas para a estação chuvosa de 2000/2001. A similaridade entre as estações também foi elevada, e considerando-se as abundâncias relativas, as subcomunidades de uma mesma estação foram mais similares entre si e não diminuíram com sua separação temporal (Tabela 6).

A abundância de borboletas dentro da comunidade variou também ao longo do tempo, tanto entre as estações quanto entre anos (Fig. 9b). Um maior número de indivíduos foi capturado no início do estudo, e assim como a riqueza, a abundância apresentou picos aparentemente independentes das variações sazonais na pluviosidade e temperatura ( $r_{\text{pluviosidade} \times \text{abundância}} = 0,09$ ;  $p = 0,655$ ;  $r_{\text{temperatura} \times \text{abundância}} = 0,12$ ;  $p = 0,544$ ;  $n = 26$  meses – Fig. 9b). Esta tendência se manteve mesmo desconsiderando-se os dois primeiros meses de estudo, “atipicamente” mais abundantes ( $r_{\text{pluviosidade} \times \text{abundância}} = 0,16$ ;  $p = 0,44$ ;  $r_{\text{temperatura} \times \text{abundância}} = 0,001$ ;  $p = 0,99$ ;  $n = 24$  meses). Deve-se destacar a diferença interanual na abundância, com o dobro de indivíduos tendo sido capturados na estação chuvosa de 1999 em comparação aos valores alcançados nos picos de abundância dos anos seguintes.

As variações na abundância total também refletiram predominantemente o padrão de capturas da trilha central, porém nesse caso com uma maior contribuição das capturas da borda. Por sua vez, a abundância no interior da mata foi mais estável, com uma amplitude de variação muito menor se comparada aos outros dois ambientes. Em termos relativos a flutuação na abundância foi um pouco menor na trilha central e interior da mata (Coeficiente de variação:  $CV_{\text{Trilha}} = 59\%$ ;  $CV_{\text{Interior}} = 62\%$ ) e maior na borda da mata ( $CV_{\text{Borda}} = 87\%$ ).

O padrão geral de variação na abundância da comunidade não refletiu uma resposta homogênea das espécies componentes. O baixo grau de correlação entre a flutuação das 15 espécies mais abundantes sugere que as diferentes populações não estejam respondendo a nenhum fator ambiental comum, dominante na área (Tabela 7). A análise das espécies individualmente revelou respostas bastante diferentes, independentemente do grau de parentesco filogenético, da abundância relativa (espécies muito abundantes vs. espécies pouco abundantes) ou dos recursos alimentares -- plantas hospedeiras -- das larvas, quando conhecidos (Fig. 12ab, Fig. 13ab).

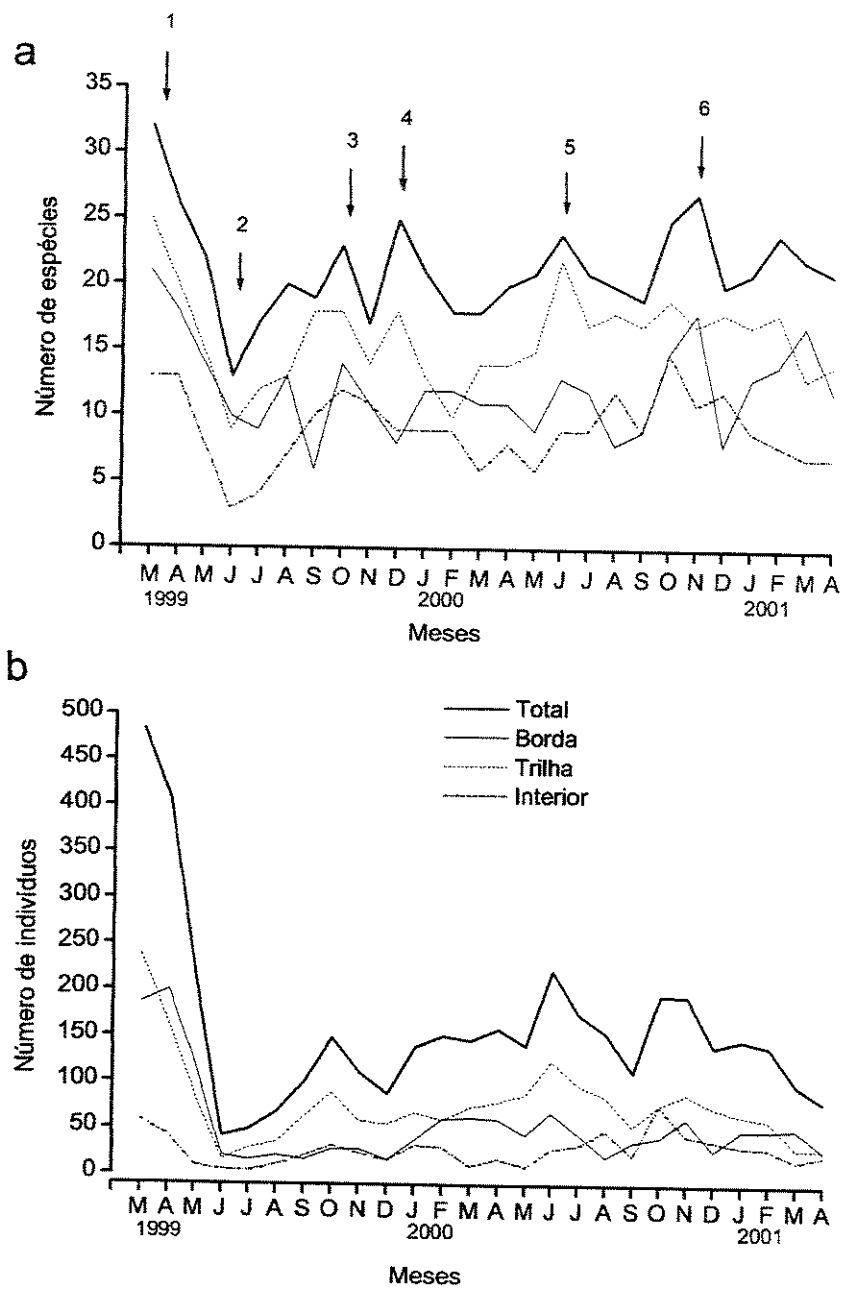


Figura 9. Variação mensal na riqueza (a) e na abundância (b) da comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os números sobre as setas indicam “picos” na riqueza ao longo do tempo.

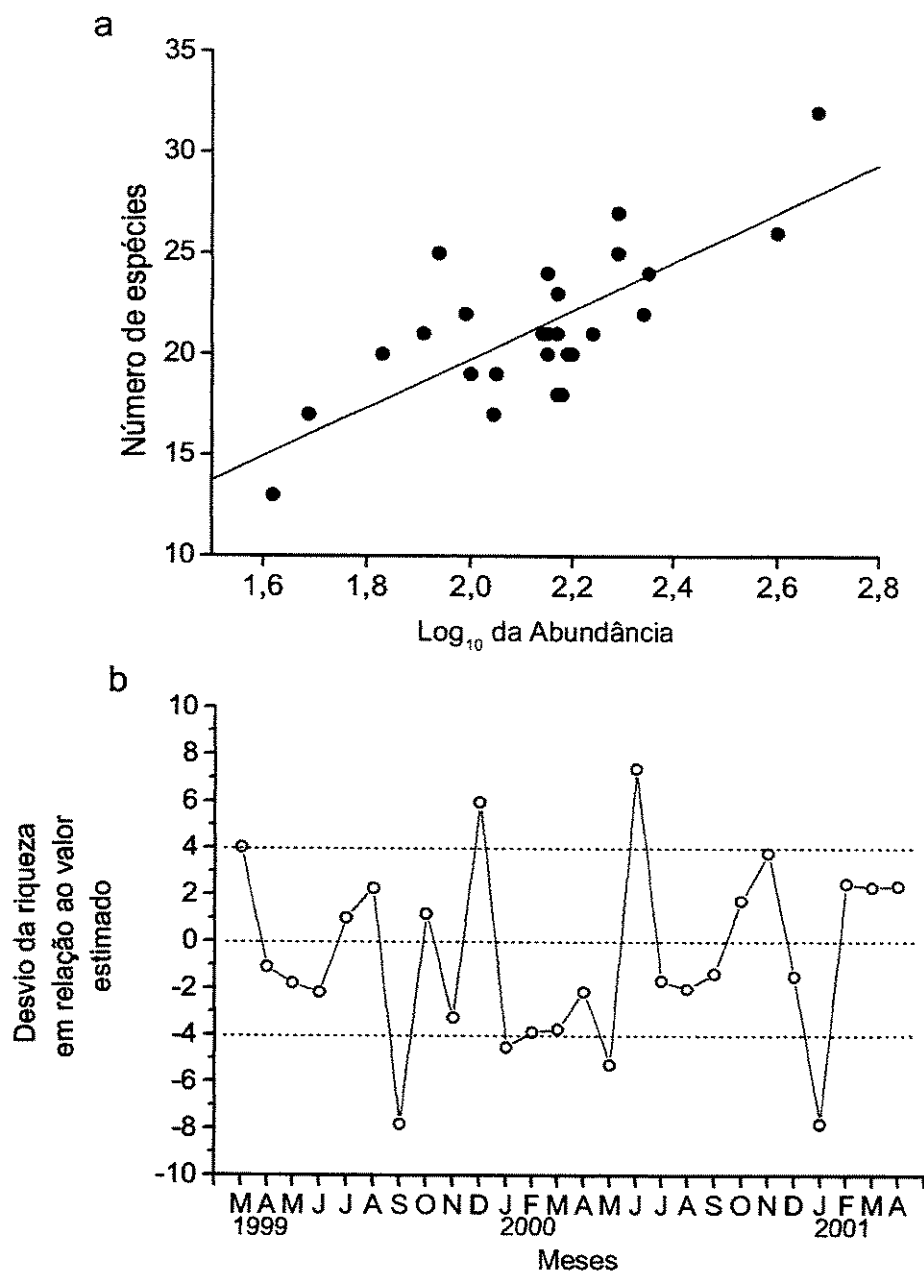


Figura 10. a) Variação do número de espécies em relação ao número de indivíduos capturados mensalmente; b) Variação na riqueza mensal (representada pelo desvio em relação à riqueza estimada) após a remoção do efeito da abundância através de regressão linear. As linhas pontilhadas são apenas para referência.

Tabela 5. Valores de diversidade obtidos para as subcomunidades de borboletas frugívoras amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, organizadas por ano e por estação.

Índice	1º Ano	2º Ano	Estação <sup>2</sup>			
	mai/99-abr/00	mai/00-abr/01	S1	C1	S2	C2
Riqueza <sup>1</sup>	37 (1420)	43 (1807)	34 (737)	31 (524)	35 (853)	41 (1113)
Shannon-Wiener H'	2,67	2,85	2,73	2,48	2,56	2,86
Simpson 1/λ	9,50	11,14	10,46	7,62	8,26	11,42

1 – Valores entre parênteses representam o número de indivíduos capturados

2 – S1 = estação seca 1999; C1 = estação chuvosa 1999/2000; S2 = estação seca 2000; C2 = estação chuvosa 2000/2001

Tabela 6. Valores de similaridade obtidos para as subcomunidades de borboletas frugívoras amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, organizadas por ano e por estação.

Índice de Similaridade	Entre anos <sup>1</sup>	Entre estações <sup>2</sup>					
	Ano 1-Ano 2	S1-C1	S1-S2	S1-C2	C1-S2	C1-C2	S2-C2
Jaccard C <sub>j</sub>	0,82	0,76	0,82	0,83	0,69	0,71	0,77
Morisita C	0,97	0,85	0,95	0,85	0,80	0,93	0,83

1 – Ano 1 = maio/1999-abril/2000; Ano 2 = maio/2000-abril/2001

2 – S1 = estação seca 1999; C1 = estação chuvosa 1999/2000; S2 = estação seca 2000; C2 = estação chuvosa 2000/2001



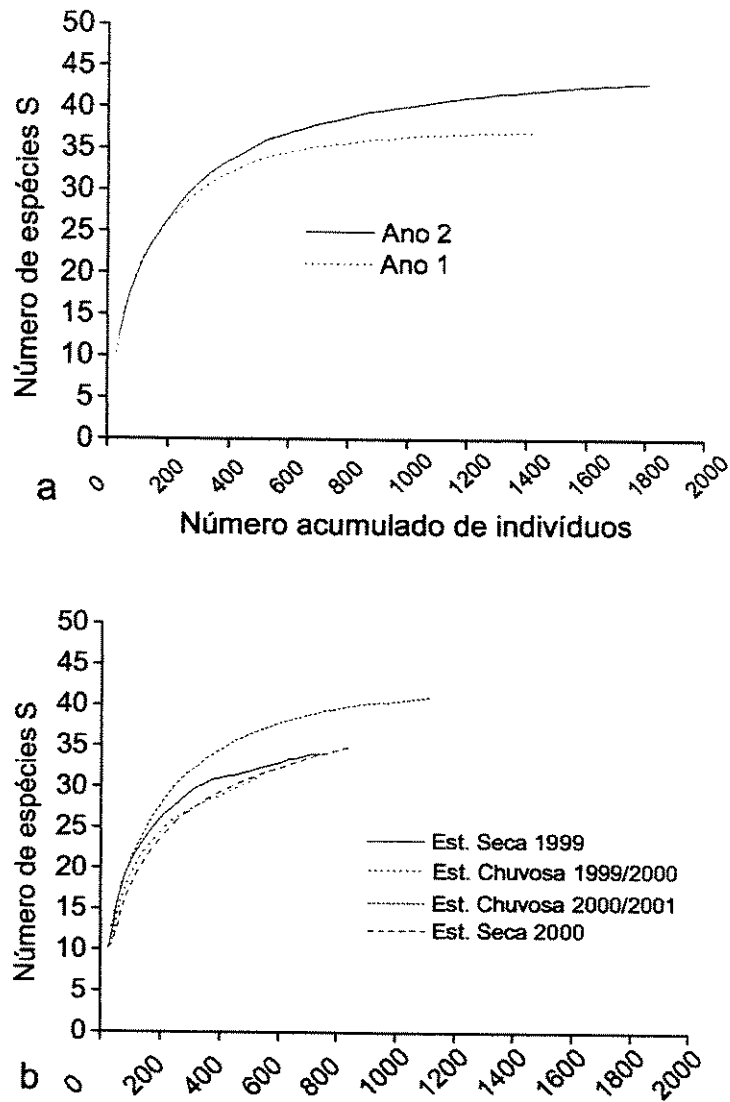


Figura 11. Curvas de rarefação para as subcomunidades representadas pelos anos 1 e 2 e pelas estações seca e chuvosa amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. As curvas foram reescaladas em função do número de indivíduos capturados, conforme Gotelli e Colwell (2001). Os intervalos de confiança de 95% não foram apresentados para maior clareza da figura.

Tabela 7. Coeficientes de correlação (Pearson) entre o log + 1 das abundâncias mensais para as 15 espécies mais abundantes (N > 50 indivíduos capturados ao longo dos 26 meses de estudo). Valores em negrito representam pares de espécies que apresentaram padrões de flutuação mais semelhantes ( $r > 0,50$ ).

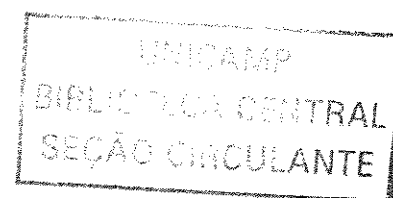
	Ar	Bh	Sb	Hfe	He	Mo	Mm	Ma	Tl	Hf	Har	Ham	Map	Hc	Mac
Ar	1,00														
Bh	0,37	1,00													
Sb	<b>0,56</b>	-0,09	1,00												
Hfe	0,44	0,24	0,35	1,00											
He	<b>0,65</b>	0,19	<b>0,51</b>	<b>0,52</b>	1,00										
Mo	0,11	0,25	-0,05	0,03	-0,14	1,00									
Mm	<b>0,66</b>	0,07	0,40	0,02	0,24	0,06	1,00								
Ma	<b>0,63</b>	0,32	0,34	-0,04	0,47	0,24	<b>0,61</b>	1,00							
Tl	0,11	0,07	0,14	0,41	-0,03	0,09	0,26	-0,12	1,00						
Hf	0,32	0,12	<b>0,55</b>	<b>0,56</b>	0,32	-0,02	0,07	0,09	0,44	1,00					
Har	0,10	<b>0,55</b>	-0,10	0,18	0,10	<b>0,53</b>	-0,15	0,01	0,08	0,08	1,00				
Ham	0,05	-0,06	0,26	0,44	0,19	0,13	-0,17	-0,15	0,42	0,49	0,24	1,0			
Map	0,35	-0,36	0,28	-0,21	0,31	0,08	0,40	<b>0,55</b>	-0,34	-0,07	-0,28	-0,19	1,00		
Hc	0,45	-0,10	0,22	0,20	0,11	0,22	0,50	0,36	0,47	0,19	-0,25	0,17	0,19	1,00	
Mac	0,11	0,07	0,22	0,36	0,03	0,45	0,08	0,03	0,36	0,44	0,37	0,31	-0,01	-0,07	1,00

Ar = *Anaea ryphea* Bh = *Biblis hyperia* Sb = *Smyrna blomfieldia* Hfe = *Hamadryas februa*

He = *Hamadryas epinome* Mo = *Myscelia orsis* Mm = *Memphis morvus* Ma = *Memphis arginussa* Tl =

*Taygetis laches* Hf = *Hamadryas feronia* Har = *Hamadryas arete* Ham = *Hamadryas amphinome* Map =

*Memphis appias* Hc = *Hypna clytemnestra* Mac = *Morpho achilles*



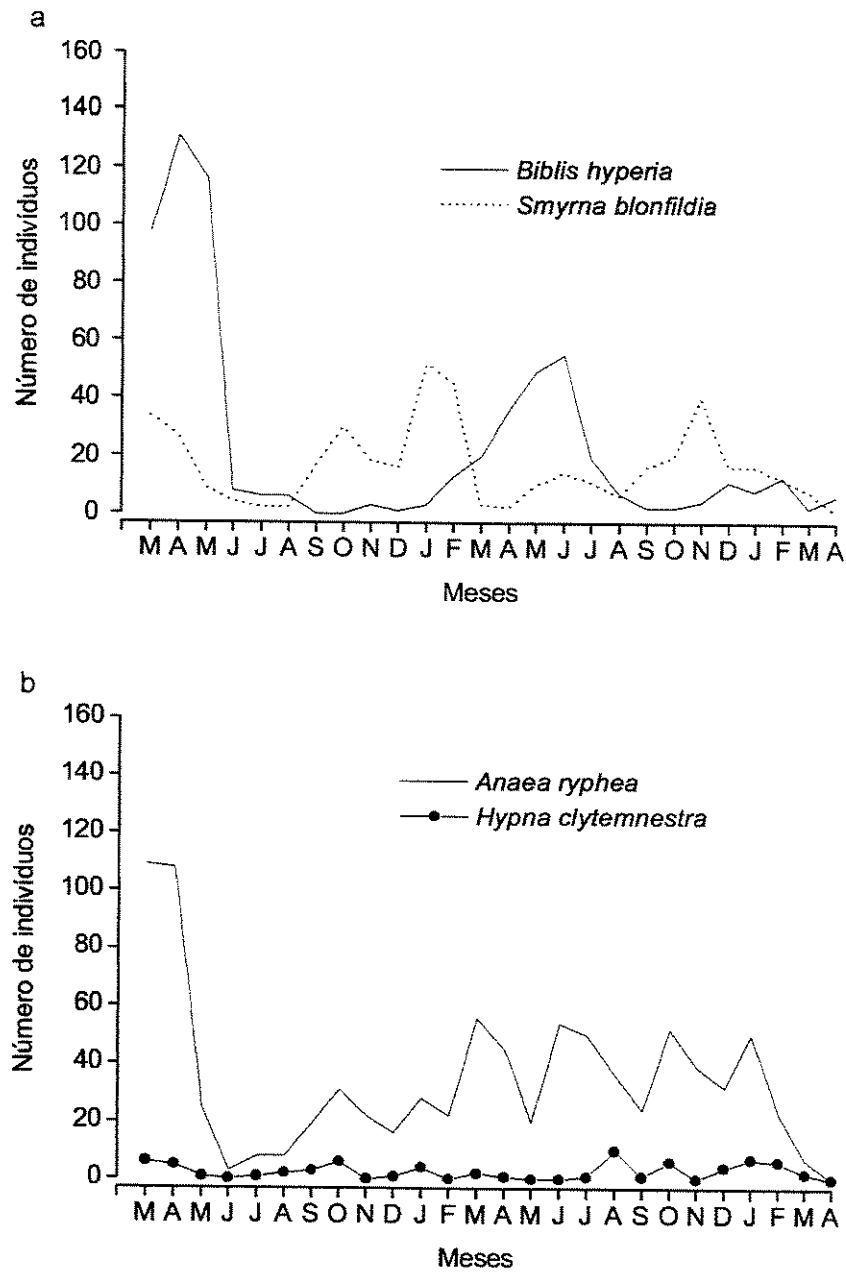


Figura 12. Variação temporal (número de indivíduos) nas populações de (a) espécies abundantes que utilizam diferentes plantas hospedeiras e (b) espécies que utilizam as mesmas plantas hospedeiras, apresentando diferentes padrões de abundância (*A. ryphea* muito abundante vs. *H. clytemnestra* pouco abundante).

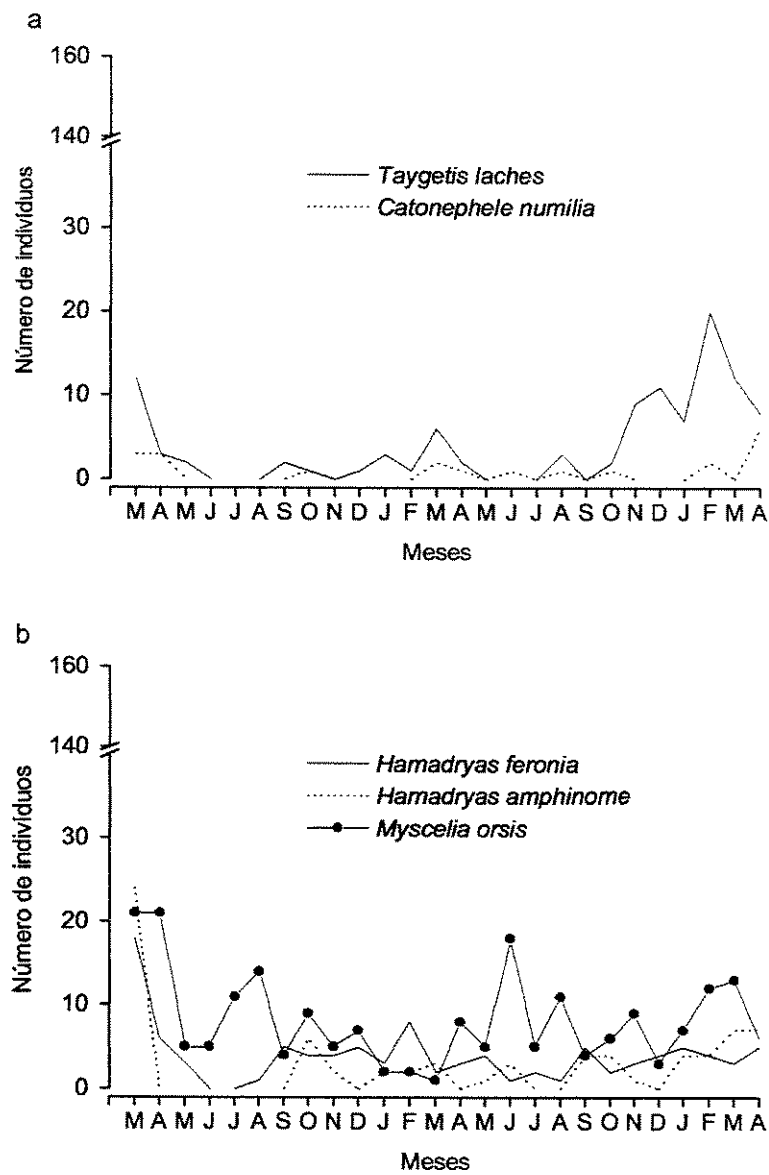


Figura 13. Variação temporal nas populações de (a) espécies menos relacionadas taxonomicamente, que utilizam recursos alimentares distintos na fase larval e apresentam padrão semelhante de flutuação e (b) de espécies mais aparentadas que utilizam o mesmo grupo de plantas hospedeiras.

## Discussão

A comunidade de borboletas frugívoras na Reserva de Santa Genebra é composta predominantemente por espécies de ampla distribuição, comumente registradas em outros estudos em áreas semelhantes da região sudeste (Brown, 1992; Brown e Freitas, 2000a) e em outras regiões do Brasil (Pinheiro e Ortiz, 1992; Brown e Freitas, 2000b; Ramos, 2000). A riqueza de espécies, entretanto, foi inferior aos valores registrados usando métodos semelhantes em outras áreas neotropicais (DeVries, 1988; DeVries et al., 1997, 1999; DeVries e Walla, 2001), ou nos poucos estudos realizados no Brasil, quer seja usando metodologias similares (Pinheiro e Ortiz, 1992; Ramos, 2000) ou métodos distintos, como por exemplo a construção de listas de espécies (Brown, 1992; Brown e Freitas, 2000a). No Equador, estudos com metodologias similares registraram uma riqueza de 130 e 91 espécies em fragmentos florestais perturbados e não perturbados respectivamente (DeVries et al., 1997, 1999). No município de Açailândia, MA, na Amazônia oriental, Ramos (2000) estimou a riqueza da comunidade de borboletas frugívoras em 90 espécies, com uma expressiva presença de espécies da subfamília Satyrinae. A menor riqueza de espécies nessa guilda em Campinas, entretanto, não implica em menor importância desse fragmento de mata para persistência das espécies amostradas.

A distribuição de abundância de espécies da comunidade de borboletas frugívoras da Reserva de Santa Genebra se ajustou ao modelo log-normal. A riqueza esperada estimada pelo modelo, quase idêntica ao número de espécies de fato observado, sugere que a comunidade foi satisfatoriamente amostrada. Este modelo normalmente descreve comunidades maduras e diversificadas, que são influenciadas por muitos fatores simultaneamente, enquanto o modelo da série logarítmica tende a se ajustar a comunidades em que um ou poucos fatores são dominantes (Magurran, 1988). Comunidades de borboletas

frugívoras de habitats florestais perturbados e não perturbados no Equador também se ajustaram ao modelo log-normal (DeVries et al., 1997, 1999). Outros tipos de comunidades biológicas de diferentes grupos de organismos tais como plantas, diatomáceas, artrópodes, aves e mamíferos também se ajustam ao modelo log-normal, e explicações biológicas para esse ajuste baseadas em uso de recursos e partilha de nicho foram propostas (Sugihara, 1980; Tokeshi, 1999). No entanto, alguns autores sugerem que o ajuste a essa distribuição não têm significado biológico, sendo simplesmente uma consequência das propriedades estatísticas de grandes conjuntos de dados (May, 1975; Hughes, 1986; Tokeshi, 1991). Segundo Ricklefs (1996), ainda que a lógica dos modelos seja usada para inferir processos biológicos produzindo as distribuições de abundância observadas, tais modelos têm sido mais úteis como dispositivos descritivos do que como elucidadores dos processos que regulam a abundância relativa das espécies na comunidade.

A riqueza total obtida pelas amostragens se aproximou bastante dos valores obtidos pelos estimadores de riqueza não paramétricos, provavelmente em razão da ocorrência de poucas espécies muito raras (apenas 2 “singletons” – espécies capturadas apenas uma vez, e apenas 1 “doubleton” – espécie capturada apenas 2 vezes). Esse resultado contraria o padrão geral que tem sido registrado para regiões tropicais, principalmente para grupos reconhecidamente diversificados como insetos (p. ex.: Novotný e Basset, 2000). O estimador Jack 1 mostrou o melhor desempenho, aproximando-se do valor consensual (44 espécies) com menor número de amostras e apresentando os menores desvios (Fig. 6). O bom desempenho desse estimador também foi demonstrado em estudos comparativos recentes, realizados com comunidades de parasitas (Walther e Morand, 1998) e comunidades de insetos aquáticos neotropicais (Melo e Froehlich, 2001). Em comunidades de borboletas, compostas por espécies de ciclo de vida curto, com capacidade de dispersão e colonização potencialmente elevados, a riqueza total da área talvez não possa nunca ser estimada com certeza, já que o

“tamanho” da comunidade deve ser dinâmico, se alterando mesmo em intervalos de tempo relativamente curtos devido à colonização-extinção local temporária e a presença de espécies transientes, que não mantém populações no local. Apesar de tanto os estimadores de riqueza quanto o ajuste ao modelo log-normal de distribuição de abundâncias sugerirem que a subcomunidade de borboletas frugívoras foi praticamente amostrada por completo, dados baseados em censos da comunidade total realizados na RSG por 26 anos (Brown e Freitas, 2000b; K. S. Brown – lista de espécies da Mata da Santa Genebra em <http://www.cnpem.embrapa.br/projetos/mata/borbolet.html>) registram a ocorrência na área de espécies frugívoras não detectadas nesse estudo, evidenciando a natureza dinâmica dessa comunidade e a necessidade de se interpretar os resultados de estimativas de riqueza com cautela, apenas para um curto intervalo de tempo. É possível ainda que existam espécies “frugívoras” que não são atraídas às iscas usadas.

A diversidade, medida pela riqueza de espécies, não variou entre habitats. Já a diversidade medida pelos índices de Simpson e Shannon-Wiener sugeriu uma variação entre habitats pouco acentuada, com uma redução na borda da mata. Na escala espacial investigada deve existir um freqüente deslocamento dos insetos entre habitats, ajudando a encobrir diferenças que porventura existam. Além disso, matas pequenas e bastante perturbadas devem apresentar uma menor diferenciação espacial.

Estudos recentes têm mostrado variações espaciais na diversidade e abundância em comunidades de insetos tropicais (DeVries et al., 1997, 1999; Bonilla, 1999; Hernández, 2000; DeVries e Walla, 2001). Bordas, clareiras, transições fisionômicas e florestas secundárias e perturbadas normalmente têm uma elevada diversidade (Raguso e Llorente-Bouquets, 1990; Pinheiro e Ortiz, 1992; Spitzer et al., 1993, 1997; Hill et al., 1995; DeVries et al., 1997; 1999; Wood e Gillman, 1998; Ramos, 2000). Locais com graus intermediários de perturbação podem ter sua riqueza de espécies aumentada em função tanto de alterações

físicas, como por exemplo modificações na intensidade de luz, que possibilita seu uso por espécies heliófilas, quanto por alterações nas relações de dominância na comunidade, que aumentando a sua equitabilidade, passa a possibilitar a entrada de outras espécies.

Num fragmento de 200 ha no Equador, a riqueza de espécies de borboletas frugívoras variou pouco entre habitats, mas houve aumento da riqueza no ambiente mais perturbado (DeVries et al., 1997). De forma semelhante aos resultados da RSG, a similaridade da comunidade foi maior entre a borda e o interior do fragmento, e 68% das espécies foram registradas nos três ambientes. Em áreas de floresta submetidas à extração seletiva de madeira em Trinidad e Tobago, Wood e Gillman (1998) também verificaram maior riqueza e abundância para ambientes mais perturbados.

Estudos realizados no Brasil registraram maior riqueza e abundância de espécies em áreas mais perturbadas (Lovejoy et al., 1986; Brown, 1991; Ramos, 2000). Em fragmentos florestais na região de Manaus, existe um expressivo aumento na riqueza de espécies em habitats florestais com uma maior penetração de luz no subbosque, tais como grandes clareiras e em fragmentos que estiveram semi-isolados (Brown, 1991; Brown e Hutchings, 1997) e, na Amazônia Oriental, maior riqueza e abundância foi verificada em áreas com graus intermediários de perturbação (Ramos, 2000). Pinheiro e Ortiz (1992) encontraram uma resposta similar para borboletas frugívoras numa área de cerrados e matas de galeria na região central do Brasil.

Neste estudo não houve variação espacial na riqueza de espécies. É possível que isso seja resultado de efeitos de borda (*sensu* Lovejoy et al., 1986), visto que devido ao reduzido tamanho da RSG e ao seu grau de perturbação, as diferenças entre habitats na pequena escala investigada podem ter sido pequenas, sendo suficientemente intensas para manter o uso exclusivo de um ou outro ambiente por apenas poucas espécies mais exigentes. Quase todas as espécies puderam ser capturadas nos três habitats, porém com probabilidades diferentes



devido ao uso diferencial e às diferenças nas suas abundâncias relativas em cada um dos ambientes. O efeito dos ambientes seria, portanto, maior na determinação das abundâncias relativas do que na riqueza.

Com relação a essa guilda de borboletas, para fragmentos em condições semelhantes de tamanho, nível de perturbação e isolamento, amostragens ao longo de trilhas e bordas parecem garantir o registro da maior parte das espécies, e amostragens no interior da mata parecem não acrescentar muita informação em trabalhos como inventários faunísticos, cuja preocupação central seja a determinação da riqueza de espécies. Isso deve ser válido para fragmentos pequenos, bastante degradados, em matas semidecíduas.

A variação temporal na riqueza da comunidade de borboletas frugívoras da RSG é compartilhada por outras comunidades de borboletas (Emmel e Leck, 1969; Spitzer, 1983; Spitzer et al., 1993; DeVries et al., 1997, 1999) e a maior diversidade  $\beta$  nessa dimensão também foi detectada em outros estudos, tendo sido atribuída a flutuações sazonais na quantidade e qualidade de alimento e fatores climáticos (DeVries et al., 1997; Bonilla, 1999). Nesse estudo, entretanto, essa flutuação variou independentemente da variação sazonal do clima, mas foi correlacionada com o número de indivíduos capturados. A distribuição dos desvios da riqueza observada em relação à riqueza estimada, após a remoção do efeito do tamanho amostral, mostra a existência de variação temporal, porém sem caracterizar uma sazonalidade bem marcada na riqueza de espécies. A maior diversidade  $\beta$  na dimensão temporal na RSG (e talvez nos demais estudos) pode ser um artefato decorrente de diferenças no tamanho amostral. Nos meses de menor abundância os pequenos tamanhos amostrais decorrentes da captura de poucos indivíduos podem resultar no registro de poucas espécies, conseqüentemente, aumentando a probabilidade de acrescentar espécies adicionais em meses subseqüentes.

A similaridade entre as subcomunidades foi elevada tanto entre anos quanto entre estações. Quando medida pelo Índice de Morisita, que elimina a influência de variações puramente probabilísticas devido às espécies extremamente raras, os resultados sugerem que existe um padrão, com a similaridade entre estações sucessivas de 0,80-0,85 e entre estações alternadas de ca. de 0,95, com mudanças em composição na ordem de 5-10% da fauna amostrada.

A oferta de recursos alimentares para os estágios imaturos parece não explicar as variações na abundância da comunidade. Diferentes espécies de ninfalídeos que se alimentam das mesmas espécies hospedeiras apresentaram padrões de flutuação bastante distintos na área. Os charaxíneos *Anaea ryphea* e *Hypna clytemnestra*, por exemplo, que utilizam folhas das mesmas espécies de *Croton* como planta hospedeira, apresentaram abundâncias muito diferentes ao longo do tempo. Isso também foi demonstrado por algumas espécies de *Hamadryas* e *Myscelia orsis* (Biblidinae), que apesar de se alimentarem das euforbiáceas *Dalechampia* spp., também mostraram padrões bastante distintos nas flutuações ao longo do ano. Portanto, houve uma grande assincronia nas respostas das espécies integrantes da comunidade, independentemente de afinidades taxonômicas, uso de recursos ou de sua abundância total na comunidade. Isso sugere que as espécies da comunidade responderam de forma diferenciada às variações de pluviosidade e temperatura, ou são bioticamente controladas, com ligações apenas indiretas à sazonalidade climática.

Wolda (1992) apresentou resultados semelhantes para diferentes grupos de insetos -- Homoptera, Blattaria, Orthoptera e Sphingidae -- estudados por um período de 14 anos no Panamá. Além de algumas populações estáveis, mostrou uma grande variação entre espécies, tanto na intensidade quanto no sentido da flutuação. Espécies que eram raras num ano se tornaram comuns em outro, e espécies abundantes se tornaram raras, com algumas populações chegando mesmo a desaparecer das armadilhas em alguns anos.

Uma implicação interessante dessas diferenças interespecíficas no padrão de flutuação temporal é sua possível influência na estrutura da comunidade quando caracterizada através de curvas de distribuição de abundância de espécies construídas com base em amostragens pontuais (por curtos intervalos de tempo). Recentemente, Murray et al. (1999) empregaram modelos de distribuição de abundâncias num estudo macroecológico com comunidades de plantas na Austrália, mostrando que ca. de 90% das espécies que são localmente raras na maioria das áreas amostradas são localmente abundantes em algum ponto de sua distribuição geográfica. Os processos biológicos determinando esse padrão de resposta nas espécies raras não foram esclarecidos. De forma análoga, em comunidades com grande variação na intensidade e sentido da flutuação na abundância das espécies, pode haver uma alternância das espécies nas diferentes posições ao longo da curva de abundância, dependente da época em que a caracterização da comunidade é feita. Espécies que são raras a maior parte do tempo poderiam assumir a condição de espécies abundantes (movendo-se ao longo da curva) durante curtos períodos (p.ex.: durante um ano com condições favoráveis). A grande assincronia na flutuação das populações então poderia resultar tanto em comunidades com a mesma estrutura ao longo do tempo (i.e. distribuídas log-normalmente e mantendo aproximadamente o mesmo número de espécies ao longo dos anos), porém com as espécies variando o grau de apropriação dos recursos e alternando sua posição sobre a curva, ou ainda alterar não só a identidade das espécies nas diferentes classes de abundância, mas também a própria forma da distribuição, através do desaparecimento “momentâneo” de espécies e do aumento na proporção de espécies raras ou abundantes. Nesse cenário, a questão mais importante seria descobrir quais são os fatores e processos que causam os diferentes padrões de abundância das espécies (e suas flutuações), fazendo com que elas ocupem determinada posição na curva num dado tempo e local.

Em razão da metodologia adotada, esse estudo restringiu-se a um segmento da comunidade total de lepidópteros (Rhopalocera) da Reserva e a apenas um estrato da vegetação. Dada a natureza críptica e o voo errático e rápido de grande parte das espécies que compõem essa guilda de borboletas, o uso de armadilhas favorece uma padronização que não existe com puçás ou registros visuais, permitindo um maior controle do esforço amostral e a realização de comparações mais confiáveis entre áreas ou habitats (veja DeVries et al., 1999).

Como já discutido por outros autores (DeVries et al., 1997; Hughes et al., 1998; Bonilla, 1999), o uso de armadilhas está sujeito a tendenciosidades, caso ocorram variações microclimáticas de acordo com o local que influenciem diferencialmente na captura de espécies, as espécies não sejam igualmente atraídas pelas iscas ou as taxas de escape variem entre as espécies. No presente estudo a influência de variações microclimáticas foi reduzida pelo uso de réplicas (4 armadilhas por habitat). Não há informações detalhadas sobre cada uma das espécies para avaliar o efeito de potenciais respostas diferenciais às iscas. Já as taxas de escape podem variar bastante entre espécies e podem ser importantes na redução da diversidade em estudos de curta duração (Hughes et al, 1998), por resultarem num aumento relativo do número de "singletons" amostrados na comunidade. Quanto a amostragem em diferentes estratos da vegetação (copa e subbosque), DeVries (1988) e DeVries et al. (1997, 1999) mostraram que algumas espécies são capturadas predominantemente na copa, enquanto outras o são predominantemente no subbosque. Não é possível, no momento, saber se esse tipo de estratificação também ocorre na RSG e o quanto os resultados podem estar enviesados em função da ausência de amostragem estratificada.

**Ecologia populacional da borboleta *Anaea ryphea* (Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.**

O estudo da dinâmica e regulação das populações naturais tem sido um tema central e uma fonte de controvérsias na ecologia há muitos anos (Hutchinson, 1978; McIntosh, 1991; Cappuccino e Price, 1995; Begon et al., 1996a; Huffaker et al., 1999). Debates sobre a importância de fatores independentes da densidade *versus* fatores dependentes da densidade na determinação do tamanho e regulação das populações (Andrewartha e Birch, 1954; Lack, 1954; Nicholson, 1954) dominaram a cena até a década de sessenta. Posteriormente foram substituídos por discussões sobre a importância relativa e frequência de forças “de cima pra baixo” (i.e. predadores, parasitóides e patógenos) *versus* forças “de baixo para cima” (i.e. aspectos relacionados aos recursos alimentares – p.ex.: quantidade, qualidade nutricional, defesas induzidas e constitutivas) (Hunter e Price 1992, Matson e Hunter 1992; Haukioja, 1993; Hunter et al., 1997) agindo sobre as populações.

Dentre os inúmeros organismos investigados do ponto de vista populacional, os insetos têm historicamente recebido uma grande atenção (Varley et al., 1973; Strong et al., 1984a; Stiling, 1988; Huffaker et al., 1999) em razão do seu pequeno tamanho, curto tempo de geração e principalmente pelos grandes prejuízos econômicos causados por algumas espécies. Os fitófagos têm sido particularmente bem estudados (Cappuccino, 1995) e já há atualmente informações populacionais disponíveis para representantes dos principais grupos (Strong et al., 1984; Stiling, 1988; Hassell et al., 1989; Cornell e Hawkins, 1995; Hawkins et al., 1997; Cornell et al., 1998).

Entre os insetos fitófagos, lepidópteros são especialmente convenientes para estudos ecológicos pelo ciclo de vida curto, pela relativa facilidade de localização, marcação, identificação e acompanhamento de estágios imaturos e adultos no campo com métodos relativamente fáceis e pouco dispendiosos, e pela facilidade de criação e manutenção de imaturos e adultos de muitas espécies em laboratório. Sua ecologia, em linhas gerais, é bem conhecida (Gilbert e Singer, 1975; Vane-Wright e Ackery, 1984) e, especialmente em regiões temperadas, têm sido objeto de estudos de estrutura, dinâmica e regulação populacional (Watt et al., 1977, 1979; Pollard, 1979; Shapiro, 1979; Hayes, 1981; Warren et al., 1986).

Nas regiões neotropicais também tem havido um crescente interesse na dinâmica de lepidópteros (p. ex.: Ehrlich e Gilbert, 1973; Young e Moffet, 1979; Vasconcellos-Neto, 1980; Saalfeld e Araújo, 1981; Quintero, 1988; Freitas, 1993, 1996; Ramos e Freitas, 1999; Vanini et al.; 1999; Freitas e Ramos, 2001; Freitas et al., 2001). Porém ainda são poucas as investigações enfocando a dinâmica dos estágios imaturos (*Hypothyris ninonia daeta* [Costa, 1991], *Battus polydamas* e *Parides* spp.[Morais e Brown, 1991], *Anaea ryphea* [Caldas, 1995a,b, 1996] e *Mechanitis polymnia* [Portugal, 2000]).

Estudos que incluem os estágios imaturos têm enfatizado a identificação e quantificação das causas de mortalidade e também fatores que afetam o tempo de desenvolvimento e a capacidade reprodutiva dos adultos. Dentre as causas identificadas estão fatores climáticos (Cappuccino e Kareiva, 1985; Caldas, 1995ab, 1996), competição intraespecífica (Bultman e Faeth, 1985; Faeth 1990), quantidade e qualidade de alimento (Haukioja et al., 1983, 1985; Watt, 1988; Harrison, 1994) e inimigos naturais (Gould et al., 1990; Caldas, 1995ab).

Uma das formas mais utilizadas de se identificar e quantificar o impacto das causas de mortalidade em populações naturais é a tabela de vida (p. ex.: Hirose et al., 1980; Courtney e Duggan, 1983; Hayes, 1984), que consiste da quantificação das probabilidades de

sobrevivência dos indivíduos que compõem uma população ao longo de sua vida. Os dados tabelados podem então ser submetidas à análise do fator chave (Varley e Gradwell, 1960; 1970; Varley et al., 1973; Podoler e Rogers, 1975; Begon et al., 1996b), que determina dentre as diferentes causas de mortalidade aquela que contribui de forma mais marcante para as flutuações populacionais entre gerações. O método também permite identificar fatores atuando de forma dependente da densidade e quantificar sua importância na regulação da população (Begon et al., 1996b).

Numa revisão de estudos do fator-chave em lepidópteros, Dempster (1983) concluiu que em 75% dos casos inimigos naturais não foram importantes na regulação populacional, sendo mais importantes a disponibilidade e qualidade dos recursos alimentares. Entretanto, Strong et al. (1984a), com os mesmos dados, concluíram que os inimigos naturais foram a causa mais freqüente na regulação populacional daqueles organismos. Stiling (1988) avaliou 63 tabelas de vida publicadas com insetos, concluindo que em apenas 47% dos casos foi detectado algum tipo de regulação, sendo nesses casos a causa atribuída predominantemente às plantas hospedeiras. Essa conclusão foi questionada por Hassell et al. (1989) que, reanalisando os dados, concluíram ser a detecção da regulação populacional dependente do número de gerações investigadas em cada estudo. Estudos mais longos têm maior chance de demonstrar a ocorrência de regulação na população. Conclusões semelhantes foram apresentadas por Woiwod e Hanski (1992) e Holyoak (1993) baseadas na análise de estudos consistindo de longas séries temporais de abundância de insetos adultos.

*Anaea ryphea* (Cramer, 1775) (Nymphalidae: Charaxinae) é uma borboleta que habita florestas tropicais e subtropicais desde o México até o sudeste do Brasil, reproduzindo-se em diversos arbustos e árvores de *Croton* (Euphorbiaceae) que servem como plantas hospedeiras (Brown, 1992; Caldas, 1994, 1995a; DeVries, 1987). Apresenta dimorfismo sexual, sendo os machos menores, com asas de cor laranja ou avermelhada, enquanto as fêmeas têm asas de

cor laranja ou amarelada (DeVries, 1987). A face inferior das asas apresenta um padrão de coloração e desenho semelhante a uma folha seca, o que torna esse inseto críptico quando pousado. Alimenta-se de secreções vegetais, frutos podres e fezes. As fêmeas depositam os ovos isoladamente na face inferior das folhas da planta hospedeira. Larvas em estádios iniciais de desenvolvimento (estádio 1-3) constroem “pontes de fezes” predominantemente na região apical da folha, como uma extensão da nervura central, e larvas maiores enrolam a folha para cima, construindo um abrigo cilíndrico (DeVries, 1987; Caldas, 1994). Os adultos apresentam um vôo rápido e errático e são crípticos quando pousados.

Considerando-se a escassez de informações sobre fontes de mortalidade em fitófagos tropicais, em especial de espécies não pragas em ambientes naturais, a dominância de *A. ryphea* na comunidade de borboletas “frugívoras” da Reserva de Santa Genebra (Capítulo 1), e a inexistência de informações populacionais sobre o estágio adulto de espécies de lepidópteros netropicais da subfamília Charaxinae, este estudo teve os seguintes objetivos:

- 1) Determinar a estrutura populacional da borboleta *A. ryphea*;
- 2) Descrever a variação temporal na abundância dos estágios imaturos e adultos;
- 3) Descrever o padrão de mortalidade dos estágios imaturos no campo e inferir os agentes causadores;
- 4) Quantificar as variações temporais nos fatores ambientais bióticos (quantidade e qualidade de recursos alimentares e intensidade de ataque de inimigos naturais) e abióticos (disponibilidade de chuvas e variação na temperatura) e correlacioná-los com as variações no tamanho populacional;
- 5) Identificar o fator chave atuando na população de *A. ryphea* e testar para existência de regulação.



## Material e Métodos

Realizei o estudo na Reserva Municipal de Santa Genebra (RSG). Informações detalhadas sobre a área são encontradas em Morellato e Leitão-Filho (1995). O local foi escolhido em função da existência de uma grande população de *Anaea ryphea* e de suas plantas hospedeiras, além da disponibilidade de informações básicas sobre a história natural de ambos os grupos no local (Caldas, 1991, 1994, 1995a; Passos, 1995). Na RSG as plantas hospedeiras de *A. ryphea* são as euforbiáceas *Croton floribundus* Croizat (Caldas, 1991, 1994) e *C. priscus* Spreng., espécies arbóreas pioneiras abundantes na borda da mata (Morellato, 1991). As duas espécies apresentam folhas levemente latescentes, inteiras, alternadas, com 10 a 20 cm de comprimento (Fig. 14). Indivíduos em todos os estágios de desenvolvimento crescem na área (obs. pes.; Passos, 1995). Plantas jovens de ambas as espécies formam pequenas agregações que tendem a ser maiores e mais densas em *C. priscus*.

### Variação espaço-temporal na abundância de *Anaea ryphea*

A variação temporal na abundância dos imaturos de *A. ryphea* foi investigada através do monitoramento de ovos e larvas numa população de plantas de *C. floribundus*, previamente marcada, e crescendo ao longo da trilha (trilha central) de ca. 1200 m que atravessa a reserva. O número de plantas na população variou ao longo do tempo, sendo ca. de 100 plantas no período de nov/98 a dez/1999 e ca. de 80 plantas no período restante. Plantas com altura superior a 2 m não foram amostradas devido à dificuldade de inspeção das folhas altas.

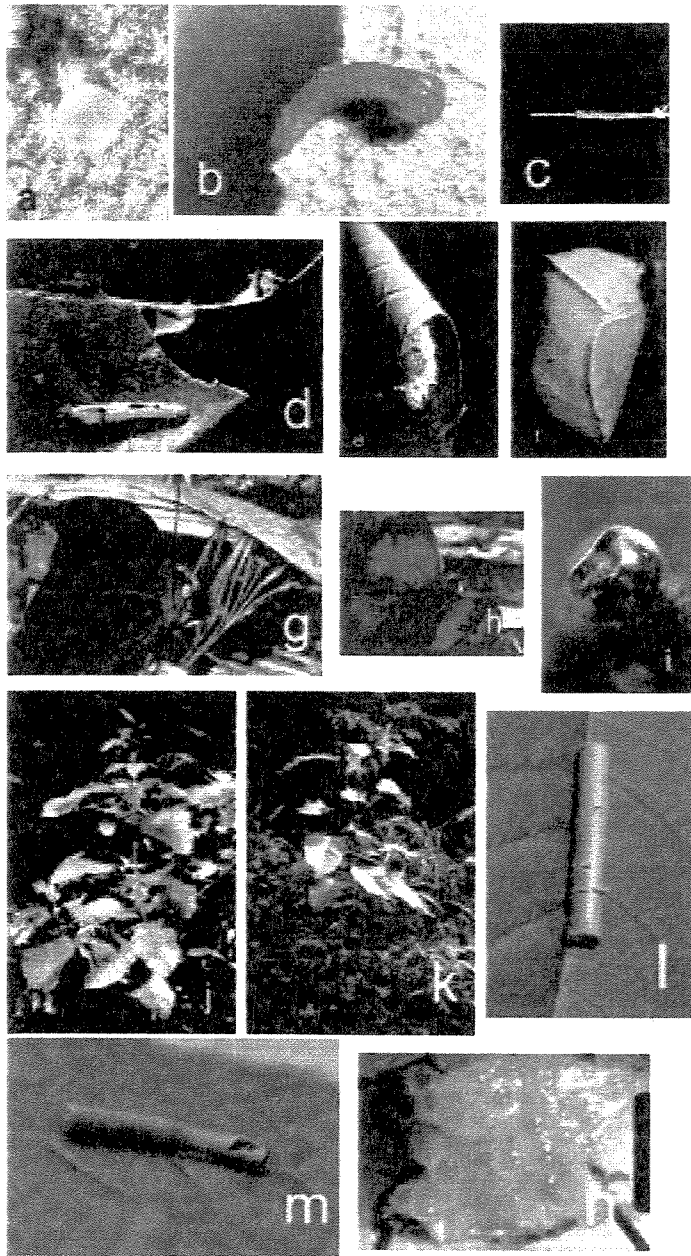


Figura 14. a) Ovo b) Larva de 1º estágio c) Larva de 3º estágio em descanso numa "ponte de fezes" d) Larva de 4º estágio e) Larva de 5º estágio f) Pupa g e h) Adulto i) Ovo parasitado por Eulophidae j) *Croton floribundus* k) *C. priscus* l) Modelo de larva feito de massa de modelar atacado por invertebrado m) Modelo atacado por ave n) Abdômen de fêmea dissecada, mostrando oócitos maduros.

Durante 31 meses (novembro de 1998 a maio/2001) realizei dois censos mensais para contagem do número de ovos e larvas presentes em *C. floribundus*. Esta espécie hospedeira é a mais utilizada e, embora menos abundante, recebe cerca de 70% dos ovos depositados pela população de *A. ryphea* (veja discussão sobre uso de plantas hospedeiras no capítulo 3).

Monitorei também a abundância de adultos de *A. ryphea* durante 26 meses (março/99 a abril/2001) com armadilhas Van Someren-Rydon (Fig. 8, DeVries, 1987:35) com iscas de banana fermentada. Distribuí as armadilhas conforme descrito no capítulo 1. Realizei quatro amostragens por mês, a intervalos aproximados de 7 dias. Abri as armadilhas nos horários centrais do dia (11:00 a 13:00 h), vistoriando-as após 24 h de exposição. Os indivíduos capturados eram marcados e imediatamente liberados.

O método de marcação-liberação-recaptura permite o cálculo do tamanho da população, assim como dá indicações do tempo de permanência dos indivíduos na população e a distância de movimentação entre pontos de captura e habitats. Marquei cada indivíduo escrevendo um número individual na face inferior das asas posteriores com uma caneta de ponta porosa, que permitiu seu reconhecimento individual. Classifiquei os indivíduos quanto ao sexo e, de acordo com o nível progressivo de desgaste das asas, em 3 categorias etárias: jovem, intermediário, velho. Indivíduos sem dano alar (falta de pedaço da asa) e com pouca descamação das asas foram considerados jovens. Aqueles com perda acentuada de escamas, combinada com grande porção da asa danificada, foram classificados como velhos. Os demais indivíduos foram considerados de idade intermediária. Como os indivíduos são mais prontamente enquadrados nas categorias novo ou velho, a categoria intermediário incluiu indivíduos apresentando uma maior amplitude de condições de descamação e dano alar, tornando-a mais inclusiva.

## Tabelas de vida e inferência das causas de mortalidade no campo

Construí tabelas de vida horizontais (Carey, 1993; Begon et al., 1996b) para os imaturos de *A. ryphea* em três estações reprodutivas consecutivas (novembro/98-maio/99, março-abril/2000 e março/2001). Na primeira estação o intervalo entre inspeções das plantas de *C. floribundus* variou de 3 a 7 dias. Nas estações seguintes o intervalo foi de apenas 1 dia. Em cada inspeção eu assinalava os ovos novos através de uma marcação (um ponto) feita com caneta no limbo da folha usada, indicando sua posição. Para facilitar sua localização, as folhas com ovos e/ou larvas recebiam também um anel plástico ao redor do pecíolo. Essas marcações permitiam o acompanhamento individualizado do desenvolvimento e sobrevivência de cada um dos imaturos (cf. Caldas 1995a). Ovos e larvas desaparecidos foram considerados como predados. Os ovos parasitados são reconhecidos por assumirem gradativamente uma coloração acinzentada. O parasitismo larval por braconídeos é facilmente detectado devido ao pupário deixado pelos parasitóides junto ao corpo da larva, fixado na folha. No caso da ação simultânea de mais de um fator de mortalidade, apenas um deles foi considerado. Se, por exemplo, uma larva parasitada que ainda não apresentasse sinais de parasitismo desaparecesse entre visitas consecutivas, sua morte era atribuída à predação. Como após alcançarem o 5º estágio as larvas de *A. ryphea* abandonam a planta hospedeira para empupar em outros locais, não foi possível quantificar a intensidade de mortalidade sofrida no campo nessas fases da vida. A mortalidade dos adultos também não foi quantificada. Baseado numa combinação de dados de campo, laboratório e literatura (obs. pes., capítulo 3 e Caldas, 1994) o tempo de desenvolvimento estimado do estágio de ovo até a emergência do adulto de *A. ryphea* em condições naturais deve oscilar de 30-60 dias, variando tanto entre indivíduos de uma mesma coorte, submetidos a condições “semelhantes”, quanto entre indivíduos de diferentes coortes ao longo da estação de crescimento.

Os dados do recenseamento de ovos e larvas permitiram quantificar a mortalidade específica por estágio de vida. Usou-se como medida de intensidade de mortalidade a diferença do logaritmo do número de indivíduos sobrevivendo até cada estágio (força de mortalidade  $k_x = \log N_x - \log N_{x+1}$ ). Desta forma, podem ser identificadas as etapas que sofrem mortalidade mais intensa, assim como avaliada a sobrevivência para diferentes períodos. As observações permitem inferir a(s) fonte(s) de mortalidade atuando em cada fase da vida. É possível ainda se determinar a influência das diferentes fontes de mortalidade nas flutuações de densidade através de uma análise do fator-chave (Varley e Gradwell, 1960, Varley et al., 1973, Podoler e Rogers, 1975; Begon et al., 1996b). Nesse tipo de análise, correlaciona-se os valores de mortalidade (em escala log) de cada fator atuando sobre a população ao longo das gerações (valor  $k$ ) com a intensidade de "mortalidade" total ( $K$  total). O fator que melhor se correlaciona com a mortalidade total é aquele considerado o principal responsável pelo padrão de flutuação da população. Entretanto, a ausência de dados de mortalidade para larvas de 5º estágio, pupas e adultos limita a possibilidade de uma análise completa de gerações.

Os métodos de tabela de vida e análise do fator chave foram inicialmente desenvolvidos e aplicados em estudos com organismos que apresentam gerações discretas facilmente identificáveis. Em regiões tropicais os organismos tipicamente apresentam sobreposição de gerações sem coortes sincronizadas. Em função disso, além das tabelas de vida construídas considerando-se conjuntamente os dados de cada uma das estações reprodutivas, empreguei também uma abordagem diferente, conforme Caldas (1996), reunindo dados para formar 8 coortes "artificiais", cada uma consistindo de todos os imaturos nascidos num dado mês (novembro e dezembro/99, fevereiro, março, abril e maio/2000 e abril e maio/2001) e acompanhados até desaparecer ou atingir o 5º estágio. Dessa forma, obtive tabelas de vida refletindo a intensidade de mortalidade em diferentes momentos ao longo da

estação reprodutiva, com diferentes densidades, para usar numa análise do fator chave, visando detectar a causa de mortalidade responsável pela variação em abundância dentro da estação reprodutiva.

Podoler e Rogers (1975) reconheceram que o fator mais importante na determinação das alterações no tamanho da população terá um coeficiente de regressão próximo a 1, porque seus valores  $k$  tenderão a acompanhar as flutuações dos valores de  $K_{total}$ , de forma que o maior valor de coeficiente de regressão estará associado ao fator que está causando as alterações no tamanho populacional. Assim, apesar dos valores de  $k$  indicarem a intensidade de mortalidade em cada coorte, a análise do fator chave indica a importância relativa desses fatores nas alterações no tamanho da população. Não é possível, porém, avaliar a significância estatística dos coeficientes de regressão porque as duas variáveis não são independentes (Podoler e Rogers, 1975; Begon et al., 1996b).

Para avaliar a importância dos fatores de "mortalidade" na regulação da população, procurou-se detectar a dependência de densidade na ação desses fatores. Isso pode ser feito plotando-se os valores de  $k$  contra o logaritmo da densidade inicial da população para cada coorte (Begon et al., 1996b); uma regressão positiva (mortalidade aumentando com a densidade) é evidência para regulação naquela fase da vida. A significância estatística do efeito dependente da densidade foi avaliada pelo método de Varley et al. (1973: p. 202).

## Quantidade e qualidade dos recursos alimentares

Quantifiquei a variação na disponibilidade de recursos alimentares (número de folhas jovens e maduras) das plantas hospedeiras na estação seca (julho/2000) e chuvosa (março/2001) através de um censo para contagem de folhas nas populações de *C. floribundus* e *C. priscus*.

Para quantificar possíveis variações na qualidade nutricional, amostramos *C. floribundus* e *C. priscus* na estação seca (set/99) e na estação chuvosa (fev-março/2000) e avaliei os seguintes indicadores de qualidade: teor de água e de nitrogênio. A escolha desses compostos como indicadores de qualidade se baseou no fato de água e nitrogênio serem os principais componentes determinando o desenvolvimento de insetos fitófagos (Scriber e Slansly, 1981; Mattson e Scriber, 1987). Maiores concentrações de nitrogênio e água tendem a aumentar as taxas de crescimento e melhorar o desempenho dos imaturos de lepidópteros (Slansky e Feeny, 1977; Hunter e McNeil, 1997; Grundel et al., 1998).

Cada amostragem consistiu da coleta de 2-4 folhas adultas de 30 indivíduos de cada espécie de planta. Pesei as amostras foliares imediatamente no campo numa microbalança portátil ACCULAB PP-206OP, com sensibilidade de 1 mg. As folhas foram então levadas ao laboratório e secadas em estufa a 54°C por 48 h. Usei o peso seco para estimar o teor de água, dado por:

$$\% \text{ água} = ((P_i - P_f)/P_i) \times 100$$

onde  $P_i$  = peso inicial e  $P_f$  = peso final (Turner, 1981). O teor de nitrogênio foi obtido empregando-se o método de digestão Micro-Kjeldahl (Osier et al., 2000).

Intensidade de predação sobre larvas de *Anaea ryphea* se alimentando em diferentes hospedeiros: inferências com lagartas artificiais

Avaliei experimentalmente a taxa de ataques de predadores visualmente orientados sobre larvas artificiais dispostas sobre as plantas hospedeiras de *A. ryphea*. O experimento teve como objetivo “simular” larvas verdadeiras se alimentando em suas plantas hospedeiras, e desta forma inferir a intensidade de ataques por predadores visualmente orientados sofrida por larvas da população de *A. ryphea*.

Confeccionei lagartas artificiais usando massa de modelar não tóxica Acrilex® nas cores verde, marron e vermelha, misturadas homogeneamente na proporção 3:3:1, respectivamente. Essa mistura resultava numa tonalidade de verde bastante similar a cor das lagartas verdadeiras de *A. ryphea* de 5º estágio. Para fabricar os modelos, a mistura de massa de modelar era colocada em uma seringa plástica, posteriormente aquecida em água quente e a mistura amolecida expremida para formar fios cilíndricos com 4 mm de diâmetro. Após resfriamento, esses fios eram cortados em lagartas artificiais de 30 mm de comprimento, dimensionados para imitar larvas de 4º-5º estágio.

Realizei 4 experimentos (agosto/99, novembro/99, fevereiro/00 e maio/00). Em cada amostragem, 240 lagartas artificiais foram coladas com cola branca não tóxica Tenaz® em folhas de plantas hospedeiras ao longo da trilha central, sendo 120 em *C. floribundus* e 120 em *C. priscus*. Colei uma lagarta para cada grupo de 10 folhas, de forma que plantas grandes recebiam até 4 lagartas. As larvas foram coladas sempre na superfície superior das folhas, predominantemente numa das veias laterais e eventualmente, foi também utilizada a veia central. A folha que recebia a lagarta era determinada arbitrariamente. Após um período de 5 dias de exposição, as larvas foram recolhidas e avaliadas quanto a presença de marcas (mordidas) indicando ataque por predadores.

As marcas encontradas nos modelos (Fig. 14-l e m) foram classificadas em duas categorias principais (causadas por predadores invertebrados, provavelmente vespas e formigas - simétricas, pareadas e mais superficiais; ou por aves - marcas mais assimétricas e profundas; veja Andrade (1997) e Chaves (1998) para detalhes sobre classificação de marcas de ataque nos modelos), a olho nú e quando necessário, sob lupa estereoscópica.



## Avaliação de diapausa reprodutiva em *A. ryphea*

Para avaliar uma possível ocorrência sazonal de diapausa reprodutiva, 45 fêmeas de *A. ryphea* foram coletadas no campo ao longo do ano (fev – 6, mar – 9, abr – 7, jul – 2, ago – 9, set – 6, out – 5, dez – 1) e dissecadas sob lupa esterescópica no laboratório. A condição reprodutiva das fêmeas foi caracterizada conforme metodologia adaptada de Braby (1995). Cada fêmea foi categorizada quanto à presença e número de espermatóforos (fêmeas sem espermatóforos vs. fêmeas com 1 ou mais espermatóforos), número de oócitos maduros (fêmeas sem oócitos maduros/ovos vs. fêmeas com um ou mais oócitos maduros/ovos - Fig. 14n) e nível de corpos de gordura no abdômen (escala subjetiva variando de: 1 - sem corpos de gordura visíveis, 2 – poucos corpos de gordura visíveis, 3 – quantidade moderada de corpos de gordura, 4 – abdômen preenchido com corpos de gordura). Ausência de espermatóforo, baixo nível de gordura, poucos ou nenhum oócito/ovo foram considerados como evidência de diapausa reprodutiva. Fêmeas capturadas em julho, agosto e setembro foram atribuídas à estação seca e, as demais, pertencentes à estação chuvosa. Dados meteorológicos de temperatura e precipitação foram obtidos na estação meteorológica do CEPAGRI/Unicamp.

## Variação do tempo de desenvolvimento ao longo da estação reprodutiva

Avaliei a variação do tempo de desenvolvimento dos imaturos de *A. ryphea* ao longo da estação reprodutiva plotando o tempo de desenvolvimento contra o período da estação em que o ovo foi depositado. Considerei como tempo de desenvolvimento o número de dias transcorridos desde a postura do ovo até a larva alcançar o 4º estágio (larvas de 5º estágio foram desconsideradas por abandonarem a planta para empupar). Caracterizei o período da estação de crescimento dividindo cada mês em três períodos iguais. Por exemplo, chamei de

M1 o primeiro terço do mês de março (os primeiros 10 dias), M2 o segundo terço e M3 o terceiro terço. Repeti esse procedimento para os demais meses e ordenei os períodos segundo a proximidade com a estação seca. Extraí as informações de tempo de desenvolvimento das tabelas de vida.

#### Análise dos dados

Comparei as médias empregando testes  $t$  e ANOVA. Quando necessário, transformei os dados para normalização e homogeneização das variâncias ou apliquei testes não paramétricos. Analisei os dados de frequência através de testes de Qui-quadrado. Todos os testes seguiram Sokal e Rohlf (1995) e foram realizados no pacote estatístico SYSTAT (Wilkinson, 1988).

## Resultados

### Estrutura populacional dos adultos de *A. ryphea*

#### Variação espacial: uso do habitat

Capturei 887 indivíduos de *A. ryphea* durante os 26 meses de amostragem. As capturas se distribuíram desigualmente nos três habitats ( $\chi^2 = 254,0$ ;  $p < 0,001$ ). A maior parte dos indivíduos foi capturada na trilha central (501 – 56,5%), seguida da borda (270 – 30,5%) e do interior da mata (116 – 13,0%). A proporção de indivíduos em cada habitat também variou sazonalmente, com uma tendência ao aumento na proporção de capturas no interior da mata nos meses mais secos (Fig. 15). A taxa de recaptura dos indivíduos marcados foi extremamente baixa, apenas 3%, não permitindo emprego de métodos formais (p.ex.: Jolly-Seber) de estimativa de tamanho populacional e sugerindo que o tamanho da população de adultos da Reserva deve ser muito superior ao número de indivíduos capturados nas armadilhas semanalmente ou que o tempo médio de permanência dos indivíduos na população é menor do que o intervalo entre capturas.

#### Razão Sexual

Considerando-se o número de indivíduos capturados em cada um dos habitats, a razão sexual (machos:fêmeas) foi de 3,0:1, 2,4:1 e 1,4:1 para a borda da mata, a trilha central e o interior da mata, respectivamente. Para o total de indivíduos amostrados a razão sexual foi de 2,3 machos:fêmea. Quando a razão sexual é avaliada mensalmente (Fig. 16), verifica-se que

o viés em favor dos machos se distribuiu de forma aproximadamente homogênea ao longo dos meses na borda e na trilha central, os dois ambientes com maior número de capturas. Isto contribuiu para o desvio em favor dos machos, que compreenderam entre 55-80% (excetuando-se junho/99) do total de indivíduos capturados na população a qualquer momento quando os três habitats foram considerados conjuntamente (Fig. 16d). Dos 23 indivíduos recapturados, 90% foram machos.

### Estrutura Etária

A estrutura etária também variou temporalmente. A proporção de indivíduos de idade intermediária foi maior ao longo da maior parte do período estudado. Houve uma tendência não muito bem definida a uma variação sazonal na composição da estrutura etária da população. Registrou-se um aumento na proporção de indivíduos novos durante os meses chuvosos (Fig. 17) e uma redução no final da estação seca (setembro-outubro). Curiosamente, porém, os picos na proporção de indivíduos novos foram registrados nos meses mais secos (junho-julho) e no início das chuvas em novembro-dezembro/2001. Na estação seca de 1999 houve também um aumento na proporção de indivíduos velhos. Deve-se destacar a captura de indivíduos novos ao longo de todo o ano, inclusive durante os meses mais secos e frios, evidenciando a emergência de adultos também nesses períodos.

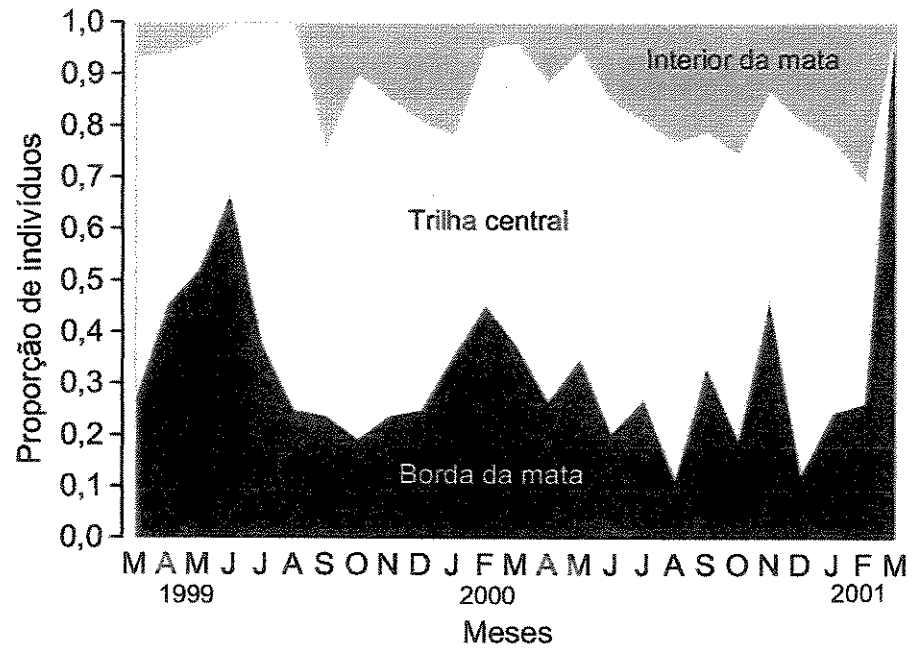


Figura 15. Proporção de indivíduos adultos capturados em três ambientes com diferentes níveis de perturbação na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

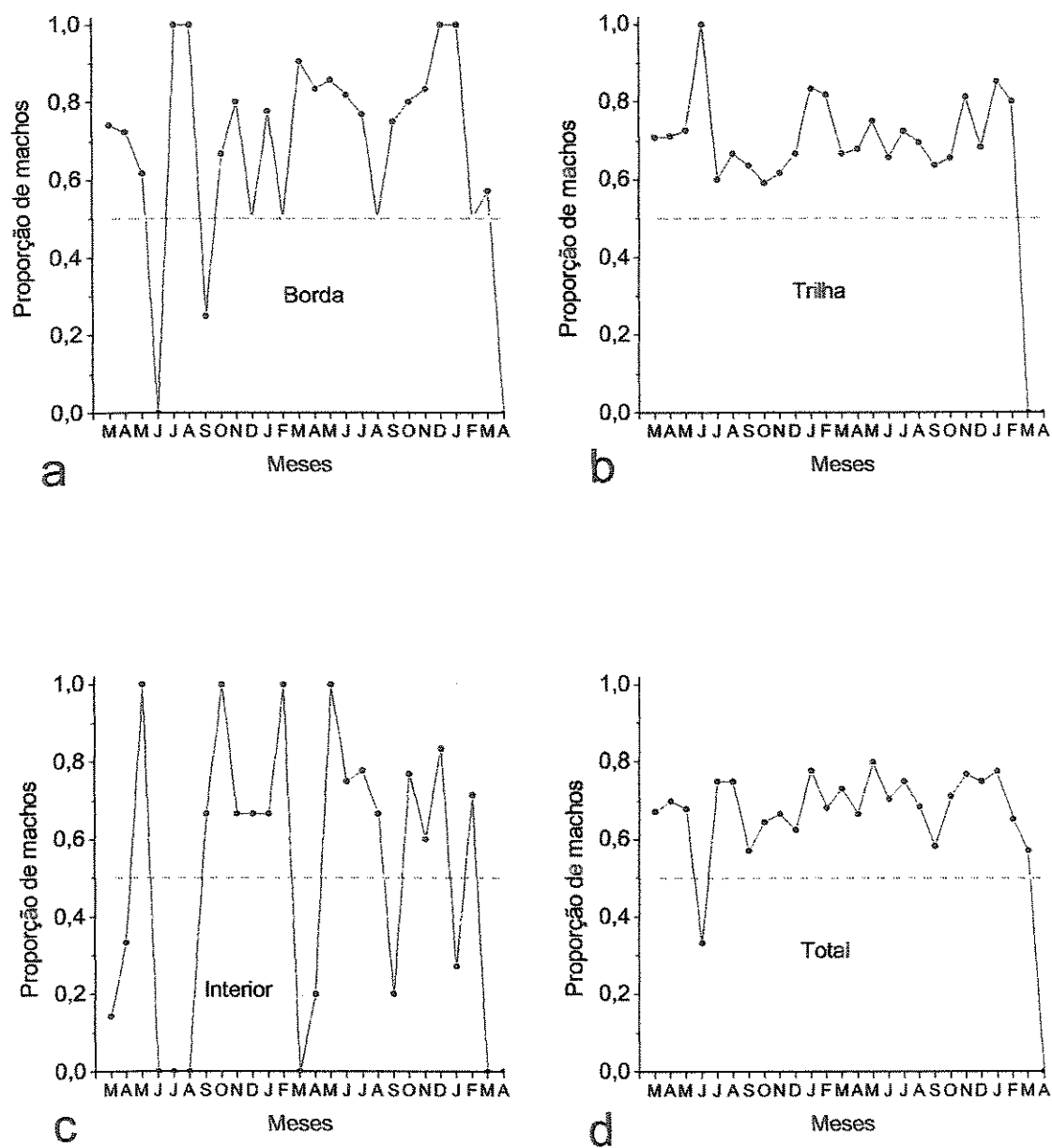


Figura 16. Razão sexual para adultos de *Anaea ryphea* capturados em isca de banana fermentada em diferentes ambientes na Reserva de Santa Genebra, no período de março de 1999 a abril de 2001. O número total de indivíduos capturados mensalmente é apresentado no Apêndice (A3).

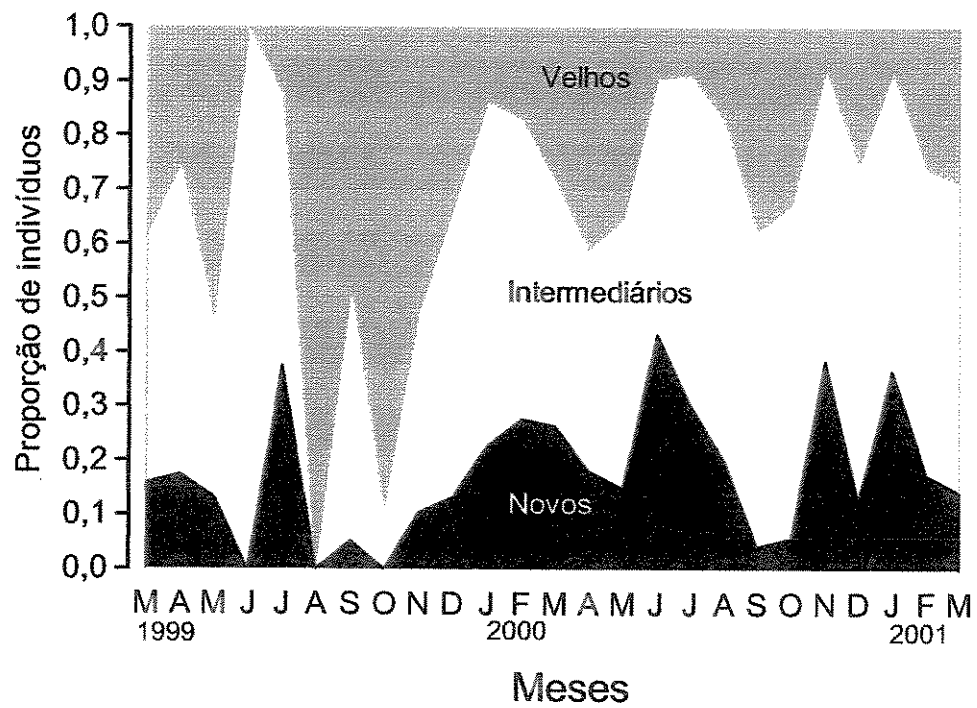
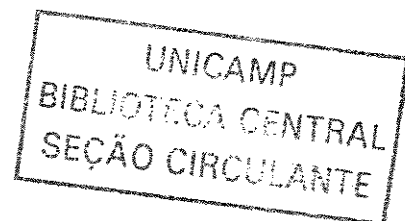


Figura 17. Variação na estrutura etária (desgaste alar) da população de *Anaea ryphea* da Reserva de Santa Genebra, no período de março de 1999 a abril de 2001.

## Tempo de permanência e movimentação dos indivíduos na população

O tempo médio de permanência na população, baseado nos intervalos entre captura e recaptura dos 23 indivíduos recapturados, foi de  $13,5 \pm 7,08$  dias, variando de um mínimo de 4 a um máximo de 30 dias. O tempo de vida de indivíduos mantidos em gaiolas no laboratório não ultrapassou 5 dias (os indivíduos têm seu comportamento muito alterado e não se alimentam ativamente nessas condições – capítulo 3). A distância média percorrida foi de  $239 \pm 329$  m ( $n = 18$ ). Não houve relação entre o tempo de permanência e a distância percorrida ( $r = -0,02$ ;  $p = 0,89$ ) e portanto, indivíduos que apresentaram maior intervalo de dias entre a captura e a recaptura não necessariamente foram recapturadas mais distantes do local inicial de captura (Fig. 18). Dos 23 indivíduos recapturados, 74% foram na mesma armadilha ou em armadilhas vizinhas, sugerindo curtas distâncias de movimentação e uma área de vida é relativamente pequena. Entretanto, este estudo não foi especialmente delineado para avaliar o padrão de movimentação da espécie. Para isso, seria preciso uma distribuição de armadilhas de forma a garantir uma igual probabilidade de captura dos indivíduos se deslocando diferentes distâncias e em diferentes direções (na forma de um gradeado de armadilhas, por exemplo). Portanto, uma interpretação alternativa para os resultados é que a maioria dos indivíduos da população tenha se movimentado continuamente por distâncias bem maiores, onde não haviam armadilhas, não tendo sido recapturados por terem uma área de vida grande ou por terem migrado. A idéia de movimentação a curtas distâncias e área de vida reduzida sugerida pelas recapturas não refletiria então o comportamento geral da população, sendo um artefato resultante do baixo número de recapturas e da distribuição não uniforme das armadilhas.





## Variação do tempo de desenvolvimento ao longo da estação reprodutiva

O tempo de desenvolvimento dos imaturos tendeu a aumentar em função da aproximação da estação seca. No final de fevereiro (F3), os indivíduos gastaram apenas ca. de 16 dias para alcançar o 4º estágio, com um aumento de aproximadamente 3 dias para cada período de 10 dias transcorridos em direção à estação seca ( $Y = 12,28 + 3,17 X$ ;  $r^2 = 0,667$ ;  $p = 0,001$  – Fig. 19). Esse aumento no tempo de desenvolvimento pode estar correlacionado com a redução na temperatura média associada à redução na qualidade nutricional das plantas hospedeiras devido à aproximação da estação seca, indicado pela diminuição nos teores de água e nitrogênio (Tabela 12) e ao aumento no acúmulo de danos foliares devido à herbivoria (obs. pes.).

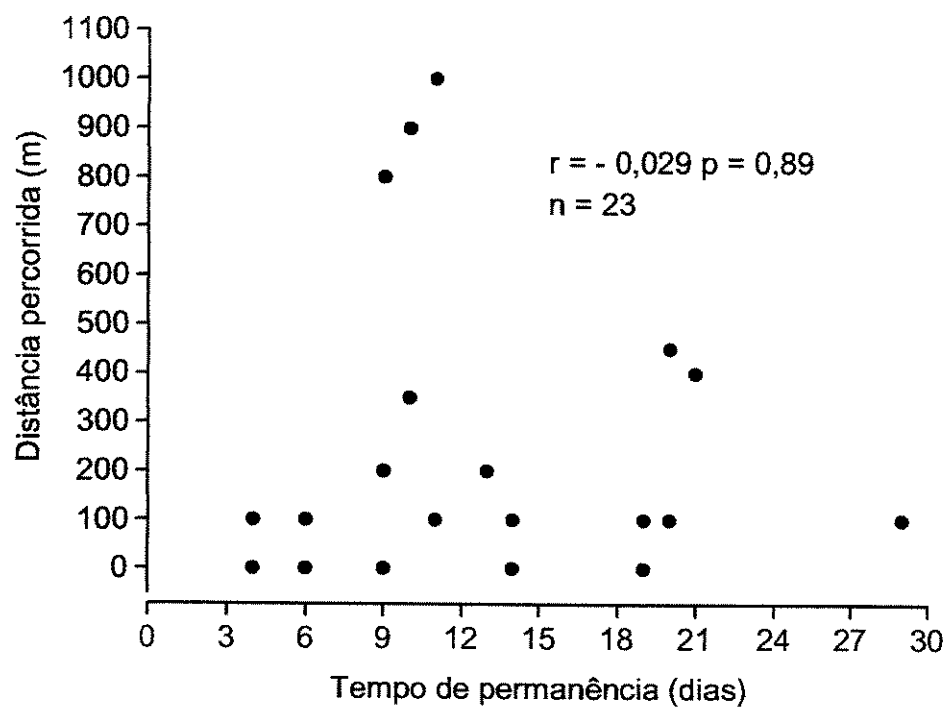


Figura 18. Relação entre tempo de permanência na população (intervalo em dias entre captura e última recaptura) e a distância entre pontos de captura.

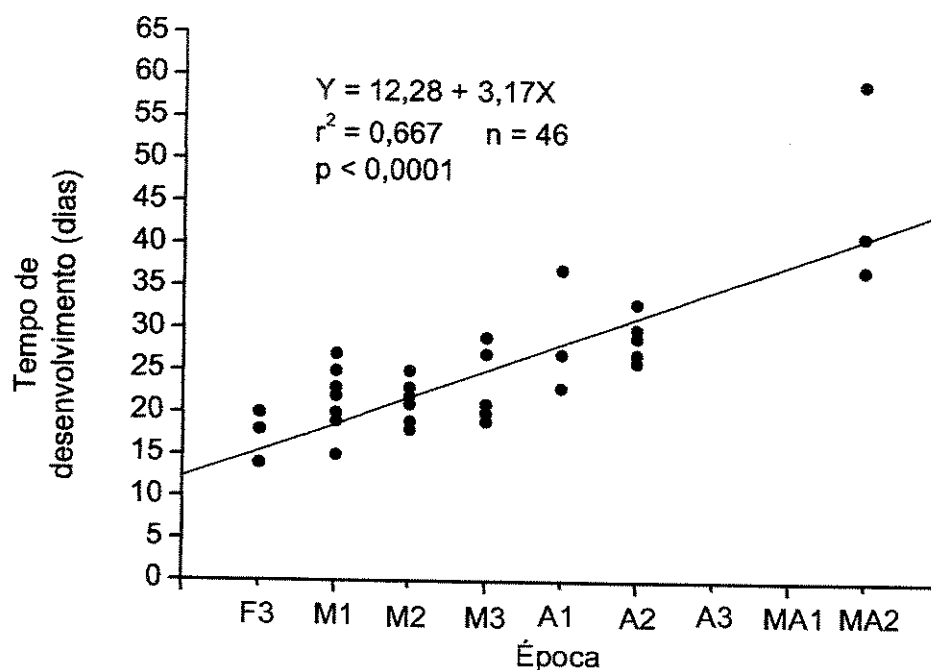


Figura 19. Variação do tempo de desenvolvimento (ovo até larvas de 4º estágio) para imaturos de *A. ryphea* em função da proximidade com a estação seca. Cada ponto representa uma larva. Cada unidade do eixo X representa uma aproximação de 10 dias em direção à estação seca e fria, variando do final de fevereiro (F3) até o segundo terço do mês de maio (MA2). Dados para o ano de 2001.

## Flutuação populacional

### Variação temporal na abundância de *Anaea ryphea*

O tamanho da população de imaturos de *A. ryphea* variou tanto sazonalmente quanto anualmente. A variação sazonal dos imaturos foi extremamente bem definida. Em todos os anos, as maiores densidades ocorrem nos meses de março-abril, coincidindo com o final da estação chuvosa, e seguidas de um declínio bastante acentuado e abrupto a partir do mês de maio. Constatou-se ainda uma gradativa redução na abundância de imaturos ao longo dos 3 anos de acompanhamento (Fig. 20).

A população de borboletas adultas também apresentou uma tendência de variação sazonal, porém não tão bem definida como nos estágios imaturos, especialmente a partir do segundo ano (Fig. 20). A densidade de adultos no primeiro ano foi aproximadamente o dobro das densidades alcançadas nos dois anos subsequentes. Apesar de ter alcançado densidades relativamente altas nos períodos chuvosos dos dois últimos anos, a população apresentou freqüentes tendências a crescimento seguidas de quedas (p.ex.: junho-julho de 2000), com picos de captura de adultos ocorrendo inclusive nos meses mais secos e frios. Essas flutuações irregulares dos adultos, com picos a cada 3-4 meses (6 meses no início), se deram de forma nem sempre sincronizada com os períodos de oviposição.

### Tabelas de vida e inferência das causas de mortalidade

Acompanhei 2810 imaturos no campo. Em todos os anos, a mortalidade foi muito acentuada sobre ovos, além de um pouco mais intensa sobre larvas nos estágios finais de

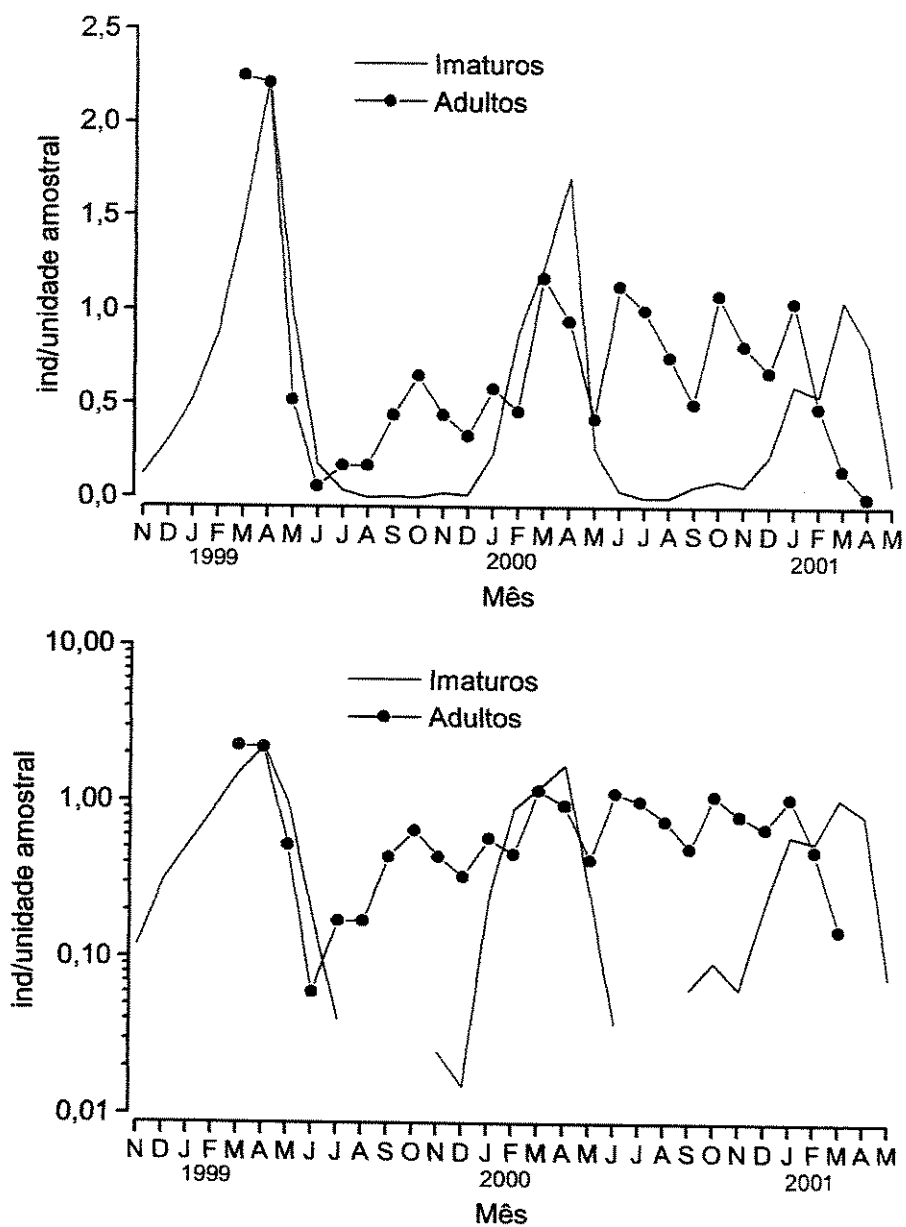


Figura 20. Flutuação na densidade de adultos (capturas mensais em armadilhas) e imaturos de *Anaea ryphea* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os valores de densidade são dados como imaturos/planta e adultos/armadilha. Escala aritmética (acima) e escala logarítmica (abaixo).

desenvolvimento (3°-4° estágio). O estágio de ovo sofreu a maior mortalidade (ca. 79% em média – para 5 dias), atribuída tanto a parasitismo quanto a predação (Tabela 8).

Durante os censos algumas vezes observei ovos no momento em que estavam sendo parasitados por vespas da família Eulophidae. A mortalidade larval foi causada por parasitismo e predação. Larvas foram parasitadas por espécies de Braconidae e Ichneumonidae. Fora do período de censo observei predação de uma larva de 2° estágio por um aranha papa-mosca (Salticidae) e de uma larva de 5° estágio por formigas do gênero *Pheidole*. Eventos de predação de ovos por formigas e de larva de estágio indeterminado por marimbondo foram também observados na área de estudo por J. Queiroz (com. pes.). Potenciais predadores de larvas grandes incluem vespas e aves (veja resultados de ataques a modelos de lagartas abaixo) e as pontes de fezes sugerem que formigas podem ser importantes nos estágios intermediários.

Apenas 6,1% dos ovos alcançaram o 5° estágio no primeiro ano, com uma redução para 3,8 e 1,9% nos dois anos seguintes. A mortalidade do 5° estágio não pode ser estimada porque as larvas nessa fase de desenvolvimento desaparecem quando abandonam a planta para empupar.

Ovos e larvas grandes foram os estágios com as maiores taxas de mortalidade total, demonstrado pelos altos valores de  $k_x$  (Tabela 8) e pela forma das curvas de sobrevivência (Fig. 21a). A forma da curva indica um misto entre os tipos II/III da classificação de Deevey (1947). A menor probabilidade de sobrevivência ( $q_x$ ) registrada para ovos e larvas grandes foi verificada usando probabilidades diárias de sobrevivência, “corrigindo-se” assim para diferenças no tempo de duração de cada estágio/estádio (valores  $P_x$  na Tabela 8 e Fig. 21b; adotei como número médio de dias em cada fase os valores descritos por Caldas [1994]).

Tabela 8. Tabelas de vida para os estágios imaturos da população de *Anaea ryphea* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, em três estações reprodutivas. Dados apresentados por estágio/estádio.

Estágio	Dias <sup>6</sup>	Fontes <sup>1</sup>	1998/99					1999/2000					2000/2001				
			$a_x$ <sup>2</sup>	$q_x$ <sup>3</sup>	$\log a_x$	$k_x$ <sup>4</sup>	$P_x$ <sup>5</sup>	$a_x$	$q_x$	$\log a_x$	$k_x$	$P_x$	$a_x$	$q_x$	$\log a_x$	$k_x$	$P_x$
Ovos	5	pa + pr	1230	0,680	3,089	0,495	0,796	1202	0,851	3,079	0,827	0,683	378	0,847	2,577	0,814	0,687
L1	6	pr	393	0,226	2,594	0,112	0,958	179	0,279	2,252	0,142	0,947	58	0,379	1,763	0,207	0,924
L2	6	pr	304	0,247	2,482	0,123	0,954	129	0,225	2,110	0,110	0,958	36	0,222	1,556	0,109	0,959
L3	7	pa + pr	229	0,362	2,359	0,195	0,938	100	0,270	2,000	0,137	0,956	28	0,357	1,447	0,192	0,039
L4	7	pa + pr + do	146	0,479	2,164	0,284	0,911	73	0,370	1,863	0,201	0,936	18	0,611	1,255	0,410	0,874
L5	(?)		76		1,880			46		1,662			7		0,845		

1 – fontes de mortalidade pa = parasitismo; pr = predação; do = doença

2 –  $a_x$  = número de indivíduos iniciando o estágio/estádio

3 –  $q_x$  = probabilidade de mortalidade em cada estágio/estádio

4 –  $k_x$  = força de mortalidade dada por  $\log N_x - \log N_{x+1}$

5 –  $P_x$  = Probabilidade diária de sobrevivência dada por  $P_x = (1 - q_x)^{(1/x)}$

6 – Duração média do estágio/estádio em dias

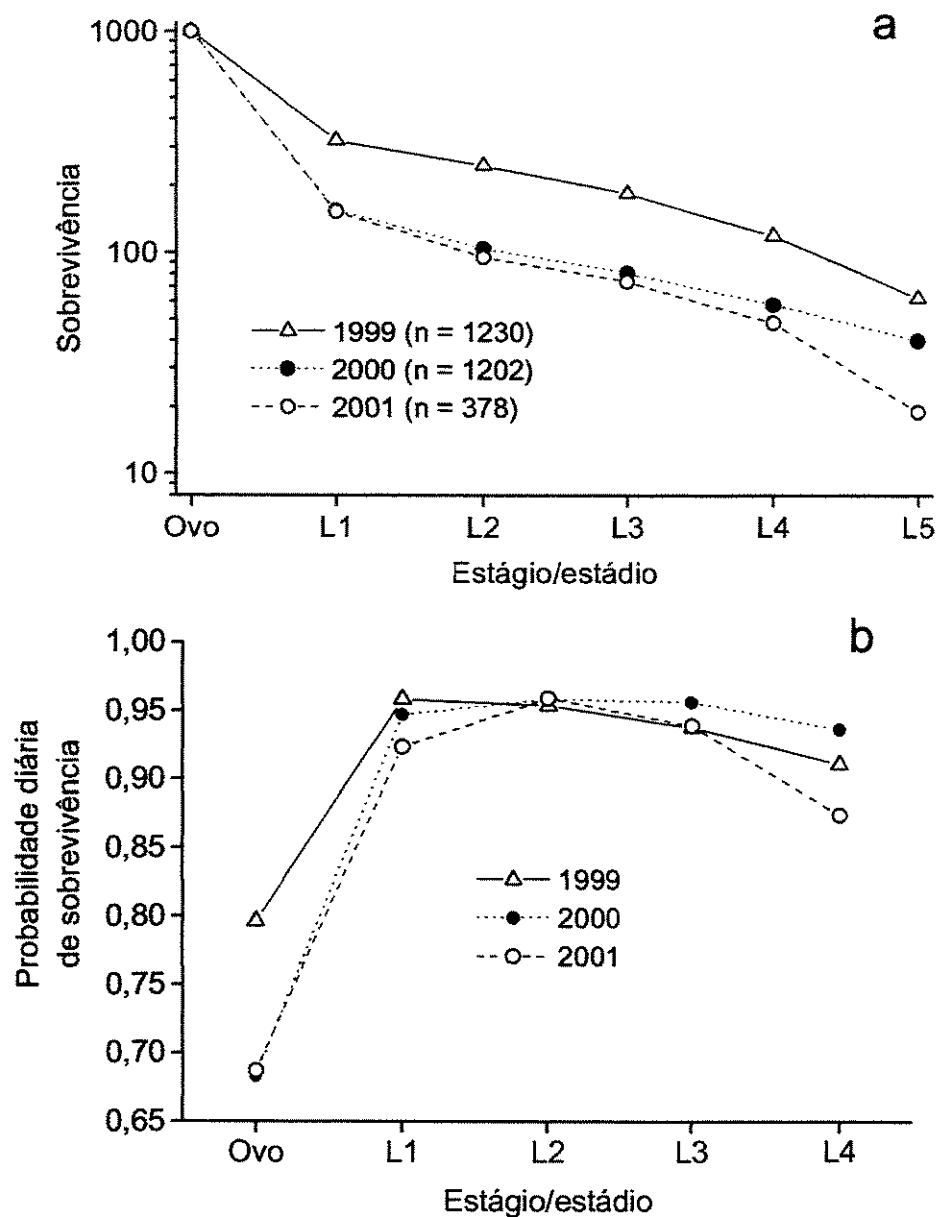


Figura 21. Curvas de sobrevivência (a) e probabilidades diárias de sobrevivência (b) para coortes de imaturos de *Anaea ryphea* acompanhadas em estações reprodutivas de três anos consecutivos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. As linhas unindo os pontos na figura b foram usadas apenas para facilitar as comparações entre estágios/estádios e entre anos.



## Variação da população na estação de crescimento

A intensidade de mortalidade causada por cada um dos fatores nas 8 diferentes coortes ao longo da estação reprodutiva foi calculada (valores  $k_x$  – Tabela 9) e seu valor médio apresentado na Tabela 10. Esses valores indicam a contribuição relativa média de cada um dos fatores de mortalidade para a mortalidade total ( $K_{total}$ ) ao longo da estação reprodutiva. Os fatores que causaram proporcionalmente as maiores mortalidades foram o parasitismo por microhimenópteros e predação de ovos, respectivamente.

A análise do fator chave das 8 coortes artificiais revelou que a mortalidade de ovos por parasitismo melhor se correlacionou com a mortalidade total (Coef.  $Reg_{K_{total}} = 0,410$ ; Fig. 22), sendo portanto esse o fator potencialmente mais importante na determinação das mudanças no tamanho da população na estação. Outros fatores que causaram mortalidade relativamente alta, como a predação de ovos e, em menor grau, predação de larvas L1 e L4, parecem ter contribuído pouco para essas variações, como indicado pelos valores inferiores dos Coef.  $Reg_{K_{total}}$  (Tabela 10, Fig. 22).

Como os dados de desenvolvimento no campo sugeriram um aumento no tempo de desenvolvimento com a aproximação da estação seca (correlacionada com a diminuição da temperatura média mensal – Fig. 19), avaliei a associação entre a intensidade de mortalidade atuando nas diferentes fases da vida dos imaturos e a época de seu desenvolvimento, representada pelas diferentes coortes. Admiti que um maior tempo de desenvolvimento aumenta o tempo de exposição às fontes de mortalidade, podendo intensificar a taxa de mortalidade. A intensidade de mortalidade sobre larvas L4 tendeu a aumentar com a proximidade da estação seca e a conseqüente redução na temperatura média mensal (que

correlaciona negativamente com o tempo de desenvolvimento larval). Essa relação foi marginalmente não significativa ( $r = -0,671$ ;  $p = 0,068$ ; Tabela 11; Fig. 23a). Para a mortalidade total (Fig. 23b) e nas demais fases de desenvolvimento essa relação não se verificou (Tabela 11).

#### Avaliando a dependência da densidade

De acordo com os testes de dependência de densidade (Tabela 10; Fig. 24), o parasitismo de ovos foi o principal fator que apresentou uma resposta positiva ao aumento na densidade, com o maior coeficiente de regressão ( $b = 0,464$ ) e um  $r^2 = 0,391$ . Entretanto, o teste de significância obtido pelo método proposto em Varley et al. (1973: p. 202) não confirmou uma relação de dependência de densidade (coeficientes de regressão entre a densidade de ovos antes e depois do parasitismo e vice-versa iguais a  $b = 1,787$  e  $b = 0,376$ , respectivamente). A predação sobre larvas L3 (Fig. 24e) também sugeriu uma ação dependente da densidade. Os demais fatores que apresentaram coeficientes de regressão “expressivos” (valores de  $b$  mais elevados) foram predação sobre ovos, larvas L1, larvas L2, além de doença sobre larvas L4, todos sugerindo uma relação de dependência inversa da densidade (Fig. 24).

Tabela 9. Tabelas de vida para os estágios imaturos da população de *Anaea ryphea* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP, agrupados em 8 coortes artificiais.

	$a_x^1$ (nov/98)	$d_x^2$	Fontes	$k_x^3$	$a_x$ (dez/98)	$d_x$	Fontes	$k_x$
OVO	38	21	predação	0,349	60	30	predação	0,301
	17	7	parasitismo	0,230	30	15	parasitismo	0,301
	10	0	doença	0,000	15	0	doença	0,000
L1	10	3	predação	0,155	15	11	predação	0,574
	7	0	parasitismo	0,000	4	0	parasitismo	0,000
	7	0	doença	0,000	4	0	doença	0,000
L2	7	0	predação	0,000	4	3	predação	0,602
	7	0	parasitismo	0,000	1	0	parasitismo	0,000
	7	0	doença	0,000	1	0	doença	0,000
L3	7	0	predação	0,000	1	0	predação	0,000
	7	0	parasitismo	0,000	1	0	parasitismo	0,000
	7	0	doença	0,000	1	0	doença	0,000
L4	7	2	predação	0,146	1	0	predação	0,000
	5	0	parasitismo	0,000	1	0	parasitismo	0,000
	5	1	doença	0,097	1	0	doença	0,000
L5	4				1			
Total		34		0,978		59		1,778

Tabela 9. continuação

	$a_x$ (fev/99)	$d_x$	Fontes	$k_x$	$a_x$ (mar/99)	$d_x$	Fontes	$k_x$
OVO	334	125	predação	0,204	216	95	predação	0,252
	209	90	parasitismo	0,245	121	83	parasitismo	0,503
	119	0	doença	0,000	38	0	doença	0,000
L1	119	24	predação	0,098	38	11	predação	0,148
	95	0	parasitismo	0,000	27	0	parasitismo	0,000
	95	0	doença	0,000	27	0	doença	0,000
L2	95	11	predação	0,053	27	13	predação	0,285
	84	2	parasitismo	0,010	14	0	parasitismo	0,000
	82	0	doença	0,000	14	0	doença	0,000
L3	82	22	predação	0,136	14	4	predação	0,146
	60	2	parasitismo	0,015	10	0	parasitismo	0,000
	58	1	doença	0,008	10	0	doença	0,000
L4	57	21	predação	0,200	10	3	predação	0,155
	36	0	parasitismo	0,000	7	0	parasitismo	0,000
	36	2	doença	0,025	7	2	doença	0,146
L5	34				5			
Total		300		0,994		211		1,635

Tabela 9. continuação

	$a_x$ (abr/99)	$d_x$	Fontes	$k_x$	$a_x$ (mar/00)	$d_x$	Fontes	$k_x$
OVO	223	101	predação	0,262	659	244	predação	0,201
	122	73	parasitismo	0,396	415	276	parasitismo	0,475
	49	0	doença	0,000	139	0	doença	0,000
L1	49	12	predação	0,122	139	40	predação	0,147
	37	1	parasitismo	0,012	99	0	parasitismo	0,000
	36	0	doença	0,000	99	0	doença	0,000
L2	36	8	predação	0,109	99	22	predação	0,109
	28	0	parasitismo	0,000	77	0	parasitismo	0,000
	28	0	doença	0,000	77	0	doença	0,000
L3	28	8	predação	0,146	77	12	predação	0,074
	20	5	parasitismo	0,125	65	9	parasitismo	0,065
	15	1	doença	0,030	56	0	doença	0,000
L4	14	4	predação	0,146	56	15	predação	0,135
	10	0	parasitismo	0,000	41	1	parasitismo	0,011
	10	2	doença	0,097	40	0	doença	0,000
L5	8				40			
Total		215		1,445		619		1,217

Tabela 9. continuação

	$a_x$ (abr/00)	$d_x$	Fontes	$k_x$	$a_x$ (mar/01)	$d_x$	Fontes	$k_x$
OVO	499	193	predação	0,212	378	205	predação	0,339
	306	269	parasitismo	0,918	173	115	parasitismo	0,475
	37	0	doença	0,000	58	0	doença	0,000
L1	37	10	predação	0,137	58	22	predação	0,207
	27	0	parasitismo	0,000	36	0	parasitismo	0,000
	27	0	doença	0,000	36	0	doença	0,000
L2	27	7	predação	0,130	36	8	predação	0,109
	20	0	parasitismo	0,000	28	0	parasitismo	0,000
	20	0	doença	0,000	28	0	doença	0,000
L3	20	4	predação	0,097	28	9	predação	0,168
	16	2	parasitismo	0,058	19	1	parasitismo	0,023
	14	0	doença	0,000	18	0	doença	0,000
L4	14	8	predação	0,368	18	11	predação	0,410
	6	0	parasitismo	0,000	7	0	parasitismo	0,000
	6	0	doença	0,000	7	0	doença	0,000
L5	6				7			
Total		493		1,920		371		1,732

1 –  $a_x$  = número de indivíduos iniciando cada estágio/estádio2 –  $d_x$  = número de indivíduos morrendo por cada fonte de mortalidade3 –  $k_x$  = força de mortalidade =  $\log N_x - \log N_{x+1}$

Tabela 10. Sumário da análise do fator chave (colunas 2 e 3) e dos testes de dependência de densidade (colunas 4, 5 e 6) na mortalidade de estágios imaturos de *A. ryphea* causada por diferentes fatores.  $b$  e  $r^2$  são coeficientes de regressão e determinação dos testes de dependência da densidade entre os valores  $k$  de cada fonte de mortalidade e o log da densidade de indivíduos iniciando cada estágio/estádio, conforme Begon et al. (1996b).

Fontes de mortalidade	Médias dos valores de $k$ <sup>1</sup>	Coef. Reg. $k_n/K_{total}$	$b$	$r^2$	$p$
Predação de ovos	0,265	0,010	-0,129	0,416	0,084
Parasitismo de ovos	0,443	0,410	0,464	0,391	0,097
Predação de larvas L1	0,199	0,179	-0,498	0,191	0,278
Parasitismo de larvas L1	0,002	0,000	-0,002	0,008	0,830
Predação de larvas L2	0,175	0,296	-0,728	0,196	0,271
Parasitismo de larvas L2	0,001	- 0,005	0,014	0,233	0,220
Predação de larvas L3	0,096	0,033	0,255	0,160	0,321
Parasitismo de larvas L3	0,036	0,009	0,136	0,102	0,443
Doença de larvas L3	0,005	- 0,005	0,009	0,009	0,824
Predação de larvas L4	0,195	0,114	0,268	0,027	0,696
Parasitismo de larvas L4	0,001	- 0,003	0,032	0,473	0,059
Doença de larvas L4	0,046	0,038	-0,281	0,155	0,334

<sup>1</sup> – Média dos valores de  $k$  das 8 coôrtes

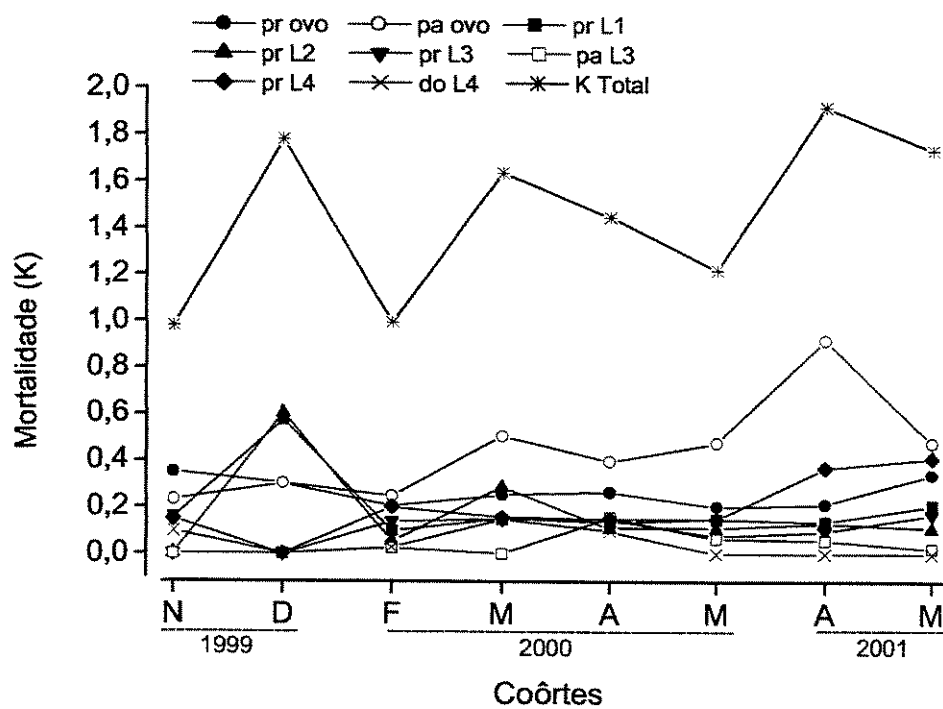


Figura 22. Variação da intensidade média de mortalidade causada por diferentes fatores detectados nas tabelas de vida e a mortalidade total para cada uma das coôrtes monitoradas ao longo das estações reprodutivas, pr = predação; pa = parasitismo; do = doença.

Tabela 11. Intensidade de mortalidade (força de mortalidade k) atuando sobre os estágios/estádios de desenvolvimento de *A. ryphea* em diferentes épocas da estação de crescimento na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. O valor de p em negrito é marginalmente significativo.

Coortes	Temperatura	Força de mortalidade (k)						
	média ° C	Ovo	L1	L2	L3	L4	L <sub>total</sub> <sup>1</sup>	K <sub>total</sub>
Nov/98	23,8	0,579	0,155	0	0	0,243	0,398	0,978
Dez/98	24,8	0,602	0,574	0,602	0	0	1,176	1,778
Fev/99	25,1	0,449	0,098	0,063	0,159	0,225	0,545	0,994
Mar/99	25,0	0,755	0,148	0,285	0,146	0,301	0,880	1,635
Abr/99	22,8	0,658	0,134	0,109	0,301	0,243	0,787	1,445
Mar/00	25,0	0,676	0,147	0,109	0,139	0,146	0,541	1,217
Abr/00	22,8	1,130	0,137	0,130	0,155	0,368	0,790	1,920
Mar/01	19,5	0,814	0,207	0,109	0,191	0,410	0,917	1,732
r <sub>temp x k</sub>		-0,458	0,104	0,286	-0,385	-0,671	-0,215	-0,406
p		0,253	0,807	0,492	0,346	<b>0,068</b>	0,609	0,319

<sup>1</sup> = Força de mortalidade para o estágio larval (k<sub>L1</sub> + k<sub>L2</sub> + k<sub>L3</sub> + k<sub>L4</sub>)

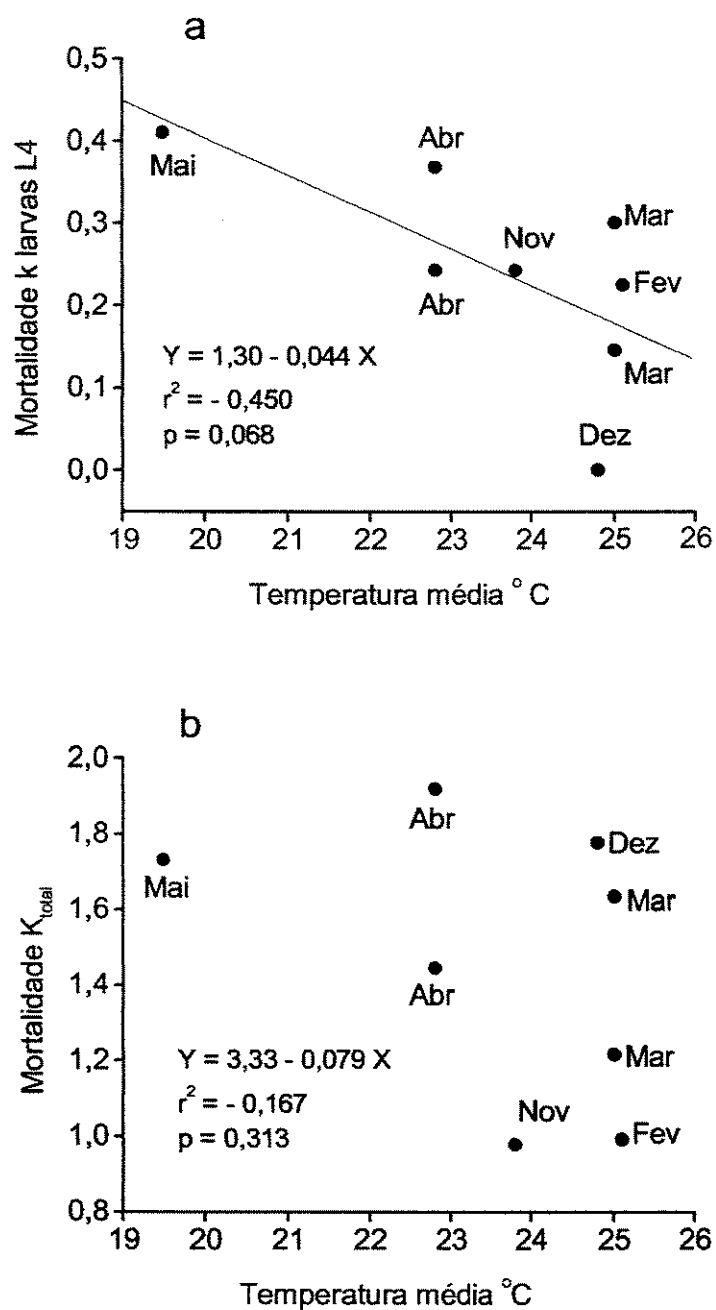


Figura 23. Relação entre a intensidade de mortalidade de larvas L4 (a) e mortalidade total (b) e variação de temperatura em função da época de desenvolvimento dos imaturos no campo.



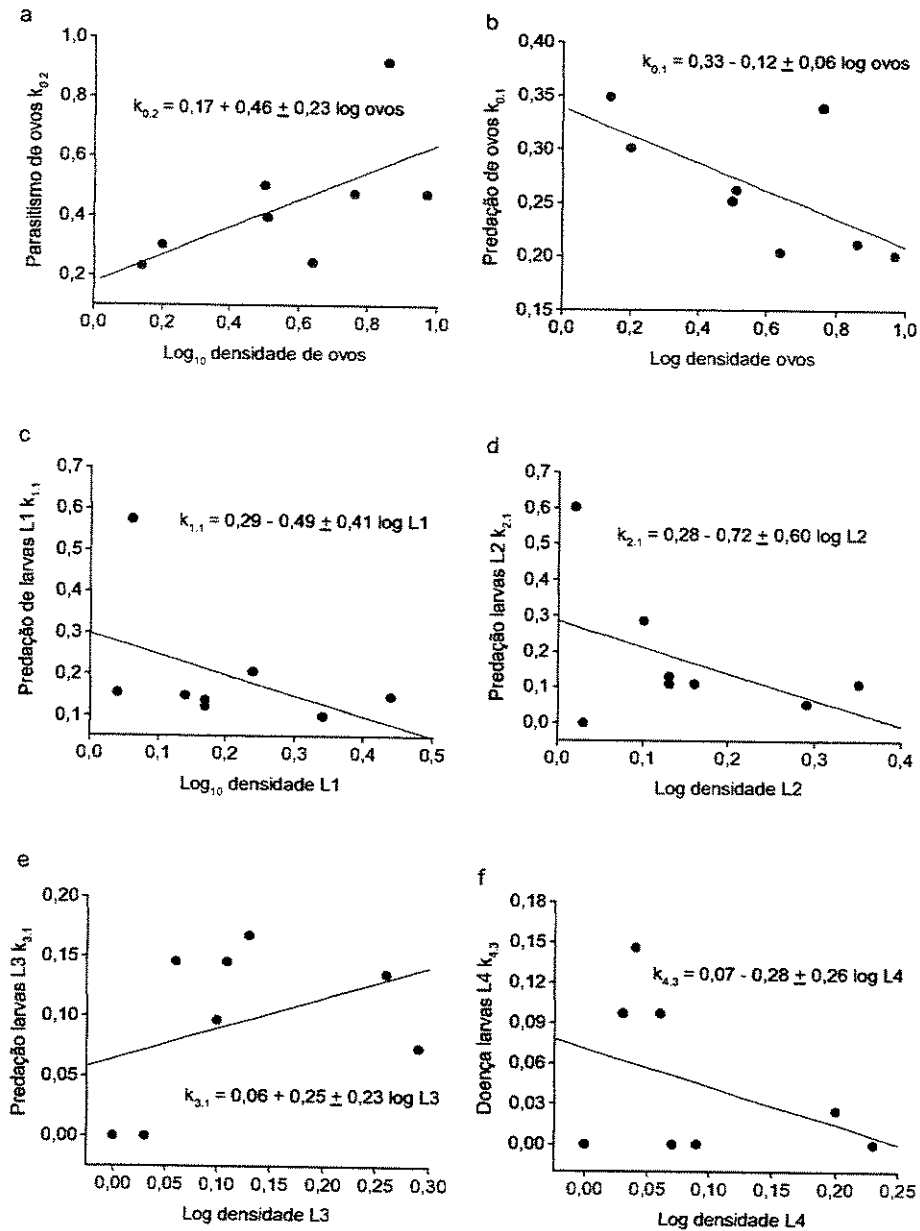


Figura 24. Avaliação da dependência da densidade na ação de diferentes fontes de mortalidade sobre imaturos de *A. ryphea* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP: a) parasitismo por microhimenoptera em ovos; b) predação em ovos; c) predação em larvas L1; d) predação em larvas L2; e) predação em larvas L3; f) doença em larvas L4. Os valores dos coeficientes de determinação ( $r^2$ ) e de p são apresentados na tabela 10.

## Quantidade e qualidade de recursos alimentares

A quantidade dos recursos alimentares para as larvas variou sazonalmente, com a folhagem de melhor qualidade nutricional (maior teor de água e nitrogênio) disponível durante a estação chuvosa. *Croton priscus* apresentou mais folhas por planta que *C. floribundus* nas duas estações, e em ambas as espécies hospedeiras o número total de folhas e a proporção de folhas jovens foram maiores na estação chuvosa (Fig. 25).

O teor de água e nitrogênio nas folhas das duas plantas hospedeiras foi maior na estação chuvosa e, comparando-se as duas espécies, maior em *C. priscus* (Tabelas 12, 13a,b). Considerados conjuntamente, os resultados indicam uma melhor qualidade de *C. priscus* em relação a *C. floribundus* e uma superioridade nutricional da folhagem de ambas as espécies durante a estação chuvosa.

## Variação sazonal na taxa de predação: inferências com modelos artificiais

Os índices de atividade de predação sobre larvas obtidos através das taxas de ataques a modelos de larvas de massa de modelar revelaram uma maior taxa de ataques na estação seca e taxas semelhantes entre as espécies de plantas hospedeiras. A figura 26 apresenta o número de modelos atacados e não atacados de acordo com a estação do ano e a planta hospedeira. Dos 946 modelos expostos ao ataque, 272 (28,7%) foram atacados. Desse total, 171 (62,9%) foram atacados na estação seca, contra 101 (37,1%) na estação chuvosa ( $\chi^2 = 26,5$ ; gl = 1; p = 0,001). Esse aumento (> 50%) resultou do aumento nos ataques em ambas as espécies hospedeiras, sendo porém maior em *C. priscus* (Fig. 26). Considerando-se as duas estações, a

intensidade de ataques não diferiu entre as duas espécies de *Croton* ( $\chi^2 = 0,015$ ; gl = 1; p = 0,90). Um total de 136 larvas artificiais foi atacado em cada uma das plantas, equivalendo a 28,5 e 28,9% do número de modelos expostos em *C. floribundus* e *C. priscus*, respectivamente.

### Evidências de diapausa reprodutiva em *A. ryphea*

Das 45 fêmeas de *A. ryphea* dissecadas, 17 foram coletadas na estação seca e 28 na estação chuvosa. Apenas 7 das 17 fêmeas (31%) obtidas na estação seca apresentaram espermátóforos. Na estação chuvosa, 100% das 28 fêmeas encontravam-se fecundadas (Fig. 27). Ao contrário do verificado para a estação seca, na estação chuvosa o número de espermátóforos não se distribuiu de forma aleatória entre as fêmeas amostradas (ajuste à distribuição de Poisson:  $\chi^2_{\text{est. seca}} = 0,29$ ; gl = 1;  $0,50 < p < 0,75$ ;  $\chi^2_{\text{est. chuvosa}} = 11,92$ ; g.l. = 2; p < 0,01), possivelmente em razão do aumento na atividade reprodutiva. O número médio de espermátóforos por fêmea foi maior na estação chuvosa ( $1,39 \pm 0,685$ ; máximo = 3) do que na estação seca ( $0,47 \pm 0,624$ ; máximo = 2 – Mann-Whitney U = 82,50; p = 0,0003). O número de oócitos maduros por fêmea também foi maior na estação chuvosa ( $39,7 \pm 27,89$  vs.  $13,0 \pm 17,60$ ; t = 3,53; p = 0,001). Por sua vez, o nível de gordura nas fêmeas foi maior na estação seca (Mediana = 3 vs. Mediana = 1; Mann-Whitney U = 106,5; p = 0,002), sugerindo que estas estavam guardando reservas que poderiam ser usadas na produção de ovos com o retorno das condições favoráveis. As “fêmeas de inverno” acasaladas (com espermátóforo – n = 7) apresentaram maior quantidade de oócitos maduros/ovos e menor nível de gordura (Mann-Whitney U = 0,00; p = 0,0006) quando comparadas às fêmeas não acasaladas (n = 10), não

diferindo entretanto quanto à classe etária (Mann-Whitney  $U = 23,00$ ;  $p = 0,24$ ). O grau de desgaste alar das fêmeas também não diferiu entre as estações (Mann-Whitney  $U = 302,5$ ;  $p = 0,09$ ).

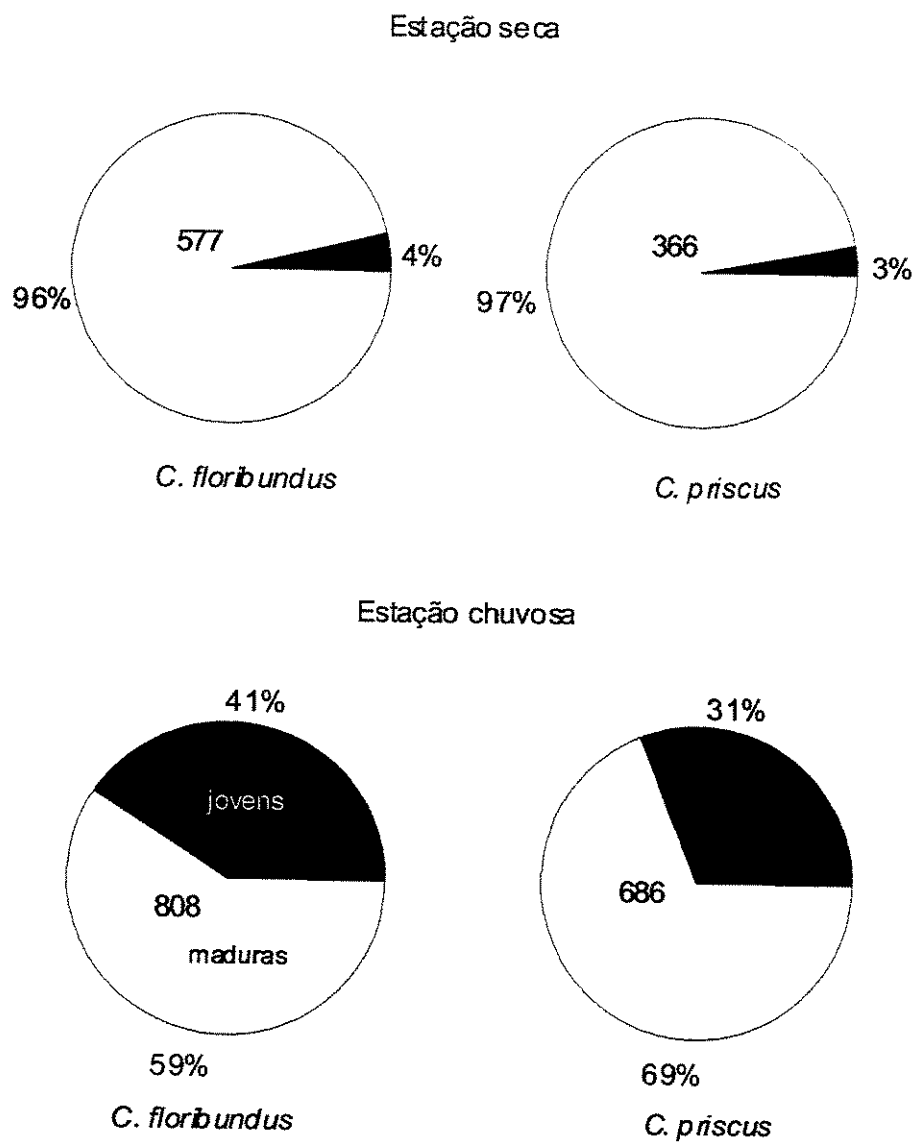


Figura 25. Porcentagem de folhas maduras e jovens em populações de *Croton floribundus* e *C. priscus* na estação seca e chuvosa na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Os números no interior dos círculos indicam o número total de folhas.

Tabela 12. Variação sazonal na qualidade nutricional de folhas maduras de *Croton floribundus* e *C. priscus* amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Valores são apresentados como média  $\pm$  desvio-padrão (n = 30 amostras em todas as comparações).

	<i>Croton floribundus</i>		<i>Croton priscus</i>	
	estação seca	estação chuvosa	estação seca	estação chuvosa
Água (%)	66,1 $\pm$ 4,50	73,2 $\pm$ 3,91	73,9 $\pm$ 3,59	80,1 $\pm$ 2,19
Nitrogênio (mg/g peso seco)	3,0 $\pm$ 0,29	3,2 $\pm$ 0,40	3,8 $\pm$ 0,39	4,1 $\pm$ 0,45

Tabela 13a. ANOVA do teor de água nas folhas de *Croton* spp. em função da estação e da espécie utilizada pelas larvas da borboleta *Anaea ryphea*.

Fonte de Variação	SQ	GL	QMo	F	p
Estação	568,902	1	568,902	103,945	0,001
Planta	685,552	1	685,552	125,258	0,001
Espécie X Planta	0,408	1	0,408	0,075	0,785
Erro	634,881	116	5,473		

Tabela 13b. ANOVA do teor de nitrogênio nas folhas de *Croton* spp. em função da estação e da espécie utilizada pelas larvas da borboleta *Anaea ryphea*.

Fonte de Variação	SQ	GL	QM	F	p
Estação	3,941	1	3,941	10,882	0,001
Planta	50,212	1	50,212	138,651	0,001
Espécie X Planta	0,087	1	0,087	0,241	0,624
Erro	42,009	116	0,362		

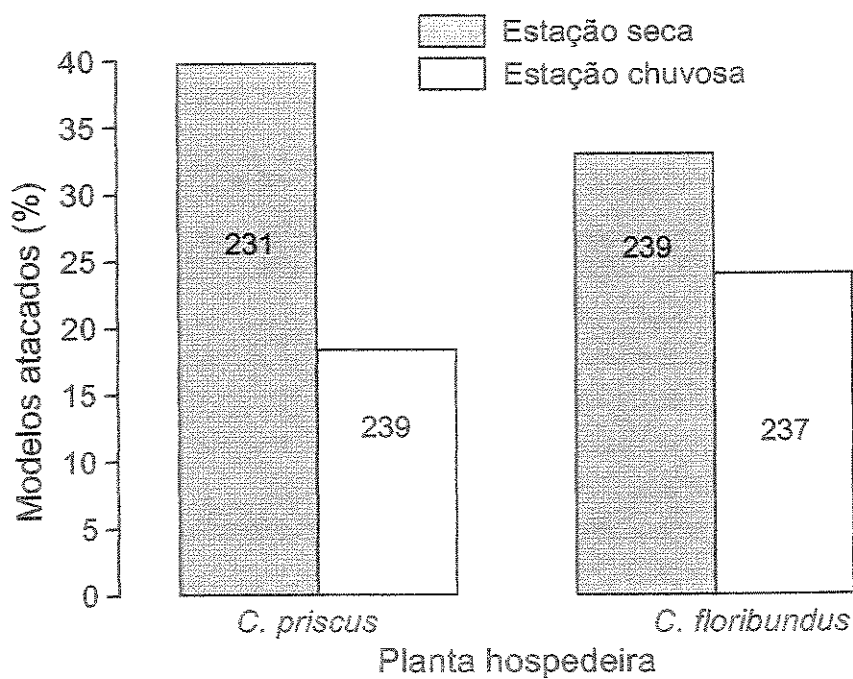


Figura 26. Taxa de ataques de predadores em modelos artificiais de larvas de lepidoptera sobre plantas de *Croton floribundus* e *C. priscus* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Números no interior das barras indicam o número de modelos em cada tratamento.



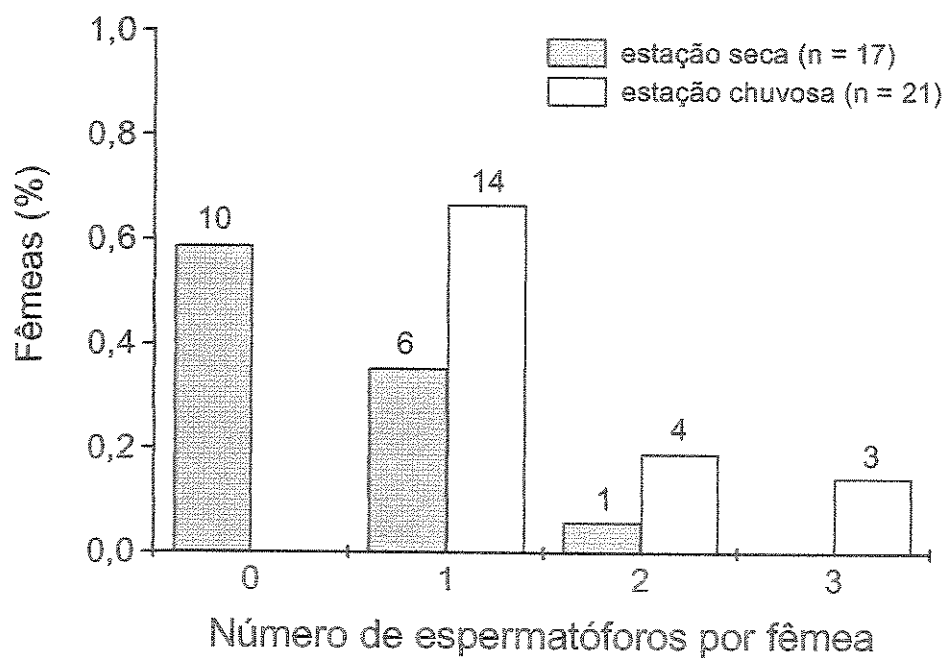


Figura 27. Proporção de fêmeas de *A. ryphea* com diferentes quantidades de espermatóforos de acordo com a época do ano. Os valores sobre as barras indicam o número de fêmeas em cada categoria.

## Discussão

### A estrutura populacional

Os resultados das armadilhas indicam que, durante a maior parte do ano, os adultos de *A. rypheia* usaram predominantemente os ambientes mais abertos, a trilha central, seguida da borda da mata. Isso pode estar associado à maior insolação nesses dois ambientes, favorecendo a termoregulação e escape de predadores. Pode ainda relacionar-se à maior abundância das plantas hospedeiras jovens, mais utilizadas pelas fêmeas (obs. pes.). Tanto em espécies de borboletas de regiões temperadas quanto tropicais, a estrutura espacial das populações tende a ser determinada predominantemente pela distribuição de recursos, em particular as plantas hospedeiras dos imaturos (Ehrlich e Gilbert, 1973; Ehrlich, 1984). Com a chegada da estação seca, paralelamente à diminuição do número de indivíduos capturados e à redução na atividade reprodutiva das fêmeas (oviposição), houve uma tendência ao aumento na proporção de indivíduos no interior da mata. Possivelmente isto se dá em razão desses locais se manterem mais úmidos nesta época seca, apesar das menores temperaturas. O agrupamento de indivíduos em bolsões mais úmidos da mata durante épocas mais secas foi relatado para Ithomiinae (Vasconcellos-Neto, 1980) e Satyrinae (Braby, 1995).

A razão sexual dentro das armadilhas apresentou-se consistentemente desviada em favor dos machos, independentemente do habitat e da época. Desvios em favor de machos são freqüentemente observados no campo em lepidópteros (Tabashnik, 1980; Frey e Leong, 1993; Nylin et al., 1995; Carvalho et al., 1998; Underwood e Shapiro, 1999; Freitas e Ramos, 2001) e outros grupos de insetos (Stoks 2001a, b). Possíveis explicações para tais desvios incluem: 1) mortalidade diferencial nas fases imaturas e de adulto; 2) diferenças na

susceptibilidade aos métodos de captura (Brussard e Ehrlich, 1970); 3) migração diferencial de fêmeas (Bernstein, 1980); 4) existência de um viés na razão sexual durante a eclosão e 5) nascimento assincronizado de machos e fêmeas, resultando em distorções temporárias ou permanentes, dado probabilidades de sobrevivência dependentes do tempo. A diferença na susceptibilidade aos métodos de captura pode ser causada por variações no grau de atratibilidade das armadilhas ou a diferenças no padrão de distribuição espacial. Apesar da ausência de dados que permitam discriminar entre as diferentes hipóteses, a possibilidade de um viés na razão sexual durante a eclosão pode ser descartada, já que a razão sexual para larvas criadas em laboratório não diferiu de 1:1 (capítulo 3) e a natureza contínua da amostragem exclui também um possível efeito de nascimentos não sincronizados. A hipótese da migração diferencial é dependente da existência de locais receptores das fêmeas migrantes, que apresentem um excesso de fêmeas. Tais locais são desconhecidos.

A estrutura etária da população variou temporalmente. De um modo geral, indivíduos novos e de idade intermediária foram mais freqüentes. A maior proporção de indivíduos da categoria intermediária pode também ter sido influenciada pela forma de categorização empregada. Indivíduos novos foram freqüentes ao longo de todo o ano, incluindo nos períodos mais secos, abrindo a possibilidade de um recrutamento contínuo de indivíduos na população. Entretanto, a redução na atividade reprodutiva das fêmeas no inverno (ver discussão abaixo) deve ter reduzido substancialmente o aparecimento de recém nascidos na população. Por outro lado, pode ser que algumas pupas de outono tenham seu tempo de desenvolvimento prolongado “indefinidamente”, através de diapausa. Ou ainda, indivíduos podem reduzir suas atividades durante o inverno, resultando numa menor taxa de desgaste e portanto num acúmulo de indivíduos “novos”, sem haver muitos nascimentos.

A baixa taxa de recapturas não permitiu a aplicação de métodos formais para estimativa de tamanho populacional (ver Krebs, 1999). A área da Reserva amostrada foi relativamente pequena e machos podem ter se dispersado para outros pontos da mata. Se admitirmos o tempo médio de permanência como refletindo também a longevidade dos indivíduos, essa espécie apresenta um tempo de vida relativamente curto, comparada a Ithomiinae e Heliconiinae, que podem alcançar 6 meses ou mais de vida (Benson, 1972; Brown e Vasconcellos-Neto, 1976). Não há informações disponíveis sobre longevidade para outras espécies de Charaxinae. Setenta e quatro por cento dos indivíduos foram recapturados na mesma armadilha ou em armadilhas vizinhas, o que, em princípio, poderia indicar que os indivíduos de *A. ryphea* tem uma área de vida relativamente pequena, se movimentando curtas distâncias ao longo da vida. Entretanto, como somente 3% dos indivíduos capturados foram recapturados, é mais provável que apenas uma pequena parcela da população seja residente. Talvez a banana fermentada tenha algum grau de toxicidade, ou após a alimentação o inseto fique saciado, tendo sua tendência para retornar à armadilha limitada por um certo tempo. Por outro lado, como este estudo não foi delineado para avaliar o padrão de movimentação da espécie, seria interessante uma amostragem com armadilhas distribuídas na forma de um gradeado, de forma a garantir uma igual probabilidade de captura dos indivíduos se deslocando diferentes distâncias e direções.

### Flutuação populacional

A população de imaturos de *A. ryphea* apresentou uma marcada variação sazonal em abundância, bastante diferente da população de adultos. O número de imaturos aumentou

paralelamente com a quantidade de chuvas na estação úmida. Durante esse período, com a intensificação na produção de folhas novas e a melhoria de sua qualidade nutricional (Tabela 12; Fig. 25), há um aumento na disponibilidade de recurso alimentares. A chegada das chuvas também coincide com o aumento da temperatura. Larvas produzidas nessa época se desenvolvem mais rápido, possivelmente por se encontrarem num ambiente simultaneamente mais quente e com maior disponibilidade de alimento de melhor qualidade (Fig. 19; Fig. 25). Assim parece haver um encurtamento do tempo de geração e um aumento gradativo na densidade de adultos na população, que combinados a um maior período do dia oferecendo condições favoráveis à oviposição, devem resultar num maior recrutamento de imaturos.

Um efeito negativo das chuvas sobre os imaturos de lepidópteros é sua remoção das folhas (p. ex.: Blau, 1980; Courtney e Duggan, 1983), inclusive larvas da borboleta *A. ryphea* na área de estudo (Caldas, 1995a). Entretanto, não registrei aumentos na perda de imaturos de *A. ryphea* mesmo durante chuvas relativamente fortes.

O aumento na densidade de imaturos durante a estação chuvosa pode também favorecer as taxas de encontro e ataque de ovos e larvas por parasitóides e predadores, assim como contribuir ao aumento em número de inimigos naturais e facilitar a disseminação de patógenos, com possíveis efeitos dependentes da densidade. Além disso, a diminuição na produção de folhas novas associada à redução na quantidade de chuvas com a aproximação da estação seca pode reduzir a qualidade e quantidade do alimento oferecido pelas plantas hospedeiras (e.g.: redução do teor de água e nitrogênio foliar – Tabela 12; Fig. 25), aumentando o tempo de desenvolvimento dos imaturos e sua exposição às fontes de mortalidade. Neste estudo verificou-se uma tendência de aumento na taxa de mortalidade de larvas de 4º estágio com a proximidade da estação seca (Tabela 11; Fig. 23a). Condições desfavoráveis para o desenvolvimento podem levar à evolução da redução ou mesmo

suspensão da atividade reprodutiva em ambientes sazonais (Jones e Rienks, 1987; Braby, 1995). A piora em condições para imaturos pode estar favorecendo diapausa reprodutiva em *A. ryphea*, evitando a produção de ovos com poucas chances de gerar adultos.

Wolda (1978a, b) mostrou uma boa correlação entre a abundância de insetos e a sazonalidade nas chuvas e recursos alimentares, mas posteriormente Wolda (1988) sugeriu que a chuva em si pode ter pouca importância. Imaturos e adultos de *Anaea morvus* e *Zaretis itys* na Costa Rica são abundantes na estação chuvosa e raros ou ausentes na estação seca. Young (1981) constatou um baixo nível de parasitismo e sugeriu que a redução no inverno resultou da diminuição na quantidade e qualidade de alimento. No sudeste do Brasil a borboleta *Hypothyris ninonia daeta* (Nymphalidae: Ithomiinae) apresenta forte pico de abundância de imaturos no final da estação chuvosa (Costa, 1991). A oferta e qualidade da planta hospedeira foram propostas por Costa (1991) como causas importantes dessa variação sazonal.

#### Padrão de mortalidade, fontes de mortalidade e fator chave

Com relação ao padrão de mortalidade, poucas tabelas de vida são disponíveis para populações naturais de borboletas nos trópicos (e.g. Costa, 1991; Caldas, 1995ab, 1996), especialmente considerando-se que, em alguns casos (p.ex.: estudos citados em Cornell e Hawkins, 1995; Cornell et al., 1998), os dados atribuídos a climas tropicais e subtropicais são, de fato, de áreas costeiras de latitudes temperadas sem fortes efeitos de geada. O padrão geral encontrado neste trabalho é alta mortalidade de ovos e de larvas em estádios iniciais e finais, e maior sobrevivência de larvas de estádios intermediários. Caldas (1995a, 1996), num

estudo realizado no mesmo local, mostrou que larvas de 1º estágio sofreram maior mortalidade devido, principalmente, à predação e fortes chuvas. Porém, ela não quantificou a mortalidade do estágio de ovo. Por outro lado, o padrão de mortalidade descrito para os imaturos de *H. ninonia* por Costa (1991) foi similar ao encontrado aqui para *A. ryphea*, com maior mortalidade de ovos e estádios finais.

Existem tabelas de vida para várias espécies de pierídeos de regiões temperadas (p.ex.: Courtney e Duggan, 1983; Cappuccino e Kareiva, 1985; revisão em Courtney, 1986). Em *Anthocharis cardamines* na Inglaterra, a mortalidade de ovos foi relativamente baixa, porém alta em larvas em estádios iniciais (Courtney e Duggan, 1983). Além disso, o parasitismo de ovos foi extremamente baixo, ao contrário da situação encontrada para *A. ryphea*. Para *Pieris virginiensis*, uma espécie rara, a sobrevivência larval foi similar àquela relatada para outros pierídeos mais abundantes (Courtney, 1986). Outros estudos com resultados semelhantes incluem Courtney (1981) e Hayes (1981) também com pierídeos e Blau (1980) e Rausher (1980) com papilionídeos. Watanabe (1981) e Feeny et al. (1985) encontraram taxas de mortalidade mais constantes de ovo aos últimos estádios para espécies de papilionídeos, caracterizando curvas de sobrevivência do Tipo II. Outro aspecto a ser considerado é que a mortalidade por unidade de tempo é muito menor em espécies de regiões temperadas devido aos ciclos de vida mais longos.

Dependendo da espécie, a mortalidade tem causas diferentes dependendo do estágio/estágio (revisão em Dempster, 1984). As fontes de mortalidade observadas/inferidas nesse estudo já foram registradas em outros estudos com lepidópteros. Parasitismo e predação de ovos por formigas (Baker, 1970; Watanabe, 1981; Caldas, 1995a, 1996; Ohsaki e Sato, 1994, 1999) e predação de larvas por formigas, vespas e aves (Pollard, 1979; Courtney, 1981; Hayes, 1981; Watanabe, 1981; Courtney e Duggan, 1983; Caldas, 1995a), além de

parasitismo (Ohsaki e Sato, 1994, 1999) e doença (Harcourt, 1966). Por sua vez, causas como mortalidade por chuva (Blau, 1980) ou dificuldades no estabelecimento devido a fatores físicos ou químicos da planta hospedeira (Courtney e Duggan, 1983) não foram observadas.

Cornell e Hawkins (1995), em sua revisão de 530 tabelas de vida publicadas para imaturos de insetos fitófagos, constataram que ataques por inimigos naturais foram as causas de mortalidade mais frequentemente citadas (48%). Numa análise mais quantitativa de 83 tabelas de vida incluindo 79 espécies de insetos fitófagos, o parasitismo apareceu como a causa mais importante de mortalidade para todos os estágios de desenvolvimento, mais foi particularmente importante para os estádios/estádios finais (Cornell et al., 1997). Esses autores eliminaram estudos inferindo predação a partir do desaparecimento de imaturos, introduzindo assim um grande viés favorecendo parasitismo e patógenos como fontes de mortalidade. Algumas tendências corroboradas no sistema *Anaea x Croton* foram: 1) pouca importância de patógenos como fontes de mortalidade sobre fitófagos quando comparados a parasitóides e predadores; 2) dentre as categorias de inimigos naturais, predadores são os agentes de mortalidade dominantes sobre as fases pós-ovo em “regiões tropicais” (i.e.: regiões temperadas com reduzida influência de geada); 3) a elevada mortalidade de ovos nos “trópicos” se dá devido ao alto impacto semelhante de parasitóides e predadores. Para *A. ryphea* na RSG, considerando-se todos os estágios/estádios investigados, os inimigos naturais emergiram como os principais fatores de mortalidade, com um impacto expressivo dos parasitóides no estágio de ovo e dos predadores em todas as fases.

A ausência de dados de mortalidade para larvas de 5º estágio, pupas e adultos limita uma análise completa e a detecção do fator responsável pelas variações populacionais interanuais. Entretanto, a abordagem alternativa adotada, com a formação de coortes “artificiais” ou “sintéticas” permitiu a análise do fator chave influenciando as variações no



tamanho populacional na estação reprodutiva. A mortalidade de ovos por parasitismo foi o fator que melhor se correlacionou com a mortalidade total, sendo esse o fator mais importante na determinação das mudanças no tamanho da população na estação. Em outros estudos com lepidópteros, nos quais várias gerações foram monitoradas, diferentes fatores atuaram como fator chave, tais como parasitismo em ovos (Nakasuji, 1982), predação sobre larvas e pupas (Pollard, 1979), patógenos (Harcourt, 1966), escassez de alimento (Dempster, 1982), redução de fecundidade (Hirose et al., 1980) e dispersão de adultos (Dempster, 1982). A revisão de Nakasuji (1982) concluiu que o parasitismo era pouco importante como fator chave para insetos fitófagos não introduzidos, e numa revisão de 48 tabelas de vida publicadas com insetos fitófagos, Stiling (1988) conclui que os fontes de mortalidade atuando como fatores chave são bastante diversificadas, não havendo nenhuma tendência de algum fator ser especialmente mais importante. Portanto, o papel do parasitismo de ovos como fator chave encontrado nesse estudo parece não se enquadrar a nenhum padrão geral para lepidópteros ou mesmo para insetos fitófagos, sendo apenas mais uma dentre as diversas causas possíveis responsáveis por flutuações populacionais nesse grupo de organismos. A ausência de um padrão geral, por sua vez, pode ser resultado do número ainda pequeno de estudos, especialmente em se tratando de espécies tropicais.

### Regulação populacional

Os testes de dependência de densidade revelaram uma tendência ao aumento no parasitismo de ovos com o aumento da densidade. Caldas (1996) mostrou que a taxa de parasitismo por microhimenópteros em larvas de *A. ryphea* de 4º estágio tendeu a aumentar

com o aumento da densidade larval. Dempster (1983) revisou 24 tabelas de vida de lepidópteros, constatando que em oito delas não foi encontrado nenhum fator atuando de forma dependente da densidade. Dos 16 estudos restantes em que algum tipo de regulação foi detectado, 13 envolviam fatores relacionados à competição por recursos, como escassez de alimento, dispersão, canibalismo e redução da fecundidade. Entretanto, Strong et al. (1984a) reanalisaram os dados, concluindo que em mais da metade dos casos os inimigos naturais foram responsáveis pela regulação das populações. Stiling (1988) analisou informações para 58 espécies de insetos e, para a parcela de estudos em que foi detectada regulação, também não encontrou nenhum fator que se destacasse como um fator regulador especialmente importante ou freqüente. No entanto, nos caso em que foi detectada, houve uma tendência à regulação populacional ser causada mais frequentemente por fatores relacionados às plantas hospedeiras do que por inimigos naturais. Stiling (1988) chamou atenção para o fato da regulação não ter sido detectada em mais de 45% dos estudos, sugerindo um grande contingente de populações não reguladas. Essa conclusão foi contestada por Hassell et al. (1989) e considerada um artefato resultante do curto tempo de duração (insuficiência amostral) de parte dos estudos, uma vez que existia uma forte correlação entre a probabilidade de detecção de regulação e o número de gerações investigadas no estudo. Estudos posteriores (Woiwod e Hanski, 1992; Holyoak, 1993), através de análises de séries temporais de abundância para um grande número de espécies, tendem a sustentar as conclusões de Hassell et al. (1989).

Sinclair (1989) também analisou estudos com tabelas de vida construídas para diferentes grupos de organismos, incluindo 51 populações de insetos, e concluiu que diferentes espécies são reguladas por diferentes fatores, tais como parasitismo e doença, predação e escassez de alimentos. Dentre os poucos padrões encontrados, sugeriu que

espécies r-selecionadas, com altas taxas reprodutivas como os insetos, apresentam predominantemente mortalidade dependente da densidade associada aos estágios/estádios iniciais de desenvolvimento, como ovos e larvas. Isto não é surpreendente, considerando-se a reduzida mobilidade dessas fases (escape ineficiente) e sua grande demanda para alimento de alta qualidade. Os resultados obtidos para *A. ryphea* corroboram essa tendência. O papel do parasitismo de ovos como agente regulador no sistema *A. ryphea* x *Croton* sp. parece se enquadrar parcialmente num padrão geral, representado pela fase de desenvolvimento sob regulação, mas não necessariamente pelo agente regulador. Assim como no caso do fator chave, o parasitismo também não é um fator especialmente freqüente na regulação de populações e sim somente um dentre os diversos fatores reguladores atuando sobre populações de insetos fitófagos em diferentes sistemas.

### Considerações metodológicas

Ehrlich (1984) discutiu alguns dos problemas relacionados aos estudos populacionais com borboletas. Além de enfatizar a necessidade de um grande esforço amostral para obtenção de estimativas confiáveis de tamanho populacional por métodos de marcação-liberação-recaptura, ressaltou a importância em se ter cuidado na delimitação das unidades demográficas no campo. Erros na correta determinação das unidades demográficas podem resultar em descrições errôneas dos padrões de flutuação e suas causas. Por exemplo, respostas diferentes em diferentes unidades demográficas podem não ser detectadas caso diferentes unidades demográficas sejam tratadas com uma única população, devido a efeitos compensatórios mútuos de unidades variando em sentidos opostos.

Nesse estudo, apesar da amostragem não ter sido pequena, a distribuição do esforço de captura ao longo do tempo (4 amostragens/mês a intervalos de ca. 7 dias) não se mostrou adequada para a obtenção das recapturas necessárias para estimativas confiáveis do tamanho populacional. Entretanto, outros fatores também podem ter influenciado a baixa intensidade de recapturas, como a curta longevidade dos adultos (quando comparadas a espécies de *Heliconiinae* e *Ithomiinae*), uma possível alta intensidade de movimentação, evitação das armadilhas ou migração induzida pelas capturas. A adoção de uma estratégia diferente de distribuição do esforço amostral, com uma amostragem empregando o maior número possível de armadilhas num curto intervalo de tempo (2-4 dias no mês), distribuídas num gradeado (para melhor avaliar a dispersão e eventual emigração como fator de perda) talvez aumente a taxa de recapturas, ajudando a separar esses efeitos e podendo resultar em estimativas de tamanho populacional confiáveis, ainda que pontuais.

Quanto a questão das unidades demográficas, considerando-se a natureza contínua do fragmento de mata estudado e o seu relativo isolamento de outras manchas, admiti que todos os indivíduos capturados pertenciam a uma mesma unidade demográfica. Informações futuras mais detalhadas sobre os padrões de movimentação/migração podem ajudar a avaliar o grau de confiabilidade dessa suposição. No momento, dado o comportamento críptico da espécie, seu vôo rápido e tendência a dispersar usando os estratos superiores, e a natureza tridimensional do ambiente florestal, não há como obter evidências que favoreçam o contrário.

**Uso de plantas hospedeiras e desempenho larval na borboleta *Anaea ryphea*****(Cramer) (Nymphalidae: Charaxinae)**

A escolha e utilização de plantas hospedeiras por insetos fitófagos é influenciada por diversos fatores, tanto no tempo ecológico quanto no tempo evolutivo (Bernays e Chapman, 1994). O estudo da relação entre a preferência das fêmeas por uma espécie de planta para oviposição e o crescimento, sobrevivência e reprodução de sua prole (seu desempenho) é importante para o entendimento dos fatores e processos envolvidos na evolução das interações inseto-planta (Thompson, 1988a). Especialmente no caso de insetos holometábolos como os lepidópteros, em que as larvas apresentam pouca mobilidade, passando a maior parte ou toda vida numa mesma planta hospedeira, o desempenho dos imaturos é fortemente influenciado pela escolha de plantas adequadas e distribuição dos ovos pela fêmeas adultas (Singer, 1986; Thompson, 1988a,b; Thompson e Pellmyr, 1991).

Do ponto de vista evolutivo, espera-se que os insetos fitófagos utilizem preferencialmente as plantas hospedeiras que maximizem seu sucesso reprodutivo. Estudos avaliando a relação entre preferência para oviposição e desempenho em insetos fitófagos freqüentemente têm mostrado um ajuste positivo, com as fêmeas utilizando preferencialmente as plantas onde a prole apresenta um melhor desempenho (p. ex.: Singer, 1972, 1983; Rausher, 1982; Leather, 1985; Nylin, 1988; Singer et al., 1988; Roininen e Tahvanainen, 1989; Nylin e Janz, 1993; Janz et al., 1994; Barros e Zucoloto, 1999). Por outro lado, há casos em que as plantas mais utilizadas são aquelas nas quais a prole tem seu desempenho reduzido (p. ex.: Chew, 1977; Courtney, 1981; Wiklund, 1981; Williams, 1983; Penz e

Araújo, 1991; Valladares e Lawton, 1991; Berdegué et al., 1998; Leyva et al., 2000; Mayhew, 2001).

O grau de ajuste entre a preferência das fêmeas e o desempenho de seus imaturos pode depender de fatores da planta hospedeira, tais como quantidade e qualidade das suas defesas físicas e químicas, qualidade nutricional e fenologia, abundância, sazonalidade e tempo de existência da associação (Chew, 1977; Courtney, 1981; Williams, 1983; Nylin, 1988; Nylin e Janz, 1993; Janz et al., 1994), além de interações com outros herbívoros e inimigos naturais (Price et al., 1980; Atsatt, 1981; Valladares e Lawton, 1991; Ohsaki e Sato, 1994, 1999).

Conforme discutido por Thompson (1988a) e Thompson e Pellmyr (1991), quando a planta hospedeira preferida é pouco abundante, as borboletas poderão ovipositar proporcionalmente mais nas plantas hospedeiras inferiores, porém mais freqüentes (p. ex.: Williams, 1983). A utilização de uma planta que resulta em pior desempenho pode também ser consequência da “identificação errônea” de uma espécie recém-introduzida como planta adequada, em razão o curto tempo da associação (Chew, 1977).

Alternativamente, o uso de uma espécie nutricionalmente inferior pode estar sendo compensado pela redução no risco de mortalidade por predadores, parasitóides ou patógenos. A hipótese do Espaço Livre de Inimigos Naturais (ELIN) prevê que herbívoros podem preferir espécies hospedeiras nutricionalmente inferiores, mas nas quais tenham maior proteção contra predadores, parasitóides e patógenos (p. ex.: Fox e Einsbach, 1992). Já em 1978, Smiley sugeriu que fatores ecológicos, como o risco de mortalidade associado aos inimigos naturais, poderiam superar aspectos químicos e nutricionais das plantas hospedeiras na evolução de preferência para oviposição pelas borboletas do gênero *Heliconius*. Bernays e Graham (1988) também enfatizam o potencial de inimigos naturais generalistas como agentes na evolução e manutenção da especialização no uso de plantas hospedeiras.

Damman (1987) mostrou que o escape de inimigos naturais pode superar fatores nutricionais numa espécie de piralídeo, que preferiu se alimentar de folhas velhas da planta hospedeira, mesmo prejudicando seu crescimento, já que as folhas velhas eram mais adequadas para a confecção de abrigos contra predação por marimbondos (*Polistes*). Mais recentemente Ohsaki e Sato (1994) demonstraram que a escolha de plantas hospedeiras por borboletas do gênero *Pieris* no Japão é resultante de um balanço entre a qualidade nutricional das plantas e a intensidade de ataques por parasitóides. No entanto, atualmente há ainda poucos estudos empíricos testando a idéia de que inimigos naturais podem ser importantes agentes seletivos na escolha e utilização de plantas hospedeiras. A importância do Espaço Livre de Inimigos Naturais em comparação a fatores nutricionais e químicos não está bem documentada.

No presente estudo, investiguei a interação entre a borboleta Neotropical *Anaea ryphea* (Cramer) e suas plantas hospedeiras, buscando avaliar a relação entre o uso de plantas para oviposição e o desempenho de sua prole. Procurei responder as seguintes questões: 1) Fêmeas de *A. ryphea* exibem algum grau de preferência na utilização de duas espécies de plantas hospedeiras, indicado por diferenças na frequência de imaturos em diferentes espécies de plantas no campo? 2) Há diferenças no desempenho das larvas alimentado-se em diferentes espécies de plantas? 3) Há diferenças na qualidade nutricional das plantas? 4) Há diferença na sobrevivência dos imaturos utilizando as diferentes espécies hospedeiras no campo? 5) O desempenho das larvas em laboratório correlaciona-se positivamente com a utilização das plantas hospedeiras pelas fêmeas adultas de *A. ryphea* no campo?

## Material e Métodos

### Área de estudo e organismos

Realizei o estudo na Reserva de Santa Genebra (RSG), Campinas, SP. Uma descrição detalhada da área foi apresentada no capítulo 1. Na RSG a postura de *A. ryphea* inicia-se nos meses de novembro/dezembro e imaturos podem ser encontrados nas plantas até agosto/setembro (cap. 2, Caldas, 1995). As plantas usadas como hospedeiras são as euforbiáceas pioneiras *Croton floribundus* Croizat (Caldas, 1991, 1994) e *C. priscus* Spreng. (obs. pes.). São pequenas árvores abundantes nas bordas da mata, sendo menos comuns no interior da floresta (Morellato, 1991). *Croton priscus* é mais abundante na RSG, e considerando-se indivíduos em todas as fases de desenvolvimento, sua densidade é ca. de 3,5 vezes superior a de *C. floribundus* (Danciguer, 1996). As folhas de *C. priscus* diferem daquelas de *C. floribundus* por possuírem margens denteadas e não lisas; apresentarem um par de nectários extraflorais na junção do limbo com o pecíolo, assim como uma série de pequenos nectários em forma de taça distribuídos ao longo da margem do limbo. As folhas de *C. floribundus* apresentam uma pilosidade prateada na parte inferior.

### Avaliação do uso das plantas hospedeiras no campo

Quantifiquei a densidade de imaturos de *A. ryphea* em plantas de *C. floribundus* e *C. priscus* no campo. Em 20/03 e 03/04/99 inspecionei todas as plantas encontradas de *C. floribundus* (n = 73) e de *C. priscus* (n = 283) ao longo de um transecto de 1200 m (margens



da trilha central que atravessa a reserva – Fig. 1). Para cada indivíduo de *C. floribundus* e *C. priscus* registrei o número de imaturos presentes (ovos e larvas) e o número total de folhas. A coleta desses dados teve como objetivo avaliar se os imaturos de *A. ryphea* ocorrem igualmente em cada uma das espécies de planta no campo.

### Desempenho larval

Avaliei o desempenho de larvas nas duas espécies hospedeiras em dois experimentos: 1) larvas criadas em laboratório, sujeitas às flutuações do ambiente; 2) larvas criadas em laboratório, submetidas a condições controladas.

No experimento 1 (abril-maio de 1999), coletei 90 ovos de *A. ryphea* em *C. floribundus* e 90 em *C. priscus* no campo, na RSG, que foram mantidos em laboratório em frascos individualizados. Os ovos eram vistoriados diariamente pela manhã. No máximo 24 h após a eclosão, as larvas eram pesadas e dispostas individualmente em frascos plásticos transparentes contendo pedaços de folhas frescas da planta hospedeira. Os pedaços de folhas eram trocados diariamente ou quando apresentavam sinais de senescência ou ressecamento. As larvas foram criadas em condições de temperatura, fotoperíodo e umidade ambientes ( $18,6 \pm 3,8^{\circ}\text{C}$  para o período de criação) até alcançarem o estágio adulto. Para evitar eventuais efeitos de microambiente, a posição dos frascos foi alternada diariamente. As pupas foram pesadas entre 12-24 h após as larvas terem empupado. Os adultos foram pesados no dia em que emergiram, após a excreção do *meconium*. A razão sexual foi de 1 macho:1,24 fêmeas. As pesagens foram feitas numa microbalança modelo CAHN C-30 e numa balança ACCULAB PP-206OP, com sensibilidade de 1 mg.

Como indicadores de desempenho usei: 1) a sobrevivência dos imaturos; 2) o tempo de desenvolvimento larval; 3) a taxa de crescimento; 4) o peso da pupa; 5) tempo de desenvolvimento da pupa; 6) tempo de desenvolvimento total; 7) perda de peso da pupa; 8) peso do adulto e 9) comprimento da asa. Valores mais altos de peso e comprimento e valores mais baixos de tempo de desenvolvimento foram considerados indicadores de aumento em aptidão (Janz et al., 1994; Fischer e Fiedler, 2000). Quantifiquei a sobrevivência como a porcentagem dos ovos coletados que alcançou o estágio de pupa. A taxa de crescimento durante a fase larval foi obtida por:

$$\% \text{ aumento de peso} = [(P_P/P_L)^{1/t} - 1] \times 100$$

onde  $P_P$  é o peso da pupa,  $P_L$  é o peso da larva após eclosão do ovo, e  $t$  é o tempo de desenvolvimento da larva (cf. Janz et al., 1994). A medida equivale ao incremento diário médio de peso. A perda proporcional de peso na passagem do estágio de pupa para adulto foi usada em razão de seu reflexo no peso final dos adultos e da possibilidade de ser afetada diferencialmente pela espécie hospedeira. Foi medida conforme Gotthard et al. (1994):

$$\text{Perda de peso} = 1 - (\text{peso do adulto/peso da pupa}).$$

Todos os procedimentos acima foram empregados no experimento 2 (fevereiro-maio/2000), diferindo apenas pelo número de ovos coletados (80 ovos em cada planta), pelo emprego de condições controladas na criação (câmara de criação ajustada para 27/18 °C de temperatura, umidade (80%) e 12D:12N de fotoperíodo) e pelo uso do peso do ovo, ao invés do peso das larvas recém eclodidas, na obtenção das taxas de crescimento. Além disso, todos os adultos nascidos no experimento 2 foram mantidos em gaiola (1,8 X 2,0 X 1,0 m) no laboratório para comparação do tempo de sobrevivência. A razão sexual foi de 1 macho:1,10 fêmeas. Durante esse período as borboletas não se alimentaram.

Qualidade nutricional das plantas hospedeiras e avaliação da intensidade de predação sobre larvas de *Anaea ryphea* se alimentando em diferentes hospedeiros: inferências empregando lagartas artificiais

Os procedimentos de amostragem e os métodos de análise da qualidade nutricional e da avaliação experimental da intensidade de predação nas espécies hospedeiras foram descritos no capítulo 2.

Sobrevivência dos imaturos de *Anaea ryphea* no campo

Investiguei a sobrevivência dos imaturos de *A. ryphea* no campo através de tabelas de vida horizontais (cf. Carey 1993) em duas estações reprodutivas consecutivas (março-abril/2000 – 50 plantas/espécie e março/2001 – 35 plantas/espécie). Monitorei ovos e larvas sobre plantas de *Croton floribundus* e *C. priscus* previamente marcadas e mapeadas na área de estudo a intervalos de 1-2 dias. Empreguei os mesmos procedimentos de marcação, identificação e acompanhamento dos imaturos descritos no capítulo 2. As observações permitiram inferir a(s) fonte(s) de mortalidade atuando em cada fase da vida e as informações geradas possibilitaram comparar a sobrevivência dos imaturos nas diferentes espécies hospedeiras.

## Análise dos dados

Comparei as médias empregando testes  $t$  e ANOVA. Transformei os dados de proporção em arcosseno da raiz quadrada de  $p$  para normalização e homogeneização das variâncias. Analisei os dados de frequência através de testes de Qui-quadrado. Comparei as curvas de sobrevivência conforme Pike e Thompson (1986). Os demais testes seguiram Sokal e Rohlf (1995) e foram realizados no pacote estatístico SYSTAT (Wilkinson, 1988). As médias são apresentadas seguidas de  $\pm$  DP (desvio padrão) das observações.

## Resultados

### Uso de plantas hospedeiras no campo e desempenho larval em laboratório

A contagem de imaturos nas duas espécies de plantas hospedeiras mostrou que *A. ryphea* ovipõe preferencialmente em *C. floribundus*. Considerando-se as folhas como unidades amostrais, a densidade de imaturos em *C. floribundus* (13,9 ovos/100 folhas) foi o dobro daquela registrada em *C. priscus* (6,6 imaturos/100 folhas –  $\chi^2 = 33,95$ ; g.l. = 1;  $p < 0,001$ ). Caso as plantas sejam consideradas como unidades amostrais essa diferença se acentua, e a densidade de imaturos em *C. floribundus* (3,54 imaturos/planta) passa a ser ca. de 3,5 vezes superior à densidade constatada em *C. priscus* (0,88 imaturos/planta –  $\chi^2 = 108,8$ ; g.l. = 1;  $p < 0,001$ ; Fig. 28).

Nos dois experimentos, as taxas de parasitismo registradas para os ovos de *A. ryphea* coletados em *C. floribundus* e *C. priscus* foram semelhantes: experimento 1 – 28,7% vs. 27,5% ( $\chi^2 = 0,03$ ;  $p = 0,86$ ), e experimento 2 – 35,0% vs. 40,0% ( $\chi^2 = 0,42$ ;  $p = 0,51$ ), respectivamente. No experimento 1, das 57 larvas que iniciaram o desenvolvimento em *C. floribundus*, 41 (72,0%) empuparam, enquanto das 58 que iniciaram o desenvolvimento em *C. priscus*, 34 (58,7%) alcançaram o estágio de pupa ( $\chi^2 = 2,24$ ;  $p = 0,13$ ). No experimento 2, das 48 larvas que iniciaram o desenvolvimento em *C. floribundus* 40 (83%) empuparam enquanto em *C. priscus* 45 (86,5%) das 52 larvas viraram pupas ( $\chi^2 = 0,20$ ;  $p = 0,65$ ). Considerando-se conjuntamente a mortalidade de ovos (por parasitismo) e larvas (por fatores desconhecidos), as taxas de sobrevivência sobre *C. floribundus* e *C. priscus* foram de 51,2%

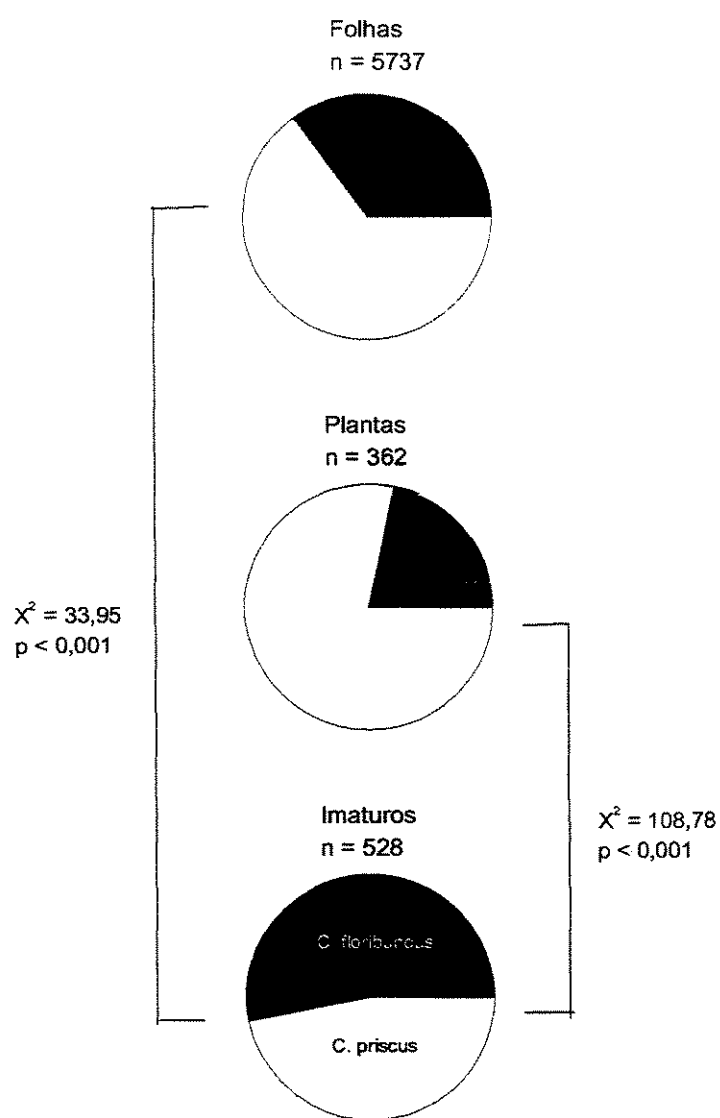


Figura 28. Distribuição de imaturos de *Anaea ryphea* sobre plantas de *C. floribundus* e *C. priscus* e a disponibilidade de recursos considerando-se tanto as folhas quanto as plantas como unidades amostrais na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

vs. 42,5% ( $\chi^2 = 1,23$ ;  $p = 0,27$ ) e 50% vs. 56,2% ( $\chi^2 = 0,63$ ;  $p = 0,43$ ), nos experimentos 1 e 2, respectivamente. Portanto, em laboratório não existe evidência para diferenças em mortalidade entre as duas espécies de planta hospedeira.

O peso alcançado pelas pupas no experimento 1 não foi afetado pela planta hospedeira, porém as larvas criadas em *C. priscus* empuparam cerca de 4 dias mais cedo (Tabelas 14 e 15). Essa diferença também se refletiu numa maior taxa de crescimento nas larvas que se alimentaram em *C. priscus* (Tabelas 14 e 15). O desenvolvimento das pupas também foi ligeiramente mais rápido para as larvas criadas em *C. priscus* (Tabelas 14 e 15), resultando num tempo total de desenvolvimento (larva + pupa) menor (Fig. 29c, Tabelas 14 e 15). A perda de peso na transição pupa/adulto foi similar nas duas espécies hospedeiras, mas os machos criados em *C. priscus* perderam proporcionalmente mais peso que os demais tratamentos (Fig. 29, Tabelas 14 e 15). A alimentação em *C. priscus* resultou em indivíduos ligeiramente menores (< comprimento das asas) e em machos significativamente mais leves, com menos biomassa corporal (tórax e abdômen) (Fig. 29ab, Tabelas 14 e 15). No experimento 1, portanto, as larvas criadas em *C. priscus* se desenvolveram mais rápido, mas geraram adultos um pouco menores (2-3% em comprimento da asa), com machos ca. de 22% mais leves.

Em condições controladas, as larvas alimentadas nas duas espécies de plantas gastaram o mesmo tempo para empupar (Tabelas 16 e 17), mas as larvas alimentadas em *C. floribundus* produziram pupas mais pesadas – 14,5% mais biomassa para fêmeas e 21,7% para machos (Tabelas 16 e 17). O efeito de redução de peso nas pupas de larvas crescidas em *C. priscus* tendeu a ser maior nos machos. O tempo de desenvolvimento das pupas e o tempo de desenvolvimento total foi menor em *C. priscus* e menor nos machos (Fig. 29c, Tabelas 16 e

17). A perda de peso das pupas foi maior em *C. priscus*, contribuindo para formação de adultos menores (5-10%) e mais leves (17% para fêmeas e 29% para machos). Portanto, no experimento 2 a alimentação em *C. floribundus* foi ainda mais vantajosa, no sentido de gerar adultos maiores, sendo esse efeito mais acentuado nos machos (Fig. 29b, Tabelas 16 e 17). A longevidade dos adultos na gaiola em condições de laboratório foi de aproximadamente 4 dias ( $\text{ANOVA}_{\text{Planta}} F_{1,65} = 9,18; p = 0,004$ ;  $\text{ANOVA}_{\text{Sexo}} F_{1,65} = 1,58; p = 0,212$ ;  $\text{ANOVA}_{\text{Planta} \times \text{Sexo}} F_{1,65} = 7,53; p = 0,008$ ), mas o tempo de sobrevivência dos machos provenientes das larvas criadas em *C. priscus* foi ca. de 25% menor (1 dia) comparado aos demais tratamentos (Teste de Tukey  $p < 0,05$ ; Fig. 29d).

Comparando-se os dois experimentos, o tempo de desenvolvimento total foi maior em condições controladas. Como o tempo de desenvolvimento das pupas foi similar nas duas condições, a diferença observada foi causada durante o desenvolvimento larval no experimento 1. A taxa de crescimento foi maior no experimento 1, particularmente em *C. priscus*. O peso das pupas também diferiu entre os dois experimentos, porém com cada espécie hospedeira respondendo em uma direção. No experimento 2 *C. floribundus* produziu pupas significativamente maiores. Essas respostas se refletiram num maior tamanho e peso dos adultos criados em *C. floribundus*, de forma mais acentuada no experimento 2.



Tabela 14. Componentes da história de vida de *A. ryphea* criadas em *Croton floribundus* e *C. priscus* em laboratório em condições não controladas (Experimento 1).

Parâmetro	Sexo	<i>C. floribundus</i>	<i>C. priscus</i>
Desenvolvimento larval (dias)	F	26,2 ± 0,61 (25)	22,0 ± 0,65 (22)
	M	25,2 ± 0,79 (15)	21,2 ± 0,60 (23)
Peso da pupa (mg)	F	488,4 ± 10,94 (25)	484,8 ± 11,66 (22)
	M	503,2 ± 14,12 (15)	501,6 ± 11,40 (23)
Taxa de crescimento (%/dia)	F	32,4 ± 1,27 (25)	39,5 ± 1,35 (22)
	M	34,6 ± 1,64 (15)	41,1 ± 1,32 (23)
Desenvolvimento da pupa (dias)	F	11,1 ± 0,31 (25)	10,4 ± 0,34 (22)
	M	11,8 ± 0,44 (13)	11,0 ± 0,35 (20)
Desenvolvimento total (dias)	F	37,2 ± 0,88 (25)	32,5 ± 0,93 (22)
	M	36,6 ± 1,22 (13)	32,6 ± 0,98 (20)
Perda de peso da pupa (%)	F	0,53 ± 0,02 (18)	0,50 ± 0,02 (12)
	M	0,54 ± 0,03 (9)	0,61 ± 0,03 (10)
Peso do adulto (mg)	F	230,0 ± 12,2 (18)	239,0 ± 14,9 (12)
	M	243,0 ± 17,20 (9)	189,3 ± 16,3 (10)
Comprimento da asa (mm)	F	30,7 ± 0,27 (21)	29,9 ± 0,32 (15)
	M	28,3 ± 0,39 (10)	27,7 ± 0,33 (14)

Tabela 15. ANOVA dos parâmetros de história de vida utilizados como indicadores de desempenho para larvas de *A. ryphea*. Larvas criadas em laboratório em condições ambiente (Experimento 1). Contrastes estatisticamente significativos são indicados em negrito.

Parâmetro	Fonte	n	g.l.	F	p
Tempo de desenvolvimento larval (dias)	Planta	85	1, 81	35,05	< <b>0,001</b>
	Sexo	85	1, 81	1,70	0,195
	Planta x Sexo	85	1, 81	0,02	0,875
Peso da pupa (mg)	Planta	85	1, 81	0,04	0,829
	Sexo	85	1, 81	1,69	0,196
	Planta x Sexo	85	1, 81	0,01	0,934
Taxa de crescimento (%/dia)	Planta	85	1, 81	23,61	< <b>0,001</b>
	Sexo	85	1, 81	1,86	0,176
	Planta x Sexo	85	1, 81	0,03	0,859
Tempo de desenvolvimento da pupa (dias)	Planta	80	1, 76	3,96	<b>0,050</b>
	Sexo	80	1, 76	3,24	0,076
	Planta x Sexo	80	1, 76	0,03	0,859
Tempo de desenvolvimento total (dias)	Planta	80	1, 76	18,73	< <b>0,001</b>
	Sexo	80	1, 76	0,07	0,785
	Planta x Sexo	80	1, 76	0,17	0,675
Perda de peso da pupa (%)	Planta	49	1, 45	0,42	0,519
	Sexo	49	1, 45	4,13	<b>0,048</b>
	Planta x Sexo	49	1, 45	3,46	0,069
Peso do adulto (mg)	Planta	49	1, 45	2,12	0,152
	Sexo	49	1, 45	1,42	0,239
	Planta x Sexo	49	1, 45	4,18	<b>0,047</b>
Comprimento da asa (mm)	Planta	60	1, 56	4,46	<b>0,039</b>
	Sexo	60	1, 56	46,73	< <b>0,001</b>
	Planta x Sexo	60	1, 56	0,18	0,669

Tabela 16. Componentes da história de vida de *A. ryphea* criadas em *Croton floribundus* e *C. priscus* em laboratório em condições controladas (Experimento 2).

Parâmetro	Sexo	<i>C. floribundus</i>	<i>C. priscus</i>
Desenvolvimento larval (dias)	F	26,2 ± 0,57 (15)	25,6 ± 0,51 (19)
	M	27,4 ± 0,43 (26)	26,5 ± 0,57 (15)
Peso da pupa (mg)	F	546,3 ± 13,06 (15)	467,1 ± 11,6 (19)
	M	542,5 ± 9,92 (26)	424,9 ± 13,1 (15)
Taxa de crescimento (%/dia)	F	32,9 ± 0,80 (15)	33,1 ± 0,71 (19)
	M	31,3 ± 0,61 (26)	31,5 ± 0,80 (15)
Desenvolvimento da pupa (dias)	F	11,1 ± 0,16 (15)	10,5 ± 0,15 (19)
	M	11,7 ± 0,12 (26)	11,4 ± 0,16 (15)
Desenvolvimento total (dias)	F	37,3 ± 0,61 (15)	36,2 ± 0,54 (19)
	M	39,1 ± 0,46 (26)	37,9 ± 0,61 (15)
Perda de peso da pupa (%)	F	0,57 ± 0,009 (15)	0,59 ± 0,008 (19)
	M	0,57 ± 0,007 (26)	0,61 ± 0,009 (15)
Peso do adulto (mg)	F	230,4 ± 6,90 (15)	190,7 ± 6,13 (19)
	M	229,1 ± 5,24 (26)	162,8 ± 6,90 (15)
Comprimento da asa (mm)	F	31,5 ± 0,28 (15)	29,8 ± 0,27 (16)
	M	29,4 ± 0,21 (26)	26,5 ± 0,29 (14)

Tabela 17. ANOVA dos parâmetros de história de vida utilizados como indicadores de desempenho para larvas de *A. ryphea*. Larvas criadas em laboratório em condições controladas de temperatura, luminosidade e umidade relativa (Experimento 2). Contrastes estatisticamente significativos são indicados em negrito.

Parâmetro	Fonte	n	g.l.	F	p
Tempo de desenvolvimento larval (dias)	Planta	75	1, 71	1,77	0,187
	Sexo	75	1, 71	3,85	0,054
	Planta x Sexo	75	1, 71	0,12	0,724
Peso da pupa (mg)	Planta	75	1, 71	67,49	<b>&lt; 0,001</b>
	Sexo	75	1, 71	3,68	0,059
	Planta x Sexo	75	1, 71	2,57	0,113
Taxa de crescimento (%/dia)	Planta	75	1, 71	0,07	0,783
	Sexo	75	1, 71	4,60	<b>0,035</b>
	Planta x Sexo	75	1, 71	0,01	0,925
Tempo de desenvolvimento da pupa (dias)	Planta	75	1, 71	8,82	<b>0,004</b>
	Sexo	75	1, 71	21,96	<b>&lt; 0,001</b>
	Planta x Sexo	75	1, 71	0,35	0,553
Tempo de desenvolvimento total (dias)	Planta	75	1, 71	4,26	<b>0,042</b>
	Sexo	75	1, 71	9,80	<b>0,003</b>
	Planta x Sexo	75	1, 71	0,03	0,867
Perda de peso da pupa (%)	Planta	75	1, 71	10,28	<b>0,002</b>
	Sexo	75	1, 71	2,61	0,111
	Planta x Sexo	75	1, 71	2,90	0,093
Peso do adulto (mg)	Planta	75	1, 71	70,07	<b>&lt; 0,001</b>
	Sexo	75	1, 71	5,32	<b>0,024</b>
	Planta x Sexo	75	1, 71	4,38	<b>0,040</b>
Comprimento da asa (mm)	Planta	71	1, 67	73,44	<b>&lt; 0,001</b>
	Sexo	71	1, 67	101,91	<b>&lt; 0,001</b>
	Planta x Sexo	71	1, 67	5,15	<b>0,026</b>

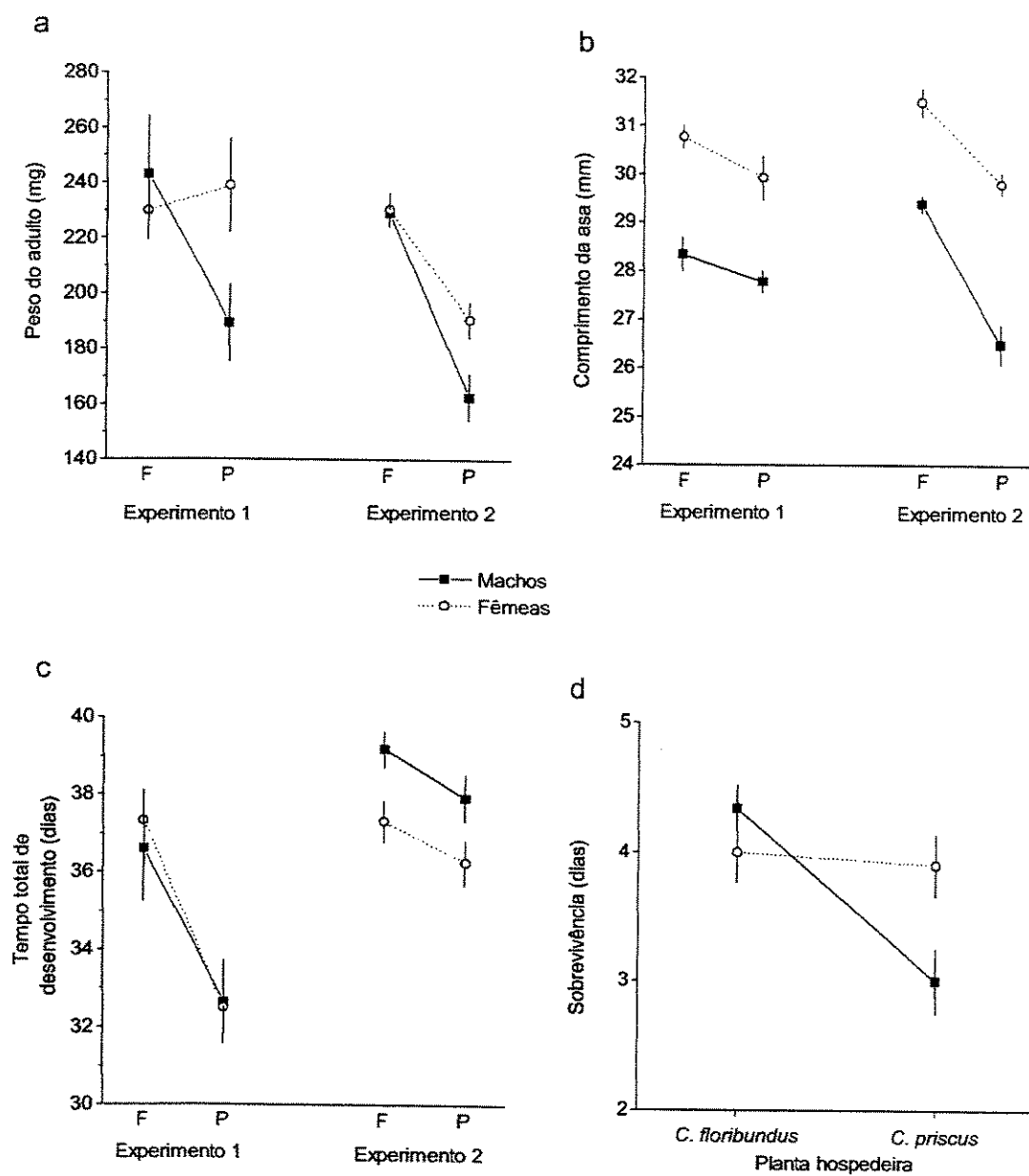


Figura 29. Comparação no desempenho de *Anaea ryphea* utilizando *Croton floribundus* (F) e *C. priscus* (P) em temperatura ambiente (Experimento 1) e em condições controladas (Experimento 2). a) peso do adulto b) comprimento da asa c) tempo de desenvolvimento d) sobrevivência do adulto. As barras verticais representam o erro-padrão da média.

Qualidade nutricional, pressão de ataques sobre larvas artificiais e sobrevivência de imaturos no campo

A qualidade nutricional foi superior em *Croton priscus*, que apresentou maior teor de água e nitrogênio do que *C. floribundus* (Tabela 18). Assim, o pior desempenho em laboratório de larvas nesta espécie foi inesperado.

Das 240 larvas artificiais distribuídas nas plantas hospedeiras, apenas 3 coladas em *C. floribundus* não foram recuperadas. Essas larvas não foram encontradas na planta, ou no solo nas suas proximidades e foram descartadas das análises. Considerando-se conjuntamente as duas espécies de plantas, a intensidade de ataques foi de 31,6% (75 lagartas nos 5 dias de exposição). *Croton priscus* foi a planta hospedeira que apresentou maior risco de ataque em larvas artificiais. Quarenta e cinco larvas (38,5%) foram atacados sobre *C. priscus*, contra 30 (25%) em *C. floribundus* ( $\chi^2 = 8,79$ ;  $p < 0,001$ ). As marcas deixadas indicaram que as lagartas artificiais foram atacadas por aves, vespas e outros predadores. Aves responderam por 27% e 43% dos ataques sobre *C. priscus* e *C. floribundus*, respectivamente, sendo os demais predadores responsáveis pelo restante dos ataques.

Em contraste com os experimentos usando larvas artificiais, a sobrevivência de *A. ryphea* no campo em ambas as estações reprodutivas foi maior em *C. priscus* (Fig. 30; Peto e Peto logrank test;  $p < 0,001$  em ambos os anos), a planta hospedeira menos utilizada. Em 2000, a probabilidade ( $l_x$ ) de um indivíduo alcançar o 5º instar foi de 0,07 em *C. priscus* contra 0,04 em *C. floribundus* (Tabela 19). No ano seguinte a diferença entre os dois *Crotons* (0,094 e 0,019, respectivamente) foi ainda mais acentuada. A mortalidade em grande parte

foi devido ao intenso desaparecimento de ovos e seu parasitismo (por Eulophidae) e ao desaparecimento e parasitismo de larvas (por Ichneumonidae e Braconidae).

Tabela 18. Parâmetros nutricionais de folhas maduras de *Croton floribundus* e *C. priscus* amostradas na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. Amostragens feitas durante a estação chuvosa. Valores representam média  $\pm$  desvio-padrão (n = 30 amostras por espécie).

Variável	Planta hospedeira		t	p
	<i>Croton floribundus</i>	<i>Croton priscus</i>		
Água (%)	73,22 $\pm$ 3,91	80,13 $\pm$ 2,19	8,42	< 0,001
Nitrogênio (% peso seco)	3,25 $\pm$ 0,47	4,10 $\pm$ 0,45	7,32	< 0,001

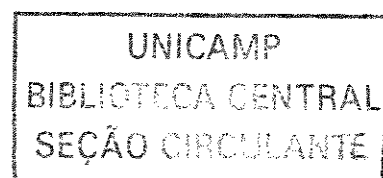




Tabela 19. Tabelas de vida para estágios imaturos de *A. ryphea* se alimentando em plantas de *C. floribundus* e *C. priscus* na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

Estágio	Fontes de Mortalidade <sup>1</sup>	Mar-Abril/2000						Abril/2001					
		<i>C.floribundus</i>			<i>C.priscus</i>			<i>C.floribundus</i>			<i>C.priscus</i>		
		$a_x$ <sup>2</sup>	$l_x$ <sup>3</sup>	$q_x$ <sup>4</sup>	$a_x$	$l_x$	$q_x$	$a_x$	$l_x$	$q_x$	$a_x$	$l_x$	$q_x$
Ovo	par + pred	1202	1,000	0,851	575	1,000	0,793	378	1,000	0,846	170	1,000	0,753
L1	pred	179	0,149	0,279	119	0,207	0,193	58	0,153	0,379	42	0,247	0,238
L2	pred	129	0,107	0,224	96	0,167	0,155	36	0,095	0,222	32	0,188	0,122
L3	par + pred	100	0,083	0,270	81	0,141	0,347	28	0,074	0,357	28	0,165	0,109
L4	par + pred + do	73	0,061	0,369	53	0,092	0,239	18	0,048	0,611	25	0,147	0,360
L5	pred (?)	46	0,038	-	40	0,070	-	7	0,019	-	16	0,094	-

1 – par = parasitismo; pred = predação; do = doença

2 –  $a_x$  = número de indivíduos iniciando o estágio/estádio

3 –  $l_x$  = proporção de indivíduos iniciando o estágio/estádio

4 –  $q_x$  = probabilidade de mortalidade em cada estágio/estádio

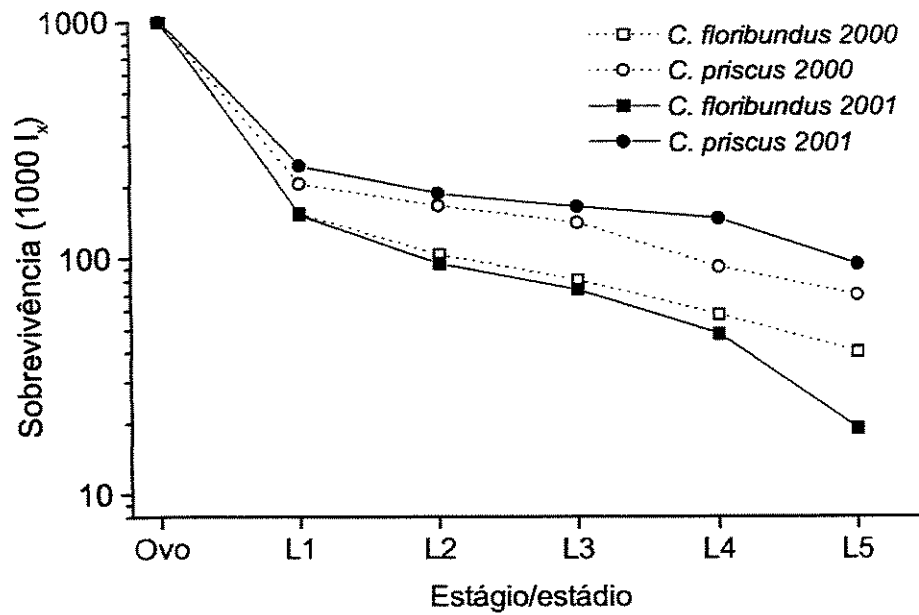


Figura 30. Curvas de sobrevivência para coortes de *Anaea ryphea* sobre *Croton floribundus* e *C. priscus* monitoradas em duas estações reprodutivas (2000 e 2001) na Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP.

## Discussão

O censo de imaturos revelou que *Anaea ryphea* utiliza predominantemente *C. floribundus* e a maior frequência de ovos e larvas sobre esta espécie no campo, considerando-se tanto folhas quanto plantas como unidades amostrais, evidencia a preferência de *A. ryphea* por esta espécie hospedeira. Singer (1986) e Thompson (1988a) apontaram limitações dessa metodologia para inferir preferência, afirmando que a distribuição de ovos nas espécies de planta pode resultar da combinação da oviposição de diferentes fêmeas, que diferem no grau de especificidade e hierarquia de preferência, mascarando diferenças individuais na preferência. Dessa forma, o padrão geral da distribuição de ovos observado no campo poderia estar falseado, não representando a real hierarquia de preferência dos indivíduos da população. Os mesmos autores argumentam também que o uso das plantas pode ser influenciado pela sua distribuição espacial (agregadas vs. isoladas). Em razão do padrão de movimentação e comportamento de oviposição das borboletas, plantas isoladas têm maior risco de serem atacadas e acumulam mais ovos do que cada uma das plantas integrantes de uma mancha (Jones, 1977; Mackay e Singer, 1982). Além disso, diferentes espécies podem não apresentar a mesma abundância e disponibilidade no campo. Singer (1986) e Thompson e Pellmyr (1991) recomendam que a determinação da hierarquia de preferência de oviposição seja avaliada através do oferecimento simultâneo ou seqüencial de plantas a borboletas individuais em condições semi-naturais ou em laboratório.

Tentei avaliar experimentalmente a preferência de oviposição em fêmeas de *A. ryphea* através do oferecimento simultâneo de plantas a borboletas individuais em condições semi-naturais e em laboratório, empregando gaiolas de diferentes tamanhos, porém sem sucesso.

De mais de 30 fêmeas testadas, em diferentes condições (gaiolas no laboratório e no campo, com diferentes graus de luminosidade), apenas uma aceitou as condições artificiais e ovipositou presa na gaiola. Em experimentos investigando efeitos do fotoperíodo na indução de diapausa, Riley (1988a,b) conseguiu oviposição em *Anaea andria* usando gaiolas relativamente pequenas (2 x 2 x 2 m).

Os problemas levantados por Singer (1986) e Thompson (1988a) são parcialmente superados através da consideração das abundâncias das plantas hospedeiras na análise, e os resultados obtidos para *A. ryphea* refletem a preferência da população. Deve-se ressaltar que a medida de utilização diferencial provém de plantas com até 2 m de altura. Na área de estudo fêmeas de *A. ryphea* ovipõem em plantas grandes de ambas as espécies de *Croton*, porém observações não sistemáticas indicam que isso ocorre com muito menos intensidade.

Fêmeas de outras espécies de borboletas são capazes de discriminar entre hospedeiras congêneras (p.ex.: Menna-Barreto e Araújo, 1985 – Heliconiinae; Rausher, 1980 – Papilionidae; Nylin e Janz, 1993 - Nymphalinae). Rausher (1980) mostrou que a borboleta *Battus philenor* é capaz de discriminar entre duas espécies de *Aristolochia*, passando inclusive a usar a planta menos abundante *A. serpentaria* na época do ano em que esta confere maior sobrevivência aos imaturos. Em condições experimentais, fêmeas da borboleta polífaga *Polygonia c-album* também discriminaram entre duas espécies de *Betula*, e depositaram seus ovos preferencialmente na espécie em que as larvas apresentaram melhor desempenho (Nylin e Janz, 1993).

A sobrevivência total de *A. ryphea* em laboratório (ovos e larvas) foi similar nas duas espécies de planta, mas outros componentes da história de vida utilizados como indicadores de desempenho apoiaram a superioridade de *C. floribundus*, a espécie mais utilizada no campo, como planta hospedeira. No experimento 1, a aparente vantagem do menor tempo de

desenvolvimento e maior taxa de crescimento das larvas criadas em *C. priscus* foi contrabalançada por uma tendência a maior perda de peso na transição pupa/adulto e pela redução do tamanho corporal (comprimento da asa e peso do corpo). No experimento 2, o tempo de desenvolvimento total também foi menor em *C. priscus*, que novamente gerou pupas menores, com tendência a perder mais peso na transição pupa/adulto, especialmente em machos. Isso resultou em adultos menores, que sobreviveram por menos tempo sob condições subótimas de laboratório.

Larvas criadas em *C. floribundus* apresentaram melhor desempenho fisiológico em laboratório (apesar dos piores indicadores de qualidade nutricional). Em ambos os experimentos a alimentação em *C. floribundus* se mostrou vantajosa em termos de tamanho corporal e peso, em concordância com sua maior utilização no campo pelas fêmeas de *A. ryphea*. *Croton priscus* apresentou maiores teores de água e nitrogênio, mostrando uma superioridade nutricional de acordo com o conhecimento convencional (Scriber e Slansly, 1981; Mattson e Scriber, 1987) que, entretanto, não se traduziu num melhor desempenho das larvas. Por sua vez, a sobrevivência de imaturos no campo foi maior em *C. priscus*, enquanto a intensidade de ataques por predadores foi maior nas larvas artificiais afixadas nessa planta hospedeira.

Água e nitrogênio são dois dos principais componentes favorecendo o rápido desenvolvimento de insetos fitófagos (Scriber e Slansky, 1981; Mattson e Scriber, 1987) e, de um modo geral, há um consenso de que a quantidade de nitrogênio no alimento limita o desenvolvimento de insetos fitófagos (White, 1993). Em lepidópteros, maiores concentrações de nitrogênio e água tendem a aumentar as taxas de crescimento e se correlacionar positivamente com o desempenho dos imaturos (Slansky e Feeny, 1977; Myers e Post, 1981; Tabashnik, 1982; Taylor, 1984; Cates et al., 1987; Estiarte et al., 1994; Hunter e McNeil,

1997; Grundel et al., 1998). Porém, a idéia da limitação por N como universal é contrariada por evidências mostrando que alguns fitófagos podem responder negativamente ao seu aumento (Schroeder, 1986; Joern e Behmer, 1998). A borboleta *Lycaena tityrus*, por exemplo, responde ao enriquecimento do teor de nitrogênio da planta hospedeira com uma redução da sobrevivência larval e no tamanho dos adultos (Fischer e Fiedler, 2000). No caso de *A. ryphea* diferenças em substâncias secundárias não investigadas nesse estudo podem também estar influenciando o desenvolvimento das larvas.

O experimento com as larvas artificiais mostrou que a taxa de ataque de predadores em larvas de Lepidoptera sobre *C. priscus* foi maior do que em *C. floribundus*. Já o monitoramento dos imaturos no campo revelou uma maior sobrevivência de ovos e larvas de *A. ryphea* em *C. priscus*, nos dois anos da investigação. A maior mortalidade dos imaturos de *A. ryphea* em *C. floribundus* pode estar, em parte, relacionada ao maior tempo de desenvolvimento (em média 3,5 dias a mais para alcançar o início do 5º instar), que estaria aumentando seu período de exposição aos inimigos naturais. O efeito do aumento no tempo de desenvolvimento na redução da sobrevivência já foi demonstrado experimentalmente em outros fitófagos. Larvas de *Pieris rapae*, por exemplo, crescendo em folhas de baixa qualidade nutricional (baixo teor de nitrogênio) apresentaram desenvolvimento lento e maior risco de ataque por predadores e parasitóides (Loader e Damman, 1991). Larvas do besouro *Galerucella lineola* se alimentando do salgueiro *Salix dasyclados* cresceram mais devagar e também apresentaram maior mortalidade comparadas àquelas criadas em *S. viminalis*, o hospedeiro alternativo, mais adequado (Häggström e Larsson, 1995).

A resposta dos imaturos de *A. ryphea* aos diferentes indicadores de desempenho em condições de campo e laboratório são conflitantes. Na RSG as fêmeas de *A. ryphea* ovipõem predominantemente em *C. floribundus*, a espécie hospedeira menos abundante, e onde sofrem

uma maior mortalidade, mas na qual as larvas sobreviventes geram adultos maiores. A pressão de inimigos naturais sobre as larvas não parece ser suficientemente elevada para eliminar a preferência por essa planta.

A população de *A. ryphea* da RSG estaria submetida a uma opção entre a utilização de plantas que, apesar de nutricionalmente inferiores do ponto de vista químico (*C. floribundus*), resultam em adultos maiores (sendo, portanto, nutricionalmente superiores do ponto de vista larval) gerados de imaturos submetidos a um maior risco de mortalidade *versus* o uso de plantas que, apesar de quimicamente superiores (em razão dos melhores indicadores nutricionais), resultam em adultos menores, provenientes de imaturos expostos a uma menor mortalidade por predadores e parasitóides. Vantagens normalmente correlacionadas ao maior tamanho incluem maiores chances na competição por parceiros (Wickman, 1985; Elgar e Pierce, 1988), maior quantidade de ovos ou maior volume do espermatóforo e maior longevidade (Blau, 1981; Jones et al., 1982; Karlsson e Wickman, 1990; Honek, 1993). Dado o maior uso de *C. floribundus*, os resultados sugerem que a primeira opção resulta numa maior aptidão. Por outro lado, ainda deve existir uma malha regional de populações ocupando fragmentos com apenas uma espécie hospedeira. Dependendo da intensidade do fluxo gênico, a seleção de adaptações locais pode ser dificultada, com o favorecimento de populações polivalentes.

A preferência/uso das plantas hospedeiras por insetos fitófagos resulta de um “trade-off” entre diferentes pressões seletivas. As borboletas do gênero *Pieris* tendem a ovipositar preferencialmente em plantas nutricionalmente inferiores, mas que apresentam menor risco de ataque por parasitóides (Osaki e Sato 1994, 1999), o oposto do encontrado para *A. ryphea*.

Na borboleta *Polygonia c-album*, na Suécia, a hierarquia de preferência pelas plantas hospedeiras para oviposição se correlaciona positivamente com a taxa de crescimento das

larvas (Janz et al., 1994). Porém, diferentes fêmeas variam na sua preferência. As fêmeas parecem privilegiar o uso de plantas que propiciam um menor tempo de desenvolvimento em locais onde essa redução resulta na possibilidade de uma geração adicional durante a estação reprodutiva. A fecundidade é privilegiada em locais onde uma geração adicional não é possível, devido à curta duração da estação reprodutiva.

Na RSG, ainda que recebendo menos ovos, as plantas de *C. priscus* são efetivamente utilizadas (a grande quantidade de ovos exclui a possibilidade de erros de oviposição). Considerando-se conjuntamente o desempenho de *A. ryphea* no laboratório e no campo, as duas espécies de *Croton* fornecem respostas conflitantes para diferentes componentes de desempenho. Como as diferenças não são muito grandes, uma interpretação mais conservadora é que talvez as vantagens e desvantagens do uso de *C. floribundus* e *C. priscus* tendam a se anular, e as duas hospedeiras propiciem, em média, o mesmo sucesso reprodutivo. A pequena vantagem na sobrevivência aparentemente obtida pelo uso de *C. priscus* pode não ser suficientemente intensa para selecionar contra o uso de *C. floribundus*, especialmente considerando-se que em outras localidades essa espécie pode ser dominante. Se o fluxo gênico for grande, *A. ryphea* pode estar se adaptando à média das condições experimentadas por populações grandes. Além disso, pode ser importante manter a capacidade de usar a espécie “pior” para proles que colonizem matas que contém apenas uma espécie de planta.

Uma dificuldade na avaliação do desempenho em insetos fitófagos é que os componentes escolhidos não estão sempre positivamente correlacionados e diferentes medidas de desempenho podem levar a diferentes resultados (Thompson, 1988a). No besouro *Deloyala guttata* a sobrevivência larval e o peso da pupa se correlacionam positivamente nas diferentes plantas hospedeiras, o mesmo não ocorrendo para o tempo de desenvolvimento



(Rausher, 1984). Como discutido por Janz et al. (1994), plantas que são boas em um aspecto podem ser ruins em outros. Portanto, não devemos esperar que um único componente da história de vida, como tempo de desenvolvimento, tamanho da pupa ou escape de predadores seja “o” fator selecionado para otimização. O resultado desse “trade-off” pode variar entre diferentes populações, devido a diferenças nas pressões ecológicas locais e a diferentes estratégias individuais.

No nível populacional, fêmeas de *A. ryphea* demonstraram uma preferência pela utilização de *C. floribundus*, e detectou-se diferença no desempenho das larvas nas duas espécies de planta. A preferência por *C. floribundus* como planta de oviposição se correlacionou positivamente com alguns dos componentes de desempenho avaliados em laboratório (maior tamanho e peso dos adultos) e negativamente com a sobrevivência dos imaturos no campo. *Croton priscus* se mostrou superior quanto aos indicadores de qualidade nutricional, que, entretanto, não se refletiram num melhor desempenho larval em termos de tamanho corporal. Apresentou também um menor risco de mortalidade para os imaturos de *A. ryphea* no campo.

Portanto, os processos responsáveis pela maior oviposição em *C. floribundus* no campo não estão claros e somente testes de oviposição realizados no nível individual poderão elucidar as potenciais estratégias existentes (definidas comportamentalmente *sensu* Singer, 1986), assim como suas bases genéticas (Singer et al., 1988; Thompson, 1988c). Para se avançar um pouco mais no entendimento da relação preferência-desempenho no sistema *A. ryphea* X *Croton* é necessário descobrir as condições adequadas, que possibilitem a oviposição das borboletas em cativeiro. Os componentes de desempenho avaliados em laboratório devem ainda ser complementados por estudos no campo sobre o efeito de potenciais competidores, predadores e parasitóides.

A comunidade de lepidópteros frugívoros da Reserva de Santa Genebra foi composta por um número comparativamente baixo de espécies comuns, de ampla distribuição. A diversidade e abundância da comunidade não se distribuiu aleatoriamente entre habitats (menor abundância dentro da mata; menor diversidade na borda) e ao longo do tempo (maior abundância na estação chuvosa), e a variação mensal na composição de espécies contribuiu mais para a diversidade total do que a variação entre ambientes. Esses resultados reforçam a importância da inclusão da variação temporal nos estudos de comunidades, em especial quando existe uma rápida reposição de indivíduos. Demonstrou-se ainda uma grande assincronia nas flutuações das espécies dessa guilda. Cada espécie apresenta um padrão peculiar de acordo com suas interações singulares, sugerindo que sua dinâmica está principalmente sob controle biótico e “idiossincrático” ao invés de climático. Em termos metodológicos, os resultados sugerem que para inventários de curta duração (por limitações de tempo e custos) em fragmentos em condições similares, esforços de amostragem de lepidópteros frugívoros concentrados nas bordas e trilhas/clareiras são suficientes para obtenção de estimativas muito próximas da “riqueza total”. Além disso, ao contrário da abundância, a estimativa de riqueza foi pouco influenciada pela estação do ano (seca vs. chuvosa), mostrando que com intensidades de amostragem relativamente altas essa guilda de borboletas pode ser satisfatoriamente amostrada em menos que um ano.

A população de *A. ryphea*, a espécie dominante dessa guilda de lepidópteros frugívoros, revelou uma estrutura semelhante àquela descrita para outras espécies em regiões tropicais sazonais. A população apresentou-se composta predominantemente por machos, com uma estrutura espacial que acompanhou a disponibilidade de plantas hospedeiras. A

população de imaturos mostrou uma variação sazonal bem definida e correlacionada com aumento da temperatura, pluviosidade, quantidade e qualidade de plantas hospedeiras e aumento da atividade reprodutiva dos adultos. A população de adultos variou de forma mais irregular e diferenças na densidade entre anos (estações de crescimento) não foram muito acentuadas, sugerindo uma certa estabilidade da população quanto ao número de indivíduos alcançados anualmente. Uma força atuando “de cima para baixo”, representada pelo parasitismo de ovos, foi o fator mais importante influenciando a variação no tamanho da população ao longo da estação de crescimento (fator chave), assim como o fator de mortalidade atuando de forma dependente da densidade e, portanto, com potencial regulador sobre a população.

Sinclair (1989) chamou a atenção para os riscos das generalizações sobre regulação e agentes reguladores devido à escassez de estudos populacionais nos trópicos, cujas populações podem apresentar respostas diferentes daquelas de áreas temperadas. Esse estudo com *A. ryphea* enfocou a descrição da flutuação populacional e a detecção do fator chave e regulação no nível local. A não detecção estatística da regulação pode ter sido resultado do “pequeno” número de coortes avaliado e da baixa capacidade de detecção do teste, que têm sido criticado por ser muito conservador (Vickery e Nudds, 1984). A probabilidade de detectar regulação em estudos com menos de 10 gerações é de apenas 10%, valor estimado tanto teoricamente quanto baseado na taxa de detecção a partir de estudos empíricos (Wolda e Dennis, 1993).

Além de parte dos estudos empregando tabelas de vida (Strong et al., 1984a; Stiling, 1988; Hassell et al., 1989), análises mais recentes de séries temporais têm conseguido demonstrar a existência de regulação para a maior parte das espécies investigadas (Woiwod e Hanski, 1992; Holyoak, 1993). Segundo Cappuccino (1995), esses resultados têm sugerido

que mais importante que a demonstração da regulação é a distinção do tipo de regulação ao qual as populações estão submetidas. Além da regulação simples, como investigada nesse estudo, devem ser consideradas a regulação através de respostas não lineares, gerando dinâmicas complexas e a regulação por processos metapopulacionais. Muitas populações de borboletas, apesar de não reguladas localmente, apresentam regulação no nível de metapopulações; populações locais flutuam de forma assincronizada, com extinções ocasionais de algumas subpopulações seguidas de reestabelecimento através de colonizadores que se dispersam de outras subpopulações (Hanski e Kuussaari, 1995).

Experimentos de campo com a manipulação das densidades populacionais para avaliar se as populações retornam aos seus níveis anteriores também têm sido propostos como uma das maneiras mais diretas para se demonstrar a regulação populacional, e principalmente, para se determinar os mecanismos reguladores (Murdoch, 1970; Harrison e Cappuccino, 1995). Entretanto, dificuldades práticas impedem a manipulação das densidades no campo para boa parte das espécies, e o número de estudos experimentais de regulação é ainda pequeno (Harrison e Cappuccino, 1995). A manipulação experimental associada a estudos observacionais descritivos quantitativos (tabelas de vida e séries temporais), como o desenvolvido com *A. ryphea*, aliada a uma abordagem comparativa (estudo de espécies eruptivas vs. espécies não eruptivas; espécies nativas vs. espécies introduzidas; espécies abundantes vs. espécies raras; espécies generalistas vs. especialistas; populações de uma mesma espécie em habitats contínuos vs. fragmentados etc.) contribuirão para esclarecer as condições que favorecem um ou outro mecanismo resultando nos diferentes tipos de dinâmica e regulação populacional, e corroborando talvez a afirmação de Lawton (1992) de que não existe um número infinito de tipos de dinâmica populacional.

Os mecanismos de regulação dependentes da densidade que se refletem no nível populacional atuam no desempenho dos indivíduos da população. No besouro *Epilachna niponica* o aumento na densidade resulta na redução da fecundidade e sobrevivência das fêmeas (Ohgushi, 1995). Fêmeas tendem a se movimentar mais em altas densidades, selecionando plantas com poucos ovos e pouco consumidas para aumentar seu sucesso reprodutivo. Além disso, fêmeas do final da estação reprodutiva absorvem seus ovos, retardando a oviposição para a estação seguinte, quando encontrarão plantas de boa qualidade e “desocupadas”, aumentando sua aptidão. Esse mecanismo comportamental e fisiológico de seleção de plantas para oviposição e de absorção dos ovos e retardamento da oviposição resultam na estabilização do tamanho da população de besouros adultos (Ohgushi, 1995). De forma semelhante, variações em componentes do desempenho dos estágios imaturos em diferentes espécies hospedeiras poderiam se refletir na demografia dos fitófagos.

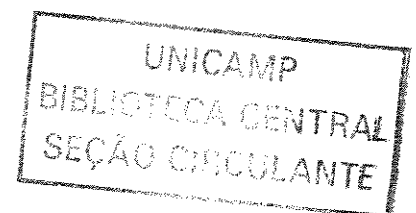
No nível populacional as fêmeas de *A. ryphea* demonstraram uma preferência pela utilização de *C. floribundus*, e detectou-se diferenças no desempenho das larvas nas duas espécies de planta. Considerando-se os indicadores de desempenho no laboratório e no campo, as respostas nas diferentes plantas hospedeiras foram conflitantes, sugerindo um sucesso reprodutivo médio similar nas duas espécies. A preferência por *C. floribundus* como planta de oviposição se correlacionou positivamente com alguns dos componentes de desempenho avaliados em laboratório (maior tamanho e peso dos adultos) e negativamente com a sobrevivência dos imaturos no campo. *Croton priscus* se mostrou superior quanto aos indicadores de qualidade nutricional, que entretanto não se refletiram num melhor desempenho larval. Apresentou também um menor risco de mortalidade para os imaturos de *A. ryphea* no campo. Os resultados, portanto, não permitem resolver o uso diferencial das plantas hospedeiras em função da dinâmica da população de *A. ryphea*. Sugere-se a

continuidade dos estudos sobre a relação preferência-desempenho nesse sistema através de testes de oviposição no nível individual.

## Referências

- Andrade, I. A. 1997. Avaliação experimental de variações espaciais e temporais no ataque de larvas de Lepidoptera. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Andrewartha, H. G. e L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Atsatt, P. R. 1981. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). *Oecologia* 48:60-63.
- Baker, R. R. 1970. Bird predation as a selective pressure on the immature stages of the cabbage butterflies, *Pieris rapae* and *P. brassicae*. *Journal of Zoology* 162:43-59.
- Barros, H. C. H. e F. S. Zucoloto. 1999. Performance and host preference of *Ascia monuste* (Lepidoptera, Pieridae). *Journal of Insect Physiology* 45:7-14.
- Bartlett, R., J. Pickering, I. Gauld e D. Windsor. 1999. Estimating global biodiversity: tropical beetles and wasps send different signals. *Ecological Entomology* 24:119-121.
- Basset, Y., H. Aberlenc e G. Delvare. 1992. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology* 17:310-318.
- Baz, A. e A. Garcia-Boyer. 1995. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *Journal of Biogeography* 22:129-140.
- Begon, M., J. L. Harper e C. R. Townsend. 1996a. Ecology: individuals, populations and communities. 3<sup>rd</sup> edition. Blackwell Science. Oxford, UK.
- Begon, M., M. Mortimer e D. J. Thompson. 1996b. Population ecology: a unified study of animals and plants. 3<sup>rd</sup> edition. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Benson, W. W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science* 176:936-939.
- Berdegue, M., S. R. Reitz e J. T. Trumble. 1998. Host plant selection and development in *Spodoptera exigua*: do mother and offspring know best? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89:57-64.
- Bernays, E. A. e R. F. Chapman. 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman e Hall.

- Bernays, E. A. e M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69:886-892.
- Bernstein, C. 1980. Density-dependent changes in sex ratio in *Colias lesbia*. *Ecological Entomology* 5:105-110.
- Berryman, A. A. 1987. Equilibrium or nonequilibrium: is that the question? *Bulletin of the Ecological Society of America* 68:500-502.
- Berryman, A. A. 1991. Stabilization or regulation: what it all means! *Oecologia* 86:140-143.
- Blau, W. S. 1980. The effect of environmental disturbance on a tropical butterfly population. *Ecology* 61:1005-1012.
- Blau, W. S. 1981. Life history variation in the black swallowtail butterfly. *Oecologia* 48:116-122.
- Bonilla, M. A. 1999. Caracterização da estrutura espaço-temporal da comunidade de abelhas euglossinas (Hymenoptera, Apidae) na Hiléia Baiana. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Braby, M. F. 1995. Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: strategies for the dry season. *Ecological Entomology* 20:5-17.
- Brown, K. S., Jr. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. pp. 449-504, in N. M. Collins e J. A. Thomas (eds.) *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London.
- Brown, K. S., Jr. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. pp. 142-186, in L. P. C. Morellato (Org.) *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal do sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, SP.
- Brown, K. S., Jr. e R. W. Hutchings. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian butterflies. pp. 91-110 in W. F. Laurence e Bierregaard (eds.). *Tropical forest remnants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, K. S., Jr. e A. V. L. Freitas. 2000a. Diversidade de Lepidoptera em Santa Teresa, Espírito Santo. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*. 12:71-118.
- Brown, K. S., Jr. e A. V. L. Freitas. 2000b. Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32:934-956.





- Brown, K. S., Jr. e J. Vasconcellos-Neto. 1976. Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers (*Pipraeidea melanonota*). *Biotropica* 8:136-141.
- Brussard, P. F. e P. R. Ehrlich. 1970. The population structure of *Erebia epipsodea*. *Ecology* 51:119-129.
- Bultman, T. L. e S. H. Faeth. 1985. Patterns of intra- and interspecific association in leaf-mining insects on three oak host species. *Ecological Entomology* 10:121-129.
- Caldas, A. 1991. A population of *Anaea ryphea* (Nymphalidae) and its larval food plant at Campinas, Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society* 45:68.
- Caldas, A. 1994. Biology of *Anaea ryphea* (Nymphalidae) in Campinas, Brazil. *Journal of the Lepidopterist's Society* 48:248-257.
- Caldas, A. 1995a. Population ecology of *Anaea ryphea* (Nymphalidae): immatures at Campinas, Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society* 49:234-245.
- Caldas, A. 1995b. Mortality of *Anaea ryphea* (Lepidoptera: Nymphalidae) immatures in Panama. *Journal of Research on the Lepidoptera* 31:195-204.
- Caldas, A. 1996. Intraseasonal variation in a population of *Fountainea ryphea* (Cramer) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 13:399-404.
- Cappuccino, N. 1995. Novel approaches to the study of population dynamics. pp. 3-16, in N. Cappuccino e P. W. Price (eds.) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California.
- Cappuccino, N. e P. Kareiva. 1985. Coping with a capricious environment: a population study of a rare pierid butterfly. *Ecology* 66:152-161.
- Cappuccino, N. e P. W. Price (eds.) 1995. *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California.
- Carey, J. R. 1993. *Applied demography for biologists with special emphasis to insects*. Oxford University Press, New York, NY.
- Carvalho, M. C., P. C. D. Queiroz e A. Ruszczyk. 1998. Protandry and female size fecundity variation in the tropical butterfly *Brassolis sophorae*. *Oecologia* 116:98-102.
- Cates, R. G., C. B. Henderson e R. A. Redak. 1987. Responses of the western spruce budworm to varying levels of nitrogen and terpenes. *Oecologia* 73:312-316.
- Chapin, F. S., B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala e D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277:500-504.

- Chaves, G. W. 1998. A influência de características morfológicas e comportamentais de lagartas no ataque de predadores: um estudo experimental com larvas artificiais. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Chew, F. S. 1977. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants: II. The distribution of eggs on potential foodplants. *Evolution* 31:568-579.
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5.0. User's Guide and Application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. e J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 345:101-118.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cornell, H. V. e B. A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *American Naturalist* 145:563-593.
- Cornell, H. V., B. A. Hawkins e M. E. Hochberg. 1998. Towards an empirically-based theory of herbivore demography. *Ecological Entomology* 23:340-349.
- Costa, F. A. P. L. 1991. Sobre a utilização de *Solanum cernuum* Vell. (Solanaceae) como planta hospedeira por *Hypothesis ninonia daeta* (Bdv. 1836) (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Courtney, S. P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. *Anthocharis cardamines* (L.) survival, development and oviposition on different host plants. *Oecologia* 51:81-86.
- Courtney, S. P. 1986. The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. *Advances in Ecological Research* 15:51-131.
- Courtney, S. P. e A. E. Duggan. 1983. The population biology of the Orange Tip butterfly *Anthocharis cardamines* in Britain. *Ecological Entomology* 8:271-281.
- Daily, G. C. e P. R. Ehrlich. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* 4:35-55.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by larvae of a pyralid moth. *Ecology* 68:87-97.

- Danciguer, L. 1996. Aspectos da regeneração de duas espécies arbóreas em um fragmento florestal do sudeste brasileiro. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Deevey, E. S., Jr. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 22:283-314.
- DeJong, R., R. I. Vane-Wright e P. R. Ackery. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Entomologica Escandinavica* 27:65-101.
- Dempster, J. P. 1982. The ecology of cinnabar moth, *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera: Arctiidae). *Advances in Ecological Research* 12:1-36.
- Dempster, J. P. 1983. The natural control of populations of butterflies and moths. *Biological Review* 58:461-481.
- Dempster, J. P. 1984. The natural enemies of butterflies. pp. 9-21, in R. I. Vane-Wright e P. R. Ackery (eds.) *The biology of butterflies*. Symposium of the Royal Entomological Society, Academic Press, London.
- Dempster, J. P. e E. Pollard. 1981. Fluctuations in resource availability and insect populations. *Oecologia* 50:412-416.
- DeVries, P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26:98-108.
- DeVries, P. J. e T. R. Walla. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:1-15.
- DeVries, P. J., D. Murray e R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in na Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62:343-364.
- DeVries, P. J., T. R. Walla e H. Greeney. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68:333-353.
- Didham, R. K., J. Ghazoul e N. E. Stork. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11:255-259.

- Didham, R. K., P. Hammond, J. Lawton, P. Eggleton e N. E. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragments. *Ecological Monographs* 68:295-323.
- Ehrlich, P. R. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. pp. 25-40, in R. I. Vane-Wright e P. R. Ackery (eds.) *The biology of butterflies*. Symposium of the Royal Entomological Society, Academic Press, London.
- Ehrlich, P. R. e L. E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* 5:69-82.
- Elgar, M. A. e N. E. Pierce. 1988. Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. pp. 59-75, in T. H. Clutton-Brock (ed.) *Reproductive success: studies on individual variation in constraining breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Emmel, T. C. e C. F. Leck. 1969. Seasonal changes in organization of tropical rain forest butterflies populations in Panama. *Journal of Research on the Lepidoptera* 8:133-152.
- Erwin, T. L. 1983. Beetles and other arthropods in the tropical forest canopies at Manaus, Brasil, sampled with insecticidal fogging techniques. pp. 59-75, in S. L. Sutton, T. C. Whithmore e A. C. Chadwick (eds.) *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Erwin, T. L. 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. pp. 145-154, in E. O. Wilson (ed.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
- Estiarte M., I. Filella, J. Serra e J. Peñuelas. 1994. Effects of nutrient and water stress on leaf phenolic content of peppers and susceptibility to generalist herbivore *Helicoverpa armigera* (Hubner). *Oecologia* 99:387-391.
- Faeth, S. H. 1990. Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): consequences and causes. *Journal of Animal Ecology* 59:569-586.
- Feeny, P. P., W. S. Blau e P. M. Kareiva. 1985. Larval growth and survivorship of the black swallowtail butterfly in central New York. *Ecological Monographs* 55:167-187.
- Fischer, K. e K. Fiedler. 2000. Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food plants: evidence against the nitrogen limitation hypothesis. *Oecologia* 124:235-241.

- Fisher, R. A., A. S. Corbet e C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12:42-58.
- Fox, J. F. 1979. Intermediate-disturbance hypothesis. *Science* 204:1344-1345.
- Fox, L. R. e J. Eisenbach. 1992. Contrary choices: possible exploitation of enemy-free space by herbivore insects in cultivated vs. wild crucifers. *Oecologia* 89:574-579.
- Freitas, A. V. L. 1993. Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa*: a relict ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 47:87-105.
- Freitas, A. V. L. 1996. Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its associated Atlantic forest Ithomiinae community. *Journal of the Lepidopterists' Society* 50:273-289.
- Freitas, A. V. L. e R. R. Ramos. 2001. Population biology of *Parides anchises nephalion* (Papilionidae) in a coastal site in Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61:623-630.
- Freitas, A. V. L., J. Vasconcellos-Neto, F. Vanini, J. R. Trigo e K. S. Brown, Jr. 2001. Population studies of *Aeria olena* and *Tithorea harmonia* (Nymphalidae, Ithomiinae) in Southeastern Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society* 55:150-157.
- Frey, D. F. e K. L. H. Leong. 1993. Can microhabitat selection or differences in "catchability" explain male-biased sex ratios in overwintering populations of monarch butterflies? *Animal Behaviour* 45:1025-1027.
- Galetti, M. 1993. Diet of the scaly-headed pionus (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25:419-425.
- Gaston, J. K. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5:283-296.
- Gaston, J. K. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Gilbert, L. E. e M. C. Singer. 1975. Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:365-397.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin* 53:7-26.

- Godfray, H. C. J., O. T. Lewis e J. Memmott. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 354:1811-1824.
- Gotelli, N. J. e R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Gotthard, K., S. Nylin e C. Wiklund. 1994. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Oecologia* 99:281-289.
- Gould, J. R., J. S. Elkinton e W. E. Wallner. 1990. Density-dependent suppression of experimentally created gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Limntriidae), populations by natural enemies. *Journal of Animal Ecology* 59:213-233.
- Groombridge, B. 1992. Global biodiversity. Chapman e Hall, London.
- Grundel, R., N. B. Pavilovic e C. L. Sulzman. 1998. The effect of canopy cover and seasonal change on host plant quality for the endangered Karner blue butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*). *Oecologia* 114:243-250.
- Häggström, H. e S. Larsson. 1995. Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Oecologia* 104:308-315.
- Halffter, G., M. A. Favila e V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* 84:131-156.
- Hairston, N. G., F. E. Smith e L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94:421-424.
- Hanski, I. e M. Kuussaari. 1995. Butterfly metapopulation dynamics. pp. 149-171, in N. Cappuccino e P. W. Price (eds.) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California.
- Harcourt, D. G. 1966. Major factors in survival of the immature stages of *Pieris rapae* L. *Canadian Entomologist* 98:653-662.
- Harrison, S. 1994. Resources and dispersal as factors limiting a population of the tussock moth (*Orgyia vetusta*), a flightless defoliator. *Oecologia* 99:27-34.
- Harrison, S. e N. Cappuccino. 1995. Using density-manipulation experiments to study population regulation. pp. 131-147, in N. Cappuccino e P. W. Price (eds.) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California.

- Hassell, M. P. 1985. Insect natural enemies as regulating factors. *Journal of Animal Ecology* 54:323-334.
- Hassell, M. P. 1987. Detecting regulation in patchily distributed animal populations. *Journal of Animal Ecology* 56:705-713.
- Hassell, M. P., J. Latto e R. M. May. 1989. Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. *Journal of Animal Ecology* 58:883-892.
- Haukioja, E. 1993. Effects of food and predation on population dynamics. pp. 425-447, in N. E. Stamp e T. M. Casey (eds.) *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York.
- Haukioja, E. e S. Neuvonen. 1985. The relationship between size and reproductive potential in male and female *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae). *Ecological Entomology* 10:267-270.
- Haukioja, E., K. Kapiainen, P. Niemelä e J. Tuomi. 1983. Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore cycles: complementary or exclusive alternatives. *Oikos* 40:419-432.
- Haukioja, E., J. Suomela e S. Neuvonen. 1985. Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia* 65:363-369.
- Hawkins, B. A., H. V. Cornell e M. E. Hochberg. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78:2145-2152.
- Hayes, J. L. 1981. The population ecology of a natural population of the pierid butterfly *Colias alexandra*. *Oecologia* 49:188-200.
- Hayes, J. L. 1984. *Colias alexandra*: a model for the study of natural populations of butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera* 23:113-124.
- Hernández, M. I. M. 2000. Morfometria de besouros escarabeídeos (Coleoptera: Scarabeidae) de uma comunidade de Floresta Atlântica. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Hill, J. K., K. C. Hamer, L. A. Lace e W. M. T. Banham. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32:754-760.

- Hirose, Y., I. Susuki, M. Takagi, K. Hiehata, M. Yamasaki, M. Kimoto, M. Yamanaka, M. Iga e K. Yamaguchi. 1980. Population dynamics of the citrus swallowtail *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae): mechanisms stabilizing its numbers. *Researches on Population Ecology* 21:260-285.
- Holyoak, M. 1993. The frequency of detection of density dependence in insect orders. *Ecological Entomology* 18:339-347.
- Honek, A. 1993. Intraespecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66:483-492.
- Huffaker, C., A. Berryman e P. Turchin. 1999. Dynamics and regulation of insect populations. pp. 269-312, in C. B. Huffaker e A. P. Gutierrez (eds.) *Ecological entomology*, 2<sup>nd</sup> edition, John Wiley, NY.
- Hughes, R. G. 1986. Theories and models of species abundance. *American Naturalist* 128:879-899.
- Hughes, J. B. e O. L. Petchey. 2001. Merging perspectives on biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution* 16:222-223.
- Hughes, J. B., G. C. Daily e P. R. Ehrlich. 1998. Use of fruit bait traps for monitoring of butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista de Biologia Tropical* 46:697-704.
- Hunter, M. D. e P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732.
- Hunter, M. D., G. C. Varley e G. R. Gradwell. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:9176-9181.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Janz, N., S. Nylin e N. Wedell. 1994. Host plant utilization in the comma butterfly: sources of variation and evolutionary implications. *Oecologia* 99:132-140.
- Joern, A. e S. T. Behmer. 1998. Impact of the diet quality on demographic attributes in adult grasshoppers and the nitrogen limitation hypothesis. *Ecological Entomology* 23:174-184.
- Jones, R. E. 1977. Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. *Journal of Animal Ecology* 46:195-212.



- Jones, R. E., J. R. Hart e G. D. Bull. 1982. Temperature, size and egg production in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* L. Australian Journal of Zoology 30:223-232.
- Jones, R. E. e J. Rienks. 1987. Reproductive seasonality in the tropical genus *Eurema* (Lepidoptera: Pieridae). Biotropica 19:7-16.
- Karlsson, B. e P.-O. Wickman. 1990. Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.). Functional Ecology 4:609-617.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. Ecology 70:1715-1725.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological methodology. 2<sup>nd</sup> edition, Benjamin Cummings.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- Lacroix, G. e L. Abbadie. 1998. Linking biodiversity and ecosystem function: an introduction. 19:189-193.
- Lawton, J. H. 1992. There are not 10 million kinds of population dynamics. Oikos 63:337-338.
- Lawton, J. H. e D. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. American Naturalist 118:317-338.
- Leather, S. R. 1985. Oviposition preference in relation to larval growth rates and survival in the pine beauty moth, *Panolis flammea*. Ecological Entomology 10:213-217.
- Leyva, K. J., K. M. Clancy e P. W. Price. 2000. Oviposition preference and larval performance of the western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). Environmental Entomology 29:281-289.
- Lewis, O. T. 2001. Effect of experimental selective logging on tropical butterflies. Conservation Biology 15:389-400.
- Lyons, K. G. e M. W. Schwartz. 2001. Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. Ecology Letters 4:358-365.
- Loader, C., e H. Damman. 1991. Nitrogen content of food plants and vulnerability of *Pieris rapae* to natural enemies. Ecology 72:1586-1590.

- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. Rylands, J. Malcolm, J. R. C. E. Quintela, L. H. Harper, K. S. Brown, A. H. Powell, G. V. N. Powell, H. O. R. Schubart e M. B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation of Amazon forest fragments. pp. 257-285, in M. E. Soulé (ed.) Conservation biology: science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Ludwig, J. A. e J. F. Reynolds. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. Wiley, New York, USA.
- Mackay, D. A. e M. C. Singer. 1982. The basis of apparent preference for isolated plants by ovipositing *Euptychia libye* butterflies. Ecological Entomology 7:299-303.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mattson, W. J. e J. M. Scriber. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber and mineral considerations. pp. 105-146, in F. Slansky e J. G. Rodriguez (eds.) Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Matson, P. A. e M. D. Hunter. 1992. The relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. Ecology 73:723.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. pp. 81-120, in M. L. Cody e J. M. Diamond (eds.). Ecology and evolution of communities. Harvard University Press.
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature 261:459-467.
- May, R. M. 1988. How many species are there on earth? Science 241:1441-1449.
- May, R. M. 1990. How many species? Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 330:293-304.
- Mayhew, P. J. 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. Trends in Ecology and Evolution 16:165-167.
- McIntosh, R. P. 1991. The background of ecology: concept and theory. Cambridge University Press.
- Melo, A. S. e C. G. Froehlich. 2001. Evaluation of methods for estimating macroinvertebrate species richness using individual stones in tropical streams. Freshwater Biology 46:711-721.

- Menna-Barreto, Y. e A. M. Araújo. 1985. Evidence for host plant preference in *Heliconius erato phyllis* from southern Brazil (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 24:41-46.
- Morais, A. B. B. e K. S. Brown, Jr. 1991. Larval foodplant and other effects on troidine guild composition (Papilionidae) in southeastern Brazil. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 30:19-37.
- Morellato, L. P. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Morellato, P. C. e H. F. Leitão-Filho. (eds.) 1995. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, SP.
- Morse, D. R., N. E. Stork e J. H. Lawton. 1988. Species number, species abundance and body length relationship of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology* 13:25-37.
- Murdoch, W. W. 1970. Population regulation and population inertia. *Ecology* 51:497-502.
- Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271-287.
- Murray, B. R., B. L. Rice, D. A. Keith, P. J. Myerscough, J. Howell, A. G. Floyd, K. Mills e M. Westoby. 1999. Species in the tail of rank-abundance curves. *Ecology* 80:1806-1816.
- Myers, J. H. e B. J. Post. 1981. Plant nitrogen and fluctuations of insect populations: a test with the cinnabar moth-tansy ragwort system. *Oecologia* 48:151-156.
- Nakasuji, F. 1982. Population dynamics of a migrant skipper butterfly, *Parnara guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). II. Survival rates of immature stages in paddy fields. *Researches on Population Ecology* 24:157-173.
- Nicholson, A. J. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2:131-178.
- Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2:9-65.
- Novotný, V. e I. Basset. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89:564-572.
- Nylin, S. 1988. Host plant specialization and seasonality in a polyphagous butterfly *Polygonia c-album* (Nymphalidae). *Oikos* 53:381-386.

- Nylin, S. e N. Janz. 1993. Oviposition preference and larval performance in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): the choice between bad and worse. *Ecological Entomology* 18:394-398.
- Nylin, S., P.-O. Wickman e C. Wiklund. 1995. An adaptive explanation for male-biased sex ratios in overwintering monarch butterflies. *Animal Behaviour* 49:511-514.
- Ohgushi, T. 1995. Adaptive behavior produces stability in herbivorous lady beetle populations. pp. 303-319, in N. Cappuccino e P. W. Price (eds.) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California.
- Ohgushi, T. e H. Sawada. 1985. Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in a herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *Journal of Animal Ecology* 54:781-796.
- Ohsaki, N. e Y. Sato. 1994. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75:59-68.
- Ohsaki, N. e Y. Sato. 1999. The role of parasitoids in evolution of habitat and larval food plant preference by three *Pieris* butterflies. *Research on Population Ecology* 41:107-119.
- Orians, G. H. 2000. Biodiversity and ecosystem processes in tropical ecosystems. *Revista de Biologia Tropical* 48:297-303.
- Osier, T. L., S. Hwang e R. L. Lindroth. 2000. Effects of phytochemical variation in quaking aspen *Populus tremuloides* clones on gipsy moth *Lymantria dispar* performance in the field and laboratory. *Ecological Entomology* 25:197-207.
- Passos, L. C. 1995. Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em mata semidecídua. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Peck, S. B. e A. Forsyth. 1982. Composition, structure and competitive behaviour in a guild of equatorial rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:1624-1634.
- Penz, C. M. e A. M. Araújo. 1991. Interaction between *Papilio hectorides* (Papilionidae) and four host plants (Piperaceae, Rutaceae) in a southern brazilian population. *Journal of Research on the Lepidoptera* 29:161-171.
- Pimm, S. L. 1991. *The balance of nature?* University of Chicago Press, Chicago.

- Pinheiro, C. E. G. e J. V. C. Ortiz. 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brazil. *Journal of Biogeography* 19:505-511.
- Platt, H. M., K. M. Shaw e P. J. D. Lamshead. 1984. Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia* 118:59-66.
- Podoler, H. e D. Rogers. 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. *Journal of Animal Ecology* 44:85-115.
- Pollard, E. 1979. Population ecology and change in the range of the white admiral butterfly, *Ladoga camilla* L. in England. *Ecological Entomology* 4:61-74.
- Portugal, A. H. A. 2000. Defesa química em larvas da borboleta *Mechanitis polymnia* (Nymphalidae: Ithomiinae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73:733-746.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- Price, P. W. 1991. Darwinian methodology and the theory of insect herbivore population dynamics. *Annals of the Entomological Society of America* 84:465-473.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson e A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence on plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65.
- Purvis, A. e A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212-219.
- Pyke, D. A. e J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67:240-245.
- Quintero, H. E. 1988. Population dynamics of the butterfly *Heliconius charitonius* L. in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*. 24:155-160.
- Raguso, R. e J. Llorente-Bousquets. 1990. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtla Mts., Vera Cruz, Mexico, revisited: species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera* 29:105-133.
- Ramos, F. A. 2000. Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera* 35:29-41.
- Ramos, R. R. e A. V. L. Freitas. 1999. Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 53:11-21.

- Rausher, M. D. 1980. Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34:342-355.
- Rausher, M. D. 1982. Population differentiation in *Euphydryas editha* butterflies: larval adaptation to different hosts. *Evolution* 36:581-590.
- Rausher, M.D. e D. Papaj. 1983. Demographic consequences of conspecific host discrimination by *Battus philenor* butterflies. *Ecology* 64:1402-1410.
- Ricklefs, R. E. 1996. A economia da natureza. 3ª edição, Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ.
- Riley, T. J. 1988a. Effect of larval photoperiod on mating and reproductive diapause in seasonal forms of *Anaea andria* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 42:263-268.
- Riley, T. J. 1988b. Effect of larval photoperiod on incidence of adult seasonal forms in *Anaea andria* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61:224-227.
- Rodrigues, J. J. S., K. S. Brown, Jr. e A. Ruzsczyk. 1993. Resources and conservation of neotropical butterflies in urban forest fragments. *Biological Conservation* 64:3-9.
- Roininen, H. e J. Tahvanainen. 1989. Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies. *Ecology* 70:129-136.
- Saalfeld, K. e A. M. Araújo. 1981. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph.). I. Demography of a natural population. *Revista Brasileira de Biologia* 41:855-860.
- Samways, M. J. 1994. *Insect conservation biology*. Chapman and Hall, London, RU.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Schroeder, L. A. 1986. Protein limitation of a tree feeding Lepidopteran. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 41:115-120.
- Schultz, J. C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diet, but plant chemistry is central. *Ecology* 69:896-897.
- Schwartz, M. W., C. A. Brigham, J. D. Hoeksema, K. G. Lyons, M. H. Mills e P. J. van Mantgem. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122:297-305.

- Scriber, J. M. e F. Slansky. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26:183-211.
- Shapiro, A. M. 1979. Weather and the lability of breeding populations of the checkered white butterfly, *Pieris protodice*. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 17:1-23.
- Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. pp. 197-242, *in* J. M. Cherret (ed.) *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Singer, M. C. 1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 176:75-77.
- Singer, M. C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution* 37:389-403.
- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. pp. 65-94, *in* J. R. Miller e T. A. Miller (eds.) *Insect-plant interactions*. Springer-Verlag.
- Singer, M. C., D. Ng e C. D. Thomas. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. *Evolution* 42:977-985.
- Singer, M. C. e P. R. Ehrlich. 1991. Host specialisation of satyrine butterflies and their responses to habitat fragmentation in Trinidad. *Journal of Research on the Lepidoptera* 30:248-256.
- Slansky, F. e P. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated foodplants. *Ecological Monographs* 47:209-228.
- Smiley, J. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science* 201:745-747.
- Sokal, R. e J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3<sup>rd</sup> edition, W. H. Freeman, San Francisco.
- Souza, O. F. G. e V. K. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10:197-206.
- Spitzer, K. 1983. Seasonality of the butterfly fauna in southeastern Vietnam (Papilionidae). *The Journal of Research on the Lepidoptera* 22:126-130.

- Spitzer, K., V. Novotný, M. Tonner e J. Leps. 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a montane tropical rain forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* 20:109-121.
- Spitzer, K., J. Jaros, J. Havelka e J. Leps. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80:9-15.
- Stiling, P. 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. *Journal of Animal Ecology* 57:581-593.
- Stoks, R. 2001a. Male-biased sex ratios in mature damselfly populations: real or artefact? *Ecological Entomology* 26:181-187.
- Stoks, R. 2001b. What causes male-biased sex ratios in mature damselfly populations? *Ecological Entomology* 26:188-197.
- Stork, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of Linnean Society* 35:321-337.
- Strong, D. R., J. H. Lawton e T. R. Southwood. 1984a. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell, Oxford.
- Strong, D. R., D. Simberloff, L. G. Abele e A. B. Thistel. (eds.) 1984b. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* 116:770-787.
- Tabashnik, B. E. 1980. Population structure of pierid butterflies. *Oecologia* 47:175-183.
- Tabashnik, B. E. 1982. Responses of pest and non-pest *Colias* butterfly larvae to intraspecific variation in leaf nitrogen and water content. *Oecologia* 55:389-394.
- Taylor, M. F. J. 1984. The dependence of development and fecundity of *Samea multiplicalis* on early larval nitrogen intake. *Journal of Insect Physiology* 30:779-785.
- Thompson, J. N. 1988a. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 47:3-14.



- Thompson, J. N. 1988b. Variation in preference and specificity in monophagous and oligophagous swallowtail butterflies. *Evolution* 42:118-128.
- Thompson, J. N. 1988c. Evolutionary genetics of oviposition preference of swallowtail butterflies. *Evolution* 42:1223-1234.
- Thompson, J. N. e O. Pellmyr. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36:65-89.
- Thompson, J. N. e D. Althoff. 1999. Insect diversity and the trophic complexity of communities. pp. 537-552 in C. B. Huffaker e A. P. Gutierrez (eds.) *Ecological entomology*, 2<sup>o</sup> edition, John Wiley, NY.
- Tokeshi, M. 1991. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24:111-186.
- Tokeshi, M. 1999. Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science. Oxford, UK.
- Turchin, P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature* 344:660-663.
- Turchin, P. 1995. Population regulation: old arguments and a new synthesis. pp. 19-40, in N. Cappuccino e P. W. Price (eds.) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, California.
- Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurements of plant water status. *Plant Soil* 58:339-366.
- Underwood, D. D. L. A. e A. M. Shapiro. 1999. A male-biased primary sex ratio and larval mortality in *Eucheira socialis* (Lepidoptera: Pieridae). *Evolutionary Ecology Research* 1:703-717.
- Valladares, G. e J. H. Lawton. 1991. Host-plant selection in the holly leaf-miner: does mother know best? *Journal of Animal Ecology* 60:227-240.
- Vane-Wright, R. I. e P. R. Ackery. (eds.) 1984. The biology of butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society, Academic Press, London.
- Vanini, F., V. Bonato e A. V. L. Freitas. 1999. Polyphenism and population biology of *Eurema elathea* (Pieridae) in a disturbed environment in tropical Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society* 53:159-168.

- Varley, G. C. e G. R. Gradwell. 1960. Key factors in insect population studies. *Journal of Animal Ecology* 29:399-401.
- Varley, G. C. e G. R. Gradwell. 1970. Recent advances in insect population dynamics. *Annual Review of Entomology* 15:1-24.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell e M. P. Hassel. 1973. *Insect population ecology*. Blackwell, Oxford.
- Vasconcellos-Neto, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumaré-SP. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Vickery, W. L. e T. D. Nudds. 1984. Detection of density-dependent effects in annual duck censuses. *Ecology* 65:96-104.
- Walther, B. A. e S. Morand. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116:395-405.
- Warren, M. S., E. Pollard e T. J. Bibby. 1986. Annual and long term changes in a population of the wood white butterfly *Leptidea sinapis*. *Journal of Animal Ecology* 55:707-719.
- Watanabe, M. 1981. Population dynamics of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L., in a deforested area. *Researches on Population Ecology* 23:74-93.
- Watt, A. D. 1988. Effects of stress-induced changes in plant quality and host plant species on the population dynamics of the pine beauty moth in Scotland: partial life tables of natural and manipulated populations. *Journal of Applied Ecology* 25:209-221.
- Watt, W. B., F. S. Chew, L. R. G. Snyder, A. G. Watt e D. E. Rothschild. 1977. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane *Colias* species. *Oecologia* 27:1-22.
- Watt, W. B., D. Han e B. E. Tabashnik. 1979. Population structure of pierid butterflies. II. A "native" population of *Colias philodice eriphyle* in Colorado. *Oecologia* 44:44-52.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. 2<sup>nd</sup> edition, MacMillan, New York.
- White, T. R. C. 1978. The importance of relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33:71-86.
- White, T. C. R. 1993. *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals*. Springer, Berlin.

- Wickman, P.-O. 1985. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly *Coenonympha pamphilus* L. *Animal Behavior* 33:1162-1168.
- Wiklund, C. 1981. Generalist vs. specialist oviposition behaviour in *Papilio machaon* and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos* 36:163-170.
- Williams, K. S. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval hostplants. III. Oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia* 56:336-340.
- Wilkinson, L. 1988. SYSTAT: The system for statistics. SYSTAT Inc. Evanston, IL, USA.
- Wilson, E. O. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington, D.C.
- Wilson, E. O. 1992. Diversidade da vida. Companhia das Letras, São Paulo.
- Woiwod, I. P. e I. Hanski. 1992. Patterns of density dependence in moths and aphids. *Journal of Animal Ecology* 61:619-629.
- Wolda, H. 1978a. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist* 112:1017-1045.
- Wolda, H. 1978b. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47:369-381.
- Wolda, H. 1983. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. pp. 93-105, in S. L. Sutton; T. C. Whitmore e A. C. Chadwick (eds.) *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19:1-18.
- Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia* 89:47-52.
- Wolda, H. 1995. The demise of the population regulation controversy? *Researches in Population Ecology* 37:91-93.
- Wolda, H. e R. Foster. 1978. *Zunacetha annulata* (Lep.: Diptidae), an outbreak insect in a Neotropical forest. *Geo-Eco-Trop.* 2:443-454.
- Wolda, H. e R. W. Flowers. 1985. Seasonality and diversity of mayfly adults (Ephemeroptera) in a "nonseasonal" tropical environment. *Biotropica* 17:330-335.
- Wolda, H. e B. Dennis. 1993. Density dependent tests, are they? *Oecologia* 95:581-591.
- Wood, B. e P. Gillman. 1998. The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. *Biodiversity and Conservation* 7:597-616.

- Young, A. M. 1981. Notes on the seasonal distribution of *Anaea* butterflies (Nymphalidae) in tropical dry forests. *Acta Oecologica* 2:17-30.
- Young, A. M. e M. W. Moffet. 1979. Studies on the population biology of the tropical butterfly *Mechanitis isthmia* in Costa Rica. *American Midland Naturalist* 101:309-319.
- Zabel, J. e T. Tschamke. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116:419-425.

## Apêndices

### A1. Estimadores de riqueza

1. Chao 1 estima o número de espécies num conjunto com base no número de espécies raras presentes nas amostras,

$$\text{Chao 1} = S_{\text{OBS}} + (\underline{a}^2/2\underline{b}), \text{ onde}$$

$S_{\text{OBS}}$  = número observado de espécies em uma amostra;  $\underline{a}$  = número de espécies observadas representadas por um único indivíduo (número de “singletons”);  $\underline{b}$  = número de espécies observadas representadas exatamente por dois indivíduos nessa amostra (número de “doubletons”).

2. Chao 2 estima o número de espécies com base na presença ou ausência das espécies nas sub-amostras compondo a amostra total,

$$\text{Chao 2} = S_{\text{OBS}} + (\underline{L}^2/2\underline{M}), \text{ onde}$$

$\underline{L}$  = número de espécies que ocorrem somente em uma sub-amostra (espécies únicas) e  $\underline{M}$  = número de espécies que ocorrem em exatamente duas sub-amostras.

3. O jacknife de primeira ordem – Jack 1 – baseia-se no número de espécies que ocorrem em apenas uma sub-amostra ( $\underline{L}$ ),

$$\text{Jack 1} = S_{\text{OBS}} + \underline{L}[(\underline{n} - 1)/\underline{n}], \text{ onde}$$

$\underline{L}$  é o número de espécies capturadas em apenas uma sub-amostra;  $S_{\text{OBS}}$  é o número de espécies observadas  $S(\text{obs})$  e  $\underline{n}$  é o número de sub-amostras.

4. O jackknife de Segunda ordem – Jack 2 – utiliza o número de espécies que ocorrem em uma única sub-amostra ( $\underline{L}$ ) e o número de espécies que ocorrem em exatamente duas sub-amostras ( $\underline{M}$ ),

$$\text{Jack 2} = S_{\text{OBS}} + \{[\underline{L}(2\underline{n}-3)/\underline{n}] - [\underline{M}(\underline{n}-2)^2/\underline{n}(\underline{n}-1)]\}$$

5. O estimador Bootstrap utiliza a proporção de sub-amostras que contém cada espécie  $j$  ( $p_j$ ).

$$\text{Boot} = S_{\text{OBS}} + \sum_{i=1}^{S_{\text{OBS}}} (1 - p_i)^n$$

## A2. Diversidade Beta

Índice  $\beta_w = (S/\alpha) - 1$  onde,

$S$  = número total de espécies;  $\alpha$  = riqueza média de espécies em sub-amostras temporais ou espaciais.

A3. Distribuição mensal de indivíduos capturados na Borda, Trilha Central e Interior da Mata, agrupados por sexo.

Mês	M_B	F_B	M_T	F_T	M_I	F_I	M_Total	F_Total	Total
M (1999)	20	7	51	21	1	6	72	34	106
A	34	13	37	15	2	4	73	32	105
M	8	5	8	3	1	0	17	8	25
J	0	2	1	0	0	0	1	2	3
J	3	0	3	2	0	0	6	2	8
A	3	0	4	2	0	0	7	2	9
S	1	3	7	4	4	2	12	9	21
O	4	2	13	9	3	0	20	11	31
N	4	1	8	5	2	1	14	7	21
D	2	2	6	3	2	1	10	6	16
J (2000)	7	2	10	2	4	2	21	6	27
F	5	5	9	2	1	0	15	7	22
M	19	2	22	11	0	2	41	15	56
A	10	2	19	9	1	4	30	15	45
M	6	1	9	3	1	0	16	4	20
J	9	2	23	12	6	2	38	16	54
J	10	3	21	8	7	2	38	13	51
A	2	2	16	7	6	3	24	12	36
S	6	2	7	4	1	4	14	10	24
O	8	2	19	10	10	3	37	15	52
N	15	3	13	3	3	2	31	8	39
D	4	0	15	7	5	1	24	8	32
J (2001)	12	0	23	4	3	8	38	12	50
F	3	3	8	2	5	2	16	7	23
M	4	3	0	0	0	0	4	3	7
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0

M\_B = macho da borda; F\_B = fêmea da borda; M\_T = macho da trilha;

F\_T = fêmea da trilha; M\_I = macho do interior da mata; F\_I = fêmea do interior da mata