

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E

RECURSOS NATURAIS

SISTEMA HOSPEDEIRO-PARASITOIDE ASSOCIADO À

Piper glabratum Kunth e *P. mollicomum* Kunth

(PIPERACEAE) EM FRAGMENTOS DE MATA NO

MUNICÍPIO DE SÃO CARLOS, SP.

Eduardo Mitio Shimbori

Orientação: Profa. Dra. Angélica Maria Penteado Martins Dias

- São Carlos -

2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E

RECURSOS NATURAIS

SISTEMA HOSPEDEIRO-PARASITOIDE ASSOCIADO À

Piper glabratum Kunth e *P. mollicomum* Kunth

(PIPERACEAE) EM FRAGMENTOS DE MATA NO

MUNICÍPIO DE SÃO CARLOS, SP.

Eduardo Mitio Shimbori

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

- São Carlos -

2009

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

S588sh

Shimbori, Eduardo Mitio.

Sistema hospedeiro-parasitoide associado à *Piper glabratum* Kunth e *P. mollicomum* Kunth (Piperaceae) em fragmentos de mata no município de São Carlos, SP / Eduardo Mitio Shimbori. -- São Carlos : UFSCar, 2010.
167 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2009.

1. Entomologia. 2. Hymenoptera parasítica. 3. Interações tritróficas. 4. Lepidoptera. 5. Tachinidae. 6. Ecologia. I. Título.

CDD: 595.7 (20^a)

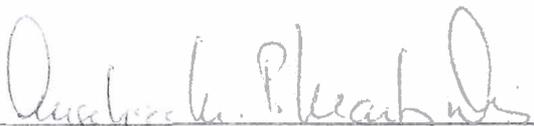
Eduardo Mitio Shimbori

**SISTEMA HOSPEDEIRO-PARASITOIDE ASSOCIADO A *Piper glabratum* Künth e
P. mollicomum Künth (PIPERACEAE) EM FRAGMENTOS DE MATA NO
MUNICÍPIO DE SÃO CARLOS, SP**

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovada em 04 de maio de 2009

BANCA EXAMINADORA

Presidente 

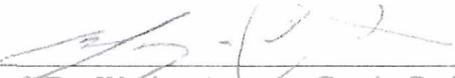
Prof. Dra. Angélica M. P. M. Dias
(Orientadora)

1º Examinador 

Prof. Dra. Odete Rocha
PPGERN/UFSCar

2º Examinador 

Prof. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
PPGERN/UFSCar

3º Examinador 

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy
USP/ESALQ/Piracicaba-SP

4º Examinador 

Prof. Dr. Valmir Antonio Costa
Instituto Biológico/Campinas-SP


Prof. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
Coordenadora
PPGERN/UFSCar

Orientação:

Profa. Dra. Angélica Maria Penteado Martins Dias

Co-Orientação:

Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho

Dedicatória

Esta tese é dedicada à memória de Toshiyuki Shimbori

"É um paradoxo a Terra se mover ao redor do Sol e a água ser constituída por dois gases altamente inflamáveis. A verdade científica é sempre um paradoxo, se julgada pela experiência cotidiana que se agarra à aparência efêmera das coisas."

Karl Marx

AGRADECIMENTOS

A Capes – Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – pela bolsa de estudos fundamental para realização deste.

À Profa. Dra. Angélica Maria Penteado Martins Dias pelos anos de orientação.

Ao Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho pela co-orientação e identificação dos lepidópteros.

Ao técnico Ayrton Soares pela disposição e prontidão nas atividades de campo.

Ao Prof. Silvio Shigeo Nihei pela identificação dos Tachinidae.

Ao Prof. Rodolfo Figueiredo pela identificação das principais espécies de *Piper*.

Ao MS. Giordano Ciocheti pelo auxílio no geoprocessamento.

Aos amigos Juliano e Clóvis pelo intensivo trabalho de campo.

A Dra. Magda V. Yamada pelo apoio e discussões ao longo da realização deste trabalho.

Ao amigo Mateus pelas fotos dos parasitóides.

Aos amigos do laboratório pelo convívio, discussões, auxílio na realização deste trabalho e amizade.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos pela oportunidade de realizar este estudo.

Aos membros que participaram da banca de qualificação, Profa. Dra. Susana Trivinho-Strixino, Profa. Dra. Alaíde Fonseca Gessner e Dra. Magda Viviane Yamada pelas sugestões e correções.

Aos professores do PPG-ERN pelos ensinamentos.

Aos professores que compuseram a banca de doutorado: Profa. Dra., Odete Rocha, Profa. Dra. Dalva M. S. Matos, Prof. Dr. Valmir A. Costa e Prof. Dr. Wesley A. C. Godoy.

À Soraya, minha companheira de vida.

Aos amigos de república, pelo companheirismo e cumplicidade ao longo de tantos anos.

Ao Bola e à Peteca pela alegria e brincadeiras.

Aos meus pais,

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste projeto.

Muito Obrigado!

SUMÁRIO

Dedicatória	iv
Epígrafe	v
Agradecimentos	vi
Sumário	1
Elenco de figuras	7
Elenco de tabelas	9
Resumo	10
Abstract	11
1. INTRODUÇÃO	13
1.1 Planta nutridora	13
1.1.1 Diagnose das espécies de <i>Piper</i> estudadas	17
1.2 Herbívoros sobre <i>Piper</i>	17
1.2.1 Herbívoros: larvas de Lepidoptera	20
1.3 Comunidade de parasitoides	21
1.3.1 História Natural dos Parasitoides	22
1.3.2 Ordem Hymenoptera	24
1.3.2.1 Superfamília Ichneumonoidea	25
1.3.2.1.1 Braconidae	27
1.3.2.1.2 Ichneumonidae	28
1.3.2.2 Superfamília Chalcidoidea	29
1.3.2.3 Ordem Diptera: Tachinidae	30
1.3.3 Importância da biologia dos parasitoides	32
1.4 Estudos de relações tritróficos	33
1.5 Dinâmica Populacional Hospedeiro-Parasitoide	37
1.6 Ecologia de paisagem e o processo de fragmentação de habitats	39
1.6.1 Fragmentação e interações hospedeiro-parasitoide	43
2. JUSTIFICATIVAS	47

3. OBJETIVO	48
3.1 Objetivos Específicos	48
4. HIPÓTESES	49
5. MATERIAL E MÉTODOS	50
5.1 Área de Estudo	50
5.1.1 Seleção dos fragmentos	50
5.1.2 Caracterização das localidades de estudo	51
5.1.2.1 Bosque de São Carlos- BS (21°57'41''S e 47°53'4''W)	52
5.1.2.2 Mata Canchim – CA (21°58'10''S e 47°50'29''W)	52
5.1.2.3 Fazenda Invernada – IN (22° 4'7''S e 47°46'13''W)	53
5.1.2.4 Fazenda Macaúbas – MA (21°50'41''S e 47°53'27''W)	53
5.1.2.5 Fazenda do Português – PT (21°48'12''S e 47°48'5''W)	54
5.1.2.6 Fazenda Santa Elisa – ST (21°50'3''S e 47°49'51''W)	54
5.1.2.7 Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) – UF (21°59'9''S e 47°52'43''W)	55
5.1.2.8 Fazenda Vale do Quilombo – VQ (21°51'3''S e 47°47'5''W)	56
5.2 Plantas hospedeiras – <i>P. glabratum</i> e <i>P. mollicomum</i>	56
5.3 Coleta e manutenção das larvas de Lepidoptera	57
5.4 Coleta de parasitoides adultos	60
5.5 Avaliação ambiental dos pontos amostrais	60
5.5.1 Variáveis bióticas e abióticas	61
5.5.1.1 Luminosidade - cobertura de dossel	61
5.5.1.2 Altura aproximada do dossel	61

5.5.1.3 Presença de corpos de água nas proximidades dos pontos	62
5.5.1.4 Número de árvores com diâmetro entre 30 cm a 1,5m de altura	62
5.5.1.5 Riqueza de espécies de <i>Piper</i> presentes nos pontos de coleta	62
5.5.1.6 Densidade de <i>P. glabratum</i> e <i>P. mollicomum</i> nos pontos amostrais	63
5.6 Análise dos Dados	63
6. RESULTADOS	67
6.1 Espécies de Lepidoptera obtidas	67
6.2 Parasitoides	71
6.2.1 Mortalidade de herbívoros pelos parasitoides	72
6.2.2 Parasitoides da ordem Hymenoptera	73
6.2.2.1 Chalcidoidea	74
6.2.2.1.1 Chalcididae	74
6.2.2.1.2 Encyrtidae	75
6.2.2.1.3 Eulophidae	76
6.2.2.1.4 Perilampidae	78
6.2.2.1.5 Pteromalidae	79
6.2.2.2 Ichneumonoidea	80
6.2.2.2.1 Braconidae	80
6.2.2.2.1.1 Doryctinae	80
6.2.2.2.1.2 Macrocentrinae	81
6.2.2.2.1.3 Meteorinae	81
6.2.2.2.1.4 Microgastrinae	82
6.2.2.2.1.5 Orgilinae	84
6.2.2.2.1.6 Rogadinae	85
6.2.2.2.2 Ichneumonidae	85
6.2.2.2.2.1 Anomaloniae	86

6.2.2.2.2 Banchinae	86
6.2.2.2.3 Campopleginae	87
6.2.2.2.4 Cremastinae	91
6.2.2.2.5 Cryptinae	92
6.2.2.2.6 Ichneumoninae	93
6.2.2.2.7 Mesochorinae	93
6.2.2.2.8 Ophioninae	94
6.2.2.2.9 Pimplinae	94
6.2.2.2.10 Tryphoninae	95
6.2.2.3 Diptera: Tachinidae	95
6.2.2.3.1 Exoristinae	97
6.2.2.3.1.1 Blondeliini	97
6.2.2.3.1.2 Eryciini	99
6.2.2.3.1.3 Goniini	100
6.2.2.3.2 Tachininae	101
6.2.2.3.2.1 Polideini	101
6.2.2.3.2.2 Siphonini	101
6.2.2.3.2.3 Tachinini	102
6.3. Fauna de Ichneumonoidea obtida por Malaise	103
6.4 Variáveis ambientais	108
6.5 Larvas de Lepidoptera sobre <i>Piper glabratum</i> e <i>P. mollicomum</i>	111
6.5.1 Herbívoros especialistas, generalistas e raros	115
6.6 Redes alimentares	116
6.6.1 Hiperparasitoides	121
6.7 Distribuição temporal	122
6.7.1 Herbívoros	122
6.7.2 Parasitoides	126
6.8 Guildas de parasitoides sobre <i>E. tegularia</i>	127

6.9 Fenologia de Ichneumonoidea adultos obtidos por armadilhas Malaise	129
6.10 Distribuição espacial	129
7. DISCUSSÃO	133
7.1 Rede alimentar de parasitoides	133
7.2 Riqueza de espécies de parasitoides e esforço amostral	135
7.3 Especificidade dos parasitoides pelos hospedeiros	137
7.4 Distribuição temporal	138
7.5 Interações tritróficas e distribuição espacial	139
8. CONCLUSÕES	144
8.1 Teste de hipótese	145
9. PROPOSTAS PARA FUTUROS ESTUDOS	147
10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	148
11. ANEXOS	
<p>Anexo I. Figuras 1 a 8. 1, <i>Glyptapanteles</i> (Hymenoptera, Braconidae, Microgastrinae) ♀; 2, <i>Casinaria</i> sp (Hymenoptera, Ichneumonidae, Campopleginae) ♂; 3, casulo de <i>Casinaria</i> sp; 4, <i>Distatrix solanae</i> (Hymenoptera, Braconidae, Microgastrinae) ♀; 5, casulo de <i>D. solanae</i>; 6, aparato bucal da larva de último instar de <i>D. solanae</i>; 7, <i>Leschenaultia</i> af <i>brooksi</i> (Diptera, Tachinidae) ♂, 8, pupário de <i>L. af brooksi</i>.</p> <p>Anexo II. Tabela 1. Frequência de ocorrência de lagartas para cada ponto amostral e por espécies de planta hospedeira (G: <i>P. glabratum</i> e M: <i>P. mollicomum</i>). Espécies de Lepidoptera criadas com sucesso.</p> <p>Anexo III. Tabelas 1 a 4. Frequência de ocorrência de parasitoides obtidos e seus respectivos hospedeiros.</p> <p>Tabela 1. Frequência de ocorrência de parasitoides primários (F.O.) e seus respectivos hospedeiros sobre <i>P. glabratum</i></p>	

Tabela 2. Frequência de ocorrência de parasitoides primários (F.O.) e seus respectivos hospedeiros sobre *P. mollicomum*

Tabela 3. Frequência de ocorrência de parasitoides secundários (F.O.) e seus respectivos hospedeiros sobre *P. glabratum*

Tabela 4. Frequência de ocorrência de parasitoides secundários e seus respectivos hospedeiros sobre *P. mollicomum*

Anexo IV. Listas de espécies utilizadas na composição das redes alimentares.

Lista 1. Hospedeiros.

Lista 2. Parasitoides primários

Lista 3. Parasitoides secundários

12. Apêndice

Dados meteorológicos referentes ao período amostral. Fonte: Embrapa/Pecuária-Sudeste.

ELENCO DE FIGURAS

Figura 1. Ramo de <i>P. glabratum</i> .	17
Figura 2. Ramo de <i>P. mollicomum</i> com espigas.	17
Figura 3. Mapa da região de São Carlos com limites de municípios e fragmentos de mata semidecídua e cerradão com mais de 10 ha (Paese 2002).	50
Figura 4. Mapa do município de São Carlos com indicação dos pontos de coleta.	51
Figura 5. Planta de <i>P. glabratum</i> no bosque de <i>Pinus elliot</i> na Universidade Federal de São Carlos.	57
Figura 6. Planta de <i>P. mollicomum</i> no bosque de <i>Pinus elliot</i> na Universidade Federal de São Carlos.	57
Figura 7 Coleta por meio de guarda-chuva entomológico.	59
Figura 8. Imagen de satélite retirada de Google Earth, georreferenciada. Buffer centrado em MA (Faz. Macaúbas) com 2km de raio (círculo amarelo). Copiado de ArcView	66
Figura 9. Imagem anterior com sobreposição de camada com categorias (classes da tabela I). O verde predominante (mais vivo) corresponde à cultura de cana-de-açúcar, os outros dois tons de verde correspondem às áreas de mata (mais escuro) e capoeira.	66
Figuras 10 e 11. <i>Eois tegularia</i> . 10. Larva de último instar. 11. Adulto.	68
Figura 12. Densidade (plantas/m ²) de <i>P. glabratum</i> e <i>P. mollicomum</i> para cada ponto. Pontos em ordem crescente para as densidades somadas das duas espécies.	110
Figura 13. <i>Piper</i> sp8, planta de crescimento rasteiro	111
Figura 14. Rede quantitativa para <i>E. tegularia</i> (separados por planta hospedeira: 11g. : sobre <i>P. glabratum</i> e 11m. : sobre <i>P. mollicomum</i>) e outras espécies de Lepidoptera que compartilham parasitoides e seus parasitoides primários. As duas séries de barras pretas representam as densidades de larvas de Lepidoptera (inferior) e seus parasitoides primários (superior) em escalas diferentes. Os números correspondem às espécies listadas no anexo (listas 1 e 2). As ligações em cinza representam a frequência relativa de cada associação hospedeiro-parasitoide.	116
Figura 15. Rede quantitativa para hospedeiros e seus parasitoides sobre <i>P. mollicomum</i> , exceto <i>E. tegularia</i> . Apenas as espécies de hospedeiros com registros de parasitismo estão incluídas. Hospedeiros representados na barra inferior e parasitoides primários na barra superior. Os números correspondem às espécies listadas no anexo (listas 1 e 2).	117

- Figura 16. Rede quantitativa para hospedeiros e seus parasitoides sobre *P. glabratum*, exceto *E. tegularia*. Apenas as espécies de hospedeiros com registros de parasitismo estão incluídas. Hospedeiros representados na barra inferior e parasitoides primários na barra superior. Os números correspondem às espécies listadas no anexo (Listas 1 e 2). 117
- Figura 17. Rede quantitativa para parasitoides primários (barra inferior) e secundários (barra superior). Todos os parasitoides com registro de hiperparasitismo estão incluídos. Números correspondem às espécies listadas no anexo (Listas 2 e 3) 118
- Figura 18. Riqueza de parasitoides obtidos sobre diferentes espécies hospedeiras em função da frequência de ocorrência destes hospedeiros (escala logarítmica). 119
- Figuras 19. Riqueza de parasitoides sobre *E. tegularia* nos pontos amostrais em função da frequência de ocorrência de lagartas em: **a.** *P. glabratum* ($r= 0,867$) e **b.** *P. mollicomum* ($r= 0,871$). 120
- Figura 20. Gráficos de diversidade-dominância para hospedeiros e parasitoides. (Memmott et al. 1994). As espécies no eixo x estão em ordem decrescente de abundância. 120
- Figura 21. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de *E. tegularia*- log (média =1); para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada ($r=0,858$). 123
- Figura 22. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de lagartas (s/ *E. tegularia*)- log (média =1); para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada ($r= 0,766$) 123
- Figura 23. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de lagartas (s/ *E. tegularia*)- log (média =1); para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada. **a.** esquerda: *P. glabratum* ($r= 0,821$); **b.** direita: *P. mollicomum* ($r= 0,68$). 124
- Figura 24. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de *E. tegularia*- log (média =1); para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada. **a.** *P. glabratum* ($r= 0,863$); **b.** *P. mollicomum* ($r= 0,83$) 125
- Figura 25. Distribuição temporal das frequências relativas para *Gonodonta pulverea* (Lepidoptera, Noctuidae) (pontos), com representação da regressão sinusoidal ($r= 0,847$). Eixo secundário: pluviosidade (colunas). 126
- Figura 26. Frequências relativas das guildas de parasitoides sobre *E. tegularia* em *P. glabratum* para os meses de coleta e total do período amostral. 128
- Figura 27. Frequência relativa das guildas de parasitoides sobre *E. tegularia* em *P. mollicomum* durante os meses de coleta e total do período amostral. 128

ELENCO DE TABELAS

Tabela I. Exemplo de uma matriz com áreas para cada categoria estipulada para o <i>buffer</i> centrado na Fazenda Canchim. As classes, criadas arbitrariamente, são utilizadas no computo das métricas de paisagem pelo programa ARCGIS - 9.2 [®] .	65
Tabela II: Frequência relativa de ocorrência de <i>E. tegularia</i> nos pontos amostrais para <i>P. mollicomum</i> e <i>P. glabratum</i> .	69
Tabela III. Taxas de parasitismo calculadas para total de lagartas nas duas espécies de <i>Piper</i> .	73
Tabela IV. Abundância absoluta de Braconidae capturados por Armadilhas Malaise nos fragmentos amostrados e identificados no nível genérico. (n.i. – não identificado)	103
Tabela V. Abundância absoluta de Ichneumonidae por armadilhas Malaise nos fragmentos amostrados e identificados no nível taxonômico mais refinado possível.	107
Tabela VI. Frequência relativa de ocorrência das subfamílias de Ichneumonidae amostradas em áreas rural e urbana.	108
Tabela VII. Variáveis ambientais medidas para os pontos amostrais. Os valores para altura de dossel são subjetivos; corpos d'água foram classificados em presente (1), intermitente (0) e ausente (-1); B, C, R, T: siglas para Borda, Clareira, Rios ou Reservatórios e Trilhas, respectivamente.	109
Tabela VIII. Espécies de <i>Piper</i> presentes nos fragmentos amostrados.	111
Tabela IX. Resultados do teste t <i>Student</i> para o tamanho da asa de Lepidoptera. Comparação entre adultos criados sobre <i>P. glabratum</i> e <i>P. mollicomum</i> . *significativo.	114
Tabela X. Resultados do teste t <i>Student</i> para o tamanho da asa de parasitoides sobre <i>E. tegularia</i> . Comparação entre adultos criados sobre <i>P. glabratum</i> e <i>P. mollicomum</i> . *significativo.	115
Tabela XII. Parasitoides primários obtidos sobre <i>E. tegularia</i> separados segundo suas guildas	127
Tabela XIII. Áreas relativas das categorias com presença de <i>Piper</i> . Área máxima 12566370,6 m ² = 1.	129

RESUMO

Neste trabalho são apresentados dados da biologia e ecologia de insetos envolvidos em um sistema hospedeiro parasitoide associado a duas espécies de plantas do gênero *Piper* L. (Piperaceae)- *P. glabratum* e *P. mollicomum*. Os fitófagos estudados pertencem à ordem Lepidoptera e seus parasitoides são das ordens Hymenoptera e Diptera. As larvas de Lepidoptera, coletadas por meio de guarda-chuva entomológico, foram levadas para laboratório e mantidas sobre as plantas nutridoras. Os 16 pontos amostrais estão distribuídos em oito fragmentos dentro do município de São Carlos, SP, onde foram instaladas armadilhas Malaise para coleta de parasitoides adultos. Foram registradas inúmeras associações hospedeiro-parasitoides, muitas delas desconhecidas até o presente. Para os herbívoros e seus parasitoides foram obtidos dados de riqueza, densidade e % de parasitismo, considerando sua distribuição espacial e temporal. As análises das interações alimentares foram realizadas a partir da composição de redes quantitativas de parasitoides. Com base nestes resultados foram discutidas algumas das relações entre os três níveis tróficos e analisados alguns aspectos deste sistema em relação a variáveis ambientais e com características da paisagem. Da espécie hospedeira predominante – *Eois tegularia* (Lepidoptera, Geometridae), a qual representou 87% das larvas amostradas, foram obtidos mais de mil parasitoides. Houve forte correlação entre o número de espécies de parasitoides e a abundância de hospedeiros. As comparações entre a fauna de herbívoros e parasitoides de cada espécie de planta hospedeira

corroboram com as hipóteses de que a planta hospedeira tem influência direta sobre o terceiro nível trófico. Os herbívoros mostraram sincronia para os pontos de coleta e seus dados de frequência de ocorrência foram fortemente autocorrelacionados temporalmente. Estes também responderam ao percentual de área de mata, que explica grande parte da variação nos dados.

ABSTRACT

This work presents biology and ecology data of host parasitoid insects associated with two plant species of the genus *Piper* L. (Piperaceae) - *P. glabratum* and *P. mollicomum*. The phytophagous species studied belong to the order Lepidoptera and their parasitoids to the Hymenoptera and Diptera. The samples were carried out by entomological umbrella; the collected caterpillars were brought to the laboratory and reared. The 16 sampling points are distributed in eight fragments within the municipality of São Carlos. In each patch one Malaise trap was installed for collection of adult parasitoids. Through rearing, many host-parasitoid associations were recorded, the majority unknown until the present. Results obtained for herbivorous and their parasitoids (richness, density and parasitism percentage) were explicit spatial and temporally. We also analyzed the food webs through quantitative parasitoid webs. Based on those results we discussed some of the relationships between the three trophic levels and analyzed some aspects of this system with environmental variables and landscape. Our results were

dominated by high frequency of occurrence of only one host species - *Eois tegularia*; we reared over a thousand parasitoids on this species. Hence we concluded the strong correlation between the number of species and the abundance of parasitoids and hosts. Comparisons between herbivores and parasitoids fauna on each species of host plant supported the hypothesis that host plant has a direct influence on the third trophic level. The herbivores were synchronous for points of collection; the data of frequency of occurrence were strongly autocorrelated in time. They also responded to the percentage of forest cover, which explains much of the variation in its richness.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Planta nutridora

Com aproximadamente 1000 espécies, *Piper* L. é um dos gêneros com maior número de espécies dentro da família Piperaceae (GREIG 2004), junto com *Peperomia* Ruiz & Pavon, que possui riqueza de espécies equivalente.

Com distribuição pantropical, esse gênero é especialmente diverso nos neotrópicos, onde se encontram mais de dois terços de suas espécies. Nessa região existem cinco centros de diversidade, dentre os quais dois estão no Brasil: a Amazônia, com cerca de 300 espécies, e a Mata Atlântica, com 150. A Ásia tropical é considerada outro centro de diversidade, onde podem ser encontradas em torno de 300 espécies, enquanto na África existe apenas uma dúzia delas (JARAMILLO & MANOS 2001.).

Na América Central, o gênero parece ser mais bem sucedido em florestas tropicais úmidas, onde a riqueza local varia de 18 a mais de 60 espécies (GENTRY 1990 *apud* FLEMING 1985). Em florestas secas da mesma região, essa riqueza foi consideravelmente menor, cerca de cinco espécies (FLEMING 1985). No Brasil, em estudo nos arredores de Manaus, AM, também foram registradas poucas espécies (PRANCE 1990); em área de floresta atlântica semidecidual na região sudeste, foram contabilizadas 12 espécies de *Piper* (FIGUEIREDO & SAZIMA 2004).

A suposição de que a diversidade do gênero tem relação direta com a umidade (BURGER 1971 *apud* LETOURNEAU 2004) foi recentemente testada por Marquis (2004). Seus resultados apontam para riquezas locais similares na

maioria dos estudos na Região Neotropical, porém a riqueza regional aumenta com o aumento da pluviosidade. Esse autor conclui que locais com grande precipitação anual possibilitam mais nichos ou ao menos a coexistência de espécies que ocupam mesmo nicho.

O Brasil apresenta alta diversidade de Piperaceae, sendo encontradas cerca 500 espécies (YUNCKER 1972, 1973, 1974) em apenas três gêneros (TEBBS 1989). Algumas espécies são oportunistas, podendo ocupar ambientes abertos ou perturbados, como áreas de clareiras em florestas ou estradas e pastos; há também as que crescem em locais úmidos ou florestas fechadas (TEBBS 1989, 1993).

As espécies de *Piper* constituem um dos componentes fundamentais de florestas tropicais (GALINDO-GONZALEZ *et al.* 2000, HARTEMINK 2001, FIGUEIREDO & SAZIMA 2004). Além disso, suas espécies são de fácil reconhecimento e manuseio, e muitas podem ocupar o mesmo habitat. Por essas características são consideradas ideais para estudos em diversos ramos da biologia.

Suas plantas apresentam hábitos bastante diversos, desde o herbáceo ao arbóreo ou mesmo as trepadeiras. Entretanto, a grande maioria das espécies brasileiras, bem como as encontradas na América Central, tem hábito arbustivo. Apesar da diversidade de hábitos e espécies, suas plantas são morfologicamente uniformes, com folhas simples alternas e ramos segmentados, unidos por nós inchados (GREIG 2004). As folhas e inflorescências jovens são protegidas por estruturas semelhantes a estípulas

ou folhas pequenas, que por sua função e posição não pode ser chamado de estípula, sendo nomeado *profilo* por Burger (1972). Suas inflorescências são em forma de espigas, geralmente brancas ou amareladas, que variam de 3 a 150 cm (JARAMILLO & MANOS 2001), compostas de inúmeras flores diminutas úteis na classificação de suas espécies e grupos de espécies. Outra característica marcante é o odor que é facilmente sentido e reconhecido quando qualquer parte da planta é injuriada, mesmo que superficialmente.

Economicamente *P. nigrum* L. é a espécie mais importante, graças a sua utilização na culinária. A pimenta-do-reino, obtida a partir da extração de seus frutos ainda verdes (JOLY1984), é o condimento mais usado no mundo (GREIG 2004). Por outro lado, a maior parte das espécies não tem importância econômica e, apesar de abundantes e comuns, são pouco conhecidas.

Mais recentemente, a família Piperaceae tem recebido mais atenção graças a alguns componentes químicos, com destaque para as amidas, que são usadas na medicina e indústria (ABE *et al.* 2001, ANG-LEE *et al.* 2001, DYER *et al.* 2004) em países asiáticos, como a Índia, e em grande parte dos países neotropicais, por suas propriedades medicinais ou como inseticidas. No Brasil, pelo menos 11 espécies de *Piper* são utilizadas popularmente, a maioria como medicamento caseiro (MEDEIROS 2006). Mesmo com o aumento na produção de trabalhos nessa área, muito se tem por fazer devido à complexidade de seus compostos, sua variedade inter- e intra-específica e ao grande número de espécies do gênero (DYER *et al.* 2004).

As espécies de plantas hospedeiras estudadas no presente trabalho foram *P. glabratum* Kunth e *P. mollicomum* Kunth. Estas foram selecionadas por serem as mais facilmente encontradas na área de estudo, comuns em fragmentos de mata mesófila semidecidual na região de São Carlos, SP.

Sua distribuição, a qual, segundo Yuncker (1972), dava-se no Sudeste Brasileiro, atualmente se estende por toda Mata Atlântica *lato sensu*. No entanto, existem registros de *P. mollicomum* além da costa atlântica brasileira, como no Estado do Mato Grosso, e em outros países americanos como Panamá, Cuba, Colômbia, Venezuela e Paraguai (MEDEIROS 2006). *P. glabratum* também pode ser encontrado em outros países, como a Costa Rica. Estas espécies foram identificadas em brejos de altitude no Nordeste brasileiro. Na Mata do Pau-Ferro, na Paraíba, ocorrem ambas (BARBOSA *et al.* 2004); no Ceará são encontrados espécimes de *P. mollicomum* (GUIMARÃES & GIORDANO 2004), e no Planalto da Borborema, em Pernambuco, foi identificado *P. glabratum* (RODAL *et al.* 2005). Os brejos de altitude são como ilhas de mata imersos na Caatinga, com maior umidade e pluviosidade, devido à altitude e proximidade com o mar, sendo preferidas por algumas espécies de *Piper* (GUIMARÃES & GIORDANO 2004), como *P. mollicomum* e *P. glabratum*. É provável que essas espécies, apesar de originalmente conhecidas da Mata Atlântica, também ocorram em outras florestas tropicais úmidas da região Neotropical.

1.1.1 Diagnose das espécies de *Piper* estudadas

P. glabratum: indivíduos desta espécie são do tipo arbustivo ramificado, podendo atingir mais de quatro metros de altura; possuem folhas glabras, elíptico-lanceoladas de ápice acuminado e levemente desiguais na base (YUNCKER1972). Em campo são facilmente reconhecidas pelo brilho acetinado de suas folhas glabras e pela coloração característica de seus ramos jovens, verdes, coberto por pequenos pontos brancos (Figura 1).



Figura 1. Ramo de *P. glabratum*.



Figura 2. Ramo de *P. mollicomum* com espigas.

P. mollicomum: arbustos com 1 a 2 m de altura, suas folhas elíptico-lanceoladas são pilosas em ambas as faces e possuem nervuras salientes na face abaxial; o caule é pubescente ou viloso, cilíndrico e sulcado. Esta espécie pode ser reconhecida pelas folhas densamente pilosas na face abaxial, macias ao tato, e pelas espigas geralmente curvas (MEDEIROS 2006) (Figura 2).

1.2 Herbívoros sobre *Piper*

Inúmeras espécies de herbívoros utilizam folhas, ramos e partes reprodutivas de *Piper* para se alimentar. Os insetos são seus principais

consumidores, com pelo menos seis ordens representadas: Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Orthoptera.

Entre os folívoros especialistas mais comuns estão os Lepidoptera dos gêneros *Eois* Hubner, 1818 (Geometridae, Larentiinae), *Quadrus* Lindsey, 1925 (Hesperiidae), e *Epimecis* Hubner, 1825 (Geometridae, Enominae); há também um gênero de Coleoptera, *Physimera* (Chrysomelidae) desfolhador.

Curculionidae (Coleoptera) é um grupo comum de especialistas sobre *Piper* que se alimenta principalmente de ramos ou partes reprodutivas (MARQUIS 1991, LETOURNEAU 2004). Em La Selva, na Costa Rica, Marquis (1991) encontrou 28 espécies de coleópteros cuculionídeos (subfamílias Baridinae e Rhyncophorinae) e 21 de lepidópteros geometrídeos (subfamília Larentiinae) se alimentando sobre *Piper*. Destas, a maioria era especialista quanto à dieta. No mesmo estudo, foi realizado um censo com todos os herbívoros associados às duas espécies de *Piper* (*arieianum* e *holdridgeianum*). Em *P. arieianum* foram encontradas 95 espécies de herbívoros, a maioria deles Hemiptera e Orthoptera não identificados.

No Brasil, Vanin *et al.* (2008) estudaram a preferência alimentar para 14 espécies de herbívoros entre coleópteros curculionídeos e lepidópteros folívoros, e hemípteros sugadores sobre cinquenta espécies de *Piper*. Seus resultados também indicaram especificidade nos besouros e mariposas, no entanto, nenhum Larentiinae (Geometridae, Lepidoptera) foi usado nos experimentos.

As formigas do gênero *Pheidole* Westwood, 1841 (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae), bastante comuns sobre *Piper* na Costa Rica, se associam a essa planta sem danificar suas partes produtivas (WILSON 2003). Essas formigas estimulam a produção de corpos ricos em nutrientes pela planta, que são colhidos e usados como fonte principal de alimento pelas colônias (FISCHER *et al.* 2002, LETOURNEAU 2004). Além disso, as formigas retiram ovos de insetos herbívoros colocados em folhas e os utilizam como alimento ou simplesmente os jogam no chão da mata (LETOURNEAU 1983). Estudos indicam que existe diminuição efetiva na herbivoria em plantas com colônias de *Pheidole bicornis* (LETOURNEAU 1983, DYER & LETOURNEAU 1999, LETOURNEAU 2004), além de conferir maior produção de sementes (LETOURNEAU 1998).

Entre os vertebrados, existem algumas espécies de morcegos e aves que se alimentam dos frutos de *Piper* (PALMEIRIM *et al.* 1989, LOISELLE 1990, GREIG 2004,). Os morcegos frugívoros da subfamília Carollinae podem ser chamados “morcegos *Piper*”, graças ao hábito de se alimentar no sub-bosque. A subfamília é composta por dois gêneros dos quais *Carollia* é o mais comum e especializado em *Piper*, sendo importantes agentes dispersores de suas sementes (FLEMING 2004). No Brasil, *Carollia perspicillata* Linnaeus 1758 (Chiroptera, Phyllostomidae, Carollinae) (LIMA & REIS 2004) foi reportada se alimentando de cinco espécies diferentes de *Piper* ao longo do ano.

Apesar da relativa escassez de levantamentos sobre a fauna de herbívoros, mesmo em plantas ordinárias como *Piper*, na literatura, existem

diversas bases de dados disponíveis na *Internet* - rede mundial de computadores, como os de Janzen & Hallwachs e Annette Aiello, do Instituto Smithsonian, e caterpillar.org, onde é possível encontrar grande número de espécies de Lepidoptera com as respectivas informações sobre suas plantas nutridoras.

1.2.1 Herbívoros: larvas de Lepidoptera

A ordem Lepidoptera inclui cerca de 150.000 espécies distribuídas em mais de 100 famílias (BUZZI 2002). Junto com Coleoptera estão entre os grupos mais diversos e bem conhecidos dos insetos. A grande maioria das espécies é devoradora de folhas em sua fase larval, em muitos casos, podendo se tornar sérias pragas agrícolas. Existem raras exceções que podem ter hábito parasita ou predador (RUBINOFF & HAINES 2005). Por dependerem diretamente das plantas como recurso alimentar, esses dois grupos de organismos coevoluem há milhares de anos, resultando em diversas relações de especificidade e na produção de grande variedade de compostos químicos e outras formas de defesa pela planta.

As espécies do gênero *Eois* são reconhecidas como as principais especialistas que se associam a espécies de *Piper* (DYER & PALMER 2004). As larvas de todas as espécies conhecidas se alimentam exclusivamente das suas folhas. Para a região de São Carlos, destacam-se os trabalhos de Braga (1997, Braga *et al.* 2001), que estudaram os aspectos bionômicos de *E. tegularia* (GUENÉE, 1857) e *E. glauculata* (WALKER, 1863) sobre quatro espécies de

Piper. Em seus resultados, as duas espécies de herbívoros foram encontradas sobre todas as espécies vegetais amostradas: *P. amalago*, *P. gaudichaudianum*, *P. glabratum* e *P. mollicomum*. *E. tegularia* foi mais abundante em todas as plantas amostradas, com exceção de *P. amalago*.

1.3 Comunidade de parasitoides

Estima-se que 20% das espécies de insetos (LASALLE & GAULD 1991, GODFRAY 1994) ou 10% ou mais das espécies de metazoários sejam parasitoides. Destes, a maior parte pertence às ordens Diptera e Hymenoptera (HASSEL 2000).

Quando um ou mais indivíduos de uma espécie se utiliza de um único indivíduo de outra espécie como fonte de alimento, completando seu crescimento dentro ou sobre este hospedeiro, levando-o, com raras exceções, à morte, caracteriza-se o hábito parasitoide. A definição geral do hábito não é muito clara, e pode se confundir em alguns casos com parasitismo ou predação, pois assim como os parasitas, estes completam o desenvolvimento se alimentando de um único hospedeiro, mas como os predadores, levam à morte dos mesmos (HASSEL 2000). No caso dos insetos, entretanto, essa definição é um pouco mais restritiva, caracterizando alguns grupos nos quais a fase larval é carnívora e se alimenta geralmente de outros artrópodes, enquanto a fase adulta é de vida livre (HANSON & GAULD 2006).

1.3.1 História Natural dos Parasitoides

Os parasitoides podem ser subdivididos segundo o tipo de desenvolvimento e estratégia de oviposição. As espécies cujas larvas se alimentam sobre o corpo do hospedeiro são chamadas ectoparasitoides; aquelas em que o desenvolvimento larval se dá dentro do hospedeiro são denominadas endoparasitoides. Os parasitoides podem permitir o desenvolvimento do seu hospedeiro após a oviposição ou paralisá-lo permanentemente, sendo denominados, respectivamente, de cenobiontes e idiobiontes. A maioria dos ectoparasitoides é idiobionte, enquanto os endoparasitoides em geral são cenobiontes. Os primeiros têm a vantagem de não necessitar ludibriar as defesas imunológicas de seu hospedeiro e, portanto, devem ser mais generalistas (GODFRAY 1994).

Tipos diferentes de desenvolvimento dos parasitoides refletem diretamente sobre quais hospedeiros são atacados. Os idiobiontes, por exemplo, por paralisarem seu hospedeiro permanentemente, geralmente utilizam espécies que vivem em condições mais protegidas ou camufladas. Portanto espera-se que a maioria dos parasitoides criados sobre larvas folívoras de Lepidoptera, que vivem em condições expostas, sejam cenobiontes. Larvas maduras, pré-pupas ou pupas são os hospedeiros dos idiobiontes. Cenobiontes parasitam ovos ou estágios larvais iniciais do hospedeiro. O desenvolvimento do parasitoide é atrasado ou prolongado, permitindo que o hospedeiro atinja os ínstares larvais finais ou o estágio pupal antes de ser totalmente consumido (GODFRAY 1994).

A qualidade do hospedeiro é determinante para fatores ligados ao *fitness* dos parasitoides, como sua sobrevivência, seu tamanho e fecundidade e seu tempo de desenvolvimento (GODFRAY 1994). Neste caso, os idiobiontes e cenobiontes são influenciados de maneira diferente pela qualidade do hospedeiro, sendo as relações geralmente mais complexas nos cenobiontes. Por exemplo, o tamanho do hospedeiro quando atacado por um idiobionte não muda e representa simplesmente a quantidade de alimento que este terá disponível. Para os cenobiontes esta relação pode não ser tão simples, já que estes permitem que seu hospedeiro se desenvolva. Para estes, a idade do hospedeiro também é importante, fato que pode ser evidenciado pela especialização destes parasitoides quanto à fase do hospedeiro que atacam. Segundo Mills (1994), existem 12 guildas de parasitoides sobre hospedeiros holometábolos, divididas pela fase do hospedeiro que são atacadas e da qual o parasitoide emerge, e se são ectoparasitoides ou endoparasitoides. No entanto, para dado grupo de hospedeiros, o número de guildas fica em torno de seis ou sete e, em geral, os parasitoides atacam um único estágio do hospedeiro (QUICKE 1997).

O parasitismo primário é caracterizado por um parasitismo em hospedeiros não parasitados. O multiparasitismo é o parasitismo de mais de uma espécie em um mesmo hospedeiro, enquanto o superparasitismo é a oviposição de mais de um ovo de uma única espécie sobre um mesmo hospedeiro. O hiperparasitismo é um parasitismo secundário, ou seja, parasitismo sobre o parasitoide.

Entre os principais grupos de insetos parasitoides encontram-se os Hymenoptera e os Diptera da família Tachinidae. Segue uma caracterização desses grupos, com atenção especial àqueles criados neste estudo: superfamílias Ichneumonoidea e Chalcidoidea de Hymenoptera, e família Tachinidae de Diptera.

1.3.2 Ordem Hymenoptera

Os Hymenoptera estão entre as quatro maiores ordens de insetos e segundo Austin & Dowton (2000), o número de suas espécies ainda é desconhecido e, atualmente, é quase impossível determiná-lo com exatidão. LaSalle & Gauld (1993) e Gaston (1993) estimaram que o número de espécies descritas de Hymenoptera seja algo em torno de 115.000; é possível que o número total seja de 5 a 10 vezes este valor.

Os Hymenoptera podem ser divididos em duas subordens: Symphyta e Apocrita, esta última corresponde ao grupo de maior riqueza de espécies dentro da Ordem, com 90 famílias reconhecidas, das quais 56 são caracterizadas pelo hábito parasitoide. A maioria das espécies hospedeiras pertence às Ordens Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera e Heteroptera (GAULD & BOLTON 1988).

Os primeiros estudos sobre os Hymenoptera parasitoides não tinham habilidade de distinguir entre hospedeiros e parasitoides pela falta de conhecimento sobre a biologia destes insetos. Atualmente, os estudos tem a

habilidade de detectar se os hospedeiros estão ou não parasitados e prever os modelos de interações de populações de hospedeiros e parasitoides.

1.3.2.1 Superfamília Ichneumonoidea

A maior superfamília dentre os Hymenoptera e de ocorrência cosmopolita, sendo suas espécies facilmente coletadas. Está entre as superfamílias neotropicais mais diversas com 694 gêneros descritos e junto aos Chalcidoidea correspondem a 48% de todos Hymenoptera neotropicais (GRISSELL & SCHAUFF 1990). As famílias Braconidae e Ichneumonidae compõem esta superfamília, que é uma das mais ricas em espécies. Estima-se que existam cerca de 200.000 espécies no mundo (Gauld & Shaw 2006)

Morfologicamente podem ser caracterizados por possuírem as nervuras C e R da asa anterior adjacentes ou fundidas, de forma que a célula C é ausente; antena não angulada, quase sempre com mais de 11 flagelômeros; ovipositor frequentemente saliente e longo; trocanelo presente; primeiro esterno metassomal dividido em porção mediana e apical fracamente esclerotizada, primeiro tergo metassomal frequentemente com cova lateral (glima) na metade anterior; mandíbula usualmente com dois dentes (HANSON & GAULD 2006).

Seus hospedeiros são principalmente, larvas e pupas de insetos holometábolos, excluindo os Megaloptera e os Siphonaptera; muitos parasitam ninfas de Hemimetabola (Hemiptera, Isoptera e Psocoptera) e alguns parasitam adultos de Coleoptera e Hymenoptera. Algumas espécies

podem ser fitófagas (MATHEWS 1984, WAHL & SHARKEY *in* GOULET & HUBER 1993) contrariando a tendência parasitoide do grupo.

Os Ichneumonidae são quase completamente restritos ao parasitismo sobre estágios imaturos de holometábolos (poucos grupos utilizam ninhos de ovos de pseudoescorpiões; casulo de ovos de aranhas ou mesmo aranhas adultas), muitos Braconidae parasitam ninfas de hemimetábolos (Hemiptera – Aphididae, Heteroptera, Isoptera e Psocoptera). Nenhum dos Braconidae são conhecidos por parasitar aranhas ou seus ovos e poucos parasitam adultos de Coleoptera e Hymenoptera (WHARTON *et al.* 1997).

Ao contrário dos outros micro-himenópteros, os Ichneumonoidea raramente parasitam ovos individuais, embora muitos Braconidae e poucos Ichneumonidae sejam parasitoides de ovo-larvas, pondo um ovo no ovo de seu hospedeiro, mas consumindo-o em seu estágio larval. Parasitismo de Symphyta é bastante comum em Ichneumonoidea (HANSON & GAULD 2006).

Ectoparasitismo é uma condição primitiva para Ichneumonoidea. Endoparasitismo tem evoluído independentemente em muitas ocasiões dentro desta superfamília. Embora certas vantagens sejam conseguidas pelo desenvolvimento dentro do hospedeiro, os endoparasitas ficam sujeitos ao ataque do seu sistema de imunidade. Uma variedade de estratégias é usada para vencer isto, incluindo a injeção de vírus no momento da oviposição, o que serve no controle de reações imunes do hospedeiro (EDSON *et al.* 1981, RENAULT *et al.* 2004).

1.3.2.1.1 Braconidae (ANEXO I)

A família Braconidae é dividida em 45-50 subfamílias que compreendem aproximadamente 15.000 espécies descritas (DOLPHIN & QUICKE 2001). Segundo estimativa realizada pelos mesmos autores, o número de espécies existentes pode ser de duas a três vezes maior, podendo alcançar por volta de 30 a 50 mil espécies.

Os Braconidae diferem dos Ichneumonidae principalmente pela nervação da asa anterior (ausência da segunda nervura recorrente, quase sempre presente em Ichneumonidae), além da rígida junção do segundo e terceiro tergitos metassomais (GAULD & SHAW 2006 *in* HANSON & GAULD 2006).

A grande maioria dos Braconidae consiste de parasitoides primários de outros insetos e normalmente estão associados a apenas um hospedeiro (MATTHEWS 1984), atacando e emergindo das larvas de seus hospedeiros (WHARTON 1997). Embora muitos Braconidae sejam estritamente parasitoides solitários, o gregarismo também pode ser observado em poucos gêneros ectoparasitoides e também em muitas subfamílias cenobiontes.

Dentro dos Braconidae ocorrem duas linhagens principais: os ciclóstomos e os não ciclóstomos. Os Braconidae ciclóstomos possuem labro normalmente côncavo; a maioria é ectoparasitoide idiobionte de larvas de Lepidoptera e Coleoptera. Os Braconidae não ciclóstomos possuem o labro não côncavo e usualmente esculpado. Todos são endoparasitoides e a maioria é cenobionte (SHARKEY 1993).

1.3.2.1.2 Ichneumonidae (ANEXO I)

Possuem como caracteres morfológicos diagnósticos: asa anterior com nervura 2m-cu usualmente presente e tubular, com uma ou duas bulas; nervura 1/Rs+ M ausente, formando a célula 1M+ 1R1; asa posterior com veia 1r-m oposta ou distal à separação das veias R1 e Rs; tergito II separado e articulado com tergito III; labro usualmente achatado e oculto; e ápice das mandíbulas usualmente se tocando ou sobrepondo-se (GAULD & SHAW *in* HANSON & GAULD 2006).

Os Ichneumonidae se constituem em um dos maiores grupos de todos os animais, incluindo mais espécies que todos os Vertebrata e mais do que qualquer outra família, com possível exceção dos Curculionidae (Coleoptera) (JANZEN 1981). Com uma estimativa de mais de 60.000 espécies distribuídas pelo mundo (TOWNES 1969, GAULD & BOLTON 1988, WAHL & SHARKEY 1993), Ichneumonidae é a maior família dos Hymenoptera e uma das maiores dentre os insetos. Gauld (1997) divide os Ichneumonidae em 37 subfamílias, porém este número é frequentemente questionado. Goulet & Huber (1993) definem 35 subfamílias, das quais 27 ocorrem na região neotropical, enquanto Wahl (2001) define 37 subfamílias das quais 10 não ocorrem nos neotrópicos; Gauld (2006 *in* HANSON & GAULD 2006) os dividem em 38, das quais 31 de ocorrência neotropical e as sete restantes restritas ao holártico.

A maioria dos Ichneumonidae são parasitoides de larvas e pupas de insetos holometábolos (Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera) e aranhas (HANSON & GAULD 1995, GAULD 1997, GAULD & SHAW 2006 *in*

HANSON & GAULD 2006). A maioria dos Ichneumonidae se constitui em parasitoides primários, porém hiperparasitoides também estão presentes. Seus adultos são insetos muito ativos e muitos parecem ser bastante eficientes na exploração de baixas densidades de hospedeiros (MERRET 1986)

É pequeno o conhecimento deste grupo para a região neotropical. De Santis (1980) citou 652 espécies de Ichneumonidae para a fauna brasileira, número bastante reduzido dentro das 22.000 espécies conhecidas para a região neotropical. O reduzido número de trabalhos realizados nesta região leva às sugestões preliminares (OWEN & OWEN 1974, JANZEN & POUND 1975, GAULD 1986) de que os Ichneumonidae podem não ser mais diversos nas regiões tropicais que nas regiões temperadas. Isto é surpreendente porque, os principais hospedeiros de Ichneumonidae, insetos fitófagos, são usualmente mais ricos em espécies em latitudes tropicais do que em temperadas. Certas espécies seriam muito escassas para servirem como hospedeiro específico. Entretanto, existem alguns grupos de cenobiontes e idiobiontes que são mais ricos em espécies nas regiões tropicais (GAULD 1987).

1.3.2.2 Superfamília Chalcidoidea

Insetos diminutos (geralmente menores que 2 mm), raramente maiores que 5 mm de comprimento. Dentre a maioria das vespas, os Chalcidoidea são distinguidos pela grande redução da nervação das asas. Na asa anterior, não há nenhuma célula que esteja completamente circundada

por nervuras; possui essencialmente apenas uma nervura que se ramifica em pós-marginal e estigmal (HANSON & LA SALLE *in* HANSON & GAULD 2006).

Atualmente, apresenta cerca de 2.000 gêneros e 22.000 espécies descritas, mas estima-se que o número real de espécies ultrapasse 100.000 (NOYES 2002 *in* HANSON & GAULD 2006).

Grupo monofilético que parasita espécies de 14 ordens de insetos: Blattaria, Coleoptera, Diptera, Heteroptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, Neuroptera, Odonata, Orthoptera, Psocoptera, Thysanoptera, Siphonaptera, Strepsiptera, e os aracnídeos: Araneae e Acari (BENDEL-JANSSEN 1977 *in* HANSON & GAULD 2006).

1.3.2.3 Ordem Diptera: Tachinidae (ANEXO I)

A família Tachinidae é a segunda maior da ordem, com cerca de 10.000 espécies descritas, atrás apenas de Tipulidae (IRWIN *et al.* 2003 *apud* STIREMAN *et al.* 2006). No entanto, o tamanho real da família pode ser muito maior devido ao grande número de espécies não descritas das regiões Neotropical, Afrotropical, Oriental e Australasia (O' HARA 2005). Em um levantamento realizado para a região Neotropical, Tachinidae aparece como a família com maior número de espécies de Diptera, com 2864 espécies descritas em 944 gêneros (AMORIM *et al.* 2002).

Todos os membros desta família são parasitoides, cujas larvas se desenvolvem como endoparasitoides, quase sempre em outros insetos, mais raramente sobre Arachnida e Myriapoda.

Dentro da família evoluíram alguns tipos de oviposição que permitiram grande diversificação pelo aumento da eficiência nas estratégias. Os grupos mais primitivos ovipositam diretamente sobre o tegumento do hospedeiro, fazendo com que seus ovos fiquem vulneráveis, até a eclosão e entrada das larvas no corpo do hospedeiro e, frequentemente, são retirados ou mortos antes da eclosão. Nos grupos mais derivados, os ovos se desenvolvem em uma estrutura derivada do oviduto, que permite o desenvolvimento larval, e quando são postos já estão prontos pra eclosão. Mesmo estes grupos são ovolarvíparos, ou seja, o ovo só eclode depois da postura, mas a diminuição no tempo antes da eclosão foi fundamental para o sucesso do grupo. Entre as espécies que possuem essa adaptação, as larvas podem sair ativamente à procura de seu hospedeiro ou podem esperar até que estes passem para poder penetrar seu corpo. A tribo Goniini desenvolveu, no sentido de superar a inacessibilidade de seus hospedeiros, um tipo de ovo minúsculo que é ingerido pelo hospedeiro e eclode em contato com enzimas digestivas (WOOD 1987).

Morfologicamente, muitos taquinídeos adultos se assemelham às moscas domésticas, diferindo destas pelas numerosas cerdas que cobrem todo o seu corpo, além do pós-escutelo bastante desenvolvido na forma de um lobo proeminente adjacente ao escutelo.

Assim como os adultos de Hymenoptera parasitoides, os Tachinidae quando adultos se alimentam apenas de néctar e outros exsudados das plantas.

Podem ser benéficos para o homem por promover a polinização bem como o controle de populações de insetos folívoros, potenciais pragas agrícolas que estão entre os principais hospedeiros destes insetos. Desde o início do século XIX, estes insetos vêm sendo utilizados no controle biológico de pragas na agricultura com relativo sucesso (GRENIER 1988). Atualmente se conhece algo em torno de uma centena de espécies utilizadas em programas de controle de pragas (STIREMAN et al 2006).

1.3.3 Importância da biologia dos parasitoides

Diferente dos Lepidoptera, em que a biologia da maioria das espécies é bastante conhecida, os parasitoides carecem de estudos em que se relacionam as fases imaturas com os adultos (ANEXO I - figuras 4, 5 e 6). Isso se deve, em grande parte, à dificuldade na obtenção de larvas e sua criação. Uma das formas de conhecer a biologia destes insetos está na sua coleta e criação de seus hospedeiros. Não surpreende que a maioria das informações biológicas sobre os parasitoides venha de trabalhos realizados por especialistas em outros grupos de artrópodes. No entanto, o reconhecimento da importância deste tipo de informação para melhor compreensão das relações evolutivas e ecológicas desse grupo hiperdiverso tem levado cada vez mais pesquisadores a realizar estudos com esse objetivo.

1.4 Estudos de relações tritróficas

Os ecossistemas naturais consistem em complexa rede de interações tróficas entre as plantas, os herbívoros e os inimigos naturais destes (ARAB & BENTO 2006). As relações entre os três níveis tróficos são bastante complexas e envolvem mecanismos de regulação, devido à alta dependência ou susceptibilidade que exercem entre si. Alterações no habitat ou outras condições de vida de qualquer uma dessas classes podem provocar desequilíbrio que se estenderá às demais (MARCONATO 2001).

As plantas têm efeitos diretos e indiretos, positivos e negativos, não só sobre os herbívoros como sobre o terceiro nível trófico, ou seja, parasitoides e predadores, que devem ser considerados como parte da sua bateria de defesa anti-herbivoria (PRICE *et al.* 1981).

A associação herbívoro/planta exerce grande impacto tanto no aspecto ecológico quanto no aspecto evolutivo dos ecossistemas. A ação dos herbívoros pode prejudicar a capacidade reprodutiva de suas plantas nutridoras e, desse modo, elas estão sofrendo constantemente pressões seletivas para se adaptarem contra a ação desses insetos (FERNANDES & BICALHO 1995, BERNARDES & MORAIS 2003).

Várias características das plantas já foram identificadas como sendo mecanismos de defesas contra os herbívoros, incluindo espinhos, pubescência, esclerofilia, mutualismo com formigas e abscisão precoce (COLEY & BARONE 1996).

Também elas podem se defender do ataque de herbívoros por meio de mecanismos químicos e físicos, que podem afetar diretamente o desempenho dos herbívoros (defesa direta) ou auxiliar no recrutamento de inimigos naturais desses herbívoros (defesa indireta) (ARAGÃO *et al.* 2000).

É importante ressaltar que plantas e inimigos naturais interagem de diferentes formas e que muitas não favorecem apenas os inimigos naturais, mas podem levar ao benefício de ambos (SABELIS *et al.* 1999 *apud* MATOS *et al.* 2006). Isso não ocorre ao acaso, já que, no decorrer da evolução, essas interações podem ter surgido como fator fundamental para a sobrevivência das espécies (EDWARDS & WRATTEN 1981).

É sabido que plantas, sob o ataque de herbívoros, liberam produtos químicos voláteis permitindo a orientação de predadores, parasitoides (DICKE & VAN LOON 2000) e herbívoros, sinais importantes na localização da planta hospedeira e das presas. Os compostos voláteis da planta podem também ser induzidos em consequência à oviposição por herbívoros, e estes compostos podem atrair parasitoides de ovo (ARAB & BENTO 2006). A quantidade de compostos voláteis liberados pela planta é dependente do grau de infestação e da idade das folhas (BAHADOORSINGH & KHAN 2006).

A utilização de mecanismos de defesa indireta pelas plantas ocorre comumente na natureza e representa um componente da dinâmica populacional em muitas comunidades (PRICE 1986). Este tipo de defesa age sobre os herbívoros por promover a efetividade do terceiro nível trófico, ou seja, dos seus inimigos naturais (DICKE 1999 *apud* MATOS *et al.* 2006). Lill *et al.*

(2002) encontraram forte influência da planta hospedeira sobre o parasitismo. Seus resultados demonstram que o risco de parasitismo para um determinado grupo de lagartas muda dependendo da planta hospedeira e para diferentes espécies sobre uma mesma planta. Estes resultados trazem novos elementos para a visão de que inimigos naturais associados a plantas são parte de seu arsenal anti-herbivoria (JANZEN 1985), pois onde uma lagarta corre maior risco de parasitismo pode ser refúgio para outra (LILL *et al.* 2002). É importante ressaltar que este estudo foi realizado em uma região temperada com espécies de lagartas polípagas, e que em regiões tropicais pode se esperar maior especificidade dos herbívoros (NOVOTNY & BASSET 2005, NOVOTNY *et al.* 2006, DYER *et al.* 2007).

Plantas pioneiras compensam a menor produção de toxinas com a imprevisibilidade. Estas são imprevisíveis, pois têm vida mais efêmera e se distribuem mais isoladamente no ambiente e por isso são consideradas pouco aparentes para os herbívoros.

As plantas de estágios mais maduros são mais aparentes e previsíveis para seus consumidores; para estas, as toxinas sozinhas não conseguem deter ou controlar eficientemente a herbivoria, visto que existe a possibilidade de insetos especialistas desenvolverem formas de ludibriar o efeito das toxinas. Nesse caso, as plantas mais aparentes desenvolveram a capacidade de produzir outros compostos de defesa, que apesar de serem menos letais, não podem ser evitadas pelos hospedeiros. Estes compostos reduzem a digestibilidade da planta e podem ser chamados de defesas quantitativas.

Alguns exemplos são os taninos, resinas, inibidores de enzimas proteolíticas e sílica. Tais compostos tornam os herbívoros mais vulneráveis aos seus inimigos naturais pela maior previsibilidade do herbívoro, seu tempo de desenvolvimento mais longo e ausência de toxinas a serem sequestradas (PRICE *et al.* 1980).

Essas defesas, ao contrário das defesas ditas qualitativas (toxinas), favorecem a polifagia em detrimento da especificidade (FUTUYMA *in* PRICE 1991). Esta teoria foi recentemente corroborada em um trabalho comparando a especificidade de Lepidoptera para plantas hospedeiras em florestas tropicais e temperadas nas Américas (DYER *et al.* 2007). Seus resultados apontam para maior especificidade alimentar em lagartas tropicais, que poderia ser explicada pela maior produção de toxinas nas plantas tropicais.

Os experimentos realizados por Dyer *et al.* (2004), para compostos secundários do grupo das amidas, demonstraram que estas toxinas são de fato mais eficientes contra herbívoros generalistas em relação aos especialistas. Lagartas de *Eois* sp são capazes de sequestrar todas as amidas encontradas em *P. cenocaldum*. Apesar de prover proteção contra predadores, o sequestro dessas toxinas torna as lagartas mais susceptíveis ao ataque por parasitoides. Este experimento demonstrou como a evolução de defesas anti-herbivoria por toxinas de plantas pioneiras favorece a ação de especialistas. Ao mesmo tempo, estas toxinas podem envolver o terceiro nível trófico, facilitando, nesse caso, a ação dos parasitoides contra os hospedeiros especialistas por uma via diferente das relacionadas, com redutores de

digestibilidade. De fato, como já citado anteriormente, em estudo realizado por Marquis (1991) sobre os herbívoros de *Piper*, 71% das espécies de Larentiinae (Lepidoptera, Geometridae) são especialistas. Neste estudo, as espécies de lagartas polífagas se alimentaram de seis espécies de *Piper*.

1.5 Dinâmica Populacional Hospedeiro-Parasitoide

Por limitar o tamanho populacional de espécies hospedeiras, os parasitoides podem não só ajudar a manter a diversidade de espécies de herbívoros, como também prevenir que estes dizimem suas plantas hospedeiras. Isto os torna essenciais à manutenção do balanço ecológico e da diversidade de outros organismos (LASALLE & GAULD 1993).

O modelo de Nicholson-Bailey está entre os primeiros modelos desenvolvidos sobre a dinâmica de populações de parasitoides e hospedeiros com gerações discretas, e tem por característica a instabilidade gerada a partir de uma pequena perturbação (HASSELL 2000). Esta instabilidade não é regra nas interações hospedeiro-parasitoide reais e as pesquisas seguiram na busca de formas que poderiam levar à estabilidade observada na natureza. Um primeiro passo foi dado por May (1978) ao postular que a probabilidade de um hospedeiro ser parasitado era variável dentro da população. A heterogeneidade, que leva a um risco agregado de parasitismo, pode levar à estabilidade nas interações hospedeiro-parasitoide (GODFRAY *et al.* 1994).

O parasitismo pode, nos casos onde há heterogeneidade, ser dependente da densidade do hospedeiro, tanto positiva quanto

negativamente, como pode ser independente. O comportamento dos parasitoides pode definir o tipo de densidade-dependência, por exemplo, pelo tempo despendido por um parasitoide no manuseio do hospedeiro. Ou seja, o parasitoide com tempo de manuseio-oviposição rápido apresenta densidade-dependência positiva e aquele com tempo de manuseio longo apresenta relação inversa. Na revisão de Hassel (2000) em 201 exemplos listados em outros trabalhos, 59 mostraram densidade-dependência direta, 53 inversamente densidade-dependente e 89 não apresentaram correlação entre parasitismo e densidade do hospedeiro. Os padrões de densidade-dependência podem ser divididos em dependentes (direta ou inversamente), resultantes da heterogeneidade densidade-dependente do hospedeiro (HDD), e independentes que resultam de heterogeneidade densidade-independente do hospedeiro (HDI). Ambos parecem ser igualmente importantes na estabilidade da dinâmica populacional.

A heterogeneidade no risco de parasitismo também pode ser consequência da assincronia entre os ciclos de vida de hospedeiros e parasitoides que podem levar à diminuição no risco de parasitismo. A heterogeneidade resultante da assincronia entre hospedeiros e parasitoides é ainda pouco explorada (GODFRAY *et al.* 1994). Os primeiros a sugerir este fenômeno como responsável pela estabilidade foram Varley & Gradwell (1968). Esta idéia foi recuperada uma década depois com os trabalhos de Hassell (1969) e Griffiths (1969). Munster & Nachman (1978), a partir de um modelo simulado, demonstraram uma forma realística de assincronia que

pode estabilizar uma interação hospedeiro–parasitoide que seria instável de outra maneira. Estes resultados são confirmados por Godfray *et al.* (1994), que também observaram que modelos inicialmente instáveis podem ser estabilizados via assincronia temporal entre hospedeiros e seus parasitoides.

Outra forma de se obter heterogeneidade no risco de parasitismo é em um ambiente fragmentado, onde o grau de parasitismo varia entre os fragmentos (HASSELL 2000, TSCHANTKE & BRANDL 2004, CRONIN & REEVE 2005).

1.6 Ecologia de paisagem e o processo de fragmentação de habitats

A ecologia de paisagem difere da ecologia clássica por considerar a heterogeneidade do ambiente, como tipos de habitat e ecótonos, nos estudos ecológicos (WIENS 1995). É considerada uma abordagem promissora na solução de questões referentes à conservação da biodiversidade, devido à adequação da escala de estudo e à escala de processos relevantes no manejo dos ecossistemas (HOBBS 1997, METZGER & PIVELLO 2000).

A influência da escala utilizada nos estudos de ecossistemas é considerada fundamental (WIENS 1989, LEVIN 1992, METZGER 1997), já que os padrões obtidos resultam de um processo indireto de observação dependente da escala. O efeito de padrões espaciais em processos ecológicos em uma escala espacial absoluta deveria ser o denominador comum nos estudos de ecologia da paisagem (TURNER 1989, WIENS *et al.* 1993). Neste sentido, abordagens em múltipla escala vêm sendo utilizadas para responder às

questões como: tamanho de unidades de conservação (PICKETT & THOMPSON 1978, PICCOLO 1997) e dinâmica de populações em habitats fragmentados (FAHRIG & MERRIAM 1994, AKÇAKAYA & BAUR 1996, MCCARTHY & LINDENMAYER 2001). Roland & Taylor (1997), por exemplo, em seu estudo com múltiplas escalas, relacionaram a escala de percepção de insetos parasitoides com seu tamanho, sendo as espécies maiores influenciadas pela fragmentação medida em escalas espaciais maiores.

Em estudos sobre fragmentação, deve ser utilizada a escala de paisagem por se tratar de um processo que ocorre nessa escala (MACGARIGAL & CUSHMAN 2002). Porém muitos dos trabalhos utilizam escala de fragmentos, onde cada fragmento é uma unidade amostral, o que impossibilita medir a influência da paisagem. Nessa escala, os trabalhos são limitados às métricas de tamanho, isolamento e forma do fragmento (FAHRIG 2003). Na dinâmica de populações em habitats fragmentados devem ser consideradas pelo menos duas escalas de estudo: a escala de populações locais e a de metapopulações (FAHRIG & MERRIAM 1994).

A fragmentação de habitats pode ser definida como a divisão de áreas naturais, a qual resulta em fragmentos menores, mais numerosos e isolados, e com relação borda/área maior. Na maior parte dos processos de fragmentação, ocorre diminuição da área total do habitat, tornando difícil separar os efeitos dessa perda daqueles causados pela mudança na configuração das manchas de habitat numa paisagem (BENDER *et al.* 2003, CALEY *et al.* 2001, FAHRIG 2003). Os estudos revisados por Fahrig (2001)

indicam que a perda de habitat teria efeitos consistentemente negativos na biodiversidade, podendo ser considerado o principal fator contribuinte para o atual evento global de extinção de espécies. As mudanças na configuração das manchas, que o autor chama de “fragmentação *per se*”, teriam efeito mais brando ou, até mesmo, positivo.

A conectividade da paisagem está relacionada com a influência de suas características nos fluxos biológicos (TAYLOR *et al.* 1993), sendo utilizada tanto como conceito estrutural como funcional (TISCHENDORF & FAHRIG 2000). A conectividade estrutural refere-se a três características da paisagem: arranjo dos fragmentos, densidade e complexidade de corredores e permeabilidade da matriz inter-habitat; e o aspecto funcional, à resposta biológica de uma espécie à estrutura da paisagem (METZGER 1999). O conceito de conectividade é essencial em habitats fragmentados, onde processos de recolonização têm papel importante na manutenção de uma metapopulação (MACAULEY 1995, SUTCLIFFE & THOMAS 1996). Tais processos dependem de aspectos da estrutura da paisagem e das características de dispersão da espécie (FAHRIG & MERRIAM 1994).

A dinâmica de populações em ambientes fragmentados é assunto controverso na literatura. As teorias de biogeografia de ilhas (MACARTHUR & WILSON 1967) e de metapopulações são a base dos estudos em que se considera uma escala entre fragmentos.

Segundo Haila (2002), a analogia entre paisagens fragmentadas e a biogeografia de ilhas não tem validade científica, apesar de sua importância no

avanço da pesquisa em dinâmica de populações. Uma característica que distingue as paisagens fragmentadas dos modelos de ilhas é a matriz na qual os fragmentos estão inseridos, que pode ser mais ou menos inóspita para muitas espécies (DAVIES *et al.* 2001, HAILA 2002). Os modelos neutros, gerados para simular padrões espaciais, apresentam limiares críticos a partir dos quais a população não é mais viável (HANSKI *et al.* 1996, HILL & CASWELL 1999, FAHRIG 2002, OPDAM & WASCHER 2004).

A estrutura da metapopulação é especialmente importante por facilitar a coexistência de espécies (LEVIN 1992). O termo metapopulação, cunhado por Levins (1968, 1969, 1970 in HASSEL 2000) e por Hassell (2000), refere-se a uma população contida em sua totalidade em uma grande área, relativa a suas taxas de dispersão, subdividida em populações menores, parcialmente ligadas por dispersão. Portanto, cada população local é autônoma em certo grau, dentro do período de uma geração. Modelos de metapopulações têm atraído grande atenção dos pesquisadores por oferecer esperanças de que as extinções em fragmentos não levam à extinções em escalas regionais.

Os modelos criados por Fahrig (2001) mostram que a fragmentação apenas não é tão importante quanto à emigração, taxa de crescimento populacional e qualidade da matriz. São escassos, no entanto, dados empíricos que buscam testar as hipóteses criadas principalmente devido a problemas logísticos. Entender como os movimentos ou fluxos são afetados pela configuração da paisagem é a chave para o desenvolvimento de fundamentos mecanicistas para a ecologia de paisagem (WIENS *et al.* 1993),

sendo a persistência de espécies em paisagens fragmentadas dependente de sua capacidade de dispersão (SUTCLIFFE *et al.* 2003).

Estudos empíricos de conectividade da paisagem mostram sua importância na dinâmica de metapopulações (HARRISON 1991), no entanto, ainda são escassas observações com foco na permeabilidade da matriz (METZGER 1999). Estrada *et al.* (1993, 1994) estudaram a resistência de diferentes matrizes aos fluxos de aves florestais frugívoras e mamíferos e seus resultados indicaram que plantações de cacau e de café com sub-bosque são as matrizes menos resistentes para os primeiros e os campos, os mais resistentes para os últimos. Estudar a capacidade de dispersão dos organismos com experimentos de marcação e recaptura (PITHER & TAYLOR 1998) é importante neste contexto, desde que a conectividade da paisagem dependa destas características.

1.6.1 Fragmentação e interações hospedeiro-parasitoide

A importância que se tem dado aos insetos nos estudos de ecossistemas terrestres deve-se muito ao reconhecimento de seu valor como bioindicadores de qualidade ambiental, sensíveis às alterações de habitats (MAJER 1983, GONZÁLEZ & RUÍZ 2000). No entanto, dados empíricos sobre os impactos causados por distúrbios em florestas tropicais são escassos (LAWTON *et al.* 1998). É sabido que as espécies respondem de maneira diferente à fragmentação, dependendo, por exemplo, do padrão de distribuição espacial de plantas para herbívoros específicos (EBER 2001). Por essas razões, uma

abordagem funcional faz-se necessária para responder questões relacionadas às alterações na paisagem, como a fragmentação (DIDHAM *et al.* 1996).

Os parasitoides são reconhecidos pelo papel regulador que exercem sobre as populações de insetos fitófagos (LASALLE & GAULD 1991), potenciais agentes no controle biológico de pragas (LASALLE 1993). Segundo Thies & Tscharnke (1999), em campos cultivados próximos a áreas naturais ou rodeados por uma faixa de campos não roçados, o controle de populações de herbívoros por parasitoides é mais eficiente.

Trabalhos recentes têm demonstrado que estes insetos podem ser mais sensíveis à redução de habitat que seus hospedeiros, ou seja, os herbívoros parecem conseguir manter populações em fragmentos menores e mais isolados (KRUESS & TSCHARNTKE 2000, COBBOLD *et al.* 2005). Em consequência, paisagens muito fragmentadas, com manchas pequenas de habitat, podem se tornar focos de surtos de pragas (ROLAND & TAYLOR 1997). Nessas áreas, os parasitoides maiores, provavelmente mais importantes no controle de populações de hospedeiros, mostraram menor taxa de parasitismo (GODFRAY & HASSEL 1997). Os resultados de Valladares & Salvo (2001), que relacionam o parasitismo com riqueza e equitabilidade dos parasitoides, corroboram essa hipótese.

Em condições específicas, os parasitoides também podem aumentar as chances de extinção de seus hospedeiros (LEI & HANSKI 1997) ou formar padrões espaciais de distribuição com seus hospedeiros, independentes da distribuição de recurso (MARON & HARRISON 1997).

Segundo Cronin & Reeve (2005), para o sistema dos parasitoides e seus hospedeiros, o tamanho corporal reduzido, as altas taxas de crescimento populacional e os requerimentos de recursos específicos os predispõem a uma dinâmica de metapopulações (MURPHY *et al.* 1990, BONSALL *et al.* 2002, BONSALL & HASTINGS 2004). Essa idéia é corroborada por Kankare *et al.* (2005a), que a partir da análise genética de duas espécies de parasitoides, encontraram estruturação espacial em larga escala apenas para a espécie com menor capacidade de dispersão e tamanho populacional. Informações biomoleculares também vêm auxiliando essas pesquisas no que se refere à especificidade do parasitoide em relação ao hospedeiro.

A distribuição fragmentada da planta hospedeira aliada à especificidade de lepidópteros herbívoros e de seus parasitoides pode levar a uma dinâmica de metacomunidades na assembléia planta- borboleta- parasitoide, a qual frequentemente inclui espécies que, comumente interagem com outras menos específicas e cujas populações podem ser menos fortemente estruturadas espacialmente do que as populações de borboletas, suas plantas hospedeiras e seus parasitoides. As plantas hospedeiras podem abrigar herbívoros polífagos junto com as espécies de Lepidoptera especialistas, e todas as espécies de insetos podem ser atacadas por doenças e artrópodes ou vertebrados predadores generalistas. Portanto, as espécies mais próximas que interagem com a borboleta foco estão imersas em uma comunidade mais abrangente constituída de espécies que podem ter distribuição espacial diferente da apresentada pela metacomunidade focal

planta- herbívoro- parasitoide. Muitos habitats utilizados pelas borboletas são natural ou antropogenicamente fragmentados, o que leva a uma estrutura de populações fragmentadas. Espécies pequenas de Lepidoptera, mesmo em poucos indivíduos num pequeno fragmento, podem constituir uma população reprodutiva. A sua capacidade reprodutiva é alta, o que significa que uma vez estabelecida a população pode crescer rapidamente até atingir a capacidade suporte do ambiente. Finalmente, as espécies de Lepidoptera podem ter tempo de geração curto e, portanto, eventos estocásticos não são amenizados pela longevidade dos organismos, o que reduziria a chance de extinção local (NOUHUYS & HANSKI 2005).

2. JUSTIFICATIVAS

Estudos em sistemas multi-específicos, como hospedeiros e parasitoides, têm evidenciado o desafio do entendimento do papel da dinâmica de populações na estrutura da comunidade (HOCHBERG *et al.* 1990), com potencial para a resolução de problemas relacionados à crise na biodiversidade, fornecendo subsídios para tomadas de decisão em programas de planejamento e conservação ambiental. As comunidades compostas por plantas, seus insetos herbívoros e os seus parasitoides comportam cerca de metade da biodiversidade terrestre; os parasitoides sozinhos são cerca de 10% ou mais de todas as espécies de metazoários existentes (HASSELL 2000). Grande parte desta diversidade se encontra nos trópicos, em florestas cada vez mais ameaçadas pela ação humana (GODFRAY *et al.* 1999)

Paisagens predominantemente agrícolas, com áreas naturais fragmentadas, como no interior do Estado de São Paulo, podem ser susceptíveis ao surgimento de pragas. A permanência de populações de parasitoides pode ser a solução para a manutenção do controle de populações de insetos herbívoros, que, caso contrário, podem trazer prejuízos para a economia e biodiversidade.

3. OBJETIVO

Contribuir para o conhecimento das espécies de Lepidoptera que se alimentam de folhas de *Piper glabratum* e *P. mollicomum* e as espécies de parasitoides a elas associadas.

3.1 Objetivos específicos:

- Descrever a biologia das principais espécies de parasitoides obtidos;
- estudar as relações tróficas a partir da composição de redes alimentares quantitativas;
- estudar a fenologia dos insetos fitófagos e parasitoides obtidos;
- estudar a influência da espécie de planta hospedeira sobre os seus herbívoros e seus parasitoides.
- investigar possíveis efeitos da fragmentação de habitat para o sistema tritrófico estudado.

4. HIPÓTESES

4.1 Densidade da planta nutridora - abundância de herbívoros

H_0 : a abundância registrada das larvas de lepidópteros associados à *Piper glabratum* e *Piper mollicomum* não é influenciada pela densidade da planta nutridora nos fragmentos amostrados.

H_1 : a densidade de *P. glabratum* e *P. mollicomum* influencia positivamente a abundância de larvas de lepidópteros a elas associadas.

4.2 Proximidade geográfica e similaridade faunística (autocorrelação espacial)

H_0 : a comunidade de herbívoros e parasitoides não é influenciada pela proximidade geográfica.

H_1 : fragmentos próximos geograficamente exibem maior similaridade faunística.

4.3 Espécies de parasitoides - espécies da planta nutridora

H_0 : A planta nutridora no sistema estudado não tem influência sobre a composição do terceiro nível trófico.

H_1 : A planta nutridora influencia a composição do terceiro nível trófico por diversos mecanismos.

4.4 Porcentagem de habitat/ não habitat - riqueza de insetos

H_0 : a riqueza e a abundância de herbívoros e parasitoides é independente da porcentagem de habitat com a presença da planta nutridora.

H_1 : a riqueza e a abundância de herbívoros e parasitoides tem relação positiva com a porcentagem de habitat com a presença da planta nutridora.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Área de Estudo

5.1.1 Seleção dos fragmentos

A partir do mapa confeccionado por Paese (2002), inúmeros fragmentos no município de São Carlos, SP foram selecionados (Figura 3). Durante a busca de fragmentos, diversos locais não mapeados foram visitados, e destes, alguns utilizados no presente trabalho.

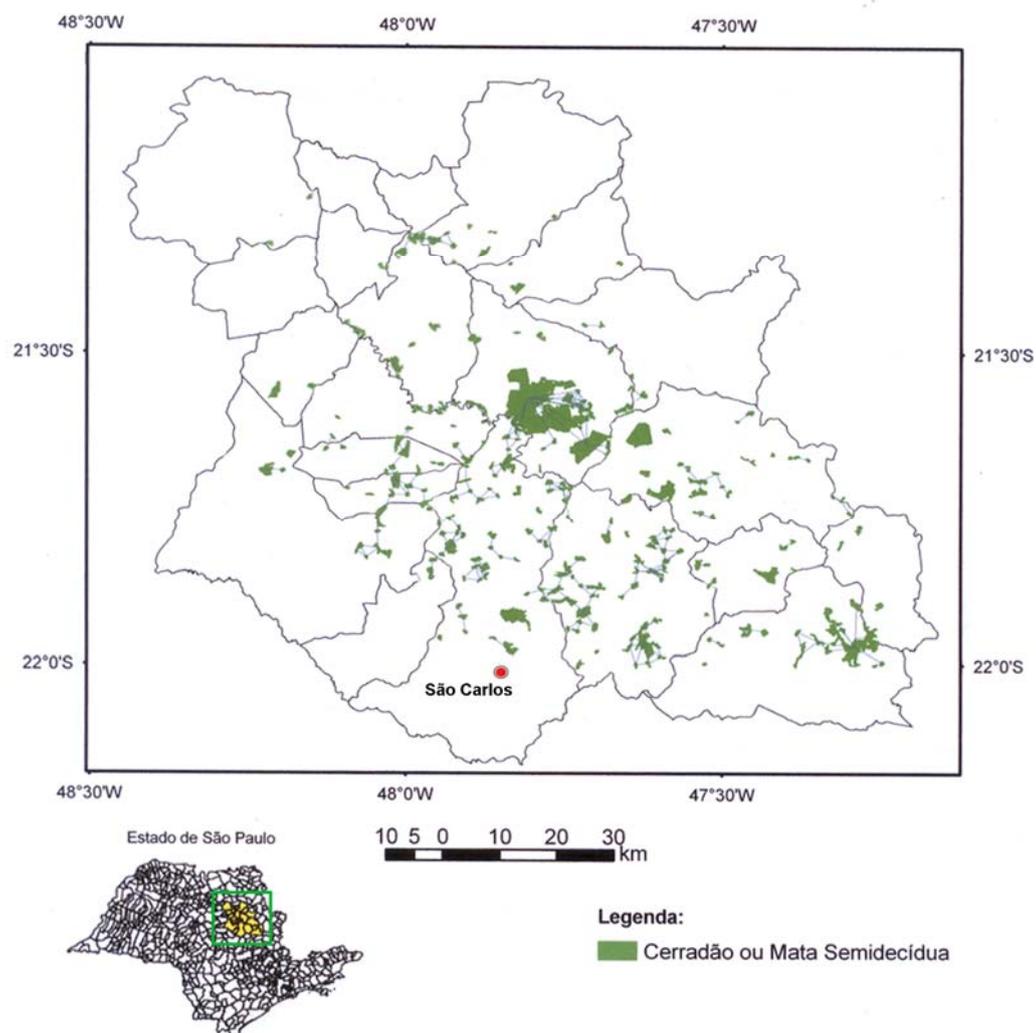


Figura 3. Mapa da região de São Carlos, SP com limites de municípios e fragmentos de mata semidecídua e cerradão com mais de 10 ha (Paese 2002).

Foram selecionados oito fragmentos, dentro dos limites do município de São Carlos (Figura 4), localizados na maioria em perímetro rural (dois em área urbana) com as duas espécies mais comuns do gênero *Piper*.

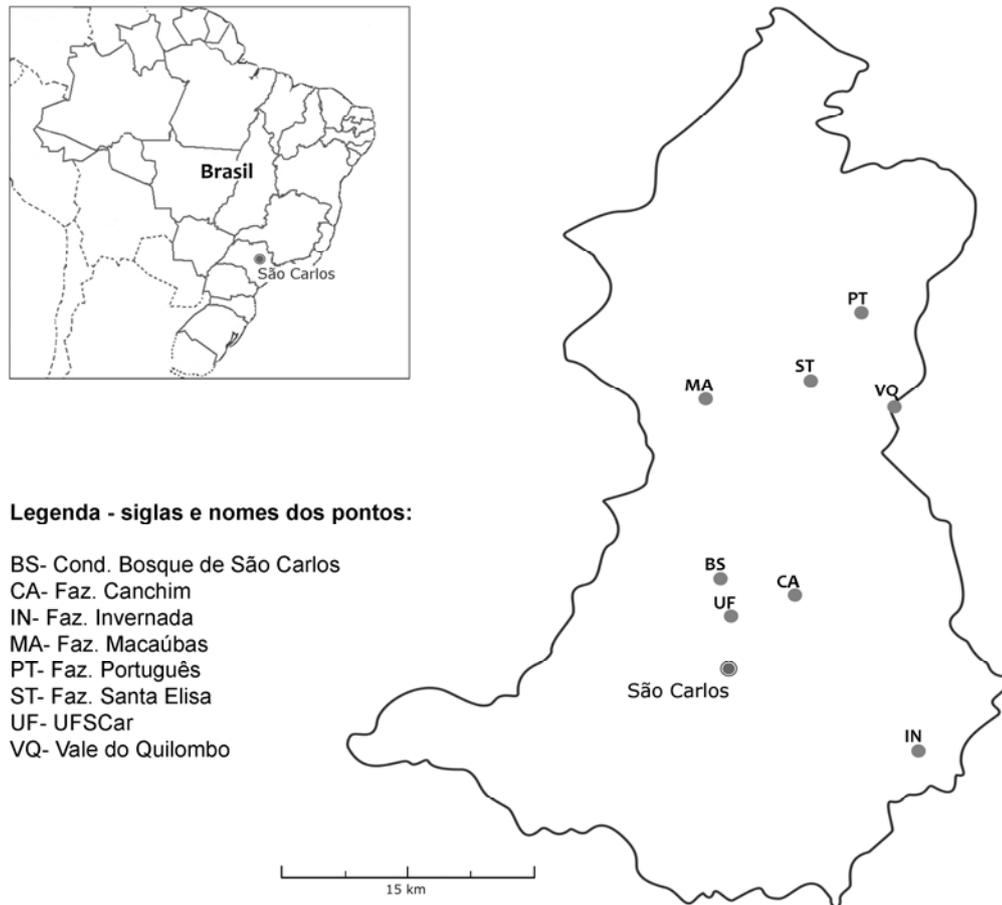


Figura 4. Mapa do município de São Carlos com indicação dos pontos de coleta.

Todos os pontos amostrais estão localizados em fragmentos de Mata Mesófila Semidecidual mais ou menos degradada, com exceção dos pontos localizados na Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). Nesta localidade, espécimes de *Piper* ocorrem em área de reflorestamento de *Pinus* com sub-bosque em regeneração.

5.1.2 Caracterização dos locais de estudo

5.1.2.1 Bosque de São Carlos - BS (21°57'41''S; 47°53'4''W)

Menor fragmento de mata amostrado; localizado em meio urbano, próximo à UFSCar, entre dois condomínios habitacionais, com um dos lados cercado por alambrado que evita o trânsito de pessoas estranhas e de grandes animais. De fisionomia vegetal semelhante à encontrada na Mata Canchim, com a qual forma um contínuo de mata. Sua vegetação é relativamente bem conservada, com sub-bosque adensado e algumas árvores de grande porte (mais de 30m). O ponto amostral fica localizado em seu interior, onde existe uma nascente represada artificialmente em dois pontos, cuja água é utilizada para abastecimento do condomínio. Neste ponto da mata, a umidade é elevada e com clareiras próximas aos corpos de água. São apenas nestes locais que se localizam adensamentos de *P. mollicomum* e outras espécies de *Piper* menos adensadas, inclusive *P. glabratum*. Neste fragmento, a densidade de *P. glabratum* é a menor entre os pontos amostrados.

5.1.2.2 Mata Canchim – CA (21°58'10''S e 47°50'29''W)

Localiza-se dentro da Fazenda Canchim, que abriga a sede da EMBRAPA Pecuária-Sudeste, ainda dentro do perímetro urbano de São Carlos. É uma das matas melhor conservadas e também um dos maiores fragmentos de mata mesófila do município. Seu entorno consiste em grande parte de pastagens. As agregações de *Piper* se localizam principalmente ao longo da trilha principal e próximo aos represamentos de água. Apesar do tamanho deste fragmento,

a densidade de *Piper* é relativamente baixa, já que suas espécies não crescem no interior de matas fechadas.

5.1.2.3 Fazenda Invernada – IN (22° 4'7"S e 47°46'13"W)

O conjunto de pequenos fragmentos localizados na Fazenda Invernada são os mais distantes entre os pontos amostrais. Os dois pontos de coleta nestes fragmentos possuem variáveis ambientais distintas principalmente pela influência de uma queda de água em um deles, a qual recebe visitas constantes de turistas e sua água é utilizada na agropecuária. Outra característica do local são as trilhas largas e clareiras, em meio à mata ou capoeira, onde frequentemente transitam bovinos. Pastos são o principal componente de seu entorno, que também possui horticultura.

5.1.2.4 Fazenda Macaúbas – MA (21°50'41"S e 47°53'27"W)

Esta fazenda, localizada nas vizinhanças do Aeroporto Estadual de São Carlos, tem suas terras arrendadas para o plantio de cana-de-açúcar. A fisionomia da vegetação é das mais típicas entre os fragmentos amostrados. É evidente o impacto antropogênico nessas matas e capoeiras, onde crescem árvores frutíferas como limoeiros e goiabeiras, sendo a vegetação em diversos pontos baixa e o dossel aberto ou inexistente. Partes de mata estão conservadas em grande parte pelo terreno acidentado onde se encontram ou pela presença de rios e nascentes. Neste caso, o fragmento acompanha um riacho, afluente do rio Araras, cobrindo a face do morro ao norte do rio.

5.1.2.5 Fazenda do Português – PT (21°48'12”S e 47°48'5”W)

Este fragmento forma, em conjunto com os fragmentos da Fazenda Santa Elisa e do Vale do Quilombo, um dos maiores fragmentos de mata Mesófila do município de São Carlos, cobrindo parte do vale formado pelo rio Quilombo. Esta fazenda localiza-se próxima ao distrito de Santa Eudóxia, ao lado da rodovia Abel Terruggi, que conecta este distrito à cidade de São Carlos. Possui múltiplas culturas das quais se destaca um dos poucos remanescentes de cafeicultura no município. Assim como no fragmento da Fazenda Macaúbas e também na Fazenda Santa Elisa e Vale do Quilombo, a vegetação ocorre em terreno acidentado e a ação antrópica é evidente. Locais com esse tipo de formação vegetal favorecem o crescimento de *Piper* pois reúnem as condições necessárias de luminosidade e umidade para estas plantas pioneiras.

5.1.2.6 Fazenda Santa Elisa – ST (21°50'3”S e 47°49'51”W)

Também localizada às margens da rodovia Abel Terruggi, esta fazenda tem como principal atividade a citricultura. Sua mata estende-se à leste, conectando-se à mata da fazenda Vale do Quilombo. Aqui também é clara a ação humana. A utilização da água das nascentes para uso agrícola prejudica o abastecimento do riacho no fundo do vale. Apesar da degradação, algumas árvores de grande porte, principalmente figueiras e paineiras, estão mantidas. O sub-bosque é aberto, com exceção dos pontos com adensamentos de *Piper*.

O relevo está entre os mais acidentados, principalmente próximo à borda do fragmento.

5.1.2.7 Universidade Federal de São Carlos (UFSCar - Bosque de Pinus) – UF (21°59'9"S e 47°52'43"W)

O bosque de *Pinus elliotti* Engelm., localizado dentro do *campus* da Universidade Federal de São Carlos (São Carlos), na margem norte da represa, é um resquício dos tempos em que as terras, hoje pertencentes ao governo federal, faziam parte de uma propriedade rural. Originalmente sua área era coberta por vegetação do tipo Cerrado. A Fazenda Trancham tinha como principal atividade econômica a silvicultura. Até recentemente, parte do *campus* era arrendada para produção de madeira, matéria-prima na fabricação de papel. Desde a criação da universidade, nos anos 70, este bosque vem se recuperando, naturalmente ou por atividades de recuperação (HENKE-OLIVEIRA & SANTOS, 2001), e hoje podemos observar um sub-bosque em fase avançada em alguns pontos. No entanto, o estrato arbóreo é constituído quase que exclusivamente por *P. elliotti*. Este bosque reúne condições ótimas para o crescimento de diversas espécies de *Piper*, que podem ocorrer em grandes adensamentos, principalmente como *P. glabratum*, ou distribuídos por todo local, como ocorre com *P. mollicomum*. Contudo, nesta localidade não foram encontradas plantas de *P. amalago*, bastante comuns na maior parte dos fragmentos amostrados.

5.1.2.8 Fazenda Vale do Quilombo – VQ (21°51'3”S e 47°47'5”W)

A mata ocorre a leste do rio Quilombo, em cujas margens existe a formação de vegetação de várzea. Os dois pontos amostrais são separados por uma trilha de aproximadamente um quilômetro. Durante a estação chuvosa, a maior parte das depressões ao longo da trilha se enche de água e abastecem o rio Quilombo. Ao final da trilha, existe um riacho perene, afluente do mesmo rio, onde a vegetação é mais vistosa, com árvores de maior porte e mais adensada, quando comparada à vegetação mais aberta e baixa, com muitos cipós e lianas, que se observa no percurso. Neste ponto, as plantas de *Piper* ocorrem por todo o caminho, geralmente esparsas, podendo formar adensamentos. No entorno deste fragmento, os principais usos do solo são as pastagens e a cultura de cana-de-açúcar. O turismo também é uma atividade potencialmente impactante neste local.

5.2 Plantas hospedeiras –*P. glabratum* e *P. mollicomum*

As duas espécies de plantas mais comuns, que definiram os pontos de coleta, foram *P. glabratum* e *P. mollicomum* (Figura 5 e 6). Apesar de não ter sido amostrado neste trabalho, *P. amalago* foi quase tão comum quanto as espécies estudadas e poderia ser objeto de um estudo similar.



Figura 5. Planta de *P. glabratum* no bosque de *Pinus elliotti* na Universidade Federal de São Carlos.



Figura 6. Planta de *P. mollicomum* no bosque de *Pinus elliotti* na Universidade Federal de São Carlos.

5.3 Coleta e manutenção das larvas de Lepidoptera

Em cada fragmento foi realizada uma coleta piloto, a fim de definir a quantidade de pontos por fragmento e a padronização dos pontos amostrais.

A partir das coletas piloto optamos por padornizar as amostragens por número de plantas amostradas, sendo que cada ponto consistiu de 40 plantas de cada uma das duas espécies. Por isso, os pontos amostrais ficaram distribuídos da seguinte forma: MA e ST: 3 pontos; IN, PT, UF e VQ: 2 pontos; BS e CA: 1 ponto.

Foram realizadas, periodicamente, de outubro de 2006 a novembro de 2007, dez coletas nos 16 pontos. Para coleta de larvas de Lepidoptera foi utilizado o guarda-chuva entomológico (Figura 7). As plantas foram batidas com um bastão de madeira sobre tecido branco sustentado por um aro de metal com 60 cm de raio. As larvas de Lepidoptera, caídas sobre o tecido, foram retiradas e acondicionadas em potes plásticos e transportadas ao laboratório, onde foram mantidas sobre a planta hospedeira. Algumas folhas com microlepidópteros minadores também foram coletadas por busca direta, porém esses dados foram tratados apenas qualitativamente e excluídos de todas as análises estatísticas subsequentes.

Em laboratório as larvas de Lepidoptera foram contabilizadas e identificadas, quando possível, e então, mantidas nos potes de criação, sendo alimentadas com folhas da planta hospedeira. As condições de temperatura e umidade da sala de criação não foram controladas, exceto por estar em local sempre sombreado e constantemente umedecido.

Cada larva de Lepidoptera recebeu um código de identificação contendo as informações sobre local e data de coleta. Essa codificação permitiu o acompanhamento individualizado dos imaturos criados. Os herbívoros foram

criados até adultos, sempre que possível, assim como os parasitoides obtidos a partir de suas larvas ou pupas.



Figura 7. Coleta por meio de guarda-chuva entomológico.

O material obtido pertence a três ordens (Diptera, Hymenoptera e Lepidoptera), distribuído em inúmeras famílias. Os Diptera, da família Tachinidae, foram identificados, principalmente, com base em Wood (1987). Entre os Hymenoptera, a maior parte foi identificada em nível de gênero e, quando necessário, em morfoespécies. Para Chalcidoidea foi utilizada a chave de Gibson *et al.* (1997), para as famílias Chalcididae e Encyrtidae foram utilizados os trabalhos de Boucek (1992) e Noyes (1980), respectivamente; a família Pteromalidae foi separada em morfoespécies, sem identificação no nível genérico. Na superfamília Ichneumonoidea, os Braconidae foram identificados com base em Wharton *et al.* (1997) e os Ichneumonidae baseados principalmente em Hanson & Gauld (2006). Os Lepidoptera foram identificados pelo especialista Prof.Dr. Manoel Martins Dias Filho, do

Departamento de Ecologia e Biologia da Universidade Federal de São Carlos, co-orientador deste trabalho.

O comprimento da asa anterior dos adultos de Lepidoptera e seus parasitoides foi medido sob microscópio estereoscópico ou a olho nu nos Lepidoptera maiores. As medidas foram realizadas da base da asa até sua extremidade distal.

5.4 Coleta de parasitoides adultos

Em cada fragmento foi instalada uma armadilha Malaise para coleta de insetos. A armadilha Malaise (TOWNES 1962) consiste em uma tenda de malha fina e transparente, com aproximadamente 1,5m de altura, que intercepta o voo dos insetos adultos, que caem em um frasco com solução de Dietrich. Trata-se de uma técnica de fácil instalação, baixo custo e pouca seletividade, amplamente utilizada em estudos entomológicos.

Do material coletado, os Hymenoptera da superfamília Ichneumonoidea foram separados e identificados. De cada fragmento foram retiradas dez amostras ao longo do período amostral.

5.5 Avaliação ambiental dos pontos amostrais

Para caracterização das áreas de coleta foi utilizado um sistema multimétrico de rápida aplicação, visando avaliar o ambiente nos pontos amostrais. Para isso, dois quadrantes de 10x10m foram selecionados aleatoriamente dentro de cada ponto.

5.5.1 Variáveis bióticas e abióticas

As variáveis bióticas e abióticas foram selecionadas com o intuito de abranger os potenciais aspectos-chave que possam ter influência na estrutura das taxocenoses dos fitófagos e dos parasitoides.

As variáveis abióticas temperatura (°C), umidade relativa (%) e pluviosidade (mm) foram obtidas junto à Estação Meteorológica da Embrapa/Sudeste (São Carlos) e consideradas para todos os pontos.

As demais variáveis foram registradas para cada ponto amostral segundo metodologia específica, detalhada a seguir.

5.5.1.1 Luminosidade - cobertura de dossel

As medidas de porcentagem de cobertura de dossel foram realizadas a partir de análises de imagens digitais. Em cada ponto amostral foram retiradas oito fotografias do dossel a partir de ~1,5m do solo, evitando os horários de sol a pino. As imagens foram posteriormente tratadas e o percentual de área aberta/fechada foi contabilizado por meio do software *Adobe Photoshop CS3®*. Os valores médios para cada ponto foram calculados e correspondem ao índice de porcentagem de cobertura.

5.5.1.2 Altura aproximada do dossel

Esta medida foi retirada de forma subjetiva considerando a altura das árvores mais altas presentes em cada ponto amostral. Três pessoa diferentes

registraram subjetivamente a altura aproximada do dossel e o índice obtido corresponde a média aritmética destas medidas.

5.5.1.3 Presença de corpos de água nas proximidades dos pontos

A presença de rios, córregos, reservatórios e nascentes foram observados ao longo do período amostral. Em alguns pontos observamos também a presença de córregos intermitentes, com água corrente somente no período chuvoso. Classificamos arbitrariamente os pontos com valores 1 para presença de corpos de água, 0 para corpos intermitentes e -1 para pontos sem corpos de água.

5.5.1.4 Número de árvores com diâmetro superior a 30 cm, a 1,5m de altura do solo

Dois quadrantes com 100 m² foram delimitados em cada ponto amostral e todas as árvores com diâmetro na altura do peito maior que 30 cm foram contabilizadas. O índice obtido corresponde a soma da contagem nos dois quadrantes.

5.5.1.5 Riqueza de espécies de *Piper* presentes nos pontos de coleta

Nos mesmos quadrantes citados no item anterior (4.5.1.4), foram coletadas e identificadas todas as espécies de *Piper* encontradas. O valor de

riqueza obtido corresponde ao número máximo de espécies do gênero dentro dos pontos amostrais.

5.5.1.6 Densidade de *P. glabratum* e *P. mollicomum* nos pontos amostrais

As plantas das duas espécies de *Piper* estudadas foram contabilizadas para os dois quadrantes demarcados em cada ponto amostral. Apesar de compreender grande parte das plantas efetivamente amostradas, esta metodologia não permitiu maiores inferências sobre a densidade das plantas hospedeiras para os fragmentos amostrados, pois abrangeu apenas uma pequena parte destes.

5.6 Análise dos Dados

Foram calculados:

- riqueza de espécies de *Piper*, de hospedeiros fitófagos e parasitoides.
- densidade de *Piper glabratum* e *P. mollicomum*, de hospedeiros fitófagos e de seus parasitoides.
- taxa de parasitismo ou parasitismo aparente (porcentagem) estimado pelo número total de parasitoides emergidos em relação ao número total de hospedeiros disponíveis
- regressões lineares e não lineares; índices de constância e dominância e coeficientes de correlação e similaridade, qualitativos e quantitativos, foram calculados para as comunidades de hospedeiros e parasitoides, a fim de

comparar os diferentes fragmentos e as relações espacial e temporal entre hospedeiros e parasitoides.

A fim de se verificar se há relação entre as espécies de *Piper* e o tamanho dos lepidópteros e parasitoides associados, foi utilizado o teste t de Student não pareado.

Os testes de correlação de Pearson e Spearman, teste t de Student, regressões sinusoidais e teste de autocorrelação para as análises temporais e cálculos de riqueza de espécies e frequência de ocorrência foram realizados pelo programa PAST v. 1.88 (HAMMER et al 2001).

A categorização de imagens de satélite foi feita por meio do software ARCGIS - 9.2[®]. A partir das imagens já editadas criamos um *buffer* (área circular) com 2 km de raio, centrado em cada um dos oito fragmentos (figuras 8 e 9). A matriz de dados gerada para cada *buffer* foi utilizada para cálculos de porcentagem de áreas onde confirmamos a presença de *Piper* spp., são as categorias: *mata*, *capoeira*, *várzea* e *pinus* (para UFSCar, somente). A tabela exemplifica uma matriz gerada a partir dos mapas desenhados, onde o programa calcula as áreas com base nas categorias dentro de cada círculo.

Para as análises espaciais selecionamos um ponto por fragmento, sempre aquele mais próximo da armadilha Malaise, cujo ponto serviu de referência para o centro do *buffer*.

Tabela I. Exemplo de uma matriz com áreas para cada categoria estipulada para o *buffer* centrado na Fazenda Canchim. As classes, criadas arbitrariamente, são utilizadas no computo das métricas de paisagem pelo programa ARCGIS - 9.2[®].

classe1	classe2	Área (m²)
agricultura	agricultura	1747194,087
citrus	agricultura	61817,38904
reservatorio	agua	32714,20685
capoeira	mata	566274,2985
mata	mata	2004829,346
pasto	agricultura	75437,93653
varzea	mata	15264,71531
eucalipto	agricultura	2446,426882
construção rural	construção rural	261903,0585
cerradao	mata	965597,0304
cerrado	mata	5558,187228

As análises foram realizadas com o programa SAM v 3.0[®]. Verificamos a existência de autocorrelação espacial para as principais variáveis faunísticas a partir do cálculo do I de Moran (riqueza de lagartas e parasitoides criados e % de parasitismo e riqueza de Ichneumonoidea coletados por armadilha Malaise). Para correlação entre as variáveis preditoras e o espaço com as principais variáveis resposta utilizamos o OLS (*ordinary least-squares*) e o modelos autorregressivos (CAR). Todas as análises utilizam a localização geográfica como possível fonte de variação.



Figura 8. Imagem de satélite retirada de Google Earth (2009), georreferenciada. Buffer centrado em MA (Faz. Macaúbas) com 2 km de raio (círculo amarelo). Copiado de ArcView.

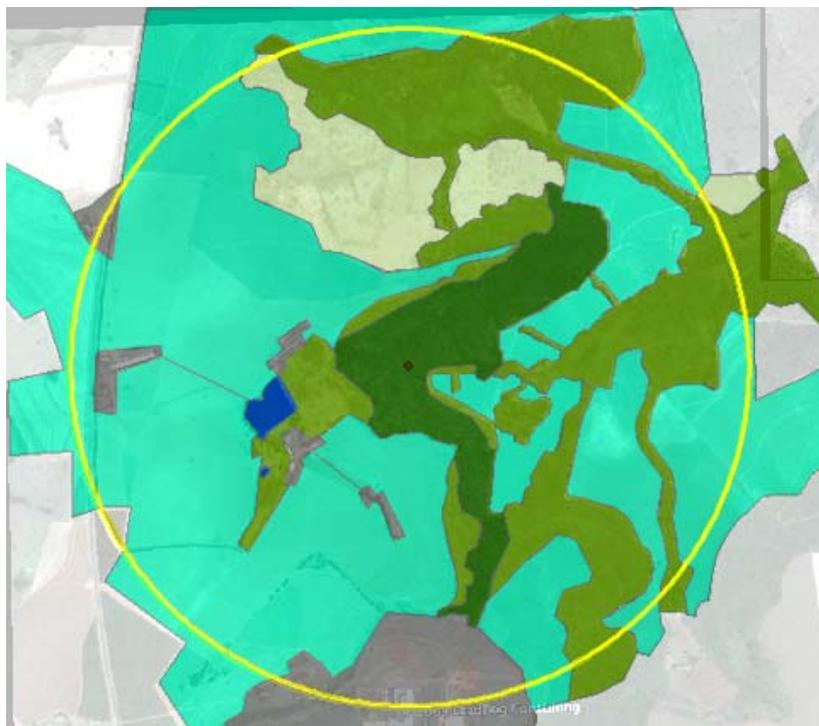


Figura 9. Imagem anterior com sobreposição de camada com categorias (classes da tabela I). O verde predominante (mais vivo) corresponde à cultura de cana-de-açúcar, os outros dois tons de verde correspondem às áreas de mata (mais escuro) e capoeira.

6. RESULTADOS

6.1 Espécies de Lepidoptera obtidos

O total de larvas de Lepidoptera coletadas neste estudo foi de 9249 indivíduos distribuídos em pelo menos 105 morfoespécies. Deste total, 0,15% dos espécimes foram capturados por busca direta, consistindo exclusivamente de espécies de microlepidópteros minadores. Uma porcentagem maior de indivíduos foi considerada acidental, cerca de 10%. Esse número foi superestimado, pois muitas lagartas consideradas acidentais foram observadas se alimentando de folhas de *Piper*. No entanto, a falta de réplicas ou de indivíduos que completaram seu desenvolvimento, levou-nos a excluir muitas espécies dos resultados. Apenas 56 espécies tiveram pelo menos um ciclo de criação bem sucedido (ANEXO II -Tabela I).

Eois tegularia (figuras 10 e 11) representou, em nosso estudo, cerca de 87% do total de lagartas coletadas (85,3% para *P. glabratum* e 90% para *P. mollicomum*). As espécies do gênero *Eois* são conhecidas pela sua especificidade alimentar sobre espécies de *Piper*, geralmente se alimentando de 2 ou 3 espécies (MARQUIS 1991). Consideramos essa dominância fato de grande relevância para as interações dentro do sistema estudado e alguns dos aspectos relacionados serão discutidos adiante.

A espécie dominante pertence ao gênero das grandes especialistas sobre *Piper* (DYER & PALMER 2004). Estes resultados foram consistentes em todos os pontos amostrais e para as duas espécies de plantas estudadas, com

maiores valores de dominância para *P. mollicomum* na maioria dos pontos. Para *P. glabratum*, a porcentagem de *E. tegularia* variou entre 50 a 93,67%, enquanto que em *P. mollicomum*, estes valores variaram de 57,15 a 97,05% entre os pontos amostrais (Tabela II).



Figuras 10 e 11. *Eois tegularia*. 10. Larva de último instar. 11. Adulto.

Tabela II: Abundância relativa (%) de indivíduos de *E. tegularia* nos pontos amostrais para *P. mollicomum* e *P. glabratum*.

Local	<i>P. mollicomum</i>	<i>P. glabratum</i>
BS1	97,05	58,06
CA1	87,70	64,76
IN1	91,78	100,00
IN2	96,50	85,71
MA1	92,08	86,06
MA2	92,17	78,11
MA3	81,67	75,50
PT1	81,88	84,23
PT2	77,97	86,59
ST1	57,14	50,00
ST2	87,00	76,47
ST3	78,35	78,09
UF1	96,77	82,14
UF2	92,52	87,21
VQ1	94,06	93,67
VQ2	89,38	89,00

Além de *E. tegularia*, outras quatro espécies deste gênero foram coletadas em menor frequência. Destas, apenas *Eois* sp. A foi considerada comum segundo critério de constância (DAJOZ 1978), com frequência relativa de 0,53%. Braga (2001) obteve frequências de *E. glauculata* relativamente altas, sobre as mesmas espécies vegetais, quando comparadas com nossos resultados. Suas coletas foram realizadas também na mata da Fazenda Canchim, um de nossos pontos de coleta. No presente trabalho, nenhuma larva dessa espécie foi coletada neste ponto. Apenas 14 indivíduos foram coletados neste estudo, contra 97 no estudo de Braga. Esses resultados indicam uma diminuição na população local de *E. glauculata* no decorrer de dez anos. Os resultados de Braga (2001) indicam que esta espécie tem preferência por folhas de *P. amalago*, que não foi amostrada no presente estudo. Podemos também ressaltar a possibilidade de flutuações ao longo dos anos, as quais não foram acompanhadas. Ainda assim, chama atenção a

diferença nas proporções entre *E. tegularia* e *E. glauculata* em 1995-1996 (cerca de 30%) com nossos resultados, referentes ao ano de 2007 (menos de 0,2%).

Outras dez espécies foram comuns neste estudo, a maior parte delas já associada a espécies de *Piper*, principalmente em trabalhos não publicados, cujos resultados estão disponíveis na internet (AIELLO* com. pess., DYER & GENTRY 2002, JANZEN & HALLWACHS 2005), exceto por Marquis (1991).

Todos os resultados apresentados nestes trabalhos são referentes a levantamentos realizados na América Central, a maior parte na Costa Rica. *Quadrus cerialis* (Stoll, 1782) parece ser uma das espécies mais comuns sobre *Piper* nessa região, registrada em todos os trabalhos alimentando-se de muitas espécies diferentes.

As frequências de ocorrência das doze espécies mais amostradas aqui somam 97,2% do total. Entre as espécies mais comuns, cinco pertencem à família Noctuidae: *Eryopiga* sp. (0,71%), *Gonodonta pulverea* Schaus, 1911 (3,27%), *Hampsonodes* sp2 (0,97%), *Lascoria* sp.1 e *Lascoria* sp.3 (0,36 e 1,16%); duas à Arctiidae: *Bertholdia* sp. (0,43%) e *Carales astur* (Cramer, 1777) (0,83%); uma à Hesperiiidae: *Q. cerialis* (0,65%); uma à Tortricidae: *Amorbia* sp. (0,35%); e uma à Geometridae: *Epimecis* sp. (0,95%). Essas espécies podem ser consideradas os principais herbívoros sobre as plantas estudadas na região. Muitas espécies de grande porte da família Geometridae como, por exemplo, *Oxydia versulia* (Cramer [1779]) e *Prochoerodes* sp., podem consumir grandes quantidades de folhas, como observado durante o período de criação. Grande parte dos indivíduos dessas espécies não foi contabilizada, pelos motivos já

especificados no primeiro parágrafo desta seção e, provavelmente, sua importância como desfoliadores de *Piper* foi subestimada. *G. pulverea* foi a única entre as doze espécies comuns que se alimentou exclusivamente de *P. glabratum*.

A taxa de mortalidade das larvas foi de 35% em *P. glabratum* e 30% para *P. mollicomum*. A consideração dessas taxas no cálculo das taxas de parasitismo é fundamental e pode levar a um número sub- ou superestimado de parasitismo, caso o valor calculado desprezasse a mortalidade (ver a próxima sessão).

6.2 Parasitoides

A maioria das espécies de parasitoides, 78%, pertence à ordem Hymenoptera. Os 22% restantes pertencem à ordem Diptera, todos da família Tachinidae. Os Hymenoptera também foram os mais frequentemente amostrados, com aproximadamente 77% dos indivíduos, contra 23% dos Diptera. As espécies de parasitoides obtidas e seus respectivos hospedeiros estão no ANEXO III (Tabelas 1 a 4).

Praticamente todos os parasitoides criados foram endoparasitoides cenobiontes, ou seja, alimentaram-se dentro do corpo do hospedeiro, que continua seu desenvolvimento após a oviposição. As exceções foram uma espécie de Tryphoninae (Ichneumonidae) e algumas espécies de Eulophidae da tribo Eulophini. Os representantes desta tribo, como os gêneros *Elachertus* Spinola, 1811 e *Euplectrus* Westwood, 1837, são ectoparasitoides cenobiontes

gregários, cujo hospedeiro, paralisado temporariamente, se mantém vivo. Não obstante, esses parasitoides impedem a ecdise de seus hospedeiros, que poderia remover os ectoparasitoides juntamente com a cutícula do hospedeiro (COUDRON & BRANDT 1996, TANAKA *et al.* 2006). Os Tryphoninae ovipositam sobre larvas de último ínstar e esperam até que seu hospedeiro entre em pupação para começarem a se alimentar (GAULD 2006).

6.2.1 Mortalidade de herbívoros pelos parasitoides

Bellows *et al.* (1992) especificam formas de calcular as taxas de mortalidade causadas por inimigos naturais e suas dificuldades. Um dos problemas metodológicos na criação de hospedeiros e consequente obtenção de parasitoides consiste nas taxas de mortalidade decorrentes do trato laboratorial. Para algumas espécies de Lepidoptera obtidos neste trabalho, o procedimento de criação pareceu não ser adequado, acarretando em altas taxas de mortalidade. Por exemplo, dos espécimes de *Epimecis* sp. coletados, uma das espécies mais abundantes nas amostragens, 80% morreram por motivo desconhecido (causas diversas) e apenas 5% foram mortos por parasitoides.

Descartando-se completamente os indivíduos que não atingiram a fase de pupa ou imago, as taxas de parasitismo (Tabela II) ficaram em 28,7 e 19,6% para *P. glabratum* e *P. mollicomum*, respectivamente. Por outro lado, se estes indivíduos forem computados juntamente com os não parasitados, as taxas caem para 18,5 e 13,6%. Consideramos que o melhor cálculo para as taxas de

parasitismo provém da extrapolação do valor absoluto para aqueles que não sobreviveram, chegando a um valor intermediário que acreditamos ser mais próximo da realidade. Com base nesse último cálculo, consideramos que as taxas de parasitismo, respectivas a *P. glabratum* e *P. mollicomum*, foram de 25 e 17,8% respectivamente.

Tabela III. Taxas de parasitismo calculadas para total de larvas de Lepidoptera obtidos sobre *P. glabratum* e *P. mollicomum*.

	larvas	parasitadas	mortas	%parasitismo		
				bruto	líquido	estimado
<i>P. glabratum</i>	5349	989	1899	18,5	28,7	25,1
<i>P. mollicomum</i>	3082	421	933	13,7	19,6	17,8

6.2.2 Parasitoides da ordem Hymenoptera

Entre os himenópteros criados, 91% dos indivíduos, e 72% das espécies, são da superfamília Ichneumonoidea e o restante (nove e 28%, respectivamente) são Chalcidoidea. Estes dois grupos são os mais importantes entre os insetos parasitoides devido à sua diversidade de espécies e hábitos, além da amplitude de distribuição geográfica.

Como consequência da metodologia aplicada neste estudo, as espécies obtidas se restringem, quase que completamente, a alguns grupos que atacam larvas de macrolepidoptera, com exceção dos hiperparasitoides, que atacaram larvas de outros parasitoides, e por *Sympiesis* sp. (Eulophini), que atacou microlepidópteros minadores.

6.2.2.1 Chalcidoidea

Indivíduos das famílias Chalcididae, Elasmidae, Encyrtidae, Eulophidae, Perilampidae e Pteromalidae foram obtidos a partir de larvas de Lepidoptera coletadas e criadas sobre *Piper*.

Foram registradas 23 espécies de calcidóideos, das quais cinco foram de parasitoides secundários sobre vespas da superfamília Ichneumonoidea e, mais raramente, sobre indivíduos de Tachinidae. As espécies hiperparasitoides distribuíram-se nas famílias Elasmidae, Eulophidae, Chalcididae, Perilampidae e Pteromalidae.

6.2.2.1.1 Chalcididae

Os espécimes obtidos pertencem aos gêneros *Brachymeria* Westwood 1829 e *Conura* Spinola 1838, que se diferenciam facilmente pela morfologia. Os primeiros são sempre castanho escuros ou negros e relativamente grandes, os últimos podem ser bem menores e são amarelados. Espécies de ambos os gêneros têm biologia conhecida, muitas delas parasitam Lepidoptera e Ichneumonoidea. Os adultos de Chalcididae sempre emergem da pupa de seus hospedeiros, podendo ser parasitoides primários ou hiperparasitoides facultativos ou obrigatórios (DELVARE *in* HANSON & GAULD 2006). A espécie mais comum, *Conura* sp1 grupo *mmaculata*, emergiu de pupários de *Meteorus* sp (Hymenoptera, Braconidae, Meteorinae) e *Protapanteles* sp (Hymenoptera, Braconidae, Microgastrinae), ambas parasitando larvas de *E. tegularia*. Para este mesmo hospedeiro, *Conura* sp2 grupo *discolor* e *Conura*

sp6 grupo *biannulata* também foram criadas como hiperparasitoides, ambas sobre larvas de *Meteorus* sp. Todas estas espécies atacaram o hospedeiro em fase larval. *Conura* sp3 grupo *biannulata* foi obtido como hiperparasitoide facultativo. Seus adultos emergiram de pupas de *Casinaria* spp (Hymenoptera, Ichneumonidae, Campopleginae), e de uma pupa de Limacodidae n.i.. Essa última atacou o hospedeiro ainda na fase larval.

Sobre algumas pupas de Lepidoptera coletadas foram obtidos parasitoides do gênero *Brachymeria*. Espécies que atacam apenas pupas foram raramente coletadas neste estudo, já que a metodologia foi focada na coleta de larvas, portanto, sua diversidade e abundância dentro da comunidade foco não foi contemplada em nossos resultados.

6.2.2.1.2 Encyrtidae

Uma espécie do gênero *Copidosoma* Ratzeburg, 1844 foi criada em uma única ocasião. Previamente identificada como *Litomastix* sp. (Thomson, 1876) segundo Noyes (1980), o gênero foi sinonimizado a *Copidosoma*. Espécies de *Copidosoma* são conhecidas pelo hábito gregário e pela grande número de indivíduos que pode emergir de um só hospedeiro. Aqui, cerca de 1200 pequenas vespas emergiram de uma lagarta de Noctuidae não identificada, que construiu um abrigo de folhas e da pré-pupa emergiram os parasitoides.

6.2.2.1.3 Eulophidae

Entre os Chalcidoidea, foi a família mais comum e rica em espécies.

Apresenta grande diversidade biológica e, provavelmente, o maior número de espécies dentro da superfamília (LA SALLE *et al.* 2006 *in* HANSON & GAULD 2006). Diferente da maioria dos parasitoides deste trabalho, a maior parte dos Eulophidae obtidos foram ectoparasitoides. Geralmente gregários, variaram de um a dezenas de indivíduos emergindo de um único hospedeiro, como as espécies de *Baryscapus* sp. (Hymenoptera, Eulophidae, Tetrastichinae), que emergiram de pupas de Lepidoptera. Há registros de espécies deste gênero parasitando grande variedade de hospedeiros além de Lepidoptera, como Cynipidae galhadores, ovos de aranhas e hiperparasitoides sobre diversos hospedeiros (GIBSON *et al.* 1997, LA SALLE *et al.* *in* HANSON & GAULD 2006).

A esta família pertence a única espécie parasitoide de minadores obtida, uma espécie do gênero *Sympiesis* Förster 1856. Este gênero, com apenas duas espécies descritas para região Neotropical (NOYES 1998), é ectoparasitoide gregário de Lepidoptera minadores, Diptera e Coleoptera, e também pode ser hiperparasitoide (LA SALLE & SHAUFF 1995, ZHU & HUANG 2003). Não pudemos constatar, por observação ou literatura, se paralisam temporariamente (cenobiontes) ou permanentemente (idiobiontes) seus hospedeiros.

Também foram criadas duas espécies de hiperparasitoides do gênero *Horismenus* (Entedoninae). Para as duas espécies, faltam informações sobre o hospedeiro primário ou secundário. *Horismenus* sp1 emergiu de larvas de *E.*

tegularia, provavelmente hiperparasitando *Protapanteles* sp (Hymenoptera, Braconidae, Microgastrinae); *Horismenus* sp2 emergiu de pupas de uma espécie de Microgastrinae em duas ocasiões. Em uma delas, o hospedeiro tratava-se de um Arctiidae não identificado, e na outra de hospedeiro desconhecido.

Espécies de *Elachertus* Spinola, 1811 (Eulophinae) são ectoparasitoides cenobiontes gregários. Espécimes deste gênero foram os mais comuns da família, parasitando, quase que exclusivamente, larvas de *E. tegularia*. De um só hospedeiro emergiram entre três e 11 larvas, em média cinco, que empuparam em torno dos despojos da larva hospedeira. Esse mesmo comportamento foi observado para *Quadrastichus* sp. (Tetrastichinae), também sobre *E. tegularia*.

Algumas espécies de *Euplectrus* Westwood, 1832 (Eulophinae) foram obtidas de larvas de, pelo menos, duas espécies de Noctuidae (*Lascoria* sp e *Noctuidae* sp B). Essas espécies se desenvolveram como ectoparasitoides cenobiontes gregários, fixas à região dorsal do tórax da larva hospedeira. Como observado por Tanaka *et al.* (2006), pouco antes de empupar, as larvas migram para a região ventral do corpo do hospedeiro, já morto neste momento. Os parasitoides constroem casulos por baixo do corpo do hospedeiro, que se achata, cobrindo-os.

Elasmus Westwood, 1833 já constituiu uma família a parte – Elasmidae, porém atualmente é considerada tribo - Elasmini - dentro de Eulophidae (GAUTHIER *et al* 2000). Tem distribuição cosmopolita, mas a maior parte das

213 espécies ocorre nos trópicos do Velho Mundo. Suas espécies geralmente atacam larvas ou pré-pupas de Lepidoptera ocultas, como os minadores. Muitas espécies podem ser hiperparasitoides, facultativos ou obrigatórios, sobre pré-pupas encasuladas de Braconidae e Ichneumonidae (COOTE 1995 in HANSON & GAULD 1995; YU 2005)

Os indivíduos de *Elasmus* sp foram obtidos sobre casulos de um Microgastrinae não identificado. Devido à biologia desta espécie, a amostragem em ambiente natural só pode ocorrer em condições específicas, no momento em que os parasitoides primários deixam seu hospedeiro e constroem seus casulos. Tais condições dificultam a identificação tanto do hospedeiro como do parasitoide primário, já que nenhum deles atingiu à maturidade. A larva de Lepidoptera não identificada foi obtida com oito casulos agregados de Microgastrinae em seu dorso. De cada um dos casulos emergiu um hiperparasitoide.

6.2.2.1.4 Perilampidae

A grande maioria das espécies desta família, relativamente pequena na região Neotropical, pertence ao gênero *Perilampus* Latreille, 1809. Apesar de comumente hiperparasitoides de Lepidoptera sobre Ichneumonoidea (Hymenoptera) e Tachinidae (Diptera), alguns grupos de espécies podem também ser parasitoides primários sobre diversas ordens de insetos (HANSON & GAULD 2006).

Todos os indivíduos dessa família foram obtidos de pupas de Tachinidae sp1 sobre *E. tegularia* se alimentando de *P. glabratum*. Este foi o único registro de hiperparasitismo sobre Tachinidae. Os adultos de *Perilampus* sp emergiram dos pupários de Tachinidae sp1 através de um pequeno orifício aberto com suas mandíbulas, permitindo pronta distinção dos pupários não parasitados.

6.2.2.1.5 Pteromalidae

Está entre as maiores famílias de Chalcidoidea, no entanto, a fauna Neotropical ainda é pouco conhecida. A biologia do grupo também é bastante diversa, a maior parte das espécies se desenvolve como parasitoides de larvas de outros insetos pertencentes a dez ordens diferentes (HANSON & GAULD 2006).

Em nosso estudo, foram obtidas duas espécies de hiperparasitoides que emergiram de pupas de Microgastrinae (Braconidae) sobre larvas de Geometridae (Lepidoptera). Uma delas foi obtida como hiperparasitoide solitário de *Glyptapanteles* sp sobre *E. tegularia*. A segunda espécie emergiu de pupas de Microgastrinae gregário, provavelmente, também do gênero *Glyptapanteles*, sobre o tegumento de *Oxydia* sp (Lepidoptera, Geometridae). A lagarta já havia sido coletada com diversas pupas em seu dorso, das quais emergiram 14 adultos de Pteromalidae.

6.2.2.2 Ichneumonoidea

6.2.2.2.1 Braconidae

Esta família foi a mais frequente entre os parasitoides obtidos sobre as larvas de Lepidoptera criadas, principalmente, devido às altas frequências de ocorrência de três espécies sobre *E. tegularia*: *Diolcogaster* sp e *Protapanteles* sp (Microgastrinae) e *Meteorus* sp (Meteorinae). As três espécies totalizaram quase metade de todos os parasitoides criados e as suas respectivas subfamílias juntas representam quase a totalidade (99%) dos braconídeos obtidos no estudo. Além dessas duas subfamílias, foram registradas espécies de Doryctinae, Macrocentrinae, Orgilinae e Rogadinae, totalizando 33 espécies de braconídeos. Todas foram parasitoides larva-larva, ou seja, todo desenvolvimento se deu durante a fase larval do hospedeiro, com exceção da espécie de Macrocentrinae que emergiu da pré-pupa.

6.2.2.2.1.1 Doryctinae

Dois indivíduos do gênero *Heterospilus* Haliday, 1836 foram obtidos, provavelmente, a partir de larvas de *E. tegularia*. Apesar de existirem registros deste gênero sobre outros Geometridae (YU 2005), suas espécies são mais comumente criadas sobre larvas de Coleoptera (MARSH 1997). A principal razão que torna esse registro inconclusivo foi a falta de pistas deixadas pelo parasitoide. Neste caso, o casulo do parasitoide e os despojos do hospedeiro não foram encontrados nos potes de criação.

6.2.2.2.1.2 Macrocentrinae

As espécies desta subfamília atacam larvas de dez famílias de Lepidoptera no Novo Mundo. Espécies de *Hymenochaonia* Dalla Torre, 1898 e *Macrocentrus* Curtis, 1833 possuem ovipositores longos e frequentemente ovipositam em larvas ocultas em galhos, tubérculos ou folhas enroladas (WHARTON 1997). *Hymenochaonia* sp1 foi obtido parasitando uma larva de *Quadrus cerialis*, oculta em abrigo de folhas dobradas. O segundo emergiu entre o dia de coleta e o registro do material coletado, portanto de hospedeiro desconhecido.

6.2.2.2.1.3 Meteorinae

Foi a segunda subfamília mais abundante, representada por três espécies do gênero *Meteorus* Haliday, 1835. É considerada tribo em Euphorinae por alguns autores (QUICKE & ACHTERBERG 1990). Suas espécies parasitam larvas de Coleoptera e Lepidoptera e diversas espécies de *Meteorus* podem atacar grande número de hospedeiros. *Meteorus* sp1, a espécie mais abundante, foi obtida a partir de larvas de *E. tegularia*. *Meteorus* sp2 foi obtida sobre *Carales astur* (Arctiidae) em duas ocasiões. O hospedeiro da terceira espécie é desconhecido. Todas as espécies de *Meteorus* teceram casulos presos a longos fios de seda, semelhante aos observados em certos Campopleginae (Ichneumonidae).

6.2.2.2.1.4 Microgastrinae

Apesar de bem definida como subfamília existem muitas divergências e uma necessidade por trabalhos de revisão, principalmente para região Neotropical (WHITFIELD 1997). Apesar dos problemas de classificação, ainda hoje os trabalhos de Nixon (1965) e Mason (1981) são os mais amplamente seguidos. No sentido de resolver tais problemas, trabalhos sobre a sistemática do grupo, como o realizado por Achterberg (2002), deveriam ser conduzidos com a rica fauna Neotropical. A abundância das suas espécies nas coletas e a relativa facilidade de obtenção de dados biológicos e de estádios imaturos viabilizam a realização deste tipo de revisão.

As espécies de Microgastrinae atacam larvas de praticamente toda a ordem Lepidoptera. Estão entre os grupos mais bem estudados, e mais de 100 espécies são utilizadas no controle de pragas agrícolas (WHITFIELD 1997). No catálogo mais recente (YU et al. 2005), são citados mais de 3.000 registros de hospedeiros, entre estes, Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera.

Esta subfamília foi representada por 23 espécies distribuídas em oito gêneros. Microgastrinae foi o grupo de parasitoides com maior riqueza e frequência de ocorrência neste estudo, isso se deve principalmente a uma espécie de *Protapanteles* Ashmead, 1898. Esta espécie, obtida sobre larvas de *E. tegularia*, foi a mais abundante entre os parasitoides obtidos. Suas larvas deixaram o corpo do hospedeiro por um orifício na parte posterior e teceram casulo de seda oval branca. Alguns hospedeiros foram observados vivos

depois da saída da larva do parasitoide de seu corpo, que fora consumido apenas parcialmente.

Espécies dos gêneros *Cotesia* Cameron, 1891 e *Glyptapanteles* Ashmead, 1904 estão entre os poucos representantes gregários dos Braconidae neste estudo. Geralmente, as larvas de Microgastrinae, após deixarem o hospedeiro, teceram casulos ovais de seda branca ou parda, quase sempre fixas às folhas da planta hospedeira. A forma, coloração e quantidade de seda dos casulos foram características importantes na identificação das espécies de Microgastrinae. Algumas espécies de *Glyptapanteles* teceram casulos ornamentados, alguns deles mimetizando botões florais. Este foi o gênero com maior número de espécies e também de hospedeiros: foram obtidas seis espécies sobre sete hospedeiros diferentes.

Os casulos mais conspícuos foram os tecidos por *Distatrix pandora* Grinter, 2009. Larvas dessa espécie, como descrito por Whitfield & Scaccia (1996) e mais recentemente por Grinter *et. al.* (2009), tecem casulos pedunculados de cor amarelada, que ficam presos às folhas na base do pedúnculo (ANEXO I- figura 5).

Distatrix pandora e *Diolcogaster* sp foram os parasitoides com maior número de hospedeiros registrados. Cada um parasitou quatro espécies, das quais duas em comum: *E. tegularia* e *Gonodonta pulverea*.

Outra espécie do gênero *Diolcogaster* Ashmead, 1900 foi obtida, algumas vezes, sobre larvas de *Hampsonodes* sp2. Esta espécie foi nomeada *Diolcogaster Rasivalva* sp, por ter sido primeiramente identificada como uma

espécie do gênero *Rasivalva* Mason, 1981. Assim como a maior parte dos Microgastrinae, ao deixar o corpo do hospedeiro, as larvas de *Diolcogaster Rasivalva* sp teceram casulos de seda brancos e ovais.

Uma espécie de *Apanteles* Foerster, 1862 foi obtida a partir de *Quadrus cerialis*. Este foi um dos raros casos em que pudemos acompanhar o crescimento do parasitoide dentro do hospedeiro, graças à transparência do tegumento. Mesmo depois da saída do parasitoide, o hospedeiro continuou vivo por aproximadamente quatro dias, período no qual a lagarta aparentemente não se alimentou.

Representados por um único indivíduo, ocorreram uma espécie de *Pholetesor* Mason, 1981 e uma espécie de *Parapanteles* sobre Geometridae não identificados.

6.2.2.2.1.5 Orgilinae

Esta subfamília foi representada exclusivamente por espécimes de *Stantonia* sp. Alguns espécimes foram criados sem o registro do hospedeiro, outros, da mesma espécie, foram obtidos a partir de larvas de *Eois* sp3. Assim como os outros membros desta subfamília, *Stantonia* Ashmead, 1904 ataca, principalmente, larvas de Lepidoptera que vivem parte de sua vida como minadores ou constroem abrigos enrolando folhas, como espécies de Tortricidae, Pyralidae ou Crambidae. Existem, no entanto, registros de parasitismo sobre alguns Noctuidae (ACHTERBERG 1997, BRAET & QUICKE

2004, YU 2005). Provavelmente, trata-se do primeiro registro de espécies deste gênero sobre larvas de Geometridae.

6.2.2.2.1.6 Rogadinae

Apesar de pertencer a linhagem dos braconídeos ciclóstomos, suas espécies são endoparasitoides cenobiontes. Nesta linhagem, o endoparasitismo evoluiu algumas vezes como um caráter derivado (BELSHAW 2003). Os Rogadinae são incomuns, entre os Braconidae que atacam Lepidoptera, por mumificarem seus hospedeiros (SHAW 1997).

Neste estudo, três espécies diferentes de *Aleiodes* Wesmael, 1838, com apenas um indivíduo cada, foram obtidas sobre larvas de Lepidoptera não identificadas.

6.2.2.2.2 Ichneumonidae

Foi a terceira família com maior ocorrência sobre as larvas de Lepidoptera criadas (cerca de 9% do total de parasitoides) e a segunda em número de espécies. Apesar do menor número, suas espécies apresentaram biologia mais diversa em comparação ao seu grupo irmão, os Braconidae. Muitos deles emergiram da pupa ou pré-pupa de seus hospedeiros e algumas espécies se desenvolveram como parasitoides secundários, utilizando tanto braconídeos como ichneumonídeos como hospedeiros intermediários. Também foram mais diversos no que se refere ao número de subfamílias representadas: Anomaloninae, Banchinae, Campopleginae, Cremastinae,

Cryptinae, Ichneumoninae, Mesochorinae, Ophioninae, Pimplinae, Tryphoninae. A maior parte dos indivíduos destas subfamílias foram registrados em uma só ocasião.

6.2.2.2.1 Anomaloninae

Ocorreram parasitando larvas de *E. tegularia* e *E. sp A*. Seus hospedeiros se desenvolveram, atingindo a fase de pupa. Esse tipo de desenvolvimento é característico dessa subfamília (GAULD 2006).

A emergência dos parasitoides demandou tempo maior que o dos Lepidoptera. No momento da emergência, os parasitoides cortaram o casulo com as mandíbulas, criando uma abertura típica na porção anterior, bastante diferente da utilizada pelos adultos de Lepidoptera.

As duas espécies pertencem, respectivamente, aos gêneros *Podogaster* Brullé, 1846 e *Ophionellus* Westwood, 1874, este último considerado um gênero de morfologia incomum (GAULD 2006). Cada espécie ocorreu exclusivamente sobre uma espécie de *Piper*; a especificidade desses parasitoides será discutida adiante.

6.2.2.2.2 Banchinae

São parasitoides de larvas de Lepidoptera; muitas espécies atacam larvas que vivem ocultas em folhas enroladas ou tecidos vegetais moles e seus hospedeiros são mortos ao atingir a fase pré-pupal (GAULD 2006).

A espécie de *Zaglyptomorpha* Viereck, 1913 criada apresentou o desenvolvimento descrito sobre a larva de Tortricidae (Tortricidae sp1), cujas lagartas se caracterizam por se abrigarem enrolando as folhas das quais se alimentaram. Dentro de um abrigo de Tortricidae sp1 emergiu *Zaglyptomorpha* sp. Esta deixou o hospedeiro na fase de pré-pupa e construiu um casulo cilíndrico alongado, único entre os observados em nossos estudos. Existem poucos registros de hospedeiro para *Zaglyptomorpha*. Blanchard (1943) obteve uma espécie não identificada sobre *Eulia* sp. (Tortricidae, Lepidoptera), e Gauld *et al.* (2002) citaram *Z. auxiliadora* Godoy & Gauld, 2002 sobre Crambidae (Lepidoptera) (JANZEN & HALLWACHS 2005- #99-SRNP-13166, #99-SRNP-13167 e 99-CAN-642). Casulos semelhantes aos de *Zaglyptomorpha* sp foram coletados na mesma localidade pelo método de guarda-chuva entomológico, aos quais concluímos pertencer a algum membro da subfamília devido à sua morfologia. De apenas um deles emergiu um adulto de Banchinae, do gênero *Meniscomorpha* Schmiedeknecht, 1907.

6.2.2.2.3 Campopleginae

Esta subfamília foi a mais comum entre os Ichneumonidae obtidos. A biologia desta e de espécies de outras subfamílias do grupo Ophioniforme (GAULD 1991) é bastante conhecida porque várias espécies parasitam pragas agrícolas (GAULD & JANZEN 1994).

A maioria de suas espécies são parasitoides de diversos macro - e microlepidópteros. Em geral, as espécies de Campopleginae permitem o

desenvolvimento de seus hospedeiros até a pré-pupa; no entanto, existem gêneros que os matam ainda na fase larval, ficando assim expostos (GAULD 2006). Permitir o desenvolvimento do hospedeiro até a fase de pré-pupa parece ser um caráter ancestral entre os Ichneumonidae cenobiontes (GAULD 1988). O segundo grupo, que inclui gêneros como *Casinaria*, *Campoletis*, *Hyposoter* e *Charops*, adaptou diversas estratégias a fim de reduzir a chance de predação. Espécies de *Casinaria* podem imitar excretas de aves como forma de camuflagem (JERMAN & GAULD 1988); alguns *Charops* podem tecer casulos pendurados na vegetação por um fio longo (GAULD 1984), e uma espécie de *Hyposoter* tece um casulo falso sobre o verdadeiro (FINLAYSON 1966).

A taxonomia do grupo é bastante complicada, principalmente, na região Neotropical (GAULD 2006) e a principal chave de identificação é relativamente antiga (TOWNES 1970). A identificação de nosso material só foi realizada pela Dra. Helena C. Onody, especialista no grupo. Foram obtidas 11 espécies em seis gêneros diferentes: *Casinaria* Holmgren 1859, *Charops* Holmgren 1859, *Dusona* Cameron 1901, *Hyposoter* Förster 1869, *Microcharops* Roman 1910 e *Venturia* Schrottky 1902.

Casinaria sp (ANEXO I - Figura 2 -) foi obtida exclusivamente sobre larvas de *Gonodonta pulverea* (Noctuidae). Apesar dos adultos serem de porte relativamente grande, as larvas deixaram seus hospedeiros ainda na fase larval, tecendo casulos típicos, brancos manchados de preto, imitando excretas de aves (Figura c – ANEXO). Essas e outras adaptações contra

predação foram observadas em parasitoides que constroem casulos em situações expostas após matarem seu hospedeiro.

Foram obtidas duas espécies de *Charops*, das quais uma – *Charops* sp1 – se desenvolveu sobre *E. tegularia* e uma sobre um geometrídeo não identificado (*Charops* sp2). Assim como em *Casinaria*, os parasitoides desse gênero mataram seu hospedeiro precocemente, ficando empupados em situações expostas. *Charops* sp1 construiu seu casulo, de coloração escura, pendurado por um fio de seda. Já *Charops* sp2 apresentou adaptação semelhante à de *Casinaria* sp, produzindo casulo com coloração semelhante, o qual também foi tecido preso a um fio, como em *Charops* sp1.

Das três espécies de *Dusona* criadas, a mais comum – *Dusona* sp1 – foi o segundo Ichneumonidae mais frequente em nossas criações, atrás apenas de *Venturia* sp1. Seus hospedeiros foram larvas de *E. tegularia* que se desenvolveram até a fase de pré-pupa. *Dusona* sp1 consome praticamente todo o corpo do hospedeiro, parecendo não abandonar seu corpo para empupar. Assim como em outros parasitoides, que permitem o desenvolvimento de seus hospedeiros até a pré-pupa, ao casulo dessa espécie fica presa somente a cápsula cefálica do último ínstar larval. *Dusona* sp2 foi coletada no momento em que estava empupando, tornando impossível a identificação de seu hospedeiro, que já estava bastante inchado e com a coloração amarelada. *Dusona* sp3 foi obtido a partir de uma larva de Geometridae não identificada e também matou seu hospedeiro na fase de pré-pupa.

Hyposoter sp foi criada sobre larvas de *Eois* sp A. Apesar da extensa lista de hospedeiros e dos inúmeros estudos sobre a sua biologia (YU et al. 2005), este é o primeiro registro de uma espécie do gênero sobre larvas de *Eois*, bem como de *Piper* servir como alimento a seus hospedeiros. Os parasitoides desta espécie deixaram seu hospedeiro ainda na fase larval, consumindo todas as partes moles de seu corpo, deixando como despojos apenas o tegumento e a cápsula cefálica. Os casulos de *Hyposoter* sp não apresentaram nenhum tipo de adaptação aparente contra predação, apesar de terem sido construídos em situações expostas.

Foram obtidas duas espécies de *Microcharops*; *Microcharops* sp1 foi uma das espécies mais comuns de Campopleginae obtidas a partir de larvas de *E. tegularia*. Esta espécie apresentou biologia bastante semelhante à de *Dusona* sp1, matando seu hospedeiro na fase de pré-pupa. Os casulos das espécies desses dois gêneros são praticamente idênticos, o que dificultou a identificação dos espécimes que não emergiram. *Microcharops flavicoxa* foi criado sobre uma larva de *Haematera* sp. (Nymphalidae, Biblidinae); no entanto, é possível que esta larva não se alimente de *Piper*. Algumas larvas de espécies desse gênero foram criadas até adultos, porém sem confirmação da utilização de *Piper* como planta hospedeira; casos como esse ocorreram quando houveram poucas réplicas e as larvas coletadas provavelmente já se encontravam no último instar larval. A larva de *Haematera* sp foi mumificada pelo parasitoide, que sofreu uma contração ântero-posterior, ficando com os espinhos no corpo mais evidentes e mudando de cor. A mesma espécie de

parasitoide foi criada por Dias-Filho (1999) sobre larvas de *Hamadryas amphinome amphinome* (Linnaeus, 1767), e também sobre diversas espécies do mesmo gênero por Janzen & Hallwachs (2005).

Foram obtidas duas espécies de *Venturia*, emergindo sempre das pupas de seus hospedeiros. Muitos estudos, alguns deles considerados clássicos sobre biologia de parasitoides, foram realizados com uma espécie deste gênero, *Venturia canescens* Gravenhorst 1829, que, assim como as espécies obtidas neste estudo, permitem o desenvolvimento completo de seus hospedeiros, favorecendo o tamanho em detrimento do tempo de desenvolvimento (GAULD 2006). *Venturia* sp1 foi a espécie mais abundante em nossas criações, obtidas exclusivamente sobre pupas de *E. tegularia*. Apesar de sua biologia ser semelhante à das espécies de Anomaloninae criadas sobre o mesmo hospedeiro, estas puderam ser diferenciadas prontamente pela forma como romperam as pupas de seus hospedeiros para emergência. *Venturia* sp2 foi obtida de uma pupa de *Aclytia heber* (Arctiidae). Esse foi o único registro de parasitismo sobre este herbívoro, o qual não foi observado se alimentando de *Piper*.

6.2.2.2.4 Cremastinae

Uma espécie de *Eiphosoma* Cresson, 1865 foi obtida a partir de uma larva de Tortricidae sp1. Atacar hospedeiros semi-ocultos, como larvas de Tortricidae, que enrolam folhas como abrigo, é hábito comum entre os membros desta subfamília. Algumas espécies podem competir diretamente

por recursos com membros da subfamília Orgilinae (Braconidae) que atacam o mesmo tipo de hospedeiro. Na região Neotropical, *Eiphosoma* está entre os gêneros com maior número de espécies descritas (GAULD 2006).

6.2.2.2.5 Cryptinae

Esta subfamília, segundo Gauld (2006), é provavelmente a maior em número de espécies entre os Ichneumonidae da região Neotropical. A maior parte dos Cryptinae ataca pupas e pré-pupas protegidas por casulos ou tecidos vegetais. Muitas das espécies com exemplares menores, como *Isdromas* Forster 1869 (Phygadeuontini) e outros gêneros relacionados, se desenvolvem como pseudo-hiperparasitoides sobre outros Ichneumonoidea. Esta denominação é dada às espécies que atacam outros parasitoides que já completaram seu desenvolvimento até a fase pupal (GAULD & HANSON 2006). Em nossos estudos, obtivemos exemplares de *Isdromas* sp1, que emergiram de casulos de *Diolcogaster* sp criados sobre larvas de *Gonodonta pulverea*, e deixou o corpo do hospedeiro já dentro do pote de criação, fato que parece contradizer a definição de pseudoparasitismo, já que o hiperparasitoide parece ter ovipositado sobre o parasitoide primário ainda dentro do hospedeiro. Este dado não é conclusivo e pode ser consequência de erro metodológico. *Isdromas* sp2 emergiu de um hospedeiro desconhecido, mumificado por uma espécie de *Aleiodes*. Neste caso, o parasitoide foi coletado no estágio de pupa e, possivelmente, trata-se de pseudohiperparasitismo. A mesma espécie foi obtida de um casulo de

Campopleginae, provavelmente *Casinaria* sp. Assim como o espécime obtido sobre *Aleiodes*, o casulo de Campopleginae foi coletado como tal, portanto não temos informações sobre o hospedeiro.

6.2.2.2.6 Ichneumoninae

Um único exemplar desta subfamília foi obtido a partir de uma pupa de Lepidoptera não identificada. Seu hospedeiro foi coletado no estágio de pupa, impossibilitando a identificação. Esta subfamília rivaliza com Cryptinae em número de espécies e seus membros são endoparasitoides especialistas sobre Lepidoptera. Assim como observado na espécie obtida neste trabalho, praticamente todos os Ichneumoninae emergem da pupa de seu hospedeiro e muitos deles ovipositam sobre as pupas já formadas (GAULD 2006), fato que pode ter contribuído para a raridade desta subfamília, bem como de Cryptinae, em nosso estudo.

6.2.2.2.7 Mesochorinae

Subfamília cujos membros são hiperparasitoides obrigatórios sobre Ichneumonoidea e Tachinidae. Mesmo com registros de parasitismo primário, estes são aparentemente inconclusivos. Estão entre os hiperparasitoides mais especializados, permitindo o desenvolvimento do parasitoide primário até que este mate o hospedeiro e teça seu casulo (GAULD 2006, GAULD & HANSON 2006). Em nossas criações, todos os Mesochorinae emergiram dos casulos de diversas espécies de parasitoides primários, consistindo dos hiperparasitoides

mais frequentes e com maior gama de hospedeiros. Todas as espécies pertencem ao gênero *Mesochorus* Gravenhorst, 1829 e foram obtidas sobre *Diolcogaster* sp1, *Distatrix pandora*, *Glyptapanteles* (sp1, sp3 e sp4) e *Protapanteles* sp da subfamília Microgastrinae (Braconidae); *Meteorus* sp1 da subfamília Meteorinae (Braconidae); e *Casinaria* sp., *Dusona* sp1 e *Microcharops* sp1 da subfamília Campopleginae (Ichneumonidae).

6.2.2.2.8 Ophioninae

Um espécime do gênero *Enicospilus* Stephens, 1835 foi obtido sobre *Gonodonta pulverea*. A larva do hospedeiro se desenvolveu normalmente, construindo seu abrigo típico com folhas recortadas. O parasitoide matou seu hospedeiro na fase de pré-pupa e teceu seu casulo dentro do abrigo. A biologia observada para *Enicospilus* sp é típica dos Ophioninae, desde a escolha do hospedeiro, geralmente de hábitos noturnos, aqui um Noctuidae, até a forma e momento de empupação (GAULD 2006). *Enicospilus* sp está entre os parasitoides de maior porte criados neste trabalho.

6.2.2.2.9 Pimplinae

De um casulo de Banchinae emergiram três indivíduos do gênero *Zonopimpla* Ashmead, 1900 (Pimplinae). Cada um abriu um orifício em pontos diferentes do casulo através do qual emergiram. Este foi o único registro para subfamília Pimplinae no presente trabalho. Esta subfamília apresenta a maior diversidade de biologia (tipos de desenvolvimento e de hospedeiros) entre os

Ichneumonidae, sendo o gregarismo conhecido para *Zonopimpla* (GAULD 1991, 2006). É provável que a espécie obtida seja um hiperparasitoide facultativo, assim como outros membros de sua tribo, Ephialtini.

6.2.2.2.10 Tryphoninae

Representado por um único indivíduo, esta subfamília apresenta biologia incomum entre os Ichneumonidae por produzir um ovo bastante modificado (GAULD 2006). Também foram incomuns entre os parasitoides criados neste trabalho por se desenvolverem como ectoparasitoides cenobiontes de larvas expostas. Obtivemos uma espécie de *Netelia* Gray, 1860 sobre *Carales astur*. A larva hospedeira foi coletada em fase final de desenvolvimento e empupou poucos dias após a coleta. Durante este período, a lagarta foi observada se alimentando, porém não constatamos a presença do ovo do parasitoide, que, segundo a literatura, deveria estar fixo ao seu tegumento, atrás da cabeça; o parasitoide emergiu da pupa do hospedeiro. *Netelia* apresenta biologia curiosa, as fêmeas adultas são carnívoras ferozes e se alimentam de vários tipos de insetos (GAULD 1997), provavelmente para o amadurecimento de seus grandes ovos.

6.2.2.3 Diptera: Tachinidae

Os dípteros parasitoides da família Tachinidae constituíram a segunda família mais frequente em nossos resultados, com cerca de 23% do total. A riqueza de espécies deste grupo foi equivalente à da superfamília

Chalcidoidea, com 21,7%. Ao contrário destes, no entanto, sua biologia foi bastante uniforme, com a maioria das espécies emergindo de pupas ou pré-pupas dos seus hospedeiros.

Como a maioria dos parasitoides obtidos neste trabalho, todos os taquinídeos se desenvolveram como endoparasitoides cenobiontes, geralmente solitários. A família Tachinidae é um grupo hiperdiverso, provavelmente o mais rico em espécies de Diptera na região Neotropical (AMORIN *et al.* 2003). No entanto, não existe nenhuma revisão da família para essa região, que abriga a maior diversidade de espécies entre as regiões biogeográficas, fazendo-se imprescindível estudos taxonômicos visando à modernização da classificação da fauna Neotropical em todos os níveis (STIREMAN *et al.* 2006). Por esse motivo, as identificações foram baseadas no manual da fauna Neártica (WOOD 1987) e, sempre que possível, consultada literatura mais específica, como no caso das tribos Blondeliini (WOOD 1985) e Siphonini (O'HARA 1989). Devido à carência de trabalhos aliada à grande diversidade - mais de 800 gêneros nos neotrópicos (STIREMAN *et al.op. cit.*) - a identificação do material só foi possível graças ao auxílio do Prof. Dr. Silvio Shigeo Nihei do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, SP

Foram obtidas 16 espécies pertencentes a dez gêneros de Tachinidae, todas pertencentes às subfamílias Exoristinae (tribos: Blondeliini, Eryciini e Goniini) e Tachininae (tribos: Polideini, Siphonini e Tachinini), das quais os Lepidoptera são os principais hospedeiros (STIREMAN *et al.*2006). Como nas

outras famílias de parasitoides criados (exceto aquelas representadas por um ou poucos indivíduos), a grande maioria dos Tachinidae, cerca de 91%, foram obtidos sobre larvas de *E. tegularia*.

6.2.2.3.1 Exoristinae

6.2.2.3.1.1 Blondeliini

Foi a tribo com maior número de espécies e frequência de ocorrência entre os Tachinidae. Das sete espécies pertencentes a essa tribo, três foram obtidas sobre *E. tegularia*. Uma espécie não identificada de Blondeliini foi obtida em três ocasiões sobre *E. tegularia*. Esta espécie matou seu hospedeiro na fase de pré-pupa, consumindo-o completamente antes de empupar.

Uma espécie de *Italispidea* Townsend 1927 foi obtida em uma ocasião sobre *Amorbia* sp. (Tortricidae). Trata-se de um gênero Neotropical com apenas três espécies descritas, das quais apenas *I. antennalis* Townsend 1927 tem distribuição registrada para o Brasil. Não existem informações sobre a biologia deste gênero na literatura. No presente trabalho foram obtidos seis indivíduos de *Italispidea* sp sobre um único hospedeiro, morto ainda na fase larval. O tempo desde a coleta até a emergência dos parasitoides adultos foi de aproximadamente três semanas.

O gênero *Lixophaga* Townsend, 1908 é um dos maiores gêneros neotropicais de Tachinidae, com diversas espécies conhecidas para o Brasil (WOOD 1985). Está entre os com maior número de hospedeiros registrados neste estudo. *Lixophaga diatraea* Townsen, 1916 foi o primeiro parasitoide

introduzido no Brasil para o controle da broca da cana, *Diatarea saccharalis* (Fabricius, 1794), em 1950, no Estado de São Paulo (PLANALSUCAR, 1973). *Lixophaga* sp. foi obtido a partir de cinco hospedeiros distintos (três Noctuidae, um Geometridae e um Saturnidae), sem repetição. Suas larvas deixaram o corpo do hospedeiro na fase larval e a formação dos pupários se deu no fundo dos potes de criação. *Lixophaga* sp1 foi obtida, por algumas vezes sobre larvas de *E. tegularia*, sendo o maior parasitoide obtido sobre este hospedeiro. Suas larvas permaneceram dentro do corpo do hospedeiro até a pré-pupa, quando consumiram todas as partes moles e então empuparam. A última morfoespécie, *Lixophaga* sp2, matou seu hospedeiro somente após ele ter construído seu casulo. Da pupa de *Carales astur* saíram duas larvas de parasitoides.

A espécie de Tachinidae com maior ocorrência neste estudo pertence ao gênero *Myiopharus* Brauer & Bergenstamm, 1889. Wood (1985) sinonimizou diversos gêneros sob *Myiopharus*, totalizando 54 espécies. Segundo o mesmo autor, seus principais hospedeiros são larvas de Chrysomelidae (Coleoptera), sendo os registros de parasitismo sobre Lepidoptera não confiáveis. Braga et al. (2001) apresentou registros de *Myiopharus* sp coletados e criados de maneira idêntica ao do presente estudo. Em seus resultados, *Myiopharus* sp. consiste em um dos principais parasitoides sobre larvas de *E. tegularia*. Estes podem ser considerados bastante confiáveis, já que a sua identificação foi feita pelo Prof. Dr. José Henrique Guimarães, o maior especialista brasileiro em Tachinidae. Neste trabalho, *Myiopharus* sp1 foi a segunda espécie mais

frequente obtida exclusivamente sobre *E. tegularia*. Suas larvas mataram o hospedeiro na fase de pré-pupa, consumindo-o completamente. Estas não deixaram o corpo do hospedeiro para empupar e, frequentemente, a cápsula cefálica da lagarta ficou grudada à extremidade anterior do pupário. Uma segunda espécie, *Myiopharus* sp2, foi obtida, uma vez, sobre uma larva de *Epimecis* sp. A identificação deste gênero foi bastante complicada, mesmo tendo em mãos uma revisão da tribo Blondeliini (WOOD 1985), que, no entanto, não inclui a fauna sul-americana. Os espécimes obtidos neste estudo apresentaram variação morfológica não contemplada nos trabalhos consultados, o que reforça a necessidade de estudos taxonômicos.

6.2.2.3.1.2 Eryciini

Foi representada neste trabalho apenas por uma espécie de *Lespesia* Robineau-Desvoidy, 1863, identificada com base em Guimarães (1983) como *L. affinis* Townsend, 1927. Este parasitoide foi obtido, em três ocasiões, sobre três hospedeiros diferentes (*Arctiidae* sp2, *Quadrus cerialis* e *Noctuidae* não identificado). Em todos os casos, os hospedeiros foram coletados como larvas e atingiram a fase de pupa. Nessa fase, as larvas parasitoides consumiram as partes moles dos hospedeiros e saíram de seus casulos para empupar. Espécies deste gênero, como *L. aletiae* (Riley, 1879), podem ser extremamente polífagas (STIREMAN & SINGER 2003, STIREMAN *et al.* 2005). No Brasil, há registros de *L. affinis* obtidos sobre *Lonomia obliqua* Walker, 1855 (Lepidoptera: Saturniidae) nos trabalhos de Moraes (2002) e Lorini (2005),

ambos para a região Sul. Os parasitoides desta espécie obtidos por Lorini (op. cit.) foram caracterizados como solitários, assim como os obtidos neste trabalho; no entanto, a autora observou suas larvas deixando o corpo hospedeiro tanto em larva como pupa.

6.2.2.3.1.3 Goniini

Foi representada por três espécies pertencentes aos gêneros *Hyphantrophaga* Townsend, 1892, *Leschenaultia* Robineau-Desvoidy, 1830 e *Patelloa* Townsend, 1916. Todas mataram seus hospedeiros durante a fase de pupa, formando os pupários fora do casulo do hospedeiro. *Hyphantrophaga* sp. foi obtido sobre duas espécies de Arctiidae – *Carales astur* e uma espécie não identificada. Na primeira havia dois parasitoides sobre um hospedeiro; na espécie não identificada, apenas um.

Leschenaultia brooksi Toma & Guimarães, 2002 foi identificada com base em Toma & Guimarães (2002). Esta espécie foi uma das mais polífagas deste estudo, obtida sobre cinco espécies de hospedeiros: *Epimecis* sp. e Geometridae n.i. (Geometridae), *Quadrus cerialis* (Hesperiidae), *Gonodonta pulverea* e Noctuidae n.i. (Noctuidae), sempre solitária. Lorini (2005) também obteve uma espécie de *Leschenaultia* sobre *L. obliquae*; assim como ocorrido com *Lespesia affinis*, estes deixaram o hospedeiro tanto em larva quanto pupa. Existe considerável informação a respeito dos hospedeiros deste gênero, que até o presente se resumiam à espécies de Arctiidae, Lymantriidae,

Lasiocampidae, Saturniidae e Sphingidae (TOMA & GUIMARÃES 2002, STIREMAM & SINGER 2003; LORINI 2005).

Patelloa sp parasitou larva de *Carales astur*, matando seu hospedeiro após a pupação. Como em *Leschenaultia*, existem diversos registros de hospedeiros para esse gênero entre as famílias de Lepidoptera, como Lasiocampidae (MONDOR & ROLAND 1997), Psychidae e Saturniidae (LORINI 2005). O maior número de hospedeiros parece se concentrar em Noctuidae (GUIMARÃES 1977), muitos destes considerados pragas agrícolas.

6.2.2.3.2 Tachininae

6.2.2.3.2.1 Polideini

Um espécime de *Lydina* Robineau-Desvoidy, 1830 foi obtido sobre larva de Nymphalidae não identificada. Este gênero é relativamente pequeno, com apenas duas espécies citadas para região Neotropical (GUIMARÃES 1971) e outras duas para região Neártica (O'HARA & WOOD 2004), sem hospedeiros conhecidos.

6.2.2.3.2.2 Siphonini

À esta tribo estão associados os menores taquinídeos, como alguns *Siphona* Meigen, 1803, que podem medir cerca de 2 mm (STIREMAN *et al.* 2006). Foram também os menores parasitoides da família obtidos neste estudo. Siphonini foi representada por uma espécie de *Siphona*, identificada com base em O' Hara (1989), como *S. actinocrocuta* Townsend, 1935 (grupo de

espécies), que ocorreu sobre duas espécies de Geometridae: *Aeschropterix af tetragonata* e *E. tegularia*. Sobre uma larva de *A. tetragonata* foram obtidos 13 parasitoides; em *E. tegularia*, os parasitoides foram sempre solitários. *S. actinocrocuta* foi a segunda espécie mais frequente de Tachinidae em nossas criações. Suas larvas sempre deixaram o hospedeiro ainda na fase larval.

6.2.2.3.2.3 Tachinini

Apenas um espécime desta tribo foi obtido parasitando *Eryopiga* sp. (Noctuidae). A larva de *Archytas af. incertus* Macquart, 1851 deixou o hospedeiro após ele ter construído seu casulo. Esta foi a espécie com maior tamanho corporal dentre os Tachinidae neste estudo. *Archytas* Jaennicke, 1867 é um gênero relativamente especioso (GUIMARÃES 1971), com distribuição ampla pelo mundo, exceto pelas regiões Afrotropical e Oriental (O' HARA 2005). A maior parte dos registros de hospedeiros é sobre espécies de Noctuidae, para *A. incertus* existem registros de criação sobre *Heliothis zea* (SAUER 1946 in GUIMARÃES 1977) e *Spodoptera frugiperda* no Brasil, este último bastante estudado pela sua importância econômica.

Diferente dos Hymenoptera, os parasitoides da família Tachinidae são geralmente polífagos, em alguns casos atacam diversas famílias de lepidópteros (STIREMAN *et al.* 2006).

6.3 Fauna de Ichneumonoidea obtida por Malaise

Foram coletados 13.781 indivíduos da superfamília Ichneumonoidea utilizando armadilhas Malaise. Destes, cerca de dois terços pertencem à família Ichneumonidae e um terço, a família Braconidae.

Foram identificados 135 gêneros pertencentes a 23 subfamílias (Tabela IV). A riqueza local obtida (em um município, a partir de um único método de coleta, durante o período de aproximadamente um ano) é considerável se comparada com os 404 gêneros em 34 subfamílias tratados por Wharton *et al.* (1997.) para o Novo Mundo.

Como na maior parte dos trabalhos realizados com armadilhas Malaise, a subfamília dominante foi Microgastrinae, 35%, seguida por Doryctinae, 16,3%. A esta última pertence o gênero mais frequentemente amostrado – *Heterospilus* – aqui (12,3%) e em grande parte dos levantamentos para essa família no Brasil, por exemplo: Gomes (2005) – 8,2% e Yamada (2006) – 54,45%. Por outro lado, as subfamílias Cardiochilinae e Mendesellinae foram as mais raras, representadas por um único indivíduo cada uma.

Tabela IV. Abundância absoluta de Braconidae capturados por Armadilhas Malaise nos fragmentos amostrados e identificados no nível genérico. (n.i. – não identificado)

Subfamília	Gênero	BS	CA	IN	MA	PT	ST	UF	VQ
Agathidinae	<i>Alabagrus</i>					3			1
	<i>Bassus</i>			2					2
	<i>Coccygidium</i>				4	4		1	
	<i>Dichelosus</i>							1	
	<i>Earinus</i>					4	1		
	<i>Liopisa</i>							4	
	<i>Sesioctonus</i>	1		1					
	<i>Zamicrodus</i>								1
Alysiinae	<i>Aphaereta</i>	9	1	4	1	5	2	6	1
	<i>Asobara</i>	15	2	1		2		1	
	<i>Aspilota</i>	1				1	5		
	<i>Dapsilarthra</i>	1				8			

Tabela IV. continuação

Sufamília	Gênero	BS	CA	IN	MA	PT	ST	UF	VQ
	<i>Dinotrema</i>	6	5	2		36	7		8
	Gen. Novo	3	2		1	3	1		4
	<i>Gnathopleura</i>	1	2	2	1	6		2	
	<i>Microcrasis</i>				2	1	2	7	
	<i>Phaenocarpa</i>		1	1	4	51	8		4
	n.i.								6
Aphidiinae	<i>Aphidius</i>			36	11	3		1	
	<i>Diaeretiella</i>					1		4	
	<i>Lisaphidius</i>								1
	<i>Lysiphlebus</i>					1			
	<i>Pseudephedrus</i>						1		
Blacinae	<i>Blacozona</i>			1					
	<i>Blacus</i>	2	1	1	2	8	11	3	4
Braconinae	<i>Bracon</i>	20	9	8	15	18	12	20	22
	<i>Digonogastra</i>	2			1	7	1	2	1
	<i>Habrobracon</i>	2	1				2	1	1
	<i>Megabracon</i>						1		
Cardiochilinae	<i>Cardiochiles</i>					1			
Cenocoeliinae	<i>Capitonius</i>				1			2	2
	<i>Cenocoelius</i>	2					6		2
Cheloninae	<i>Ascogaster</i>	7	2			29	11	5	4
	<i>Chelonus (Chelonus)</i>			1	1	2	1		8
	<i>C.(Microchelonus)</i>	18	10	4	25	103	35	13	134
	<i>Leptodrepana</i>	3	1						
	<i>Phanerotoma</i>	5	1	8		1	8	6	4
	<i>Pseudophanerotoma</i>	2			6				
Doryctinae	<i>Acrophasmus</i>			3	2		1		1
	<i>Aivalykus</i>			1					
	<i>Allorhogas</i>	13	1	2	7	3	7	7	9
	<i>Barbalhoa</i>	1		2		2		1	2
	<i>Callihormius</i>							1	
	<i>Curtisella</i>						2		
	<i>Donquickeia</i>			1				1	2
	<i>Ecphylus</i>		1	3		2	2	3	2
	<i>Glyptocolastes</i>						1		
	<i>Hansonorum</i>		1		1	5	1		
	<i>Hereditus</i>					1		2	2
	<i>Heterospilus</i>	109	43	45	34	137	57	30	114
	<i>Jonhsonius</i>	2				4	3		4
	<i>Leluthia</i>				1				
	<i>Leptodoyctes</i>					1			
	<i>Megalopractus</i>				2		5	1	2
	<i>Mononeuron</i>			1					
	<i>Notiospathius</i>		3			6	2	1	1
	<i>Osmophila</i>				1				
	<i>Pedinotus</i>					1	2	1	
	<i>Piocelus</i>				1	2		1	2
	<i>Rhaconotus</i>					2			
	<i>Rhoptocentroides</i>					1			1
	<i>Semirhytus</i>				1	1			2
	<i>Stenocorse</i>								1
	<i>Tripteria</i>	4				7	8		3
	n.i.		1						2

Tabela IV. continuação

Sufamilia	Gênero	BS	CA	IN	MA	PT	ST	UF	VQ
Euphorinae	<i>Aridelus</i>				1				
	<i>Centistes</i>		1		1	1			
	<i>Chrysopophtorus</i>					1			
	<i>Ecclitura</i>								3
	<i>Euphoriella</i>	4		7	2	4	7	10	11
	<i>Falcosyntetrus</i>				1				
	<i>Holdawayella</i>			1					
	<i>Lecytadella</i>					1			
	<i>Leiophron</i>	1	1	1		4	3	8	3
	<i>Microctonus</i>					4		1	3
	<i>Peristenus</i>					2	1	1	3
	<i>Sytretus</i>					3			
	<i>Wesmaelia</i>								1
	n.i.				1				
Gnamptodontinae	<i>Gnamptodon</i>		2	1	1	6	3		
	<i>Pseudognamptodon</i>	2	4		8	22	5	2	9
Helconinae	<i>Aliolus</i>					1	1		
	<i>Diospilus</i>						1		1
	<i>Eubazus</i>	6	10		3	1	5	2	6
	<i>Helcon</i>	4		1	1		1		3
	<i>Nealiolus</i>	3	3				1		
	<i>Topaldios</i>								2
	<i>Triaspis</i>	2	1	1					1
	<i>Urosigalphus</i>		2		9	7	23	3	7
Homolobinae	<i>Exasticolus</i>				1	4	4		10
Hormiinae	<i>Allobracon</i>		1		6	4			8
	<i>Cantharoctonus</i>		2					1	
	<i>Hormius</i>	17		5	2	5	12	5	19
	<i>Pambolus</i>	2		6		4		4	3
	<i>Rhysipolis</i>				2	3	1		2
Ichneutinae	<i>Hebichneutes</i>	4	4	3	3	3	7		
	<i>Masonbeckia</i>			1					
	<i>Oligoneurus</i>		1	3	6	15	11	7	17
	<i>Paroligoneurus</i>				8	5	6		1
Macrocentrinae	<i>Austrozele</i>				1				
	<i>Dolichozele</i>	4				3		1	1
	<i>Hymenochaonia</i>		1	5	3	5	2		1
	<i>Macrocentrus</i>		1					2	5
Mendesellinae	<i>Mendesella</i>			1					
Meteorinae	<i>Meteorus</i>	1		2		3		11	2
Microgastrinae	Machos n.i.	128	39	88	68	164	49	60	154
	<i>Alphomelon</i>		2		1	8	5	4	8
	<i>Apanteles</i>	12	5	8	33	29	23	25	46
	<i>Austrocotesia</i>						1		0
	<i>Choeras</i>				1	1	3	1	2
	<i>Cotesia</i>		1	1	18	7	4	1	6
	<i>Deuterixys</i>								1
	<i>Diolcogaster</i>	10	3	46		30	14	17	45
	<i>Distatrix</i>					3	2	5	
	<i>Glyptapanteles</i>	26	12	22	19	44	19	27	72
	<i>Hypomicrogaster</i>	3	2	1	3	9	4	1	11
	<i>Iconella</i>				1				
	<i>Lathrapanteles</i>			1					

Tabela IV. continuação

Sufamilia	Gênero	BS	CA	IN	MA	PT	ST	UF	VQ
	<i>Microplitis</i>	1	1	33		5			1
	<i>Papanteles</i>	2	1		1	1			1
	<i>Parapanteles</i>			2					
	<i>Paroplitis</i>					1			
	<i>Pholetesor</i>				1	3	3		2
	<i>Promicrogaster</i>	6	1	1		6	12	3	8
	<i>Protapanteles</i>				2				1
	<i>Pseudapanteles</i>		2	1	1		20	2	2
	<i>Rasivalva</i>					7		1	7
	<i>Sendaphne</i>							1	
	<i>Xanthomicrogaster</i>					2	6		5
	n.i.	1							1
Miracinae	<i>Centistidea</i>	6	1	5	9	24	7	1	11
Opiinae	<i>Doryctobracon</i>					2			4
	<i>Opius</i>	97	26	30	16	33	64	21	67
Orgilinae	<i>Bentonia</i>				3	6	3		3
	<i>Orgilus</i>		1		3	1			2
	<i>Stantonia</i>					2		2	1
Rogadinae	<i>Aleiodes</i>	33	19	23	7	41	11	8	56
	<i>Choreborogas</i>	1			1	3	1		3
	<i>Clinocentrus</i>			1		2			
	<i>Stiropius</i>	1	5	6	2	2	7	3	8
	<i>Yelicones</i>	1							
Totais									
Exemplares	4618	606	243	437	375	1020	558	369	1010
Subfamilias	23	18	16	19	20	21	20	20	21
Gêneros	135	49	48	51	62	87	67	59	86

Os Ichneumonidae foram identificados em nível de subfamília, exceto por Campopleginae e também algumas subfamílias relativamente pequenas, as quais foram identificadas em gêneros (Tabela V).

Neste trabalho ocorreram 26 das 34 subfamílias reconhecidas por Gauld (1995, 2006). Cryptinae foi a subfamília mais abundante em nossas coletas (26,44%); considerada a maior subfamília de Ichneumonidae (GAULD 2006) e de ocorrência em altas frequências na maioria dos levantamentos, como o realizado por Kumagai & Graf (2000).

A subfamília Orthocentrinae foi a segunda mais abundante em nossos resultados (15,93%), seguida de Campopleginae (15,46%). Em Kumagai & Graf

(2000) Orthocentrinae aparece como a segunda subfamília mais frequente em mata urbana, enquanto Campopleginae é a segunda mais expressiva numericamente em mata rural. Em parte, nossos resultados corroboram com esses registros (Tabela VI).

Tabela V. Abundância absoluta de Ichneumonidae capturados por armadilhas Malaise nos fragmentos amostrados e identificados no nível taxonômico mais refinado possível.

Subfamília	Gênero	BS	CA	IN	MA	PT	ST	UF	VQ
Anomaloninae	n.i.	1	4	3	7	11	10	6	18
	<i>Ophionellus</i>								1
Banchinae	n.i.	54	7	36	47	47	26	61	58
Brachycyrtinae	n.i.							7	
	<i>Brachycyrtus</i>	3	1			2			
	n.i.	14	16	6	46	24	13	215	
	<i>Aiura</i>					3			
	<i>Campoplex</i>					2			1
	<i>Casinaria</i>	3	3	10	32	9	9		20
	<i>Charops</i>	1	6	18	21	5	23		9
Campopleginae	<i>Cryptophion</i>	11			1				
	<i>Cymodusa</i>	2	3	2	5	25	20		14
	<i>Diadegma</i>	17	3	59	5	3	1		5
	<i>Dusona</i>	31	22	15	202	145	56		49
	<i>Hyposoter</i>	7	5	5	3	10			3
	<i>Microcharops</i>	2	9	18	22	1	7		11
	<i>Venturia</i>	3	2	19	12	15	17		23
Cremastinae	n.i.	20	21	21	17	81	29	37	47
	<i>Eiphosoma</i>	3	3	7	18	30	5		21
Cryptinae	n.i.	618	130	203	307	275	248	366	276
Ctenopelmatinae	n.i.	1				3	4		
Ichneumoninae	n.i.	171	71	61	149	106	182	207	202
Labeninae	n.i.		2	2		2	3	2	2
Lycorininae	<i>Lycorina</i>				1	3	2		1
	n.i.						13	27	
Mesochorinae	<i>Mesochorus</i>	11	1	12	23	18	50		68
Metopiinae	n.i.	40	20	40	16	14	23	30	10
Nesomesochorinae	<i>Nonnus</i>	114	3	9	12	2	4	58	21
	n.i.			1		1			
Ophioninae	<i>Enicospilus</i>	6		8	18	30	18		7
	<i>Thyreodon</i>				2				3
Orthocentrinae	n.i.	294	79	74	60	327	172	309	145
Pimplinae	n.i.	123	29	70	172	154	88	308	67
Poeminae	n.i.	14		1				3	
Rhyssinae	n.i.		3	1		5	1		
Tersilochinae	n.i.	30	9	5	4	12	17	5	8
Tryphoninae	n.i.		1					9	2
	<i>Netelia</i>	6		4	7	13	4		8

As subfamílias Ichneumoninae (12,5%) e Pimplinae (11%) completam o grupo das mais abundantes neste estudo. As subfamílias Brachycyrtinae, Lycorinae, Poeminae e Rhyssinae foram as mais raras, ocorrendo em metade, ou menos, dos pontos amostrais. Estas pequenas subfamílias foram representadas por poucos indivíduos, que juntos somaram 0,5% dos Ichneumonidae amostrados.

Tabela VI. Frequência relativa de ocorrência das subfamílias de Ichneumonidae amostradas em áreas rural e urbana.

Subfamília	Rural		Urbana
Cryptinae	24,4%	Cryptinae	30,3%
Campopleginae	18,8%	Orthocentrinae	18,6%
Orthocentrinae	14,5%	Pimplinae	13,3%
Ichneumoninae	13,1%	Ichneumoninae	11,6%
Pimplinae	9,8%	Campopleginae	9,4%
Cremastinae	5,1%	Nesomesochorinae	5,3%
Banchinae	3,7%	Banchinae	3,5%
Mesochorinae	3,1%	Metopiinae	2,2%
Metopiinae	2,1%	Cremastinae	1,8%
Ophioninae	1,5%	Mesochorinae	1,2%
outras	3,9%	outras	2,9%

6.4 Variáveis ambientais

Os resultados do levantamento de variáveis ambientais são apresentados na tabela VII. Os dados climáticos referentes ao período amostral não foram obtidos para os pontos amostrais separadamente. Acreditamos que os dados fornecidos pela Embrapa Sudeste, localizada dentro da Fazenda Canchim, sejam representativos para todos os pontos amostrais. Estas informações serão utilizadas apenas para discussão acerca da fenologia dos Lepidoptera e seus parasitoides.

As densidades de *P. glabratum* e *P. mollicomum* variaram de zero a 0,89 e zero a 0,66 plantas/m² respectivamente nos quadrantes amostrados. Na maioria dos pontos ocorreram ambas as espécies. Em alguns pontos uma das duas espécies ocorreu em densidade elevada (Figura 12), dominando o estrato arbustivo.

Tabela VII. Variáveis ambientais obtidas para os pontos amostrais. Os valores para altura de dossel são subjetivos; corpos de água foram classificados em presente (1), intermitente (0) e ausente (-1); B, C, R, T: siglas para Borda, Clareira, Rios ou Reservatórios e Trilhas, respectivamente; Piper- S: riqueza de espécies de Piper.

Local	% cobertura	<i>P. glabratum</i> / m ²	<i>P. mollicomum</i> / m ²	dossel altura m	corpo d'água	nº árvores	B,C,R, T	Piper -S
BS1	77,27	0,02	0,14	32,5	1	8	C, R	7
CA1	86,66	0,09	0,1	32,5	0	12	T	4
IN1	62,05	0,015	0,595	17,5	-1	10	T, C	3
IN2	81,41	0,18	0,19	25	1	6,5	T, R	8
MA1	78,21	0,395	0,04	12,5	-1	8	T	3
MA2	77,21	0,21	0,075	10	1	12,5	R	4
MA3	86,37	0,26	0,05	12,5	1	9,5	T	4
PT1	72,78	0,49	0,04	15	0	17	T, C	4
PT2	86,75	0,55	0,06	12,5	-1	25,5	-	5
ST1	83,65	0,16	0,05	20	0	8,5	B	3
ST2	85,60	0,29	0,05	17,5	0	8,5	-	3
ST3	79,44	0,29	0,065	16,5	-1	9,5	-	4
UF1	69,48	0,195	0,34	30	1	13,5	T	4
UF2	70,15	0,25	0,235	30	-1	10,5	T	6
VQ1	78,21	0,305	0,11	12,5	0	8,5	B	4
VQ2	76,87	0,21	0,065	17,5	1	12	R	5

As espécies de Piper presentes nos pontos amostrais estão detalhadas na tabela VII. Encontramos 17 espécies diferentes deste gênero, todas com hábito arbustivo-arbóreo, exceto *P. sp8*, cujas plantas são rasteiras (Figura 13).

Este gênero é considerado mais diverso em florestas tropicais úmidas (BURGER 1971 *apud* MARQUIS 2004) e inúmeras espécies são consideradas pioneiras antrópicas (e.g. NICROTA *et al.* 1997, MEDEIROS 2006).

Consideramos que áreas úmidas e com influência antropica favoreçam a

ocorrência das espécies de *Piper*, como é o caso dos pontos BS, IN2 e UF; os dois primeiros são os locais mais úmidos entre os pontos amostrados e também são constantemente visitados, e o terceiro local é o mais impactado pela ação humana.

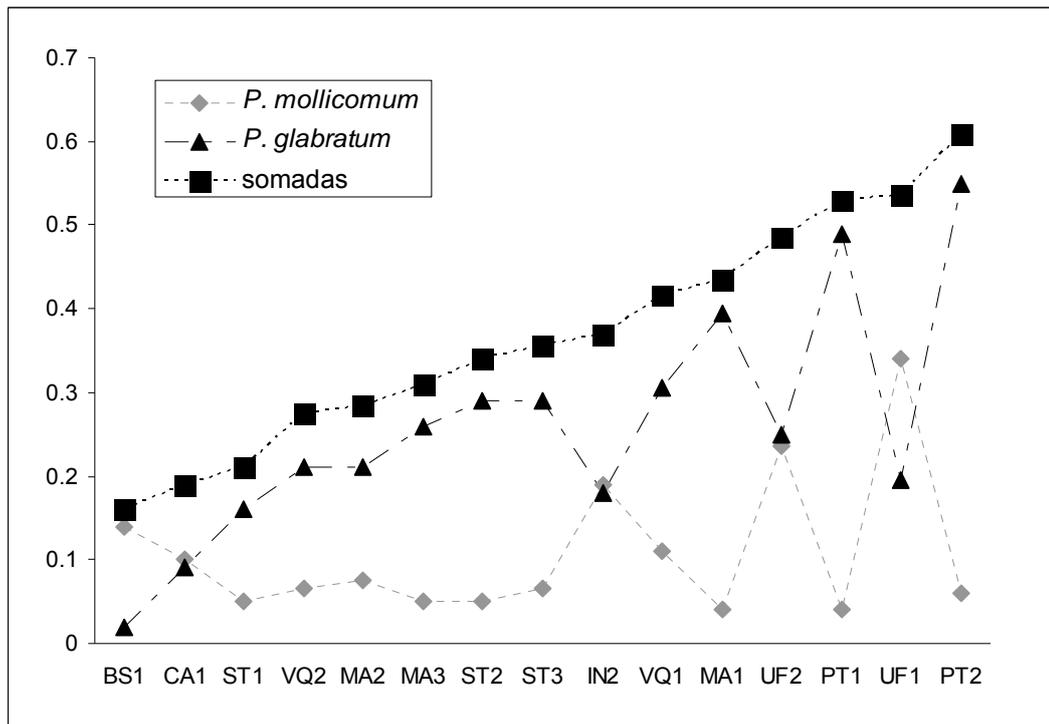


Figura 12. Densidade (plantas/m²) de *P. glabratum* e *P. mollicomum* (eixo y – ordenada) para cada ponto (eixo x – abscissas). Pontos em ordem crescente para as densidades somadas das duas espécies.



Figura 13. *Piper* sp8, planta de crescimento rasteiro.

Tabela VIII. Espécies de *Piper* presentes nos fragmentos amostrados.

	BS	CA	IN	MA	PT	ST	UF	VQ
<i>P. amalago</i>		x	x	x	x	x		X
<i>P. aduncum</i>				x	x	x		
<i>P. gaudhicaudianum</i>	x	x	x		x			X
<i>P. glabratum</i>	x	x	x	x	x	x	x	X
<i>P. sp A</i>	x		x	x				
<i>P. mollicomum</i>	x	x	x	x	x	x	x	X
<i>P. sp B</i>			x					
<i>P. sp C</i>							x	
<i>P. sp 1</i>	x						x	X
<i>P. sp 2</i>	x						x	
<i>P. sp 3</i>			x					
<i>P. sp 4</i>					x			
<i>P. sp 5</i>			x				x	
<i>P. sp 6</i>							x	
<i>P. sp 7</i>	x							
<i>P. sp 8</i>							x	
<i>P. sp 9</i>				x				

6.5 Larvas de Lepidoptera sobre *Piper glabratum* e *P. mollicomum*

A maior parte das larvas de Lepidoptera obtidas, quase 64% do total, foi coletada e criada sobre *P. glabratum*. A princípio, este resultado poderia ser explicado pela maior densidade desta planta em detrimento de *P. mollicomum* na maioria dos pontos amostrais. De fato, na maior parte dos pontos onde *P. glabratum* tem maior densidade, os herbívoros ocorreram com maior frequência nesta planta, sendo a recíproca verdadeira para dois dos quatro pontos onde *P. mollicomum* ocorre em maior densidade (Figura 12). No entanto, a correlação entre densidade da planta nutridora e frequência de ocorrência de herbívoros é moderada a fraca para *P. glabratum* e *P. mollicomum* (coeficientes de Spearman - $r = 0,604$ e $0,328$ respectivamente). Os índices de dominância tiveram comportamento opostos, mais

correlacionados à densidade em *P. mollicomum* ($r=0,691$) do que *P. glabratum* ($r=0,256$).

Como a espécie herbívora dominante (*E. tegularia*) é comum para ambas as espécies de *Piper*, reconhecemos que deve existir forte correlação entre os dados. Contudo, a soma das densidades das duas plantas e também a de seus herbívoros não resulta em aumento significativo na correlação destas variáveis ($r=0,256$). Portanto, a densidade da planta sozinha exerce pouca influência sobre a densidade de herbívoros e provavelmente outros fatores não incluídos na análise podem ser determinantes neste caso. Nos pontos onde a densidade das duas espécies de *Piper* foram mais baixas ($< 0,36$ plantas/m²), houve forte correlação positiva (Pearson $r=0,92978$) entre as densidades de plantas e herbívoros para *P. mollicomum*. Neste caso, a densidade da planta poderia consistir em fator limitante para os herbívoros, no entanto, a mesma relação não foi observada para *P. glabratum* ($r=0,5859$). Estes resultados apontam para uma interferência entre os dados provenientes das duas plantas para os herbívoros. Para melhor compreensão dos padrões de utilização dos recursos pelos herbívoros são necessários mais dados sobre a distribuição espacial destas e de outras espécies de *Piper* compartilhados pelos mesmos herbívoros.

Para a riqueza total de herbívoros e a abundância das duas espécies de *Piper* a correlação foi mais alta ($r=0,863$) do que as correlações separadas para *P. glabratum* e *P. mollicomum* ($r= 0,663$ e $0,499$), indicando que a densidade da

planta tem maior influência para a riqueza de espécies de que a fauna de herbívoros sobre as duas plantas está bastante associada.

Das 56 espécies de Lepidoptera criadas, 30 foram comuns às duas espécies de *Piper*, 16 foram exclusivas a *P. glabratum* e dez a *P. mollicomum* (ANEXO II). Das espécies que ocorreram com exclusividade, cerca de 85% ocorreram em baixas frequências (1 a 4 indivíduos, média 1,72), logo não caracterizando preferência alimentar. As duas espécies de microlepidoptera minadores (não identificadas), cada uma sobre uma espécie de planta hospedeira, e *Rhectocraspeda* sp. (Crambidae) sobre *P. glabratum*, foram exclusivas a uma espécie. *Gonodonta pulvereana* foi a segunda espécie com maior frequência de ocorrência, quase exclusivamente coletadas sobre *P. glabratum*. As poucas espécies coletadas sobre *P. mollicomum* não se alimentaram da mesma, sendo consideradas acidentais. *Epimecis* sp, *Quadrus cerialis* e *Amorbia* sp. foram coletadas e criadas preferencialmente sobre *P. glabratum*, e *Eois glauculata* sobre *P. mollicomum*.

Estes resultados indicam grande sobreposição entre a fauna de herbívoros das duas espécies estudadas. A semelhança química entre as duas espécies, observada por Braga (1997), pode ser um dos fatores responsáveis por esse resultado, além da própria proximidade filogenética entre elas.

As menores taxas de herbivoria em *P. mollicomum* poderiam estar associadas à presença de tricomas em suas folhas. Os tricomas são reconhecidos como parte dos mecanismos de defesa física das plantas contra herbívoros (MARQUIS 1992, AGREN & SCHEMSKE 1993; RINKER & LOWMAN

2000; VALADARES *et al.* 2001), podendo também ter influência sobre seus inimigos naturais (MARQUIS 1996, FORDYCE & AGRAWAL 2001).

Comparamos os tamanhos de todos os herbívoros com mais de quatro criações bem sucedidas em cada planta. Os resultados do teste t de Student não pareado, para o comprimento da asa anterior, são apresentados na tabela IX.

Também testamos as diferenças de tamanhos para os parasitoides de *E. tegularia* que atacaram larvas sobre ambas plantas hospedeiras. Para a inclusão no teste o menor número de medições admitido foi seis para uma planta e 14 para as duas (Tabela X). As espécies de parasitoides não testadas ocorreram em frequência muito baixa em pelo menos uma das plantas.

Tabela IX. Resultados do teste t Student para o tamanho da asa de Lepidoptera. Comparação entre adultos criados sobre *P. glabratum* e *P. mollicomum* (N=tamanho da amostra; s= desvio padrão). *significativo.

		N	Média-mm	s	t	p
<i>Carales astur</i>	<i>P. glabratum</i>	6	22,25	2,6786	1,3563	0,19276
	<i>P. mollicomum</i>	13	24,31	3,2245		
<i>Eois occia</i>	<i>P. glabratum</i>	4	10	0,7071	0,74507	0,46449
	<i>P. mollicomum</i>	19	10,4	1,0138		
<i>Eois tegularia</i>	<i>P. glabratum</i>	1016	8,86	0,4897	4,2394*	0,00002*
	<i>P. mollicomum</i>	633	8,97	0,5592		
<i>Eriopyga</i> sp.	<i>P. glabratum</i>	9	16,92	0,8438	0,37382	0,71291
	<i>P. mollicomum</i>	11	17,04	0,5956		
<i>Hampsonodes</i> sp.2	<i>P. glabratum</i>	7	9,61	0,45	-0,0334	0,97408
	<i>P. mollicomum</i>	4	9,62	0,5398		
Noctuidae sp.1	<i>P. glabratum</i>	5	10,3	0,6708	-1,2947	0,22765
	<i>P. mollicomum</i>	6	10,93	0,9206		
Noctuidae sp.3	<i>P. glabratum</i>	14	12,96	1,148	0,2172	0,82882
	<i>P. mollicomum</i>	46	12,89	1,0824		

Tabela X. Resultados do teste t Student para o tamanho da asa de parasitoides sobre *E. tegularia*. Comparação entre adultos criados sobre *P. glabratum* e *P. mollicomum* (N=tamanho da amostra; s= desvio padrão). *significativo.

		N	Média (mm)	s	t	p
<i>Elachertus</i> sp.	<i>P. glabratum</i>	30	14,52	0,2075	2,8831*	0,0064479*
	<i>P. mollicomum</i>	10	16,65	0,2106		
<i>Meteorus</i> sp.	<i>P. glabratum</i>	29	3,18	0,2023	1,1415	0,26187
	<i>P. mollicomum</i>	6	3,28	0,1483		
<i>Myiopharus</i> sp.1	<i>P. glabratum</i>	68	5,14	0,5838	4,0403*	0,00009223*
	<i>P. mollicomum</i>	60	5,58	0,6455		
<i>Protapanteles</i> sp.	<i>P. glabratum</i>	119	2,38	0,1608	0,19217	0,84788
	<i>P. mollicomum</i>	26	2,39	0,1499		
<i>Venturia</i> sp.	<i>P. glabratum</i>	7	3,84	0,1824	1,7953	0,097806
	<i>P. mollicomum</i>	7	3,67	0,2111		

6.5.1 Herbívoros especialistas, generalistas e raros

Como pode ser observado na figura 19, a amostragem dos herbívoros foi caracterizada por um grande número de espécies raras. Tais ocorrências são comuns em trabalhos realizados sobre a fauna de herbívoros, principalmente na região tropical (NOVOTNY & BASSET 2000) e, devido aos problemas que elas acarretam, são considerados “o pior pesadelo dos estudos sobre diversidade” (LEWINSOHN & ROSLIN 2008). O grande número de espécies raras não está associado, exclusivamente, a generalistas e, muitas vezes, espécies comuns em uma planta hospedeira podem ser raras em outra espécie próxima filogeneticamente (NOVOTNY & BASSET 2000). Isto foi observado em algumas espécies neste trabalho; *Gonodonta pulverea* e *Epimecis* sp foram comuns em *P. glabratum* e ocorreram raramente sobre *P. mollicomum*, já *Eois glauculata*, comum sobre *P. mollicomum*, foi registrada apenas uma vez sobre *P. glabratum*.

6.6 Redes alimentares

Em nossos estudos foram registradas 170 interações hospedeiro-parasitoide, das quais 79 em larvas de Lepidoptera sobre *P. mollicomum* e 114 sobre *P. glabratum*. As figuras 14 a 17 representam todas as redes alimentares quantitativas obtidas neste estudo. Nem todas as espécies foram inseridas nas redes. As listas das espécies de parasitoides e hospedeiros encontram-se no anexo (Listas 1 a 3 - ANEXO)

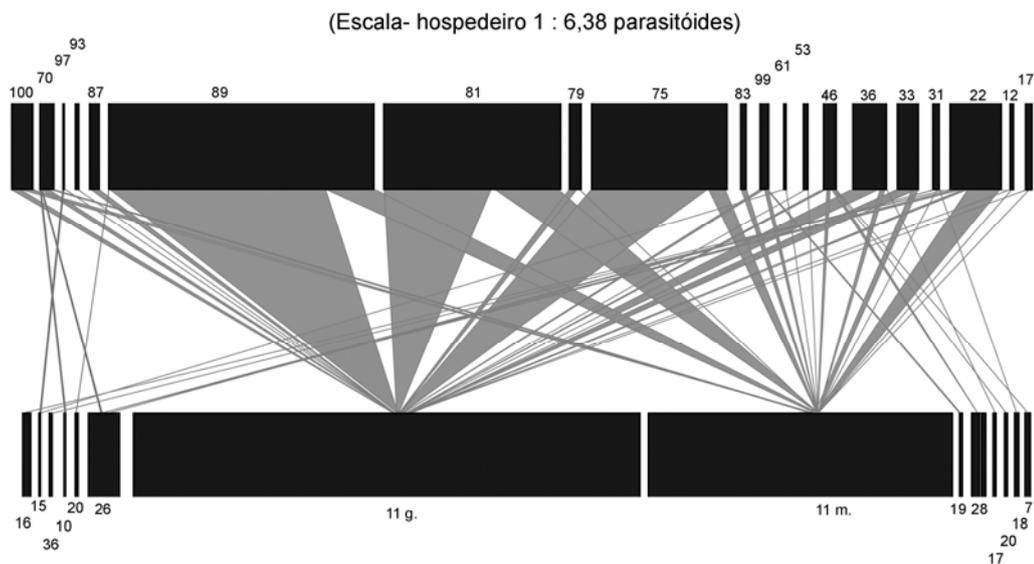


Figura 14. Rede quantitativa para *E. tegularia* (separados por planta hospedeira: **11g.**: sobre *P. glabratum* e **11m.**: sobre *P. mollicomum*) e outras espécies de Lepidoptera que compartilham parasitoides e seus parasitoides primários. As duas séries de barras pretas representam as densidades de larvas de Lepidoptera (inferior) e seus parasitoides primários (superior) em escalas diferentes. Os números correspondem às espécies listadas no anexo (Listas 1 e 2). As ligações em cinza representam a frequência relativa de cada associação hospedeiro-parasitoide.

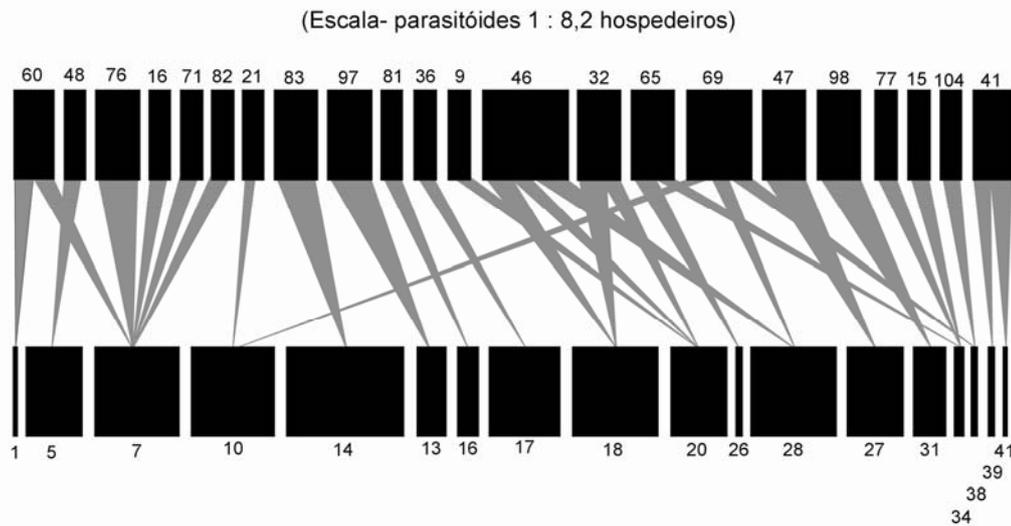


Figura 15. Rede quantitativa para hospedeiros e seus parasitoides sobre *P. mollicomum*, exceto *E. tegularia*. Apenas as espécies de hospedeiros com registros de parasitismo estão incluídas. Hospedeiros representados na barra inferior e parasitoides primários na barra superior. Os números correspondem às espécies listadas no anexo IV (Listas 1 e 2).

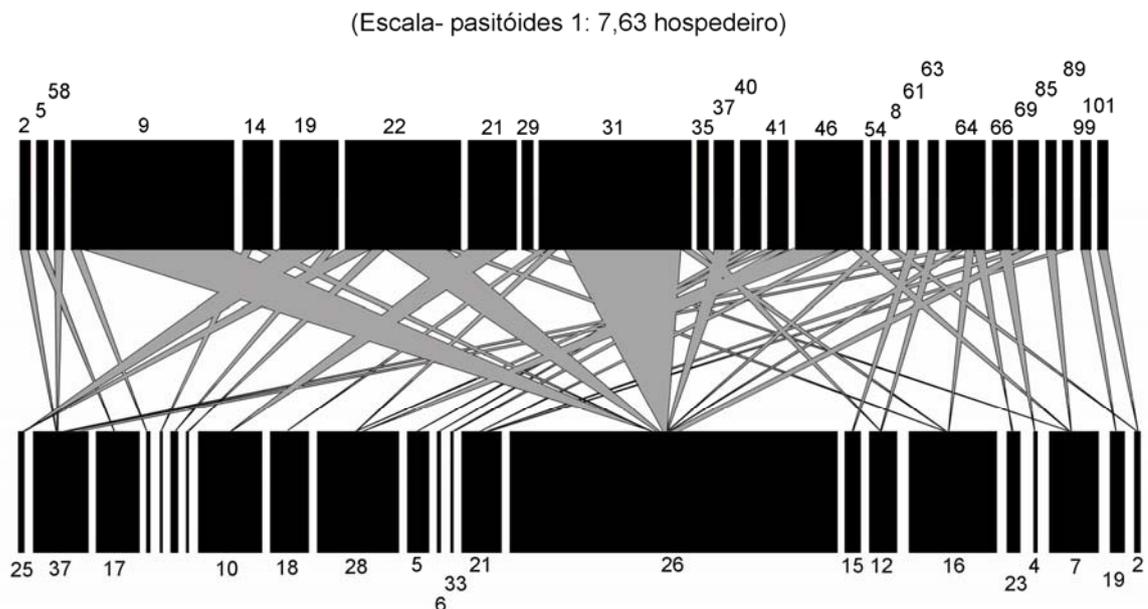


Figura 16. Rede quantitativa para hospedeiros e seus parasitoides sobre *P. glabratum*, exceto *E. tegularia*. Apenas as espécies de hospedeiros com registros de parasitismo estão incluídas. Hospedeiros representados na barra inferior e parasitoides primários na barra superior. Os números correspondem às espécies listadas no anexo IV (Listas 1 e 2).

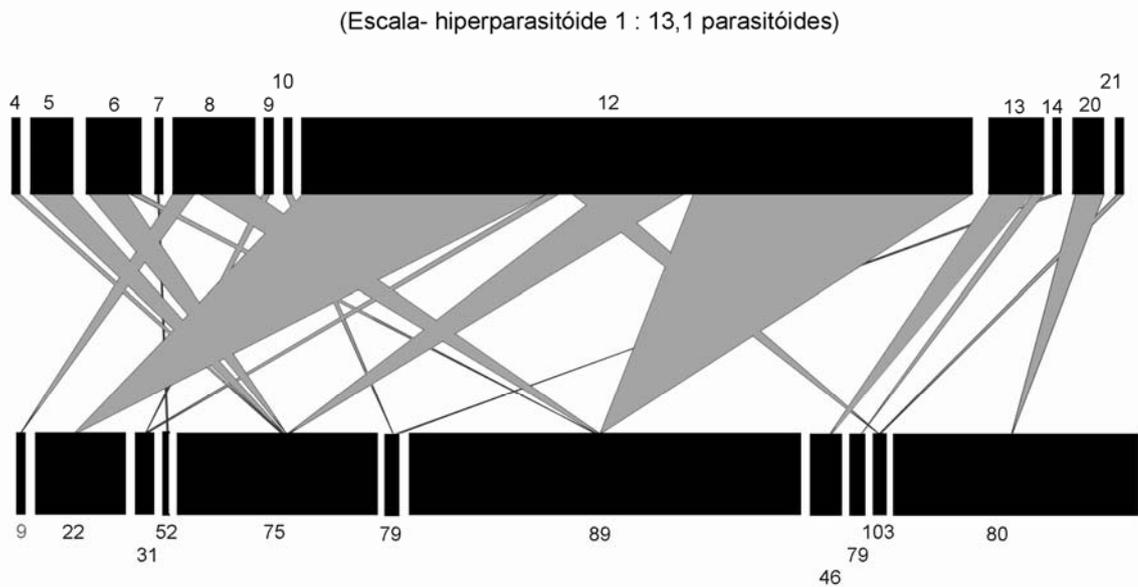


Figura 17. Rede quantitativa para parasitoides primários (barra inferior) e secundários (barra superior). Todos os parasitoides com registro de hiperparasitismo estão incluídos. Números correspondem às espécies listadas no anexo IV (Listas 2 e 3)

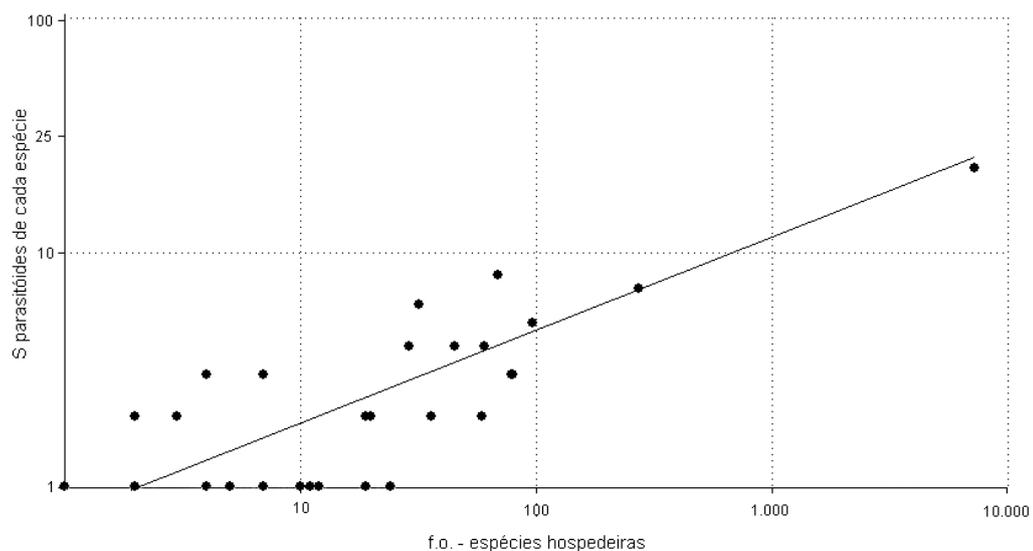
O parasitoide mais comum em *P. mollicomum* foi *Myiopharus* sp1 (27,16%) e em *P. glabratum*, foi *Protapanteles* sp. (33,63%), ambos sobre *E. tegularia*. Diversidade, riqueza, abundância e porcentagem de parasitismo foram maiores em *P. glabratum*.

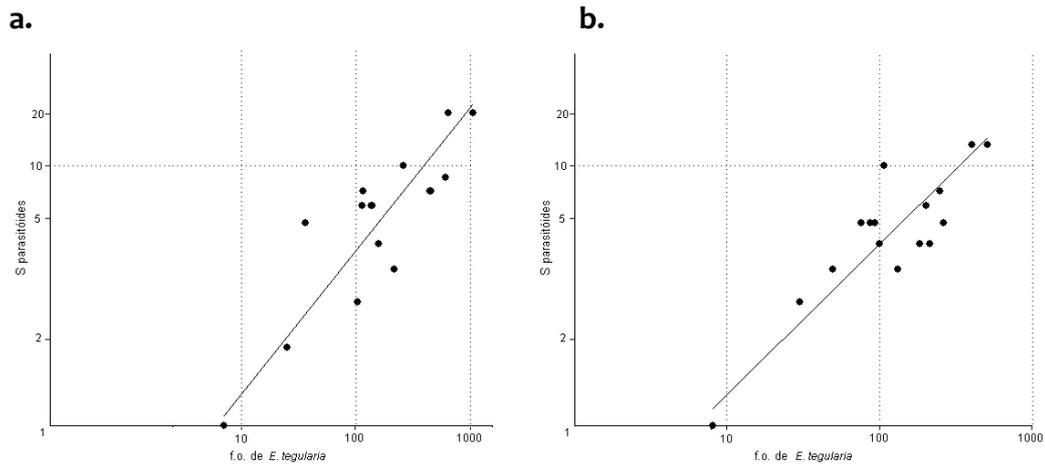
Considerando apenas os hospedeiros conhecidos, registramos 113 associações específicas entre hospedeiro-parasitoide. As duas espécies de plantas tiveram 27 espécies de hospedeiros com registros de parasitoides. Em lagartas sobre *P. mollicomum* ocorreram 47 espécies de parasitoides e sobre *P. glabratum*, ocorreram 46 espécies. A abundância total de parasitoides criados sobre hospedeiros conhecidos foi de 1357 indivíduos, distribuídos em 76 espécies. Destas, mais da metade ocorreu apenas uma vez. Da porção restante, 59% não demonstraram preferência por hospedeiros ou sobre

nenhuma das espécies de *Piper*; oito espécies parasitaram, preferencialmente, hospedeiros sobre *P. glabratum* e cinco parasitoides atacaram, preferencialmente, lagartas se alimentando de *P. mollicomum*.

A riqueza média de parasitoides por espécie hospedeira foi de 2,52. Este valor (*parasitoids load*) foi fortemente influenciado pela frequência de ocorrência dos hospedeiros (Figura 18). A regressão log-linear destes parâmetros para cada espécie hospedeira mostrou que 81,4% da riqueza de parasitoides pode ser explicada pelo tamanho da amostra.

Para a espécie hospedeira mais comum (*E. tegularia*), foram obtidas 21 espécies de parasitoides primários. Neste caso específico, a riqueza de parasitoides também foi fortemente relacionada ao tamanho da amostra (Figuras 19a e 19b), sendo que em nenhum ponto amostral foram obtidas todas as 21 espécies. Para as lagartas sobre *P. mollicomum*, registramos 17 espécies de parasitoides e para *P. glabratum*, 18.





Figuras 19. Riqueza de parasitoides sobre *E. tegularia* nos pontos amostrais em função da frequência de ocorrência de larvas em: a. *P. glabratum* ($r= 0,867$) e b. *P. mollicomum* ($r= 0,871$).

As distribuições das abundâncias de herbívoros e parasitoides foram comparadas por meio de gráficos de diversidade-dominância (SOUTHWOOD 1979 *apud* MEMMOTT *et al.* 1994). Ambos mostraram comportamentos bastante semelhantes, com grande parte das espécies representadas por um único exemplar (Figura 20).

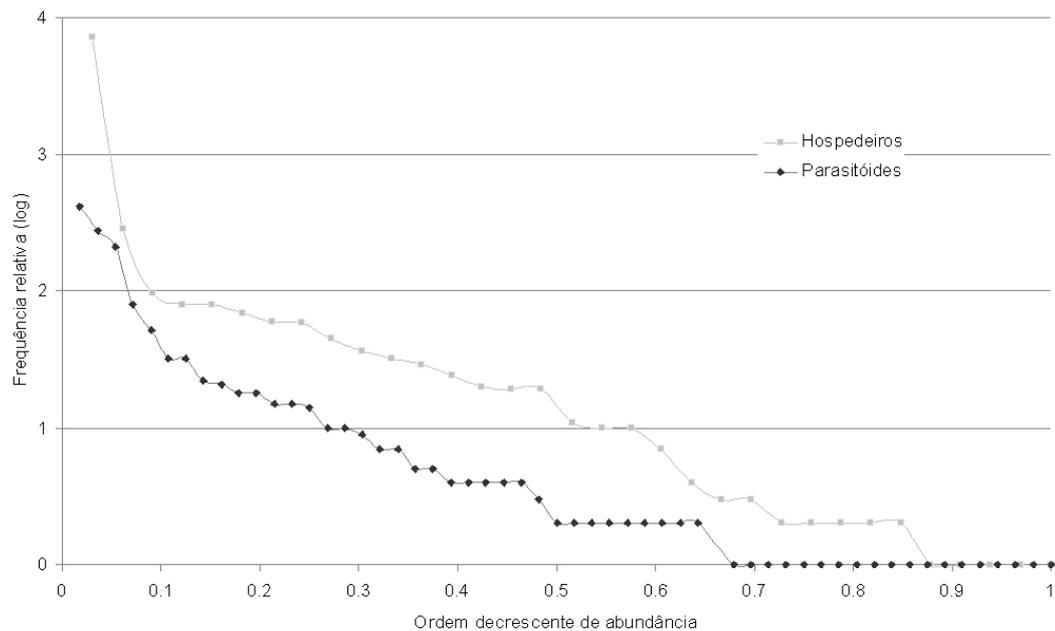


Figura 20. Gráficos de diversidade-dominância para hospedeiros e parasitoides. (Memmott *et al.* 1994). As espécies no eixo x estão em ordem decrescente de abundância.

6.6.1 Hiperparasitoides

A partir da criação de larvas de Lepidoptera e seus eventuais parasitoides, pudemos observar algumas associações com parasitoides secundários, também conhecidos como hiperparasitoides, obtidos sobre os parasitoides primários. Foram obtidos hiperparasitoides em 95 larvas ou pupas em 19 associações parasitoide – hiperparasitoide específicas. Estas associações foram registradas para 14 espécies de parasitoides primários e 11 espécies de parasitoides secundários. Das associações registradas, apenas três foram comuns às duas espécies de plantas hospedeiras.

Em *P. glabratum*, 52 larvas ou pupas hospedeiras parasitadas tiveram seus parasitoides atacados por hiperparasitoides. Nesta planta, as ocorrências de hiperparasitismo envolveram nove espécies de parasitoides primários e oito de hiperparasitoides em 13 associações específicas. As 43 ocorrências de hiperparasitismo restantes foram observadas em hospedeiros sobre *P. mollicomum*. Sobre esta planta hospedeira, oito espécies de parasitoides primários foram atacadas por seis espécies hiperparasitoides, totalizando nove associações específicas. O número de associações foi calculado desconsiderando a espécie da larva hospedeira, referindo-se, exclusivamente, às ligações entre espécies de parasitoides primários e secundários.

6.7 Distribuição temporal

6.7.1 Herbívoros

A frequência de ocorrência dos herbívoros apresentou forte correlação temporal, com pico geral ocorrendo no final do mês de maio para *E. tegularia* (Figura 21) e no final do mês de abril para as outras espécies somadas (Figura 22). Nas figuras 21 e 22, os gráficos foram plotados com as frequências de ocorrência de lagartas em todos os pontos amostrais contra os dias de coleta (Dia zero = 21.11.2006). O tamanho das amostras foi ajustado pelo logarítmo da média igualada a um.

Considerando todos os pontos amostrais, apenas para *E. tegularia*, nas coletas realizadas nos meses de abril a julho, ocorreram 79% das larvas amostradas durante o período amostral, correspondente a 12 meses.

Se analisados separadamente, todos os pontos tiveram grande parte dos indivíduos coletados (74 a 83%) em três das nove coletas, as quais foram realizadas principalmente de maio a julho. Houve sincronia entre as populações locais de herbívoros para todos os pontos amostrados.

A distribuição temporal de lagartas com relação à espécie de planta hospedeira foi bastante similar (Figuras 23 a e b; 24 a e b.). O aumento na frequência de ocorrência das lagartas, em geral seguiu a diminuição da pluviosidade. Os picos de ocorrência ocorreram em meses de seca, como podemos observar na figura 25.

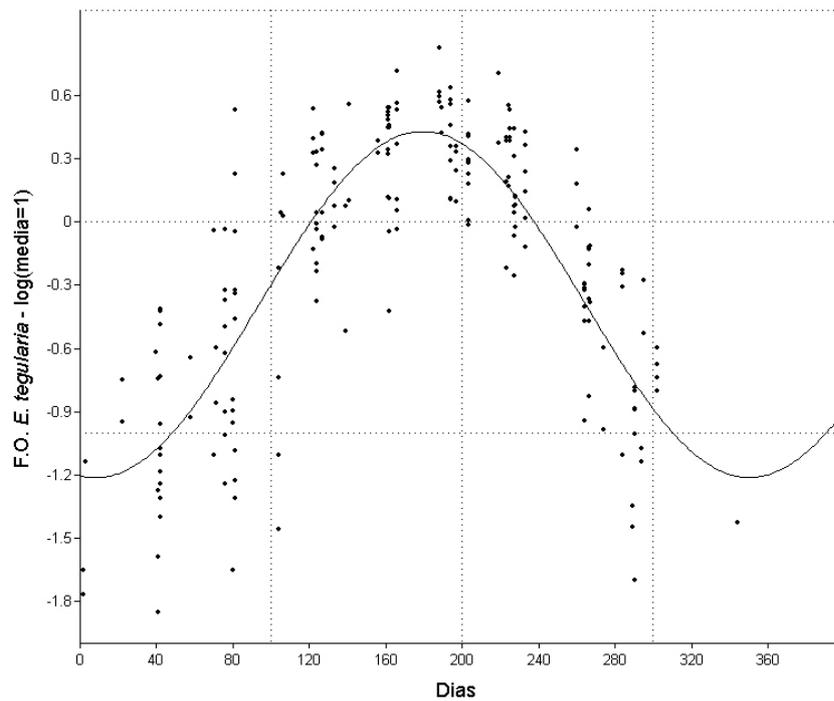


Figura 21. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de *E. tegularia* - $\log(\text{media}=1)$; para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada ($r=0,858$). Dia zero= 28.11.2006

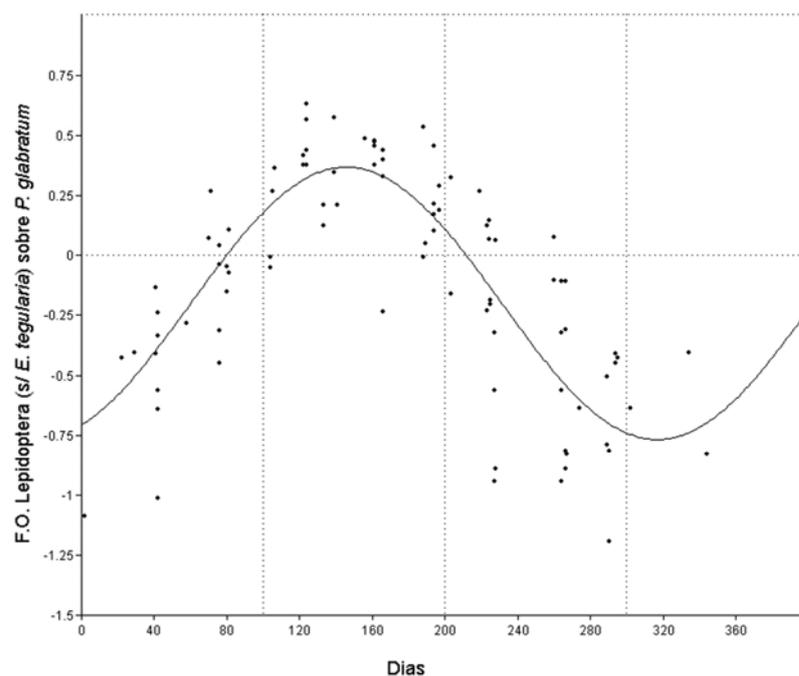


Figura 22. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de lagartas (*s/E. tegularia*) - $\log(\text{media}=1)$; para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada ($r=0,766$). Dia zero= 28.11.2006

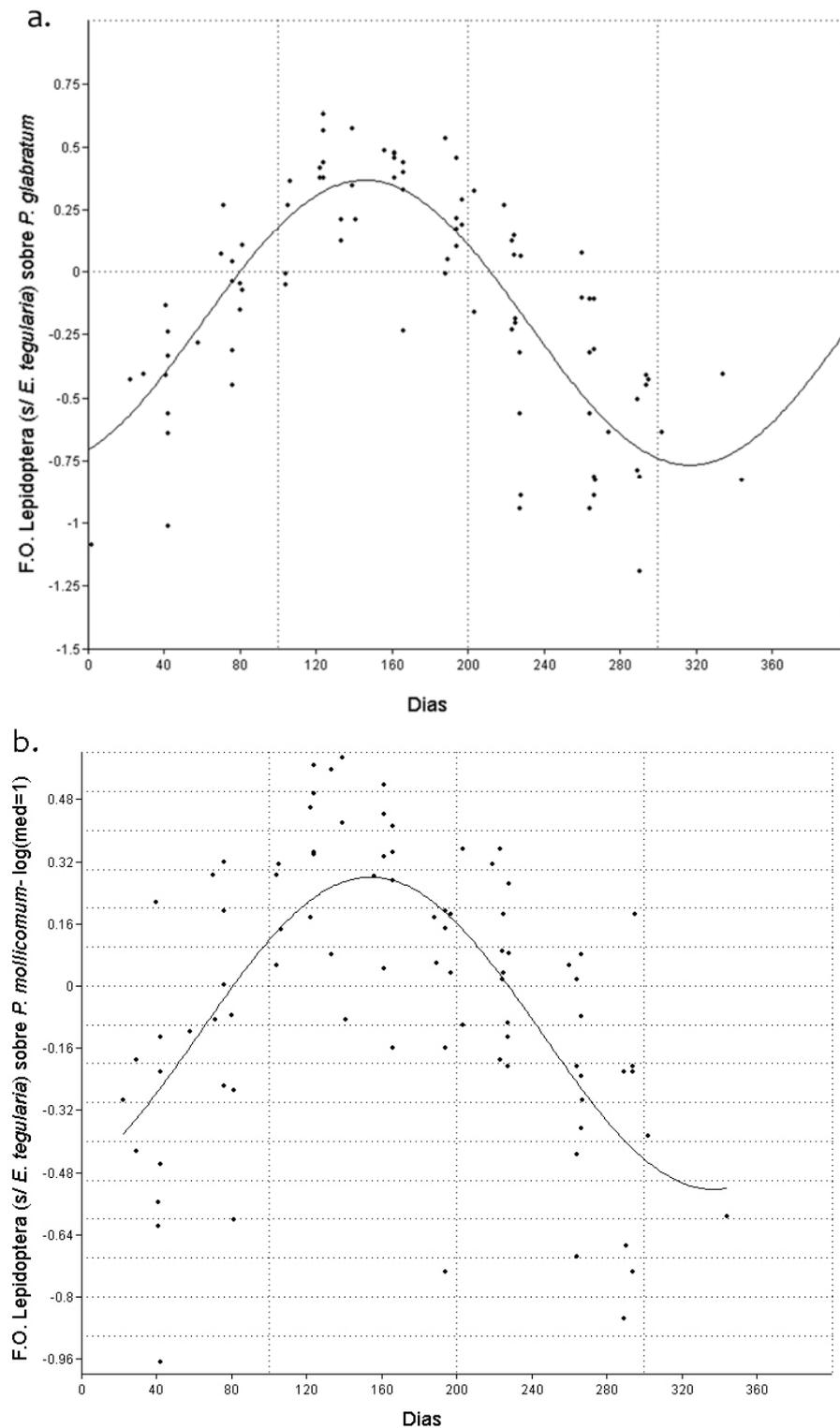


Figura 23. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de lagartas (s/ *E. tegularia*) - log (media =1); para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada; **a.** esquerda: *P. glabratum* ($r= 0,821$); **b.** direita: *P. mollicomum* ($r= 0,68$). Dia zero= 28.11.2006

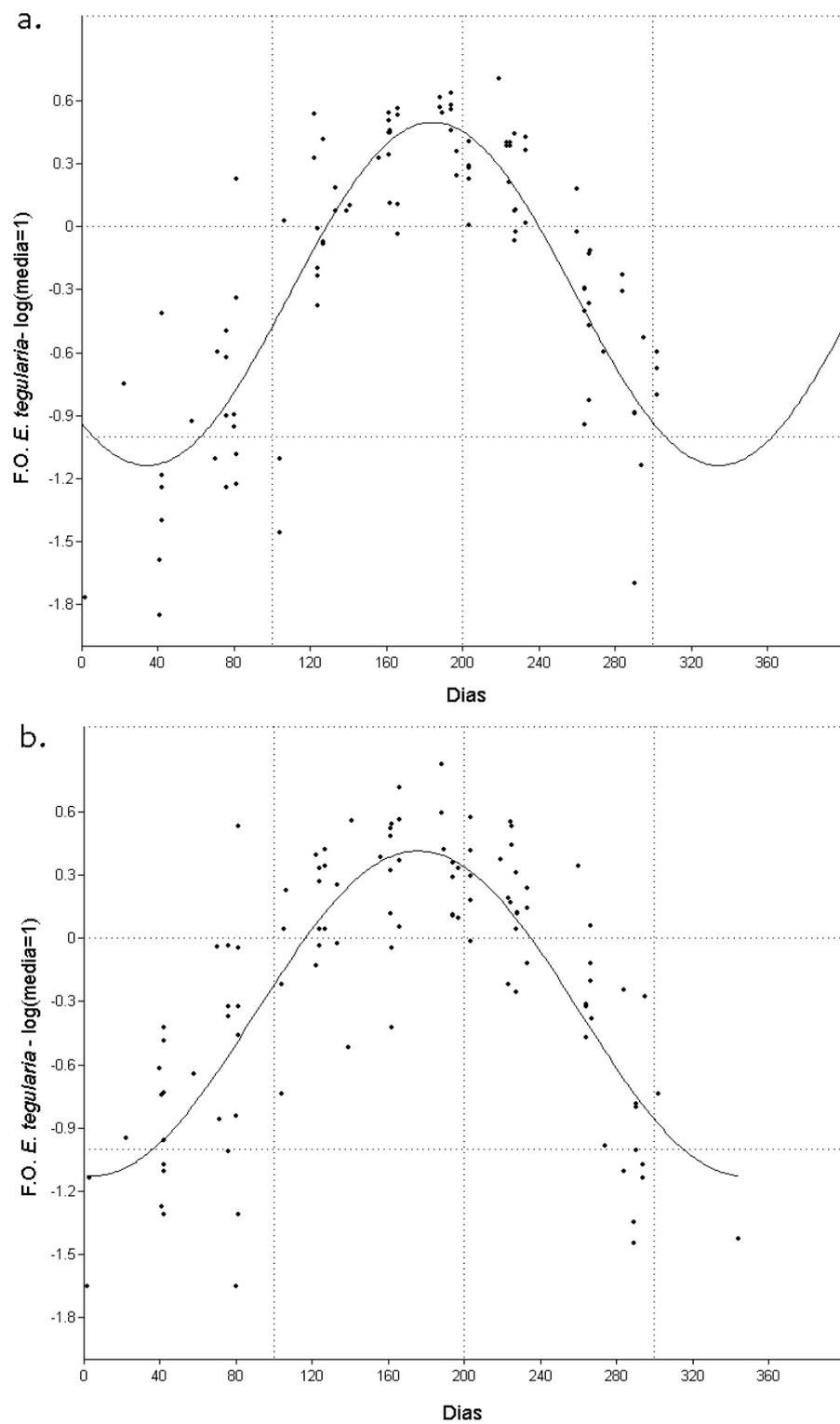


Figura 24. Distribuição temporal das frequências de ocorrência de *E. tegularia*-log (media =1); para todos os pontos amostrais, com regressão sinusoidal representada. a. *P. glabratum* ($r = 0,863$); b. *P. mollicomum* ($r = 0,83$). Dia zero= 28.11.2006

Durante o período de ocorrência de lagartas, houve sobreposição de gerações que pôde ser constatada nas amostras, pois larvas de instares diferentes foram coletadas sobre uma mesma planta

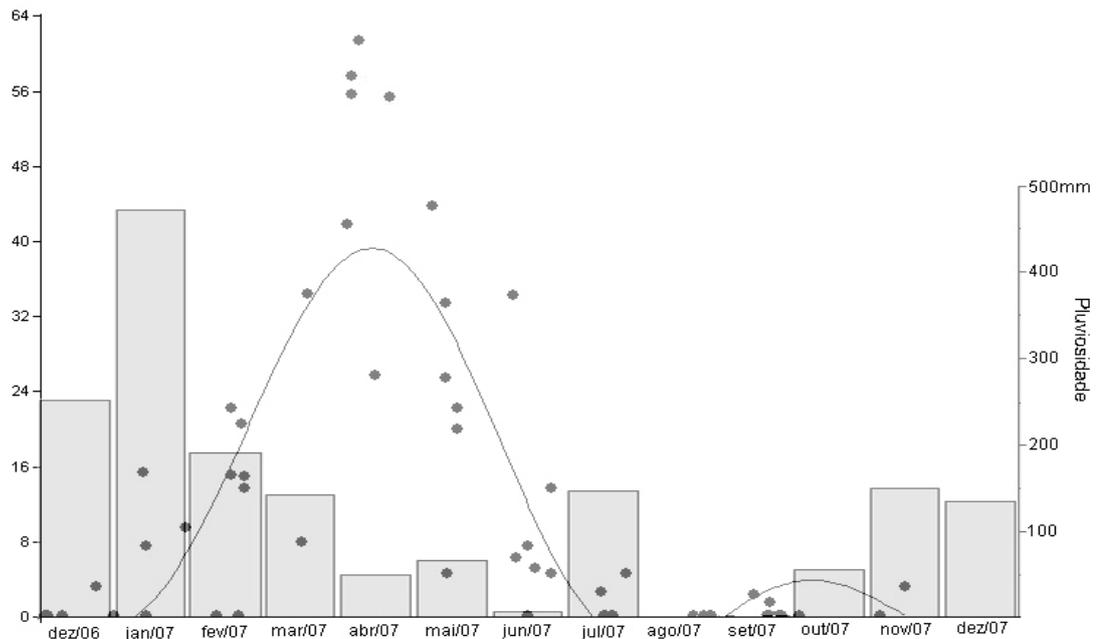


Figura 25. Distribuição temporal das frequências relativas para *Gonodonta pulverea* (Lepidoptera, Noctuidae) (pontos), com representação da regressão sinusoidal ($r= 0,847$). Eixo secundário: pluviosidade (colunas)

6.7.2 Parasitoides

Os parasitoides primários criados sobre *E. tegularia* mostraram fenologia muito semelhante à de seu hospedeiro quando analisados sem distinção de espécies. Cada espécie, analisada separadamente, apresentou distribuição temporal ligeiramente diferente. Em geral, houve alternância entre as duas espécies mais abundantes, as quais, na maioria dos pontos, se tratavam de um Braconidae (*Protapanteles* sp, *Diolcogaster* sp ou *Meteorus* sp) e um Tachinidae (*Myiopharus* sp1). Os primeiros tiveram frequências relativas maiores durante

a fase de aumento da população de hospedeiros, enquanto que *Myiopharus* sp foi mais frequente após o pico de ocorrência.

6.8 Guildas de parasitoides sobre *E. tegularia*

Separamos os parasitoides em cinco guildas com base nas observações em laboratório e dados de literatura, seguindo a classificação proposta por Quicke (1997). As espécies de parasitoides sobre *E. tegularia* e suas respectivas guildas são apresentadas na tabela XII. As duas guildas de maior importância relativa, larvas jovens e pré-pupas, são aquelas a que pertencem os braconídeos citados acima e *Myiopharus* sp, respectivamente.

Tabela XII. Parasitoides primários obtidos sobre *E. tegularia* separados segundo suas guildas

Guildas				
Larva Jovem	Larva Tardia	Pré-pupa	Larva-Pupa	Ectoparasitoide
<i>Cotesia</i> sp.1	<i>Hyposoter</i> sp.	<i>Dusona</i> sp.	<i>Ophionelus</i> sp.	<i>Elachertus</i> sp.
<i>Diolcogaster</i> sp.	<i>Charops</i> sp.1	<i>Microcharops</i> sp.	<i>Podogaster</i> sp.	<i>Quadrastichus</i> sp.
<i>Distatrix</i> sp.	<i>Siphona. A.</i> sp.	<i>Myiopharus</i> sp.1	<i>Venturia</i> sp.	
<i>Glyptapanteles</i> sp.#		<i>Lixophaga</i> sp.		
<i>Glyptapanteles</i> sp.1				
<i>Meteorus</i> sp.				
<i>Protapanteles</i> sp.				

As figuras 26 e 27 representam a frequência relativa de ocorrência de cada guilda. As guildas larva tardia e larva-pupa foram representadas exclusivamente por espécies de Ichneumonidae e a guilda ectoparasitoides foi representada pelas duas espécies de Eulophidae.

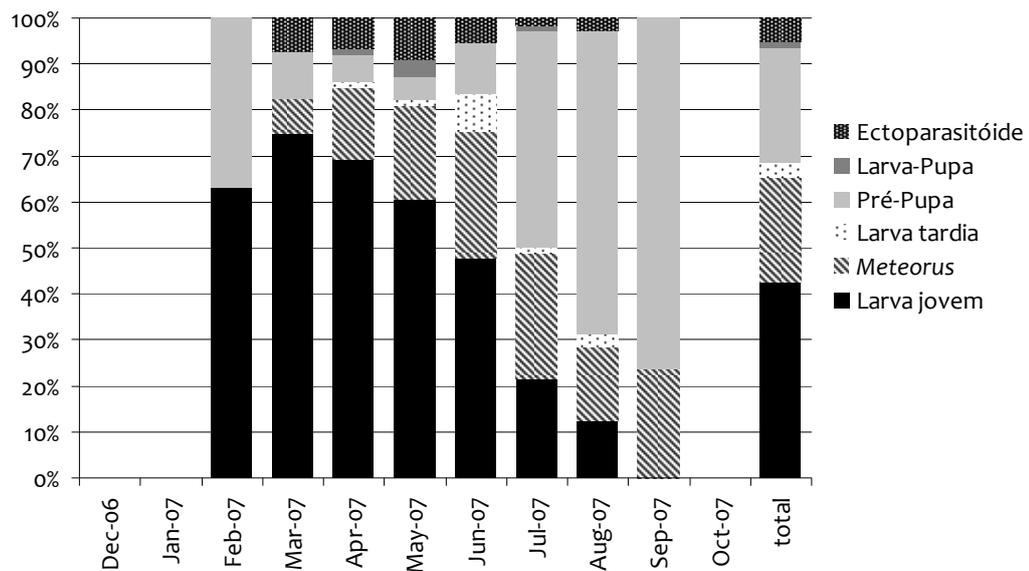


Figura 26. Frequência relativa de ocorrência das guildas de parasitoides sobre *E. tegularia* em *P. glabratum* durante os meses de coleta e total do período amostral.

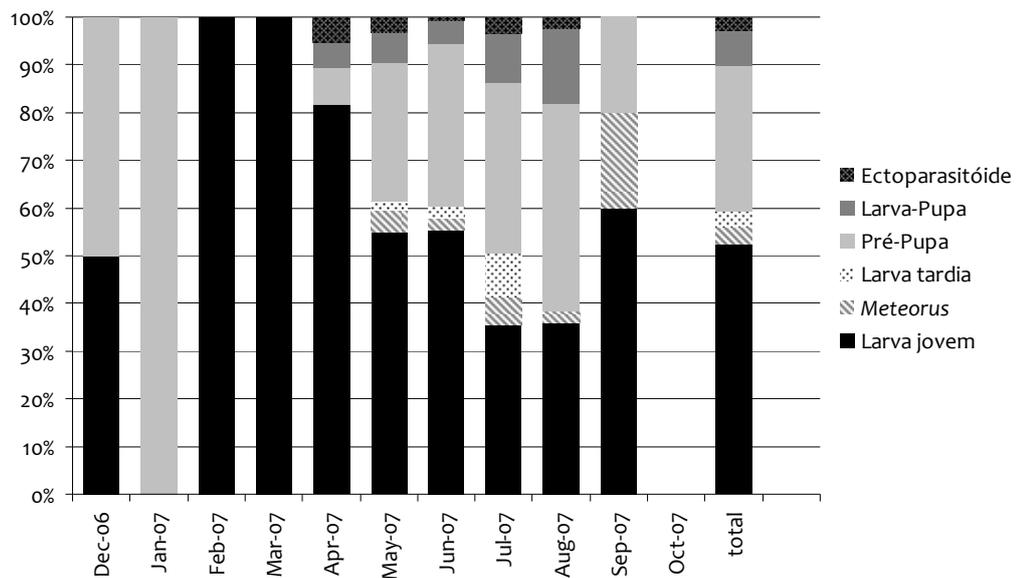


Figura 27. Frequência relativa de ocorrência das guildas de parasitoides sobre *E. tegularia* em *P. mollicomum* durante os meses de coleta e total do período amostral.

6.9 Fenologia de Ichneumonoidea adultos obtidos por armadilhas

Malaise

Os adultos de Ichneumonoidea coletados por armadilhas Malaise apresentaram fenologia inversa a dos herbívoros. Para estes, as menores frequências de ocorrência foram entre os meses de março a maio para a maioria dos pontos. As maiores frequências de ocorrência coincidiram com o período chuvoso, quando a densidade de herbívoros sobre *Piper* foi muito baixa. Mesmo quando analisados apenas os gêneros conhecidos na literatura como parasitoides de Lepidoptera, a distribuição temporal apresentou a mesma tendência.

6.10 Distribuição espacial

As taxas de áreas habitáveis a *Piper* para cada *buffer* são apresentadas na tabela XIII. As três áreas com maior porcentagem total de mata (PT, ST e VQ) têm seus pontos localizados dentro de um único fragmento. Este fragmento constitui uma das maiores áreas de mata dentro do município. Os locais com menores áreas de mata (BS, e UF) estão em matriz urbana.

Tabela XIII. Áreas relativas das categorias com presença confirmada de *Piper*, criadas em *buffer* com 2 km de raio ($12566370,6 \text{ m}^2=1$).

	mata	capoeira	varzea	pinus	total
BS	0,0480	0,0639	0,0356		0,1475
CA	0,1614	0,0452	0,0012		0,2079
IN	0,2165	0,1615			0,3780
MA	0,0879	0,2356			0,3235
PT	0,2092	0,2325			0,4418
ST	0,3138	0,1078			0,4216
UF		0,0565	0,0619	0,0104	0,1288
VQ	0,2827	0,1409			0,4236

A porcentagem de mata e a riqueza total de Lepidoptera foram fortemente correlacionadas neste estudo (Spearman $r = 0,95188$; $p = 0,00027$). A correlação entre as riquezas de Lepidoptera para cada planta hospedeira também foi significativa ($r = 0,7066$, $p = 0,05$ para *P.glabratum* e $r = 0,84343$, $p = 0,0085$ para *P. mollicomum*). O índice de correlação de Spearman para riqueza de parasitoides criados e a % de mata foram mais baixos para *P. glabratum* ($r = 0,16869$, $p = 0,6896$) e maiores para *P. mollicomum* ($r = 0,6386$, $p = 0,0883$). Já as porcentagens de parasitismo tiveram correlação negativa com essa variável ($r = -0,52381$ e $-0,33333$; $p = 0,1827$ e $0,4197$ respectivamente). Para a riqueza de Ichneumonoidea coletados com armadilhas Malaise, a correlação foi positiva ($r = 0,85031$, $p = 0,00747$).

Com relação às densidades das duas plantas, os resultados dos testes de correlação foram opostos. *P. glabratum* foi positivamente correlacionado à taxa de mata ($r = 0,64672$, $p = 0,08309$). Por outro lado, *P. mollicomum* foi negativamente relacionado à porcentagem de mata ($r = -0,74253$, $p = 0,03485$). Neste caso, é possível que a segunda espécie tenha maior adaptação a áreas perturbadas (Tebbs 1993).

As análises espaciais resultaram em autocorrelação espacial pequena e muitas vezes negativa para todas as variáveis. O comportamento do *I* de Moran apresentou certo de padrão para as variáveis analisadas. Os valores de *I* para a primeira classe de distância, que representam as menores distâncias, tiveram valores negativos (autocorrelação espacial negativa), se aproximando de zero nas classes intermediárias e terminando com um valor negativo. Este

padrão foi observado para riquezas de parasitoides (criados e coletados por Malaise) e de herbívoros. **Estes resultados podem indicar que não existe autocorrelação espacial entre os dados na escala de estudo utilizada.**

A regressão linear (OLS) mostrou que a variação nos dados referentes à Lepidoptera é em grande parte explicada pela distribuição espacial e pela porcentagem de mata juntos ($r=0,933$), com grande sobreposição entre as duas variáveis explanatórias ($r=0,726$). Resultados similares foram obtidos com a riqueza de Ichneumonoidea como variável preditora (total explicado pelo espaço+variável = 0,969 e variância explicada compartilhada = 0,884). Para os dados referentes aos parasitoides, o espaço teve pouca influência. Neste caso outras variáveis como a frequência de ocorrência dos Lepidoptera, foram mais importantes.

Para os Lepidoptera, a distribuição espacial e a porcentagem de mata foram duas variáveis com grande influencia. Estas também estão correlacionadas, por existirem pontos próximos com paisagens similares, como os pontos na área urbana e os três pontos localizados em um mesmo fragmento.

A distribuição dos parasitoides não foi influenciada diretamente pela quantidade de mata nem pela distancia entre os pontos. Para estes insetos o número de hospedeiros foi o fator mais importante em sua riqueza.

A partir das análises de regressão e redução de dados pelo PCA (análise de componentes principais) pudemos identificar as variáveis independentes com maior poder explanatório para serem utilizadas na autorregressão

espacial. O CAR foi aplicado para riqueza de Lepidoptera com três variáveis preditoras: % mata, riqueza de Ichneumonoidea e riqueza máxima de *Piper*, as quais explicaram quase toda a variação ($r = 0,982$). O poder de predição das variáveis neste caso é independente do espaço. Tanto para a porcentagem de parasitismo como para riqueza dos parasitoides o poder de predição do modelo aumenta com a adição da frequência de ocorrência dos Lepidoptera junto com a altura do dossel.

Estes resultados reforçam o poder preditivo de algumas variáveis levantadas. Além disso, podemos inferir sobre a variação causada por interações biológicas em detrimento de autocorrelação espacial. Também observamos que herbívoros e parasitoides respondem de forma diferente a estas variáveis e ao espaço, e que dependem da abundância de hospedeiros.

No caso de metacomunidades vivendo em uma paisagem fragmentada é esperado que espécies de níveis tróficos elevados sejam ausentes em redes de populações hospedeiras pequenas, isoladas e de baixa qualidade, pois a probabilidade das populações de inimigos naturais persistirem como metapopulações em metapopulações hospedeiras diminui com a diminuição no tamanho das últimas (HANSKI 1999, HOLT 2002, NOUHUYS & HANSKI 2002).

7. DISCUSSÃO

7.1 Rede alimentar de parasitoides

As redes alimentares quantitativas são importantes para visualização dos componentes principais de uma comunidade (LEWIS *et al.* 2002). Aqui, a importância de *E. tegularia* como principal herbívoro sobre as duas espécies de *Piper* estudadas foi marcante. Os principais parasitoides sobre esta espécie, no entanto, não foram os mesmos nas duas plantas. Este resultado indica especialização maior dos parasitoides quanto à planta nutridora, em relação a seu hospedeiro, reforçando a teoria de que as plantas podem exercer influência direta sobre o terceiro nível trófico (PRICE *et al.* 1980, NOUHUY & HANSKI 2005).

Um dos principais problemas metodológicos, potencial fonte de erros em nossos resultados, refere-se ao estágio em que o hospedeiro foi coletado. Praticamente todos os herbívoros foram coletados em estágio larval e, conseqüentemente, os nichos dos parasitoides amostrados se restringem àqueles que passam por esta fase. Em nosso estudo, nenhum parasitoide ovo-larva foi obtido, portanto os espécimes obtidos nas criações, quase exclusivamente, atacam larvas de Lepidoptera. As poucas exceções consistem de parasitoides de pupas; estes foram obtidos ocasionalmente com a coleta de pupas. A falta de sistematização desta amostragem e a impossibilidade de identificação deste estágio não permitiram conclusões acerca das associações hospedeiro-parasitoide e, portanto, não foram incluídos nas análises. É possível que estes parasitoides, assim como os parasitoides de ovos,

desempenhem papel importante na comunidade estudada. Memmott *et al.* (1994), refere-se às altas taxas de mortalidade em laboratório de algumas espécies, como por exemplo, *Epimecis* sp. As lagartas desta espécie foram coletadas em frequências relativamente altas, porém a maior parte morreu durante a criação (79%).

Uma rede parasitoide ideal deve incluir todos os hospedeiros em um ambiente particular que podem estar ligados por sequências de espécies de parasitoides compartilhados. Na prática, assembléias mais restritas podem ser estudadas. Algumas guildas de hospedeiros são atacadas por parasitoides que, ocasionalmente, atacam outros tipos de insetos, sendo assim, as redes centradas nestas espécies podem ser consideradas relativamente completas (MEMMOTT *et al.* 1994). Para avaliar precisamente a importância das espécies estudadas neste trabalho, a partir de uma rede alimentar mais completa, mais amostragens são necessárias, incluindo o maior número possível de plantas hospedeiras do gênero *Piper*, além de amostragens incluindo outros estágios das larvas hospedeiras.

Mesmo se tratando de uma figura parcial da comunidade associada a *Piper*, os resultados obtidos neste estudo são relativamente raros na literatura e podem ser úteis em estudos comparativos futuros. Além disso, algumas questões a respeito da ecologia de comunidades de parasitoides podem ser levantadas com base nas redes obtidas (Figuras 14 a 17). Por exemplo, quanto à preferência de parasitoides por larvas de Lepidoptera e por plantas hospedeiras (LILL *et al.* 2002). A influência da planta sobre o parasitismo foi

evidente para *Diolcogaster* sp. Este parasitoide foi comum em larvas de *E. tegularia* sobre *P. mollicomum*, sem ocorrer em nenhuma outra larvas sobre esta planta. Em *P. glabratum* ocorreu muito pouco sobre *E. tegularia*, mas ocorreu em outras três espécies hospedeiras (Figura 14).

A partir da identificação dos principais parasitoides de uma determinada espécie também podemos avaliar a fauna dos diferentes pontos amostrais. Locais onde as espécies dominantes não estão presentes, ou ocorrem em frequências relativas baixas, podem indicar alterações no ambiente (BELLOWS *et al.* 1992). Algumas considerações sobre este assunto estão na seção 7.5.

7.2 Riqueza de espécies de parasitoides e esforço amostral

A riqueza de parasitoides sobre dada espécie hospedeira pode ser, em grande parte, explicado pelo tamanho amostral (MEMMOTT *et al.* 1994, LEWIS *et al.* 2002). Este aumento, em alguns casos, pode demorar muito até atingir uma assíntota (GODFRAY 1994, QUICKE 1997).

Em nossos resultados, observamos forte correlação entre as densidades de herbívoros e a riqueza de seus parasitoides (Figura 18). A dependência da riqueza de parasitoides e a frequência de ocorrência de hospedeiros não mostram tendência a uma assíntota. Askew & Shaw (1974 *in* MEMMOTT *et al.* 1994) estimaram, em um estudo sobre minadores foliares na região temperada, que seriam necessários 600 parasitoides criados para amostrar todas as espécies de determinado hospedeiro. Apesar de haverem sido criados 1216 espécimes de parasitoides sobre *E. tegularia*, a análise de

regressão indica que ainda poderiam ser encontradas novas associações de parasitoides para este hospedeiro.

No total foram 21 espécies de parasitoides primários e seis espécies de parasitoides secundários. Em comparação com os resultados compilados por Hawkins (1988, 1990), um herbívoro externo como *E. tegularia* teve um número bastante alto de espécies de parasitoides. Nestes trabalhos, o autor demonstra a importância do nicho alimentar do hospedeiro para a riqueza de parasitoides associada a uma espécie hospedeira. Aqui, além da forte correlação entre a riqueza e o tamanho da amostra, primeiramente observado por Memmott *et al.* (1994), observamos que herbívoros que se alimentam externamente também podem ter inúmeras espécies de parasitoides associados. Uma possível explicação, além do grande volume de dados obtidos, pode ser a presença de diversas espécies de *Piper* e, conseqüentemente, de *Eois* em um mesmo ambiente que, infelizmente, não foram estudados.

Da mesma forma, as assembleias locais de parasitoides sobre *E. tegularia* também foram fortemente influenciadas pelo tamanho da amostragem do hospedeiro. A regressão log-linear aplicada entre o tamanho amostral e a riqueza de parasitoides explica 87% da variação. Mesmo com o grande número de hospedeiros criados, mais amostras devem resultar em aumento na riqueza de parasitoides. Também é possível que a inclusão de pontos amostrais em outras regiões, dentro da distribuição das espécies de

Piper estudadas, aumente o número total de espécies de parasitoides sobre *E. tegularia*.

7.3 Especificidade dos parasitoides pelos hospedeiros

Trabalhos recentes, realizados com a integração de ferramentas moleculares, morfologia e biologia dos parasitoides (KANKARE *et al.* 2004, 2005b) vêm demonstrando que a especificidade dos parasitoides em relação aos seus hospedeiros é muito maior do que se imaginava. Graças à utilização de técnicas modernas como o *Barcode*, aliado ao conhecimento taxonômico e ecológico, o grau de especificidade dos parasitoides antes tidos como polípagos, como por exemplo, Tachinidae (STIREMAN *et al.* 2006, STIREMAN & SINGER 2003), está sendo revisto (SMITH *et al.* 2007). Em seu lugar, o reconhecimento de novas espécies crípticas, anteriormente desconhecidas, e a possibilidade de que a diversidade destes e de outros insetos parasitoides seja ainda maior (SMITH *et al.* 2008). Tendo em vista tais descobertas, consideramos que a discussão sobre o *host range* dos parasitoides ganha novas perspectivas que trazem implicações ecológicas de grande importância.

Em nossos resultados, a média de hospedeiros por parasitoide foi de 1,48, com a grande maioria das espécies registrada sobre um único hospedeiro. Entre os cinco parasitoides com maior número de hospedeiros (entre 4 e 5) dois são taquinídeos e um é ectoparasitoide. Estes resultados corroboram com a hipótese de que os Tachinidae tenham menor especificidade com o hospedeiro quando comparados a outros endoparasitoides. Uma

possível explicação para a maior flexibilidade em explorar hospedeiros seria presença de tubos respiratórios que permitem a suas larvas respirarem o ar atmosférico e evitar o sistema imune do hospedeiro (STIREMAN et al 2006). Da mesma forma, o fato de os ectoparasitoides não necessitarem de adaptações contra o sistema imune do hospedeiro os tornar mais propensos à polifagia (GODFRAY 1994, SHEEHAN & HAWKINS 1991) sugere que as guildas de parasitoides estudadas aqui têm maior propensão à oligofagia por atacarem hospedeiros expostos, em fase larval, se comparadas a parasitoides que atacam pupas ou ectoparasitoides.

7.4 Distribuição temporal

Apesar da sobreposição de gerações observada durante o período amostral, **foi possível verificar alternância entre os parasitoides pertencentes às guildas que atacam larvas jovens e àqueles que atacam larvas de instares tardios.** Tal alternância indica competição direta por recursos, pois espécies que utilizam o mesmo recurso precisam compartilhá-lo para coexistir (NOHUYS & HANSKI 2005). Neste caso, uma exclusão temporal parece ser a forma encontrada mais evidente entre as espécies de maior frequência de partilhar o recurso.

A sincronia entre as populações locais de *E. tegularia* estudadas indica uma resposta a fatores climáticos que provavelmente afetam a fenologia de suas plantas hospedeiras. Quando comparadas as distribuições temporais dos herbívoros e dos Ichneumonoidea adultos parasitoides de Lepidoptera,

observamos tendências opostas. O comportamento cíclico das populações de hospedeiros e parasitoides pode, neste caso, levar ao equilíbrio destas. O rápido crescimento das populações de herbívoros pode também favorecer espécies parasitoides competitivamente inferiores, devido a grande disponibilidade de hospedeiros no ambiente. Estas suposições necessitam de estudos mais detalhados, com enfoque na fenologia de plantas – hospedeiros – parasitoides, pois a literatura trata da questão temporal na dinâmica populacional apenas com gerações discretas (GODFRAY et al 1994). **Nossos resultados apontam para variação temporal como fator determinante na dinâmica de comunidades hospedeiro – parasitoide.**

7.5 Interações tritróficas e distribuição espacial

A distribuição fragmentada (áreas pequenas isoladas com formação de *patches*) da planta hospedeira, aliada à especificidade das larvas hospedeiras e de seus parasitoides, levam a uma dinâmica de metacomunidades na assembleia planta- larva de Lepidoptera- parasitoide (NOUHUYS & HANSKI 2005). Este sistema pode uma metacomunidade relativamente isolada, baseada em algumas espécies de *Piper* como planta hospedeira.

A distribuição das duas plantas hospedeiras estudadas apresenta ligeira diferença; apesar de serem geralmente encontradas ocupando os mesmos ambientes, *P. mollicomum* se distribui mais uniforme e esparsamente no ambiente, enquanto *P. glabratum* pode formar grandes adensamentos, onde ocupam praticamente todo o sub-bosque. Essa diferença aparente na

distribuição das espécies pode estar relacionada ao fato de *P. glabratum* se reproduzir vegetativamente, enquanto *P. mollicomum* não apresenta este tipo de reprodução. Segundo Figueiredo & Sazima (2004) *P. glabratum* é uma espécie seletiva quanto ao habitat, ocorrendo exclusivamente em áreas úmidas; já *P. mollicomum* não se restringe a este tipo de habitat.

A utilização da planta pela larva varia espacialmente conforme a distribuição espacial das plantas hospedeiras e pela preferência de oviposição da fêmea. A preferência de oviposição pode estar relacionada com maior sobrevivência ou crescimento larval (NOUHUYS & HANSKI 2005). Comparando os comprimentos de asa dos herbívoros adultos, não houve diferença significativa entre o tamanho corporal de espécies criadas sobre *P. glabratum* e *P. mollicomum*, exceto para *E. tegularia*. Nos adultos desta espécie o comprimento da asa foi maior entre os que se alimentaram de *P. mollicomum* (Teste Student $t = 4,2394$, $p < 0,0001$). O tamanho do corpo pode indicar maior *fitness* conferido por uma das duas plantas aos insetos. Por outro lado asas maiores indicam que o inseto aloca uma porção maior de energia para dispersão, e menor na ovigenia (JERVINS et al 2003). Se considerarmos estes resultados no contexto de distribuição das plantas mais ou menos agregada e as maiores densidades de herbívoros encontradas na espécie mais agregada, nos leva a acreditar que a mesma espécie aloque mais energia em dispersão quando utiliza a planta menos agregada (*P. mollicomum*) como hospedeira, e, em fertilidade sobre *P. glabratum*. No entanto não realizamos testes sobre relação entre o comprimento de asas e do tórax.

É possível que exista preferência da fêmea pela oviposição na espécie de planta mais abundante. Colonização preferencial devido à preferência pela planta hospedeira pode levar à evolução da preferência de oviposição em paisagens fragmentadas (HANSKI & HEINO 2003, HANSKI & SINGER 2001). Assumindo que uma espécie de Lepidoptera evolui para preferir a planta hospedeira mais comum, a abundância realizada da planta hospedeira depende de quão frequentemente essa espécie de fato a encontra, a qual é influenciada, entre outras coisas, pela taxa de colonização de manchas de habitat com composições dissimilares de plantas. Um desafio é entender porque as espécies de Lepidoptera evoluem para preferir a planta mais comum, se não existe evidência de correlação com o desempenho neste caso. Uma possibilidade seria a diminuição no custo da busca pela planta hospedeira pelas fêmeas que utilizam pistas visuais.

Com relação aos parasitoides de *Eois tegularia*, apesar de poder se esperar características similares por usarem o mesmo recurso, não foi o que se observou. Por exemplo, em relação ao comportamento de movimento das duas espécies mais abundantes, *Protapanteles* sp e *Myiopharus* sp, que devem ser discrepantes, devido às diferenças de tamanho e capacidade de vôo. Esta situação foi encontrada por Nouhuys & Hanski (2005) para os dois parasitoides mais importantes sobre *Melitea cinxia* (Lepidoptera, Nymphalidae) enquanto *Hyposoter horticola* (Ichneumonidae) é altamente móvel, podendo dispersar entre 5 a 8 km contra 3 a 4 km do hospedeiro, *Cotesia melitaearum* (Braconidae) é bem menos móvel que o hospedeiro,

dispersando cerca de 1 km. Como conseqüência, *C. melitaearum* tem estrutura clássica de metapopulações, assim como seu hospedeiro, enquanto que *H. horticola* é uma superpopulação, ou seja uma população única distribuída em manchas. Apesar de não terem sido realizados experimentos de dispersão para *Protopanteles* sp e *Myiopharus* sp, é possível que estas duas espécies apresentem um comportamento semelhante.

Duas espécies que utilizam o mesmo recurso precisam particioná-lo para coexistir. Os dois competem diretamente pelos mesmos indivíduos hospedeiros da espécie *E. tegularia*. Uma das formas de coexistência em paisagens fragmentadas é baseada em *trade-off*, isto é, as espécies utilizam o recurso de diferentes formas dependendo de suas habilidades competitivas e dispersivas, de tal forma que as espécies competidoras localmente inferiores são melhores dispersores (LEI & HANSKI 1998, NOUHUYS & HANSKI 2005), como no caso citado acima, onde um dos competidores é sedentário e o outro tem grande capacidade de dispersão. Outra forma de particionar o recurso, observada para os parasitoides de *E. tegularia*, discutida na seção anterior, refere-se ao deslocamento temporal (Figuras 26 e 27).

Comparamos as assembléias de parasitoides sobre *E. tegularia* entre os pontos amostrais considerando as informações contidas na rede quantitativa, a qual mostra a frequência relativa das associações hospedeiro-parasitoide. Apenas os pontos em ST e UF foram anômalos quanto à composição da assembleia. Nestas localidades *Protopanteles* sp não foi o parasitoide mais frequente, ficando atrás de *Meteorus* sp1, no ponto ST, e atrás de *Myiopharus*

sp em UF. A baixa frequência de ocorrência dos hospedeiros pode explicar os resultados obtidos em ST. Para UF a explicação mais simples seria a diferença na composição florística resultante de ação antrópica, esta localidade também tem o menor valor percentual de mata.

Na tabela VIII vemos que o comprimento da asa para os parasitoides *Elachertus sp* e *Myiopharus sp* diferiram significativamente entre os criados em hospedeiros (*E. tegularia*) sobre *P. glabratum* e *P. mollicomum*.

Coincidentemente estas duas espécies pertencem a grupos que potencialmente são menos especialistas quanto à espécie hospedeira. Nos dois casos, os adultos com maior tamanho foram encontrados sobre *P. mollicomum* (Tabela VIII). Estes resultados reforçam a teoria de que a distribuição espacial das plantas hospedeiras influencia o terceiro nível trófico, dependendo da sua capacidade de dispersão.

É importante salientar que para quase todas as espécies de parasitoides e herbívoros medidos as médias foram ligeiramente superiores em *P. mollicomum* e possivelmente uma amostragem maior poderia revelar diferenças estatísticas para outras espécies além das observadas neste estudo. Neste caso o tamanho poderia estar relacionado simplesmente com fatores fisiológicos que tornam esta planta mais palatável aos seus herbívoros.

8. CONCLUSÕES

O ambiente constituído por manchas de cerrado, cerradão, mata estacional, várzea e matas ciliares da região de São Carlos, onde as plantas hospedeiras estão naturalmente dispostas em fragmentos, faz com que comunidades de insetos herbívoros e seus inimigos naturais, como a estudada aqui, apresentem uma dinâmica de metapopulações mesmo em ambientes sem ação humana.

A diminuição e fragmentação dos remanescentes naturais podem levar a níveis de isolamento das populações locais que acarretam mudanças na composição e dinâmica das comunidades. A alta dominância de uma espécie de Lepidoptera neste estudo pode ser um reflexo destes impactos, do qual a espécie com maior plasticidade tem vantagem. A comparação com dados de 1995-1996 revelou um possível processo de simplificação da comunidade de herbívoros.

Os herbívoros estudados apresentaram sazonalidade acentuada, sincrônica em todos os pontos amostrais. O clima regional, com estações seca e chuvosa bem marcadas, leva os organismos a apresentarem este tipo de fenologia. O crescimento populacional rápido e sincrônico pode aumentar as chances de sobrevivência dos herbívoros assim como disponibilizar hospedeiros para muitas espécies parasitoides.

O tamanho da amostra influencia o número de espécies parasitoides sobre um hospedeiro. Mesmo com número elevado de criações bem sucedidas para *E. tegularia* ainda não esgotamos a assembleia de parasitoides

a ela associada. As 21 espécies de parasitoides primários e oito de hiperparasitoides estão entre os valores de riquezas mais elevados de parasitoides sobre um herbívoro que se alimenta de maneira exposta. Apontamos como principais fatores explicativos para essa riqueza o tamanho amostral e a coexistência com outras espécies de *Eois* e *Piper*. As redes de parasitoides quantitativa elaboradas são as primeiras com base em herbívoros não minadores.

A assembleia de parasitoides associada às espécies de *Piper* estudadas foi influenciada diretamente pela espécie de planta hospedeira. Um dos principais mecanismos que podem levar a diferenças nas assembleias deve ser consequência do padrão de distribuição espacial das duas espécies, possivelmente resultante da reprodução vegetativa em uma delas. Esse padrão também pode explicar a diferença na morfologia dos adultos de *Eois tegularia*, que produzem indivíduos com maior capacidade de dispersão na planta menos agregada.

8.1 Teste de hipóteses

A maior parte das hipóteses levantadas foi rejeitada, ou seja, aceitamos H_0 , exceto para a hipótese 4.3

Hipótese 4.1

A espécie de planta com maior densidade também apresentou maior abundância de herbívoro. No entanto, não houve correlação entre a

densidade da planta e a densidade de herbívoros e provavelmente outros fatores não incluídos na análise podem ser determinantes neste caso.

Hipótese 4.2

No presente estudo não foi observada autocorrelação espacial para a fauna de herbívoros e de parasitoides. Este resultado pode indicar que:

- a escala de estudo não foi adequada para observar este fenômeno
- os fragmentos estudados se encontram relativamente isolados
- os fatores locais têm maior influencia sobre a fauna em relação à proximidade geográfica.

Hipótese 4.3

As espécies de parasitoides parecem ser influenciadas pela planta hospedeira, mesmo nos casos em que atacam a mesma espécie hospedeira. Os mecanismos que levam a essa diferenciação ainda são desconhecidos, no entanto os resultados corroboram a teoria de que a planta pode influenciar o *fitness* dos inimigos naturais de seus herbívoros.

Hipótese 4.4

A porcentagem de habitat influencia a riqueza de herbívoros, porém não existe evidência de que influencie o terceiro nível trófico. Para os parasitoides, nem riqueza, nem abundância e nem intensidade de parasitismo foram correlacionados com a porcentagem de habitat.

9. PROPOSTAS PARA FUTUROS ESTUDOS

Análise genética das populações locais dos principais parasitoides para avaliar o seu grau de correlação;

Análise das espécies de parasitoides sobre diferentes hospedeiros para avaliar a especificidade;

Mapeamento das plantas do fragmento onde estão inseridos os pontos VQ, ST e PT com objetivo de analisar a influência da distribuição e densidade das plantas hospedeiras sobre os herbívoros e seus parasitoides.

Amostrar herbívoros sobre todas as espécies de *Piper* presentes neste fragmento com o objetivo de desenhar uma rede quantitativa de parasitoides mais completa.

10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, Y.; TAKIKAWA, H.; MORI, K. Synthesis of gibbilimbols A-D, cytotoxic and antibacterial alkenulphenols isolated from *Piper gibbilimum*. **Bioscience, Biotechnology and Biochemistry**, v. 65, p. 732–735. 2001.
- ACHTERBERG, C. **Braconidae**: an illustrated key to all subfamilies. CD-ROM produced by ETI and available from Springer-Verlag, NY. 1997.
- ACHTERBERG, C. Western Palearctic genera of the subfamily Microgastrinae: a re-apraisal of the generic and tribal division. **Parasitic wasp: Evolution, Systematic, Biodiversity and Biological Control**. 2002.
- AGREN, J.; SCHEMSKE, D.W. The cost of defense against herbivores: an experimental study of trichome production in *Brassica rapa*. **American Naturalist**, v. 141, p. 338–350. 1993.
- AKÇAKAYA, H.R.; BAUR, B. Effects of population subdivision and catastrophes on the persistence of land snail metapopulation. **Oecologia**, v. 105, p. 475–483. 1996.
- AMORIM, D.S.; SILVA, V.C.; BALBI, M.I.P.A. Estado do Conhecimento dos Dípteros Neotrópicos. In: COSTA, C.; VANIN, A.S.; LOBO, J.M.; MELIC, A. (Eds.). **m3m : Monografias Terceiro Milênio**. vol. 2, **Red Iberoamericana de Biogeografía Entomología Sistemática PRIBES**. SEA, Zaragoza, Julio-2002. p. 29–36.
- ANG-LEE, M.K.; MOSS, J.; YUAN, C.S. Herbal medicines and perioperative care. **JAMA** v. 286, p. 208–216. 2001.
- ARAB, A.; BENTO, J.M.S. Plant Volatiles: New Perspectives for Research in Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 35, n.2, p. 151–158. 2006.
- ARAGÃO, C.A.; MALUF, W.R.; DANTAS, B.F.; GAVILANES, M.L.; CARDOSO, M.G. Tricomas foliares associados à resistência ao ácaro-rajado (*Tetranychus urticae* Koch.) em linhagens de tomateiro com alto teor de 2-tridecanona nos folíolos. **Ciência & Agrotecnologia**, v. 24 (edição especial), p. 81–93. 2000.
- AUSTIN, A.D.; DOWTON, M. (eds.) **Hymenoptera**: evolution, biodiversity and biological control. Collongwood, Australia: CSIRO Publishing, 2000. 468p.
- BAHADOORSINGH, R.; KHAN, A. Olfactory mediated interactions between *Citrus aurantium*, *Toxoptera citricida* and *Lysiphlebus testaceipes*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.41, n.11, p.1587–1591, nov. 2006.
- BARBOSA, M.R.; AGRA, M.F.; SAMPAIO, E.V.S.B.; CUNHA, J.P.; ANDRADE, L.A. Diversidade Florística na Mata do Pau-Ferro. In: Tabarelli, M.; Cabral, J.J.P.;

Porto, K.C. (orgs.) **Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. Brasília, DF. MMA/UFPE. (Série-Biodiversidade 9). 2004. p. 111-122.

BELLOWS JR., T. S.; DRIESCHE, R.G.; ELKINTON, J. S. Life-Table Construction and Analysis in the Evaluation of Natural Enemies. **Annual Review of Entomology**, v. 37, p. 587-614. 1992.

BELSHAW, R.; GRAFEN, A.; QUICKE, D.L.J. Inferring life history from ovipositor morphology in parasitoid wasps using phylogenetic regression and discriminant analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 139, p. 213–228. 2003.

BENDER, D.J.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. Evaluation of patch isolation metrics for predicting animal movement in binary landscapes. **Landscape Ecology**, v. 18, p. 17-39. 2003.

BERNARDES, C.; MORAIS, H. C. Diferença de diversidade da larva de lepidóptera entre espécie arbórea (*Diospyrus burchellii*) e espécie arbustiva (*Sabicea brasiliensis*) do Cerrado. In: Congresso de Ecologia do Brasil, 6, 2003, Fortaleza. **Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil**, 2003.

BONSALL, M.B.; FRENCH, D.R.; HASSELL, M.P. Metapopulation structures affect persistence of predator–prey interactions. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, p. 1075–1084 (doi:10. 1046/j.1365-2656.2002.00670.x). 2002.

BONSALL, M. B.; HASTINGS, A. Demographic and environmental stochasticity in predator–prey metapopulation dynamics. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, p. 1043–1055 (doi: 10. 1111/j.0021-8790.2004.00874.x). 2004.

BRAET, Y.; QUICKE, D. L. J. A phylogenetic analysis of the Mimagathidini with revisionary notes on the genus *Stantonina* Ashmead 1904 (Hymenoptera: Braconidae: Orgilinae). **Journal of Natural History**, v.38, n. 12, p. 1489-1589. 2004.

BRAGA, S. M. P. **Aspectos bionômicos de Geometridae (Lepidoptera) associados à Piperaceae em área de mata nativa na região de São Carlos, S.P.** 1997. 80p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1997.

BRAGA, S.M.P.; DIAS, M.M.; PENTEADO-DIAS, A.M. Aspectos bionômicos de *Eois tegularia* (Guenée) e *Eois glauculata* (Walker) (Lepidoptera, Geometridae, Larentiinae) e seus parasitoides. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n.3, p. 837-840. 2001.

BURGER, W.C. Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). **Brittonia**, v. 24, p. 356–362. 1972.

BUZZI, Z.J. **Entomologia Didática** - 4a ed. – Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná. 2002. 348p.

CALEY, M.J.; BUCKLEY, K.A.; JONES, G.P. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss coral commensal. **Ecology**, v. 82, n. 12, p. 3435-3448, 2001.

CARROLL, S.S.; PEARSON, D.L. Spatial modeling of butterfly species diversity using tiger beetles as a bioindicator taxon. **Ecological Applications**, v. 8, p.531-543. 1998.

COBBOLD, C.A.; LEWIS, M.A.; LUTSCHER, F.; ROLAND, J. How parasitism affects critical patch-size in a host-parasitoid model: application to the forest tent caterpillar. **Theoretical Population Biology**, v. 67, p. 109-125. 2005.

COLEY, P.D.; BARONE, J.A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305-335. 1996.

COOTE, L.D. Review of Nearctic genera of Euderinae (Hymenoptera: Eulophidae), with descriptions of two new species of *Allocerastichus* Masi, and redescription of *Carlyleia marilandica* Girault. **Canadian Journal of Zoology**, v. 72, n. 6, p. 1044-1054. 1994.

COUDRON, T.A.; BRANDT, S.L. Characteristics of a developmental arrestant in the venom of the ectoparasitoid wasp *Euplectrus comstockii*. **Toxicon**, v. 34, n. 11/12, p. 1431-1441. 1996.

CRONIN, J.T.; REEVE, J.D. Host–parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 272, p. 2225–2235, doi:10.1098/rspb.2005.3286. 2005.

DAJOZ, R. **Ecologia geral**. Petrópolis: Vozes. 1978. 474p.

DAVIES, K.F.; MELBOURNE, B.A.; MARGULES, C.R. Effects of within- and between-patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. **Ecology**, v. 82, n. 7, p. 1830-1846. 2001.

DE SANTIS, L. **Catálogo de los himenopteros brasileños de la serie parasítica, incluyendo Bethyloidea**. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná. 1980. 395p.

DIAS FILHO, M.M. Parasitism by *Microcharops flavicoxa* Gupta, 1987 (Hymenoptera: Ichneumonidae) on *Hamadryas amphinome amphinome* (Linnaeus, 1767) (Lepidoptera: Nymphalidae). In: International Hymenopterists

Conference, 4th , 1999, Canberra. **Proceedings of 4th International Hymenopterists Conference**, 1999.

DICKE, M.; VAN LOON, J.J.A. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 97, p. 237-249. 2000.

DIDHAM, R.K.; GHAZOUL, J.; STORK, N.E.; DAVIS, A.J. Insects in fragmented forest: a functional approach. **Trends on Evolution and Ecology**, v. 11, n. 6, p. 255-260. 1996.

DOLPHIN, K.; QUICKE, D.L.J. Estimating the global species richness of an incompletely described taxon: an example using parasitoid wasps. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 73, p. 279–286. 2001.

DYER, L.; GENTRY, G.L. 2002. **Caterpillars of La Selva, Costa Rica**. Disponível em: <http://www.caterpillars.org>. Acesso em: 2006.

DYER, L.A.; LETOURNEAU, D.K. Relative strengths of top–down and bottom–up forces in a tropical forest community. **Oecologia**, v. 119, p. 265–274. 1999.

DYER, L.A.; LETOURNEAU, D.K.; DODSON, C.D.; TOBLER, M.A.; STIREMAN, J.O.; HSU, A. Ecological causes and consequences of variation in defensive chemistry of a Neotropical shrub. **Ecology**, v. 85, n. 10, p. 2795–2803. 2004.

DYER, L.A. & PALMER, A.N. **Piper: A model genus for studies of evolution, chemical ecology, and trophic interactions**. Boston: Kluwer Academic Publishers, 2004. 214p.

DYER, L.A.; SINGER, M.S.; LILL, J.T.; STIREMAN, J.O.; GENTRY, G.L.; MARQUIS, R.J.; RICKLEFS, R.E.; GREENEY, H.F.; WAGNER, D.L.; MORAIS, H.C.; DINIZ, I.R.; KURSAR, T.A.; COLEY, P.D. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. **Nature**. v. 448, n. 9, p. 696-700. doi:10.1038/nature05884. 2007.

EBER, S. Multitrophic interactions: the population dynamics of spatially structure plant-herbivore-parasitoid systems. **Basic and Applied Ecology**, v. 2, p. 27-33. 2001.

EDSON K.M., VINSON S.B., STOLTZ D.B., SUMMERS M.D. 1981. Virus in a parasitoid wasp: suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. **Science**. 211(4482): 582-583. DOI: 10.1126/science.7455695

EDWARDS, P.J.; WRATTEN, S.D. **Ecologia das Interações entre Insetos e Plantas**. São Paulo: EPU- EDUSP. 1981. 71p.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; MERITT, D.Jr. Non flying mammals and landscape changes in tropical rain Forest region of Los Tuxtlas, Mexico.

Ecography, v. 17, p. 229-241. 1994.

ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; MERITT, D.JR; MONTIEL, S.; CUIEL, D. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and agriculture habitats at Los Tuxtlas, Mexico. **Vegetatio**, v. 107/108, p.245-257. 1993.

FAHRIG, L. How much habitat is enough? **Biological Conservation**, v. 100, p. 65-74. 2001.

FAHRIG, L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. **Ecological Applications**, v. 12, p. 346-353. 2002.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review on the Ecological and Evolutionary Sistematics**, v. 34, p. 487-515. 2003.

FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Habitat patch conectivity and population survive. **Ecology**, v. 66, n. 6, p. 1762-1768. 1994.

FERNANDES, G.W.; BICALHO, J.A. Herbivoria por insetos em *Chamaecrista dentata* (Leguminosae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 39, p. 725-731, 1995.

FIGUEIREDO, R.A.; SAZIMA, M. Pollination Ecology and Resource Partitioning in Neotropical *Pipers*. In: DYER, L.A.; PALMER, A.N.(eds.) **Piper: A model genus for studies of evolution, chemical ecology, and trophic interactions**. Boston: Kluwer Academic Publishers. 2004. cap 3, p 33-57.

FINLAYSON, T. The false cocoon of *Hyposoter parorgyiae* (Vier.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Canadian Entomologist**, v.98, p.139. 1966.

FISCHER, R.C.; RICHTER, A.; WANER, W.; MAYER, V. Plants feed ants: Food bodies of myrmecophytic *Piper* and their significance for the interaction with *Pheidole bicornis* ants. **Oecologia**, v. 133, p. 186–192. 2002.

FLEMING, T.H. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. **Ecology**, v. 66, p. 688–700. 1985.

FLEMING, T.H. Dispersal Ecology of Neotropical *Piper* Shrubs and Treelets. In : DYER, L.A.; PALMER, A.N.(eds.) **Piper: A model genus for studies of evolution, chemical ecology, and trophic interactions**. Boston: Kluwer Academic Publishers. 2004. cap 4, pp 58-77.

FORDYCE, J.; AGRAWAL, A. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defense of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, p. 997– 1005. 2001.

- GALINDO-GONZALEZ, J.; GUEVARA, S.; SOSA, V.J. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical forest. **Conservation Biology**, v. 14, p. 1693–1703. 2000.
- GASTON, K. Spatial patterns in the description and richness of the Hymenoptera. In: LASALLE, J.; GAULD, I. (eds.) **Hymenoptera and biodiversity**. Wallingford: C.A.B. International, 1993. p. 177-293.
- GAULD, I.D. The Pimplinae, Xoridinae, Acaenitinae and Lycorinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) of Australia. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology series**. v. 49, p. 235-339. 1984.
- GAULD, I.D. Latitudinal gradients in ichneumonid species-richness in Australia. **Ecological Entomology** , v. 11, p. 155-161, 1986.
- GAULD, I.D. Some factors affecting the composition of tropical ichneumonid faunas. **Biological Journal of the Linnean Society** , v. 30, p. 299-312, 1987.
- GAULD, I.D. Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonoid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae). **Biological Journal of Linnaeus Society**, v. 35, p. 351-377. 1988.
- GAULD, I.D. The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 47, p. 1-589. 1991.
- GAULD, I.D. The Ichneumonidae. In: HANSON, P.E.; GAULD, I.D. (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica**. Oxford University Press. 1995. pp. 390-430.
- GAULD, I.D. The Ichneumonidae of Costa Rica, 2. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 57, p. 1-485. 1997.
- GAULD, I.D. Familia Ichneumonidae. In Hanson, P. E. & Gauld, I. D. (Eds.) **Hymenoptera de la Región Neotropical**. 1a ed. Gainesville, Florida: Memoirs of the American Entomological Institute, v. 77, 2006. .994p.
- GAULD, I.D.; BOLTON, B. **The Hymenoptera**. Oxford: Oxford University, 1988. 331p.
- GAULD, I.D.; JANZEN, D.H. The classification, evolution and biology of the Costa Rican species of *Cryptophion* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 110, p. 297-324. 1994.
- GAULTHER, N.; LASALLE, J.; QUICKE, D. L. J.; GODFRAY, H. C. J. Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. **Systematic Entomology**, v. 25, p. 521-539. 2000

GENTRY, A.H. **Four Neotropical Rainforests**. New Haven, Connecticut: Yale University Press. 1990. 640p.

GIBSON, G.A.P; HUBER, J.T.; WOOLLEY, J.B. (eds). **Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)**. Ottawa: National Research Council Research Press. 1997. 704p.

GODFRAY, H.C.J. **Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 1994, 488p.

GODFRAY, H.C.J., LEWIS, O.T. & MEMMOTT, J. 1999 Studying insect diversity in the tropics. **Philosophical Transactions of the Royal Society - B**. 354: 1811–1824.

GODFRAY, H.C. J.; HASSEL, M.P. Hosts and parasitoids in space. **Nature**, v. 386, p. 660-661. 1997.

GODFRAY H.C.J.; HASSELL, M.P.; HOLT, R.D. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. **Journal of Animal Ecology**, v. 63, p. 1-10. 1994.

GOMES, S.A.G. **A fauna de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) na Região de Campos do Jordão, São Paulo, Brasil**. 2005. 220p. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2005.

GONZÁLEZ, H.D.; RUÍZ, D.B. Los braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parametro de biodiversidad en las selvas deciduas del tropico: una discusion acerca de su posible uso. **Acta Zoologica Mexicana** (n.s.). México: Instituto de Ecologia, v. 79, p.43-56, 2000.

GOULET, H.; HUBER, J.T. (eds) **Hymenoptera of the world: an identification guide to families**. Ottawa: .Canada Communication Group, 1993, 668p.

GREIG, N. Introduction. In: DYER, L.A.; PALMER, A.N. (eds.) **Piper: A model genus for studies of evolution, chemical ecology, and trophic interactions**. Boston: Kluwer Academic Publishers. 2004. cap 1, p.1-4.

GRENIER, S. Applied biological control with Tachinid flies (Diptera, Tachinidae): a review. **Anz. Schädlingkunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz**. v. 61, p. 49-56. 1988.

GRIFFITHS K.J. The importance of coincidence in the functional and numerical responses of two parasites of the European pine sawfly, *Neodiprion sertifer*. **Canadian Entomologist**. v. 101, p. 673-713. 1969.

GRINTER, C.C.; WHITFIELD, J.B.; CONNASH, H.; DYER, L.A.; HALLWACHS, W. JANZEN, D.H. A key to the New World *Distatrix* Mason (Hymenoptera: Braconidae), with descriptions of six new reared Neotropical species. **Journal of Insect Science**. v. 9, n. 29, 16pp. Disponível em: interscience.org/9.29

GRISSELL, E.E.; SCHAUFF, M.E. **A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)**. Washington: Entomological Society of Washington, 1990. 86p.

GUIMARÃES, J.H. Family Tachinidae. In: PAPAVERO, N. (ed.). **A catalog of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1971. 333 p.

GUIMARÃES, J. H. Host-parasite and parasite-host catalogue of South America Tachinidae (Diptera). **Arquivos de Zoologia**, v. 28, n. 3, p. 1-131. 1977.

GUIMARÃES, J.H. Moscas: Biologia, Ecologia e Controle. **Agroquímica**, Ciba Geigy, v. 23, p. 20 - 26. 1983.

GUIMARÃES, E.F.; GIORDANO, L.C.S. Piperaceae do Nordeste brasileiro I: estado do Ceará. **Rodriguésia**. v. 55, n. 84, p. 21-46. 2004.

HAILA, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. **Ecological Applications**, v. 12, n. 2, p. 321-334. 2002.

HANSKI, I. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. **Oikos**, v. 87, p. 209-219. 1999.

HANSON, P.; GAULD, I.D. (eds) **The Hymenoptera of Costa Rica**. Oxford : Oxford University Press. 1995. 893p.

HANSON, P.; GAULD, I.D. **Hymenoptera de la Región Neotropical**. 1a ed. Gainesville, Florida: Memoirs of the American Entomological Institute, v. 77, 2006. .994p.

HANSKI, I.; HEINO, M. Metapopulation-level adaptation in insect host plant preference and extinction-colonization dynamics in heterogeneous landscapes. **Theoretical Population Biology**, v. 64, p. 281-290. 2003.

HANSKI, I.; SINGER, M. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. **American Naturalist**, v. 158, p. 341-353. 2001.

HANSKI, I.; MOILANEN, A.; GYLLENBERG, M. Minimum viable metapopulation size. **American Naturalist**, v. 147, p. 527-541. 1996.

HARRISON, S. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 42, p. 73-88. 1991.

HARTEMINK, A.E. Biomass and nutrient accumulation of *Piper aduncum* and *Imperata cylindrica* fallows in the humid lowlands of Papua New Guinea. **Forest Ecology and Management**, v. 144, p. 19–32. 2001.

HASSELL M.P. A study of the mortality factors acting upon *Cyzenis albicans* (Fall.), a tachinid parasite of the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)). **Journal of Animal Ecology**, v. 38, p. 329-339. 1969.

HASSELL M.P. Host-parasitoid population dynamics. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, p. 543-566. 2000.

HAWKINS, B.A. Do galls protect endophytic herbivores from parasitoids? A comparison of galling and non-galling Diptera. **Ecological Entomology**, v. 13, n. 4, p. 473-477. 1988.

HAWKINS, B.A. Global patterns of parasitoid assemblage size. **Journal of Animal Ecology**, v. 59, p.57-72. 1990.

HENKE-OLIVEIRA, C. ; SANTOS, J.E. Ambiente e Universidade: importância da participação do Pós-graduando na gestão ambiental da UFSCar. In: Jornada Científica da UFSCar, 4, 2001, São Carlos. **Anais da 4ª Jornada Científica da UFSCar**, 2001.

HILL, M.F.; CASWELL, H. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. **Ecological Letters**, v. 2, p. 121-127. 1999.

HOBBS, R. Future landscape and the future of landscape ecology. **Landscape and Urban Planning**, v. 37, p. 1-9. 1997.

HOCHBERG, M.E.; HASSELL, M.P.; MAY, R.M. The dynamics of host-parasitoid-pathogen interactions. **American Naturalist**, v. 135, p. 74-94. 1990.

HOLT, R.D. Food webs in space: on the interplay of dynamic instability and spatial processes. **Ecological Research**, v. 17, p. 261–273. 2002.

JANZEN, D.H. The peak in North American ichneumonid species richness lies between 38° and 42° N. **Ecology**, v. 62, p. 532–37. 1981.

JANZEN, D.H.; HALLWACHS, W. **Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of the Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica**. Disponível em: <http://janzen.sas.upenn.edu/84>. Acesso em: 2005.

JANZEN, D.H.; POUND, C.M. A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, v. 127, p. 33-50. 1975.

JARAMILLO, M.A.; MANOS, P.S. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). **American Journal of Botany**, v. 88, p. 706–716. 2001.

JERMAN, E.J.; GAULD, I. *Casinaria*, a paraphyletic Ichneumonid genus (Hymenoptera), and a revision of the Australian species. **Journal of Natural History**, v. 22, n. 3, p.589-609. 1988.

KANKARE, M.; SHAW, M.R. Molecular phylogeny of *Cotesia* (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae) parasitoids associated with Melitaeini butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Melitaeini). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 32, p. 207–220. 2004

KANKARE, M.; VAN NOUHUYS, S.; GAGGIOTTI, O.; HANSKI, I. Metapopulation genetic structure of two coexisting parasitoids of the Glanville fritillary butterfly. **Oecologia**, v. 143, p. 77–84. 2005a.

KANKARE, M.; VAN NOUHUYS, S.; HANSKI, I. Genetic divergence among host specific cryptic species in *Cotesia melitaerum* aggregate (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of checkerspot butterflies. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 98, p. 382–394. 2005b.

KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. **Oecologia**, v. 122, p. 129-137. 2000.

KUMAGAI, A.F.; GRAF, V. Ichneumonidae (Hymenoptera) de áreas urbana e rural de Curitiba, Paraná, Brasil. **Acta Biológica Paranaense**, v. 28, p.153-168. 2000.

LASALLE, J. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity. In: LASALLE, J.; GAUD, J.D. **Hymenoptera and Biodiversity**. Walling Ford: CAB International. 1993. p 197-215.

LASALLE, J.; GAULD, I. Parasitic hymenoptera and biodiversity crisis. **Redia**, v.74, p. 315-334. 1991.

LA SALLE, J.; GAULD, I. D. 1993. **Hymenoptera and Biodiversity**. CAB International, Wallingford, Inglaterra, 348 p.

LASALLE, J.; SCHAUFF, M. Eulophidae. In: HANSON, P.; GAULD, I.D. (eds) **The Hymenoptera of Costa Rica**. Oxford : Oxford University Press. 1995. p. 315-329.

LAWTON, J.H.; BIGNELL, D.E.; BOLTON, B.; BLOEMERS, G.F.; EGGLETON, P.; HAMMOND, P.M.; HODDA, M.; HOLT, R.D.; LARSEN, T.B.; MAWDSLEY, N.A.; STORK, N.E.; SRIVASTAVA, D.S.; WATT, A.D. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. **Nature**, v. 391, p. 72-76. 1998.

LEI, G.C.; HANSKI, I. Metapopulation structure of *Cotesia melitaearum*, a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia*. **Oikos**, v. 108, p. 91-100. 1997.

LEI, G. & HANSKI, I. Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation. **Journal of Animal Ecology** v.67, p. 422-433. 1998.

LESSELS, C.M. Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent. **Journal of Animal Ecology**, v. 54, p. 27-41. 1985.

LETOURNEAU, D.K. Passive aggression: An alternative hypothesis for the *Piper*-*Pheidole* association. **Oecologia**, v. 60, p. 122-126. 1983.

LETOURNEAU, D.K. Ants, stem-borers, and fungal pathogens: Experimental tests of a fitness advantage in *Piper* ant-plants. **Ecology**, v. 79, p. 593-603. 1998.

LETOURNEAU, D.K. Mutualism, Antiherbivore Defense, and Trophic Cascades: *Piper* Ant-Plants as a Mesocosm for Experimentation. In: DYER, L.A.; PALMER, A.N. (eds.) **Piper: A model genus for studies of evolution, chemical ecology, and trophic interactions**. Boston: Kluwer Academic Publishers. 2004. 5-29p.

LEVIN, A. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology**, v. 73, n. 6, p.1943-1967. 1992.

LEWINSOHN, T.M.; ROSLIN, T. Four ways toward tropical herbivore megadiversity. **Ecology Letters**, v. 11, p. 398-416. 2008.

LEWIS, O.T.; MEMMOTT, J. LASALLE, J.; LYALT C.H.C.; WHITEFOORD. C.; GODFRAY, H.C.J. Structure of a diverse tropical forest insect-parasitoid community. **Journal of Animal Ecology**, v.71, p. 855-873. 2002

LILL, J.T.; MARQUIS, R. J.; RICKLEFS, R. E.: Host plants influence parasitism of forest caterpillars. **Nature** , v. 417, p. 170-173. 2002

LIMA, I.P.; REIS, N.R. The availability of Piperaceae and the search for this resource by *Carollia perspicillata* (Linnaeus) (Chiroptera, Phyllostomidae, Carollinae). in Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 2, p. 371-377. 2004.

LOISELLE, B.S. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: Importance of considering seed composition. **Oecologia**, v. 82, p. 494-500. 1990.

LORINI, L.M. **Criação, Comportamento Sexual e Inimigos Naturais de *Lonomia obliqua* WALKER, 1855 (Lepidoptera: Saturniidae)**. 2005. 105p. Tese (Doutorado em Entomologia) – Universidade Federal do Paraná. 2005.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **Island biogeography**. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1967. 203pp.

MACAULEY, D.E. Effects of population dynamics on genetic in mosaic landscape. In: HANSSON, L.; FAHRIG, L.; MERRIAM, G. (eds.). **Mosaic Landscapes and Ecological Processes**. New York: Chapman & Hall, 1995. p. 178-198.

MACGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.A. Comparative evaluation of experimental approach to the study of habitat fragmentation effects. **Ecological Applications**, v. 12, p.335-345. 2002.

MAJER, J.D. Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. **Environment Management**, v. 7, p. 375-383. 1983.

MARCONATO, G. **Aspectos bionômicos de Geometridae (Lepidoptera) associados a *Erytroxylum microphyllum* (Erythroxyaceae) na Região de São Carlos, SP**. 2001. 82p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2001.

MARON, J.L.; HARRISON, S. Spatial pattern information in an insect host-parasitoid system. **Science**, v. 278, p. 1619-1621. 1997.

MARQUIS, R.J. Herbivore fauna of *Piper* (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest: Diversity, specificity, and impact. In: PRICE, P.W.; LEWINSOHN, T.M.; FERNANDES, G.W.; BENSON, W.W. (eds.) **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York: John Wiley & Son, Inc., 1991. p. 179-208.

MARQUIS, R.J. Bite is a Bite is a Bite? Constraints on Response to Folivory in *Piper Arieianum* (Piperaceae). **Ecology**, v. 73, n. 1, p. 143-152. 1992.

MARQUIS, R. J. Plant morphology and recruitment of the third trophic level: subtle and little-recognized defenses? **Oikos**, v.75, n.2, p. 330-334, 1996.

MARSH, P.M. Doryctinae. In: WHARTON, R. A.; MARSH, P. M.; SHARKEY, M.J. (eds) **Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**. Special publication of the International Society of Hymenopterists. 1997. p.207-234.

MASON, W.R.M. The polyphyletic nature of *Apanteles* Foerster (Hymenoptera: Braconidae): a phylogeny and reclassification of Microgastrinae. **Memoirs of the Entomological Society of Canada**, v. 115, p. 1-147. 1981.

MATTHEWS, R.M. Biology of Braconidae. **Annual Review of Entomology**, v. 19, p.15-32. 1984.

MAY, R.M. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, p. 833-843. 1978.

MCCARTHY, M.A.; LINDENMAYER, D.B. Spatially correlated extinction in a metapopulation model of Leadbeater's Possum. **Biodiversity and Conservation**, v. 9, p. 47-63. 2001.

MEDEIROS, E.S.S. **Flora do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil - Família Piperaceae**. 2006. 128p. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, 2006.

MEMMOTT, J.; GODFRAY, H.C.J.; GAULD, I.D. The structure of a tropical host-parasitoid community. **Journal of Animal Ecology**, v. 63, p. 521-540. 1994.

METZGER, J.P. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical Forest of South-East Brazil. **Landscape and Urban Planning**, v. 37, p. 29-35.1997.

METZGER, J.P. Estrutura da Paisagem e Fragmentação: análise bibliográfica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 71, n. 3, p. 445-463. 1999.

METZGER, J.P.; PIVELLO, V.R. Landscape ecology in Brazil. **IALE Bulletin**, v. 18, n. 2/3. 2000. p. 1-2.

MONDOR, E.B.; ROLAND, J. Host locating behaviour of *Leschenaultia exul* and *Patelloa pachypyga*: Two tachinid parasitoids of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 85, p. 161-168. 1997.

MORAES, R.H.P. **Identificação dos inimigos naturais de *Lonomia obliqua* Walker, 1855 (Lepidoptera: Saturniidae) e possíveis fatores determinantes do aumento da sua população**. 2002. 58p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - ESALQ/USP, Piracicaba, 2002.

MUNSTER-SWENDSON, M.; NACHMAN, G. Asynchrony in host-parasite interaction and its effect on stability, studied by a simulation model. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, p. 159-171. 1978.

MURPHY, D.D.; FREAS, K.E.; WEISS, S.B. An environment–metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. **Conservation Biology**, v. 4, p. 41–51. (doi:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00266.x). 1990.

NIXON, G.E.J. A reclassification of the tribe Microgasterini (Hymenoptera: Braconidae). **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology series**. v. 21, n.1, p. 1-34. 1965.

NOUHUYS, S.; HANSKI, I. Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, p. 639-650. 2002.

NOUHUYS, S.; HANSKI, I. Metacommunities of Butterflies, Their Host Plants, and Their Parasitoids. In: HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M.A.; HOLT, R.D. **Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities**. Chicago: University of Chicago Press. 2005. cap 4, p. 99-121.

NOVOTNY, V.; BASSET, Y. Ecological characteristics of rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. **Oikos**, v. 89, p. 564-572. 2000.

NOYES, J.S. A review of the genera of Neotropical Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology**, v. 41, p. 107-253. 1980.

NOYES, J.S. **Catalogue of the Chalcidoidea of the World**. Electronic publication (CD-ROM). Amsterdam: ETI. 1998.

O'HARA, J.E. Systematics of the genus group taxa of the Siphonini (Diptera: Tachinidae). **Quaestiones Entomologicae**, v. 25, p. 1–229. 1989.

O' HARA, J.E. **World genera of the Tachinidae (Diptera) and their regional occurrence**. 69p. Disponível em: <http://www.nadsdiptera.org/Tach/Genera/generahom>. Acesso em: 2005.

OPDAM, P.; WASHER, D. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. **Biological Conservation**, v. 117, p. 285-297. 2004.

OWEN, D.F.; OWEN, J. Species diversity in temperate and tropical Ichneumonidae. **Nature**, v. 249, p. 583-584. 1974.

PAESE, A. **A utilização de modelos para análise da paisagem na região nordeste do estado de São Paulo**. 2002. 110p. Tese (Doutorado em Ciências) – Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2002.

PALMEIRIM, J.M.; GORCHOV, D.S.; STOLESON, S. Trophic structure of a Neotropical frugivore community: Is there competition between birds and bats? **Oecologia**, v. 79, p. 403–411. 1989.

PICCOLO, P.R. **A ecologia da paisagem e a questão da gestão dos recursos naturais: um ensaio teórico-metodológico realizado a partir de duas áreas da costa atlântica brasileira**. 1997. 255p. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais) – Centro de Estudos Ambientais, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1997.

PICKETT, S.T.A.; THOMPSON, J.M. Patch dynamics and the design of nature reserves. **Biological Conservation**, v. 13, p. 27-37. 1978.

PITHER, J.; TAYLOR, P.D. An experimental assessment of landscape connectivity. **Oikos**, v. 83, n. 1, p. 166-174. 1998.

PLANALSUCAR. Novo lote de parasitos para Alagoas. **Brasil Açucareiro**, Rio de Janeiro, v. 82, n. 6, p,1, 1973.

PRANCE, G.T. The floristic composition of the forests of central Amazonian Brazil. In: GENTRY, A.H. (ed.) **Four Neotropical Rainforests**. New Haven, Connecticut: Yale University Press, 1990. p. 112–140.

PRICE, P.W. Westoby, M.; Rice, B.; Atsatt, P. R.; Fritz, R. S.; Thompson, J. N.; Mobley, K. Parasite mediation in ecological interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 487-505, 1986.

PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, H.N.; WEIS, A.E. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecological System**, v. 11, p. 1141–1165. 1980.

PRICE, P.W.; LEWINSOHN, T.M.; FERNANDES, G.W.; BENSON, W.W. (eds.) **Plant- Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York: Wiley & Sons. 1991. 639p.

QUICKE, D.L.J. **Parasitic wasps**. New York: Chapman & Hall. 1997. 492p.

QUICKE, D.L.J.; ACHTERBERG, C. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). **Zoologische Verhand**, v. 258, p. 1-95. 1990.

RENAULT, S.; STASIKA, K.; FEDERICIB, B.; BIGOT, Y. Commensal and mutualistic relationships of reoviruses with their parasitoid wasp hosts. **Journal of Insect Physiology**, v. 51, n. 2, p. 137-148, 2004.

RHOADES, D.F.; CATES, R.G. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: WALLACE, J.W.; MANSELL, R.L. (eds.) **Biochemical interactions between plants and insects**. Recent Advances in Phytochemistry, New York: Plenum Press, 1976. p.168-213.

RINKER & LOWMAN. Insect Herbivory in Tropical Forests. In: LOWMAN, M.; RINKER, H. B. (eds.) **Forest canopies**. 2ed. Elsevier Academic Press, 2004. 544p.

RODAL, M.J.N.; SALES, M.F.; SILVA, M.J.; SILVA, A.G. Flora de um Brejo de Altitude na escarpa oriental do planalto da Borborema, PE, Brasil. **Acta Botânica Brasiliensis**, v. 19, n. 4, p. 843-858. 2005.

ROLAND, J.; TAYLOR, P.D. Insect parasitoids species respond to forest structure at different spatial scales. **Nature**, v. 183, p. 710-713. 1997.

RUBINOFF, D.; HAINES, W.P. Web-Spinning Caterpillar Stalks Snails. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 575. [DOI: 10.1126/science.1110397] 2005.

SHARKEY, M.J. Family Braconidae. In: GOULET, H.; HUBER, J.T. **Hymenoptera of the world: An identification guide to families**. Ottawa, Ontario: Center for Land and Biological Resources Research, 1993. p. 362-395.

SHAW, S.R. Rogadinae. In: WHARTON, R. A.; MARSH, P. M.; SHARKEY, M.J. (eds) **Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**. Special publication of the International Society of Hymenopterists. 1997. p.403-415.

SHEEHAN W., HAWKINS B.A. 1991. Attack strategy as an indicator of host range in metopiine and pimpline Ichneumonidae (Hymenoptera). **Ecological Entomology**. 16: 129-131.

SMITH, M.A.; WOODLEY, N.E.; JANZEN, D.H.; HALLWACHS, W.; HEBERT, P.D.N. DNA barcodes reveal cryptic host-specificity within the presumed polyphagous members of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae). **Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A**, v. 103, p. 3657-3662. 2006.

SMITH, M.A.; WOOD, D.M.; JANZEN, D.H.; HALLWACHS, W.; HEBERT, P.D.N. DNA barcodes affirm that 16 species of apparently generalist tropical parasitoid flies (Diptera, Tachinidae) are not all generalists. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 104, p. 4967-4972. 2007.

SMITH, M.A.; RODRIGUEZ, J.J.; WHITFIELD, J.B.; DEANS, A.R.; JANZEN, D.H.; HALLWACHS, W.; HEBERT, P.D.N. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 105, n. 34, p. 12359–12364. 2008.

STILING, P.D. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. **Ecology**, v. 68, p. 844-856. 1987.

STIREMAN, J.O.III; SINGER, M.S. What determines host range in parasitoids? An analysis of a tachinid parasitoid community. **Oecologia**, v. 135, p.629-638. 2003.

STIREMAN, J.O. III; DYER, L.A.; JANZEN, D.H.; SINGER, M.S.; LILL, J.T.; MARQUIS, R.J.; RICKLEFS, R.E.; GENTRY, G.L.; HALLWACHS, W.; COLEY, P.D.; BARONE, J.A.; GREENEY, H.F.; CONNAHS, H.; BARBOSA, P.; MORAIS, H.C.; DINIZ, I.R. Climatic unpredictability and caterpillar parasitism: implications of global warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 102, p.17384-17387. 2005.

STIREMAN, J.O.III; NASON, J.D.; HEARD, S.B.; SEEHAWER, J.M. Cascading host-associated genetic differentiation in parasitoids of phytophagous insects. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 273, p. 523–530. 2006.

SUTCLIFFE, O.L.; THOMAS, C.B. Open corridors appear to facilitate dispersion by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperanthus*) between woodland clearings. **Conservation Biology**, v. 10, p. 1359-1365. 1996.

SUTCLIFFE, O.L.; BAKKESTUEN, V.; FRY, G.; STABBETORP, O.E. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. **Landscape and Urban Planning**, v. 63, p. 15-31. 2003.

TANAKA, T.; NAKAMATSU, Y.; HARVEY, J.A. Strategies during Larval Development of Hymenopteran Parasitoids in Ensuring a Suitable Food Resource. **Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan**, v. 41, p. 1-11. 2006.

TAYLOR, P.D.; FAHRIG, L.; HENEIN, K.; MERRIAN, G. Connectivity is a vital element of landscape structure. **Oikos**, v. 68, n. 3, p. 571-572. 1993.

TEBBS, M.C. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World 1. Review of characters and taxonomy of *Piper* section *Macrostachys*. **Bulletin of the Natural History (Botany)**, v. 19, n. 1, p. 117-158. 1989.

TEBBS, M.C. Piperaceae. In: KUBITZKI, K.; ROHWER, J.G.; BITTRICH, V. (eds.) **The Families and genera of vascular plants**. II. Flowering plants; Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Berlin: Springer Verlag, 1993. p. 516-520.

THIES, C.; TSCHARNKE, T. Landscape structure and biological control in agroecosystems. **Science**, v. 285, p. 893-895. 1999.

TIESCHENDORF, L.; FAHRIG, L. On the usage and measurement of landscape connectivity. **Oikos**, v. 90, n. 1, p. 7-19, 2000.

TOMA, R.; GUIMARÃES, J.H. Estudo taxonômico de Robineau-Desvoidy (Diptera, Tachinidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 46, p. 33-70. 2002.

TOWNES, H. Design for a Malaise trap. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 64, n. 4, p. 253-262. 1962.

TOWNES, H. Genera of Ichneumonidae (Part 1). **Memoirs of the American Entomological Institute (Gainesv.)**, v. 12, p. 1-300. 1969.

TOWNES, H. The genera of Ichneumonidae (Part 3). **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 13, p. 1-307. 1970.

TSCHARNTKE, T.; BRANDL, R. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. **Annual Review of Entomology**, v. 49, p. 405-430. 2004.

TURNER, M.G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. **Annual Review on Ecology and Systematics**, v. 20, p. 171-197. 1989.

VALLADARES, G.; SALVO, A. Community dynamics of leafminers (Diptera: Agromyzidae) and their parasitoids (Hymenoptera) in a natural habitat from Central Argentina. **Acta Oecologica**, v. 22, p. 301-309. 2001

VALLADARES, G.; SALVO, A.; GODFRAY, H.C.J. Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. **Ecological Research**, v. 16, p. 925-939. 2001.

VALVERDE, P.L.; FORNONI, J.; NÚÑEZ-FARFÁN, J. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 14, p. 424 - 432.

VANIN, S.A.; RAMOS, C.S.; GUIMARÃES, E.F.; KATO, M.J. Insect feeding preferences on Piperaceae species observed in São Paulo city, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 1, p. 72-77. 2008.

VARLEY, G.C.; GRADWELL, G.R. **Population models for the winter moth Insect Abundance**. Massachusetts: Blackwell Scientific, Cambridge, 1968. p 132-142.

- WAHL, D.B.; SHARKEY, M.J. Superfamily Ichneumonoidea. In: GOULET, H.; HUBER, J.T. **Hymenoptera of the world: an identification guide to families**. Ottawa, Ontario: Canada Communication Group. 1993. p. 358-362.
- WALDE & MURDOCH 1988 WALDE, S.J.; MURDOCH, W.W. Spatial density dependence in parasitoids. **Annual Review of Entomology**, v. 33, p. 441-466. 1988.
- WHARTON, R.A. Macrocentrinae. In: WHARTON, R. A.; MARSH, P. M.; SHARKEY, M.J. (eds) **Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**. Special publication of the International Society of Hymenopterists. 1997. p.311-316.
- WHARTON, R.A.; MARSH, P.M.; SHARKEY, M.J. (eds). **Manual of the new world genera of the family Braconidae (Hymenoptera)**. Special publication of the International Society of Hymenopterists. 1997. 439p.
- WHITFIELD, J.B. Molecular and morphological data suggest a single origin of the polydnviruses among braconid wasps. **Naturwiss**, v. 84, p. 502-507. 1997.
- WHITFIELD, J.B.; SCACCIA, B. A new species of *Distatrix* (Hymenoptera: Braconidae) from California, with biological notes. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 98, p. 308-313. 1996.
- WIENS, J.A. Spatial scaling in ecology. **Functional Ecology**, v. 3, p.385-397. 1989.
- WIENS, J.A. Landscape mosaics and ecological theory. In: HANSSON, L.; FAHRIG, L.; MERRIAM, G. (eds.) **Mosaic Landscapes and Ecological Processes**. New York: Chapman & Hall, 1995. p. 1-26.
- WIENS, J.A.; STENSETH, N.C.; VAN HORNE, B.; IMS, R.A. Ecological mechanisms and landscape ecology. **Oikos**, v. 66, p. 369-380. 1993.
- WILSON, E.O. **Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus**. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2003. 794p.
- WOOD, D.M. A taxonomic conspectus of the Blondeliini of North and Central America and the West Indies (Diptera: Tachinidae). **Memoirs of the Entomological Society of Canada**, n. 132. 130p. 1985.
- WOOD, D. M. Tachinidae. In: McAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R.; Wood D.M. (eds.) **Manual of Nearctic Diptera** Vol. II. Agriculture Canada, Monographs, v. 28, 1987. p. 1193-1269.

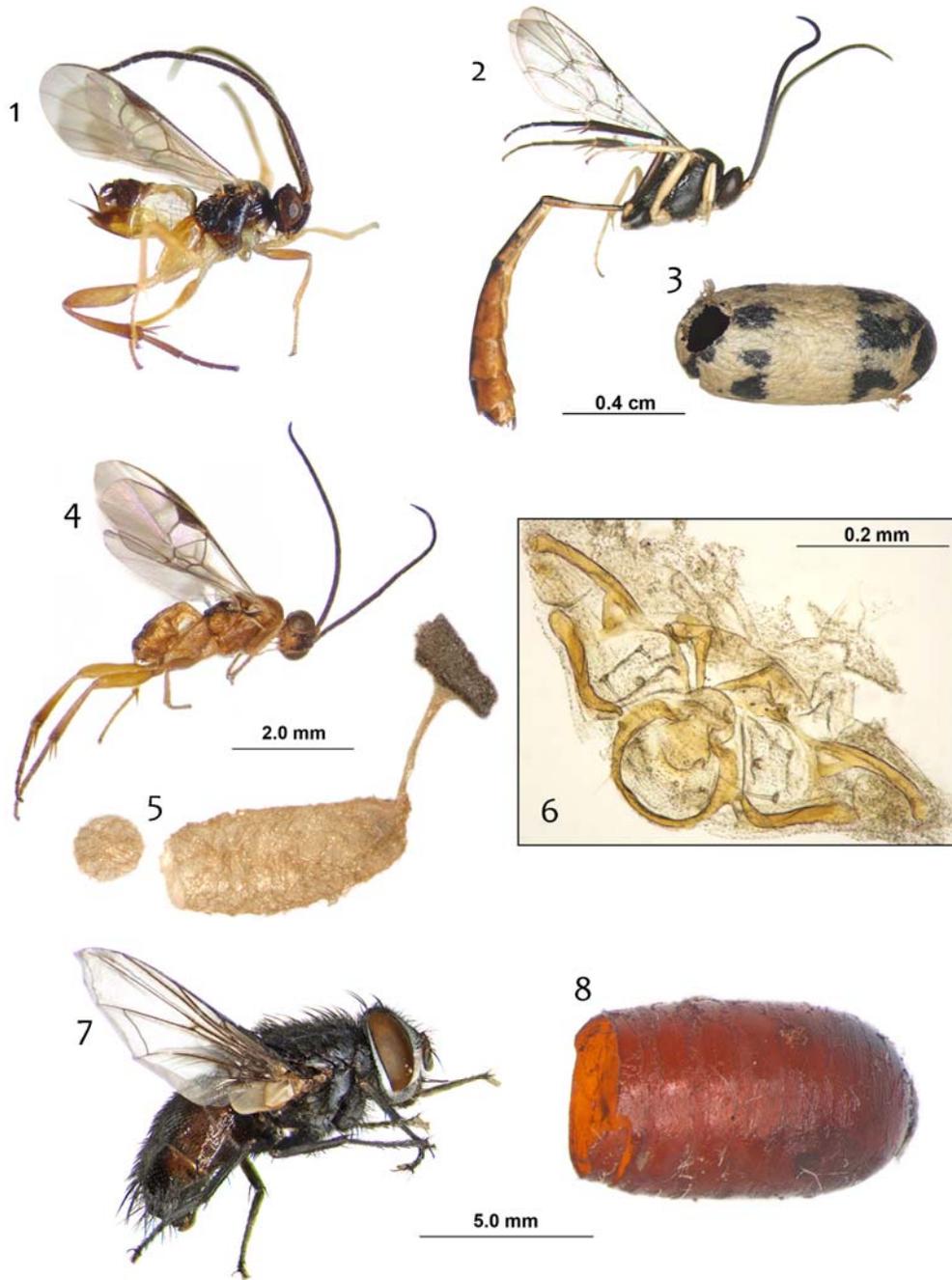
YAMADA, M.V. **Diversidade dos Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) em remanescentes de Mata Atlântica Ombrófila Densa.** 2006. 129p. Tese (Doutorado em Ciências) – Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 2007.

YU, D.S.; VAN ACHTERBERG, C.; HORSTMANN, K. **Biological and taxonomic information of world Ichneumonoidea.** 2004. Electronic Compact Disk. Taxapad. Vancouver, Canada. Disponível em: <http://www.taxapad.com>. Acesso em: 2005.

ZHU, C.D.; HUANG, D.W. Preliminary Cladistics and Review of *Hemiptarsenus* Westwood and *Sympiesis* Förster (Hymenoptera, Eulophidae) in Hungary. **Zoological Studies**, v.42, n. 2, p. 307-335. 2003.

11. ANEXOS

ANEXO I. Figuras 1 a 8.



Figuras 1 a 8. Parasitoides de *Gonodonta pulvera*. 1, *Glyptapanteles* (Hymenoptera, Braconidae, Microgastrinae) ♀; 2, *Casinaria* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae, Campopleginae) ♂; 3, casulo de *Casinaria* sp.; 4, *Distatrix solanae* (Hymenoptera, Braconidae, Microgastrinae) ♀; 5, casulo de *D. pandora*; 6, aparato bucal da larva de último instar de *D. pandora*; 7, *Leschenaultia* sp. aff. *brooksi* (Diptera, Tachinidae) ♂, 8, pupário de *Leschenaultia* sp. aff. *brooksi*.

continuação

	BS		CA		IN				MA						PT				ST						UF				VQ																			
	1		1		1		2		1		2		3		1		2		1		2		3		1		2		1		2																	
	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M														
Geometridae sp.3	1																																															
Geometridae sp.82																									1		1		1																			
<i>Isochromodes</i> sp.	2																1																															
Geometridae sp.A	1								2				2				3				1				1				3		2																	
Geometridae sp.B	1		1		1		1																										1								1							
Geometridae sp.C	2																																															
<i>Glena</i> sp.3	1								1		1		1				1		2		1				2		1				1		1		1													
<i>Glena</i> sp.1	1																1																															
<i>Ischnopteris</i> sp.	1				1				1				1																																			
<i>Microgonia</i> sp.	1								2				2				1				1																											
<i>Nematocampa</i> sp.	1												1				1																															
<i>Oxydia</i> sp.	1				1				1				1		1		1		1		1		3		1		2		1																			
Hesperiidae																																																
<i>Quadrus cerialis</i>	12		4		1		5				1		3		1		1		2		2		3		1		2		2		2		2		3		2		1		1							
<i>Quadrus</i> sp.1	1																																															
Noctuidae																																																
<i>Condica</i> sp.	1																1																1		3													
<i>Eryopiga</i> sp.	1				5				2		9		3		4		2		1		1		1		5		5		3				2		1		3		2		4		3		2			
<i>Gonodonta pulverea</i> .	5		32		2		9				10		1		16		1		14		41		6		23		1		12		19		1		13		1		17		21		21		1		18	
<i>Hampsonodes</i> sp.1	3				1				1				3				6																1		2													
<i>Hampsonodes</i> sp.2	1		3		3				2		1		4				3		1		15		7		7		4		3		2		1		3		1		5		6		3		4		1	
<i>Palthis</i> sp.	5				10				6																1				2				6															
<i>Lascoria</i> sp.2	1				1				1				1				6				2				3				1		1																	
<i>Lascoria</i> sp.	7		1		2		2		4		1		1		8				6		11		2		1				3		6		1		1		11		4		18		6					

continuação

BS		CA		IN				MA						PT				ST						UF				VQ							
1		1		1		2		1		2		3		1		2		1		2		3		1		2		1		2					
G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M	G	M		
<i>Ophisma tropicalis</i> Guenée																2				2															
Noctuidae sp15																2								1											
Noctuidae sp16																				1															
Noctuidae sp17																3																			
Noctuidae sp18																1																			
Noctuidae sp19																								1											
Noctuidae sp7																								1											
Nymphalidae																																			
<i>Haematera</i> sp																								1											
<i>H. pyrame</i> (Hübner)																1																			
<i>Memphis</i> sp1																1								1											
<i>Memphis</i> sp2																				1															
<i>Memphis</i> sp																1								1											
Tortricidae																																			
<i>Amorbia</i> sp		3		1		1		2		1		1		1		3		3		2		2		1		2		3		1		2		1	
Tortricidae sp1																								2				1				2			
Tortricidae sp2																				1															
Minadores ni																																			
Minador spL																1				1								1							
Minador spA																				1				3				5				2			
Saturnidae																																			
<i>Hylesia</i> sp																1								1				1							

ANEXO III. Tabelas 1 a 4. Hospedeiros e parasitoides obtidos.

Tabela 1. Frequência de ocorrência de parasitoides primários (F.O.) e seus respectivos hospedeiros sobre *P. glabratum*

Hospedeiros	Parasitoides	F.O.	Continuação		
			Hospedeiros	Parasitoides	F.O.
<i>Aclytia heber</i>	Tachinidae n.i.	1	<i>Hampsonodes</i> sp.2	<i>Diolcogaster</i> sp. R	5
<i>Aclytia heber</i>	<i>Brachymeria</i> sp.	1	Lagarta n.i.	<i>Lydina</i> sp.	1
<i>Amorbia</i> sp.	<i>Italisp.idea</i> sp.	1	Lagarta n.i.	<i>Euplectrus</i> sp.	1
<i>Amorbia</i> sp.	<i>Eiphosoma</i> sp.	1	Lagarta n.i.	<i>Hymenochaonia</i> sp. 2	1
Arctiidae n.i.	<i>Diolcogaster</i> sp. 5	1	Lagarta n.i.	<i>Aleiodes</i> sp.	1
Arctiidae n.i.	<i>Venturia</i> sp. 2 G	1	<i>Lascoria</i> sp.	<i>Distatrix pandora</i>	1
Arctiidae n.i.	<i>Cotesia</i> sp.	1	<i>Lascoria</i> sp.	<i>Euplectrus</i> sp.	1
Arctiidae sp. P	<i>Diolcogaster</i> sp. 1P	1	<i>Lascoria</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp. 5P	1
<i>Bertholdia</i> sp.	Eulophidae n.i.	1	<i>Lascoria</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	4
<i>Carales astur</i>	<i>Patelloa</i> sp.	1	Limacodidae n.i.	<i>Conura</i> sp.4	1
<i>Carales astur</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp.	1	<i>Melese</i> sp.	<i>Lesp.esia</i> af <i>affins</i>	1
<i>Carales astur</i>	<i>Diolcogaster</i> sp.7	1	Noctuidae n.i.	<i>Euplectrus</i> sp.	1
<i>Condica</i> sp.	<i>Casinaria</i> sp.	1	Noctuidae n.i.	<i>Aleiodes</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Hyposoter</i> sp.	1	Noctuidae sp.5	<i>Cotesia</i> sp. Ag	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Stantonia</i> sp.	1	Ovos	Scelionidae	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Charops</i> sp. 1	2	<i>Prochoerodes</i> sp.	<i>Syphona</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Diolcogaster</i> sp.1	3	Geometridae n.i.	<i>Baryscapus</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp. #	3	Pupa n.i.	<i>Aprostocetus</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	4	Pupa n.i.	<i>Baryscapus</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Quadrastichus</i> sp.	5	Pupa n.i.	<i>Brachymeria</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Cotesia</i> sp.	6	Pupa n.i.	<i>Brachymeria</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Lixophaga</i> sp.1	7	Pupa n.i.	Eucharitidae	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Syphona</i> sp.	12	Pupa n.i.	<i>Ichneumoninae</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Venturia</i> sp.	12	<i>Quadrus cerialis</i>	<i>Apanteles</i> sp. 2	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Podogaster</i> sp.	14	<i>Quadrus cerialis</i>	<i>Leschenaultia</i> af <i>brooksi</i>	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Microcharops</i> sp.	16	<i>Quadrus cerialis</i>	<i>Lesp.esia</i> af <i>affins</i>	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Dusona</i> sp.1	31	<i>Quadrus cerialis</i>	<i>Hymenochaonia</i> sp. 1	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Elachertus</i> sp.	44	?	<i>Casinaria</i> sp.	12
<i>E. tegularia</i>	<i>Myiopharus</i> sp.1	160	?	<i>Charops</i> sp. 2 G	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	198	?	<i>Charops</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Protapanteles</i> sp.	333	?	<i>Diadegma</i> sp.	2
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Leschenaultia brooksi</i>	1	?	<i>Diolcogaster</i> sp.	1
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Diolcogaster</i> sp.1	1	?	Tachinidae n.i.	1
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Protapanteles</i> sp.	1	?	<i>Distatrix pandora</i>	1
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Protomicroplitis</i> sp.	1	?	<i>Dusona</i> sp.2 G	1
<i>Eryopiga</i> sp.	<i>Archytas</i> af <i>incertus</i>	1	?	<i>Exasticolus</i> sp.	1
Geometridae n.i.	<i>Glyptapanteles</i> sp. 4P	1	?	<i>Hyposoter</i> sp.	2
Geometridae n.i.	<i>Lixophaga</i> sp.	1	?	<i>Meniscomorpha</i> sp.	1
Geometridae n.i.	<i>Diolcogaster</i> sp. 4	1	?	<i>Protapanteles</i> sp.	1
Geometridae n.i.	<i>Glyptapanteles</i> sp. 3P	1	?	<i>Diolcogaster</i> sp. 3	1
Geometridae n.i.	<i>Leschenaultia</i> sp.	1	?	<i>Aleiodes</i> sp.	1
Geometridae sp.21	<i>Distatrix pandora</i>	1	?	<i>Leschenaultia brooksi</i>	1
Geometridae sp.21	Tachinidae n.i.	1	?	<i>Lespesia</i> sp.	1
<i>G. pulverea</i>	<i>Heterosp.ilus</i> sp.2	1			
<i>G. pulverea</i>	<i>Lixophaga</i> sp.	1			
<i>G. pulverea</i>	<i>Enicosp.ilus</i> sp.	2			
<i>G. pulverea</i>	<i>Leschenaultia brooksi</i>	2			
<i>G. pulverea</i>	<i>Diolcogaster</i> sp.	6			
<i>G. pulverea</i>	<i>Distatrix pandora</i>	12			
<i>G. pulverea</i>	<i>Casinaria</i> sp.	16			
<i>Haematera pyrame</i>	<i>Microcharops flavicoxae</i>	1			

Tabela 2. Frequência de ocorrência de parasitoides primários (F.O.) e seus respectivos hospedeiros sobre *P. mollicomum*.

Hospedeiros	Parasitoides	F.O.	Continuação		
Hospedeiros	Parasitoides	F.O.	Hospedeiros	Parasitoides	F.O.
<i>Amorbia</i> sp.	<i>Zaglyptomorpha</i> sp.	1	Noctuidae sp.12	<i>Meteorus</i> sp.3	1
<i>Amorbia</i> sp.	<i>Protapanteles</i> sp.	1	<i>Palthis</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp.2M	2
Arctiidae sp. O	<i>Hyphantrophaga</i> sp.	1	<i>Prochoerodes</i> sp.	Tachinidae n.i.	1
<i>Bertholdia</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp.4M	1	Pupa n.i.	<i>Conura discolor</i> sp. 5	1
<i>Carales astur</i>	<i>Meteorus</i> sp.2	2	?	<i>Apanteles</i> sp. 1	1
<i>Carales astur</i>	<i>Cotesia</i> sp.P	1	?	Banchinae n.i.	1
<i>Carales astur</i>	<i>Netelia</i> sp.	1	?	<i>Casinarina</i> sp.	1
<i>Carales astur</i>	<i>Hyphantrophaga</i> sp.	1	?	<i>Diolcogaster</i> sp. 2	1
<i>Carales astur</i>	<i>Lixophaga</i> sp.2	1	?	<i>Glyptapanteles</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Charops</i> sp. 1	2	?	<i>Syphona</i> (A.) sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Cotesia</i> sp.	3	?	<i>Stantonia</i> sp.	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Diolcogaster</i> sp.1	68			
<i>E. tegularia</i>	<i>Distatrix pandora</i>	6			
<i>E. tegularia</i>	<i>Elachertus</i> sp.	7			
<i>E. tegularia</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp.#	4			
<i>E. tegularia</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	7			
<i>E. tegularia</i>	<i>Heterospilus</i> sp.	1			
<i>E. tegularia</i>	<i>Hyposoter</i> sp.	1			
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.	12			
<i>E. tegularia</i>	<i>Microcharops</i> sp.	2			
<i>E. tegularia</i>	<i>Ophionelus</i> sp.	8			
<i>E. tegularia</i>	<i>Protapanteles</i> sp.	76			
<i>E. tegularia</i>	<i>Myiopharus</i> sp.1	116			
<i>E. tegularia</i>	<i>Syphona</i> A. sp.	9			
<i>E. tegularia</i>	<i>Lixophaga</i> sp.1	3			
<i>E. tegularia</i>	<i>Venturia</i> sp.	20			
<i>Eois</i> sp. A	<i>Ophionelus</i> sp.	2			
<i>Eois</i> sp.3	<i>Stantonia</i> sp.	2			
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Myiopharus</i> sp.2	1			
<i>Eryopiga</i> sp.	<i>Elachertus</i> sp.	1			
Geometridae n.i.	<i>Parapanteles</i> sp..	1			
Geometridae n.i.	<i>Leschenaultia</i> sp.	1			
<i>Geometridae</i> sp.21	<i>Cotesia</i> sp. 1	1			
<i>Geometridae</i> sp.B	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	1			
<i>Geometridae</i> sp.B	<i>Casinarina</i> sp.	1			
<i>Geometridae</i> sp.B	<i>Dusona</i> sp. 3G	1			
<i>G. pulverea</i>	<i>Leschenaultia brooksi</i>	1			
<i>Hampsonodes</i> sp.2	<i>Diolcogaster</i> sp. R	1			
<i>Hampsonodes</i> sp.2	<i>Lixophaga</i> sp.	1			
<i>Hylesia</i> sp.	Microgastrinae ni	1			
<i>Hylesia</i> sp.	<i>Lixophaga</i> sp.	1			
<i>Lascoria</i> sp.	<i>Lixophaga</i> sp.	1			
<i>Lascoria</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	2			
Minador	<i>Sympiesis</i> sp.	2			
Noctuidae n.i.	<i>Glyptapanteles</i> sp. 2P	1			
Noctuidae n.i.	<i>Euplectrus</i> sp.	1			
Noctuidae n.i.	<i>Glyptapanteles</i> sp. flor	1			
Noctuidae sp. B	<i>Euplectrus</i> sp.	1			
Noctuidae sp.12	<i>Copidosoma</i> sp.	1			

Tabela 3. Frequência de ocorrência de parasitóides secundários (F.O.) e seus respectivos hospedeiros sobre *P. glabratum*.

Hospedeiro	Parasitóide Primário	Parasitóide Secundário	F.O
<i>E. tegularia</i>	<i>Dusona</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.2	4
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	<i>Conura immaculata</i> sp.1	2
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	<i>Conura biannulata</i> sp.6	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	<i>Conura discolor</i> sp.2	4
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	8
<i>E. tegularia</i>	<i>Microcharops</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.2	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Protapanteles</i> sp.1	<i>Conura immaculata</i> sp.1	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Protapanteles</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	17
<i>E. tegularia</i>	<i>Myiopharus</i> sp.1	<i>Perilampus</i> SP.	3
<i>E. tegularia</i>	Microgastrinae n.i.	<i>Horismenus</i> sp.	5
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Diolcogaster</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	2
<i>Epimecis</i> sp.	<i>Distatrix pandora</i>	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
<i>G. pulverea</i>	<i>Casitaria</i> sp.	<i>Mesochorus</i> sp.3	1
<i>G. pulverea</i>	<i>Distatrix pandora</i>	<i>Isdromas</i> sp.	1
?	<i>Diolcogaster</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
?	<i>Casitaria</i> sp.	<i>Isdromas</i> sp.2	1

Tabela 4. Frequência de ocorrência de parasitoides secundários e seus respectivos hospedeiros sobre *P. mollicomum*.

Hospedeiro	Parasitoide Primário	Parasitoide Secundário	F.O
<i>E. tegularia</i>	<i>Diolcogaster</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	20
<i>E. tegularia</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	Pteromalidae	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	<i>Conura immaculata</i> sp.1	2
<i>E. tegularia</i>	<i>Meteorus</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
<i>E. tegularia</i>	<i>Protapanteles</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	8
<i>G. pulverea</i>	<i>Diolcogaster</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
Lagarta n.i.	Microgastrinae ni	<i>Elasmus</i> sp.	1
Lagarta n.i.	Microgastrinae #	<i>Horismenus</i> sp.	1
<i>Lascoria</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
Noctuidae n.i.	<i>Glyptapanteles</i> sp.1M	<i>Mesochorus</i> sp.1	1
<i>Oxydia</i> sp.	<i>Glyptapanteles</i> sp. P	Pteromalidae HP	1
?	<i>Diolcogaster</i> sp.1	<i>Mesochorus</i> sp.1	2
?	Microgastrinae #	<i>Horismenus</i> sp.	1
?	<i>Aleiodes</i> sp.	<i>Isdromas</i> sp.3	1

Anexo IV. Listas de espécies utilizadas na composição das redes alimentares.

Lista 1. Hospedeiros.

1. Arctiidae sp. O; 2. *Aclytia heber*; 3. Arctiidae sp.J; 4. *Melese* sp.; 5. *Bertholdia* sp.; 6. Lagarta NI 1; 7. *Carales astur*; 8. *Condica* sp., 9. Noctuidae sp.6; 10. *Hampsonodes* sp.2; 11. *E. tegularia*; 12. *Amorbia* sp.; 13. *Eois* sp.3; 14 *Eois occia*; 15. *Eois* sp.1; 16. *Epimecis* sp.; 17 *Eryopiga* sp.; 18. Geometridae sp.21; 19. *Aeschropterix* sp.; 20. Geometridae sp. A; 21. Geometridae sp. B; 22. Geometridae sp. C; 23. Geometridae sp. D; 24. *Oxydia* sp.; 25. Geometridae sp. E; 26. *Gonodonta pulverea*; 27. *Palthis* sp.; 28. *Lascoria* sp.; 29 Noctuidae sp.1; 30. Limacodidae sp.; 31. Minador; 32. Noctuidae sp. A; 33. Noctuidae sp. 5; 34. Noctuidae sp. C; 35. *Haematera* sp.; 36. Arctiidae sp. P; 37. *Quadrus cerialis*; 38. *Hylesia* sp.; 39. Noctuidae sp. B; 40. Noctuidae sp. E; 41. Noctuidae sp. F

Lista 2. Parasitóides primários.

1. *Aleiodes* sp.; 2. *Apanteles* sp. 1; 3. *Apanteles* sp. 2; 4. *Aprostocetus* sp.; 5. *Archytas* af *incertus*; 6. *Banchinae* sp. P; 7. *Baryscapus* sp.; 8. *Brachymera* sp.; 9. *Casitaria* sp.; 10. Chalcidoidea; 11. *Charops* sp. 1; 12. *Charops* sp. 2; 13. *Conura Discolor* sp. 5 ; 14. *Conura Biannulata* sp.4; 15. *Copidosoma* sp.; 16. *Cotesia* sp. P; 17. *Cotesia* sp. 1; 18. *Cotesia* sp. Ag; 19. *Cotesia* sp. 2; 20. *Diadegma* sp.; 21. *Diolcogaster Rasivalva* sp.; 22. *Diolcogaster* sp.1; 23. *Diolcogaster* sp.2; 24. *Diolcogaster* sp.3; 25. *Diolcogaster* sp.4; 26. *Diolcogaster* sp.5; 27. *Diolcogaster* sp.; *Mesochorus* sp.1; 28. *Diolcogaster* sp.1; 29 *Diolcogaster* sp.7; 30 Tachinidae G; 31. *Distatrix pandora*; 32. *Dusona* sp.3; 33. *Dusona* sp.1; 34. *Dusona* sp.2; 35. *Eiphosoma* sp.; 36. *Elachertus* sp.; 37. *Enicospilus* sp.; 38. Eucharitidae sp.; 40. Eulophidae sp.; 41 *Euplectrus* sp.; 43. *Exasticolus* sp.; 44. *Protapanteles* sp.3P; 45 *Protapanteles* sp.4P; 46. *Glyptapanteles* sp.1; 47. *Glyptapanteles* sp.2; 48. *Glyptapanteles* sp.4; 49. *Protapanteles* sp.P; 50. *Protapanteles* sp.2; 51. *Protapanteles* sp.5; 52. *Glyptapanteles* sp.F; 53. *Glyptapanteles* sp.#; 54. *Heterospilus* sp.1; 55. *Heterospilus* sp.2; 58. *Hymenochaonia* sp.1; 59. *Hymenochaonia* sp.2; 60. *Hyphantrophaga* sp.; 61. *Hyposoter* sp.; 62. Ichneumoninae sp.; 63. *Italispidea* sp.; 64. *Leschenaultia* sp.; 65. *Leschenaultia* af *brooksi*; 66. *Lespesia* af *affinis*; 68. *Lespesia* sp.; 69. *Lixophaga* sp.; 70. *Lixophaga* sp.1; 71. *Lixophaga* sp.2; 72. *Lydina* sp.; 73. *Microcharops. flavicoxa*; 74. *Meniscomorpha* sp.; 75. *Meteorus* sp.1; 76. *Meteorus* sp.2; 77. *Meteorus* sp.3; 79. *Microcharops* sp.; 80. *Myiopharus* sp.1; 81. *Myiopharus* sp.2; 82. *Netelia* sp.; 83. *Ophionelus* sp.; 84. *Parapanteles* sp.; 85. *Patelloa* sp.; 87. *Podogaster* sp.; 89. *Protapanteles* sp.; 90. *Protomicroplitis* sp.; 93. *Quadrastichus* sp.; 94. *Rogas* sp.; 95. Scelionidae; 97. *Stantonia* sp.; 98. *Sympiesis* sp.; 99. *Syphona (Actinocrocota)* sp.; 100. *Venturia* sp.; 101. *Venturia* sp.2; 102. *Zaglyptomorpha* sp.

Lista 3. Parasitóides secundários.

1. *Baryscapus* sp.; 2. *Conura (biannulata)* sp.3; 3. *Conura (biannulata)* sp.4; 4. *Conura (biannulata)* sp.6; 5. *Conura (discolor)* sp.2; 6. *Conura (immaculata)* sp.1; 7. *Elasmus* sp.; 8. *Horismenus* sp.; 9. *Isdromas* sp.1; 10. *Isdromas* sp.2; 11. *Mesochorinae*; 12. *Mesochorus* sp.1; 13. *Mesochorus* sp.2; 14. *Mesochorus* sp.3; 15. *Mesochorus* sp.4; 16. *Mesochorus* sp.5; 17. *Mesochorus* sp.6; 18. *Mesochorus* sp.7; 19. *Mesochorus* sp.X; 20. *Perilampus* sp.; 21. Pteromalidae sp.

12. APÊNDICE

Dados meteorológicos referentes ao período amostral. Fonte: Embrapa/Pecuária-Sudeste.

Mês	UR%	Tmax °C	Tmin °C	Tmed °C	Precipitação-mm
Setembro/06	64.0	27.3	13.7	20.5	38.2
Outubro/06	69	28.3	16.8	22.6	104.2
Novembro/06	67	28.8	17.1	23	114.4
Dezembro/06	76	28.2	19.1	23.7	251.6
Janeiro/07	89	27.1	19.4	23.3	472.8
Fevereiro/07	76	29.3	18.8	24.1	191
Março/07	75	30.2	17.5	23.9	142
Abril/07	74	28.5	17.9	23.2	49.8
Mai/07	73	24.3	13.5	18.9	66
Junho/07	74	25.7	12.2	19	7.2
Julho/07	72	23.9	11.6	17.8	147.2
Agosto/07	63	27.2	12.7	29	0
Setembro/07	60	29.8	16	22.9	2.2
Outubro/07	61	31.1	17.5	24.3	55.6
Novembro/07	73	27.5	17	22.3	149.4
Dezembro/07	72	29	17.8	23.4	133.8