



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**PADRÕES DE PARASITISMO EM LAGARTAS
FOLÍVORAS EXTERNAS NO CERRADO**

ROSEVALDO PESSOA-QUEIROZ

**BRASÍLIA
2008**



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

PADRÕES DE PARASITISMO EM LAGARTAS
FOLÍVORAS EXTERNAS NO CERRADO

ROSEVALDO PESSOA-QUEIROZ

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientadora: Dr^a. Ivone Rezende Diniz

Brasília
2008

ROSEVALDO PESSOA-QUEIROZ

**PADRÕES DE PARASITISMO EM LAGARTAS FOLÍVORAS
EXTERNAS NO CERRADO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Banca Examinadora:

Prof^ª. Dr^ª. Ivone Rezende Diniz
Orientadora – ZOO/UnB

Prof. Dr. Raúl Alberto Laumann
Membro Titular Externo – EMBRAPA/CENARGEN

Prof. Dr. José Roberto Pujol-Luz
Membro Titular – ZOO/UnB

Prof^ª. Dr^ª. Helena Castanheira de Moraes
Membro Titular – ECL/UnB

Prof. Dr^ª. Rosana Tidon
Membro Titular – GEN/UnB

Brasília, Abril de 2008

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus que, por seu Amor e Misericórdia imensos, me permitiu realizar este projeto, suscitou em mim o desejo de saber como a natureza funciona e nos outros a disposição em me ajudar a fazê-lo:

À minha família, especialmente a meus pais, Maria do Socorro e Pedro Augusto (*in memoriam*), que souberam superar as tantas dificuldades, criar e educar os filhos com valores, caráter e dignidade. À minha Comunidade Neocatecumenal pelo apoio, participação e incentivo constantes, combustíveis indispensáveis à vida.

À minha orientadora Prof^a. Ivone Rezende Diniz, pela confiança, abertura, amizade e carinho que tem dispensado a mim durante minha trajetória acadêmica. Por sua paciência e por promover continuamente minha formação.

À Prof^a. Helena Castanheira de Moraes, minha co-orientadora de fato (ainda que não de direito), pela disposição em ajudar sempre, pelas valiosas sugestões e confiança.

Aos membros da banca examinadora Prof. Geraldo Afonso Wilson Fernandes, Prof. Raúl Alberto Laumann, Prof. José Roberto Pujol-Luz e Prof^a. Rosana Tidon que gentilmente aceitaram participar desse momento tão importante em minha vida.

À Universidade de Brasília - UnB por permitir o uso de todas as suas facilidades e serviços: transporte, secretaria, laboratório, biblioteca e Fazenda Água Limpa – FAL.

Aos amigos da UnB por suas contribuições tão importantes: Juliano Carregaro, Aurora Bendicho, Cíntia Lepsqueur, Marisa Mamede, Sheila Rodovalho, Bárbara Higgins, Leandro Barbosa, Gisele Signorelli, Carla Augusto, Elaine Oliveira e Denise Guedes. À Patrícia Lorraine pela montagem de parte dos lepidópteros. A todos os que colaboraram na formação do Banco de Dados do projeto “Herbivoria e Herbívoros do

Cerrado”, desde os estagiários àqueles que identificaram as espécies, Dr. Vitor Becker (UnB), Dr. Keith Brown (Unicamp) e Dr. Olaf Mielke (UFPR).

Aos coordenadores, de modo especial ao Prof. John Du Vall Hay, e aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Por poder contar com funcionários tão competentes como Consolação e Mardônio (Malacologia), Fábio e Iriode (Ecologia), Patrícia (Zoologia), Aida, Joana e Elde (IB), Isaías magrelo, Gilson, Graciano e Marcelo, bem como à chefia dos transportes.

À toda a equipe da Reserva Ecológica do IBGE – RECOR, especialmente à Iracema.

Ao Prof. Edison Sujii (Embrapa Cenargen) pelas contribuições no meu projeto.

À toda a equipe do Centro de Ensino Médio 02 de Ceilândia, de modo especial ao Diretor Wilson, ao Cavalcante e Jair, por seu apóio e compreensão no momentos mais difíceis de conciliar trabalho e vida acadêmica.

À Finatec pelo suporte financeiro na participação do ATBC.

A todos os amigos que, apesar da minha distância e ausência, souberam me entender e mantiveram nossa amizade.

A todos aqueles que não foram citados nominalmente, mas que participaram direta ou indiretamente no sucesso desse projeto. Meu sincero agradecimento aos anônimos!

À MEMÓRIA DE MEU PAI, *PEDRO AUGUSTO*
PESSOA, PELA INSPIRAÇÃO INSUPERÁVEL E
SEMPRE PRESENTE DE PAI, AMIGO E SER
HUMANO.

De tudo ficaram três coisas:
A certeza de que estamos começando,
A certeza de que é preciso continuar e
A certeza de que podemos ser
interrompidos antes de terminar.
Fazer da interrupção um caminho novo,
Fazer da queda um passo de dança,
Do medo uma escola,
Do sonho uma ponte,
Da procura um encontro,
E assim terá valido a pena existir!

Fernando Sabino (1923-2004)
Do livro "Encontro Marcado"

INDICE

Lista de Figuras e Tabelas	vii
Resumo geral	01
General abstract	03
Apresentação	05
Metodologia geral	07
Capítulo I - Comunidades de lagartas de macro e microlepidópteros e seus parasitóides no cerrado do Distrito Federal	11
Introdução	12
Metodologia	14
Resultados	16
Discussão	22
Apêndice	27
Capítulo II – Características e possíveis relações entre lagartas, suas plantas hospedeiras e seus parasitóides no cerrado do Distrito Federal	29
Introdução	30
Metodologia	32
Resultados	34
Discussão	39
Apêndice	45
Capítulo III - A comunidade de parasitóides de lagartas do cerrado do Distrito Federal: riqueza de espécies e amplitude de dieta	50
Introdução	51
Metodologia	54
Resultados	55
Discussão	61

Capítulo IV - Estudo de caso de parasitismo em nove espécies de lagartas no cerrado do Distrito Federal: quando a metodologia de coleta importa	66
Introdução	67
Metodologia	69
Resultados	72
Discussão	86
Conclusões e Perspectivas futuras	91
Referências Bibliográficas	93

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Capítulo I - Comunidades de lagartas de macro e microlepidópteros e seus parasitóides no cerrado do Distrito Federal

- Figura 01. Classificação de oito programas de coleta e criação de lagartas no continente americano por UPGMA com base na composição de espécies em famílias de Lepidoptera: Brasil, Canadá, Costa Rica, Equador, Estados Unidos (Arizona, Connecticut e Louisiana) e Panamá. Fonte: <http://www.tulane.edu/~ldyer/meta/allist.htm>. 17
- Figura 02. Parâmetros climáticos mensais e proporção de lagartas parasitadas. Cada medida mensal significa a média de determinado mês durante o período de 1991 a 2006. 20
- Figura 03. Análises circulares de porcentagens de lagartas coletadas e criadas até a emergência de adultos e de parasitismo (nº de registros de parasitismo do mês/total de registros do mês) total, por Diptera e por Hymenoptera. 20
- Tabela 01. Composição da comunidade de macro e microlepidópteros, classificada conforme Scoble (1992), entre os folívoros externos no Cerrado do Distrito Federal. A porcentagem de registros está baseada apenas no número de Lepidoptera que emergiu no laboratório (5.516). 17
- Tabela 02. Composição da comunidade de parasitóides que atacam lagartas folívoras externas no Cerrado do Distrito Federal, organizada por Ordem. A porcentagem de registros refere-se ao total de 1.554 registros de emergência de parasitóides no laboratório. 19
- APÊNDICE A. Composição da comunidade de Lepidoptera folívoras externas de oito programas de coleta e criação de lagartas no continente americano, organizada em Macro e Microlepidópteros conforme Scoble (1992). BRA – Brasil; EQU - Equador; PAN – Panamá; COS - Costa Rica; ARI – Arizona; LOU – Louisiana; CON – Connecticut; e CAN - Canadá. 27

Capítulo II - Características e possíveis relações entre lagartas, suas plantas hospedeiras e seus parasitóides no cerrado do Distrito Federal

- Figura 01. Variação da abundância de espécies de lagartas criadas com sucesso e parasitadas no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Os registros correspondem a 5.516 lagartas que atingiram a fase adulta de Lepidoptera e o total de lagartas corresponde à soma 5.516 adultos e mais 1.554 registros de parasitismo. 35

- Figura 02. Variação da proporção de parasitismo em lagartas encontradas em diferentes gêneros de plantas hospedeiras no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Colunas - número de parasitóides de lagartas por gênero de planta dividido pelo total de registros de parasitóides e de adultos de Lepidoptera; linha - número de parasitóides da ordem Hymenoptera por gênero de planta dividido pelo total de registros de parasitóides. 36
- Figura 03. Variação temporal da proporção de parasitismo entre gêneros de plantas hospedeiras no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Colunas - número de lagartas coletadas e criadas com sucesso a cada mês; linha - número de parasitóides Hymenoptera dividido pelo total de registros de parasitóides por mês; A) todos os gêneros (n=31); B) todos os gêneros de árvore (n=20); C) todos os gêneros de arbustos (n=11). 36
- Figura 04. Relação entre a proporção de lagartas parasitadas encontradas em 31 gêneros de plantas hospedeiras e a proporção de A) lagartas de dieta restrita; B) lagartas construtoras de abrigos; e C) registros de microlepidópteros. 37
- Figura 05. Variação da proporção de parasitismo entre famílias de Lepidoptera no cerrado do Distrito Federal. Colunas - número de parasitóides por família dividido pelo total de registros de parasitóides e de adultos de Lepidoptera; linha - número de parasitóides himenópteros por família de Lepidoptera dividido pelo total de registros de parasitóides. 38
- Figura 06. Relação entre a proporção de parasitismo total e de lagartas de dieta restrita encontrada em A) total de 24 famílias de Lepidoptera; B) 13 famílias de Lepidoptera não construtoras de abrigos; e C) 11 famílias de Lepidoptera construtoras de abrigos. 39
- APÊNDICE B. Gêneros de plantas hospedeiras com abundância superior a 35 registros no Banco de Dados “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado” no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Lepid.=lepidópteros adultos; paras.=parasitóides; proporções de lagartas: restr.=de dieta restrita; abrig.=construtoras de abrigos; micro.=microlepidópteros; Parasitóides Hym.=himenópteros e Dipt.=dípteros. 45
- APÊNDICE C. Espécies de Lepidoptera com abundância superior a cinco registros no Banco de Dados “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado” no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Lepid.=lepidópteros adultos; paras.=parasitóides. 46

Capítulo III - A comunidade de parasitóides de lagartas do cerrado do Distrito

Federal: riqueza de espécies e amplitude de dieta

- Figura 01. Composição da comunidade de parasitóides de acordo com o número de registros e porcentagem de morfo-espécies de dieta restrita. 56
- Figura 02. Morfo-espécies de parasitóides com mais de cinco registros organizadas por Família e sua relação com a amplitude de dieta de seus hospedeiros. A linha indica a porcentagem de morfo-espécies de parasitóides de dieta restrita. Conopidae e Tachinidae são famílias de Diptera e as restantes de Hymenoptera. 57
- Figura 03. Relação entre número de morfo-espécies de parasitóides (transformado em logaritmo neperiano) e: a) nº de espécies (transformado em raiz quadrada) e b) número de registros (transformado em logaritmo neperiano) por família de Lepidoptera. 61
- Tabela 01. Distribuição temporal de morfo-espécies de parasitóides no período de 1991 a 2006. (Abd= abundância relativa; msp: morfo-espécie; cinza claro=um registro; cinza médio=dois a cinco; cinza escuro=seis a 10; preto=mais de 10 registros). Conopidae, Syrphidae e Tachinidae são famílias de Diptera e as demais de Hymenoptera. 57

Capítulo IV - Estudo de caso de parasitismo em nove espécies de lagartas no cerrado do Distrito Federal: quando a metodologia de coleta importa

- Figura 01. Aspectos dos estágios finais de *Fregela semiluna* (Arctiidae). A) Lagarta de penúltimo instar; B) Lagarta madura com pêlos grisalhos; C) Casulo pupal; e D) Imago. 73
- Figura 02. Aspectos dos estágios finais de *Palpita* sp. 01. (Crambidae). A) Abrigos; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa. 74
- Figura 03. Aspectos dos estágios finais de *Cerconota achatina* (Elachistidae). A) Abrigos; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa. 75
- Figura 04. Aspectos dos estágios finais de *Chlamydastis platyspora* (Elachistidae). A) Abrigo que servirá como casulo pupal; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa. 76
- Figura 05. Aspectos dos estágios finais de Elachistidae *gen. n. sp. n.* V.O.Becker. A) Abrigo que servirá como casulo pupal; B) Lagarta de último instar; C) Imago. 77
- Figura 06. Aspectos dos estágios finais de *Eustema opaca* (Notodontidae). A) Magnitude dos danos à planta hospedeira; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa. 78

Figura 07. Aspectos dos estágios finais de *Inga haemataula* (Oecophoridae). A) Abrigo na planta hospedeira; B) Lagarta de último instar e detalhes do abrigo; C) Imago e casulo pupal. 80

Figura 08. Aspectos biológicos de *Isognathus caricae* (Sphigidae). A) Variação de coloração entre instares e lagartas de último instar; B) Ovo e lagarta de primeiro instar; e C) Pupa e imago. 81

Figura 09. Aspectos dos estágios finais de *Pycnotena* sp. (Zygaenidae). A) Lagartas de último instar na planta hospedeira; B) Imago e casulo pupal. 82

Figura 10. Relação entre plantas, nove espécies de lepidópteros e seus parasitóides. Diptera (Sarc.=Sarcophagidae e Tach.=Tachinidae) e Hymenoptera parasitóides (Brac.=Braconidae; Chal.=Chalcididae; Eupe.=Eupelmidae; Ichn.=Ichneumonidae; Peri.=Perilampidae e Pter.=Pteromalidae). *Foi coletada em 53 espécies de plantas distribuídas em 26 famílias; **Alimenta-se localmente de 15 espécies de plantas hospedeiras de oito famílias botânicas. 84

Tabela 01. Características qualitativas e quantitativas das espécies de Lepidoptera criadas em laboratório. Col.=número total de lagartas coletadas; Lep.=Lepidoptera; Dipt.=Diptera; Hym.=Hymenoptera; % =porcentagem de parasitismo (nº de eventos de parasitismo/total de adultos); Diet.=Dieta; Gen.=dieta generalista; Rest.=dieta restrita; Hab.=hábito; Abr.=construtora de abrigo; Exp.=exposta (não construtora de abrigo); Est.=estratégia de vida; Sol.=solitária; Gre.=gregária; Teg.=Tegumento; Gl.= glabro; Ñ gl.=não glabro; Col.=colorida; Pal.=de cor pálida. 83

Tabela 02. A abundância de nove espécies de Lepidoptera e seus parasitóides a partir de registros do Banco de dados e do trabalho de campo. Abundância=número total de lagartas coletadas que resultaram em adultos; em parênteses o número de eventos de parasitismo; N° msp= número total de morfo-espécies de parasitóides/ nº de msp. Hymenoptera; Total msp.=número total de morfo-espécies conhecidas para aquele hospedeiro. 86

Tabela 03. Proporções de parasitismo em nove espécies de Lepidoptera, Qui-quadrado com nível de significância de 0,05: CERC=*Cerconota achatina*, CHLA=*Chlamydastis platyspora*, ELAC=Elachistidae Gen. n. sp. n. V. O. Becker, EUST=*Eustema opaca*, FREG=*Fregela semiluna*, INGA=*Inga haemataula*, ISOG=*Isognathus caricae*, PALP=*Palpita* sp. 01, PYCN=*Pycnotena* sp. NS=não significativa. 86

RESUMO GERAL

O presente trabalho apresenta um quadro geral do parasitismo em lagartas que ocorrem em espécies de plantas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal. Lagartas folívoras externas foram coletadas de 1991 a 2006, em 101 espécies de plantas hospedeiras, pertencentes a 42 famílias, 70% das quais foram examinadas semanal ou quinzenalmente por pelo menos um ano. As lagartas foram coletadas independentemente do instar ou tamanho. Estes dados foram usados para verificar a relação entre a proporção de parasitismo associado a diferentes características das lagartas como (1) agrupamento de famílias (Macro/Micro); (2) amplitude de dieta (Restrita/Generalista); (3) construção ou não de abrigo (Abrigo/Exposta); (4) coloração do tegumento (Colorido/Pálido); (5) estratégia de vida (Solitária/Gregária); (6) tipo de tegumento (Glabro/Não glabro); e (7) estação climática de ocorrência (Seca/Chuvosa). A ocorrência mensal de Lepidoptera foi calculada usando-se os registros do mês (soma de 16 anos) dividido pelo total de registros de lepidópteros (n=5.516). Para a ocorrência de parasitóides foram usados os registros mensais divididos pelo total de registros (Lepidoptera + parasitóides; n=7.070). Emergiram no laboratório 5.516 adultos de Lepidoptera e 1.554 parasitóides. Foram 542 espécies de Lepidoptera, 114 morfoespécies de Hymenoptera e outras 32 de Diptera. Os dados mostraram uma predominância de microlepidópteros (70% dos registros), especialmente Elachistidae, Pyralidae, Gelechiidae e Oecophoridae. Os parasitóides ocorreram em 22% dos registros, com alta prevalência de Hymenoptera (78%). A maior abundância de lagartas ocorreu no início da estação seca e a de parasitóides na chuvosa. O parasitismo nas lagartas variou de 7% a 33% entre 31 gêneros de plantas. Os dípteros foram bem representados em *Cybianthus*, *Miconia*, *Pouteria*, *Protium* e *Pterodon*, nos demais 26

gêneros, os himenópteros foram os parasitóides dominantes. A variação do parasitismo também foi observada entre famílias de Lepidoptera, de 3% em Lymantriidae a 55% em Sphingidae. De um modo geral, lagartas de dieta restrita, expostas e de macrolepidoptera foram mais suscetíveis ao ataque de parasitóides que seus pares. As proporções de parasitismo se mostraram relacionadas à proporção de lagartas de dieta restrita, de microlepidópteros e construtoras de abrigos. Esses resultados e conclusões foram confrontados com o que foi encontrado em outros sete pontos do continente americano. Por fim, lagartas de nove espécies foram coletadas nos últimos instares com o objetivo de avaliar se a relações encontradas entre o parasitismo e as características morfológicas, taxonômicas e comportamentais das hospedeiras seriam independentes do modo de coleta. Os resultados foram semelhantes, mas Diptera apresentaram-se como os principais parasitóides (59%). Em suma, os resultados indicaram que as lagartas sofrem pressões de parasitismo diferenciadas conforme a) a planta hospedeira utilizada; b) as características gerais das lagartas; e c) o tipo de coleta empregado. Os resultados sugeriram que as discrepâncias na importância relativa de Diptera e Hymenoptera parasitóides entre o Cerrado e as demais localidades do continente podem residir na tendência generalizada destas em coletar lagartas maiores ou em instares finais, propiciando um viés para os Diptera.

Palavras-chave: Diptera, Hymenoptera, métodos de coleta, parasitóides, planta hospedeira.

GENERAL ABSTRACT

This study presents an overview of parasitism of caterpillars found on plant species in the cerrado *sensu stricto* in Distrito Federal. Externally leaf feeding caterpillars were collected between 1991 and 2006 on 101 host plant species, belonging to 42 families, 70% of them were visited weekly or biweekly for at least one year. The caterpillars were collected at any instar or size. These data were used to test the relationship between the proportion of parasitoids associated to different features of the caterpillars such as (1) families grouping (Macro/Micro); (2) diet breadth (restricted/generalist); (3) shelter building behavior (sheltered/exposed); (4) tegument color (bright colored/pale); (5) life strategy (solitary/gregarious); (6) kind of tegument (glabrous/non glabrous); (7) climatic season of occurrence (dry/wet). Monthly occurrence of Lepidoptera was calculated using monthly totals (16 years) divided by the total number of Lepidoptera (n=5,516). For parasitoids we used the monthly totals divided by the total number of records (Lepidoptera + parasitoids; n=7,070). A total of 5,516 lepidopteran adults emerged in the laboratory along with 1,554 parasitoids. There were 542 lepidopteran species, 114 hymenopteran morphospecies, and 32 dipteran morphospecies. Our data showed a predominance of microlepidopterans (70% of the records), mainly Elachistidae, Pyralidae, Gelechiidae and Oecophoridae. Parasitoids accounted for 22% of all records, with a high predominance of Hymenoptera (78%). The highest abundance of larvae occurred at the beginning of the dry season, while for parasitoids it was at the wet season. Parasitism varied from 7% to 33% in larvae found on 31 different genera of host plants. Dipterans were well represented in *Cybianthus*, *Miconia*, *Pouteria*, *Protium* and *Pterodon*, and in the other 26 genera hymenopterans were the dominant parasitoids. The variation in parasitism was also observed among lepidopteran families, from 3% in

Lymantriidae to 55% in Sphingidae. In general, caterpillars of restricted diet, exposed and macrolepidopterans were more susceptible to parasitoid attack. The parasitism showed relationship with the proportion of microlepidopterans, restricted diet and sheltered caterpillars. These results and conclusions were compared to those found in seven other sites in the American continent. Finally, last instar caterpillars of nine species were collected to verify whether the relationships found between parasitism and morphological, taxonomic and behavioral characters of the host caterpillars would be independent of the collecting methodology. The results were very similar, but dipterans were the main associated parasitoids (59%). All these results indicated that caterpillars suffer differential parasitism based on a) the host plant used by them; b) general features of caterpillars; c) kind of collecting method applied. The results suggested that the discrepancies in the relative importance of dipteran and hymenopteran parasitoids among the Cerrado and the other sites in the American continent may be attributed to the trend of collecting final instar or biggest caterpillars, a bias to dipteran parasitoids.

Key words: collecting methods, Diptera, host plant, Hymenoptera, parasitoids.

APRESENTAÇÃO

O objetivo de pesquisa para esta tese foi verificar as possíveis relações entre a abundância, características morfológicas e comportamentais das lagartas e a comunidade de parasitóides a elas associada. Para alcançar tal objetivo, trabalhou-se, principalmente, com o Banco de Dados organizado e desenvolvido ininterruptamente desde 1991, no Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado”, por pesquisadores da Universidade de Brasília – UnB, Distrito Federal, Brasil.

O banco considerado foi formado pelos resultados de coleta e criação de lagartas folívoras externas, em 101 espécies de plantas em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de 1991 a 2006. Todas as lagartas foram criadas no laboratório e receberam como alimento as folhas da espécie da sua planta hospedeira. O referido banco contém todos os dados relativos às espécies de lagartas que foram criadas com sucesso ou que foram parasitadas.

O banco de dados foi utilizado, principalmente, nos três primeiros capítulos para tentar elucidar padrões para a comunidade de lagartas e a de seus parasitóides. Assim, a descrição mais detalhada da metodologia utilizada no campo e no laboratório durante a construção do banco de dados foi descrita logo a seguir a esta apresentação.

A tese foi estruturada em quatro capítulos elaborados que podem ser transformados em artigos. O primeiro capítulo - COMUNIDADES DE LAGARTAS DE MACRO E MICROLEPIDÓPTEROS E SEUS PARASITÓIDES NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL - é o mais geral e nele há uma tentativa de identificar as diferenças e semelhanças entre as comunidades de micro e macrolepidópteros de várias localidades do continente americano, apesar das diferenças metodológicas na coleta de

dados. Mas, o principal objeto do capítulo foi a discussão dos padrões do parasitismo de lagartas no cerrado do Distrito Federal.

O segundo capítulo - CARACTERÍSTICAS E POSSÍVEIS RELAÇÕES ENTRE LAGARTAS, SUAS PLANTAS HOSPEDEIRAS E SEUS PARASITÓIDES NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL - tenta estabelecer as possíveis interações entre as lagartas, os 31 gêneros de plantas hospedeiras e a comunidade de parasitóides, além de uma análise da comunidade de parasitóides em relação às famílias de Lepidoptera. Um dos eixos principais da discussão é saber se caracteres da planta hospedeira ou da lagarta são os mais importantes na determinação da comunidade de parasitóides.

O terceiro capítulo - A COMUNIDADE DE PARASITÓIDES DE LAGARTAS DO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL: RIQUEZA DE ESPÉCIES E AMPLITUDE DE DIETA - trata da caracterização da diversidade e da amplitude de dieta da comunidade de parasitóides de lagartas do cerrado do Distrito Federal. Neste capítulo, discute-se as diferenças entre as estratégias de parasitóides dípteros e himenópteros e quais os grupos de hospedeiros mais vulneráveis a seus ataques.

O quarto capítulo – ESTUDO DE CASO DE PARASITISMO EM NOVE ESPÉCIES DE LAGARTAS NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL: QUANDO A METODOLOGIA DE COLETA IMPORTA - apresenta informações sobre aspectos ecológicos de nove espécies de Lepidoptera para avaliar como diferenças metodológicas na coleta podem influenciar a abundância e composição da comunidade de parasitóides. As conclusões dos capítulos anteriores e do presente são confrontadas através de estudos de casos.

METODOLOGIA GERAL

Detalhamento do Banco de Dados

Os três primeiros capítulos desta tese foram baseados no Banco de Dados do Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado”, que faz parte de um amplo programa de coleta e criação de lagartas folívoras externas, encontradas em plantas hospedeiras em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, desde 1991 (Diniz & Morais, 1997).

As coletas foram realizadas principalmente na Área de Proteção Ambiental – APA – Gama-Cabeça de Veado (15°55’S, 47°55’W), que inclui a Fazenda Água Limpa (FAL), da Universidade de Brasília (UnB); o Jardim Botânico de Brasília (JBB); e a Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE); e, somam uma área de mais de 10.000 hectares.

A APA possui uma altitude em torno de 1.100m, com temperatura média anual de 22,3 °C e a precipitação média anual foi de 1.465,1mm no período de estudo (Estação climatológica da RECOR - www.recor.org.br). A região apresenta uma estação seca bem marcada, com os meses de maio a setembro recebendo apenas 6,8% da precipitação média anual. Aspectos florísticos da área de estudo e características gerais do Cerrado do DF são apresentados com mais detalhes em Ratter (1991) e Oliveira-Filho & Ratter (2002).

Foram considerados nesta tese os registros de criação de lagartas do período de 1991 a 2006. Cada registro do Banco de Dados correspondeu a um adulto (emergido no laboratório) de Lepidoptera ou de parasitóide(s) originário(s) de uma espécie de lagarta coletada em uma planta em determinada data. Mesmo quando os parasitóides eram gregários considerou-se como um único registro.

A maioria das plantas hospedeiras estudadas é lenhosa arbustiva e arbórea, entretanto espécies herbáceas e quatro espécies de monocotiledôneas (Arecaceae e Velloziaceae) estão incluídas. Em cerca de 70% das espécies de plantas (n=101 espécies) as coletas de lagartas foram realizadas, semanal ou quinzenalmente, por pelo menos um ano. As plantas foram minuciosamente vistoriadas e as lagartas foram coletadas e criadas em laboratório, independentemente do tamanho ou instar em que foram encontradas. Parte das espécies de Lepidoptera e suas plantas hospedeiras no Cerrado foram apresentadas em Diniz *et al.* (2001). A identificação das espécies de Lepidoptera foi feita, principalmente, por Vitor O. Becker (UnB), Keith Brown (Universidade de Campinas - UNICAMP) e Olaf Mielke (Universidade Federal do Paraná - UFPR).

Os parasitóides foram separados em Ordem, Família e morfo-espécies de Hymenoptera e Diptera por Raúl Laumann (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA – Brasília) e Rosevaldo Pessoa-Queiroz (UnB), de acordo com Wood (1987), Goulet & Huber (1993), Gibson *et al.* (1997) e Wharton *et al.* (1997), levando-se em consideração os critérios taxonômicos mais importantes para cada grupo, e adotando-se uma postura mais conservativa no estabelecimento de morfo-espécies. Para os propósitos deste trabalho, os lepidópteros foram classificados quanto a: (1) agrupamento de famílias (Macro/Micro); (2) amplitude de dieta (Restrita/Generalista); (3) construção de abrigo (Abrigo/Exposta); (4) coloração do tegumento (Colorido/Pálido); (5) estratégia de vida (Solitária/Gregária); (6) tipo de tegumento (Glabro/Não glabro); e (7) estação climática de ocorrência (Seca/Chuvosa). Os parasitóides foram classificados quanto à taxonomia (Diptera/Hymenoptera) e estação de ocorrência (Seca/Chuvosa). Foi considerada a data de coleta da lagarta e não a de emergência do lepidóptero ou parasitóide em laboratório.

Quanto ao agrupamento de famílias, seguiu-se a classificação de acordo com Scoble (1992): famílias de Lepidoptera que apresentam características mais primitivas são agrupadas entre os **microlepidópteros**, enquanto nos **macrolepidópteros** incluem-se aquelas que apresentam características mais derivadas. As divergências quanto ao estabelecimento de subfamília ou família foram mantidas, já que não prejudicam o parâmetro de agrupamento utilizado. Quanto à amplitude de dieta, foram consideradas lagartas de dieta **restrita** aquelas que se alimentam de plantas hospedeiras pertencentes a uma única família e **generalistas** aquelas que se alimentam de plantas hospedeiras pertencentes a duas ou mais famílias. Os registros únicos não foram considerados nas análises de amplitude de dieta. Foram consideradas como **construtoras de abrigos** aquelas que enrolam, juntam, cortam e/ou dobram folhas ou constroem estruturas com outros materiais e nelas permanecem; e **expostas** aquelas que não constroem nem utilizam tais estruturas. Lagartas com combinações de cores como amarelo, azul, branco, laranja, preto e vermelho no tegumento foram consideradas **coloridas**; já as que apresentaram cores mais claras como bege, cinza, marrom e verde, ou que se alimentavam encerradas em abrigos foram consideradas de cor **pálida**. Quando se alimentavam em grupos foram consideradas **gregárias** e quando isoladas, **solitárias**. As que apresentaram apenas setas primárias foram consideradas **glabras** e aquelas que apresentam pêlos, espinhos, prolongamentos do corpo, filamentos ou outras modificações morfológicas foram consideradas como **não glabras**.

Para verificar a variação de ocorrências durante o ano, os registros foram somados mês a mês para os 16 anos, sempre utilizando a data de coleta no campo. A ocorrência mensal de Lepidoptera foi calculada usando-se os registros do mês dividido pelo total de registros de lepidópteros (n=5.516). Para a ocorrência de parasitóides

(n=1.554) foram usados os registros do mês dividido pelo total geral de registros (Lepidoptera + parasitóides).

Capítulo I

**COMUNIDADES DE LAGARTAS DE MACRO E
MICROLEPIDÓPTEROS E SEUS PARASITÓIDES NO
CERRADO DO DISTRITO FEDERAL**

INTRODUÇÃO

Diversos fatores, bióticos e abióticos, podem influenciar a abundância de herbívoros de uma determinada região como, por exemplo, parâmetros climáticos, disponibilidade e qualidade de alimento e ação de inimigos naturais. O debate tem se concentrado em saber se os fatores ‘bottom-up’ (limitação de alimento, arquitetura e defesa da planta hospedeira) ou os fatores ‘top-down’ (pressão seletiva exercida por seus predadores, parasitóides e patógenos) são os mais importantes (Hunter, 2001). Enquanto a escola ‘bottom-up’ discute se o que mais conta é a quantidade ou a qualidade dos recursos alimentares (Stiling & Moon, 2005), outros autores destacam a importância da ‘hipótese dos inimigos naturais’ e sugerem que o tamanho das populações de herbívoros é freqüente e severamente limitado pelo terceiro nível trófico (Cornell & Hawkins, 1995; Hawkins *et al.*, 1997; Cornell *et al.*, 1998). Estudos mais recentes (Boyer *et al.*, 2003; Gratton & Denno, 2003) levantaram a questão de que a variação climática sazonal pode influenciar tanto os fatores ‘bottom-up’ quanto os ‘top-down’ e, até mesmo, determinar a prevalência de um deles.

A riqueza e a abundância de espécies são os dois principais parâmetros que diferenciam o padrão de comunidades nas regiões tropical e temperada. Geralmente, a fauna de insetos herbívoros tropicais caracteriza-se pela alta riqueza de espécies e pela baixa abundância da maioria delas. Nos trópicos, especialmente, os lepidópteros constituem um dos grupos mais importantes de herbívoros. No cerrado do Distrito Federal, essa fauna caracteriza-se pela baixa abundância e freqüência de indivíduos em cada planta hospedeira e pela alta riqueza de espécies (Price *et al.*, 1995; Morais *et al.*, 1996; Diniz & Morais, 1997; Morais & Diniz, 2004). A predominância de espécies de microlepidópteros na composição da comunidade e sua importância em número de indivíduos (Diniz *et al.*, 2001); a marcada sazonalidade de riqueza e abundância de espécies, com um pico máximo

de ocorrência no início da estação seca (maio, junho) (Morais *et al.*, 1999); e uma alta proporção de espécies de lagartas com especificidade de dieta (Marquis *et al.*, 2002a), são aspectos da lepidopterofauna local bem documentados na literatura.

Parasitóides podem ser considerados espécies-chave para a manutenção do equilíbrio das comunidades onde estão inseridos, funcionando como reguladores de densidade populacional de outros insetos (Stireman & Singer, 2003b). Diferenças comportamentais, químicas ou morfológicas dos insetos herbívoros resultam em vulnerabilidades diferenciais a parasitóides (Gentry & Dyer, 2002). Os parasitóides podem exercer forte pressão de seleção em diversos aspectos comportamentais do hospedeiro, que podem incluir o forrageamento (Weseloh, 1993), a construção de abrigos (Loeffer, 1996) e a utilização de compostos químicos das plantas hospedeiras (Nishida, 2002). Espécies de lagartas de diferentes grupos taxonômicos usam seda de diversas maneiras para prender folhas e/ou outros materiais na construção de tendas, teias, abrigos tubulares e, ainda, de cestos ou abrigos mais complexos que carregam consigo (Stehr, 1987). Construir abrigos é um comportamento comum entre microlepidópteros, especialmente entre os Elachistidae, Oecophoridae, Tortricidae e Gelechiidae (Capuccino, 1993).

Os abrigos das lagartas podem ser aparentes aos parasitóides devido ao sedentarismo das mesmas (Hawkins, 1994). Sinais químicos como seda ou o acúmulo de fezes funcionam, também, como pistas facilitando a localização das lagartas pelos parasitóides (Gentry & Dyer, 2002). Entretanto, outros trabalhos mostram que os abrigos podem funcionar, para muitas espécies, como proteção contra parasitóides, predadores e dissecação, além de propiciarem microclima favorável ao desenvolvimento das lagartas (Loeffer, 1996).

Os herbívoros generalistas percebem o ambiente em uma escala mais fina, por possuírem uma gama maior de receptores e sensilas que aqueles de dieta restrita que o

percebem numa escala ambiental mais grosseira, por possuírem menos receptores (Howe & Westley, 1988) e, isso certamente interfere na história natural e na dinâmica populacional desses herbívoros. No caso das lagartas de dieta restrita, as plantas podem ser usadas como pistas pelos parasitóides na busca de seus hospedeiros, facilitando o encontro das mesmas (Vinson, 1981; Weseloh, 1993). Por outro lado, ao consumir grande número de espécies de plantas, as lagartas podem se beneficiar de uma variedade maior de aspectos morfológicos, químicos e arquitetônicos das plantas hospedeiras, tornando-se menos vulneráveis aos inimigos naturais (Bernays & Chapman, 1994).

O presente trabalho tem por objetivo verificar os padrões de parasitismo da lepidopteroфаuna do cerrado do Distrito Federal, baseado em dados de criação de lagartas acumulados ao longo de 16 anos e verificar, ainda, qual a influência dos aspectos climáticos (seca e chuva), comportamentais (construção ou não de abrigo, dieta restrita ou generalista) e de agrupamento de famílias (macro ou microlepidópteros) na suscetibilidade das lagartas aos parasitóides Diptera e Hymenoptera. Para atingir os objetivos, quatro perguntas guiaram o trabalho: a) o cerrado difere na proporção de macro e microlepidópteros em relação aos outros programas de coleta e criação de lagartas? b) os himenópteros parasitóides estão mais associados aos micro que aos macrolepidópteros no cerrado? c) há um maior ataque de parasitóides a lagartas na estação chuvosa? d) lagartas expostas e de dieta restrita são mais atacadas que aquelas construtoras de abrigos e de dieta generalista?

METODOLOGIA

Para este trabalho foi utilizado o Banco de Dados do Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado”, Distrito Federal, Brasil, já descrito anteriormente (1991-2006), e

para as comparações de micro e macrolepidópteros foram utilizados os dados da composição da comunidade de lepidópteros folívoros externos de outros sete programas de coleta e criação de lagartas em áreas de savana e de floresta no continente americano: Equador, Panamá, Costa Rica, Estados Unidos (Arizona, Louisiana e Connecticut) e Canadá. Essas informações foram obtidas no site <http://www.tulane.edu/~ldyer/meta/allist.htm>. Os lepidópteros de todos esses programas, inclusive os do Brasil (Distrito Federal), foram subdivididos em macro e microlepidópteros conforme Scoble (1992).

Dados meteorológicos como temperatura média, umidade relativa do ar e precipitação do período do estudo foram obtidos a partir do site da RECOR - www.recor.org.br – da estação climatológica localizada na APA Gama Cabeça de Veado.

Para verificar a variação de ocorrências durante o ano, os registros foram somados mês a mês para os 16 anos. A ocorrência mensal de Lepidoptera foi calculada usando-se os registros do mês dividido pelo total de registros de lepidópteros (5.516). Para a ocorrência de parasitóides foram usados os registros do mês dividido pelo total geral de registros (Lepidoptera + parasitóides).

Os dados de abundância mensal de Lepidoptera e de parasitóides, por apresentarem um comportamento periódico, foram submetidos a análises circulares usando o programa Oriana ver. 4.0 (Kovach, 2007). Os meses foram convertidos em ângulos, sendo calculados o ângulo médio (mês médio) e a dispersão angular (desvio padrão) para identificar o período de maior concentração de dados.

As relações entre a abundância de Lepidoptera e de seus parasitóides, dentro e entre as estações do ano, bem como entre agrupamentos de famílias, hábito de construção de abrigos e amplitude de dieta foram analisadas pelo teste de Qui-quadrado, com um

limite de confiança de 95%. Para a análise de amplitude de dieta, registros únicos foram desconsiderados. Usou-se o pacote estatístico BIOESTAT 4.0 (Ayres *et al.*, 2005).

A análise de classificação aglomerativa (Unweighted Pair-Groups Method using Arithmetic Averages – UPGMA) foi utilizada para uma melhor caracterização das semelhanças entre as faunas de oito programas de coleta e criação de lagartas no continente americano, usando o pacote VEGAN do programa R (R Development Core Team, 2004). Essa análise foi feita com base no número de espécies por família de Lepidoptera registrado para cada local.

RESULTADOS

O Banco de Dados do período considerado forneceu um total de 7.070 registros, sendo 5.516 de Lepidoptera e 1.554 de parasitóides (Diptera e Hymenoptera). As lagartas foram encontradas em 101 espécies de plantas hospedeiras, distribuídas em 83 gêneros de 42 famílias. A composição da comunidade de lagartas folívoras externas no cerrado do Distrito Federal foi de 215 espécies de macrolepidópteros organizadas em 19 famílias (24,98% dos registros); e 327 espécies de microlepidópteros em 24 famílias (75,02% dos registros) (Tab. 01). Essa composição foi comparada com outros sete programas de coleta e criação no continente americano (Fig. 01).

A construção de algum tipo de abrigo é característica marcante da comunidade de Lepidoptera no cerrado local e cerca de 72% das lagartas coletadas apresentavam esse comportamento. As espécies de macro e microlepidópteros são bastante contrastantes quanto a este aspecto, pois enquanto nestes 90% das lagartas, pertencentes a 18 famílias, constroem abrigos; naqueles apenas 14% das lagartas, das famílias Hesperidae e Mimallonidae, o fazem.

Quanto à dieta, aproximadamente 57% das lagartas coletadas apresentavam dieta restrita a uma família de planta hospedeira, desconsiderados 191 registros únicos. Não houve diferença significativa entre a proporção de macro e microlepidópteros de dieta restrita ($\chi^2= 2,89$; $p=0,09$). A ocorrência de lagartas variou entre as estações ($\chi^2= 29,86$; $p< 0,0001$), com cerca 54% das coletas concentradas na estação seca. A predominância de microlepidópteros em ambas as estações é muito alta. Os macrolepidópteros corresponderam a cerca de 29% da coleta de lagartas na estação chuvosa, enquanto na seca, a apenas 20%.

Tabela 01. Composição da comunidade de macro e microlepidópteros, classificada conforme Scoble (1992), entre os folívoros externos no Cerrado do Distrito Federal. A porcentagem de registros está baseada apenas no número de Lepidoptera que emergiu no laboratório (5.516).

AGRUPAMENTO	FAMÍLIA	Nº DE ESPÉCIES	% REGISTROS
Macrolepidópteros	Apatelodidae	05	0.31
	Arctiidae	19	3.86
	Epiplemididae	02	1.27
	Geometridae	42	3.90
	Hedylidae*	01	0.33
	Hesperiidae	20	1.65
	Lasiocampidae*	05	0.51
	Lycaenidae	07	0.29
	Lymantriidae	04	1.11
	Mimallonidae	16	1.87
	Noctuidae	24	2.94
	Notodontidae	20	1.25
	Nymphalidae	06	0.45
	Oxytenidae*	01	0.29
	Papilionidae*	01	0.11
	Pieridae*	01	0.07
	Riodinidae	14	1.65
	Saturniidae	19	2.83
Sphingidae	08	0.31	
Microlepidópteros	Acrolepiidae*	01	0.05
	Agonoxenidae*	01	0.04
	Aididae	01	0.05
	Blastobasidae	01	0.02
	Cosmopterigidae	05	1.20
	Crambidae	09	0.71
	Dalceridae	06	1.14
	Elachistidae	104	23.86
	Gelechiidae	70	13.85
	Gracillariidae*	02	0.05
	Heliodinidae	02	0.16
	Immidae*	02	0.38
	Limacodidae	11	1.67
	Megalopygidae	14	2.36

Continuação da tabela 01.

AGRUPAMENTO	FAMÍLIA	Nº DE ESPÉCIES	% REGISTROS
Microlepidópteros	Momphidae*	01	0.09
	Oecophoridae	18	8.19
	Psychidae	04	0.15
	Pterophoridae	04	0.20
	Pyralidae	43	12.42
	Thyrididae	02	2.14
	Tortricidae	21	4.99
	Urodidae	01	0.24
	Yponomeutidae	02	0.85
Zygaenidae	02	0.22	
TOTAL	43	542	100.00

*Famílias em que não houve registro de ataque de parasitóides.

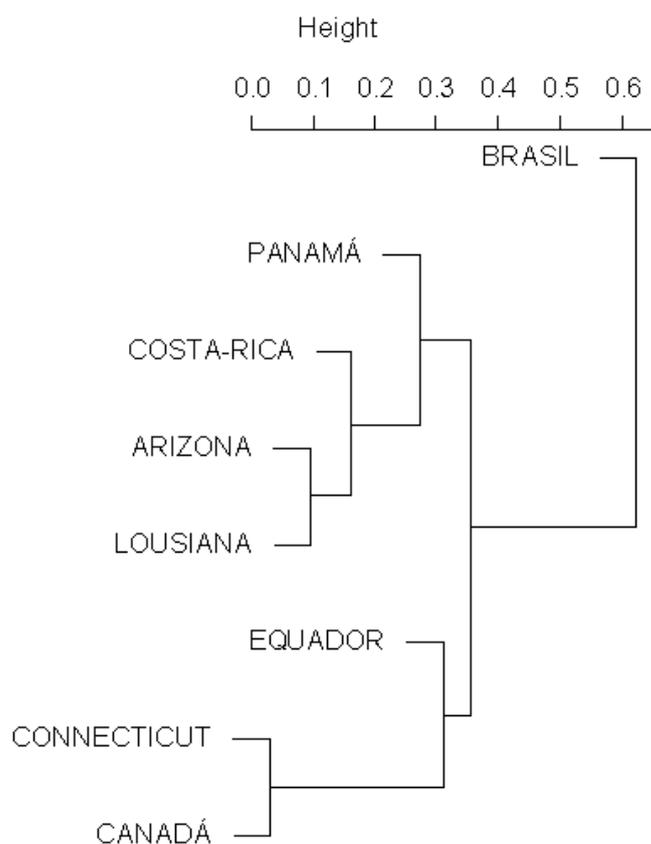


Figura 01. Classificação de oito programas de coleta e criação de lagartas no continente americano por UPGMA com base na composição de espécies em famílias de Lepidoptera: Brasil, Canadá, Costa Rica, Equador, Estados Unidos (Arizona, Connecticut e Louisiana) e Panamá. Fonte: <http://www.tulane.edu/~ldyer/meta/allist.htm>.

A comunidade de parasitóides foi composta de 146 morfo-espécies, sendo 114 delas pertencentes a 12 famílias de Hymenoptera e outras 32 pertencentes a três famílias de Diptera (Tab. 02). Os himenópteros representaram 78,02% dos registros de

parasitóides, enquanto os Diptera, 21,98%. Foram 111 morfo-espécies com abundância abaixo de 10 registros e apenas 35 com dez ou mais. As 35 morfo-espécies mais abundantes representaram 72,23% dos registros, sendo 23 de Hymenoptera (13 Braconidae, sete Ichneumonidae, duas Encyrtidae e uma Perilampidae) e 12 de Tachinidae (Diptera). Dezesesseis por cento de todos os registros de parasitismo foi causado por apenas duas morfo-espécies de Braconidae, msp. 23 e msp. 24, que foram altamente generalistas, gregárias (05-80 indivíduos) e que provavelmente são do mesmo gênero.

Tabela 02. Composição da comunidade de parasitóides que atacam lagartas folívoras externas no Cerrado do Distrito Federal, organizada por Ordem. A porcentagem de registros refere-se ao total de 1.554 registros de emergência de parasitóides no laboratório.

ORDEM	FAMÍLIA	Nº DE MORFO-ESPÉCIES	% REGISTROS
Hymenoptera	Bethylidae	02	0.56
	Braconidae	45	45.4
	Chalcididae	13	3.06
	Elasmidae	01	0.09
	Encyrtidae	02	3.80
	Eucharitidae	01	0.09
	Eulophidae	09	2.50
	Eupelmidae	05	0.74
	Eurytomidae	01	0.09
	Ichneumonidae	29	18.7
	Perilampidae	03	2.04
	Pteromalidae	03	0.93
	Diptera	Conopidae	03
Syrphidae		02	0.19
Tachinidae		27	21.04
TOTAL	16	147	100.00

Do total considerado de lagartas (n=7.070), 21,98% apresentaram parasitóides. Quando o número total de coletas de lagartas e de registros de parasitóides foram detalhados mês a mês, a porcentagem de parasitismo variou de 16,8%, em agosto a 28,4%, em novembro e dezembro (Fig. 02). A Figura 03 apresenta as análises circulares e mostra que o mês médio da abundância de lagartas foi maio; e o de porcentagem do parasitismo foi dezembro, contudo houve uma concentração de dados em toda a estação chuvosa. A abundância dos parasitóides coincide com a abundância de hospedeiros.

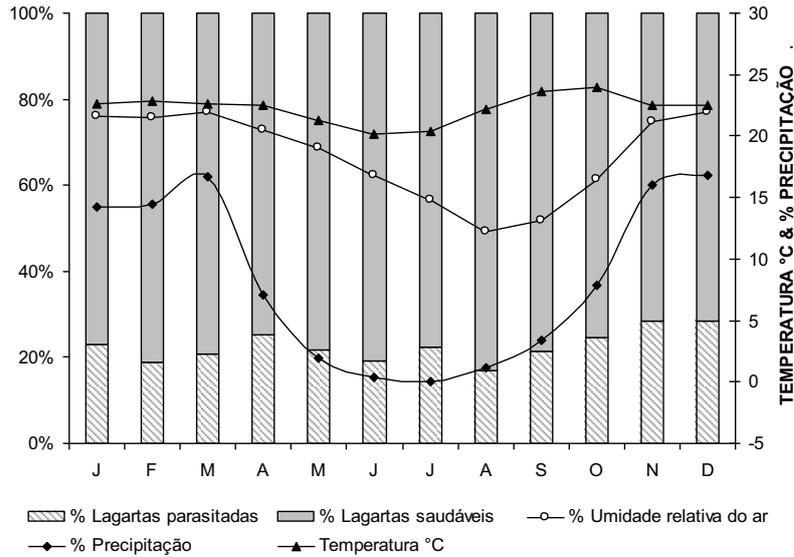


Figura 02. Parâmetros climáticos mensais e proporção de lagartas parasitadas. Cada medida mensal significa a média de determinado mês durante o período de 1991 a 2006.

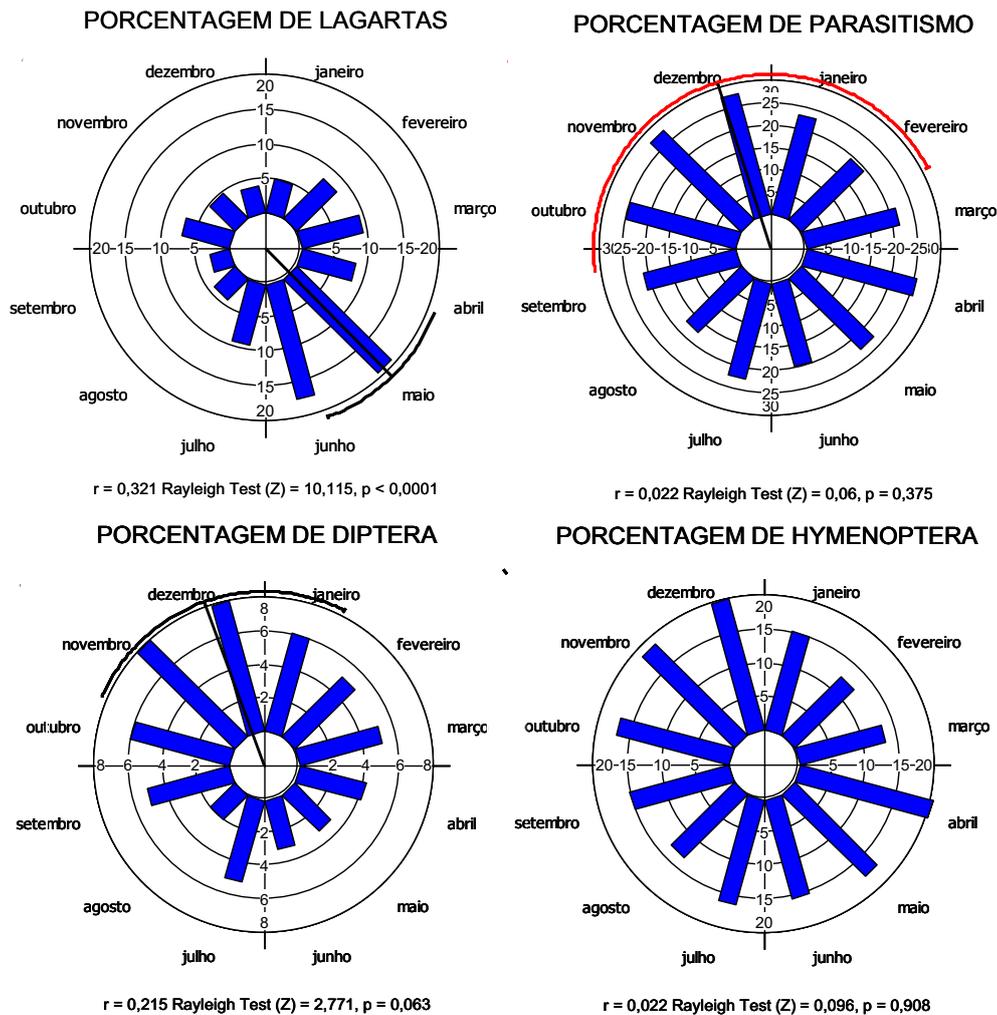


Figura 03. Análises circulares de porcentagens de lagartas coletadas e criadas até a emergência de adultos e de parasitismo (nº de registros de parasitismo do mês/total de registros do mês) total, por Diptera e por Hymenoptera.

Entre os macrolepidópteros, 22% das espécies foram parasitadas (n=47 espécies) e estes corresponderam a cerca de 68% das coletas dentro desse agrupamento de famílias. Entre os microlepidópteros, cerca de 27% das espécies foram parasitadas (n=89), e estas representaram 75% dos registros de coletas. Assim, o maior número de registros de parasitóides foi observado entre os microlepidópteros, repetindo o padrão de abundância já exposto. Ao analisar os registros de macro e microlepidópteros, verificou-se um ataque de parasitóides proporcionalmente maior em macrolepidópteros ($\chi^2= 9,18$; $p=0,0024$). Não houve diferença significativa entre macro e microlepidópteros no ataque por Diptera ($\chi^2= 3,71$; $p=0,054$) e por Hymenoptera parasitóides ($\chi^2= 2,71$; $p=0,10$).

Ao comparar-se a incidência de parasitóides nas duas estações, as lagartas coletadas na estação chuvosa foram mais atacadas ($\chi^2= 5,80$; $p=0,02$), com uma proporção maior de microlepidópteros ($\chi^2= 4,23$; $p=0,04$). A maior diferença nessa proporção foi constatada na estação seca, quando cerca de 25% dos macrolepidópteros coletados estavam parasitados, contra 14% dos microlepidópteros ($\chi^2= 39,48$; $p<0,0001$). Quando o parasitismo foi discriminado por Ordem dentro das estações, não houve diferença estatisticamente significativa na incidência de Diptera entre macro e microlepidópteros ($\chi^2= 0,70$; $p=0,40$), nem na estação chuvosa ($\chi^2= 1,96$; $p=0,16$), nem na seca ($\chi^2= 0,37$; $p=0,54$). Em relação aos himenópteros, houve diferença na proporção de ataques; enquanto os microlepidópteros foram mais atacados na estação chuvosa ($\chi^2= 10,31$; $p=0,0013$), os macrolepidópteros o foram na seca ($\chi^2= 39,99$; $p<0,0001$).

Entre os Diptera parasitóides, 67% emergiram das pupas de seus hospedeiros versus apenas 39% dos Hymenoptera ($\chi^2= 75,20$; $p< 0,0001$). Os parasitóides da Ordem Hymenoptera responderam por 72% dos registros. De modo geral, lagartas expostas foram mais fortemente atacadas por parasitóides do que aquelas que constroem algum tipo de

abrigo ($\chi^2= 13,77$; $p=0,0002$). Lagartas de dieta restrita foram mais vulneráveis aos parasitóides que aquelas que apresentaram dieta generalista ($\chi^2= 29,52$; $p<0,0001$).

DISCUSSÃO

A composição da comunidade de macro e microlepidópteros do Cerrado destaca-se muito dos demais locais do continente, sejam elas tropicais ou não (Fig. 01 e Apêndice A). Houve uma marcada predominância de macrolepidópteros nos outros locais. É intrigante que algumas das grandes famílias de microlepidópteros bem representadas em locais de clima temperado, como Gelechiidae, Pyralidae e Tortricidae (Scoble, 1992), são pouco freqüentes nas listas de coleta dos outros locais. Mesmo famílias essencialmente tropicais como Zygaenidae e Elachistidae (Scoble, 1992) praticamente estão restritas às coletas no Brasil. A maioria dos macrolepidópteros (86%) não constrói abrigos, sendo encontrada e coletada com relativa facilidade. É comum o uso de um guarda-chuva entomológico e um bastão utilizado para bater nas plantas na coleta de lagartas, tanto no Arizona (EUA) quanto na Costa Rica (Dyer, com. pess.). Isso parece explicar, em parte, a pouca representatividade de microlepidópteros nas coletas, uma vez que aqueles que constroem abrigos podem estar firmemente presos à planta hospedeira e, não se desprenderem com facilidade do substrato, fato esse já constatado no cerrado. Assim, se essa técnica de coleta fosse empregada no cerrado, a abundância seria ainda mais baixa.

Por outro lado, há uma tendência generalizada de coletar lagartas nos últimos instares (Stireman *et al.*, 2005), sendo que a região do Cerrado, a Reserva de Guanacaste (Costa Rica) e Maryland (EUA) (Barbosa *et al.*, 2004) são os únicos lugares em que se coleta e cria lagartas em qualquer instar. A coleta direcionada aos últimos instares, apesar de propiciar um maior tempo de exposição aos parasitóides (Gentry & Dyer, 2002),

certamente subestima o parasitismo, uma vez que já é conhecido o fato de muitos parasitóides discriminarem a idade ou instar de seus hospedeiros (Reavey, 1993; Terkanian, 1993; Seymour & Jones, 2001). Outro ponto negativo neste tipo de coleta é que muitos indivíduos maduros de microlepidópteros podem não ser coletados por serem confundidos com lagartas de primeiros instares. Daí, parte da diferença encontrada em relação aos macro e microlepidópteros pode ser atribuída às diferenças metodológicas de coleta nas diversas localidades.

Os Diptera têm sido apontados como os principais parasitóides que atacam lagartas tanto em regiões temperadas (Sheehan, 1994) quanto em algumas tropicais (Janzen, 1995; Gentry & Dyer, 2002; Stireman & Singer, 2003b). Também neste aspecto, o Cerrado destoa pois apresentou a maioria dos registros de parasitismo causada por Hymenoptera (Morais *et al.*, 1996; Morais *et al.*, 1999; Laumann *et al.*, 2002). É sabido que, de modo geral, Diptera parasitóides apresentam uma maior plasticidade e resistência aos sistemas de defesa do hospedeiro que os Hymenoptera (Feener Jr. & Brown, 1997), o que resulta em um tempo adicional de desenvolvimento do hospedeiro em razão dessa tolerância. Assim a coleta tardia pode ser um viés na obtenção de mais Diptera que Hymenoptera parasitóides. Os resultados apresentados neste trabalho corroboram a tendência que os Diptera têm de permitir que seus hospedeiros atinjam outros estágios do ciclo de vida, pois 67% deles emergiram de pupas contra 39% em Hymenoptera. O balanço entre o número de espécies de macro e microlepidópteros nos diversos pontos do continente é menos responsável pelas diferenças entre as proporções de parasitismo causadas por Diptera e Hymenoptera que a tendência de se coletar lagartas de último instar. Basta comparar os resultados deste trabalho com o que foi obtido em matas ripárias em Maryland (EUA), onde 22,65% das lagartas coletadas estavam parasitadas, sendo 89% por Hymenoptera e

11% por Diptera (Barbosa *et al.*, 2004). Estas proporções são bastante próximas às encontradas no cerrado do Distrito Federal.

Quanto à abundância de lagartas, o Cerrado apresenta uma alta incidência de espécies raras e uma baixa proporção de ocupação de plantas, o que tem reflexo direto na composição da comunidade de parasitóides. Em outros ambientes, com características semelhantes como regiões de savana dos Estados Unidos, a riqueza de espécies de Lepidoptera é aproximadamente quatro vezes menor que no Cerrado, porém a abundância das espécies naquelas chega a ser 11 vezes maior (Price *et al.*, 1995). O padrão de abundância, dado o tipo de coleta intensiva no cerrado, é bastante robusto e não deve mudar com o acúmulo de dados.

Muitos estudos evidenciaram a sazonalidade de insetos no cerrado, dentre eles Pinheiro *et al.* (2002) mostraram que a maioria dos taxa de insetos são mais abundantes na estação chuvosa e, em relação às coletas de adultos de Lepidoptera, os trabalhos são sempre concentrados na estação chuvosa conforme se observa em Camargo & Becker (1998) e Ferro & Diniz (2007). As lagartas no cerrado também se revelaram altamente sazonais. Entretanto, há menos lagartas no campo na época da chuva, quando se deveria observar mais indivíduos. Vários fatores podem explicar essa contradição. Mais insetos no campo pode significar mais inimigos naturais de lagartas, pois nessa categoria há tanto predadores quanto parasitóides de todas as fases de seu desenvolvimento. As fortes chuvas que marcam o início da estação podem remover e, assim eliminar, principalmente os ovos e as lagartas de primeiros instares que estejam na superfície das folhas das plantas. Por outro lado, mariposas que ovipõem na face abaxial das folhas, como *Chlamydastis platyspora* (Meyrick, 1932) (Bendicho-López & Diniz, 2004) e *Gonioterma exquisita* Duckworth, 1964 (Pessoa-Queiroz & Diniz, 2007), são mais numerosas nessa estação. Outro fator que pode contribuir para diminuição das lagartas é a fenologia reprodutiva das

aves. A avifauna do cerrado, rica em espécies insetívoras, concentra sua reprodução na estação chuvosa (Macedo, 2002).

A porcentagem de parasitismo encontrada neste trabalho revela-se muito superior àquela apontada por Laumann *et al.* (2002), a partir da análise de um subconjunto do mesmo Banco de Dados. Naquele trabalho, a porcentagem geral de parasitismo foi de 7,5% enquanto agora, com o conjunto total de dados, houve um grande acréscimo de parasitismo com 22% das lagartas parasitadas. No entanto, a composição por Diptera e Hymenoptera apresentada por Laumann *et al.* (2002) permanece válida, o que pode indicar uma diferença real para os parasitóides de Lepidoptera no Cerrado, pelo menos no estágio larval.

A diferença na proporção de parasitismo ao se comparar lagartas construtoras de abrigos e expostas corrobora o papel protetor dos abrigos, já que, proporcionalmente, as lagartas expostas foram mais parasitadas. Isso também é corroborado pela literatura que sugere que as famílias de lepidópteros mais parasitadas (Dyer & Gentry, 1999) incluem aquelas de macrolepidópteros expostos, ainda que não sejam coincidentes com as famílias mais parasitadas no Cerrado.

Quanto à amplitude de dieta, lagartas de dieta restrita apresentaram proporções maiores de parasitismo, corroborando trabalhos anteriores que sugeriram que as características arquitetônicas e/ou químicas das plantas hospedeiras são importantes na vulnerabilidade das lagartas aos parasitóides (Vinson, 1981; Weseloh, 1993).

Em quase todos os parâmetros, a comunidade de Lepidoptera do Cerrado pode ser considerada como única no continente, tanto nos seus padrões de sazonalidade quanto nas proporções e composição de parasitismo, o que corrobora as conclusões de Marquis *et al.* (2002a) quanto à singularidade deste bioma já sugerida em relação à fenologia foliar das plantas hospedeiras, taxas de herbivoria e de idades relativas das folhas consumidas.

Certamente, os resultados apresentados aqui são considerados uma subestimativa de proporção de parasitismo de lepidópteros em geral, pois se trata apenas daquela que ocorre no estágio de lagarta. Para essa fase do desenvolvimento os dados revelaram que, em resumo, cerca de um quarto das lagartas do cerrado é parasitado, o que indica a grande pressão desse grupo na comunidade. A maioria dos parasitóides de lagartas no cerrado foi constituída por himenópteros (78%), mas a representatividade dos microlepidópteros (75%) na composição da comunidade local não foi determinante no predomínio destes parasitóides. A pressão de parasitismo foi mais pronunciada na estação chuvosa, a despeito da maior abundância de hospedeiros na estação seca. O ataque de parasitóides foi proporcionalmente maior em lagartas de macrolepidópteros, nas de dieta restrita e naquelas não construtoras de abrigos.

APÊNDICE A. Composição da comunidade de Lepidoptera folívoras externas de oito programas de coleta e criação de lagartas no continente americano, organizada em Macro e Microlepidópteros conforme Scoble (1992). BRA – Brasil; EQU - Equador; PAN – Panamá; COS - Costa Rica; ARI – Arizona; LOU – Louisiana; CON – Connecticut; e CAN - Canadá.

FAMÍLIA MACROLEPIDÓPTEROS	BRA ¹	EQU ²	PAN ²	COS ²	ARI ²	LOU ²	CON ²	CAN ²
Apatelodidae	05	01	04	13	01	-	03	-
Arctiidae	19	09	21	45	19	06	05	21
Bombycidae	-	-	01	05	-	-	-	-
Drepanidae	-	-	01	-	-	01	02	02
Geometridae	42	89	62	72	16	20	70	235
Hedylidae	01	-	-	-	-	-	-	-
Hesperiidae	20	10	50	39	09	09	01	03
Lasiocampidae	05	-	01	02	09	02	04	08
Lycaenidae	07	-	13	05	06	-	07	07
Lymantriidae	04	-	-	-	02	04	04	10
Mimallonidae	16	-	-	-	-	-	01	-
Noctuidae	24	07	20	53	31	38	91	204
Notodontidae	20	08	37	31	19	11	28	40
Nycteolidae	-	-	-	-	-	-	-	06
Nymphalidae	06	36	25	107	18	11	04	09
Oxytenidae	01	-	05	01	-	-	-	-
Papilionidae	01	-	03	09	05	02	01	03
Pieridae	01	06	05	11	03	02	-	01
Riodinidae	14	-	11	06	02	-	-	-
Saturniidae	19	20	09	25	15	06	06	16
Sphingidae	08	01	12	35	16	05	09	15
Uraniidae	02*	-	-	01	-	-	-	-
MICROLEPIDÓPTEROS								
Acrolepiidae	01	-	-	-	-	-	-	-
Agonoxenidae	01	-	-	-	-	-	-	-
Blastobasidae	01	-	-	-	-	-	-	01
Choreutidae	-	01	-	03	-	-	-	-
Coleophoridae	-	-	-	-	-	-	-	03
Cosmopterigidae	05	-	-	-	-	-	-	-
Crambidae	09	-	03	-	-	-	-	-
Dalceridae	06	-	01	-	-	-	-	-
Elachistidae	104	-	-	-	-	-	-	-
Gelechiidae	70	-	12	01	-	-	-	08
Gracillariidae	02	-	02	01	-	-	-	02
Heliodinidae	02	-	-	-	-	-	-	-
Immidae	02	-	-	-	-	-	-	-
Incurvariidae	-	-	-	-	-	-	-	01
Limacodidae	11	-	10	09	03	03	13	01
Lyonetiidae	-	-	-	-	-	-	-	01
Megalopygidae	15	01	02	03	04	02	01	-
Momphidae	01	-	-	-	-	-	-	-
Oecophoridae	18	-	23	01	-	-	-	04
Psychidae	04	-	07	-	01	-	-	-
Pterophoridae	04	-	-	-	-	-	-	-
Pyralidae	43	03	26	16	04	04	02	11
Sesiidae	-	-	-	-	-	-	-	01
Thyrididae	02	-	02	03	-	-	-	02
Tortricidae	21	-	30	11	01	-	-	35

Continuação do Apêndice A

FAMÍLIA MACROLEPIDÓPTEROS	BRA ¹	EQU ²	PAN ²	COS ²	ARI ²	LOU ²	CON ²	CAN ²
Urodidae	01	-	-	-	-	-	-	-
Yponomeutidae	02	-	03	01	-	-	-	03
Zygaenidae	02	-	-	-	-	01	-	-
TOTAL GERAL	542	192	401	509	184	127	252	653
TOTAL MACRO	215	187	290	460	175	117	236	580
% MACRO	39.67	97.40	72.32	90.37	95.11	92.13	93.65	88.82
TOTAL MICRO	327	5	111	49	9	10	16	73
% MICRO	60.33	2.60	27.68	9.63	4.89	7.87	6.35	11.18

¹ Banco de Dados do Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado”, do Distrito Federal

² <http://www.tulane.edu/~ldyer/meta/allist.htm>

* Epiplemidæ

Capítulo II

CARACTERÍSTICAS E POSSÍVEIS RELAÇÕES ENTRE LAGARTAS, SUAS PLANTAS HOSPEDEIRAS E SEUS PARASITÓIDES NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL

INTRODUÇÃO

As interações animal-plantas atuais são resultados de um processo evolutivo complexo, sendo ainda necessários muitos esforços em pesquisa básica para detecção de possíveis padrões e para o entendimento dos mecanismos que os governam (Marquis & Braker, 1994). Lagartas são os principais agentes defoliantes de qualquer ecossistema, natural ou cultivado, tanto em ambientes tropicais quanto em temperados (Barbosa, 1993). Nos neotrópicos, elas constituem cerca de 95% de todos os indivíduos consumidores de folhas (Janzen, 1981), sendo de longe os herbívoros mais importantes nesses ambientes. O cerrado *sensu lato* é rico em espécies de lepidópteros, o que pode ser evidenciado pela coleta de adultos (Brown Jr. & Mielke, 1967a; Brown Jr. & Mielke, 1967b; Pinheiro & Emery, 2006; Emery *et al.*, 2006), pelos dados de criação de imaturos (Diniz *et al.*, 2001) e pelas estimativas de diversidade (Becker, 1991).

A riqueza e abundância de espécies inserem-se no padrão tropical, com baixa proporção de lagartas em plantas hospedeiras, alta incidência de espécies raras e poucas espécies mais abundantes (Price *et al.*, 1995) e uma amplitude de dieta menor nas espécies mais abundantes no Cerrado do Distrito Federal (Diniz & Morais, 1997; Diniz *et al.*, 2001). Antes disso, Janzen (1988), na Costa Rica, verificou que 90% das espécies de lagartas alimentam-se de hospedeiros de apenas uma família. Entretanto, a maior especificidade de dieta dos insetos herbívoros nos trópicos não é consenso (Odegaard, 2000; Novotny *et al.*, 2002) tendo recentemente suscitado debates entre os que defendem baixa especificidade de dieta nos trópicos (Novotny & Basset, 2005) e aqueles que sustentam que os insetos tropicais apresentam dieta mais específica que os de regiões temperadas (Dyer *et al.*, 2007).

Vários fatores podem ser apontados como determinantes da abundância dos herbívoros, sendo que as temáticas mais recorrentes são relacionadas à planta hospedeira e

aos inimigos naturais. Quando se consideram as vantagens e desvantagens para a planta, o grau de especialização da fauna de herbívoros tem muitos desdobramentos. Plantas atacadas principalmente por espécies de dieta generalista podem escapar destes herbívoros no tempo evolutivo, distinguindo-se quimicamente de suas vizinhas (com as quais compartilham herbívoros), através de novos dissuasivos como toxinas; em contrapartida, pode ser muito mais difícil de se esquivar de uma fauna de herbívoros constituída principalmente por espécies de dieta mais restrita (Marquis *et al.*, 2002a). Quando se considera o mesmo para os herbívoros, pode-se inferir que a qualidade nutricional das folhas declina com o desenvolvimento e como a fêmea deve otimizar a sobrevivência de sua prole, isto pode implicar na rejeição de plantas hospedeiras de baixa qualidade nutricional (Alonso & Herrera, 2000).

Parasitóides e predadores podem exercer forte pressão de seleção em diversos aspectos comportamentais do hospedeiro, que podem incluir a utilização de compostos químicos das plantas hospedeiras (Nishida, 2002), a construção de abrigos (Stehr, 1987) e o forrageamento (Weseloh, 1993; Bernays & Chapman, 1994). Diversas adaptações e hábitos observados atualmente entre as lagartas podem ter sido favorecidos sob tal pressão, como tipo de coloração, prolongamentos do corpo, espinhos e pêlos urticantes ou densos, secreções desagradáveis ou irritantes e a construção de abrigos.

Padrões de associação entre herbívoros e suas plantas hospedeiras têm sido concebidos como reflexos das características da planta como previsibilidade do recurso alimentar no tempo e espaço e idade relativa das folhas (Cates, 1980), sua composição nutricional (Alonso & Herrera, 2000), suas defesas químicas e fenologia (Van Asch & Visser, 2007). Outras abordagens sobre a importância da planta hospedeira, como o potencial de influenciar no sucesso dos inimigos naturais de seus herbívoros (Price *et al.*, 1980; Turlings *et al.*, 1995), têm sido retomadas. Mais recentemente alguns estudos

demonstraram que há diferença no parasitismo em uma mesma espécie de Lepidoptera em diferentes plantas hospedeiras (Le Corff *et al.*, 2000) e entre várias espécies de macrolepidópteros em *Acer negundo* e *Salix nigra* (Barbosa *et al.*, 2000). Lill *et al.* (2002), mostraram que as proporções de parasitismo são extremamente dependentes das características da planta hospedeira. Isto pode ser melhor compreendido quando se observa que aspectos relativamente simples como a arquitetura da planta, podem ter uma grande influência na determinação do ataque e composição da sua comunidade de herbívoros (Marquis *et al.*, 2002b).

Os padrões obtidos no capítulo anterior apontaram uma maior pressão de parasitismo em lagartas de dieta restrita, em macrolepidópteros e naquelas que se alimentam expostas na planta hospedeira. Assim, o presente trabalho analisou as possíveis explicações para esses resultados e teve como objetivos verificar as diferenças na proporção de parasitismo de lagartas encontradas (1) em diferentes gêneros de plantas hospedeiras e (2) entre famílias de Lepidoptera no cerrado do Distrito Federal; e (3) relacionar as características das plantas e das lagartas com outras variáveis como amplitude de dieta, construção ou não de abrigos e entre macro e microlepidópteros. As seguintes questões serão discutidas neste capítulo: a) gêneros de plantas com mais indivíduos ou espécies de lagartas de dieta restrita apresentam maior proporção de parasitismo? b) famílias de lagartas mais protegidas de predadores são mais parasitadas? c) há diferença de pressão de parasitismo por Diptera e Hymenoptera entre as famílias de lepidópteros e os gêneros de planta hospedeira?

METODOLOGIA

Foi extraído um subconjunto de registros do Banco de Dados, onde foram selecionados os gêneros mais comuns de plantas hospedeiras. Os critérios utilizados foram

a ocorrência de pelo menos seis eventos de parasitismo associados ao gênero e o número mínimo de 35 registros, incluindo-se parasitismo e emergência de adulto de Lepidoptera. Os dados de coleta de lagartas e de parasitismo foram somados mês a mês para cada gênero de planta. Os gêneros de plantas foram agrupados de acordo com a presença de nectários extra-florais (Nefs), tricomas, látex e de acordo com a forma de crescimento (erva, arbusto e árvore) (Mendonça *et al.*, 1998). Para o cálculo da proporção de parasitismo de lagartas em cada gênero de planta hospedeira, dividiu-se o número de registros de parasitismo observado no gênero pelo total dos registros (Lepidoptera adultos + parasitismo) associados àquele gênero. Para o cálculo de outras variáveis como proporção de lagartas de dieta restrita, construtoras de abrigo e divisão em macro e microlepidópteros fez-se o seguinte procedimento: dividiu-se o número de lagartas coletadas no gênero (parasitadas e não parasitadas) portadoras de determinada característica pelo número total.

Uma outra subamostra do Banco de Dados contendo apenas espécies de Lepidoptera cujas abundâncias foram superiores a cinco registros foi utilizada para a análise. As características das lagartas analisadas neste trabalho foram dicotomizadas (vide metodologia geral) quanto a agrupamento de famílias (Macro/Micro); amplitude de dieta (Restrita/Generalista); construção de abrigo (Abrigo/Exposta); coloração do tegumento (Colorido/Pálido); estratégia de vida (Solitária/Gregária); tipo de tegumento (Glabro/Não glabro); e estação climática de ocorrência (Seca/Chuvosa). A partir dessa análise, foram formados dois grupos de espécies de Lepidoptera: parasitados e não parasitados. Com o objetivo de estabelecer valores numéricos para os caracteres analisados, calculou-se a probabilidade de parasitismo para cada variação do mesmo caráter, pela razão entre o número de eventos de parasitismo associados a essa variação e o número total de lagartas coletadas portadoras dessa característica. Como se tratavam de variáveis dicotômicas, as

variações eram mutuamente exclusivas dentro de cada caráter, sendo possíveis várias combinações de características. Como o fato de ser construtora de abrigo não exclui a possibilidade de ser solitária ou gregária, cada variação de caráter apresentou uma probabilidade de parasitismo. Os registros foram agrupados por família e para cada uma delas, calculou-se número de adultos de Lepidoptera, de eventos de parasitismo e a proporção de parasitismo (número de registros de parasitismo/ número de registros de Lepidoptera + parasitismo). Para as análises estatísticas, foram excluídas as famílias em que não houve registro de parasitismo ou que tiveram menos de cinco.

Os dados de proporção de parasitismo de cada subconjunto detalhado acima, foram transformados em Arco seno (Arcsen) conforme proposto em Zar (1999), para normalização dos dados, o que permite o uso de análises paramétricas. Para verificar se havia relação entre as variáveis e seu grau de associação, fez-se regressão linear simples e múltipla. Usou-se também, em alguns casos, o coeficiente de correlação de Pearson. Todos os testes foram realizados através do pacote estatístico BIOESTAT 4.0 (Ayres *et al.*, 2005), com nível de significância de 5%.

RESULTADOS

No período de 1991 a 2006 houve um total de 7.070 registros sendo 5.516 de Lepidoptera e 1.554 de parasitóides (Diptera e Hymenoptera). Ao considerar o total de coletas que resultaram em adultos (n=7.070), 67% das espécies apresentaram abundância menor ou igual a cinco indivíduos, o que se traduz em 11% dos registros e, em relação às espécies de Lepidoptera (69%) o resultado foi semelhante e correspondeu a cerca de 13% dos registros (Fig. 01).

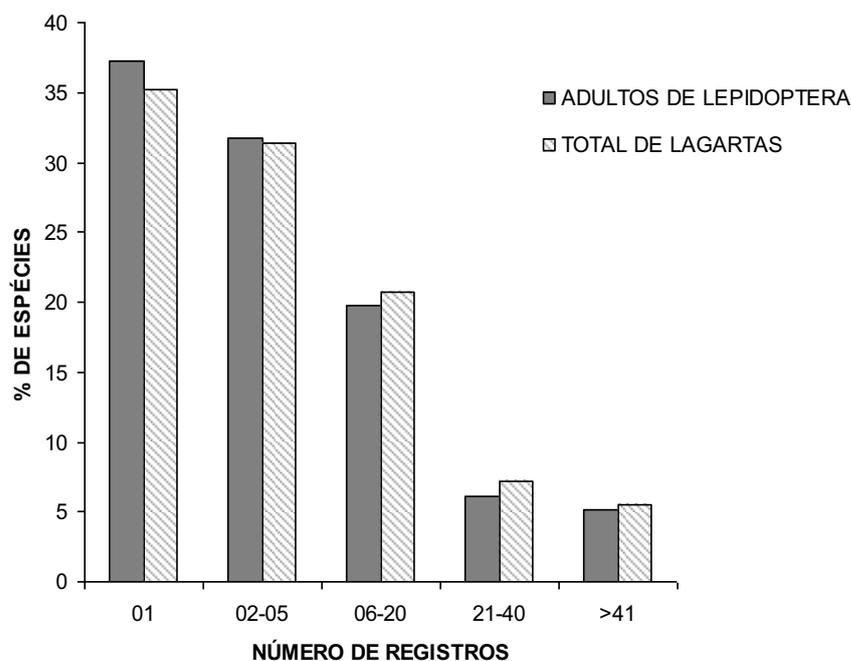


Figura 01. Variação da abundância de espécies de lagartas criadas com sucesso e parasitadas no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Os registros correspondem a 5.516 lagartas que atingiram a fase adulta de Lepidoptera e o total de lagartas corresponde à soma 5.516 adultos e mais 1.554 registros de parasitismo.

Variação de parasitismo nas lagartas entre os gêneros de planta hospedeira

Foram selecionadas e analisadas 44 espécies de plantas hospedeiras de 31 gêneros pertencentes a 20 famílias botânicas, que corresponderam a cerca de 92% de todos os registros de coleta de lagartas (Apêndice B). A incidência e a composição da comunidade de parasitóides foram bastante variáveis entre os gêneros de plantas, com ataques de 7% das lagartas em *Eremanthus* a 33% em *Rourea* (Fig. 02), independentemente da presença de características como tricomas foliares, látex ou Nefs ou da forma de crescimento. Apesar da predominância de parasitóides da ordem Hymenoptera, as proporções desse grupo em *Protium* (33%), *Pouteria* (35%), e *Miconia* (42%) mostram que as faunas de lagartas associadas a estas plantas sofrem maior parasitismo por Diptera. Para as outras espécies a proporção de registros de himenópteros variou de 52% em *Styrax* a 100% em *Hymenaea* e *Connarus*. A proporção de parasitismo total e a abundância de lagartas entre os 31 gêneros variaram ao longo do ano (Fig. 03A) e, essa variação é praticamente a

mesma quando se separam 20 gêneros de árvores (Fig. 03B), já quando se separam 11 gêneros de arbustos as tendências são bastante contrastantes a partir de julho (Fig. 03C).

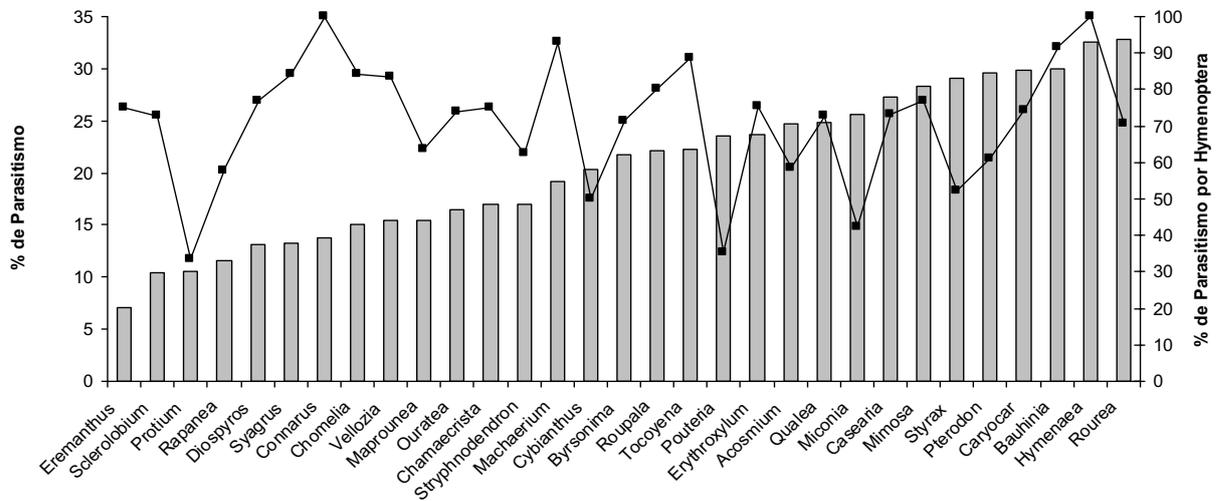


Figura 02. Variação da proporção de parasitismo em lagartas encontradas em diferentes gêneros de plantas hospedeiras no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Colunas - número de parasitoides de lagartas por gênero de planta dividido pelo total de registros de parasitoides e de adultos de Lepidoptera; linha - número de parasitoides da ordem Hymenoptera por gênero de planta dividido pelo total de registros de parasitoides.

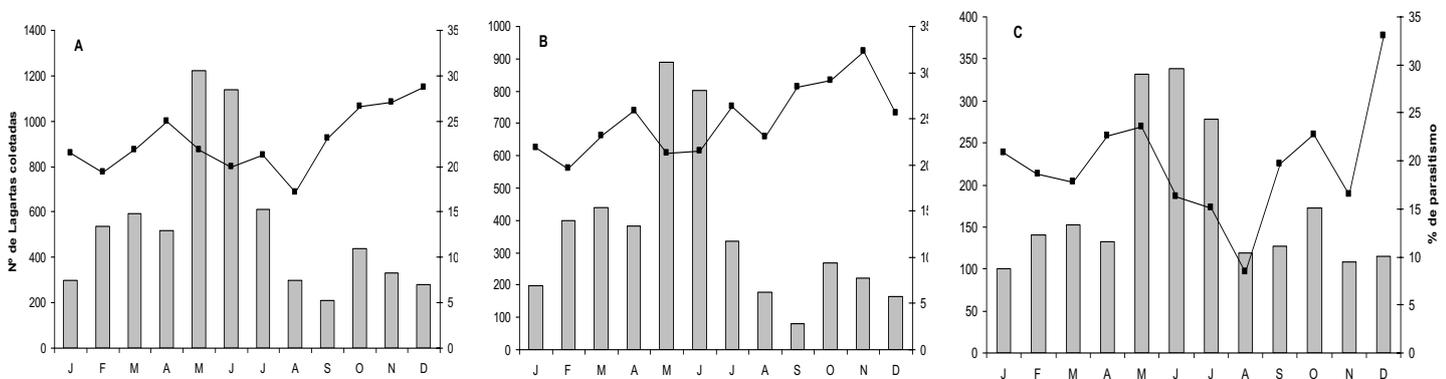


Figura 03. Variação temporal da proporção de parasitismo entre gêneros de plantas hospedeiras no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Colunas - número de lagartas coletadas e criadas com sucesso a cada mês; linha - número de parasitoides Hymenoptera dividido pelo total de registros de parasitoides por mês; A) todos os gêneros (n=31); B) todos os gêneros de árvore (n=20); C) todos os gêneros de arbustos (n=11).

O teste de regressão linear simples mostrou que a variação da proporção de parasitismo total (Hymenoptera e Diptera) entre plantas hospedeiras apresenta relação negativa e significativa com a proporção de: a) lagartas de dieta restrita ($F_{1, 29} = 4,55$; $p = 0,04$) (Fig. 04A); b) lagartas construtoras de abrigo ($F_{1, 29} = 4,69$; $p = 0, 04$) (Fig. 04B);

c) registros de microlepidópteros associados às plantas hospedeiras ($F_{1,29} = 4,89$; $p = 0,03$) (Fig. 04C). Quando foi feita uma regressão linear múltipla com as três variáveis independentes, houve também uma relação significativa ($F_{3,27} = 3,10$; $p = 0,04$).

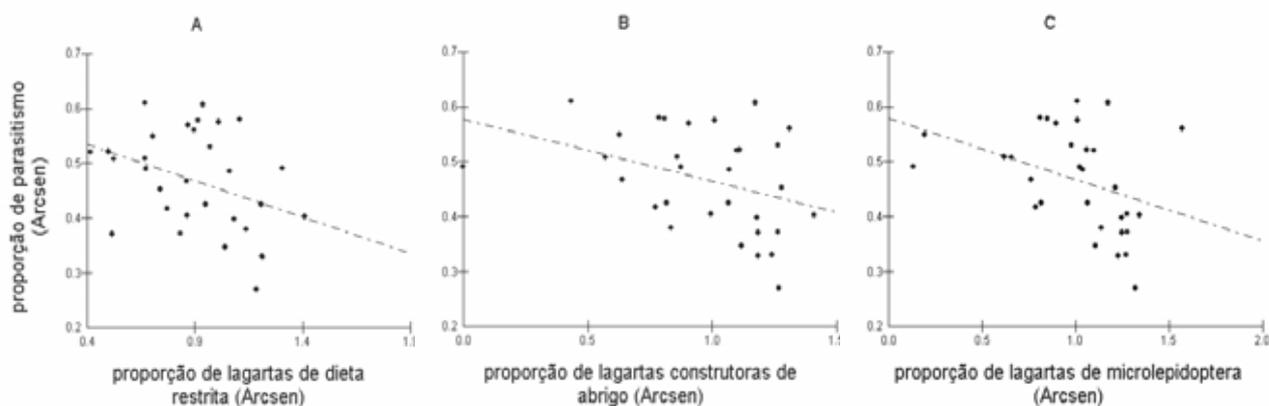


Figura 04. Relação entre a proporção de lagartas parasitadas encontradas em 31 gêneros de plantas hospedeiras e a proporção de A) lagartas de dieta restrita; B) lagartas construtoras de abrigo; e C) registros de microlepidópteros.

A variação do parasitismo por Hymenoptera não está relacionada à proporção de lagartas de dieta restrita ($F_{1,29} = 0,98$; $p = 0,67$); nem à proporção de lagartas construtoras de abrigo ($F_{1,29} = 0,0008$; $p = 0,98$) ou de microlepidópteros ($F_{1,29} = 0,23$; $p = 0,64$) presentes nas faunas associadas a estas plantas hospedeiras. Não houve relação com as três variáveis em conjunto na regressão múltipla ($F_{3,27} = 0,50$; $p = 0,69$). Quanto à variação do parasitismo causado por Diptera, tampouco foi encontrada relação com a proporção de lagartas de dieta restrita ($F_{1,29} = 0,98$; $p = 0,67$); nem à proporção de lagartas construtoras de abrigo ($F_{1,29} = 0,0008$; $p = 0,98$) ou de microlepidópteros ($F_{1,29} = 0,23$ $p = 0,64$). Nenhuma relação foi revelada ao fazer regressão múltipla com as três variáveis em conjunto ($F_{3,27} = 0,50$; $p = 0,69$).

Varição de parasitismo entre famílias de Lepidoptera

Foram selecionadas e analisadas 181 espécies de Lepidoptera pertencentes a 36 famílias, que corresponderam a cerca de 80% de todos os registros de coleta e criação de

de lagartas (Apêndice C), sendo que 73 espécies não tiveram registro de parasitóides. Apenas as famílias Hedyliidae, Lasiocampidae, Lycaenidae, Oxytenidae e Papilionidae não apresentaram parasitismo. As outras famílias de Lepidoptera apresentaram perfis bastante variáveis quanto à incidência e composição da comunidade de parasitóides, variando de 3% das lagartas em Lymantriidae até 55% em Sphingidae (Fig. 05). Hymenoptera parasitóides foram os mais comuns, mas a pressão dos dípteros foi muito pronunciada em famílias como Megalopygidae (66%) Saturniidae (59%) Notodontidae (57%) Oecophoridae (53%) e Limacodidae (50%); em Lymantriidae, Heliodinidae, Dalceridae, Apatelodidae, Nymphalidae e Sphingidae todos os parasitóides foram Diptera. Nas demais 20 famílias, mais de 50% dos registros de parasitismo corresponderam aos Hymenoptera.

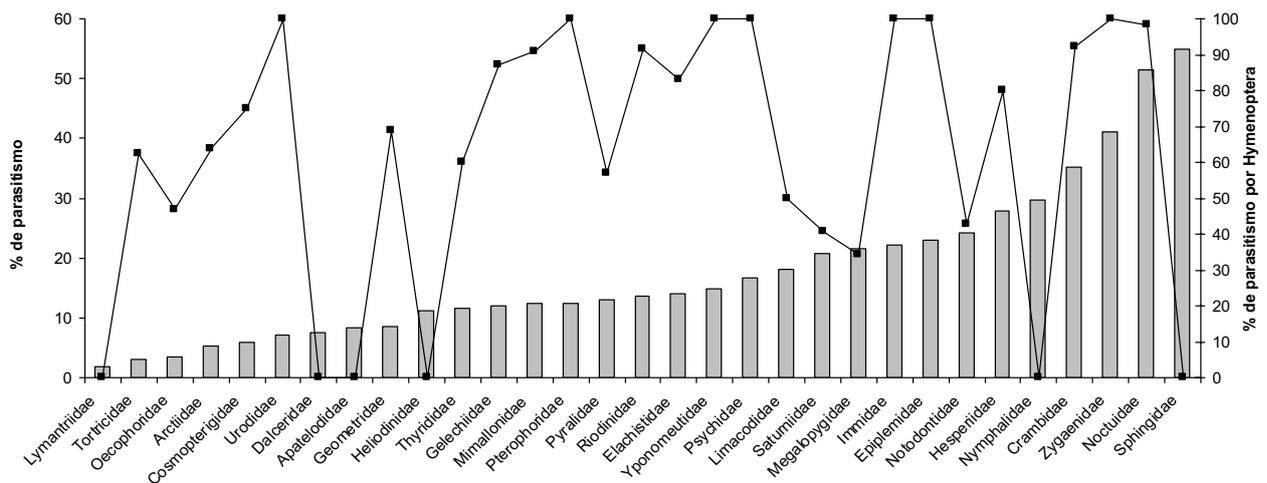


Figura 05. Variação da proporção de parasitismo entre famílias de Lepidoptera no cerrado do Distrito Federal. Colunas - número de parasitóides por família dividido pelo total de registros de parasitóides e de adultos de Lepidoptera; linha - número de parasitóides himenópteros por família de Lepidoptera dividido pelo total de registros de parasitóides.

Os testes de regressão linear simples revelaram que a variação de parasitismo total entre as famílias de Lepidoptera tem relação positiva e altamente significativa com a proporção de lagartas de dieta restrita ($F_{1, 22} = 8,87$; $p = 0,007$) (Fig. 06A). Não foi encontrada relação significativa com a proporção de lagartas construtoras de abrigos, com tegumento glabro, com a coloração forte ou com o fato de serem solitárias. Várias combinações das variáveis apresentaram relações com a proporção de parasitismo total

através do teste de regressão linear múltipla, inclusive o conjunto de todas ($F_{5, 18} = 4,67$; $p = 0,007$). Entretanto, em todas as combinações a proporção de lagartas de dieta restrita era sempre a responsável pela associação. Entre as famílias de Lepidoptera não construtoras de abrigo, também houve relação positiva e altamente significativa entre a variação de parasitismo total e a proporção de lagartas de dieta restrita ($F_{1, 11} = 12,81$; $p = 0,005$) (Fig. 06B), com um coeficiente de determinação de 49,6% (r^2_{ajustado}). Já entre as construtoras de abrigo, não foi detectada relação entre o parasitismo total e a proporção de lagartas de dieta restrita ($F_{1, 9} = 0,26$; $p = 0,62$) (Fig. 06C)

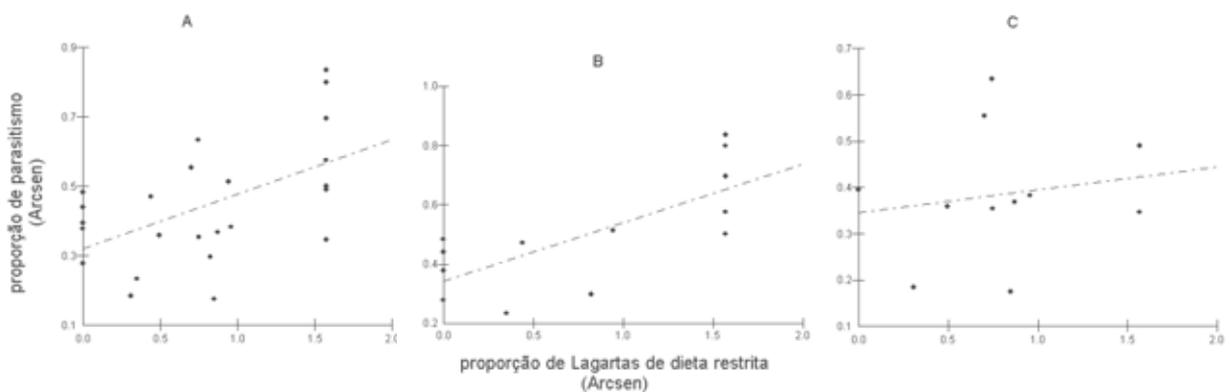


Figura 06. Relação entre a proporção de parasitismo total e de lagartas de dieta restrita encontrada em A) total de 24 famílias de Lepidoptera; B) 13 famílias de Lepidoptera não construtoras de abrigos; e C) 11 famílias de Lepidoptera construtoras de abrigos.

DISCUSSÃO

Alguns estudos realizados no Cerrado sugerem que as características da planta hospedeira podem influenciar a composição da fauna associada (Andrade *et al.*, 1999; Pessoa-Queiroz & Diniz, 2007). Entretanto, quando se trata de procurar padrões, um conjunto de grande diversidade botânica pode não traduzir isso em escalas maiores. Em se tratando de parasitismo, traços abrangentes e relativamente comuns na flora do Cerrado como a presença de tricomas, látex e Nefs ou mesmo formas de crescimento não foram suficientemente robustos para agrupar os gêneros. As regressões lineares simples para gêneros de plantas hospedeiras e famílias de Lepidoptera começaram por divergir quanto à

importância da amplitude de dieta na vulnerabilidade aos parasitóides. Como o conceito de dieta restrita utilizado aqui está atrelado à categoria taxonômica de família, vários gêneros de uma mesma família podem ter tido um compartilhamento de espécies e o valor desse caráter comportamental das lagartas pode ter sido diluído. No capítulo anterior, esse caráter foi bastante significativo para o conjunto de informações do Banco de Dados, sendo mais severamente parasitadas as espécies de dieta restrita, expostas e pertencentes ao grupo dos macrolepidópteros. Isso é coerente com as análises feitas por Dyer & Gentry (1999) com dados referentes aos trabalhos de controle biológico e que apontaram que herbívoros de dieta restrita e expostos são os mais suscetíveis a parasitóides. Como não houve relação significativa entre a proporção de parasitismo e de lagartas de dieta restrita entre os gêneros de planta, isso pode sugerir que mesmo espécies generalistas podem sofrer pressões de parasitismo diferenciadas de acordo com a planta hospedeira, como Askew (1994) propôs. Uma outra abordagem é que a composição de espécies que compartilham aquele recurso alimentar pode afetar a incidência desses inimigos naturais em tais lagartas, como mostrado por Stireman & Singer (2002) e Barbosa *et al.* (2007). Portanto, ainda que a planta, por seus atributos químicos, físicos e estruturais, possa influenciar o desenvolvimento e a taxa de parasitismo de seus consumidores, a convergência de características taxonômicas e/ou ecológicas de sua fauna associada pode constituir um importante fator que modula a vulnerabilidade da mesma aos parasitóides.

Outro ponto contrastante foi a questão da proporção de lagartas construtoras de abrigos. Houve uma relação negativa com a proporção de parasitismo entre os gêneros de plantas hospedeiras enquanto para as famílias de Lepidoptera tal relação não foi encontrada. Aliás, a função protetora dos abrigos em relação aos parasitóides é bastante controversa na literatura, pois enquanto alguns autores defendem que lagartas construtoras de abrigos fornecem pistas químicas (Gentry & Dyer 2002) e visuais (Hawkins 1994) aos

parasitóides, outros verificaram experimentalmente que os abrigos conferem proteção (Jones *et al.*, 2002). Quanto às famílias, esse quesito é ponto de separação dicotômica, há famílias inteiras que constroem abrigos e outras tantas em que esse comportamento não existe e, assim não foi suficiente para separá-las, daí o gradiente de parasitismo apresentado na figura 05. Por essa razão, as famílias de Lepidoptera foram separadas por critérios ecológicos em expostas e construtoras de abrigo. Para as construtoras de abrigo, a amplitude de dieta não estava relacionada à proporção de parasitismo enquanto para as lagartas expostas houve uma relação positiva e significativa. Quanto aos diversos gêneros de plantas, aqueles que apresentaram maior proporção de lagartas construtoras de abrigo e de microlepidópteros apresentaram menor incidência de parasitóides. Construir abrigos é um comportamento bastante comum entre microlepidópteros (Scoble, 1992), logo a proporção de microlepidópteros e de construtores de abrigos são bastante relacionadas. Barbosa (1993) citou estudos em que larvas de Pyralidae que fazem vários abrigos que ficam acumulados nas plantas (85% deles vazios) diminuem o sucesso reprodutivo dos parasitóides e aumentam as chances de sobrevivência das lagartas. Construir vários abrigos durante o desenvolvimento larval é muito comum nas lagartas do cerrado, esse comportamento faz com que o parasitóide aumente o tempo de procura e manipulação do hospedeiro e, assim, favorece hospedeiros potenciais. As observações de campo e a literatura indicam que dentro de algumas famílias de Lepidoptera é comum a construção de novos abrigos a cada ecdise (todos os Hesperiiidae, muitos Elachistidae) ou à medida que o recurso alimentar acaba (Crambidae, Oecophoridae, Gelechiidae) (Greeney & Jones, 2003; Bendicho-López & Diniz, 2004; e observações pessoais). Abrigos com pistas químicas ainda funcionais (fezes, seda e restos alimentares) são abandonados, e certamente servem para confundir, de modo especial, parasitóides quimicamente orientados e, por ainda mais tempo, aqueles visualmente guiados. Assim, ter muitos

microlepidópteros construtores de abrigo na lepidopterofauna de um gênero de planta pode criar um elemento novo que protege um grupo além da taxonomia.

Famílias de Lepidoptera, independentemente de serem macro ou micro, apresentaram vulnerabilidades diferenciadas em relação aos parasitóides. Considerando as mais atingidas por Diptera, com exceção de Oecophoridae e Heliodinidae, todas eram expostas e portadoras de adaptações especiais que são reconhecidas na literatura como eficazes contra predadores e, até mesmo, Hymenoptera parasitóides (Stehr, 1987; Scoble, 1992; Epstein *et al.*, 1994). Apatelodidae, Lymantriidae e Megalopygidae são bastante pilosas; Saturniidae são espinhosas; Dalceridae e Limacodidae possuem prolongamentos do corpo com substâncias adesivas ou viscosas; Sphingidae e Notodontidae possuem prolongamento ou adaptações na parte distal do corpo, sendo que nos últimos é comum encontrar glândulas secretoras de substâncias tóxicas e os Nymphalidae além de placas sobre o corpo, comumente apresentam espinhos (Stehr, 1987).

Para ilustrar, Epstein *et al.* (1994) mostraram que os Dalceridae possuem verrugas cheias de líquido pegajoso e extremamente eficiente para deter formigas, que ficam com as mandíbulas grudadas; esses autores destacam, ainda, que é um processo apenas mecânico, já que aparentemente não há substâncias tóxicas nesse líquido. Extrapolando essas conclusões, isso pode funcionar também para Hymenoptera parasitóides, já que uma cobertura densa dessas verrugas pode impedir ou dificultar a oviposição das vespas, pois há uma redução do espaço livre desse líquido. Talvez no caso específico de Dalceridae, a deposição de micrótipos (ovos minúsculos colocados sobre as folhas) pelos Tachinidae podem ser mais eficientes. Outros aspectos, como os comportamentais, também podem influenciar bastante em relação ao parasitismo. Bernays (1997) mostrou que lagartas expostas foram atacadas mais frequentemente devido à sua movimentação durante o forrageamento e que para alguns parasitóides essa pode ser a pista mais importante para

encontrar seus hospedeiros. Geometridae, Arctiidae, Gelechiidae e Oecophoridae frequentemente saltam da planta quando tocados (observação pessoal) e isso reforça suas defesas contra parasitóides e predadores. Apatelodidae costumam posicionar-se na face abaxial da folha, diminuindo sua conspicuidade. Megalopygidae eriçam seus pelos longos deixando suas setas urticantes mais aparentes quando são importunados. Talvez por essa razão os Hymenoptera parasitóides tenham menos sucesso nesta família.

A maioria das lagartas foi mais atacada por Hymenoptera, o que não pode deixar de ser considerado como um parâmetro de eficiência deste grupo na fauna local. A vulnerabilidade das famílias de Lepidoptera variou bastante e ainda que algumas características sejam boas preditoras dessa vulnerabilidade, fatores como a taxonomia do parasitóide podem ser determinantes. Dyer & Gentry (1999) apontaram características como ser glabra, ser menos colorida, ter dieta generalista e ser palatável ou neutra, são atributos que tornam as lagartas mais propensas à predação. Pode ser que estar mais protegida de predadores possa significar um recurso seguro e conveniente para parasitóides. Por mais que a lagarta seja bem protegida, comportamental, física ou quimicamente, isso será sempre relativo diante da diversidade de estratégias apresentadas pelos parasitóides.

Houve uma grande variação na proporção de lagartas parasitadas (7-33%) e na importância relativa de parasitóides dípteros e himenópteros entre os 31 gêneros de plantas hospedeiras. Os padrões não foram facilmente detectados. Houve uma tendência de lagartas que consomem determinados gêneros de plantas serem menos parasitadas se forem de dieta restrita, se permanecerem em abrigos e se forem microlepidópteros. Esses resultados aparentemente contrariam, em parte, o padrão obtido para a comunidade em geral. As famílias de Lepidoptera também apresentaram uma grande amplitude de proporções de parasitismo (3-55%). Os Hymenoptera foram mais comuns, mas a pressão

exercida pelos Diptera foi muito mais expressiva em algumas famílias. A variação do parasitismo foi maior naquelas famílias com maior número de espécies restritas e expostas.

APÊNDICE B. Gêneros de plantas hospedeiras com abundância superior a 35 registros no Banco de Dados “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado” no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Lepid.=lepidópteros adultos; paras.=parasitóides; proporções de lagartas: restr.=de dieta restrita; abrig.=construtoras de abrigos; micro.=microlepidópteros; Parasitóides Hym.=himenópteros e Dipt.=dípteros.

GÊNERO	Nº spp de plantas	Registros			Proporções					
		Lepid.	paras	total	paras	restr	abrig	micro	Hym	Dipt
<i>Acosmium</i> Schott	01	73	24	97	0.247	0.165	0.794	0.794	0.145	0.102
<i>Bauhinia</i> L.	01	28	12	40	0.300	0.800	0.500	0.525	0.275	0.025
<i>Byrsonima</i> Rich.	03	716	199	915	0.217	0.761	0.768	0.743	0.156	0.061
<i>Caryocar</i> Camb.	01	495	211	706	0.299	0.627	0.525	0.564	0.224	0.075
<i>Casearia</i> Jacq.	01	40	15	55	0.273	0.418	0.345	0.036	0.201	0.072
<i>Chamaecrista</i> Moench	03	39	8	47	0.170	0.660	0.532	0.532	0.127	0.043
<i>Chomelia</i> Jacq.	01	323	45	368	0.122	0.779	0.855	0.900	0.098	0.024
<i>Connarus</i> L.	01	44	07	51	0.137	0.824	0.549	0.824	0.137	0.000
<i>Cybianthus</i> Mart.	01	47	12	59	0.203	0.576	0.356	0.475	0.102	0.101
<i>Diospyros</i> Dalech	01	86	13	99	0.131	0.242	0.859	0.899	0.101	0.030
<i>Eremanthus</i> Less.	02	105	08	113	0.071	0.858	0.912	0.938	0.053	0.018
<i>Erythroxylum</i> P. Br.	04	800	248	1048	0.237	0.384	0.573	0.337	0.179	0.058
<i>Hymenaea</i> L.	01	27	13	40	0.325	0.650	0.850	0.850	0.325	0.000
<i>Machaerium</i> Pers.	01	59	14	73	0.192	0.452	0.918	0.877	0.178	0.014
<i>Maprounea</i> Aubl.	01	60	11	71	0.155	0.577	0.704	0.915	0.099	0.056
<i>Miconia</i> Ruiz & Pav.	02	131	45	176	0.256	0.682	0.909	0.688	0.108	0.148
<i>Mimosa</i> L.	01	36	13	49	0.265	0.609	0.935	1.000	0.219	0.066
<i>Ouratea</i> Aubl.	01	117	23	140	0.164	0.486	0.486	0.500	0.122	0.042
<i>Pouteria</i> Aubl.	01	55	17	72	0.236	0.250	0.292	0.375	0.083	0.153
<i>Protium</i> N.L. Burman	01	51	07	58	0.105	0.877	0.895	0.912	0.035	0.070
<i>Pterodon</i> Vogel	01	57	24	81	0.296	0.716	0.716	0.716	0.136	0.160
<i>Qualea</i> Aubl.	03	723	247	970	0.255	0.230	0.804	0.760	0.187	0.068
<i>Rapanea</i> Aubl.	01	199	26	225	0.116	0.742	0.809	0.800	0.067	0.049
<i>Roupala</i> Aubl.	01	229	65	294	0.221	0.388	0.588	0.728	0.178	0.043
<i>Rourea</i> Aubl.	01	84	41	125	0.328	0.384	0.176	0.716	0.234	0.094
<i>Sclerolobium</i> Vogel	01	95	11	106	0.104	0.877	0.858	0.887	0.076	0.028
<i>Stryphnodendron</i> Mart.	01	39	08	47	0.170	0.872	0.766	0.766	0.106	0.064
<i>Styrax</i> L.	01	56	23	79	0.291	0.582	0.620	0.608	0.151	0.140
<i>Syagrus</i> Mart.	03	125	19	144	0.132	0.549	0.910	0.917	0.111	0.021
<i>Tocoyena</i> Aubl.	01	91	26	117	0.222	0.932	0.000	0.017	0.196	0.026
<i>Yellozia</i> Vand.	01	33	06	39	0.154	0.974	0.974	0.949	0.129	0.025
TOTAL	44	5063	1441	6504	0.222	0.610	0.670	0.695	0.148	0.084

APÊNDICE C. Espécies de Lepidoptera com abundância superior a cinco registros no Banco de Dados “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado” no período de 1991 a 2006 no cerrado do Distrito Federal. Lepid.=lepidópteros adultos; paras.=parasitóides.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	LEPID.	PARAS.	TOTAL
Apatelodidae	<i>Apatelodes erubescens</i> Draudt, 1929	06	00	06
	<i>Apatelodes paraguayana</i> Schaus, 1927	05	01	06
Arctiidae	<i>Fregela semiluna</i> (Walker, 1854)	148	03	151
	<i>Hyperthaema</i> sp.01	06	02	08
	<i>Idalus</i> prop. <i>sublineata</i> (Rothschild, 1917)	08	02	10
	<i>Lophocampa citrina</i> (Sepp., [1852])	09	00	09
	<i>Paracles</i> sp.01	11	04	15
	<i>Paracles</i> sp.02	06	00	06
	<i>Pheia seraphina</i> (Herrich-Schäffer, 1854)	06	00	06
Cosmopterigidae	Cosmopterigidae sp.	18	00	18
	<i>Triclonella</i> sp.	45	04	49
Crambidae	<i>Psara obscuralis</i> (Lederer, 1863)	13	04	17
	Pyraustinae sp.02	11	09	20
Dalceridae	<i>Acraga infusa</i> Schaus, 1905	08	02	10
	<i>Acraga ochracea</i> (Walker, 1855)	07	01	08
	<i>Acraga</i> sp.01	16	00	16
	<i>Dalcera abrasa</i> Herrich-Schäffer, [1854]	13	00	13
	<i>Dalcerina tijucana</i> (Schaus, 1892)	17	02	19
Elachistidae	<i>Antaeotricha enodata</i> Meyrick, 1916	10	00	10
	<i>Antaeotricha</i> sp.	10	06	16
	<i>Antaeotricha</i> sp.03	199	24	223
	<i>Antaeotricha</i> sp.04	04	02	06
	<i>Antaeotricha</i> sp.05	31	01	32
	<i>Antaeotricha</i> sp.07	33	00	33
	<i>Antaeotricha</i> sp.11	30	00	30
	<i>Antaeotricha</i> sp.15	06	00	06
	<i>Antaeotricha spurcatella</i> (Walker, 1864)	20	01	21
	<i>Antaeotricha thysanodes</i> (Meyrick, 1915)	29	02	31
	<i>Cerconota achatina</i> (Zeller, 1855)	249	42	291
	<i>Cerconota sciaphilina</i> (Zeller, 1877)	06	00	06
	<i>Chlamydastis platyspora</i> (Meyrick, 1932)	22	01	23
	<i>Chlamydastis smodicopa</i> (Meyrick, 1915)	15	00	15
	<i>Costoma flavicosta</i> (R. Felder & Rogenhofer, 1875)	06	01	07
	<i>Gonioterma exquisita</i> Duckworth, 1964	69	33	102
	<i>Gonioterma ignobilis</i> (Zeller, 1854)	06	00	06
	<i>Gonioterma indecora</i> (Zeller, 1854)	76	26	102
	<i>Lethata anophthalma</i> (Meyrick, 1931)	27	02	29
	<i>Machimia oxybela</i> Meyrick, 1931	06	00	06
	<i>Stenoma cathosiota</i> Meyrick, 1925	54	32	86
	<i>Stenoma deltopis</i> Meyrick	09	00	09
	<i>Stenoma hoplitica</i> Meyrick, 1925	09	00	09
	<i>Stenoma muscula</i> (Zeller, 1877)	43	01	44
	<i>Stenoma ochricolis</i> (Zeller, 1877)	40	04	44
	<i>Stenoma phalocropa</i> Meyrick, 1932	11	01	12
	<i>Stenoma salome</i> Busck, 1911	21	00	21
	<i>Stenoma</i> sp.04	09	00	09
	<i>Stenoma</i> sp.09	28	03	31
	<i>Stenoma</i> sp.21	20	00	20
<i>Stenoma</i> sp.25	06	00	06	
<i>Stenoma</i> sp.27	06	00	06	

Continuação do Apêndice C.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	LEPID.	PARAS.	TOTAL	
Elachistidae	<i>Stenoma</i> sp.44	07	00	07	
	<i>Stenoma</i> sp.47	13	04	17	
	<i>Stenoma</i> sp.49	06	00	06	
	<i>Stenoma</i> sp.n. V.O.Becker	03	03	06	
	<i>Stenoma staudingerana</i> (Maassen, 1890)	47	03	50	
	Stenomatinae sp.04	06	00	06	
	<i>Timocratica melanocosta</i> Becker, 1982	09	03	12	
Epiplemidae	<i>Epiplema</i> sp.01	63	21	84	
	<i>Epiplema</i> sp.02	07	00	07	
Gelechiidae	<i>Anacamptis</i> sp.	28	01	29	
	<i>Aristotelia</i> sp.01	08	03	11	
	<i>Aristotelia</i> sp.03	07	00	07	
	<i>Compsolechia</i> sp.01	231	59	290	
	<i>Compsolechia</i> sp.07	16	05	21	
	<i>Compsolechia</i> sp.09	11	00	11	
	<i>Compsolechia</i> sp.12	21	08	29	
	<i>Dichomeris</i> sp.01	28	00	28	
	<i>Dichomeris</i> sp.02	08	00	08	
	<i>Dichomeris</i> sp.03	41	00	41	
	<i>Dichomeris</i> sp.04	68	00	68	
	<i>Dichomeris</i> sp.06	25	00	25	
	<i>Dichomeris</i> sp.09	39	00	39	
	<i>Dichomeris</i> sp.13	14	01	15	
	Gelechiidae sp.09	33	09	42	
	Gelechiidae sp.22	16	02	18	
	Gnorimoschemini sp.01	07	00	07	
	Gnorimoschemini sp.03	20	03	23	
	<i>Keiferia</i> sp.	27	00	27	
	<i>Ophiolechia contrasta</i> Satler, 1996	18	01	19	
<i>Symmetrischema chloroneura</i> (Meyrick, 1923)	06	00	06		
Geometridae	<i>Argyrotope muricolor</i> Warren, 1905	18	02	20	
	<i>Cyclomia mopsaria</i> Guenée, [1858]	49	04	53	
	Geometridae sp.09	09	00	09	
	<i>Glena demissaria</i> Walker, 1860	06	00	06	
	<i>Herbita praeditaria</i> Herrich-Schäffer, 1855	10	00	10	
	<i>Oospila sellifera</i> Warren, 1906	07	00	07	
	<i>Ophthalmoblysis lydius</i> Oberthür, 1916	14	00	14	
	<i>Opisthoxia daneata</i> (Walker, 1861)	05	01	06	
	<i>Pyrinia sterrhata</i> (Guenée, 1858)	07	00	07	
	<i>Stenalcidia</i> sp.02	14	00	14	
	<i>Tricentra gavisata</i> (Walker, [1863])	31	09	40	
	Hedylidae	<i>Macrosoma paularia</i> (Schaus, 1901)	18	00	18
	Heliodinidae	Heliodinidae sp.02	08	01	09
Hesperiidae	<i>Aguna albistria</i> (Plotz, 1881)	08	05	13	
	<i>Chiomara basigutta</i> (Plotz, 1884)	28	05	33	
	<i>Mysoria barcastus barta</i> Evans, 1951	07	10	17	
	<i>Sophista latifasciata latifasciata</i> (Spitz, 1930)	09	00	09	
Immidae	Immidae sp.01	15	06	21	
	Immidae sp.02	06	00	06	
Lasiocampidae	<i>Tolype medialis</i> (Jones, 1912)	08	00	08	
	<i>Tolype</i> prop. <i>innocens</i> (Burmeister, 1878)	13	00	13	

Continuação do Apêndice C.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	LEPID.	PARAS.	TOTAL
Limacodidae	<i>Natada</i> sp.	08	00	08
	<i>Phobetron hipparchia</i> (Cramer, 1777)	24	06	30
	<i>Platyprosterna pernambuconis</i> (Dyar, 1905)	10	00	10
	<i>Platyprosterna perpectinata</i> (Dyar, 1905)	04	02	06
	<i>Semyra incisa</i> (Walker, 1855)	28	09	37
	<i>Talima rufoflava</i> (Walker, 1855)	07	01	08
Lycaenidae	<i>Thecla aphaca</i> Hewitson, 1867)	06	00	06
Lymantriidae	<i>Caviria</i> sp.	15	00	15
	<i>Eloria subapicalis</i> (Walker, 1855)	37	01	38
Megalopygidae	<i>Megalopyge albicollis</i> (Walker, 1855)	68	09	77
	<i>Megalopyge</i> sp.02	16	04	20
	<i>Norape</i> sp.	12	08	20
	<i>Podalia albescens</i> (Schaus, 1900)	12	08	20
	<i>Podalia annulipes</i> (Boisduval, 1833)	08	03	11
Mimallonidae	<i>Cicinnus</i> sp.01	08	02	10
	<i>Druentica</i> sp.01	13	00	13
	<i>Euphaneta divisa</i> (Walker, 1855)	10	03	13
	Mimallonidae sp.01	01	06	07
	Mimallonidae sp.02	36	00	36
Noctuidae	<i>Tarema rivara</i> Schaus, 1896	10	00	10
	<i>Concana mundissima</i> Walker, [1858]	19	17	36
Notodontidae	<i>Nola</i> sp.	105	114	219
	<i>Apella striolata</i> Butler, 1879	08	04	12
	<i>Bardaxima perses</i> (Druce, 1900)	08	00	08
	<i>Heterocampa</i> sp. n. VOBecker	20	06	26
	<i>Rifargia onerosa</i> Schaus, 1905	08	04	12
Nymphalidae	<i>Eunica bechina</i> (Hewitson, 1852)	04	07	11
	<i>Siderone marthesia nemesis</i> (Illiger,[1801])	15	01	16
Oecophoridae	<i>Eomichla</i> sp.	07	00	07
	Oecophoridae Gen. n. sp. n. VOBecker	31	03	34
	<i>Inga ancorata</i> (Walsingham, 1912)	78	06	84
	<i>Inga encamina</i> (Meyrick, 1912)	27	00	27
	<i>Inga haemataula</i> (Meyrick, 1912)	109	03	112
	<i>Inga phaeocrossa</i> (Meyrick, 1912)	140	03	143
	<i>Inga</i> sp.03	23	00	23
<i>Inga</i> sp.14	16	00	16	
Oxytenidae	<i>Oxytenis modestia</i> (Cramer, 1780)	16	00	16
Papilionidae	<i>Heraclides thoas brasiliensis</i> (Rothschild & Jordan, 1906)	06	00	06
Psychidae	<i>Oiketicus kirbyi</i> Guilding, 1827	05	01	06
Pterophoridae	<i>Leioptilus pelodactylus</i> (Berg, 1885)	07	01	08
Pyrilidae	<i>Carthara abrupta</i> (Zeller, 1881)	21	03	24
	<i>Deuterollyta chrysoderas</i> (Dyar, 1917)	31	07	38
	<i>Deuterollyta francesca</i> Jones, 1912	18	00	18
	Epipaschiinae sp.02	226	23	249
	Epipaschiinae sp.03	11	07	18
	Epipaschiinae sp.05	05	01	06
	Epipaschiinae sp.06	31	02	33
	<i>Incarcha aporalis</i> Dyar, 1910	05	01	06
	<i>Mazdacis</i> sp.	9	00	09
	<i>Phidotricha erigens</i> Ragonot, 1888	50	05	55
	Phycitinae sp.07	30	03	33
	<i>Pococera aelredella</i> (Schaus, 1922)	43	04	47

Continuação do Apêndice C.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	LEPID.	PARAS.	TOTAL
Pyrilidae	<i>Pococera hemimelas</i> Hampson, 1906	08	00	08
	<i>Pococera</i> sp.01	19	03	22
	<i>Pococera</i> sp.02	113	19	132
	<i>Prenesta</i> sp.	02	04	06
	<i>Quadraforma obliqualis</i> (Hampson, 1906)	07	11	18
	<i>Sthenobea</i> sp.	09	02	11
Riodinidae	<i>Anteros lectabilis</i> Stichel, 1909	11	04	15
	<i>Apodemia paucipuncta</i> Spitz, 1930	29	04	33
	<i>Audre</i> sp.01	06	00	06
	<i>Emesis russula</i> Stichel, 1910	26	02	28
	<i>Lyropteryx terpsichore</i> Westwood, 1857	04	02	06
Saturniidae	<i>Automeris bilinea</i> (Walker, 1855)	07	00	07
	<i>Automeris granulosa</i> Conte, 1906	09	02	11
	<i>Dirphia ursina</i> Walker, 1855	23	05	28
	<i>Hylesia schuessleri</i> Strand, 1934	77	25	102
	<i>Hyperchiria orodina</i> (Schaus, 1900)	07	00	07
Sphingidae	<i>Isognathus caricae</i> (Linnaeus, 1758)	06	08	14
	<i>Perigonia stulta</i> Herrich-Schäffer, [1854]	03	03	06
Thyrididae	<i>Rhodoneura intermedia</i> (Warren, 1908)	115	15	130
Tortricidae	<i>Argyrotaenia</i> sp.01	132	00	132
	<i>Episimus</i> sp.01	06	00	06
	<i>Episimus</i> sp.02	10	00	10
	<i>Episimus</i> sp.03	25	00	25
	<i>Platynota rostrana</i> (Walker, 1863)	61	05	66
	<i>Subtranstilopsis</i> sp.01	20	03	23
Urodidae	<i>Urodus</i> sp.	13	01	14
Yponomeutidae	Yponomeutidae sp.01	46	08	54
Zygaenidae	<i>Pampa</i> sp.	10	07	17
36 FAMÍLIAS		4855	806	5661

Capítulo III

A COMUNIDADE DE PARASITÓIDES DE LAGARTAS DO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL: RIQUEZA DE ESPÉCIES E AMPLITUDE DE DIETA

INTRODUÇÃO

A estratégia de vida dos parasitóides é uma das mais interessantes do planeta. Em relação à riqueza é superada em número de espécies apenas pelos seus principais hospedeiros, os insetos herbívoros. O termo parasitóide foi utilizado pela primeira vez por Reuter, em 1913 (Waage & Greathead, 1986), para diferenciar as relações de parasitismo já conhecidas daquelas em que apenas o estágio imaturo do parasita associa-se a um hospedeiro, enquanto os adultos apresentam vida livre. Hymenoptera e Diptera são os grupos mais conhecidos de parasitóides, entretanto, há representantes também em outras ordens de insetos como Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera e Trichoptera (Eggleton & Belshaw, 1992). Haeselbarth (1979) foi pioneiro quanto à proposição da classificação dos parasitóides de acordo com a relação entre estes e o desenvolvimento de seus hospedeiros. Entretanto, devido ao fato do referido artigo ter sido escrito em alemão a sua divulgação ficou bastante restrita, e somente quando Askew and Shaw (1986) definiram melhor essa classificação em inglês é que as terminologias idiobionte e cenobionte passaram a ser amplamente usadas. Parasitóides idiobiontes matam ou paralisam permanentemente seus hospedeiros, causando uma supressão imunológica; enquanto os cenobiontes permitem que os hospedeiros continuem seu desenvolvimento e, portanto, têm uma intimidade maior com seu sistema de defesas.

Os parasitóides Hymenoptera respondem por 78% do número estimado de espécies do grupo (Hawkins & Sheehan, 1994). Apesar de a origem do parasitismo nos himenópteros, aparentemente, ser monofilética, houve uma grande radiação desse estilo de vida, de forma que 95% dos Apocrita (Subordem) e mais de 75% das espécies conhecidas de toda a ordem são parasitóides (Pennacchio & Strand, 2006). Estimativas recentes (Whitfield, 2003; Pennacchio & Strand, 2006) apontam que de 10 a 20% de todos os insetos podem ser vespas parasitóides, o que demonstra que esses himenópteros

apresentam alta riqueza de espécies e são muito abundantes. Gauld (1988) enumera três características herdadas dos himenópteros ancestrais que foram importantes no sucesso e radiação dos parasitóides: (1) um aparato ovipositor perfurante que permite que a fêmea posicione o ovo com precisão, com seleção de local e posição mais favorável ao seu sucesso reprodutivo; (2) o hábito de ter uma dieta semi-líquida e altamente nutritiva, que faz com que a fêmea coloque seus ovos no local mais rico em recursos do hospedeiro; e (3) o fato de possuírem glândulas associadas ao ovipositor, que originalmente produziam secreções que lubrificavam a passagem do ovo e que atualmente produzem substâncias que podem modificar o substrato de oviposição, o comportamento e a fisiologia do hospedeiro em favor de sua prole. As toxinas produzidas permitem, inclusive, subjugar presas grandes e ativas. Além das vantagens citadas, as fêmeas de Hymenoptera podem manipular a razão sexual de sua progênie por apresentarem determinação sexual por haplodiploidia (King, 1989). Há parasitóides em 58 famílias de Hymenoptera (Broad & Quicke, 2000), sendo que a maioria das espécies está concentrada nas superfamílias Ichneumonoidea e Chalcidoidea.

Parasitóides da ordem Diptera correspondem a 16.000 espécies conhecidas ou cerca de 20% das espécies de insetos parasitóides (Feener Jr. & Brown, 1997). Apesar de serem menos abundantes e de possuírem um número menor de espécies parasitóides, surgiram dezenas ou centenas de linhagens evolutivas de parasitismo independentes na ordem Diptera (Eggleton & Belshaw, 1992), sendo reconhecidas 21 famílias com representantes de parasitóides. Dípteros não possuem aparato ovipositor tão refinado como os Hymenoptera, nem glândulas de toxinas, mas possuem outras adaptações, que contrabalançam essas supostas desvantagens. Feener Jr. & Brown (1997) e Stireman *et al.* (2006) destacaram estratégias reprodutivas que muitas fêmeas de parasitóides dípteros possuem que, embora existentes, são muito raras entre as vespas (Belshaw, 1994) tais

como: (1) larviparidade que é muito importante porque as larvas procuram ativamente seus hospedeiros; (2) a produção de ovos minúsculos – os chamados micrótipos – que são postos sobre as plantas que servem de alimento a seus hospedeiros e que eclodem no seu trato digestório; (3) formas juvenis conhecidas como triungulinos, que são larvas parcialmente cobertas pelo córion do ovo, bastante resistentes e ativas, que completam a eclosão quando encontram hospedeiros. A estratégia de ovipor sobre ou próximo aos hospedeiros não é comum nos dípteros (maioria larvas ativas). Assim, a oviposição direta no interior do hospedeiro ocorre somente em algumas espécies de Tachinidae que possuem estruturas perfurantes.

Uma das defesas dos hospedeiros mais comuns contra os parasitóides é o encapsulamento que consiste em isolar a larva e privá-la de nutrientes e oxigênio (Salt, 1968). Himenópteros são mais vulneráveis a este tipo de defesa, ainda que as toxinas injetadas pelas fêmeas durante a oviposição dificultem tal processo; já as larvas de dípteros usam os materiais produzidos pelo sistema imunológico dos hospedeiros para construir funis respiratórios (Feener Jr. & Brown, 1997). Os dípteros são os únicos parasitóides que respiram diretamente o ar atmosférico através de furos no tegumento ou por meio de funis respiratórios ligados às traquéias do hospedeiro (Feener Jr. & Brown, 1997), apresentando maior plasticidade às suas defesas (Stireman & Singer, 2003a).

O objetivo do presente trabalho foi quantificar e caracterizar a comunidade de parasitóides que atacam lagartas folívoras externas no cerrado do Distrito Federal e discutir as seguintes hipóteses: a) há um predomínio de parasitóides himenópteros, como já reportado para o cerrado (Morais *et al.*, 1996; Rodvalho *et al.*, 2007); b) famílias de Lepidoptera com maior riqueza de espécies apresentarão um maior número de morfo-espécies parasitóides associadas que aquelas menos ricas; c) a abundância de lagartas de uma família tem relação positiva com a riqueza de morfo-espécies de parasitóides.

METODOLOGIA

Utilizou-se para esse estudo o Banco de Dados do Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado” que se constitui em um programa de coleta e criação de lagartas folívoras externas em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil (Diniz & Morais, 1997), já descrito na metodologia geral (1991-2006).

Para os propósitos deste trabalho, os parasitóides foram classificados quanto à taxonomia (Diptera/Hymenoptera) e amplitude de dieta (Restrita/Generalista). Os lepidópteros hospedeiros foram classificados quanto a agrupamento de famílias (Macro/Micro) de acordo com Scoble (1992); amplitude de dieta (Restrita/Generalista) e construção ou não de abrigos (Abrigo/Exposta). Para os dois grupos, parasitóides e lepidópteros, foram consideradas espécies de dieta restrita aquelas que utilizam hospedeiros pertencentes a uma única família; e generalistas aquelas que utilizam hospedeiros pertencentes a duas ou mais famílias. Para análises de amplitude de dieta, registros únicos foram desconsiderados.

Para as análises temporais da comunidade de parasitóides, os registros de parasitismo foram somados mês a mês para os 16 anos e a abundância relativa de cada morfo-espécie foi calculada dividindo-se o número de registros da morfo-espécie pelo número total de eventos de parasitismo. Foram consideradas apenas as morfo-espécies com número de registros maior que cinco para as análises de amplitude de dieta e das características de seus hospedeiros. As espécies de Lepidoptera parasitadas e seu número total de registros (registros de lepidópteros adultos + parasitismo) foram agrupados por família e para cada uma, em particular, foram reunidas todas as morfo-espécies parasitóides que a atacaram. Assim, o número total de morfo-espécies de parasitóides (transformado em logaritmo neperiano) foi confrontado, através de regressão linear simples, com: a) o número total de espécies da família de Lepidoptera (transformado em

raiz quadrada) para saber se famílias mais ricas em espécies são também as que possuem maior número de morfo-espécies parasitóides associadas; e b) número total de registros por família (transformado em logaritmo neperiano), para saber se número de morfo-espécies parasitóides é função do número de registros das espécies parasitadas nas famílias. As relações entre a abundância e a riqueza de morfo-espécies de parasitóides entre as estações do ano foram analisadas pelo teste de Qui-quadrado, com um limite de confiança de 95% (BIOESTAT 4.0, Ayres *et al.*, 2005).

RESULTADOS

Houve um total de 1.554 registros de parasitóides (Diptera e Hymenoptera). A comunidade de parasitóides do cerrado do Distrito Federal apresentou grande predominância de Hymenoptera (78,02%). Foram estabelecidas 146 morfo-espécies, sendo 114 delas pertencentes a 12 famílias de Hymenoptera e outras 32 pertencentes a três famílias de Diptera (Tab. 01). Cerca de 67% das morfo-espécies (n=99) apresentaram abundância menor ou igual a cinco registros e em apenas 12 morfo-espécies foram superiores a 20 (Fig. 01). Esse conjunto de parasitóides se caracterizou por ser Cenobionte e, em sua maioria, endoparasitóide. O número de espécies de parasitóides por espécie de Lepidoptera variou de um a 15, sendo que a média foi de 2,3 ($\pm 2,08$). Apenas 27% das espécies de lepidópteros apresentaram mais de duas espécies de parasitóides.

Quanto à amplitude de dieta dos parasitóides, 26% das morfo-espécies apresentaram dieta restrita a uma família de Lepidoptera, tendo sido excetuadas aquelas muito raras, com apenas um registro. Quando se fez uma seleção mais criteriosa, 48 morfo-espécies de parasitóides de oito famílias tiveram mais de cinco registros e corresponderam a 81% dos registros, dessas, apenas seis apresentaram dieta restrita. Ao relacionar essa subamostra com as características de seus hospedeiros, verificou-se que 18

morfo-espécies de parasitóides atacaram apenas microlepidópteros enquanto apenas duas foram exclusivas de macrolepidópteros; seis morfo-espécies de parasitóides atacaram exclusivamente hospedeiros expostos, enquanto 13 morfo-espécies apresentaram especificidade em lagartas construtoras de abrigos. Os parasitóides apresentaram diferentes graus de associação com a amplitude de dieta de seus hospedeiros, conforme se pode observar na figura 02.

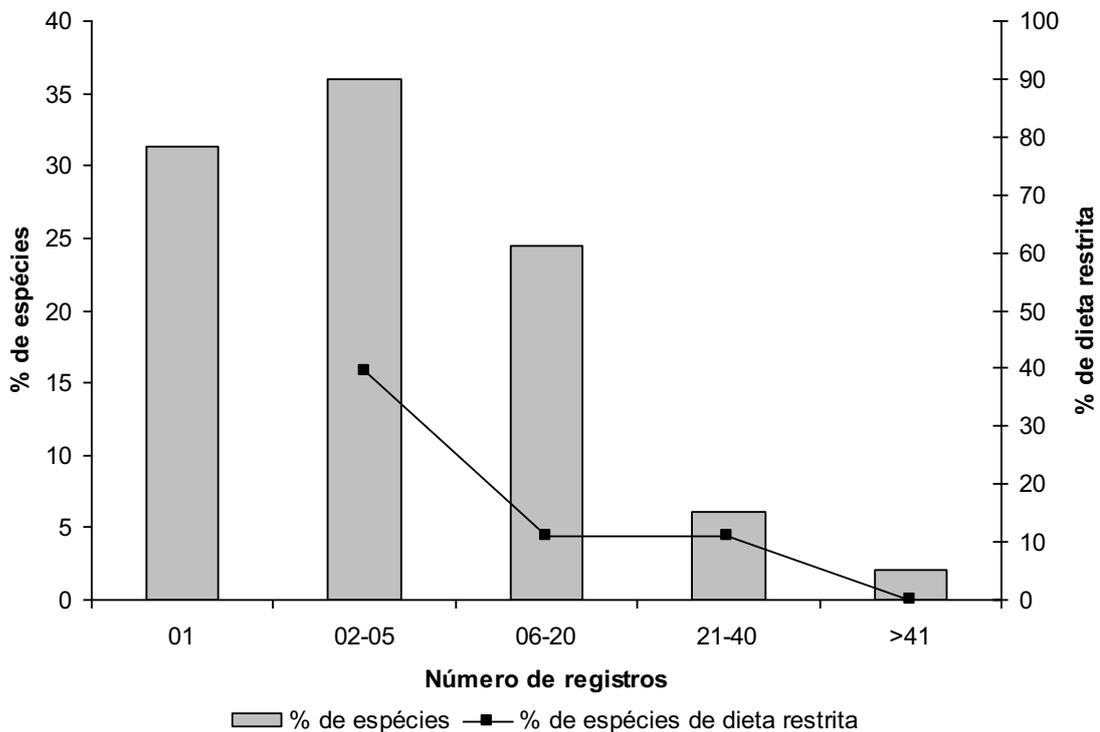


Figura 01. Composição da comunidade de parasitóides de acordo com o número de registros e porcentagem de morfo-espécies de dieta restrita.

A composição de espécies de parasitóides e suas abundâncias variaram ao longo do ano (Tab. 01), com uma média mensal de 39,25 ($\pm 11,36$) morfo-espécies. O mês de maior riqueza de espécies foi maio com 56 morfo-espécies e o de menor foi agosto com apenas 18. Houve maior riqueza de espécies na estação chuvosa (122 msp.), sendo que 47 morfo-espécies foram exclusivas desta estação; enquanto a estação seca apresentou uma abundância de registros ligeiramente maior e uma riqueza de espécies menor (99 msp)

Continuação da tabela 01.

FAMÍLIA	MORFO-ESPÉCIE	CHUVA						SECA					ABD %	
		O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A		S
Braconidae	Braconidae msp.37		■		■			■						0.37
	Braconidae msp.38							■						0.09
	Braconidae msp.39		■											0.28
	Braconidae msp.40		■					■						0.19
	Braconidae msp.41						■			■		■		0.28
	Braconidae msp.42	■												0.09
	Braconidae msp.43						■							0.09
	Braconidae msp.44												■	0.09
	Braconidae msp.45						■							0.09
Chalcididae	Chalcididae msp.01	■		■				■		■				0.37
	Chalcididae msp.02					■	■	■						0.28
	Chalcididae msp.03								■	■			■	0.28
	Chalcididae msp.04						■		■	■				0.37
	Chalcididae msp.05			■										0.09
	Chalcididae msp.06		■	■					■		■			0.47
	Chalcididae msp.07					■								0.09
	Chalcididae msp.08						■			■	■			0.09
	Chalcididae msp.09					■				■	■			0.37
	Chalcididae msp.10	■							■					0.28
	Chalcididae msp.11						■							0.09
	Chalcididae msp.12							■						0.09
	Chalcididae msp.13						■						■	0.19
Elasmidae	Elasmidae msp.01							■						0.09
Encyrtidae	Encyrtidae msp.01	■	■	■		■		■					■	1.58
	Encyrtidae msp.02	■		■			■	■	■	■	■			2.24
Eucharitidae	Eucharitidae msp.01							■						0.09
Eulophidae	Eulophidae msp.01				■	■	■		■					0.37
	Eulophidae msp.02		■	■			■		■					0.75
	Eulophidae msp.03			■	■									0.09
	Eulophidae msp.04			■	■				■					0.28
	Eulophidae msp.05									■	■			0.28
	Eulophidae msp.06					■		■						0.19
	Eulophidae msp.07								■					0.09
	Eulophidae msp.08			■						■	■			0.19
	Eulophidae msp.09								■	■		■		0.28
Eupelmidae	Eupelmidae msp.01		■		■									0.19
	Eupelmidae msp.02			■										0.09
	Eupelmidae msp.03					■								0.09
	Eupelmidae msp.04									■	■	■		0.19
	Eupelmidae msp.05						■							0.09
Eurytomidae	Eurytomidae msp.01												■	0.09
Ichneumonidae	Ichneumonidae msp.01		■				■	■	■	■	■			0.65
	Ichneumonidae msp.02		■	■										0.19
	Ichneumonidae msp.03	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			2.52
	Ichneumonidae msp.04										■	■		0.09
	Ichneumonidae msp.05		■		■					■	■			0.37
	Ichneumonidae msp.06	■	■		■	■	■	■		■	■	■		1.49
	Ichneumonidae msp.07	■						■		■	■			0.37
	Ichneumonidae msp.08			■					■	■				0.19
	Ichneumonidae msp.09	■	■		■	■	■		■	■	■	■		3.36
	Ichneumonidae msp.10	■	■	■		■		■	■	■	■	■		0.93

Continuação da tabela 01.

FAMÍLIA	MORFO-ESPÉCIE	CHUVA						SECA					ABD %		
		O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A		S	
Ichneumonidae	Ichneumonidae msp.11														0.09
	Ichneumonidae msp.12	■													0.09
	Ichneumonidae msp.13														0.28
	Ichneumonidae msp.14		■												0.93
	Ichneumonidae msp.15														0.19
	Ichneumonidae msp.16														0.65
	Ichneumonidae msp.17		■												1.03
	Ichneumonidae msp.18	■													0.47
	Ichneumonidae msp.19		■												0.19
	Ichneumonidae msp.20														0.19
	Ichneumonidae msp.21														0.09
	Ichneumonidae msp.22														0.09
	Ichneumonidae msp.23														0.37
	Ichneumonidae msp.24	■													0.28
	Ichneumonidae msp.25	■	■												0.28
	Ichneumonidae msp.26														0.09
	Ichneumonidae msp.27														0.65
	Ichneumonidae msp.28														0.09
	Ichneumonidae msp.29		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	2.52
	Perilampidae	Perilampidae msp.01	■												0.65
		Perilampidae msp.02	■												1.30
		Perilampidae msp.03													0.09
	Pteromalidae	Pteromalidae msp.01													0.19
		Pteromalidae msp.02													0.56
		Pteromalidae msp.03													0.09
	TOTAL		7.6	7.1	7.2	4.7	6.1	5.9	9.3	19	16	10	3.7	3.1	100

As famílias mais numerosas de parasitóides tanto em morfo-espécies quanto em número de registros foram Braconidae e Ichneumonidae (Hymenoptera) e Tachinidae (Diptera) e, corresponderam a 68% do número de morfo-espécies e 85% dos registros. Os Braconidae foram menos ricos em espécies e tiveram significativamente mais registros na estação seca que na chuvosa ($\chi^2= 13,26$; $p < 0,001$). Já em relação aos Ichneumonidae não houve diferenças significativas entre as estações nem em número de registros ($\chi^2= 0,80$; $p = 0,37$) nem de número de espécies (seca= 22 msp., chuvosa= 23 msp.). Os Tachinidae foram mais ricos em espécies e mais abundantes na estação chuvosa que na estação seca ($\chi^2= 9,96$; $p < 0,005$).

O teste de regressão linear simples mostrou que a variação no número de morfo-espécies de parasitóides apresentou relação positiva e significativa com: a) o número de espécies por família de Lepidoptera ($F_{1, 32} = 63,55$; $p < 0,0001$) (Fig. 03a), e b) o número de registros por família de Lepidoptera ($F_{1, 32} = 74,29$; $p < 0,0001$) (Fig. 03b).

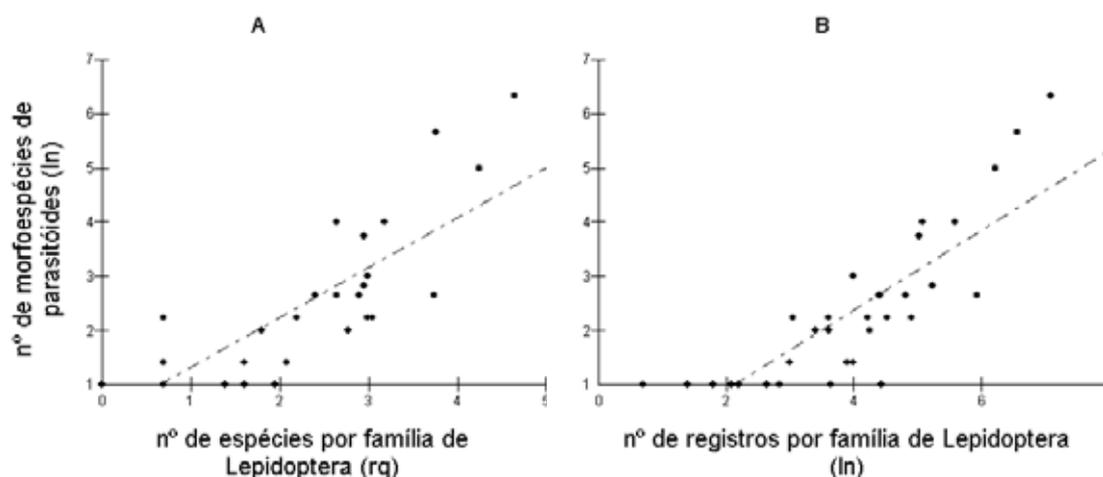


Figura 03. Relação entre número de morfo-espécies de parasitóides (transformado em logaritmo neperiano) e: a) nº de espécies (transformado em raiz quadrada) e b) número de registros (transformado em logaritmo neperiano) por família de Lepidoptera.

DISCUSSÃO

O predomínio de Hymenoptera pode ser explicado pelo fato de que as lagartas foram coletadas em todos os instares. É esperado que os himenópteros, devido principalmente à característica da fêmea de determinar o sexo da prole, possam selecionar hospedeiros de tamanhos variados para gerar machos (os menores) e fêmeas (os maiores). Os hospedeiros de instares iniciais são muito mais abundantes que os de instares finais, assim os parasitóides que atacam hospedeiros mais jovens tendem a ser mais numerosos e mais fecundos (Mayhew & Blackburn, 1999). O simples fato de possuir um ovipositor perfurante garante acesso direto a uma gama maior de hospedeiros, (ovos, larvas de primeiros instares, construtoras de abrigos e pupas, mesmo aquelas encerradas em casulos duros) que não estão disponíveis a outros grupos de parasitóides (Feener Jr. & Brown,

1997), o que faz dos Hymenoptera bons competidores por hospedeiros menores. Geralmente entre himenópteros é comum a fêmea determinar o sexo de sua progênie e, devido ao fato dos machos necessitarem de uma menor quantidade de alimentos, o sexo pode ser determinado de acordo com a disponibilidade de recursos (King, 1989). Pode ser que a fêmea selecione hospedeiros menores para gerar machos e maiores para as fêmeas. Isso faz com que a amplitude de tamanho de hospedeiros para himenópteros seja maior, uma vez que, dentro de uma mesma espécie, machos e fêmeas possuem exigências nutricionais distintas. Além disso, a determinação do sexo permite que as fêmeas façam oviposições mistas diminuindo a competição local por parceiros para acasalamento.

Ainda que os parasitóides dípteros apresentem uma variação muito ampla de estratégias de reprodução, boa parte do sucesso reprodutivo independe das fêmeas. É muito comum a busca ativa da larva de primeiro instar por hospedeiros e a ingestão de micrótípos. Mesmo nas espécies que ovipõem diretamente sobre ou no interior do hospedeiro, há uma menor ou mesmo ausência de habilidade de reconhecer hospedeiros já parasitados (Van Alphen & Visser, 1990), comparada com o requinte de discriminação de hospedeiros existente nos Hymenoptera. Segundo Belshaw (1994) é possível separar os parasitóides dípteros em dois grandes grupos: os que atacam seus hospedeiros em instares iniciais e poupam suas estruturas vitais ou, até mesmo, mantêm-se em baixa atividade metabólica permitindo que os hospedeiros atinjam tamanhos maiores e continue as fases de desenvolvimento; e aqueles que já atacam hospedeiros nos últimos instares e têm um desenvolvimento mais rápido. Dessa forma, uma coleta de lagartas que contemple todos os tamanhos (instares) é uma maneira mais fidedigna de apresentar uma composição real do complexo de parasitóides de uma espécie de Lepidoptera, tanto em se tratando de Diptera quanto de Hymenoptera.

A riqueza de espécies e a abundância de parasitóides do cerrado do Distrito Federal seguem os mesmos padrões dos seus hospedeiros, a comunidade caracteriza-se pelo alto número de morfo-espécies raras e um pequeno número com maior abundância. Quanto maior a riqueza de espécies na família de Lepidoptera, maior o complexo de morfo-espécies de parasitóides que a ataca. Isso também é verdadeiro quando se trata de número de registros, pois aquelas que apresentaram espécies com muitos indivíduos (mais abundantes) tiveram mais morfo-espécies de parasitóides associadas.

Os parasitóides, de um modo geral, mostraram-se mais generalistas, havendo uma sobreposição de hospedeiros. Isso é consistente com as idéias de Janzen & Pond (1975) que formularam a hipótese de fragmentação de recursos, na qual propunham que à medida que a riqueza de espécies aumenta, o número de espécies adicionais não consegue sustentar um maior número de espécies de parasitóides, pois muitas vezes esses hospedeiros potenciais adicionais têm uma abundância tão baixa que não podem suprir a demanda necessária para manter uma população viável de uma dada espécie de parasitóide ao longo do tempo ecológico. Janzen (1981) e Gauld & Gaston (1994) propuseram que os Ichneumonidae tropicais poderiam superar a fragmentação de recursos de duas maneiras; sendo mais generalistas ou mais eficientes na busca de hospedeiros raros. Isso pode ser extrapolado para os outros grupos de parasitóides no caso do Cerrado. Como a abundância e a riqueza da comunidade de Lepidoptera é bastante variável durante e entre os anos, parece razoável admitir que é vantajoso para os seus parasitóides terem uma amplitude de dieta maior para compensar essa imprevisibilidade de recursos. A sobreposição de uso de hospedeiros pode resultar em competição aparente, na qual espécies de hospedeiros potenciais que coexistem no mesmo habitat podem exercer efeito negativo umas nas outras por meio da espécie de parasitóide compartilhada (Stireman & Singer, 2002). Quando considerados os parasitóides mais abundantes (mais de cinco registros), critérios

de agrupamento como macro ou microlepidópteros foram tão importantes quanto os ecológicos como construir ou não abrigos, o que sugere que características morfológicas e comportamentais podem selecionar o complexo de parasitóides que atacam determinada espécie de Lepidoptera.

Algo bastante interessante é que enquanto a maioria dos taxa parece aumentar em diversidade em direção aos trópicos (Hillebrand, 2004), como Tachinidae (Stireman *et al.*, 2006) e Braconidae (Wharton, 1993); Sime & Brower (1998) citam vários trabalhos que levantaram a questão do declínio em riqueza de espécies de Ichneumonidae nos trópicos. Ao menos para o cerrado do DF, não houve diferenças significativas entre as proporções de morfo-espécies de Braconidae, Ichneumonidae e Tachinidae. Apesar de a literatura apontar uma maior tendência de os Ichneumonidae serem idiobiontes (Gauld, 1988), o que pode significar que há um número ainda maior de espécies dessa família, a conclusão de que o Cerrado é, mais uma vez, exceção à regra seria ainda prematura.

Em resumo, a composição, riqueza e abundância dos parasitóides de lagartas folívoras no cerrado, variaram entre os meses do ano e entre as estações climáticas. Este conjunto maior de dados corrobora o predomínio de parasitóides himenópteros no cerrado, como apontado por estudos anteriores. Houve praticamente o dobro de espécies exclusivas na estação chuvosa que na seca. Braconidae (Hymenoptera) apresentaram maior abundância e menor riqueza de espécies na estação seca enquanto Diptera (Tachinidae) foram mais ricos em espécies e mais abundantes na estação chuvosa. As famílias de parasitóides foram bastante variáveis em relação à amplitude de dieta, os himenópteros Encyrtidae, por exemplo, são todos de dieta restrita. Lagartas de microlepidópteros e construtoras de abrigo apresentam maior riqueza de espécies e menor abundância de parasitóides que aquelas de macrolepidópteros e expostas. Os resultados indicaram que as características morfológicas e comportamentais das lagartas são importantes na

composição dos seus complexos de parasitóides, mas, de modo geral, a riqueza de parasitóides é proporcional à riqueza de espécies e à abundância de lagartas dentro de uma família.

Capítulo IV

ESTUDO DE CASO DE PARASITISMO EM NOVE ESPÉCIES DE LAGARTAS NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL: QUANDO A METODOLOGIA DE COLETA IMPORTA

INTRODUÇÃO

Os parasitóides contribuem para a manutenção do equilíbrio e da diversidade das comunidades onde estão inseridos, regulando a densidade populacional de espécies competitivamente dominantes e evitando a exclusão competitiva e a simplificação da comunidade (LaSalle & Gauld, 1993; Stireman & Singer, 2003a). Hymenoptera e Diptera são os parasitóides mais conhecidos, sendo que os grupos mais comuns que atacam as lagartas são Ichneumonoidea e Chalcidoidea (Hymenoptera) e Tachinidae (Diptera).

Os Diptera são os principais parasitóides que atacam Lepidoptera em ambientes temperados (Sheehan, 1994; Stireman & Singer, 2003a) e em algumas regiões tropicais (Janzen, 1995; Gentry & Dyer, 2002). Nos estudos realizados no cerrado do Distrito Federal, Hymenoptera são os parasitóides mais comumente associados a lagartas (Morais *et al.*, 1996; Morais *et al.*, 1999; Rodvalho *et al.*, 2007). As diversas adaptações morfológicas e comportamentais dos Hymenoptera (Gauld, 1988) os capacitam a acessar uma grande quantidade de hospedeiros potenciais que estão indisponíveis a outras ordens de parasitóides (Feener Jr & Brown, 1997). Os Diptera, no entanto, apresentam grande plasticidade fisiológica (Feener Jr & Brown, 1997; Stireman & Singer, 2003a) que os torna capazes de superar defesas imunológicas do hospedeiro e até revertê-las em benefício próprio (Salt, 1968). De modo geral, parasitóides dípteros atacam lagartas maiores ou em instares finais (Stireman & Singer, 2002).

No cerrado do Distrito Federal, a fauna de Lepidoptera caracteriza-se pela baixa abundância e frequência de indivíduos nas plantas hospedeiras e pela alta riqueza de espécies enquadrando-se no padrão tropical das comunidades animais (Price *et al.*, 1995; Morais *et al.*, 1996; Diniz & Morais, 1997; Morais & Diniz, 2004). Nessa região,

há uma predominância de espécies de microlepidópteros na composição da comunidade que são também mais abundantes (Diniz *et al.*, 2001); uma marcada sazonalidade de riqueza e abundância de espécies, com um pico máximo de ocorrência no início da estação seca (maio e junho) (Morais *et al.*, 1999) e uma alta proporção de espécies de lagartas com especificidade de dieta (Marquis *et al.*, 2002a). Vários estudos sobre os aspectos da biologia e ecologia de algumas espécies de lepidópteros já foram realizados no cerrado de Brasília e, em todos eles, há informações sobre plantas hospedeiras, abundância temporal, comportamento e em alguns há referências ao parasitismo. Esses estudos mais detalhados contemplaram espécies de mariposas de quatro famílias: *Cerconota achatina* (Zeller, 1855) (Andrade *et al.*, 1995), *Chlamydastis platyspora* (Meyrick, 1932) (López *et al.*, 2003; Bendicho-López & Diniz, 2004), *Chlamydastis smodicopa* (Meyrick, 1915) (Morais *et al.*, 2005) e *Gonioterma exquisita* Duckworth, 1964 (Elachistidae) (Pessoa-Queiroz & Diniz, 2007); *Aacula munroei* Todd & Poole, 1981 (Noctuidae) (Morais & Diniz, 2003); *Fregela semiluna* (Walker, 1854) (Arctiidae) (Diniz *et al.*, 2000); e várias espécies do gênero *Inga* (Oecophoridae) (Diniz *et al.*, 2007). Além disso, um panorama da amplitude de dieta das lagartas e uma listagem de suas plantas hospedeiras foram registrados por Diniz *et al.* (2001).

Os resultados apresentados nos capítulos anteriores mostraram que: (1) há uma forte pressão de parasitismo nas lagartas do cerrado do DF, aproximadamente 25% das lagartas coletadas estavam parasitadas; (2) os parasitóides da ordem Hymenoptera são mais abundantes que os Diptera, em contraste com outras localidades do continente americano; (3) ser macrolepidoptera, exposta e ter dieta restrita são caracteres que tornam uma lagarta mais vulnerável a parasitóides; (4) a abundância dos parasitóides tem uma relação direta com a de seus hospedeiros; (5) lagartas de microlepidópteros e

construtoras de abrigo apresentam maior riqueza de espécies parasitóides e aquelas de macrolepidópteros e expostas apresentam maior abundância deles.

Este capítulo apresenta informações sobre aspectos ecológicos de nove espécies de sete famílias para avaliar principalmente as diferenças metodológicas entre as coletas indiscriminadas de lagartas em todos os instares (Banco de Dados) e as coletas de lagartas apenas nos instares finais (este estudo). Trata-se, portanto, de fazer um contraponto das conclusões obtidas nos capítulos anteriores e das espécies aqui enfocadas, através de estudo de casos. Como a maioria dos trabalhos feitos com lagartas no continente americano coleta apenas aquelas de últimos instares e neles se obtiveram elevadas proporções de parasitismo ocasionado pelos dípteros, a primeira hipótese deste trabalho é que, no geral, a proporção de dípteros será maior que a de himenópteros, tendo em vista que os parasitóides dípteros atacam mais as lagartas hospedeiras de maiores tamanhos ou de instares finais (Stireman & Singer, 2002); a segunda é que aquelas espécies de lagartas que constroem abrigos devem sofrer maior pressão de parasitóides himenópteros, devido às características morfológicas e comportamentais do grupo; a terceira hipótese é que determinadas características de lagartas, como maior especificidade de dieta e gregarismo, fazem com que elas sejam mais parasitadas que seus pares, tendo em vista a maior abundância (tamanho do grupo e conspicuidade na planta).

METODOLOGIA

Este trabalho foi realizado em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, na Fazenda Água Limpa – FAL, da Universidade de Brasília – UnB; na Reserva Ecológica do IBGE – RECOR, e no Campus da UnB. A região do Cerrado apresenta sazonalidade climática bem marcada, uma estação seca e fria (maio a setembro), que

recebe apenas 6,8% da precipitação média anual, e outra chuvosa e quente (outubro a abril). A precipitação média anual é de 1.600mm, a temperatura média anual de 22°C e a altitude em torno de 1.100m. Aspectos florísticos da área de estudo e características gerais do Cerrado do DF podem ser consultados em Ratter (1991) e Oliveira-Filho & Ratter (2002).

A seleção de espécies de lepidópteros para o presente estudo considerou aquelas que possuíam registros superiores a cinco indivíduos no Banco de Dados do Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado”. Complementarmente, as observações de campo acerca da abundância de algumas outras espécies, que apresentavam menor sobrevivência no laboratório, foram utilizadas como critério de seleção das espécies. Assim, inicialmente 18 espécies de 12 famílias de lepidópteros foram selecionadas para este estudo: *F. semiluna* e *Paracles* sp. (Arctiidae); *Palpita* sp. 01 (Crambidae); *Acraga infusa* Schaus, 1905 e *Dalcerina tijucana* (Schaus, 1892) (Dalceridae); *C. achatina*, *C. platyspora*, *Stenoma cathosiota* Meyrick, 1925 e um Gen. nov. sp. nov. V. O. Becker (Elachistidae); *Tricentra gavisata* (Walker, 1863) (Geometridae); *Phobetron hipparchia* (Cramer, 1777) (Limacodidae); *Megalopyge albicollis* (Walker, 1855) e *Podalia annulipes* (Boisduval, 1833) (Megalopygidae); *Eustema opaca* Schaus, 1921 (Notodontidae); *Inga haemataula* (Meyrick, 1912) (Oecophoridae); *Automeris granulosa* Conte, 1906 (Saturniidae); *Isognathus caricae* (Linnaeus, 1758) (Sphingidae) e *Pycnotena* sp. (Zygaenidae).

Para este trabalho foi considerado que seria necessário um número mínimo de 20 indivíduos coletados para cada espécie solitária e de 20 a 50 grupos com 20 indivíduos cada para as espécies gregárias. Assim, as espécies que não atingiram esse número mínimo foram desconsideradas nas análises. Isso reduziu o número de espécies analisadas para nove, mas ainda bastante representativo com sete famílias diferentes: *F.*

semiluna, *Palpita* sp. 01, *C. achatina*, *C. platyspora*, um Gen. nov. sp. nov. V. O. Becker (Elachistidae), *E. opaca*, *I. haemataula*, *I. caricae* e *Pycnotena* sp.

A frequência das vistorias das plantas hospedeiras variou de uma a três vezes por semana, de acordo com a ocorrência das lagartas. As lagartas foram coletadas nos instares finais, o que permitiu o máximo de exposição aos parasitóides em ambiente natural. Todas as lagartas coletadas receberam um código de acordo com a planta hospedeira e foram criadas em laboratório para obtenção de adultos ou de seus parasitóides. Lagartas solitárias foram mantidas individualmente em potes de plástico de 500mL e as gregárias foram mantidas em grupos em potes de 5L. Cada pote de criação foi abastecido com folhas da planta hospedeira a cada dois dias, limpo e fechado com filme plástico para evitar a desidratação das folhas.

Para assegurar que os dados de parasitismo fossem aferidos com o máximo de fidelidade, lagartas e pupas que morreram no laboratório foram mantidas nos potes por até dois meses e inspecionadas duas vezes por semana e, ao final desse período, foram descartadas. O trabalho de campo e a criação de lagartas em laboratório estenderam-se de março de 2005 a julho de 2007, quando o material restante foi inspecionado pela última vez em busca de sinais de parasitismo e descartado.

Os parasitóides aqui considerados, Hymenoptera e Diptera, receberam um código semelhante ao de sua lagarta hospedeira e foram separados por família e em morfo-espécies. Todo o material resultante das coletas e criações foi depositado na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

Para alcançar os objetivos deste trabalho, os lepidópteros foram classificados quanto: ao agrupamento de famílias (Macro/Micro) de acordo com Scoble (1992); à amplitude de dieta (Restrita/Generalista); à construção de abrigo (Abrigo/Exposta); quanto à coloração do tegumento (Colorido/Pálido); à estratégia de vida

(Gregária/Solitária); e ao tipo de tegumento (Glabro/Não glabro). Os parasitóides foram classificados em morfo-espécies de Diptera e Hymenoptera e numerados de acordo com as morfo-espécies do Banco de Dados geral. Todas as classificações seguiram os critérios já detalhados na metodologia geral.

Para calcular a proporção de parasitóides, o número de eventos de parasitismo foi dividido por todos os registros que resultaram em adultos (lepidópteros + parasitóides). As lagartas que morreram por outras causas que não por parasitóides foram desconsideradas nos cálculos.

Para cada par de características das lagartas (por ex., exposta) uma combinação de espécies era formada e comparada à outra combinação com o par correspondente (por ex., abrigo). Os resultados encontrados para as espécies envolvidas foram comparados àqueles disponíveis no Banco de Dados. As relações entre a abundância de Lepidoptera e de parasitóides dentro de grupos de acordo com critérios taxonômicos, hábito de construção de abrigos, amplitude de dieta, estratégia de vida, tipo de tegumento e coloração foram analisadas pelo teste de Qui-quadrado, com um limite de confiança de 95%. Usou-se o pacote estatístico BIOESTAT 4.0 (Ayres *et al.*, 2005).

RESULTADOS

Para algumas espécies, como citado na introdução, já foram feitos estudos com dados biológicos e ecológicos na região do Cerrado do DF. Assim, para tais espécies, as informações que se seguem são complementares. Outras espécies que não foram estudadas anteriormente têm uma breve descrição ecológica acerca de aspectos taxonômicos, hábito de construção de abrigos, amplitude de dieta, estratégia de vida, tipo de tegumento e coloração.

ARCTIIDAE

Fregela semiluna (Fig. 01)

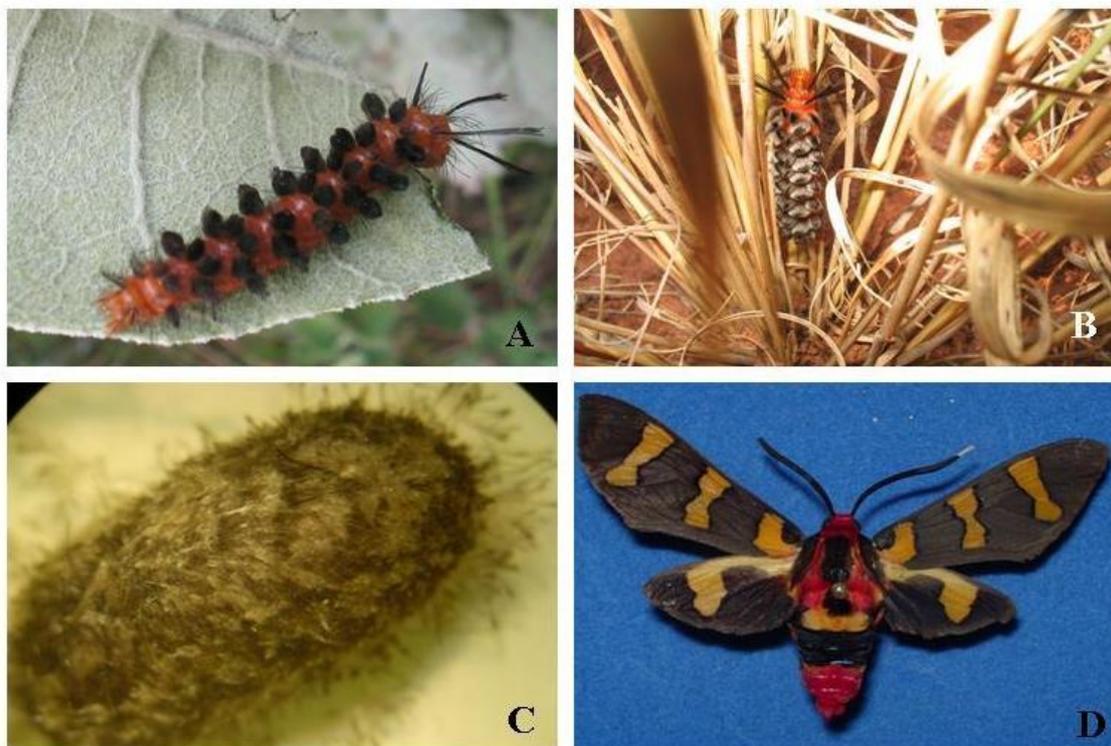


Figura 01. Aspectos dos estágios finais de *Fregela semiluna* (Arctiidae). A) Lagarta de penúltimo instar; B) Lagarta madura com pêlos grisalhos; C) Casulo pupal; e D) Imago.

É uma espécie de macrolepidoptera de dieta altamente generalista, foi encontrada alimentando-se em 53 espécies de planta hospedeira de 26 famílias. Parece apresentar uma única geração por ano, que se desenvolve na segunda metade da estação chuvosa até o início da estação seca. A lagarta é solitária e apresenta o tegumento bastante colorido, com as cores laranja ou vermelha, coberto por tufo de pêlos densos e pretos. O último instar caracteriza-se por apresentar esses tufo grisalhos (Fig. 01B) e atinge cerca de 3 cm. Empupa no substrato, tronco de plantas ou sob pedras ou pedaços de galhos, onde faz um casulo pupal macio com os pêlos da lagarta unidos por seda. É uma espécie eruptiva e parece não ocorrer todos os anos no local de estudo. Segundo Becker (com. pess.) é uma mariposa que voa durante o dia e por isso é pouco representada nas coleções, já que não é atraída pela luz. Um estudo anterior mostrou que

as lagartas desta espécie apresentam pouca mobilidade, pois podem permanecer mais de um mês em um mesmo galho da planta hospedeira (Diniz *et al.*, 2000).

Foram coletadas 545 lagartas, das quais 165 empuparam. Dípteros emergiram de seis pupas, 141 lepidópteros emergiram e as demais pupas e lagartas morreram por fungos ou causas desconhecidas.

CRAMBIDAE

Palpita sp. 01. (Fig. 02)



Figura 02. Aspectos dos estágios finais de *Palpita* sp. 01. (Crambidae). A) Abrigos; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa.

É uma espécie de microlepidóptero, solitária, de tegumento glabro e coloração pálida que apresenta dieta restrita a *Aspidosperma macrocarpon* Mart. O abrigo é construído por meio de uma folha da planta hospedeira dobrada e presa com seda como um envelope. Alimenta-se no interior do abrigo por raspagem do parênquima foliar a

partir da face abaxial e poupa a superfície da folha, o que a torna translúcida (Fig. 02A). As fezes são acumuladas neste envelope de folha e quando o parênquima foliar se esgota, a lagarta constrói um novo abrigo. Os abrigos e a atividade da lagarta são bastante conspícuos, já que é possível observar a atividade de forrageamento da lagarta sem a necessidade de abrir os envelopes. As lagartas de último instar atingem cerca 2,5 cm e empupam dentro desse abrigo, forrando-o com uma camada de seda.

Foram coletadas 70 lagartas e 57 adultos emergiram. Houve oito eventos de parasitismo, sendo quatro lagartas parasitadas por himenópteros e quatro por dípteros que emergiram de pupas. Cinco lagartas morreram por fungos ou causas desconhecidas.

ELACHISTIDAE

Cerconota achatina (Fig. 03)



Figura 03. Aspectos dos estágios finais de *Cerconota achatina* (Elachistidae). A) Abrigos; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa.

Esta espécie de microlepidóptero é solitária, de tegumento glabro com cores pálidas, de dieta restrita ao gênero *Byrsonima* Rich., multivoltina que ocorre ao longo do ano. A lagarta mantém justapostos os limbos de duas folhas e, entre eles, faz um tubo de seda onde acumula fezes lateralmente (Fig. 03A). Alimenta-se raspando o parênquima foliar do interior do abrigo. À medida que o recurso esgota, novas folhas são adicionadas e um novo tubo de seda é formado. Durante o desenvolvimento larval ocorre a construção de vários abrigos. A lagarta madura atingiu uma média de 2 cm.

Foram coletadas 92 lagartas em *B. coccolobifolia* H. B & K e em *B. pachyphylla* A. Juss. A mortalidade larval foi muito baixa, apenas duas lagartas foram parasitadas por himenópteros e outras três morreram por causas desconhecidas.

Chlamydastis platyspora (Fig. 04)



Figura 04. Aspectos dos estágios finais de *Chlamydastis platyspora* (Elachistidae). A) Abrigo que servirá como casulo pupal; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa.

É uma espécie de microlepidóptero, solitária, de tegumento glabro, de dieta restrita a *Roupala montana*, Aubl. e apresenta duas gerações durante o ano. Nos dois

primeiros instares, a lagartas raspam as folhas no interior do abrigo e, a partir do terceiro instar consome pedaços inteiros de folhas. As lagartas fazem, no mínimo, quatro abrigos ao longo do desenvolvimento. Nos instares finais possui o tegumento bastante colorido e alimenta-se fora dos abrigos. No último instar faz um abrigo mais reforçado que servirá como casulo pupal. A lagarta madura atinge cerca de 3 cm.

Foram coletados 75 indivíduos, cinco dos quais estavam parasitados, um por díptero e quatro por himenópteros, e outros dois morreram por causas desconhecidas.

Elachistidae gen. n. sp. n. V.O.Becker (Fig. 05).



Figura 05. Aspectos dos estágios finais de *Elachistidae gen. n. sp. n. V.O.Becker*. A) Abrigo que servirá como casulo pupal; B) Lagarta de último instar; C) Imago.

Segundo Vitor Becker, trata-se de uma nova espécie de um gênero novo de *Elachistidae*, ainda não nomeados. Este microlepidóptero apresenta tegumento glabro, com cores pálidas, dieta restrita a *R. montana*, é solitário e constrói um abrigo espiralado e rígido de fezes e seda no meio de um amontoado de folhas que são

gradualmente adicionadas, à medida que o recurso é consumido. É um abrigo bastante conspícuo, com uma média de 12 folhas aderidas a ele, podendo conter até 36 folhas. Esse seu modo peculiar na construção do abrigo larval indica que deve ser bastante sedentária. A lagarta madura atinge 4 cm. Sua biologia, tanto quanto sua taxonomia, é ainda pouco conhecida. Os resultados dos períodos de desenvolvimento obtidos no laboratório mostraram ser bastante sincrônicos, o que sugere que suas gerações não são sobrepostas ou possui apenas uma geração.

Foram coletadas 60 lagartas. A mortalidade nessa espécie devido aos parasitóides foi extremamente alta, pois 44 foram parasitadas, um por díptero e quarenta e três por himenópteros, seis pupas secaram e dez adultos emergiram.

NOTODONTIDAE

Eustema opaca (Fig. 06).



Figura 06. Aspectos dos estágios finais de *Eustema opaca* (Notodontidae). A) Magnitude dos danos à planta hospedeira; B) Lagarta de último instar; C) Imago e pupa.

É uma espécie de macrolepidóptero, gregária, de tegumento colorido, de dieta restrita a *R. montana*, univoltina, que ocorre entre outubro e dezembro. As lagartas são defoliadoras vorazes, tornando-se bastante aparentes pela magnitude dos danos que causam, principalmente devido ao tamanho dos grupos (até 350 indivíduos), e pelas cores fortes do tegumento da lagarta. Alimenta-se exposta no limbo foliar e, como é peculiar aos notodontídeos, possuem modificações nas últimas patas abdominais que, no caso de *E. opaca*, lembram uma mandíbula de vespa. Os grupos dessas lagartas são vistosos e grandes e, constituem um recurso alimentar abundante para adultos e ninfas de *Zellus* sp. (Hemiptera: Reduviidae) que foram vistos, frequentemente em altas densidades, atacando estes grupos. A lagarta madura atinge 4 cm, empupa sob a serrapilheira, sem fazer casulo, e apresenta diapausa de nove a treze meses. Essa espécie é bastante abundante na RECOR e rara em outros locais, mesmo na FAL que é uma área contígua.

Foram coletados 47 grupos de 20 indivíduos (n=940 lagartas) e apenas 290 delas atingiram a fase de pupa, 18 adultos emergiram e as demais pupas secaram ou morreram por causas desconhecidas. Houve 73 registros de parasitismo, tanto emergidos de larvas quanto de pupas, todos ocasionados por Diptera.

OECOPHORIDAE

Inga haemataula (Fig. 07)

Esta é uma espécie de microlepidóptero, solitária, com tegumento pálido e glabro, altamente generalista que foi encontrada em *Qualea grandiflora* Mart., *B. coccolobifolia* e *B. pachyphylla*, mas alimenta-se localmente de 15 espécies de planta hospedeira de oito famílias (Diniz *et al.*, 2001). Junta folhas e constrói abrigos de modo

bastante semelhante a *C. achatina*, mas quando empupa o casulo pupal parece um envelope (folha cortada e dobrada), algo que é peculiar ao gênero *Inga* (Fig. 07C). A lagarta madura atingiu cerca de 2 cm.



Figura 07. Aspectos dos estágios finais de *Inga haemataula* (Oecophoridae). A) Abrigo na planta hospedeira; B) Lagarta de último instar e detalhes do abrigo; C) Imago e casulo pupal.

Foram coletadas 25 lagartas, dessas cinco foram parasitadas por himenópteros que emergiram de pupas e outras quatro morreram por causas desconhecidas.

SPHINGIDAE

Isognathus caricae (Fig. 08)

Mariposa macrolepidóptera, solitária, de tegumento colorido, apresenta dieta restrita a apocináceas, localmente alimenta-se de *Odontadenia lutea* (Vell.) Marckgr.; *Hancornia speciosa* Gomez e, principalmente, *Himatanthus obovatus* (Müll. Arg.)

Woodson. Tem várias gerações por ano, mas a época de maior abundância é entre junho e julho, meados da estação seca. São bastante coloridas, sendo inicialmente pretas com pontos e listras brancas e nos demais instares desenhos azuis, amarelos e vermelhos aparecem com bastante variação entre os indivíduos (Fig. 08A). Não forrageia o dia inteiro, deixa a planta hospedeira nos horários mais quentes e se refugia em gravetos adjacentes ou sob a serrapilheira. A larva madura atinge até 10 cm de comprimento e caracteriza-se pela perda do filamento anal, quando então cessa a alimentação e inicia a construção de um casulo pupal sob a serrapilheira. Durante as observações em campo, foram vistos três eventos de predação de indivíduos de segundo instar por formigas do gênero *Pseudomyrmex*.



Figura 08. Aspectos biológicos de *Isognathus caricae* (Sphigidae). A) Variação de coloração entre instares e lagartas de último instar; B) Ovo e lagarta de primeiro instar; e C) Pupa e imago.

Foram coletadas 130 lagartas, das quais 107 adultos emergiram, dípteros emergiram de 16 pupas e sete lagartas morreram por causas desconhecidas.

ZYGAENIDAE

Pycnotena sp. (Fig. 09)



Figura 09. Aspectos dos estágios finais de *Pycnotena* sp. (Zygaenidae). A) Lagartas de último instar na planta hospedeira; B) Imago e casulo pupal.

São microlepidópteros gregários, de tegumento pálido e suas lagartas apresentam dieta restrita a *Davilla elliptica* St. Hill. As lagartas ficam em grupos com até 320 indivíduos, apresentam o corpo coberto de pêlos curtos e esparsos. São bivoltinas, sendo uma geração de novembro a fevereiro e outra de abril a junho, com ocorrência de diapausa na segunda geração. Somente indivíduos da primeira geração foram coletados. Raspam as folhas da planta hospedeira e a deixam com aspecto rendado (Fig. 09A). Atingem, quando maduras, cerca de 1 cm de comprimento e empupam sob o solo em casulos de seda brancos. No campo, foram observados tanto adultos quanto larvas de crisomelídeos (Coleoptera) predando *Pycnotena* sp.

Foram coletados 50 grupos de 20 indivíduos (n=1.000 lagartas), 743 delas atingiram a fase de pupa, 202 adultos emergiram e as demais pupas secaram ou morreram por causas desconhecidas. Houve 21 registros de parasitismo ocasionados por Diptera e por Hymenoptera, que emergiram tanto de lagartas quanto de pupas.

Comparações entre as espécies

Foram coletadas 2.942 lagartas pertencentes a nove espécies de Lepidoptera das quais 54% atingiram o estágio de pupa. A tabela 01 apresenta, de maneira sucinta, as características e dados quantitativos de cada espécie de lagarta. Da criação resultaram 706 adultos de Lepidoptera e 180 eventos de parasitismo causados por 31 morfo-espécies de Diptera e Hymenoptera (Tab. 01; Fig. 10). Parasitóides dípteros corresponderam a 59% dos registros e foram representados por uma morfo-espécie de Sarcophagidae e 15 de Tachinidae. Entre os Hymenoptera houve seis morfo-espécies de Ichneumonidae, cinco de Braconidae e uma de cada uma das seguintes famílias: Chalcididae, Eupelmidae, Perilampidae e Pteromalidae.

Tabela 01. Características qualitativas e quantitativas das espécies de Lepidoptera criadas em laboratório. Col.=número total de lagartas coletadas; Lep.=Lepidoptera; Dipt.=Diptera; Hym.=Hymenoptera; % =porcentagem de parasitismo (nº de eventos de parasitismo/total de adultos); Diet.=Dieta; Gen.=dieta generalista; Rest.=dieta restrita; Hab.=hábito; Abr.=construtora de abrigo; Exp.=exposta (não construtora de abrigo); Est.=estratégia de vida; Sol.=solitária; Gre.=gregária; Teg.=Tegumento; Gl.= glabro; Ñ gl.=não glabro; Col.=colorida; Pal.=de cor pálida.

Espécie	FAMÍLIA	Col.	Adultos				%	Diet.	Hab.	Est.	Teg.	Cor
			Lep.	Dip.	Hym	total						
	ARCTIIDAE*											
<i>Fregela semiluna</i>		545	141	06	0	147	4.08	Gen.	Exp.	Sol.	Ñ gl.	Col.
	CRAMBIDAE											
<i>Palpita</i> sp. 01		70	57	04	04	65	12.31	Rest.	Abr.	Sol.	Gl.	Pal.
	ELACHISTIDAE											
<i>Cerconota achatina</i>		92	87	0	02	89	2.25	Rest.	Abr.	Sol.	Gl.	Pal.

Continuação da tabela 01

Espécie	Col.	Adultos					Diet.	Hab.	Est.	Teg.	Cor
		Lep.	Dip.	Hym	total	%					
ELACHISTIDAE											
<i>Chlamydastis platyspora</i>	75	68	01	04	73	6,85	Rest.	Abr.	Sol.	Gl.	Col.
Gen.n. sp.n. V.O.Becker	60	10	01	43	54	81,48	Rest.	Abr.	Sol.	Gl.	Pal.
NOTODONTIDAE*											
<i>Eustema opaca</i>	940	18	73	0	91	80,22	Rest.	Abr.	Gre.	Ñ gl.	Col.
OECOPHORIDAE											
<i>Inga haemataula</i>	25	16	0	05	21	23,81	Gen.	Abr.	Sol.	Gl.	Pal.
SPHINGIDAE*											
<i>Isognathus caricae</i>	130	107	16	0	123	13,01	Rest.	Exp.	Sol.	Ñ gl.	Col.
ZYGAENIDAE											
<i>Pycnotena</i> sp.	1.000	202	05	16	223	9,42	Rest.	Exp.	Gre.	Ñ gl.	Pal.
Total	2.942	706	106	74	886	20,32	-	-	-	-	-

* Macrolepidópteros.

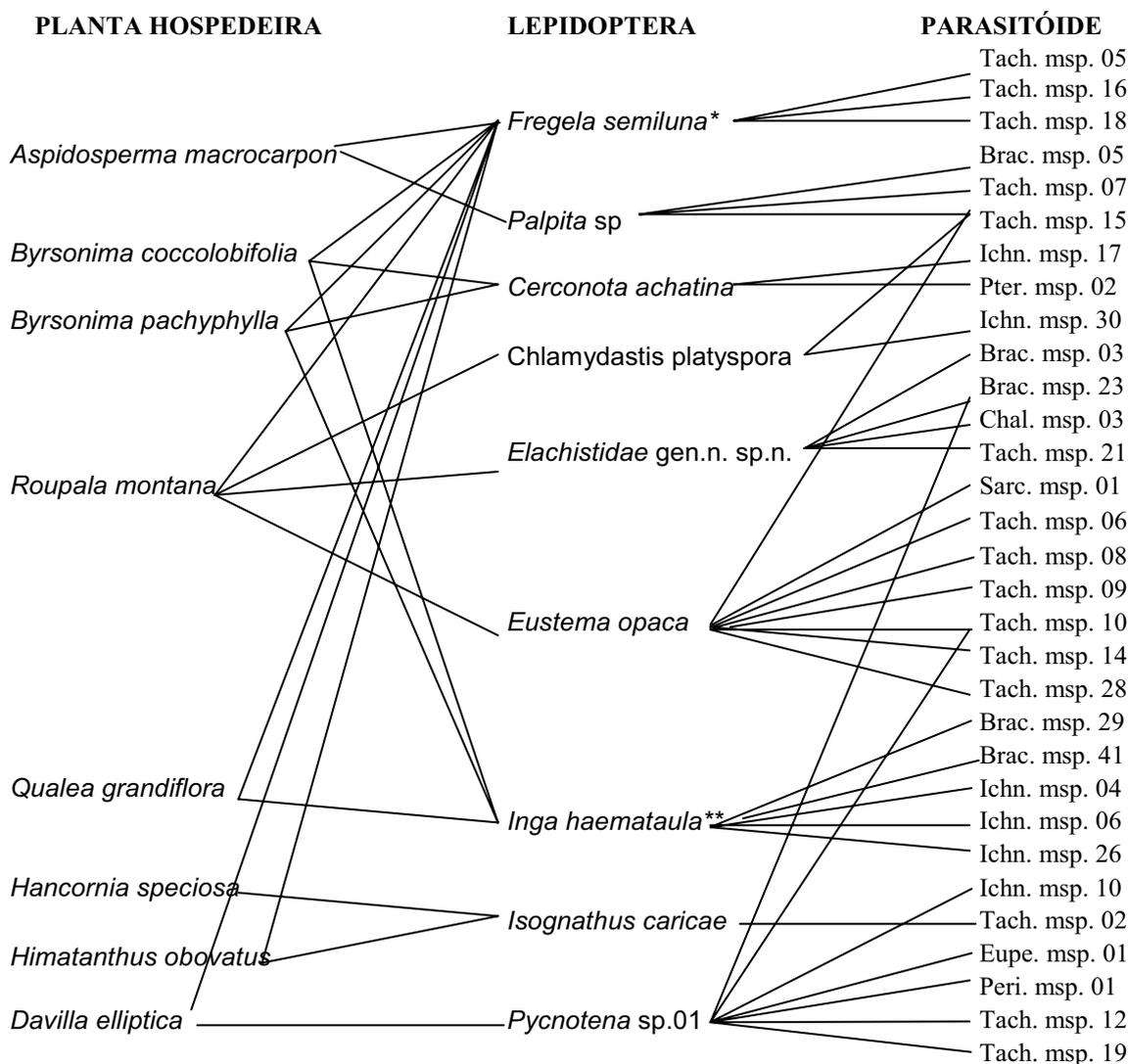


Figura 10. Relação entre plantas, nove espécies de lepidópteros e seus parasitóides. Diptera (Sarc.=Sarcophagidae e Tach.=Tachinidae) e Hymenoptera parasitóides (Brac.=Braconidae; Chal.=Chalcididae; Eupe.=Eupelmidae; Ichn.=Ichneumonidae; Peri.=Perilampidae e Pter.=Pteromalidae). *Foi coletada em 53 espécies de plantas distribuídas em 26 famílias; **Alimenta-se localmente de 15 espécies de plantas hospedeiras de oito famílias botânicas.

Ao agrupar espécies de lagartas de acordo com suas características: as de dieta restrita foram mais parasitadas que as generalistas ($\chi^2= 16,78$; $p < 0,0001$), as gregárias mais que as solitárias ($\chi^2= 17,13$; $p < 0,0001$) e os macro mais que os microlepidópteros ($\chi^2= 8,37$; $p = 0,0038$). Entretanto, não houve diferença significativa na proporção de parasitismo entre as construtoras de abrigo e as expostas ($\chi^2= 0,086$; $p = 0,77$), nem entre as glabras e não glabras ($\chi^2= 0,086$; $p = 0,77$) ou mesmo entre as coloridas e as de cores pálidas ($\chi^2= 2,33$; $p = 0,13$).

De um modo geral, houve a prevalência de parasitóides dípteros ainda que tenha apresentado grande variação entre as espécies e grupos por características. Houve uma maior pressão de Diptera nas lagartas expostas que naquelas construtoras de abrigo ($\chi^2= 30,66$; $p < 0,0001$), nas coloridas que naquelas de cor pálida ($\chi^2= 36,31$; $p < 0,0001$), nas gregárias que naquelas solitárias ($\chi^2= 11,83$; $p = 0,0006$), nas não glabras que naquelas glabras ($\chi^2= 30,66$; $p < 0,0001$), nos macro que nos microlepidópteros ($\chi^2= 38,98$; $p < 0,0001$). Entretanto, não foi verificada nenhuma diferença de pressão de Diptera entre as espécies de lagartas de dieta restrita e generalista ($\chi^2= 0,01$; $p < 0,92$).

A tabela 02 apresenta comparações da abundância das nove espécies de Lepidoptera e seus parasitóides entre os registros do Banco de dados e do trabalho de campo. A tabela 03. mostra os resultados do Qui-quadrado nas comparações da proporção de parasitismo entre todas as nove espécies de lagartas, levando em consideração apenas o trabalho de campo.

Tabela 02. A abundância de nove espécies de Lepidoptera e seus parasitóides a partir de registros do Banco de dados e do trabalho de campo. Abundância=número total de lagartas coletadas que resultaram em adultos; em parênteses o número de eventos de parasitismo; N° msp= número total de morfo-espécies de parasitóides/ n° de msp. Hymenoptera; Total msp.=número total de morfo-espécies conhecidas para aquele hospedeiro.

ESPÉCIES	Banco de Dados		Trabalho de Campo		Total msp.
	Abundância	N° msp.	Abundância	N° msp.	
<i>Cerconota achatina</i>	291 (42)	05/04	89 (02)	02/02	06/05
<i>Chlamydastis platyspora</i>	23 (01)	01/01	70 (02)	02/01	03/02
<i>Elachistidae</i> Gen n. sp n.	02 (00)	00/00	54 (44)	04/03	04/03
<i>Eustema opaca</i>	01 (00)	00/00	91 (73)	09/00	09/00
<i>Fregela semiluna</i>	151 (03)	03/02	147 (06)	03/00	05/02
<i>Inga haemataula</i>	112 (03)	01/00	21 (05)	05/05	06/05
<i>Isognathus caricae</i>	14 (08)	01/00	123 (16)	01/00	01/00
<i>Palpita</i> sp. 01	04 (00)	00/00	65 (08)	03/01	03/01
<i>Pycnotena</i> sp.	02 (00)	00/00	223 (21)	07/04	07/04

Tabela 03. Proporções de parasitismo em nove espécies de Lepidoptera, Qui-quadrado com nível de significância de 0,05: CERC=*Cerconota achatina*, CHLA=*Chlamydastis platyspora*, ELAC=*Elachistidae* Gen. n. sp. n. V. O. Becker, EUST=*Eustema opaca*, FREG=*Fregela semiluna*, INGA=*Inga haemataula*, ISOG=*Isognathus caricae*, PALP=*Palpita* sp. 01, PYCN=*Pycnotena* sp. NS=não significativa.

ESPÉCIES	CERC	CHLA	ELAC	EUST	FREG	INGA	ISOG	PALP	PYCN
CHLA	7,399 **								
ELAC	43,473 ***	30,137 ***							
EUST	47,407 ***	33,41 ***	0,005 NS						
FREG	0,147 NS	0,199 NS	57,821 ***	64,753 ***					
INGA	7,399 **	2,36 NS	4,641 *	4,929 *	6,161 *				
ISOG	6,373 *	1,572 NS	26,456 ***	31,151 ***	5,987 *	0,269 NS			
PALP	3,859 *	0,498 NS	21,196 ***	23,81 ***	2,804 NS	0,539 NS	0,039 NS		
PYCN	3,172 NS	0,145 NS	57,48 ***	69,301 ***	2,26 NS	1,949 NS	1,296 NS	0,145 NS	

*p<0,05

**p<0,01

***p<0,0001

DISCUSSÃO

De modo geral, a proporção de parasitismo por Diptera no presente trabalho (59%) foi muito superior àquela encontrada para o total de registros do Banco de Dados (21,98%), e também àquela considerada para conjunto das mesmas espécies aqui estudadas (26%) de acordo com o mesmo Banco de dados. E, mesmo quando se considera apenas as espécies aqui enfocadas, a hipótese de que os Diptera atacam mais

as lagartas de maiores tamanhos ou nos instares finais (Stireman & Singer, 2002) é corroborada.

Levando-se em consideração apenas as morfo-espécies de parasitóides deste estudo, não se poderia tirar muitas conclusões acerca de sua amplitude de dieta, já que a maioria dos parasitóides não compartilhou hospedeiros. Ao confrontar essas informações com as do Banco de Dados, entretanto, 20 das morfo-espécies apresentaram dieta generalista, considerando apenas aquelas cujas somas de registros (Banco de Dados + este estudo) foram superiores a cinco. Isso se assemelha aos resultados encontrados no capítulo anterior, em que a maioria das morfo-espécies de parasitóides apresentou dieta generalista. Certamente o número de sobreposições na Figura 10 subestima o que ocorre na natureza, pois a coleta tardia exclui o quantitativo de indivíduos parasitados nos primeiros instares que podem ter morrido antes de serem coletados. O complexo de espécies parasitóides foi certamente simplificado, pois foram consideradas apenas as lagartas que foram parasitadas em algum instar e que sobreviveram até os últimos instares. Além disso, o número de espécies hospedeiras acaba por restringir muito as possíveis sobreposições de dieta de parasitóides, agravado por ser apenas de instares finais.

Mesmo considerando as variações na vulnerabilidade das lagartas aos parasitóides, a pressão do parasitismo por Hymenoptera foi mais pronunciada em lagartas que construíam algum tipo de abrigo. Possivelmente, isso reflete o fato de que, embora os dípteros sejam parasitóides muito eficientes e com alta plasticidade, os himenópteros possuem adaptações que garantem acesso a hospedeiros que estão fora do alcance de outras ordens de parasitóides (Gauld, 1988; Feener Jr & Brown, 2007). Assim, mesmo diante de uma amplitude de proporção de parasitismo entre lagartas

construtoras de abrigo, a hipótese de que lagartas construtoras de abrigos são mais parasitadas por himenópteros é corroborada.

Lagartas de dieta restrita são bastante comuns no cerrado do DF, tanto em riqueza de espécies quanto em abundância (Diniz *et al.*, 2001; Marquis *et al.*, 2002a), assim é razoável esperar uma maior pressão de inimigos naturais como parasitóides. Por outro lado, o gregarismo é relativamente raro nessa região. Essa estratégia de vida envolve uma série de vantagens como maior chance de sobrevivência individual (Hunter, 2000), um forrageamento mais eficiente como resultado da facilitação e maior defesa contra predadores e parasitóides que os que vivem solitários (Denno & Benrey, 1997) e maiores custos como competição intraespecífica (Damman, 1991) e transmissão de doenças (Brown *et al.*, 2001). Clark & Faeth (1997) trabalhando com o Nymphalidae *Chlosine lacinia* corroboraram o papel do gregarismo associado com tegumento fortemente colorido na proteção das lagartas contra predadores. *Eustema opaca* compartilha essas características, mas foi fortemente atacada por *Zellus* sp. e sofreu uma pressão bastante considerável por parasitóides, enquanto *Pycnotena* sp. foi muito predada por um crisomelídeo e menos atingido por parasitóides. É possível, que nos últimos instares, o relativo espalhamento do grupo durante o forrageamento, seja um momento oportuno para o ataque de parasitóides. Isso é consistente com as conclusões de Reader & Hochuli (2003), quando afirmaram que os benefícios do gregarismo são relativos de acordo com o instar, mas desaparecem ou são superados pelos custos nos instares finais. Assim, a terceira hipótese foi também corroborada.

Cerconota achatina parece sofrer uma pressão maior de parasitismo nos instares iniciais, tanto em abundância quanto em riqueza de espécies enquanto nos instares finais devido ao hábito mais sedentário ela parece mais protegida. Além disso, de um modo geral a mortalidade de lagartas é bem maior nos instares iniciais do que nos últimos

(Zalucki *et al.*, 2002). Entretanto, o mesmo não ocorreu com *I. haemataula*, que apesar de compartilhar uma série de características físicas e comportamentais com *C. achatina* parece mais vulnerável nos últimos instares, especialmente no período da construção do envelope pupal, daí a discrepância entre as informações dos diferentes conjuntos de dados. Enquanto *C. achatina* empupa no mesmo lugar em que se alimentou, *I. haemataula* precisa de uma provisão de folha para o forrageamento e para a construção do abrigo pupal. O significado de uma maior movimentação na planta hospedeira pode ser um incremento no parasitismo, já que muitos parasitóides detectam seus hospedeiros assim (Bernays, 1997).

Para *I. caricae*, a metodologia não parece afetar a riqueza de espécies dos parasitóides. Entretanto, houve um ataque maior entre os indivíduos de variados instares. Assim, é possível que o Tachinidae msp.02 seja bastante especializado, que parasite o hospedeiro precocemente, o permita realizar as mudas e a prosseguir seu desenvolvimento. Isso é corroborado por experimentos anteriores (dados não publicados), em que foram coletados dez lagartas de *I. caricae* de primeiro instar e três delas já estavam parasitadas, chegaram a empupar e o díptero emergiu da pupa.

Fregela semiluna e *C. platyspora* parecem ser realmente menos vulneráveis a parasitóides em qualquer situação e apesar das tantas diferenças biológicas entre elas. Alguns resultados para as três espécies de dieta restrita a *R. montana* sugerem que o fato de ser solitária, de tegumento colorido e construtora de vários abrigos durante o desenvolvimento larval faz com que *C. platyspora* seja menos vulnerável ao parasitismo que *E. opaca* e Elachistidae Gen. n. sp. n. V.O. Becker que não apresentaram essas características combinadas. Já quando se compara espécies generalistas, apesar do relativo sedentarismo de *F. semiluna* (Diniz *et al.*, 2000), possivelmente a combinação

de tufo de pêlos longos e o tegumento colorido, supera as estratégias de *I. haemataula* na diminuição do sucesso de ataque dos parasitóides.

Todas as lagartas foram criadas em laboratório sob as mesmas condições, entretanto o sucesso de criação é bastante variável entre as espécies. Isso demonstra que as necessidades e as condições ótimas não são as mesmas entre as lagartas. Lagartas com pêlo denso como *F. semiluna* parecem mais sensíveis ao aumento de umidade e proliferação de fungos e aquelas gregárias apresentam uma taxa de mortalidade bastante considerável, o que no caso de *E. opaca* é agravado pela longa diapausa. Aliás, um período longo de diapausa nos trópicos, ainda que sob a serrapilheira, significa uma exposição adicional à predação, parasitismo e ao ataque de patógenos (Denlinger, 1986). Mesmo em laboratório estavam expostas aos patógenos e a certo grau de desidratação.

Ao se analisar um pequeno universo com nove espécies de lagartas quanto à sua vulnerabilidade a parasitóides, uma grande heterogeneidade se apresentou. Ainda assim, os resultados sugeriram que a) lagartas coletadas em instares finais são mais propensas ao ataque de parasitóides dípteros; b) aquelas protegidas por abrigos são mais atacadas por himenópteros que as expostas e c) aquelas que apresentam dieta restrita e estratégia de vida gregária são mais parasitadas. Os resultados revelaram, ainda, a importância da metodologia de coleta empregada na preponderância de parasitóides dípteros ou himenópteros e na composição do complexo de parasitóides de uma espécie de lagarta. Independentemente do tipo de coleta, lagartas de dieta restrita apresentaram maior vulnerabilidade aos parasitóides. É importante destacar que aspectos com menor representatividade ou menos conhecidos na fauna de Lepidoptera local, como o gregarismo e diapausa, podem ser de grande relevância na determinação do grau de exposição da mesma aos parasitóides.

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS

O presente trabalho detectou padrões de parasitismo associados à abundância dos hospedeiros. Ter dieta restrita, que é um aspecto comportamental muito comum entre lagartas do Cerrado, foi um fator de maior vulnerabilidade aos parasitóides. Outra característica bem representada na lepidopterofauna local é o hábito de construir abrigos. Entretanto, lagartas que apresentaram tal comportamento tiveram menores proporções de parasitismo, o que reforça o papel protetor dos abrigos contra inimigos naturais, também para o Cerrado. Isso é comprovado quando se verifica que lagartas expostas, de dieta restrita e macrolepidópteros sofreram maior pressão de parasitóides. Portanto, nem sempre o que é mais comum do ponto de vista do coletor é mais facilmente detectável pelo parasitóide.

Os resultados encontrados sugerem que os parasitóides das lagartas do Cerrado apresentam uma grande sobreposição em relação ao uso de hospedeiros. Essa maior amplitude de dieta pode ser uma estratégia para superar a baixa abundância e previsibilidade da maioria das espécies de Lepidoptera nesse bioma. Isso corrobora a importância do papel dos parasitóides na manutenção da riqueza de espécies.

Outro ponto interessante foi a comparação da metodologia de coleta nos diversos pontos do continente americano. Os resultados do capítulo IV e informações na literatura sugerem que a coleta de lagartas nos instares finais é tendenciosa, já que parasitóides dípteros apresentam uma preferência por lagartas maiores, em instares finais ou permitem um desenvolvimento adicional do hospedeiro após o ataque. A maior parte dos grupos de himenópteros parasitóides ataca uma gama maior de tamanhos de hospedeiros e, geralmente, apresenta um ciclo que não permite o hospedeiro passe para fases subsequentes do desenvolvimento. Assim, o que se

apresenta nas demais localidades é uma subestimativa do parasitismo com forte viés para Diptera, pois a maioria dos hospedeiros atacados por Hymenoptera, morre antes de atingir os tamanhos estipulados para a coleta.

Aspectos como coloração e tipo de tegumento, bem como características comportamentais não abordadas aqui seriam bons temas para estudos e experimentos futuros em que cada variação de caráter fosse estudada com metodologia adequada. O que tentei fazer no início do meu trabalho de campo foi avaliar cada característica com pares de espécies de lagarta, o que não foi possível realizar devido a baixa abundância ou não ocorrência das espécies previamente selecionadas. O assunto não está esgotado, sendo que muitas outras hipóteses interessantes ainda podem ser levantadas. Quase duas décadas depois do início do Projeto “Herbivoria e Herbívoros do Cerrado”, há muito o que se resolver sobre ecologia básica. Apesar das expectativas, as tantas possibilidades ainda esbarram em questões triviais como a identidade taxonômica dos parasitóides e, em alguns casos, dos próprios hospedeiros, que permanecem sem resposta.

Como parte dos projetos futuros, a lista vem encabeçada pelo encaminhamento dos parasitóides a especialistas para identificação. Depois disso, a formação de uma coleção de referência de parasitóides. A partir desse ponto, meu objetivo é fazer experimentos propriamente ditos tanto no campo quanto em laboratório para explorar pontos como o complexo de parasitóides de espécies ou famílias de Lepidoptera em particular. Isso será feito com coletas direcionadas a instares e, se possível, a gerações de lagartas. Além disso, a sobreposição do uso de hospedeiros pelos parasitóides poderia ser examinada com uma metodologia mais refinada a partir do conhecimento das espécies. Enfim, há um sem fim de questionamentos e trabalhos interessantes a serem explorados, mas se encontram em uma “janela livre de prazos” para a qual desejo me encaminhar.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso, C. & Herrera, C. M. 2000.** Seasonal variation in leaf characteristics and food selection by larval noctuids on an evergreen Mediterranean shrub. *Acta Oecol.* 21: 257-265.
- Andrade, I.; Diniz, I. R. & Morais, H. C. 1995.** A lagarta de *Cerconota achatina* (Zeller, 1855) (Oecophoridae: Stenomatinae): biologia e ocorrência em plantas hospedeiras do gênero *Byrsonima* (Malpighiaceae). *Rev. Bras. Zool.* 12:735-741.
- Andrade, I.; Morais, H. C.; I. R. Diniz & Van den Berg, C. 1999.** Richness and abundance of caterpillars on *Byrsonima* (Malpighiaceae) species in an area of cerrado vegetation in Central Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 47: 691–695.
- Askew, R. R. 1994.** Parasitoid of leaf-mining Lepidoptera: what determines their host range? pp. 177-204. *In:* B. A. Hawkins & W. Sheehan (Eds). Parasitoid community ecology. Oxford University Press, New York.
- Askew, R. R. & Shaw, M. R. 1986.** Parasitoid communities: their size, structure and development. pp. 225-264. *In:* J. Waage & D. Greathead (Eds.). Insect Parasitoids. London, London Academic Press.
- Ayres, M.; Ayres Jr., M.; Ayres, D. L. & Santos, A. A. S. 2005.** Bioestat 4.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Belém- PA.
- Barbosa, P. 1993.** Lepidopteran foraging on plants in agroecosystems: constraints and consequences. pp. 523-566. *In:* N. E. Stamp & T. M. Casey (Eds). Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging. New York, Chapman and Hall.
- Barbosa, P.; Segarra, A. & Gross, P. 2000.** Structure of two macrolepidopteran assemblages on *Salix nigra* (Marsh) and *Acer negundo* L.: abundance, diversity, richness, and persistence of scarce species. *Ecol. Entomol.* 25: 374-379.
- Barbosa, P.; Tammaru, T. & Caldas, A. 2004.** Is parasitism of numerically dominant species in macrolepidopteran assemblages independent of their abundance? *Basic Appl. Ecol.* 05: 357–366.
- Barbosa, P.; Caldas, A. & Godfray, H. C. J. 2007.** Comparative food web structure of larval Macrolepidoptera and their parasitoids on two riparian tree species. *Ecol. Res.* 22: 756–766.
- Becker, V. O. 1991.** Fauna de lepidópteros dos cerrados: composição e afinidades com as faunas das regiões vizinhas. I Encontro dos Botânicos do Centro-Oeste, Brasília – DF.
- Belshaw, R. 1994.** Life history characteristics of Tachinidae. pp. 144-162. *In:* B. A. Hawkins & W. Sheehan (Eds). Parasitoid community ecology. Oxford University Press, New York.

- Bendicho-López, A. & Diniz, I. R. 2004.** Life history and immature stages of *Chlamydastis platyspora* (Elachistidae). *J. Lepidopt. Soc.* 58: 91-95.
- Bernays, E. A. 1997.** Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecol. Entomol.* 22: 121-123.
- Bernays, E. A. & Chapman, R. F. 1994.** Host plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.
- Boyer, A. G.; Swearingen, R. E.; Blaha, M. A.; Fortson, C. T.; Gremillion, S. K.; Osborn, K. A. & Moran, M. D. 2003.** Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. *Oecol.* 136: 309–316.
- Broad, G. R. & Quicke, D. L. J. 2000.** The adaptive significance of host location by vibrational sounding in parasitoid wasps. *Proc. Roy. Soc.* 267: 2403-2409.
- Brown, C. R.; Komar, N.; Quick, S. B.; Sethi, R. A.; Panella, N. A.; Brown, M. B. & Pfeffer, M. 2001.** Arbovirus infection increases with group size. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 268: 1833–1840.
- Brown Jr., K. S. & Mielke, O. H. H. 1967a.** Lepidoptera of the Central Brazil plateau. I preliminary list of the Rhopalocera; introduction, Nymphalidae, Libytheidae. *J. Lepidopt. Soc.* 21: 77-105.
- Brown Jr., K. S. & Mielke, O. H. H. 1967b.** Lepidoptera of the Central Brazil Plateau. I Preliminary list of the Rhopalocera (continued): Lycaenidae, Pieridae, Papilionidae, Hesperidae. *J. Lepidopt. Soc.* 21: 145-168.
- Camargo, A. J. A. & Becker, V. O. 1998.** Saturniidae (Lepidoptera) from Brazilian Cerrados: Composition and biogeographic relationships. *Biotrop.* 01: 696-705.
- Capuccino, N. 1993.** Mutual use of leaf-shelters by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecol. Entomol.* 18: 287-292.
- Cates, R. G. 1980.** Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecol.* 46: 22-31.
- Clark, B. R. & Faeth, S. H. 1997.** The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecol. Entomol.* 22: 408–415.
- Cornell, H. V. & Hawkins, B. A. 1995.** Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *Am. Nat.* 145: 563–593.
- Cornell, H. V.; Hawkins, B. A. & Hochberg, M. E. 1998.** Towards an empirically based theory of herbivore demography. *Ecol. Entomol.* 23: 340–349.
- Damman, H. 1991.** Oviposition behaviour and clutch size in a group-feeding pyralid moth, *Omphalocera munroei*. *J. An. Ecol.* 60: 193–204.

- Denlinger, D. L. 1986.** Dormancy in tropical insects. *Ann. Rev. Entomol.* 31:239-264.
- Denno, R. F. & Benrey, B. 1997.** Aggregation facilitates growth in the neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecol. Entomol.* 22: 133–141.
- Diniz, I. R.; Bernardes, C.; Rodovalho, S. R. & Morais, H. C. 2007.** Biology and occurrence of *Inga* Busk species (Lepidoptera: Oecophoridae) on cerrado host plants. *Neotrop. Entomol.* 36:489-494.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. 1997.** Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiv. Conserv.* 06: 817-836.
- Diniz, I. R.; Morais, H. C. & Camargo, A. J. A. 2001.** Host plants of lepidopteran caterpillars in the cerrado of the Distrito Federal, Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* 45: 107-122.
- Diniz, I. R.; Morais, H. C.; Scherrer, S. & Emery, E. O. 2000.** The polyphagous caterpillar *Fregela semiluna* (Lepidoptera: Arctiidae): occurrence on plants in the Central Brazilian Cerrado. *Bol. Herb. Ezeq. P. Hering.* 05: 103-112.
- Dyer, L. A. & Gentry, G. 1999.** Predicting natural-enemy responses to herbivores in natural and managed systems. *Ecol. Appl.* 09: 402-408.
- Dyer, L. A.; Singer, M. S.; Lill, J. T.; Stireman III, 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. 2007.** Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-699.
- Emery, E. O.; Brown Jr., K. S. & Pinheiro, C. E. G. 2006.** As borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea) do Distrito Federal, Brasil. *Rev. Bras. Entomol.* 50: 85-92.
- Eggleton, P. & Belshaw, R. 1992.** Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Philos. Trans. Royal Soc. Lond. B.* 331: 01-20.
- Eggleton, P. & Belshaw, R. 1993.** Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. *Biol. J. Lin. Soc.* 48: 213-226.
- Epstein, M.; Smedley, S. R. & Eisner, T. 1994.** Sticky integumental coating of a caterpillar (Dalceridae): a deterrent to ants? *J. Lepid. Soc.* 48: 381-386.
- Feener Jr., D. H. & Brown, B. V. 1997.** Diptera as parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.* 42: 73-97.
- Ferro, V. G. & Diniz, I. R. 2007.** Composição de espécies de Arctiidae (Insecta, Lepidoptera) em áreas de Cerrado. *Rev. Bras. Zool.* 24(03): 635-646.

- Gauld, I. D. 1988.** Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonoid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae). *Biol. J. Lin. Soc.* 35: 351-377.
- Gentry, G. L. & Dyer, L. A. 2002.** On the conditional nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecol.* 83: 3108-3119.
- Gibson, G. A. P.; Huber, J. T. & Woolley, J. B. (Ed.). 1997.** Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). Ottawa: National Research Council Research Press.
- Goulet, H & Huber, J. T. 1993.** Hymenoptera of the world: An identification guide to families. Agriculture Canada. Research branch IV. Series: publications.
- Gratton, C. & Denno, R. F. 2003.** Seasonal shift from bottom-up to top-down impact in phytophagous insect populations. *Oecol.* 134: 487-495.
- Greeney, H. F. & Jones, M. T. 2003.** Shelter building in the Hesperiiidae: A classification scheme for larval shelters. *J. Res. Lepid.* 37: 27-36.
- Haeselbarth, E. 1979.** Zur Parasitierung der Puppen der Forleule (*Panolis flammea*) [Schiff.] und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistortana*) [Goeze] in bayerischen Kiefernwäldern. *Ztschr. Angew. Ent.* 87: 186-202.
- Hawkins, B. A. 1994.** Pattern and process in host-parasitoid interactions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hawkins, B. A.; Cornell, H. V. & Hochberg, M. E. 1997.** Predators, parasitoids and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecol.* 78: 2145-2152.
- Howe, H. F. & Westley, L. C. 1988.** Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, Oxford.
- Hunter, A. F. 2000.** Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. *Oikos*, 91: 213-224.
- Hunter, M. D. 2001.** Multiple approaches to estimating the relative importance of top-down and bottom-up forces on insect populations: experiments, life tables, and time-series analysis. *Basic Appl. Ecol.* 04: 293-310.
- Janzen, D. H. 1981.** Pattern of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotrop.* 13: 271-282.
- Janzen, D. H. 1988.** Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotrop.* 20: 120-135.
- Janzen, D. H. 1995.** The caterpillars and their parasitoids of a tropical dry forest. *Tach. Tim.* 01: 02-05.

- Janzen, D. H. & Pond, C. M. 1975.** A comparison by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. *Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond.* 127: 33-50.
- Jones, M. T.; Castellanos, I. & Weiss, M. R. 2002.** Do leaf shelters always protect caterpillars from invertebrate predators? *Ecol. Entomol.* 27: 753-757.
- King, B. H. 1989.** Host size-dependent sex ratios among parasitoid wasps: Does host growth matter? *Oecol.* 78:420-426.
- Kovach, W. L. 2007.** Oriana – Circular statistic for windows, ver 4.0. Kovach computing services, Pentraeth, Wales, U.K.
- LaSalle, J. & Gauld, I. D. 1993.** Hymenoptera: Their diversity and their impact on the diversity of other organisms. pp. 01-26. *In* J. LaSalle & I. D. Gauld (eds.). Hymenoptera and Biodiversity. CAB International, Wallingford.
- Laumann, R. A.; Morais, H. C. & Diniz, I. R. 2002.** Parasitóides associados às larvas de Lepidoptera em áreas de Cerrado do Distrito Federal. p. 225. *In*: XXIV Congr. Bras. Zool. Resumos, Itajaí, SC.
- Le Corff, J.; Marquis, R. J. & Whitfield, J. B. 2000.** Temporal and spatial variation in a parasitoid community associated with the herbivores that feed on Missouri *Quercus*. *Environ. Entomol.* 29: 181-194.
- Lill, J. T.; Marquis, R. J. & Ricklefs, R. E. 2002.** Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature* 417: 170-173.
- Loeffer, C. C. 1996.** Adaptative trade-offs of leaf folding in *Dichomeris* caterpillars on goldenrods. *Ecol. Entomol.* 21: 34-40.
- López, A. B.; Diniz, I. R. & Hay, J. D. 2003.** Abundance of *Chlamydastis platyspora* (Elachistidae) on its host plant *Roupala Montana* (Proteaceae) in relation to leaf phenology. *J. Lepid. Soc.* 57(04):187-192.
- Macedo, R. H. F. 2002.** The avifauna: ecology, biogeography, and behavior. pp. 242-265. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.) The Cerrado of Brazil – ecology and natural history of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York.
- Marquis, R. J. & Braker, H. E. 1994.** Plant-herbivory interactions: diversity, specificity, and impact. pp. 261-221. *In*: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (Eds). La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago Press, Chicago.
- Marquis, R. J.; Diniz, I. R. & Morais, H. C. 2001.** Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian Cerrado. *J. Trop. Ecol.* 17: 127-148.

- Marquis, R. J.; Morais, H. C. & Diniz, I. R. 2002a.** Interactions among cerrado plants and their herbivores: Unique or typical? pp. 306-328. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.) The Cerrado of Brazil – ecology and natural history of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York.
- Marquis, R. J.; Lill, J. T. & Piccinni, A. 2002b.** Effect of plant architecture on colonization and damage by leafyiting caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos* 99: 531–537.
- Mayhew, P. J. & Blackburn, T. M. 1999.** Does development mode organize life-history traits in the parasitoid Hymenoptera? *J. Anim. Ecol.* 68: 906–919.
- Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva Jr., M. C.; Rezende, A. V.; Filgueiras, T. & Nogueira, P. E. 1998.** Flora vascular do cerrado. pp. 290-456. *In*: S. M. Sano & S. P. Almeida (eds.), Cerrado: Ambiente e flora. Planaltina, EMBRAPA.
- Morais, H. C. & Diniz, I. R. 2003.** Larva and hostplant of the Brazilian cerrado moth *Aucula munroei* (Lepidoptera: Noctuidae: Agarastinae). *Trop. Lepid.* 11: 49-50.
- Morais, H. C. & Diniz, I. R. 2004.** Herbívoros e herbivoria em cerrado: lagartas como exemplo. pp. 159-175. *In*: L. M. S. Aguiar & A. J. A. Camargo (eds.). Cerrado: ecologia e caracterização. Embrapa-CPAC, Planaltina, DF.
- Morais, H. C.; Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. 1999.** Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Rev. Biol. Trop.* 47: 1025-1033.
- Morais, H. C.; Diniz, I. R. & Silva, J. R. 1996.** Larvas de *Siderone marthesia nemesis* (Illiger) (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae) em cerrado de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 13: 351-356.
- Morais, H. C.; Mahajan, I. M. & Diniz, I. R. 2005.** História natural da mariposa *Chlamydistis smodicopa* (Meyrick) (Lepidoptera, Elachistidae, Stenomatinae). *Rev. Bras. Zool.* 22:633-638.
- Nishida, R. 2002.** Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 47: 57-92.
- Novotny, V.; Basset, Y.; Miller, S. E.; Weiblen, G. D.; Bremer, B.; Cizek, L. & Drozd, P. 2002.** Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.
- Novotny, V. & Basset, Y. 2005.** Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proc. Roy. Soc. B.* 272: 1083–1090.
- Odegaard, F. 2000.** The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles (Coleoptera) in tropical forests. *J. Biogeog.* 27: 283-296.

- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. 2002.** Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. pp. 91-120. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.) The Cerrado of Brazil – ecology and natural history of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York.
- Pessoa-Queiroz, R. & Diniz, I. R. 2007.** On the immature stages and natural history of *Gonioterma exquisita* Duckworth (Lepidoptera, Elachistidae, Stenomatinae). *Rev. Bras. Entomol.* 51: 458-464.
- Pinheiro, F.; Diniz, I. R.; Coelho, D. & Bandeira, M. P. S. 2002.** Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Aust. Ecol.* 27: 132–136.
- Pinheiro, C. E. G. & Emery, E. O. 2006.** As borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) da Área de Proteção Ambiental do Gama e Cabeça de Veado, Distrito Federal, Brasil. *Biota Neotrop.* 06: 03.
- Price, P. W.; Bouton, C. E.; Gross, P.; McPheron, B. A.; Thompson, J. N. & Weis, A. E. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41–65.
- Price, P. W.; Diniz, I. R.; Morais, H. C. & Marques, E. S. A. 1995.** The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotrop.* 27(04): 468-478.
- R Development Core Team. 2004.** R: a language and environment for statistical computing. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. Disponível na internet no site: <http://www.R-project.org> [acessado em 12.XII.2007].
- Ratter, J. A. 1991.** Notas sobre a vegetação da Fazenda Água Limpa (Brasília, DF). Textos universitários nº 3, Ed. UnB, Brasília, DF.
- Reader, T. & Hochuli, D. F. 2003.** Understanding gregariousness in a larval lepidopteran: the roles of host plant, predation and microclimate. *Ecol. Entomol.* 28: 729-737.
- Reavey, D. 1993.** Why body size matters to caterpillars. pp. 248–279. *In*: N. C. Stamp & T. M. Casey (eds.). Caterpillar: ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall Press, New York.
- Rodvalho, S.; Laumann, R. A. & Diniz, I. R. 2007.** Ecological aspects of lepidopteran caterpillar parasitoids from *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae) in a cerrado *sensu stricto* of Central Brazil. *Biota Neotrop.* 07: 239-243.
- Salt, G. 1968.** The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biol. Rev.* 43: 200–232

- Scoble, M. J. 1992.** The Lepidoptera: form, function and diversity. Oxford University Press.
- Seymour, J. E. & Jones, R. E. 2001.** Geographic variation in host instar and species preference of *Microplitis demolitor* (Wilkinson) (Hymenoptera: Braconidae) towards two of its native hosts, *Helicoverpa punctigera* (Wallengren) and *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Austr. J. Entomol.* 40: 245-248.
- Sheehan, W. 1994.** Parasitoid community structure: effects of host abundance, phylogeny and ecology. pp. 90-107. *In*: B. A. Hawkins & W. Sheehan (eds). Parasitoid community ecology. Oxford University Press, New York.
- Sime, K. R. & Brower, A. V. Z. 1998.** Explaining the latitudinal gradient anomaly in ichneumonid species richness: evidence from butterflies. *J. An. Ecol.* 67: 387-399.
- Stehr, F. W. 1987.** Immature insects. Dubuque, Iowa. Kendall/Hunt Publishing Company.
- Stiling, P. & Moon, D. C. 2005.** Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecol.* 142: 413–420.
- Stireman, J. O. & Singer, M. S. 2002.** Spatial and temporal variation in the parasitoid assemblage of an exophytic polyphagous caterpillar. *Ecol. Entomol.* 27:588-600.
- Stireman, J. O. & Singer, M. S. 2003a.** Determinants of parasitoid–host associations: insights from a natural tachinid-lepidopteran community. *Ecol.* 84: 296-316.
- Stireman, J. O. & Singer, M. S. 2003b.** What determines host range in parasitoids? An analysis of a tachinid parasitoid community. *Oecol.* 135: 629-638.
- Stireman, J. O.; Dyer, L. A.; Janzen, D. H.; Singer, M. S.; Lill, J. T.; Marquis, R. J.; Ricklefs, R. E.; Gentry, G. L.; Morais, H. C. & Diniz, I. R. 2005.** Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming. *PNAS* 102(48): 17384-17387.
- Stireman, J. O.; O’Hara, J. E. & Wood, D. M. 2006.** Tachinidae: Evolution, Behavior, and Ecology. *Ann. Rev. Entomol.* 51: 525–555.
- Terkanian, B. 1993.** Effect of host deprivation on egg quality, egg load, and oviposition in a solitary parasitoid *Chetogena edwardsii* (Diptera: Tachinidae). *J. Insect Behav.* 06: 699-713.
- Turlings, T. C. J.; Loughrin, T. J. H.; McCall, T. P. J.; Rose, U. S. R.; Lewiss, W. J. & Tumlinson, J. H. 1995.** How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92: 4169-4174.
- Van Asch, M. & Visser, M. E. 2007.** Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Ann. Rev. Entomol.* 52: 37–55.

- Vinson, S. B. 1981.** Habitat location. pp. 51-77. *In*: D. A. Nordlund, R. L. Jones & W. J. Lewis (eds). *Semiochemicals: Their role in pest control*. Wiley, New York.
- Waage, J. & Greathead, D. 1986.** *Insects parasitoids*. New York, Academic Press.
- Weseloh, R. M. 1993.** Potential effects of parasitoids on the evolution of caterpillar foraging behavior. pp. 203-223. *In*: N. C. Stamp & T. M. Casey (eds). *Caterpillar: ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall Press, New York.
- Wharton, R. A.; Marsh, P. M. & Sharkey, M. J. (Eds). 1997.** *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. The International Society of Hymenopterists. Washington, DC.
- Whitfield, J. B. 2003.** Phylogenetic insights into the evolution of parasitism in Hymenoptera. *Adv. Parasitol.* 54: 69-100
- Wood, D. M. 1987.** Tachinidae. pp. 1193-1269. *In*: J. F. McAlpine (ed.). *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 2. Biosystematic Centre. Ottawa, Ontario.
- Zalucki, M. P.; Clarke, A. R. & Malcolm, S. B. 2002.** Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 47: 361-93.
- Zar, J. R. 1999.** *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall.