



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

**REDES TRÓFICAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA E PLANTAS  
HOSPEDEIRAS NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL.**

SCHEILA SCHERRER

Brasília, 2013



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

**REDES TRÓFICAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA E PLANTAS  
HOSPEDEIRAS NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL.**

SCHEILA SCHERRER

Tese apresentada como requerimento parcial à obtenção do título de Doutor, junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

Orientadora: Dra. Ivone Rezende Diniz

Brasília, 2013



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

Tese de Doutorado

**SCHEILA SCHERRER**

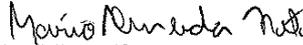
Título:

“Redes tróficas de lagartas de Lepidoptera e plantas hospedeiras no cerrado do Distrito Federal”.

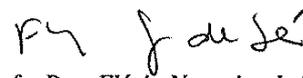
**Banca Examinadora:**

  
*Prof. Dra. Ivone Rezende Diniz*  
Presidente / Orientadora  
ZOO/UnB

  
*Prof. Dr. Raul Alberto Laumann*  
Membro Titular  
Embrapa

  
*Prof. Dr. Mário Almeida-Neto*  
Membro Titular  
UFG

  
*Profa. Dra. Marina Regina Fritzas*  
Membro Titular  
ZOO/UnB

  
*Profa. Dra. Flávia Nogueira de Sá*  
Membro Titular  
FUP/UnB

*Profa. Dra. Rosana Tidon*  
Suplente  
GEM/UnB

Brasília, 17 de dezembro de 2013.

**Quem é você????**



**Com quem você  
interage????**



*Ào Senhor Deus Todo Poderoso*

*Criador do Céu e da Terra...*

*... e dos Lepidoptera...*

*Dedico a minha família:*

*Meus pais Jairo e Cecília,*

*meu marido Roberto e*

*meus filhos Tiago, André e Mateus*

## AGRADECIMENTOS:

Em primeiro lugar agradeço a Deus por ter permitido o desenvolvimento e a finalização desse trabalho e por sua misericórdia que se renova a cada manhã.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, na figura do seu coordenador Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira, pela oportunidade de aprofundar meus estudos e meu desenvolvimento intelectual.

A professora Ivone Rezende Diniz que sempre foi mais que orientadora, quase mãe, que me acompanhou academicamente e pessoalmente desde o período da minha graduação até os dias de hoje. Meu muito obrigada, sinceramente.

Aos membros da banca examinadora por aceitarem o meu convite para participação nessa etapa do trabalho, pelo tempo dispensado a mim e pelas sugestões valiosas que com certeza colaborarão para a melhora desse trabalho.

A professora Helena Castanheira de Moraes, que me acompanhou durante a minha formação, deu sugestões importantes ao desenvolvimento do trabalho e me ajudou na identificação de muitas plantas hospedeiras.

Ao professor Mário Almeida Neto que foi um anjo na minha vida. Sempre presente e disponível quando eu solicitei ajuda que foi imprescindível para a realização desse trabalho. Aproveito também para agradecer ao Marcos Vieira que tanto colaborou comigo e pela paciência demonstrada. Muito obrigas a vocês.

Ao Dr. Vitor O. Becker pela paciência e atenção que dispensou a mim quando estive em sua coleção e pela identificação dos adultos de Lepidoptera. Aproveito também para agradecer a sua esposa Clemira pelo carinho e pelas conversas enquanto estive em sua casa.

Ao pesquisador Dr. Amábilio Camargo que me recebeu na coleção entomológica da Embrapa e pela identificação dos saturnídeos e esfingídeos que emergiram no laboratório.

Ao comando do Colégio Militar de Brasília e especialmente aos meus chefes, Cel Luiz Fernando, Cel Paulo e Maj Márcia, que se mostraram compreensivos e sempre foram receptivos aos meus pedidos de ajuda o que permitiu a finalização desse trabalho.

À direção do CEF 03 Paranoá, Lenilda Damasceno, Kátia Martins e Admilson Borba, pessoas boas e compreensivas que nunca colocaram empecilhos para que eu pudesse terminar esse trabalho.

Às administrações da FAL, RECOR-IBGE, JBB e PNB e ao Comandante da Estação de Rádio da Marinha do Brasil, pelas autorizações de entrada e coleta de material biológico em suas áreas preservadas sem as quais não seria possível o desenvolvimento desse trabalho.

Aos colegas da Pós-Graduação em Ecologia Neuza, Laura, Marina Neves, Ricardo pelas conversas, pelo apoio e camaradagem que sempre nos acompanharam, de maneira especial gostaria de agradecer a Cintia, Marina Neis e Geraldinho que, além disso, foram “meus braços e minhas pernas” estando comigo no campo fins de semana, feriados, noites e me auxiliando a desvendar os mistérios da estatística.

Aos estagiários que estiveram presentes e foram essenciais no desenvolvimento desse trabalho, Ivan, Kaio, Dheivid, Letícia, Gabriela e Hadassa.

Ao técnico de laboratório e motorista Mardonio que nos levou a diferentes áreas para coletas, independente do dia e da hora, e que sempre “deu uma mãozinha” no trabalho de campo.

Aos amigos e colegas de trabalho no CMB, Giovana, Bia, Ana Cláudia, Therezinha, Claudia Faria, Claudia Luz, Denise, Estela, Elaine, Adriano, Jefferson, Henrique, por me ajudarem no campo profissional e pessoal, por me escutarem, pelas conversas e pelas risadas que me fizeram sair um pouco dessa realidade da pós-graduação.

A minha família, minha base, meu refúgio, obrigada por me empurrarem para frente, não me deixarem cair e ficarem felizes com a minha vitória.

## SUMÁRIO

Lista de Figuras .....	iii
Lista de Tabelas .....	v
Resumo .....	vii
Abstract .....	ix
Introdução Geral .....	1
<b>CAPÍTULO 1. ASSEMBLEIAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA FOLÍVORAS EXTERNAS: RIQUEZA DE ESPÉCIES E DE INTERAÇÕES TRÓFICAS .....</b>	<b>9</b>
Introdução .....	10
Metodologia .....	12
Resultados .....	14
Discussão .....	20
Conclusão .....	22
Referências .....	22
<b>CAPÍTULO 2. VARIAÇÃO TEMPORAL NA RIQUEZA, NA ABUNDÂNCIA RELATIVA DE LAGARTAS E NAS INTERAÇÕES TRÓFICAS ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS .....</b>	<b>25</b>
Introdução .....	26
Metodologia .....	28
Resultados .....	30
Discussão .....	34
Conclusão .....	36
Referências .....	36
<b>CAPÍTULO 3. IMPORTÂNCIA DA RESTRIÇÃO FILOGENÉTICA E DA SINCRONIZAÇÃO TEMPORAL E ESPACIAL NA ESTRUTURA DE INTERAÇÕES ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS .....</b>	<b>40</b>
Introdução .....	41
Metodologia .....	43
Resultados .....	47
Discussão .....	51
Conclusão .....	54
Referências .....	54
<b>CAPÍTULO 4. DISSIMILARIDADE TEMPORAL DE INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS HOSPEDEIRAS E LAGARTAS NO CERRADO .....</b>	<b>58</b>
Introdução .....	59
Metodologia .....	60
Resultados .....	63
Discussão .....	68
Conclusão .....	69
Referências .....	70

<b>CAPÍTULO 5. VARIAÇÃO SAZONAL NA DISPONIBILIDADE DE PLANTAS HOSPEDEIRAS E ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE LAGARTAS FOLÍVORAS NO CERRADO.....</b>	<b>73</b>
Introdução .....	74
Metodologia .....	76
Resultados .....	79
Discussão .....	81
Conclusão.....	84
Referências.....	84
Anexo 1 .....	89
Anexo 2.....	90
Anexo 3.....	99
Anexo 4.....	106

## Lista de Figuras

### Introdução

**Figura 1.** (A) Vista da fitofisionomia de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, mostrando as gramíneas e as árvores esparsas. (B). *Erythroxylum tortuosum* (Erythroxylaceae) em evidência, mostrando o aspecto xérico da vegetação, com seus troncos tortuosos e troncos com bastante suber. ....2

**Figura 2.** Exemplo de relação trófica entre a lagarta de *Elbella luteizona* (Mabille, 1877) (Lepidoptera; Hesperiiidae) e suas plantas hospedeiras, (a) lagarta e (b) adulto e suas plantas hospedeiras (c), *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Myrsinaceae) e (d) *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) (Malpighiaceae). ....4

### CAPÍTULO 1

#### ASSEMBLEIAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA FOLÍVORAS EXTERNAS: RIQUEZA DE ESPÉCIES E DE INTERAÇÕES TRÓFICAS

**Figura 1.** Curva de rarefação da diversidade de Interações entre plantas hospedeiras e lagartas (linha azul) e de diversidade de espécies de lagartas (linha vermelha) encontradas em parcelas temporárias de 10 metros de diâmetro realizadas no Cerrado do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011.....16

**Figura 2.** Relação entre a abundância relativa de lagartas e a abundância relativa das plantas hospedeiras encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal no período de março de 2010 a março de 2011 .....17

**Figura 3.** Relação entre espécies de lagartas e espécies de plantas hospedeiras (A) e relação entre espécies de lagartas e abundância de plantas hospedeiras (B) encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal no período de março de 2010 a março de 2011. ....18

**Figura 4.** Relação entre riqueza de interações das lagartas-plantas hospedeiras e abundância relativa de lagartas encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011 .....19

**Figura 5.** Relação entre riqueza de interações das lagartas-plantas hospedeiras e riqueza de plantas hospedeiras (A) e riqueza de lagartas (B), encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011 .....19

### CAPÍTULO 2

#### VARIAÇÃO TEMPORAL NA RIQUEZA, NA ABUNDÂNCIA RELATIVA DE LAGARTAS E NAS INTERAÇÕES TRÓFICAS ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS

**Figura 1.** Dados meteorológicos para o período de março de 2010 a março de 2011 no Distrito Federal. Primeiro eixo referente à umidade relativa do ar e temperatura e segundo eixo à precipitação. Fonte: Estação meteorológica da RECOR ([www.recor.org.br/](http://www.recor.org.br/) / acesso em 05/09/2012, 10h15). ....31

**Figura 2.** Curva de rarefação da diversidade de interações encontradas entre lagartas e plantas hospedeiras durante as estações chuvosa (linha azul) e seca (linha vermelha) no Cerrado do Distrito Federal no período de março de 2010 a março de 2011 .....33

**Figura 3.** Riqueza de espécies de lagartas especialistas (monófagas, oligófagas) e de espécies generalistas (polífagas), exclusivas e compartilhadas nas estações seca e

chuvosa , no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil, de março de 2010 a março de 2011. ....34

### Capítulo 3

IMPORTÂNCIA DA RESTRIÇÃO FILOGENÉTICA E DA SINCRONIZAÇÃO TEMPORAL E ESPACIAL NA ESTRUTURA DE INTERAÇÕES ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS

**Figura 1.** Comparação entre as matrizes de probabilidades de interação (MPIs) e matrizes de interações observadas (MIOs) construídas a partir das interações entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado do Distrito Federal, com base em três métricas de redes tróficas: Conectância (A), Equitabilidade (B) e Aninhamento (C). ....49

**Figura 2.** Análise de verossimilhança de cada matriz de probabilidade de interações. As barras simbolizam valores de Akaike (AIC) para cada uma das matrizes de probabilidades de interação e todas as combinações possíveis para os fatores: abundância relativa (N), sobreposição temporal (T), sobreposição espacial (S) e similaridade filogenética das plantas (P). ....50

### CAPÍTULO 4

DISSIMILARIDADE TEMPORAL DE INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS HOSPEDEIRAS E LAGARTAS NO CERRADO

**Figura 1.** Número de espécies de lagartas (Azul) e de plantas hospedeiras (Vermelho) exclusivas e compartilhadas entre as diferentes redes de interações temporais observadas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011. ....66

**Figura 2.** Número de interações exclusivas e compartilhadas entre as diferentes redes tróficas temporais encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011. ....66

**Figura 3.** Cada gráfico representa uma comparação entre duas redes de interações entre lagartas e plantas hospedeiras (linha x coluna ou coluna x linha). A altura da barra representa a dissimilaridade total (BWN); a cor cinza escuro representa a variação devido a espécies compartilhadas (BOS) interagindo de maneira diferente; e a cor cinza claro representa a variação devido a mudanças na composição de espécies (BST). ....67

### CAPÍTULO 5

VARIAÇÃO SAZONAL NA DISPONIBILIDADE DE PLANTAS HOSPEDEIRAS E ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE LAGARTAS FOLÍVORAS NO CERRADO

**Figura 1.** Dados meteorológicos para o período de março de 2010 a março de 2011 no Distrito Federal. Primeiro eixo referente à umidade relativa do ar e temperatura e segundo eixo à precipitação. ....78

**Figura 2.** Variação na utilização de plantas por espécies de cinco famílias de Lepidoptera: Elachistidae (em preto), Gelechiidae (vermelho), Oecophoridae (verde), Pyralidae (azul) e Tortricidae (rosa), nas duas estações chuvosa e seca. ....80

**Figura 3.** Comparação na generalidade (amplitude de dieta) de *Antaeotricha* sp., *Cerconota achatina*, *Compsolechia* sp., *Episimus* sp., *Pococera aelredella* (em verde) e *Inga haemataula* e *Inga phaeocrossa* (em vermelho), espécies que ocorreram tanto na estação seca e chuvosa no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil. ....81

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

ASSEMBLEIAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA FOLÍVORAS EXTERNAS: RIQUEZA DE ESPÉCIES E DE INTERAÇÕES TRÓFICAS

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.....13

**Tabela 2.** Comparação entre os dados de interações tróficas de lagartas e plantas hospedeiras obtidas por Dyer e colaboradores (2010) em floresta tropical do Equador e em floresta decídua temperada de Louisiana com os obtidos para cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal com o mesmo protocolo de coletas (parcelas de 10m de diâmetro) no período de março de 2010 a março de 2011.....15

### CAPÍTULO 2

VARIAÇÃO TEMPORAL NA RIQUEZA, NA ABUNDÂNCIA RELATIVA DE LAGARTAS E NAS INTERAÇÕES TRÓFICAS ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011 .....29

**Tabela 2.** Número de parcelas, de plantas e de lagartas encontradas em 275 parcelas vistoriadas nas estações seca e chuvosa em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal entre março de 2010 a março de 2011.....32

**Tabela 3.** Média ( $\pm$  DP) da abundância relativa de lagartas (cujos adultos emergiram no laboratório) e de plantas com lagartas, por parcela, nas estações seca e chuvosa .....32

**Tabela 4.** Amplitude de dieta das espécies de lagartas: anual e das estações seca e chuva (geral e exclusivo das estações, seca e chuvosa), no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil, de março de 2010 a março de 2011.....33

### CAPÍTULO 3

IMPORTÂNCIA DA RESTRIÇÃO FILOGENÉTICA E DA SINCRONIZAÇÃO TEMPORAL E ESPACIAL NA ESTRUTURA DE INTERAÇÕES ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS

**Tabela 1** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.....44

### CAPÍTULO 4

DISSIMILARIDADE TEMPORAL DE INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS HOSPEDEIRAS E LAGARTAS NO CERRADO

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.....61

<b>Tabela 2.</b> Riqueza de espécies de lagartas e de plantas hospedeiras observadas em cada uma das quatro redes de interação separadas com base no fator tempo no cerrado <i>sensu stricto</i> do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011. ....	64
<b>Tabela 3.</b> Índices de Sorensen e Bray-Curtis calculados para as redes de interações de lagartas e plantas hospedeiras comparadas par a par, (linha x coluna ou coluna x linha). BWN = dissimilaridade total; BOS = dissimilaridade causada por espécies compartilhadas que interagem de forma diferente; e BST = dissimilaridade causada por diferença na composição de espécies .....	65

## CAPÍTULO 5

### VARIAÇÃO SAZONAL NA DISPONIBILIDADE DE PLANTAS HOSPEDEIRAS E ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE LAGARTAS FOLÍVORAS NO CERRADO

<b>Tabela 1.</b> Áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011 .....	77
---	----

## RESUMO

As comunidades biológicas possuem estrutura complexa e difícil de ser avaliada. Entretanto, uma forma comumente usada na caracterização de uma comunidade é estudar a diversidade por índices, que incorporam tanto a riqueza de espécies quanto o padrão de abundância ou biomassa. Entretanto, a manutenção da diversidade depende das múltiplas interações entre espécies e indivíduos. As interações existentes entre organismos consumidores e seus recursos são denominadas redes ecológicas tróficas. As cadeias alimentares inseto-planta em ambientes tropicais são particularmente difíceis de amostrar porque há grande riqueza de espécies raras participando de um grande número de interações. Para este trabalho realizado com redes tróficas de interações entre lagartas e plantas hospedeiras, foram realizadas 275 parcelas temporárias de 10m de diâmetro em seis diferentes áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011. Para cada parcela, foi anotada a data da vistoria e as coordenadas geográficas; foram identificadas e contadas todas as espécies de plantas presentes; todas as lagartas encontradas foram criadas no laboratório em potes individuais e os adultos que emergiram no laboratório foram identificados. Os objetivos foram: comparar os métodos usuais de estudar a diversidade da comunidade com as métricas utilizadas nos estudos de redes de interações para lagartas e plantas hospedeiras do cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal; avaliar a contribuição da abundância relativa, da similaridade filogenética e da sobreposição espacial e temporal como fatores determinantes da estrutura das interações entre lagartas e plantas; analisar as diferenças entre as interações entre as lagartas e suas plantas hospedeiras no cerrado na escala temporal e investigar o padrão de utilização das espécies de plantas pela comunidade de lagartas entre as duas estações climáticas, seca e chuvosa, e o grau de especialização desses herbívoros. Nas 275 parcelas foram vistoriadas 60.341 plantas de 649 espécies, em 1.824 plantas tinham lagartas com média de  $6,6 \pm 5,2$  plantas com lagartas por parcela vistoriada. Considerando o número total de parcelas vistoriadas, foram coletadas 3.751 lagartas ( $13,6 \pm 17,1$  lagartas por parcela) sendo que 2.003 adultos de 257 espécies pertencentes a 30 famílias de Lepidoptera emergiram no laboratório. A relação entre a abundância relativa de lagartas e abundância relativa de plantas hospedeiras explicou apenas 2% desta variação ( $F=6,62$ ;  $p=0,01$ ). A riqueza de plantas hospedeiras explicou 70% da variação total no número de espécies de lagartas ( $F=420,466$  e  $P<0,001$ ). A riqueza de espécies de lagartas

( $F=1,6331$  e  $P=0,20275$ ) não foi influenciada pela abundância relativa de plantas hospedeiras, que explicou apenas 8% da variação da riqueza de espécies de lagartas. A variação da riqueza de interações foi explicada pela abundância relativa de plantas hospedeiras (em apenas 3%) ( $F=8,56$ ;  $P=0,004$ ); a riqueza de plantas hospedeiras explicou 12% ( $F=33,80930$  e  $P<0,001$ ); a abundância relativa de lagartas explicou 15% ( $F=36,43983$  e  $P<0,001$ ); e a riqueza de espécies de lagartas explicou apenas 3% ( $F=6,42706$  e  $P=0,01$ ). A riqueza de interações entre lagartas e plantas hospedeiras não variou entre as estações seca e chuvosa ( $F = 1,270$ ;  $P = 0,233$ ), porém houve variação na abundância de interações ( $F = 2,426$ ;  $P < 0,001$ ). A diversidade de interações por meio da curva de rarefação das estações seca chuvosa mostra um aumento da diversidade de interações na estação seca. Com relação a estrutura das redes de interações, na conectância, número de ligações existentes entre uma determinada espécie de lagarta e suas plantas hospedeiras, a combinação dos fatores sobreposição espacial e temporal, foram os mais eficientes para descrever a estrutura das redes de interações que realmente ocorrem (bons preditores), já para o aninhamento, vários fatores foram considerados bons preditores da estrutura de uma rede de interações real: sobreposição espacial, sobreposição temporal, similaridade filogenética, abundância relativa. Com relação à  $\beta$ -diversidade entre redes de interações em escala temporal foi verificado que a dissimilaridade foi provocada pela presença de espécies compartilhadas que passaram a interagir de maneira diferente, pois este componente foi o que mais contribuiu para a substituição total entre as redes de interação comparadas. Para a análise do efeito da sazonalidade climática na amplitude de dieta da comunidade de lagartas, considerando as espécies de lagartas pertencentes às famílias com representantes nas estações seca e chuvosa, não foi verificada diferença no número de espécies de plantas hospedeiras consumidas entre as estações ( $GL = 1$ ;  $F = 0,411$ ;  $P = 0,525$ ) efeito interespecífico, porém ao se analisar a variação intraespecífica na amplitude de dieta, houve um aumento de espécies de lagartas que usam de forma mais completa o conjunto de espécies de plantas hospedeiras disponíveis na estação seca, com um aumento de 30% no conjunto de plantas hospedeiras utilizadas em relação à estação chuvosa ( $t = 2,5087$ ;  $GL = 6$ ;  $P = 0,046$ ; dif. média = 0,3291).

Palavras-chave: Interações ecológicas, amplitude de dieta, estrutura de redes, Lepidoptera,  $\beta$ -diversidade

## ABSTRACT

Biological communities are complex and their structure is difficult to assess. Usually, they are characterized by using diversity indices, which incorporate both the species richness and, the relative abundance pattern or biomass. The interactions between organisms and their resources are called ecological trophic networks. The insect-plant food webs in tropical environments are particularly difficult to sample because there is a high richness of rare species participating in a large number of interactions. The present work was conducted in six areas of cerrado *sensu stricto* in the Distrito Federal, Brasil, from March 2010 to March 2011. The samples were performed in 275 temporary plots of 10m in diameter, to analyse the networks of trophic interactions between caterpillars and their host plants. For each plot it was recorded the sample date, the geographical coordinates; the number and identification of all species of plants present, the number and morphospecies of all caterpillars found. Caterpillars were reared in the laboratory in individual plastic pots until adult emergence. . The objectives of this work were to compare the usual methods of studying the diversity of the community with the metrics used in studies of interaction networks for caterpillars and host plants; evaluate the contribution of the relative abundance of phylogenetic similarity and overlap spatial and temporal factors as determinants of the structure of interactions between plants and caterpillars; analyze the differences between the interactions between caterpillars and their host plants in the cerrado in the timescale; investigate the pattern of use of plant species by caterpillar community between the dry and rainy seasons,. A total of 60,341 plants of 649 species were inspected, and on 1,824 plants caterpillars were found, with an average of  $6.6 \pm 5.2$  plants with caterpillars per plot. A total of 3,751 caterpillars were found ( $13.6 \pm 17.1$  caterpillars per plot), of which 2,003 adults from 257 species belonging to 30 families of Lepidoptera emerged in the laboratory. The relationship between the relative abundance of caterpillars and relative abundance of host plants accounted for only 2 % of this variation ( $F = 6.62$ ,  $p = 0.01$ ). The host plant species richness explained 70 % of the total variation in the number of species of caterpillars ( $F = 420.466$ ,  $P < 0.001$ ). The caterpillar species richness ( $F = 1.6331$  and  $P = 0.20275$ ) was not affected by the relative abundance of host plants, which accounted for only 8 % of the variation in caterpillar species richness. The variation of the interaction richness was explained by the following variables: the relative abundance of caterpillars explained 15 % ( $F = 36.43983$ ,  $P < 0.001$ ); host plants species richness explained 12 %

( $F = 33.80930$ ,  $P < 0.001$ ); the relative abundance of host plants (only 3%) ( $F = 8.56$ ,  $P = 0.004$ ), and the, and the species richness of caterpillars explained only 3 % ( $F = 6.42706$  and  $P = 0.01$ ). The interactions richness between caterpillars and their host plants were similar between dry and rainy seasons ( $F = 1.270$  ,  $P = 0.233$ ). However, there was variation in the abundance of interactions ( $F = 2.426$  ,  $P < 0.001$ ). The diversity of interactions by rarefaction curve of dry and rainy seasons shows an increase in the diversity of interactions in the dry season. Regarding the structure of interaction networks in connectance, number of links between a particular species of caterpillar and its host plant, the combination of spatial overlap and temporal factors, were the most efficient for describing the structure of networks of observed interactions. Several factors were considered good predictors to explain the structure of a network of observed interactions: spatial overlap, temporal overlap, phylogenetic similarity, relative abundance. With respect to  $\beta$  - diversity among networks of interactions timescale, the dissimilarity was caused by the presence of shared species which have changed their behavior. No caterpillar community pattern (interspecific) was found in relation to the number of host plant species consumed between seasons ( $GL = 1$  ,  $F = 0.411$  ,  $P = 0.525$  ). However, there was an intraspecific pattern. The species varied their diet breadth, increasing the number of host plant used in the dry season. There was a 30% increase in the number of host plants used in relation to the rainy season ( $t = 2,5087$ ;  $GL = 6$ ;  $P = 0,046$ ; dif. average = 0,3291).

Keywords: Ecological interactions, diet breadth, network structure, Lepidoptera,  $\beta$  - diversity

# REDES TRÓFICAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA E PLANTAS HOSPEDEIRAS NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL

## INTRODUÇÃO

Lepidoptera é uma das quatro maiores ordens de insetos em número de espécies descritas. Os estudos ecológicos desse grupo, seja na região tropical ou em regiões temperadas, sempre enfatizaram mais fortemente os adultos do que os imaturos. Além disso, maior foco é dado a borboletas do que a mariposas, devido aos hábitos diurnos, ao colorido de suas asas e à sua beleza. Entretanto, apesar dessas características apresentadas pelas borboletas, são as mariposas que possuem a maior riqueza de espécies, cerca de 90% das espécies da ordem (Duarte *et al.*, 2012). Devido a essa alta riqueza de espécies, há inúmeros problemas taxonômicos relacionados e poucos pesquisadores dedicados aos estudos dos adultos das mariposas. Em relação, aos estágios imaturos a situação se complica ainda mais; são basicamente desconhecidos, principalmente em regiões tropicais, exceto aquelas espécies consideradas como pragas das grandes culturas.

Os lepidópteros são importantes tanto nos ecossistemas naturais quanto nos agrossistemas, devido às interações com a vegetação (plantas são hospedeiras de lagartas e muitas espécies de mariposas e borboletas são polinizadoras importantes) e, também, com outros artrópodes (parasitoides e predadores) (Gilbert, 1984). As lagartas utilizam como plantas hospedeiras representantes de diferentes grupos de plantas como Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas (Kristensen & Skalski, 1998). Por essa razão, estudos que focalizam as interações tróficas entre plantas, lepidópteros e inimigos naturais são primordiais para o entendimento de como o ecossistema funciona e qual o papel das espécies nesse contexto.

O Cerrado ocupa uma área de 2 milhões de km<sup>2</sup> e é o segundo maior bioma da América do Sul, depois somente da Floresta Amazônica (Ratter *et al.*, 1997). A maior parte do Cerrado é localizado na região central do Brasil, onde também está o Distrito Federal, local onde foi desenvolvido este estudo. O clima do Cerrado é marcadamente sazonal com invernos secos (maio a setembro) e verões chuvosos (outubro a abril) (Ratter *et al.*, 1997; Ribeiro & Walter, 1998). As temperaturas variam de 20° a 22°C

entre setembro e outubro e 16° a 18°C em julho, a precipitação média varia em torno de 1.600 mm e a evapotranspiração de 1.700 a 1.800 mm e sempre resulta em déficits hídricos (Silva Júnior *et al.*, 1998). Os solos são, em geral, distróficos, ácidos, com baixa fertilidade, bem drenados, profundos e antigos (Ratter *et al.*, 2000). O Cerrado é constituído por um gradiente que vai de vegetações abertas, no qual o solo é coberto por gramíneas e existem arbustos ou árvores esparsas, como as variações entre campos gramíneos e veredas, a fechadas nas quais as formações vegetais são lenhosas com dossel entre 12 a 5 metros, como cerradões, matas mesofíticas e matas ciliares (Ratter *et al.*, 1997; Camargo, 1999). Devido à ocorrência dessas diferentes fitofisionomias no cerrado há uma rica variedade de comunidades animais, principalmente de insetos (Camargo, 1999).



Figura 1. (A) Vista da fitofisionomia de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, mostrando as gramíneas e as árvores esparsas. (B). *Erythroxylum tortuosum* (Erythroxylaceae) em evidência, mostrando o aspecto xérico da vegetação, com seus troncos tortuosos e troncos com bastante suber. Fotos C. Lepesqueur.

Em relação às interações tróficas de lagartas folívoras externas e as plantas hospedeiras em áreas de cerrado no Distrito Federal, o conhecimento vem sendo construído desde 1991, quando foi iniciado um programa sistemático de levantamento

do grupo, na APA Gama e Cabeça de Veado, especialmente na Fazenda Água Limpa - FAL. Desde então, dezenas de trabalhos foram publicados com aspectos da história natural, ecologia e comportamento de algumas espécies. Alguns trabalhos tiveram como objetivos os temas relacionados à dieta de espécies de lepidópteros na vegetação do cerrado (Diniz & Morais, 1995, Diniz & Morais, 1997, Diniz *et al.*, 1999, Diniz & Morais, 2002) e, outros envolveram as relações das lagartas com os parasitoides (Scherrer *et al.*, 1997, Pessoa-Queiroz, 2008). Os padrões reconhecidos entre lagartas folívoras externas e suas plantas hospedeiras foram: frequência baixa nas plantas (entre 15 a 20%), alta riqueza de espécies raras (Price *et al.*, 1995); ocorrência do pico de abundância relativa nas plantas no início da estação seca (maio-junho) (Morais *et al.*, 1999, Scherrer *et al.*, 2010) e maior frequência de lagartas parasitadas na estação chuvosa (Morais *et al.*, 1999, Pessoa-Queiroz, 2008). Apesar deste acúmulo de informações, a análise mais refinada e a caracterização das redes ecológicas ainda não tinha sido possível.

Organismos de quaisquer espécies não vivem isoladamente, mas sim interagem, quer seja de maneira positiva quer seja de maneira negativa, com outras espécies formando redes ecológicas. Um dos tipos de redes ecológicas são aquelas formadas pelas interações existentes entre organismos consumidores e seus recursos, que são denominadas de redes tróficas. Vários autores têm sugerido novos enfoques nos estudos de estrutura das comunidades, substituindo os parâmetros clássicos como riqueza, equitabilidade e composição de espécies, principalmente nos ambientes tropicais, por outros baseados nos aspectos quantitativos e qualitativos de teias de interações (Dyer *et al.*, 2007, Novotny *et al.*, 2007, Joppa *et al.*, 2009). Tais estudos fornecem mais informações sobre a diversidade e manutenção dos ecossistemas do que aqueles baseados na riqueza de espécies (Dyer *et al.*, 2010).

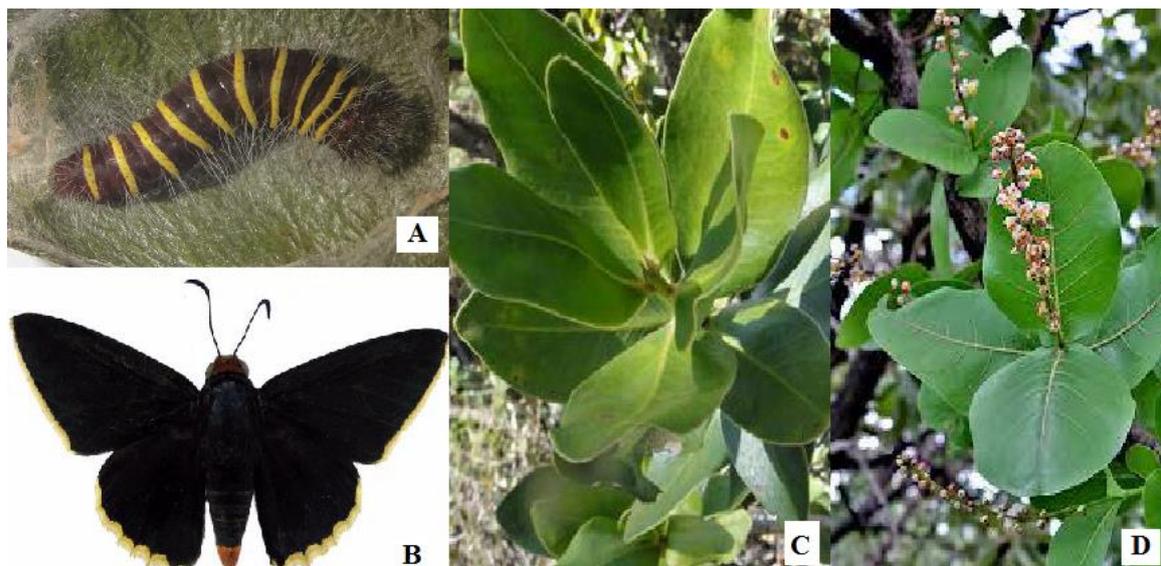


Figura 2. Exemplo de relação trófica entre a lagarta de *Elbella luteizona* (Mabille, 1877) (Lepidoptera; HesperIIDae) e suas plantas hospedeiras, (a) lagarta e (b) adulto e suas plantas hospedeiras (c), *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Myrsinaceae) e (d) *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) (Malpighiaceae). Foto C. Lepesqueur.

Nesse contexto, este trabalho intitulado “**REDES ECOLÓGICAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA E PLANTAS HOSPEDEIRAS NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL**” pretendeu estudar a fenologia e a estrutura das interações tróficas das lagartas de lepidópteros em diferentes áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal.

Para facilitar as publicações futuras o presente estudo foi organizado em cinco capítulos. O primeiro capítulo comparou e analisou a assembleia de lagartas folívoras do cerrado e suas plantas hospedeiras com a de outros locais (floresta úmida do Equador e floresta decídua temperada em Louisiana) utilizando-se de um mesmo protocolo de amostragem; discutiu a utilização de diferentes métricas (riqueza de espécies e de interações tróficas) para o cálculo de índice de biodiversidade e verificou os fatores que possam explicar a variação destas interações tróficas. O segundo capítulo foi descritivo e pretendeu mostrar as características gerais e temporais da comunidade de lagartas e suas relações com as plantas hospedeiras. O terceiro capítulo tratou da estrutura das interações da rede trófica entre lagartas e plantas hospedeiras. O quarto capítulo analisou a diversidade beta temporal das interações lagartas-plantas e, finalmente, o quinto capítulo tratou dos padrões inter e intraespecíficos nas duas estações, seca e chuvosa.

## **Capítulo 1. Assembleias de lagartas de Lepidoptera folívoras externas: riqueza de espécies e de interações tróficas**

Os estudos prévios sobre lagartas, no cerrado de Brasília, foram centrados nas métricas mais usuais como medidas de riqueza de espécies, abundância relativa e diversidade para avaliar as assembleias de lagartas e suas plantas hospedeiras. Entretanto, mais recentemente, outros autores têm sugerido estudos com protocolo padronizado de vistorias e coletas de lagartas em plantas e análises alternativas focadas nas interações tróficas, ao invés de basear-se somente na riqueza de espécies. Assim, este capítulo pretendeu, além, de caracterizar as interações existentes entre lagartas e suas plantas hospedeiras no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal e os fatores que podem explicar as variações destas interações tróficas; comparar os resultados obtidos para as lagartas do cerrado com outros estudos que utilizaram a mesma metodologia de coleta e análise de dados.

## **Capítulo 2. Variação temporal na riqueza, na abundância relativa de lagartas e nas interações tróficas entre lagartas e plantas hospedeiras**

O Cerrado apresenta uma sazonalidade bem marcante entre os meses da seca e da chuva, quando há grandes variações no índice pluviométrico, na umidade do ar e na temperatura. Plantas e herbívoros apresentam fenologia que muitas vezes se encontram relacionadas com o efeito da sazonalidade climática e em resposta as variações fenológicas dos seres com os quais se relacionam. Essa sazonalidade pode afetar as interações entre lagartas e plantas hospedeiras? O objetivo desse capítulo foi o de verificar como as interações entre lagartas e plantas hospedeiras variam em função da amplitude do regime de chuva, umidade e temperatura, encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

## **Capítulo 3. Importância da restrição filogenética e da sincronização temporal e espacial na estrutura de interações entre lagartas e plantas hospedeiras**

Este capítulo foi estruturado para responder a questão se há ou não um padrão de organização nas interações lagartas e plantas do cerrado. As redes de interações podem ser estudadas por métricas quantitativas (número de associações entre lagarta

e suas plantas hospedeiras) que incluem a conectância, o aninhamento e a equitabilidade. O objetivo desse capítulo foi avaliar a contribuição dos seguintes fatores: abundância relativa, similaridade filogenética, sobreposição espacial e sobreposição temporal na estruturação das interações entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

#### **Capítulo 4. Dissimilaridade temporal de interações entre plantas hospedeiras e lagartas no cerrado**

Este capítulo tratou da importância relativa do tempo nas interações entre espécies de Lepidoptera e as plantas hospedeiras. Para isso as coletas de dados foram feitas em parcelas distribuídas em várias áreas de cerrado *sensu stricto* em diferentes meses por um período de um ano e agrupadas em quatro categorias de acordo com a variação temporal (1-estação seca, 2-transição da estação seca para a chuvosa, 3-estação chuvosa e 4-transição da estação chuvosa para a estação seca). Nesse capítulo foi verificada a importância relativa das mudanças nas interações entre espécies compartilhadas e das mudanças na composição de espécies para a variação nas redes de interação planta-lagarta ao longo do ano.

#### **Capítulo 5. Variação sazonal na disponibilidade de plantas hospedeiras e especialização da dieta de lagartas folívoras no Cerrado**

A sazonalidade característica do Cerrado pode representar para os animais um período de abundância ou um período de escassez de recursos alimentares acompanhando as variações no índice pluviométrico, na umidade do ar e na temperatura. Essa sazonalidade afeta a oferta qualitativa e quantitativa de recursos alimentares para as lagartas. Assim, dois processos distintos, porém conectados, foram avaliados de acordo com a sazonalidade da precipitação no Cerrado: 1) uma mudança na composição de lagartas, em termos de amplitude de dieta entre períodos com alta e baixa disponibilidade de recursos (padrão interespecífico ou comunitário) e 2) uma mudança no comportamento de uso das plantas hospedeiras por parte das espécies de lagartas que ocorrem nas duas estações climáticas (padrão intraespecífico ou populacional).

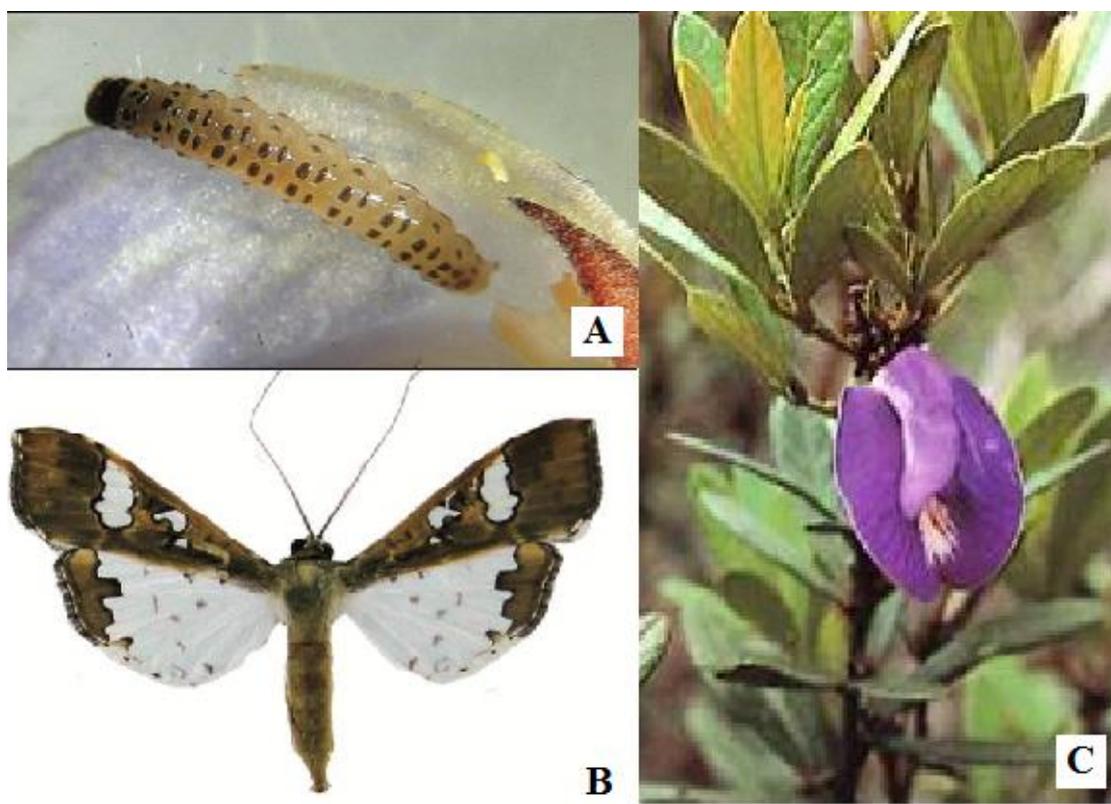
## REFERÊNCIAS

- Camargo, A. J. A. (1999) Estudo comparativo sobre a composição e a diversidade de lepidópteros noturnos em cinco áreas da Região dos Cerrados. *Revista Brasileira de Zoologia* **16**, 369-380.
- Diniz, I.R. & Morais, H.C. (1995) Larvas de Lepidoptera e suas plantas hospedeiras em um cerrado de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* **39**, 755-70.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (1997) Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* **6**, 817-36.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (2002) Local pattern of host plant utilization by lepidopteran larvae in the cerrado vegetation. *Entomotropica* **17**, 115-19.
- Diniz, I. R., Morais, H. C., Botelho, A. M. F., Venturoli, F. & Cabral, B. C. (1999) Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the Central Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* **59**, 627-35.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A. & Colley, P. D. (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* **448**, 696-700.
- Dyer, L. A., Walla, T. R., Greeney, H. F., Stireman III, J. O. & Hazen, R. F. (2010) Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica* **42**, 281-89.
- Duarte, M., Marconato G., Spetch A. & Casagrande, M. M. (2012) Lepidoptera. In: J. A. Rafael, G. A. R. Melo, C. J. B. Carvalho, S. A. Casari & R. Constantino. *Insetos do Brasil*. Holos Editora, Ribeirão Preto, SP, 625-82.
- Gilbert, L. E. (1984) The biology of butterflies communities, In: R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*, London, Academic Press. P. 41-54.
- Joppa N.L., Bascompte J., Montoya J. M., Solé R. V., Sandersen J. & Pimm S. L. (2009) Reciprocal specialization in ecological networks. *Ecology Letters* **12**, 961-69.
- Kristensen, N. P. & Skalski, A. W. (1998) Phylogeny and Paleontology. In: N. P. Kristensen (ed.). Volume IV *Arthropod: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematic, and biogeographic*. Vol. 1. In: M. Fisher (ed.). *Handbuch der Zoologie*. Berlin, Walter de Gruyter.

- Morais, H. C., Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* **47**, 1025-33.
- Pessoa-Queiroz, R. (2008) *Padrão de parasitismo em lagartas folívoras externas no Cerrado*. Tese de doutorado. Universidade de Brasília, Brasília, DF, 101p.
- Price, P. W., Diniz, I. R., Moraes, H. C. & Marques, E. S. A. (1995) The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* **27**, 468-78.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G. P., Darrow, K., Stewart, A. J. A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtiai, E., Mogia, M. & Weiblen, G. D. (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* **448**, 692-95.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997) The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**, 223-30.
- Ratter, J. A., Bridgewater, S., Ribeiro, J. F., Dias, T. A. B. & Silva, M. R. (2000) Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia Cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* **5**, 5-43
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: *Cerrado: ambiente e flora*. (eds ) pp.89-166. Planaltina – DF: Embrapa – CPAC.
- Scherrer, S., Diniz, I. R. & Moraes, H. C. (1997) Caracterização da fauna de parasitoides (Hymenoptera) de lagartas no cerrado de Brasília. In: L. L. Leite & C. H. Saito (eds.) *Contribuição ao Conhecimento Ecológico do Cerrado*, Brasília-DF, v. 1, p. 131-34, UnB, Brasília, Brasil.
- Scherrer, S., Diniz, I. R. & Moraes, H. C. (2010) Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology* **70**, 103-9.
- Silva Júnior, M. C., Felfili, J. M., Nogueira, P. E. & Rezende, A. V. (1998) Análise florística das matas de galeria no Distrito Federal. In: *Cerrado: matas de galeria* (ed J. F. Ribeiro) pp. 53-84. Planaltina – DF: Embrapa – CPAC.

## CAPÍTULO 1

### ASSEMBLEIAS DE LAGARTAS DE LEPIDOPTERA FOLÍVORAS EXTERNAS: RIQUEZA DE ESPÉCIES E DE INTERAÇÕES TRÓFICAS



*Maruca vitrata* (Fabricius, 1787) (Lepidoptera; Crambidae), lagarta (A) e adulto (B), e sua planta hospedeira (C) *Periandra* sp. (Fabaceae). Foto C. Lapesqueur.

## INTRODUÇÃO

As comunidades biológicas possuem estrutura complexa e difícil de ser avaliada. Entretanto, uma forma comumente usada na caracterização de uma comunidade é o uso de índices que incorporam tanto a riqueza de espécies quanto o padrão de abundância ou biomassa (Begon *et al.*, 2006). Entretanto, a manutenção da diversidade depende das múltiplas interações entre espécies e indivíduos. Assim, Dyer *et al.* (2010) desenvolveu uma métrica simples para calcular os índices de diversidade, substituindo a riqueza de espécies pela riqueza de interações tróficas, por exemplo: a ligação entre os dois elos das interações lagartas-plantas hospedeiras. Esta sugestão (Dyer *et al.*, 2010) certamente é bastante diferente da maioria dos métodos disponíveis para os estudos de diversidade.

O conjunto das interações existentes entre organismos consumidores e seus recursos podem ser denominadas redes tróficas e o estudo dessas teias alimentares é fundamental para o entendimento da diversidade de insetos em regiões tropicais úmidas (Godfray *et al.*, 1999) pois a amplitude de dieta é parte integrante das redes ecológicas. Estudos prévios realizados em área de cerrado do Distrito Federal, mas, utilizando metodologia de coleta diferente da usada no presente trabalho, mostraram que a assembleia de lagartas folívoras (n=83 espécies) apresentou mais da metade (75%) das espécies com dieta mais restritiva, monófagas (especialistas em uma espécie de planta) ou oligófagas (especialistas em gêneros de uma família, ou especialistas em família), enquanto 25% foram polífagas (generalistas por se alimentarem de várias famílias de plantas) (Diniz & Morais, 2002).

Plantas, herbívoros e as suas interações produzem dados mais completos sobre as espécies do que simplesmente seus níveis tróficos. As cadeias alimentares inseto-planta em florestas tropicais são particularmente difíceis de amostrar porque há grande riqueza de espécies raras participando de um grande número de interações. Como as amostragens normalmente são incompletas, elas tendem a superestimar a diversidade beta, assim como as interações tróficas compartilhadas entre duas teias alimentares e que são amostradas em apenas uma. Isso porque a presença de cada espécie de planta ou herbívoro em cadeias alimentares particulares depende da abundância das espécies e do número de interações tróficas em que estão envolvidas (Blüthgen *et al.*, 2008; Novotny *et al.*, 2009). Em ambientes onde existe sazonalidade marcada, a abundância de espécies pode variar ao longo do ano ou, em certas épocas, uma espécie pode nem mesmo ser

representada (Godfray *et al.*, 1999), o que certamente dificulta e aumenta os erros derivados de amostragens insuficientes.

Para este novo desenho de estudos de redes de teias alimentares é necessário um enorme conhecimento sobre história natural dos organismos envolvidos, o que não é disponível em qualquer ecossistema tropical e, por causa disto, em muitos casos as sugestões são fragilizadas. Além disso, em qualquer ecossistema tropical, há escassez de medidas simples de diversidade de interações. Assim, como sugerido por Dyer *et al.* (2010), serão utilizadas sub-amostras da diversidade de interações, que correspondem à subamostra de estratégias de história de vida (elos observados na cadeia alimentar lagartas/plantas), que podem fornecer a quantificação das observações de história natural e facilitar o entendimento sobre os padrões de biodiversidade.

Neste trabalho foi utilizada a sugestão de análise proposta por Dyer *et al.* (2010), apenas substituindo a medida de riqueza de espécies para a riqueza de interações em unidades de cadeias tróficas planta-herbívoro para calcular o índice de diversidade (Simpson 1/D) e a diversidade de rarefação pelas ligações entre plantas e lagartas. Estas interações incluem as ligações duplas (planta/herbívoro) encontradas em qualquer sistema de estudo.

O objetivo desse capítulo foi responder as seguintes questões: 1) Qual é a melhor metodologia para se estudar a diversidade da comunidade de lagartas no cerrado do Distrito Federal: a mais tradicional (Begon *et al.*, 2006) no qual os parâmetros considerados são a riqueza e a abundância relativa das espécies ou a sugerida por Dyer *et al.* (2010), na qual a unidade básica de análise são as interações tróficas? 2) Qual é a diferença entre a relação da riqueza de espécies e a abundância relativa de lagartas com a riqueza e abundância relativa de plantas hospedeiras e com a riqueza e abundância de interações? 3) Quais são as diferenças nas interações tróficas entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal e aquelas encontradas por Dyer *et al.* (2010) nas florestas tropicais do Equador e em florestas temperadas decíduas em Louisiana (EUA)?

## METODOLOGIA

### Vistorias e coletas

Este trabalho utilizou o mesmo protocolo de coletas de lagartas descrito por Dyer *et al.* (2010), em floresta tropical do Equador e em floresta decídua do Arizona (EUA). No cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal foram realizadas 275 parcelas temporárias de 10m de diâmetro em seis grandes áreas amostrais (Tab. 1, Anexo 1). Um mínimo de 20 parcelas foi amostrado mensalmente no período de março de 2010 a março de 2011, procurando sempre amostrar áreas variadas. Para cada parcela, foi registrada a data da vistoria e as coordenadas geográficas. Em seguida, foram identificadas e contadas todas as espécies de plantas presentes na parcela com mais de 20 cm de altura e seu respectivo número de indivíduos, exceto as gramíneas. As folhagens de todas as plantas presentes nas parcelas foram vistoriadas cuidadosamente, por cerca de 5 minutos, para a coleta manual das lagartas. Para cada parcela foram feitas listagens das espécies e abundância relativa das plantas como também das espécies de plantas com lagartas. Foi calculada a frequência de plantas com lagartas a partir desse conjunto de dados totais. Foi calculado também o número de interações por parcela (uma espécie de lagarta consumindo uma espécie de planta = 1 interação). Assim, foi registrada a riqueza de interações, as quais incluem todas as cadeias de ligações duplas encontradas entre lagarta-planta.

Todas as lagartas encontradas foram acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório, onde foram criadas em potes individuais, sem controle de temperatura, umidade ou luminosidade, e alimentadas com folhas da mesma idade relativa das plantas nas quais foram encontradas. No laboratório, e às vezes no campo, estas lagartas foram fotografadas para a caracterização morfológica e identificadas. Os adultos que emergiram no laboratório tiveram a identificação específica confirmada pelos taxonomistas Vitor O. Becker (Instituto Uiraçu, Camacan, BA) e Amábilio Camargo (EMBRAPA, Brasília, DF). Cada espécie foi classificada em termos de amplitude de dieta como: monófaga (quando encontrada em somente uma espécie de planta), oligófaga (quando encontrada em espécies de plantas de um mesmo gênero ou família) e polífaga (quando encontradas em plantas de linhagens diferentes). Espécimes testemunhas de adultos foram depositadas na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.

Áreas de estudo	Coordenadas geográficas	Localização
Campus Universitário Darcy Ribeiro (UnB)	15°46.028' S - 47°51.294' W	Universidade de Brasília
Estação de Rádio da Marinha em Brasília (ERMB)	16°00.113' S - 47°54.691' W	Santa Maria, DF 001, KM 45
Fazenda Água Limpa (FAL)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Parque Nacional de Brasília (PNB)	15°44.425' S - 47°59.017' W	Região norte de Brasília
Reserva Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (JBB)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Reserva Ecológica do IBGE (RECOR)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado

## Análise de dados

Para a comparação dos resultados obtidos para o cerrado *sensu stricto* do DF com aqueles descritos por Dyer e colaboradores (2010) em floresta tropical do Equador e decídua temperada de Louisiana, foram calculadas as médias e os desvios padrões da riqueza de espécies de lagartas e plantas e de interações por parcela e ainda, a média do número de interações por parcela. Para investigar as possíveis correlações entre: a riqueza de espécies de lagartas e a riqueza e abundância de espécies de plantas hospedeiras; a abundância relativa de lagartas e abundância relativa de plantas hospedeiras; e a riqueza de interações tróficas e a abundância de lagartas, foram construídos modelos lineares generalizados (GLM), sob a distribuição de Poisson. Estes modelos foram utilizados para verificar a influência de cada variável na riqueza e abundância relativa de espécies de lagartas e de interações entre lagarta-planta hospedeira.

A determinação do modelo mais parcimonioso foi realizada pelo critério de verossimilhança comparando o MS residual do modelo completo e o modelo selecionado excluindo determinada variável (Logan, 2010). As variáveis analisadas foram: abundância relativa de plantas hospedeiras, riqueza de espécies de plantas hospedeiras, abundância relativa de lagartas e riqueza de espécies de lagartas.

Para verificar a diversidade de interações, como sugerido por Dyer *et al.* (2010), foi calculado o índice de diversidade de Simpson (1/D).

## RESULTADOS

Nas 275 parcelas foram vistoriadas 60.341 plantas de 649 espécies, e em 1.824 plantas tinham lagartas (3,1% de frequência de plantas com lagartas). Em média, foram encontradas  $6,6 \pm 5,2$  plantas com lagartas por parcela vistoriada.

Considerando o número total de parcelas vistoriadas, foram coletadas 3.751 lagartas ( $13,6 \pm 17,1$  lagartas por parcela). O número de lagartas por parcela variou de 0 (em 19 parcelas) a 99 lagartas não gregárias (em uma única parcela).

Do total de lagartas coletadas, 2.003 adultos de 257 espécies pertencentes a 30 famílias de Lepidoptera emergiram no laboratório (Anexo 2), enquanto as outras 1.748 morreram devido aos parasitoides, patógenos ou por causas indeterminadas. As espécies com maior distribuição temporal foram *Inga haemataula* (Meyrick, 1912) (Oecophoridae) que ocorreu em oito dos meses analisados, *Pococera aelredella* (Schaus, 1922) (Pyrilidae) e *Stenomoma staudingerana* (Maassen, 1890) (Elachistidae) que ocorreram em sete meses e outras quatro espécies, *Antaeotricha* sp. 21 (Elachistidae), *Elbella luteizona* (Mabille, 1877) (Hesperiidae), *Episimus* sp.3 (Tortricidae) e *Inga phaeocrossa* (Meyrick, 1911) (Oecophoridae) que ocorreram em seis dos meses analisados.

As espécies de lagartas com maior número de interações observadas foram: *Inga haemataula*, que foi encontrada consumindo 26 espécies de 16 famílias de plantas, *Inga phaeocrossa*, em 31 espécies de 18 famílias e *Paracles* sp.1 (Erebidae), que consumiu 12 espécies de 10 famílias de plantas. Com relação à riqueza de lagartas, foram encontradas em média  $3,1 \pm 3,0$  espécies por parcela vistoriada (Tab. 2).

Foram vistoriadas 649 espécies de plantas e encontradas lagartas em 229 espécies (35%). Entretanto, apenas as lagartas que emergiram no laboratório foram

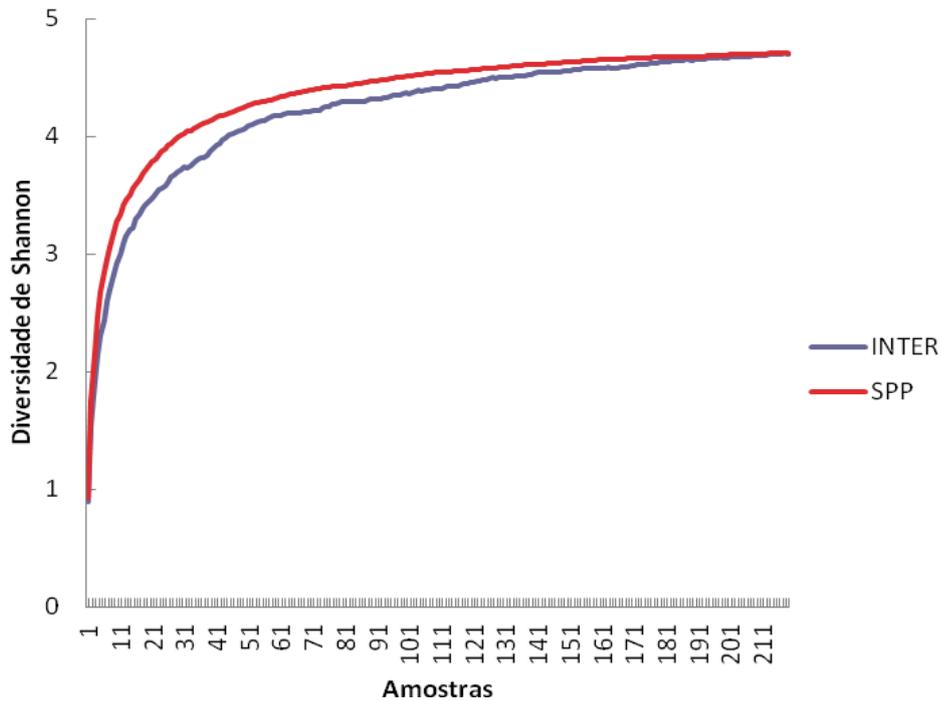
selecionadas para as análises das redes tróficas, o que reduziu o número de espécies de plantas para 137. Destas espécies de plantas as que comportaram mais interações (maiores riquezas de espécies) foram: *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae), com 29 espécies de lagartas; *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Melastomataceae), com 27 espécies; *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae), com 25 espécies; *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Myrsinaceae), com 23 espécies; *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae), com 19 espécies; *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae), com 19 espécies; e, *Ouratea hexasperma* (St. Hil.) Baill. (Ochnaceae), com 16 espécies de lagartas.

A comparação dos resultados encontrados para o cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, com o mesmo protocolo de coleta com aqueles resultados publicados por Dyer *et al.* (2010) com para floresta tropical no Equador e para floresta decídua temperada em Louisiana (EUA), mostrou que o cerrado apresentou a menor riqueza de lagartas, porém com alta diversidade de interações por parcela (Tab. 2).

**Tabela 2.** Comparação entre os dados de interações tróficas de lagartas e plantas hospedeiras obtidas por Dyer e colaboradores (2010) em floresta tropical do Equador e em floresta decídua temperada de Louisiana com os obtidos para cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal com o mesmo protocolo de coletas (parcelas de 10m de diâmetro) no período de março de 2010 a março de 2011. Na tabela encontram-se as médias ( $\pm$ DP).

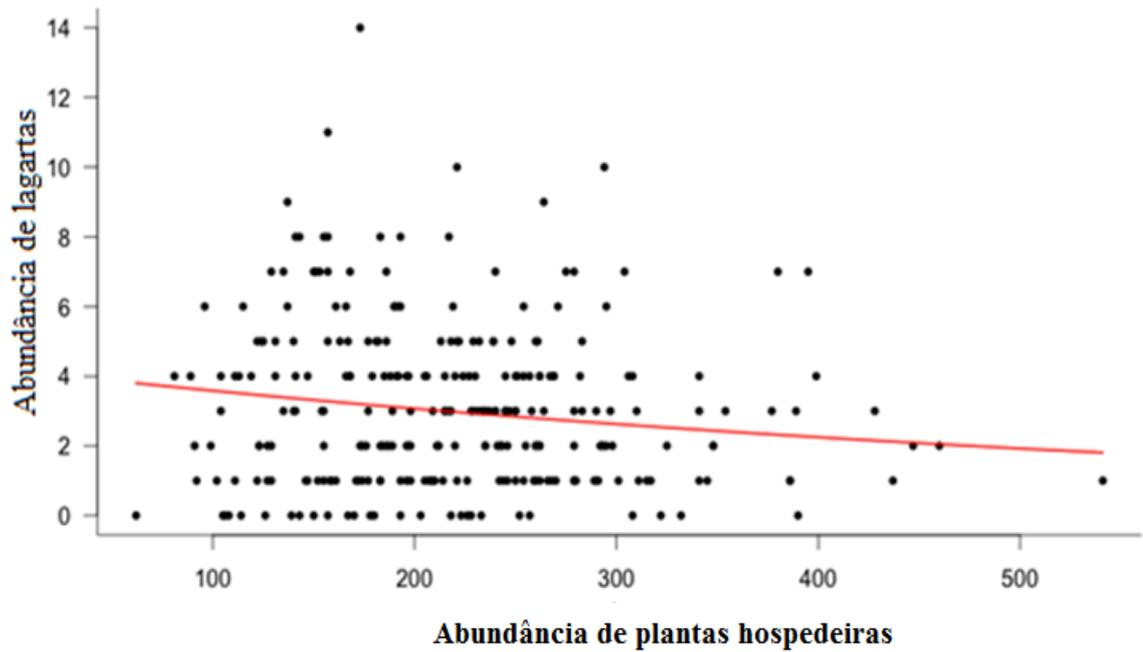
Dados	Equador (f. tropical)	Louisiana (f. temperada)	Cerrado/DF <i>sensu stricto</i>
Tamanho da amostra (número de parcelas)	429	222	275
Média de riqueza de espécies (lagarta) por parcela	20,5 (0,8)	20,8 (0,8)	3,1 (3,0)
Média de riqueza de interações por parcela	10,2 (0,3)	5,7 (0,2)	3,9 (2,8)
Média de diversidade de interações por parcela	5,6 (0,3)	3,3 (0,3)	3,8 (0,01)

As curvas de rarefação construídas com base na riqueza de interações e na riqueza de espécies, estas se mantiveram muito próximas uma da outra e, aparentemente, não houve diferença de forma entre elas, porém a assíntota foi atingida, primeiro pela curva relativa à diversidade de interações do que pela curva que representa a riqueza de espécies (Fig. 1).



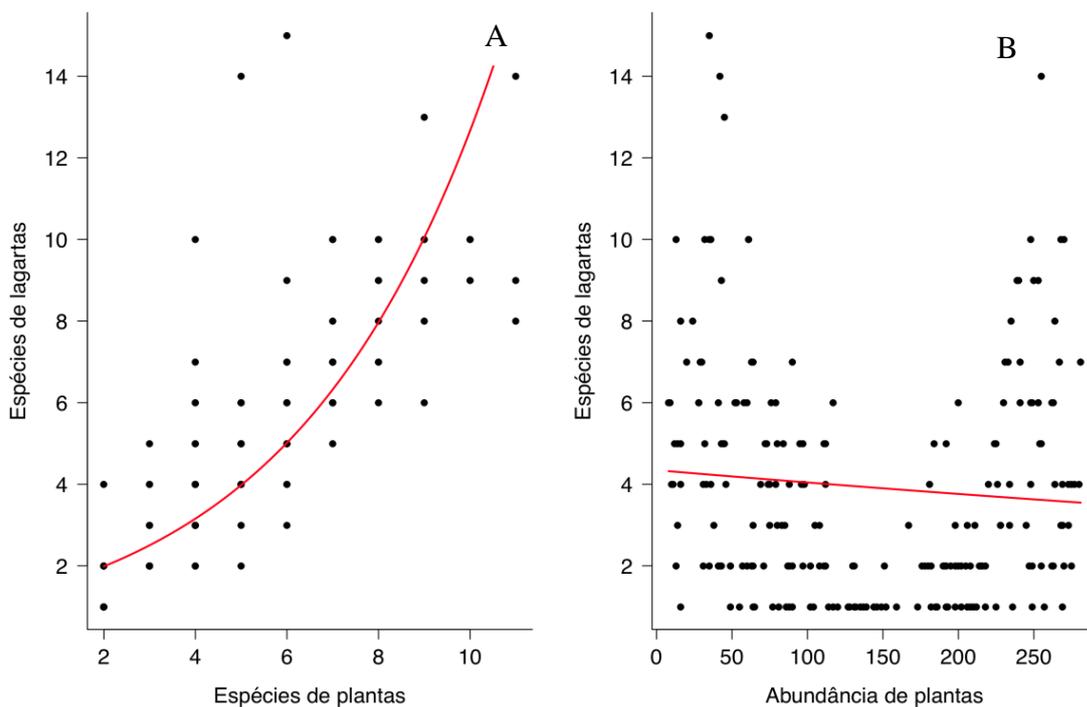
**Figura 1.** Curva de rarefação da diversidade de Interações entre plantas hospedeiras e lagartas (linha azul) e de diversidade de espécies de lagartas (linha vermelha) encontradas em parcelas temporárias de 10 metros de diâmetro realizadas no Cerrado do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011.

A relação entre a abundância relativa de plantas hospedeiras e abundância relativa de lagartas foi negativa e fraca. Assim, abundância de plantas hospedeira não foi uma boa preditora da abundância de lagartas, explicando apenas 2% desta variação ( $F=6,62$ ;  $p=0,01$ ) (Fig. 2).



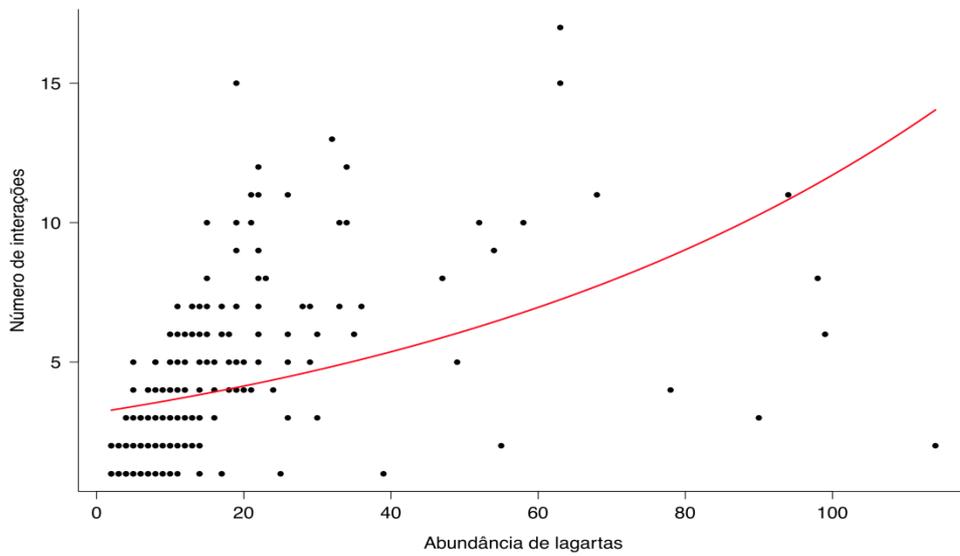
**Figura 2.** Relação entre a abundância relativa de lagartas e a abundância relativa das plantas hospedeiras encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal no período de março de 2010 a março de 2011.

A riqueza de plantas hospedeiras explicou 70% da variação total no número de espécies de lagartas, sendo, portanto, eficiente preditora da riqueza de espécies de lagartas ( $F=420,47$  e  $P<0,001$ ). A maior riqueza de espécies de lagartas foi observada em parcelas com maior riqueza de plantas hospedeiras (Fig. 3 A). Entretanto, a riqueza de espécies de lagartas ( $F=1,63$  e  $P=0,20275$ ) não foi influenciada pela abundância relativa de plantas hospedeiras, que explicou apenas 8% da variação da riqueza de espécies de lagartas (Fig. 3B).

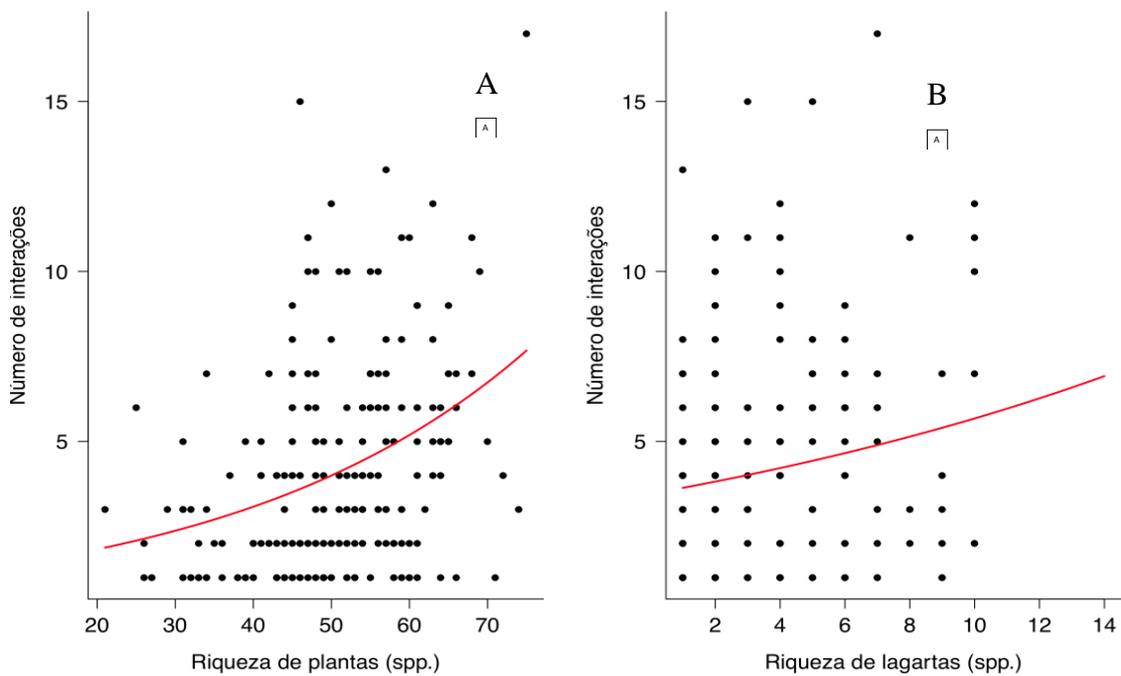


**Figura 3.** Relação entre espécies de lagartas e espécies de plantas hospedeiras (A) e relação entre espécies de lagartas e abundância de plantas hospedeiras (B) encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal no período de março de 2010 a março de 2011.

A riqueza de interações lagarta-planta foi explicada por três fatores: 15% da variação foi explicada pela abundância relativa de lagartas ( $F=6,53$ ;  $P=0,001$ ) (Fig. 4); 12% pelo número de espécies de plantas hospedeira ( $F=4,08$ ;  $P<0,001$ ) (Fig. 5A), e apenas 3% pela riqueza de espécies de lagartas ( $F=2,54$ ;  $P=0,01163$ ) (5B). Assim, o modelo contendo estas três variáveis explicou 30% da variação no número de interações lagarta-planta hospedeira.



**Figura 4.** Relação entre riqueza de interações das lagartas-plantas hospedeiras e abundância relativa de lagartas encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011.



**Figura 5.** Relação entre riqueza de interações das lagartas-plantas hospedeiras e riqueza de plantas hospedeiras (A) e riqueza de lagartas (B), encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011.

## DISCUSSÃO

A comparação dos trabalhos prévios que utilizaram dados coletados em parcelas, com metodologia padronizada, para examinar as interações entre lagartas e plantas, mostrou que tanto a riqueza quanto a diversidade destas interações foram significativamente maiores em áreas de floresta no Equador do que em floresta decídua temperada de Louisiana, enquanto a riqueza de espécies por unidade de área foi maior em floresta decídua temperada de Louisiana (Dyer *et al.*, 2010). Como as interações, por unidade de área, das lagartas com as plantas hospedeiras do cerrado *sensu stricto* de Brasília, se inserem nesse contexto? O que podemos notar claramente é que a riqueza de espécies de lagartas por parcela é muito menor (6 vezes) do que nos outros dois locais e a amplitude das variações na riqueza de espécies e de interações é bem maior no cerrado do que nos outros dois locais.

Uma das possíveis explicações para esta riqueza de espécies bastante baixa (por parcela), pode ser o padrão recorrente encontrado no cerrado: baixa frequência de ocupação das lagartas nas plantas do cerrado (Price *et al.*, 1995; Diniz & Morais, 1997; Morais *et al.*, 1999; Diniz *et al.*, 1999; Scherrer *et al.*, 2010; Lepesqueur *et al.*, 2012). As maiores amplitudes de variações espaciais na riqueza de espécies e de interações de lagartas e plantas, comparadas aos outros locais, refletem a alta variabilidade espacial e temporal encontrada para esta assembleia no cerrado de Brasília. Outra característica da fauna de Lepidoptera do cerrado é o padrão de alta diversidade de espécies, mas com poucas espécies muito abundantes e muitas espécies raras, com um alto número de espécies com um único registro (singletons) (Price *et al.*, 1995). Este padrão clássico para espécies tropicais (Preston, 1948), é recorrente tanto para lagartas quanto para adultos de Lepidoptera (Price *et al.*, 1995, Diniz & Morais, 1997, Marquis *et al.*, 2002, Gusmão & Creão-Duarte, 2004, Ferro & Diniz 2007, Scherrer *et al.*, 2010, Scherrer *et al.*, 2013). Talvez devido a esse número alto de singletons, o índice de diversidade de Simpson tenha sido similar para a riqueza de espécies e de interações, pois a cada acréscimo de espécie, na maioria das vezes, indica uma nova interação.

Como em todos os trabalhos referentes às interações tróficas, podemos também ter os efeitos do tamanho da amostra. Apesar de ter sido feito um ano de coleta em 275 parcelas temporárias as redes encontradas para lagartas e plantas hospedeiras no Cerrado ainda não estão completas. Quanto maior o esforço de amostragem, maior o conhecimento adquirido a respeito das redes de interações ao se aumentar o período de

coletas podem surgir ainda mais interações que não foram amostradas nesse estudo, visto que ao se estudar as redes de interações, na verdade estuda-se sub-redes do total, isto porque as interações raras são mais difíceis de serem amostradas (Dyer *et al.*, 2010).

A acumulação da riqueza das interações lagarta-planta hospedeira no cerrado, sempre foi mais alta do que a da riqueza de espécies de lagartas, embora nenhuma delas tenha atingido a assíntota. Apesar disso, os resultados deste trabalho apontados pela curva de acumulação indicam uma maior probabilidade de que a riqueza de interações atinja a assíntota mais rapidamente do que a riqueza de espécies (Dyer *et al.*, 2010). Neste trabalho, como também, previsto por Lande (1966) e Dyer *et al.* (2010), a diversidade de interações atingiu a assíntota mais rapidamente do que a de riqueza de espécies, apesar de serem muito próximas uma da outra provavelmente devido à alta ocorrência de espécies raras e da especialização da dieta na assembleia das lagartas do cerrado de Brasília (Price *et al.*, 1995).

No presente trabalho, a riqueza de espécies e a abundância relativa de lagartas não foram afetadas pelo aumento da abundância relativa das plantas. No cerrado, a média de ocupação das plantas por lagartas fica em torno de 10% (Price *et al.*, 1995; Diniz & Morais, 1997; Morais *et al.*, 1999; Diniz *et al.*, 1999; Scherrer *et al.*, 2010; Lepesqueur *et al.*, 2012), assim o aumento na abundância das plantas não exerce nenhum efeito nestes parâmetros. Entretanto, o aumento de espécies de lagartas varia em função do aumento de espécies de plantas, o que pode ser explicado pelos novos nichos desocupados (Begon *et al.*, 2006). Além disso, algumas espécies de plantas hospedeiras sustentam uma maior riqueza de espécies de lagartas enquanto outras sustentam poucas espécies de lagartas. Esse fato está relacionado à preferência alimentar dos herbívoros e à especialização na dieta, e algumas características da planta hospedeira podem favorecer ou não a sua ocupação e consumo por herbívoros. O uso preferencial ou especializado dos recursos, normalmente está relacionado a múltiplos fatores como qualidade nutricional, compostos secundários, pilosidade das folhas ou digestibilidade das folhas (Paleari & Santos, 1998; Diniz *et al.*, 1999; Ribeiro *et al.*, 1999; Guedes *et al.*, 2010; Scherrer *et al.*, 2010).

No presente trabalho, o melhor modelo que explicou o aumento da riqueza de interações entre lagartas e plantas hospedeiras do cerrado incluiu a riqueza de espécies de lagartas e plantas hospedeiras, além da abundância relativa das espécies de lagartas. A maior disponibilidade de espécies de plantas hospedeiras influencia diretamente o

comportamento de forrageamento e de dieta dos herbívoros (Singer *et al.*, 2004; Boege & Marquis, 2005; Whitfeld *et al.*, 2012). Enfim, os estudos de interações entre lagartas e plantas hospedeiras podem funcionar muito bem, como métrica para os estudos de diversidade no cerrado.

## CONCLUSÃO

Houve maior acúmulo de interações lagarta-planta do que de espécies à medida que aumentava o tamanho da amostra (número de parcelas).

A riqueza de plantas hospedeiras influenciou tanto a riqueza de lagartas quanto a riqueza de interações entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

A média do número de espécies de lagartas por parcela é menor no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal do que as médias encontradas tanto na floresta tropical do Equador quanto na floresta decídua temperada de Louisiana – EUA. Entretanto, em relação à diversidade de interações por parcela, a média obtida para o cerrado foi proporcionalmente maior e com menor variação do que as encontradas para a floresta tropical do Equador e para a floresta decídua temperada de Louisiana. Este resultado expressa que há um alto número de espécies de lagartas, no cerrado, com dieta mais especializada.

## REFERÊNCIAS

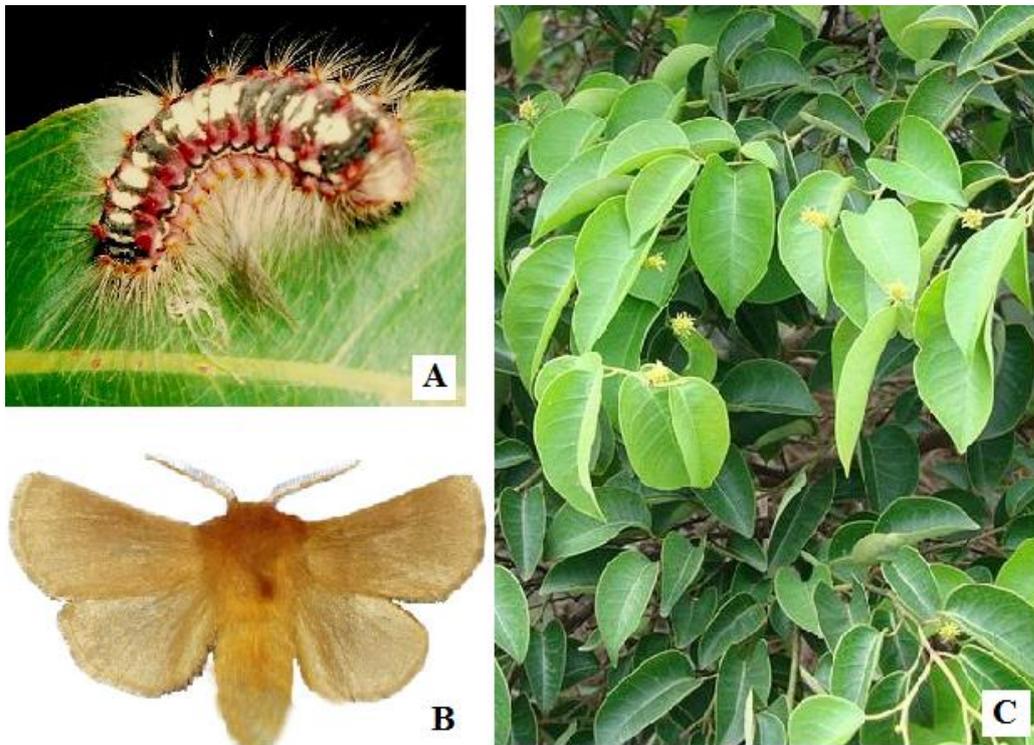
- Begon, M., Thousend, C. R. & Harper, J. L. (2006) Ecology: from individuals to ecosystems. Oxford, Blackwell Publishing.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P. & Menzel, F. (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecological Society of America* **89**, 3387-99.
- Boege, K. & Marquis, R. J. (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 441-8
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (1997). Lepidopteran Caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* **6**, 817-36.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (2002) Local pattern of host plant utilization by lepidopteran larvae in the cerrado vegetation. *Entomotropica* **17**, 115-19.

- Diniz, I. R., Morais, H. C., Botelho, A. M. F., Venturoli, F. & Cabral, B. C. 1999. Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the Central Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* **59**, 627-35.
- Dyer, L. A., Walla, T. R., Greeney, H. F., Stireman III, J. O. & Hazen, R. F. (2010) Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica* **42**, 281-9.
- Ferro, V. G. & Diniz, I. R. (2007) Composição de espécies de Arctiidae (Insecta, Lepidoptera) em áreas de Cerrado. *Revista Brasileira de Zoologia* **24**, 635-46.
- Godfray, H. C. J., Lewis, O. T. & Memmott, J. (1999) Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B.* **354**, 1811-24.
- Guedes, C. A., Silva, V. F., Cruz, G. S., Lôbo, A. P., Teixeira, A. A. C. & Wanderley-Teixeira, V. (2010) Preferência de oviposição e sua relação com o desempenho de *Diaphania hyalinata* (L. 1758) (Lepidoptera: Crambidae) em curcubitáceas. *Arquivos do Instituto Biológico* **77**, 643-49.
- Gusmão, M. A. B. & Creão-Duarte, A. J. (2004) Diversidade e análise faunística de Sphingidae (Lepidoptera) em área de brejo e caatinga no estado da Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **21**, 491-98.
- Lepesqueur, C., Morais, H. C. & Diniz, I. R. (2012) Accidental fire in the Cerrado: its impact on communities of caterpillars on two species of *Erythroxylum*. *Psyche* **2012**, 1-7.
- Logan, M. (2010) Biostatistical design analysis using R: a practical guide. Wiley-Blackwell, Oxford, UK pp541.
- Marquis, R. J., Morais, H. C. & Diniz, I. R. (2002) Interactions among Cerrado plants and their herbivores: unique or typical? p. 306-328. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York, Columbia University Press, 398p.
- Morais, H. C., Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* **47**, 1025-33.
- Novotny, V. (2009) Beta diversity of plant-insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity* **2**, 5-9.
- Paleari, L. M. & Santos, F. A. M. (1998) Papel do indumento piloso na proteção contra herbivoria em *Miconia albicans* (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology* **58**, 151-57.
- Preston, F. W. (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology* **29**, 254-83.

- 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. *Biotropica* **27**, 468-78.
- Ribeiro, S. P., Braga, A. O., Silva, C. H. L., Fernandes, G. W. (1999) Leaf polyphenols in Brazilian Melastomataceae: esclerophylly, habitats and insect herbivores. *Ecotropica* **5**, 137-46.
- Scherrer, S., Diniz, I. R. & Morais, H. C. (2010) Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology* **70**, 103-9.
- Scherrer, S., Ferro, V. G., Ramos, M. N. & Diniz, I. R. (2013) Species composition and temporal activity of Arctiinae (Lepidoptera: Erebidae) in two cerrado vegetation types. *Zoologia* **30**, 200-10.
- Singer, M. S., Rodrigues, D., Stireman III, J. O. & Carrière, Y. (2004) Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology* **85**, 2747-53.
- Whitfeld, T. J. S., Novotny, V., Miller, S. E., Hrcek, J., Klimes, P. & Weiblen, G. D. (2012) Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* **93**, S211-S22.

## CAPÍTULO 2

# VARIAÇÃO TEMPORAL NA RIQUEZA, NA ABUNDÂNCIA RELATIVA DE LAGARTAS E NAS INTERAÇÕES TRÓFICAS ENTRE LAGARTAS E PLANTAS HOSPEDEIRAS



*Paracles* sp. (Lepidoptera: Erebididae: Arctiinae), lagarta (A) e adulto (B), e sua planta hospedeira (C) *Maprounea guianensis* (Aubl.) M. Arg. (Euphorbiaceae). Foto C. Lepesqueur.

## INTRODUÇÃO

O Cerrado é composto por fisionomias vegetais que englobam formações florestais, savânicas e campestres sendo considerada uma das mais ricas savanas do mundo com alta diversidade animal e vegetal, incluído entre os 25 “hotspots” mundiais, ou seja, áreas com grande endemismo e menos de 30% de vegetação original preservada (Franco, 2002; Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Reatto & Martins, 2002). O clima é marcadamente sazonal classificado tropical chuvoso, típico de savanas, com invernos secos (abril a setembro) e verões chuvosos (outubro a março) (Fig. 1) (Ratter *et al.*, 1997; Ribeiro & Walter, 1998; Oliveira-Filho & Ratter, 2002). As temperaturas médias variam de 20° a 22°C entre setembro e outubro e 16° a 18°C em julho (Silva Júnior *et al.*, 1998; Franco, 2002; Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Reatto & Martins, 2002). No Distrito Federal, a pluviosidade média, no período de dez anos (2002 a 2011), foi de  $175,5 \pm 89,3$  mm durante a estação seca (abril a setembro) e de  $1.247,1 \pm 198,3$  mm durante a estação chuvosa (outubro a março) ([www.recor.org.br/](http://www.recor.org.br/) acesso em 05/09/2012, 10h15).

Devido a essa sazonalidade climática, diferentes espécies vegetais apresentam estratégias fenológicas que minimizam o estresse hídrico a que estão expostas. A cobertura da copa das árvores é maior durante a estação chuvosa (Lenza & Klink, 2006) enquanto o pico de produção de folhas ocorre no período de transição entre as estações seca e chuvosa (Diniz & Morais 1997; Lenza & Klink 2006; Scherrer *et al.* 2010). A limitação na disponibilidade de água durante a estação seca promove uma alta demanda evaporativa o que resulta em forte limitação estomática e declínio nas taxas de acumulação de CO<sub>2</sub> (Franco *et al.*, 2005), porém as plantas que produzem folhas nessa estação evitam a lixiviação dos nutrientes (Lenza & Klink, 2006) e possuem alto teor de N e P o que aumenta a eficiência na utilização de água pelas plantas (Franco *et al.*, 2005).

As plantas tem uma variação fenológica em resposta à sazonalidade do regime de chuva e conseqüentemente da disponibilidade de água no ambiente e, assim, espera-se que as interações entre lagartas e plantas também variem ao longo do tempo. De fato, lagartas mostram variações na riqueza de espécies, na abundância relativa e no comportamento entre as estações climáticas, normalmente associadas ao regime de chuva do Cerrado e à fenologia da vegetação (Diniz & Morais, 1997).

Os insetos tropicais apresentam padrões sazonais bastante distintos (Wolda, 1988), com grande parte das espécies, apresentando maior abundância relativa durante a estação chuvosa (Wolda, 1988; Novotny & Basset, 1998). No Cerrado, a abundância dos insetos é também sazonal, com maior abundância relativa na estação chuvosa (Pinheiro *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2011). Os lepidópteros adultos também apresentam maior abundância relativa na estação chuvosa, com forte indicio do efeito do aumento de temperatura e da pluviosidade nesta variação sazonal (Pinheiro *et al.*, 2002, Ribeiro *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2011). Entretanto, estudos de mais de 10 anos indicaram que as lagartas são mais abundantes na primeira metade da estação seca no Cerrado, geralmente em maio e junho (Morais *et al.*, 1999; Bendicho-López *et al.*, 2006; Scherrer *et al.*, 2010).

Apesar da literatura apresentar vários estudos sobre as variações sazonais na abundância relativa e na riqueza de espécies de insetos, os estudos sobre as variações temporais das interações entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras, ainda são bastante incipiente e recente (Van Asch & Visser, 2007; Novotny, 2009; Morais *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2011; Poisot *et al.*, 2012). Os lepidópteros devido à alta riqueza de espécies, alta abundância relativa e, ainda serem, em sua maioria, herbívoros são bastante utilizados nos estudos de interações tróficas. Relações antagonistas entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras são muito comuns pois plantas e insetos são responsáveis por aproximadamente 50% das espécies conhecidas (Farrell *et al.*, 1992; Futuyma & Agrawal, 2009). Essas interações, inseto-planta hospedeira, podem surgir ou serem reguladas por uma ampla gama de fatores, como por exemplo: qualidade nutricional da dieta (Awmack & Leather, 2002; Scherrer *et al.*, 2010), a história evolutiva e filogenética entre as espécies envolvidas (Desurmont *et al.*, 2011; Dinnage, 2013), a influência de inimigos naturais (Morais *et al.*, 1999; Singer *et al.* 2004; Vanbergen *et al.*, 2007) e defesas químicas de plantas hospedeiras (Diniz *et al.*, 1999; Singer *et al.* 2004) dentre outros.

A fenologia da planta hospedeira e dos insetos herbívoros é condição fundamental para efetividade da relação e para a estruturação da comunidade. A sincronia entre a fenologia da planta hospedeira e o inseto herbívoro é de suma importância para a manutenção da vida do herbívoro, pois a ocorrência de eventos não simultâneos pode gerar a extinção dos insetos dependentes da vegetação local (Van Asch & Visser, 2007). Condições como ambientes com forte sazonalidade ou recursos disponíveis em tempo limitado, como flores ou folhas jovens, tem muita influência na

fenologia de insetos herbívoros, pois o período disponível para a sua atuação é um forte fator limitante (Rodriguez *et al.*, 1994; Van Asch & Visser, 2007).

O presente trabalho teve como objeto de estudo as interações entre lagartas folívoras e plantas hospedeiras no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal. As diferenças sazonais serão abordadas com relação aos seguintes parâmetros: 1) riqueza e abundância relativa das lagartas; 2) interações tróficas entre lagartas e plantas hospedeiras; 3) amplitude de dieta das lagartas nas duas estações climáticas, seca e chuvosa.

## **METODOLOGIA**

### **Vistorias e coletas**

Foram realizadas 275 parcelas temporárias de 10m de diâmetro em diferentes áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal (Tab. 1, Anexo 1). Um mínimo de 20 parcelas foi amostrado mensalmente no período de março de 2010 a março de 2011, procurando sempre amostrar áreas variadas. Para cada parcela, foi registrada a data da vistoria e as coordenadas geográficas. Em seguida, foram identificadas e contadas todas as espécies de plantas presentes na parcela com mais de 20 cm de altura e seu respectivo número de indivíduos, exceto as gramíneas. As folhagens de todas as plantas presentes nas parcelas foram vistoriadas cuidadosamente, por cerca de 5 minutos, para a coleta manual das lagartas. Para cada parcela foram feitas listagens das espécies e abundância relativa das plantas como também das espécies de plantas com lagartas. Foi calculada a frequência de plantas com lagartas a partir desse conjunto de dados totais. Foi calculado também o número de interações por parcela (uma espécie de lagarta consumindo uma espécie de planta = 1 interação). Assim, foi registrada a riqueza de interações, as quais incluem todas as cadeias de ligações duplas encontradas entre lagarta-planta.

Todas as lagartas encontradas foram acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório, onde foram criadas em potes individuais, sem controle de temperatura, umidade ou luminosidade, e alimentadas com folhas da mesma idade relativa das plantas nas quais foram encontradas. No laboratório, e às vezes no campo, estas lagartas foram fotografadas para a caracterização morfológica e identificadas. Os adultos que emergiram no laboratório tiveram a identificação específica confirmada pelos taxonomistas Vitor O. Becker (Instituto Uiraçu, Camacan, BA) e Amábílio

Camargo (EMBRAPA, Brasília, DF). Espécimes testemunhas de adultos foram depositadas na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

Posteriormente, foram acrescentadas as informações sobre a amplitude de dieta das espécies de lagartas, retiradas do banco de dados de 20 anos de estudos desenvolvido no cerrado *sensu stricto* de Brasília (Banco de dados do projeto “Herbívoros e herbivoria no Cerrado” 1992-2012). A classificação das espécies quanto à amplitude de dieta seguiu o seguinte critério: 1) especialistas (monófagas, especializadas em apenas uma espécie de planta hospedeira e oligófagas especializadas em um gênero ou mais de uma mesma família de planta) e 2) generalistas (polífagas), aquelas que se alimentam de espécies de plantas hospedeiras de diferentes linhagens (famílias).

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.

Áreas de estudo	Coordenadas geográficas	Localização
Campus Universitário Darcy Ribeiro (UnB)	15°46.028' S - 47°51.294' W	Universidade de Brasília
Estação de Rádio da Marinha em Brasília (ERMB)	16°00.113' S - 47°54.691' W	Santa Maria, DF 001, KM 45
Fazenda Água Limpa (FAL)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Parque Nacional de Brasília (PNB)	15°44.425' S - 47°59.017' W	Região norte de Brasília
Reserva Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (JBB)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Reserva Ecológica do IBGE (RECOR)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado

## **Análise de Dados:**

Os dados foram coletados mensalmente, mas, agrupados por estação climática (seca e chuvosa) para realizar as análises. Essa classificação foi realizada de acordo com o perfil climático da região dos cerrados do Distrito Federal, assim a estação seca foi determinada como o período compreendido entre abril e setembro e a estação chuvosa o período de outubro a março (diferentemente da seleção de amplitude sazonal, utilizada em outros capítulos desta tese, devido à especificidade das questões discutidas em cada um deles).

Os dados obtidos foram classificados em dois grupos para análises: 1) dados gerais onde consta o número total de plantas vistoriadas, da frequência de plantas nas quais foram encontradas lagartas e da abundância relativa de lagartas e 2) dados referentes às lagartas cujos adultos emergiram no laboratório (subconjunto dos dados gerais). Com exceção da tabela 1, todos os outros dados se referem a este subconjunto.

Para verificar as diferenças existentes nas comunidades de lagartas do cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, com o intuito de verificar a influência da sazonalidade, foram calculadas: 1) as médias e os respectivos desvios padrões da riqueza de espécies de lagartas, abundância relativa de lagartas e da frequência de plantas com lagartas por estação climática; 2) a riqueza e a abundância relativa das interações entre lagartas e plantas hospedeiras por parcela vistoriada e por estação climática, seca e chuvosa.

O teste T foi usado na comparação das médias de todos estes parâmetros, par a par, entre as estações seca e chuvosa. Foi feita também a curva de rarefação da diversidade de interações encontradas entre lagartas e plantas hospedeiras.

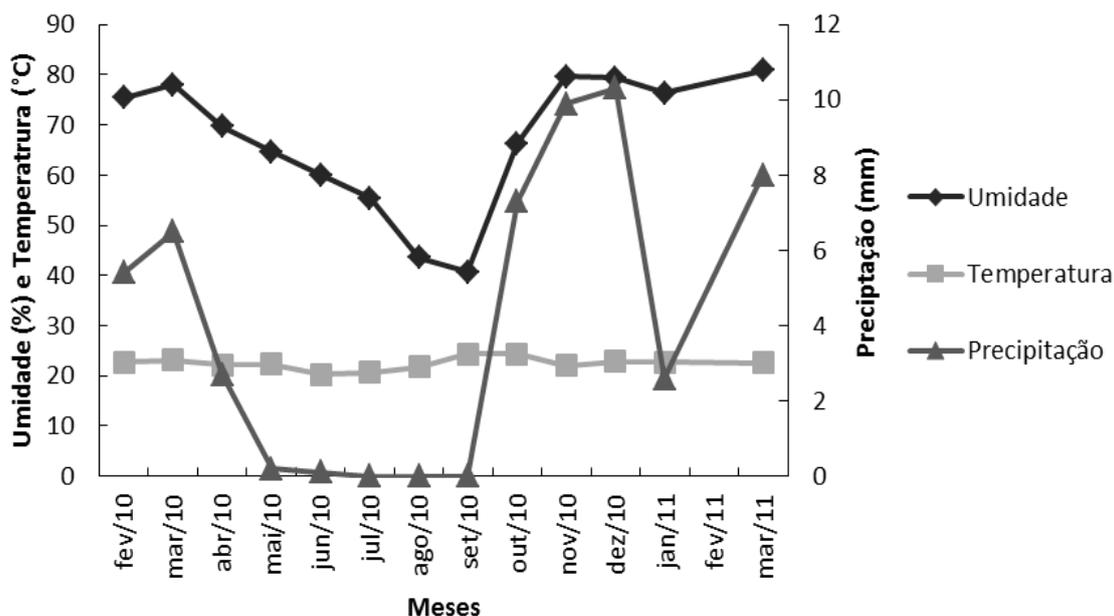
## **RESULTADOS**

Nas 275 parcelas, foram coletadas 2.260 lagartas na estação chuvosa e 1.491 na estação seca (dados gerais, Tab. 2.). No laboratório emergiram 1.181 (52%) adultos oriundos de lagartas coletadas na estação chuvosa e 822 (55%) daquelas coletadas na estação seca (Tab. 2). Estes adultos somaram 257 espécies pertencentes a 30 famílias de Lepidoptera (Anexo 2).

Na estação chuvosa ocorreu uma espécie eruptiva e de dieta especializada, *Eomichla* sp. (Oecophoridae), com 449 indivíduos, restrita à interação com a planta

hospedeira *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae). *Eomichla* sp. possui uma abundância relativa muito variável entre anos (banco de dados de 20 anos, já citado anteriormente) e, por ser monófaga e eruptiva ela foi excluída das análises de distribuição temporal. Assim sendo, a abundância relativa das lagartas na estação chuvosa considerada nas análises foi de 732 (1.181 – 449 lagartas de *Eomichla*).

Considerando o segundo conjunto de dados (adultos emergidos no laboratório) e as plantas hospedeiras a frequência média por parcela, de plantas com lagartas ( $F = 1,240$ ;  $P = 0,267$ ) e de riqueza de lagartas ( $F = 1,099$ ;  $P = 0,625$ ), não foram variáveis entre as estações seca e chuvosa (Tab. 3), Entretanto, houve variação significativa na abundância média relativa de lagartas, entre as estações seca e chuvosa ( $F = 1,633$ ;  $P = 0,011$ ).



**Figura 1.** Dados meteorológicos para o período de março de 2010 a março de 2011 no Distrito Federal. Primeiro eixo referente à umidade relativa do ar e temperatura e segundo eixo à precipitação. Fonte: Estação meteorológica da RECOR ([www.recor.org.br](http://www.recor.org.br) / acesso em 05/09/2012, 10h15).

**Tabela 2.** Número de parcelas, de plantas e de lagartas encontradas em 275 parcelas vistoriadas nas estações seca e chuvosa em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal entre março de 2010 a março de 2011. Tabela confeccionada com os dados gerais (todas as lagartas coletadas durante o estudo).

Características/estações	Seca: abril a setembro	Chuvosa: outubro a março
Número de parcelas	145	130
Número de plantas vistoriadas	29.947	30.394
Número de plantas com lagartas	909 (6,3 ± 4,8)	856 (6,6 ± 5,3)
Frequência de plantas com lagartas	3,1%	3,0%
Número de lagartas	1.491	1.811 (2.260 – 449)*
Média de lagartas por parcela	10,3 ± 10,3	13,9 ± 17,0

\*espécie considerada eruptiva excluída das análises seguintes

**Tabela 3.** Média (± DP) da abundância relativa de lagartas (cujos adultos emergiram no laboratório) e de plantas com lagartas, por parcela, nas estações seca e chuvosa.

Estações	Abundância relativa de lagartas por parcela	Frequência média de plantas com lagartas por parcela
Seca	7,1 ± 7,5	4,5 ± 3,8
Chuvosa sem <i>Eomichla</i> sp.*	7,0 ± 9,6	4,3 ± 3,4

\*espécie eruptiva excluída das análises

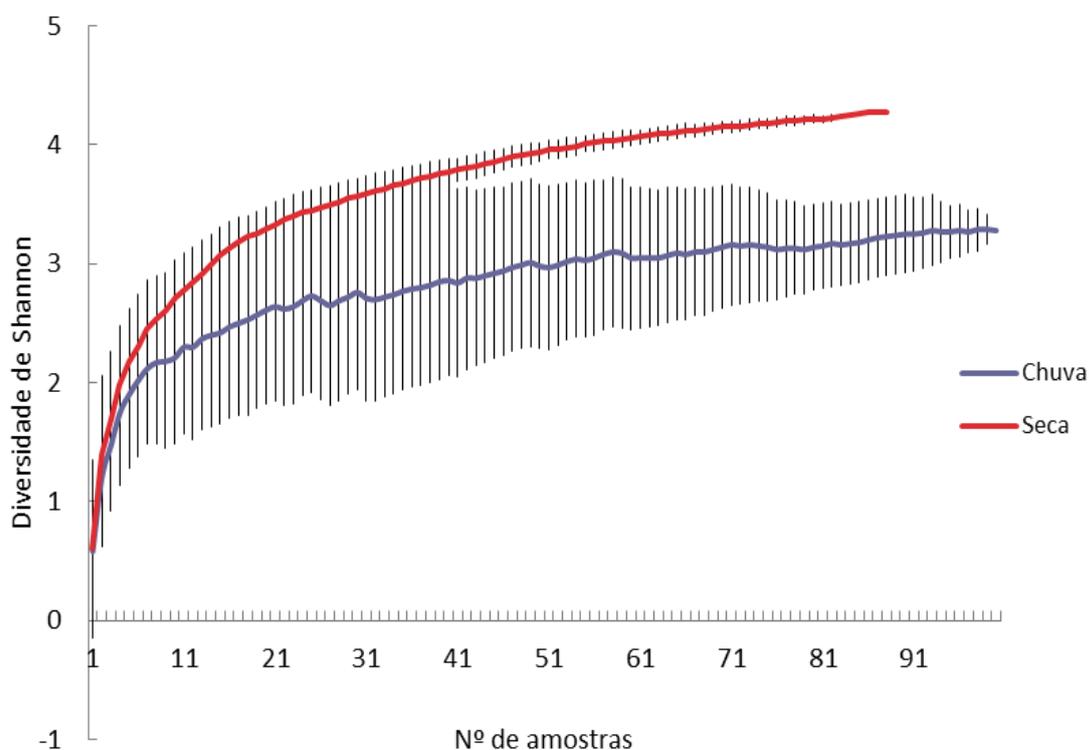
A composição das espécies de lepidópteros entre as estações também foi bastante variável, somente 52 espécies foram comuns às duas estações (20%), outras 99 (39%) espécies foram exclusivas da estação seca e 106 (41%) da estação chuvosa (Tab. 4).

**Tabela 4.** Amplitude de dieta das espécies de lagartas: anual e das estações seca e chuva (geral e exclusivo das estações, seca e chuvosa), no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil, de março de 2010 a março de 2011.

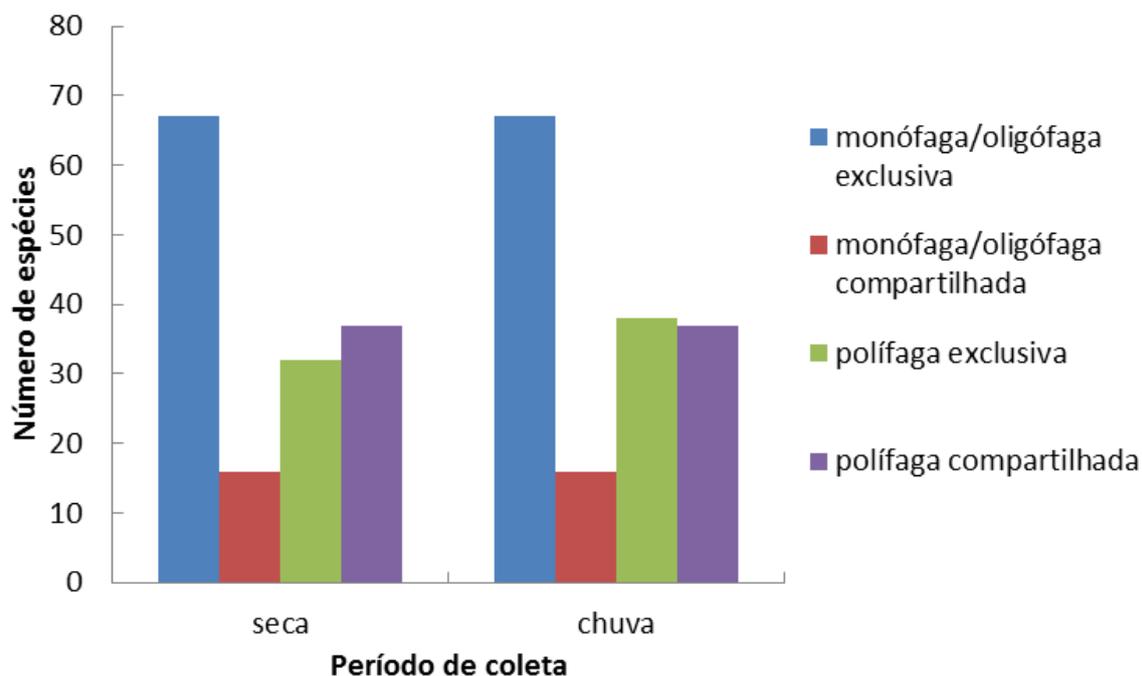
Amplitude de dieta	Nº de espécies (%)	Seca		Chuvosa	
		Nº de espécies (%)			
	Padrão Anual	Total	Exclusivas	Total	Exclusivas
Monófagas e Oligófagas	150 (58)	83 (55)	67 (44)	83 (53)	68 (43)
Polífagas	107 (42)	69 (45)	32 (21)	75 (47)	38 (24)
Total	257	152	99 (39)	158	106 (41)

A riqueza de espécies e a abundância relativa das lagartas de dieta mais especializada (mono e oligófaga) foram sempre maiores do que a de dieta generalista (polífaga) independente da estação amostrada (Tab. 4, Fig. 3).

A riqueza de interações entre lagartas e plantas hospedeiras não variou entre as estações seca e chuvosa ( $F = 1,270$ ;  $P = 0,233$ ), porém houve variação na abundância de interações ( $F = 2,426$ ;  $P < 0,001$ ). A diversidade de interações por meio da curva de rarefação da estação seca e da estação chuvosa mostra um aumento da diversidade de interações na estação seca (Fig. 2).



**Figura 2.** Curva de rarefação da diversidade de interações encontradas entre lagartas e plantas hospedeiras durante as estações chuvosa (linha azul) e seca (linha vermelha) no Cerrado do Distrito Federal no período de março de 2010 a março de 2011.



**Figura 3.** Riqueza de espécies de lagartas especialistas (monófagas, oligófagas) e de espécies generalistas (polífagas), exclusivas e compartilhadas nas estações seca e chuvosa, no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil, de março de 2010 a março de 2011.

## DISCUSSÃO

Este é um trabalho descritivo sobre os padrões sazonais da riqueza e abundância relativa das lagartas e das interações tróficas, incluindo a amplitude de dieta das lagartas nas duas estações climáticas, seca e chuvosa, no cerrado de Brasília. O padrão recorrente de baixa frequência de plantas com lagartas, já mostrado em trabalhos prévios (Diniz & Morais, 1997; Morais *et al.*, 1999; Bendicho-López *et al.*, 2006; Morais *et al.*, 2007; Scherrer *et al.*, 2010), repete também para cada estação, seca e chuvosa, em particular.

Geralmente, os Arthropoda apresentam variação sazonal da abundância relativa relacionado à variabilidade climática (Pinheiro *et al.*, 2002; Mineo *et al.*, 2010; Ribeiro *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2011). Aparentemente o período chuvoso e mais quente, conseqüentemente de maior umidade relativa do ar, afeta a variação temporal da abundância relativa e da riqueza de espécies de insetos. No Cerrado, já foi verificado que no início da estação chuvosa há maior abundância de Coleoptera, Isoptera,

Hymenoptera e de adultos de Lepidoptera (Pinheiro *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2011). É interessante salientar que embora no Cerrado, os lepidópteros adultos tenham o seu pico de abundância relativa na estação chuvosa; a maior abundância relativa de lagartas ocorre no início da estação seca (Diniz & Morais, 1997; Morais *et al.*, 1999; Bendicho-López *et al.*, 2006; Scherrer *et al.*, 2010). Este pico de abundância relativa de lagartas não é sincronizado com o período de produção de folhas no Cerrado, que ocorre no início da estação chuvosa (Diniz & Morais, 1997; Lenza & Klink, 2006; Scherrer *et al.*, 2010). Assim, uma das possíveis explicações para esse fato pode ser a menor abundância relativa de parasitoides e de predadores nesta estação (Morais *et al.*, 1999), o que geraria um período “livre de inimigos” para o desenvolvimento das lagartas.

A espécie *Eomichla* sp. (Oecophoridae), monófaga e restrita à *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae), foi associada à estação chuvosa (Bendicho-López *et al.*, 2006; Oliveira, 2010). Neste trabalho ela foi considerada como uma espécie eruptiva (na estação chuvosa; n=449 indivíduos), porque foi altamente abundante e em outros trabalhos ela nem sequer foi registrada (Ciroto, 2009). É comum insetos herbívoros variarem sua ocorrência ao longo dos anos em ambientes (Godfray *et al.*, 1999), este fato foi verificado com *Eomichla* sp. Entretanto, quando se leva em consideração as interações lagarta-planta hospedeira, a espécie *Eomichla* sp., por ser monófaga, não modificou as análises sobre a riqueza de interações.

A curva de rarefação da diversidade de interações da estação chuvosa aproximou-se da assíntota mais rapidamente do que a curva da estação seca. A maior diversidade de interações da estação seca pode ser consequência de mudança de comportamento das espécies, que amplia o uso de plantas hospedeiras, no período de restrição alimentar (ver capítulo 5).

Com relação à amplitude de dieta, este estudo encontrou maior número de espécies de lagartas com dietas restritas (monófagas ou especialistas em gêneros ou em famílias de plantas) tanto no ano (58%), quanto nas estações seca (55%) e chuvosa (53%). Este resultado pode ser explicado pela hipótese da maior especificidade de dieta de lagartas nos ambientes tropicais o que favorece a coexistência de espécies ocupando nichos ecológicos próximos em um mesmo ambiente (Dyer *et al.*, 2007). A maior diversidade de interações na estação seca em relação à chuvosa pode ser devido à mudança de comportamento das lagartas, oligófagas e polífagas, de ampliarem o uso de plantas hospedeiras, em um período mais restritivo de recurso alimentar (hipótese testada no capítulo 5).

## CONCLUSÃO

No cerrado *sensu stricto* as lagartas especialistas estiveram presentes em maior proporção do que as generalistas tanto na estação seca como na estação chuvosa.

A composição de espécies de lagartas foi muito diferente entre as duas estações seca e chuvosa. Somente 20% das espécies ocorreram tanto na estação seca quanto na chuvosa.

A maior diversidade de interações entre lagartas e plantas hospedeiras, no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, ocorreu na estação seca quando comparada à estação chuvosa.

## REFERÊNCIAS

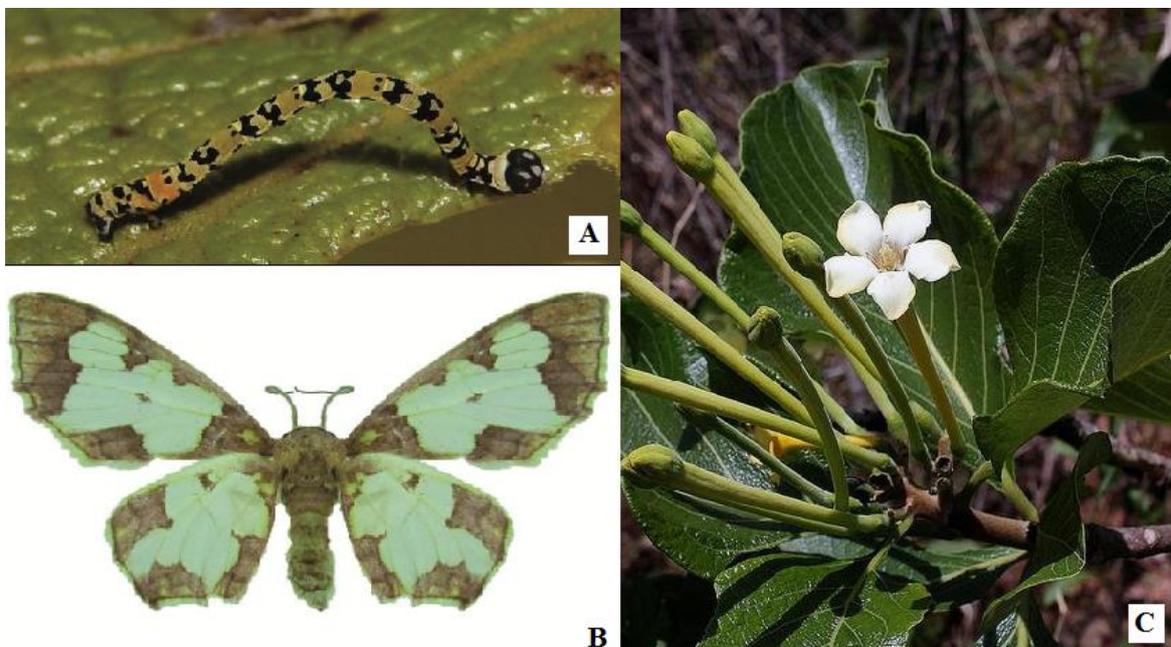
- Awmack, C.S. & Leather, S.R. (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* **47**, 817–44.
- Bendicho-López, A., Morais, H. C., Hay, J. D. & Diniz, I. R. (2006) Lepidópteros folívoros em *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) no cerrado *sensu stricto*. *Neotropical Entomology* **35**, 182-91.
- Cirotto, P. A. S. (2009) Comparação da fauna de lagartas folívoras (Lepidoptera) em *Roupala montana* Aubl. em cerrado e mata de galeria. Dissertação de Mestrado, Pós-Graduação em Ecologia, UnB.
- Desurmont, G. A., Donoghue, M. J., Clement, W. L. & Agrawal, A. A. (2011) Evolutionary history predicts plant defense against an invasive pest. *Proceedings of the National Academy of Science* **108**, 7070-74.
- Dinnage, R. (2013) Phylogenetic diversity of plants alters the effect of species richness on invertebrate herbivory. *PeerJ* **1**:e93; DOI 10.7717/peerj.93
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (1997) Lepidopteran Caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* **6**, 817-36.
- Diniz, I. R., Morais, H. C., Botelho, A. M. F., Venturoli, F. & Cabral, B. C. 1999. Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the Central Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* **59**, 627-35.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar,

- T. A. & Colley, P. D. (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* **448**, 696-700.
- Farrell, B. D., Mitter, C. & Futuyma, D. J. (1992) Diversification at the insect-plant interface. *BioScience* **42**, 34-42.
- Franco, A. C. (2002) Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do Cerrado. In: *Cerrado ecologia biodiversidade e conservação* (eds A. Scariot, J. C. Sousa-Silva & J. M. Felfili) pp. 181-97.
- Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Kozovits, A. R., Rundel, P. & Coradin, V. R. T. (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**, 326-35.
- Futuyma, D. J. & Agrawal, A. A. (2009) Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Science. USA* **106**, 18054-61.
- Godfray, H. C. J., Lewis, O. T. & Memmott, J. (1999) Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.* **354**, 1811-24.
- Lenza, E. & Klink, C. A. (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* **29**, 627-38.
- Mineo, M. F., Del-Claro, K. & Brescovit, A. D. (2010) Seasonal variation of ground spiders in a Brazilian Savanna. *Zoologia* **27**, 353-62.
- Morais, H. C., Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* **47**, 1025-33.
- Morais, H. C., Cabral, B. C., Mangabeira, J. A. & Diniz, I. R. (2007) Temporal and spatial variation of *Stenomoma cathosiota* Meyrick (Lepidoptera: Elachistidae) caterpillar abundance in the Cerrado of Brasilia, Brazil. *Neotropical Entomology* **36**, 843-47.
- Morais, H. C., Sujii, E. R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P. S., Hay, J. D. & Diniz, I. R. (2011) Host plant specialization and species turnover of caterpillar among hosts in the Brazilian cerrado. *Biotropica* **43**, 467-72.
- Novotny, V. & Basset, Y. (2005) Host specificity of insect herbivores in tropical forest. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* **272**, 1083-90.

- Novotny, V. (2009) Beta diversity of plant-insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity* **2**, 5-9.
- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora in the Cerrado Biome. In: *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds P. S. Oliveira & R. J. Marquis) pp. 91-120. New York, Columbia University Press.
- Oliveira, L. B. (2010) Diversidade e fenologia de lagartas folívoras em *Roupala montana* (Proteaceae) no Cerrado do Brasil Central. Dissertação de mestrado, UnB, Brasil.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D. & Bandeira, M. P. S. (2002) Seasonal pattern of insect abundance in Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* **27**, 132-36.
- Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N. & Gravel, D. (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters* **15**, 1353-61.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**, 223-30.
- Reatto, A. & Martins, E. S. (2002) Classes de solo em relação aos controles de paisagem do Bioma Cerrado. In: *Cerrado ecologia biodiversidade e conservação* (eds A. Scariot, J. C. Sousa-Silva & J. M. Felfili) pp. 49-59.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: *Cerrado: ambiente e flora*. (eds ) pp.89-166. Planaltina – DF: Embrapa – CPAC.
- Ribeiro, D. B., Prado, P. I., Brown Jr, K. S. & Freitas, A. V. L. (2010) Temporal diversity patterns and phenology in fruit-feeding butterflies in the Atlantic Forest. *Biotropica* **42**, 710-16.
- Silva Júnior, M. C., Felfili, J. M., Nogueira, P. E. & Rezende, A. V. (1998) Análise florística das matas de galeria no Distrito Federal. In: *Cerrado: matas de galeria* (ed J. F. Ribeiro) pp. 53-84. Planaltina – DF: Embrapa – CPAC.
- Silva, N. A. P., Frizzas, M. R. & Oliveira, C. M. (2011) Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* **55**, 79-87.
- Singer, M. S., Rodrigues, D., Stireman III, J. O. & Carrière, Y. (2004) Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology* **85**, 2747-53.

- Scherrer, S., Diniz, I. R. & Morais, H. C. (2010) Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Braz. J. Biol.* **70**, 103-9.
- Van Asch, M. & Visser, M. E. (2007) Phenology of forest caterpillar and their host trees: The importance of synchrony. *Annu. Rev. Entomol.* **52**, 37-55.
- Vanbergen, A. J., Hefin Jones, T., Hails, R. S., Watt, A. D. & Elston D. A. (2007) Consequences for a host-parasitoid interaction of host-plant aggregation, isolation, and phenology. *Ecological Entomology* **32**, 419-27.
- Wolda H. (1988) Insect seasonality: why? *Review of Ecology and Systematics* **19**, 1-18.

**IMPORTÂNCIA DA RESTRIÇÃO FILOGENÉTICA E DA  
SINCRONIZAÇÃO TEMPORAL E ESPACIAL NA ESTRUTURA  
DE INTERAÇÕES ENTRE LAGARTAS E PLANTAS  
HOSPEDEIRAS**



*Pseudasellodes platygymma* Prout, 1932 (Lepidoptera; Geometridae), lagarta (A) e adulto (B), e sua planta hospedeira (C) *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltld.) K. Schum. (Rubiaceae). Foto C. Lepsqueur.

## INTRODUÇÃO

Os insetos e as plantas representam os organismos terrestres mais ricos em espécies (Reaka-Kudla, 1997), e essa alta diversidade, característica de comunidades tropicais, se traduz em um complexo sistema de interações denominado redes ecológicas. Essas redes ecológicas de interações são utilizadas para representar associações entre diferentes espécies e a sua análise é uma importante ferramenta no estudo de ecologia de comunidades (Blüthgen *et al.*, 2008). As redes ecológicas e podem ser classificadas como mutualísticas quando as interações existentes entre as espécies são positivas, como, por exemplo, polinizadores e flores ou dispersores e sementes (Forup *et al.*, 2008; Guimarães-Jr. *et al.*, 2011) ou antagonistas quando as interações são negativas, como, por exemplo, herbívoros e plantas e parasitas e hospedeiros (Berlow *et al.*, 2004; Tylianakis *et al.*, 2007; Forister *et al.*, 2012).

Os estudos das redes de interações têm papel significativo na busca de padrões que expliquem a distribuição das espécies e dos fatores que influenciam a estruturação das comunidades (Dyer *et al.*, 2010; Tylianakis *et al.*, 2010), a riqueza total de insetos as estimativas e manutenção da biodiversidade (Cohen *et al.*, 1990; May, 1990; Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2009). As interações ecológicas são representações, geralmente incompletas, de associações entre espécies, pois apenas parte delas é detectada e incluem dados de espécies com diferentes níveis de informação (Blüthgen *et al.*, 2008). No entanto, ainda assim constituem uma abordagem bastante promissora, pois descrevem os ecossistemas de maneira global, desde a produtividade primária até dinâmicas populacionais, como sobrevivência e reprodução dos indivíduos (Price, 2002; Del-Claro, 2004; Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2009).

A teoria das redes ecológicas contém um conjunto de conceitos e ferramentas que descreve a estrutura e as características das interações entre espécies de uma mesma área, e as relaciona aos padrões de organização das comunidades (Jordano, 1987; Bascompte *et al.*, 2003; Guimarães-Jr. *et al.*, 2007). A probabilidade de interações entre duas espécies varia de 0 a 1 e depende das sobreposições espaciais e temporais, ou seja, as espécies tem que ocorrer no mesmo local e no mesmo período de tempo (Vázquez *et al.*, 2009a; Vázquez *et al.*, 2009b). A conectância, aninhamento e equitabilidade são exemplos de métricas quantitativas (número de associações) utilizadas nas análises de rede. A conectância é definida como a proporção de interações realizadas em relação ao total possível de interações e representa o grau de especialização em uma rede trófica

(varia de 0 a 1). Assim, uma medida baixa de conectância indica que os consumidores são especialistas (May, 1972; Jordano, 1987; Blüthgen *et al.*, 2008; Dyer *et al.*, 2010). O aninhamento no caso de redes ecológicas indica uma tendência, onde as espécies mais especializadas interagem com subgrupos mais generalistas dentro da comunidade (Bascompte *et al.*, 2006; Ulrich & Almeida-Neto, 2012). Podem ser organizadas em subunidades com mais conexões entre si e menos conexões entre elas. A equitabilidade de interações é uma medida baseada no Índice de diversidade de Shannon e descreve a maneira como ocorre o fluxo de massa entre os níveis tróficos de uma teia alimentar. A base dessa métrica é a frequência de interações entre os pares de espécies, cujos resultados podem indicar a alta ou baixa discrepância destes números de interações (Jordano *et al.*, 2003; Blüthgen *et al.*, 2008; Tylianakis *et al.*, 2010). Os resultados dessas análises, normalmente, podem revelar padrões de organização das comunidades e das interações tróficas entre organismos, o que melhora nossa compreensão sobre as consequências da heterogeneidade na dinâmica de populações e comunidades e assim, oferecem subsídios para o entendimento das relações entre a estrutura da rede e o funcionamento dos ecossistemas (Bascompte & Jordano, 2007; Tylianakis *et al.*, 2007).

A hipótese da neutralidade prevê que os padrões de interações são resultantes de interações aleatórias de espécies e indivíduos. Dessa forma, um dos fatores que afetam a estrutura das interações é a abundância relativa das espécies (neutralidade). Espera-se que as espécies que apresentam alta abundância relativa interajam mais frequentemente e com mais espécies do que as espécies raras (Dupont *et al.*, 2003, Vázquez *et al.*, 2007, Vázquez *et al.*, 2009a; Vázquez *et al.*, 2009b). Além dos efeitos da neutralidade, há ainda as pressões impostas às espécies, suas fenologias, a distribuição espacial e temporal, as relações filogenéticas das espécies, ou até mesmo artefatos metodológicos ou analíticos (Vázquez *et al.*, 2009a,b). A similaridade filogenética das plantas tem como pressuposto o fato de que quanto mais próxima filogeneticamente uma planta esteja do conjunto de plantas utilizadas por um organismo fitófago, maior a probabilidade de que essa mesma planta seja consumida por essa espécie herbívora. Plantas hospedeiras filogeneticamente relacionadas apresentam uma maior similaridade na composição de espécies de insetos herbívoros, característica que diminui à medida que aumenta a distância filogenética (Lewinsohn *et al.*, 2005; Ødegaard *et al.*, 2005; Dyer *et al.*, 2007). A grande diversidade filogenética da vegetação tropical pode refletir e gerar a alta diversidade de insetos herbívoros nos trópicos (Novotony *et al.*, 2006).

A alta diversidade de plantas e lagartas no cerrado *sensu stricto* na região de Brasília são bons requisitos para os estudos de interações tróficas entre esses dois grupos. Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi o de avaliar a contribuição da abundância relativa, da similaridade filogenética e da sobreposição espacial e temporal como fatores determinantes da estrutura das interações entre lagartas e plantas. As seguintes questões foram propostas: Quais são os padrões de organização das interações tróficas entre lagartas e plantas? Qual é a importância relativa de fatores como abundância relativa das espécies, sobreposição espacial e temporal entre as espécies, e a similaridade filogenética das plantas na predição da estruturação das interações entre lagartas e plantas? Qual o melhor modelo preditor da estrutura das redes de interações entre lagartas e as plantas hospedeiras no Cerrado? Modelos combinados com dois, três ou quatro desses fatores são capazes de prever os valores observados nas interações? E, assim, responder qual ou quais destes fatores que melhor representam a estrutura da rede de interações observada.

## **METODOLOGIA**

### **Vistorias e coletas**

Foram realizadas 275 parcelas temporárias de 10m de diâmetro em diferentes áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal (Tab. 1, Anexo 1). Um mínimo de 20 parcelas foi amostrado mensalmente no período de março de 2010 a março de 2011, procurando sempre amostrar áreas variadas. Para cada parcela, foi registrada a data da vistoria e as coordenadas geográficas. Em seguida, foram identificadas e contadas todas as espécies de plantas presentes na parcela com mais de 20 cm de altura e seu respectivo número de indivíduos, exceto as gramíneas. As folhagens de todas as plantas presentes nas parcelas foram vistoriadas cuidadosamente, por cerca de 5 minutos, para a coleta manual das lagartas. Para cada parcela foram feitas listagens das espécies e abundância relativa das plantas como também das espécies de plantas com lagartas. Foi calculada a frequência de plantas com lagartas a partir desse conjunto de dados totais. Foi calculado também o número de interações por parcela (uma espécie de lagarta consumindo uma espécie de planta = 1 interação). Assim, foi registrada a riqueza de interações, as quais incluem todas as cadeias de ligações duplas encontradas entre lagarta-planta.

Todas as lagartas encontradas foram acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório, onde foram criadas em potes individuais, sem controle de temperatura, umidade ou luminosidade, e alimentadas com folhas da mesma idade relativa das plantas nas quais foram encontradas. No laboratório, e às vezes no campo, estas lagartas foram fotografadas para a caracterização morfológica e identificadas. Os adultos que emergiram no laboratório tiveram a identificação específica confirmada pelos taxonomistas Vitor O. Becker (Instituto Uiraçu, Camacan, BA) e Amábilio Camargo (EMBRAPA, Brasília, DF). Espécimes testemunhas de adultos foram depositadas na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.

Áreas de estudo	Coordenadas geográficas	Localização
Campus Universitário Darcy Ribeiro (UnB)	15°46.028' S - 47°51.294' W	Universidade de Brasília
Estação de Rádio da Marinha em Brasília (ERMB)	16°00.113' S - 47°54.691' W	Santa Maria, DF 001, KM 45
Fazenda Água Limpa (FAL)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Parque Nacional de Brasília (PNB)	15°44.425' S - 47°59.017' W	Região norte de Brasília
Reserva Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (JBB)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Reserva Ecológica do IBGE (RECOR)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado

## **Análise de dados**

As análises aplicadas neste estudo seguiram o arcabouço conceitual e metodológico elaborado e aplicado por Vázquez *et al.* (2009b), cujo passo a passo está descrito a seguir.

### *Matrizes de interações observadas (MIOs)*

As matrizes de interações observadas (MIOs) foram construídas com os dados obtidos de todas as interações tróficas registradas entre lagartas/plantas, nas 275 parcelas temporárias. Entretanto foram excluídas das análises as plantas classificadas apenas como morfoespécies e que não foram identificadas pelo menos até família e, conseqüentemente, suas respectivas interações por não haver a informação taxonômica necessária a análises posteriores.

As matrizes de abundância relativa (247 X 118) foram construídas contendo as interações bitróficas representadas pelas espécies de lagartas (linhas) e espécies de plantas hospedeiras (colunas) verificadas nas parcelas temporárias. Dessa forma, cada célula apresentou o número de interações amostradas entre uma determinada espécie de lagarta e suas plantas hospedeiras ou o valor numérico 0 que representa a ausência de interações.

Para verificar a sobreposição temporal e espacial existente entre as lagartas e suas plantas hospedeiras foram construídas matrizes nas quais as espécies foram listadas nas linhas e os locais de coletas ou os meses nos quais as coletas foram realizadas, nas colunas. Nas células, foram introduzidos dois valores: 0 que representava ausência de ocorrência e 1, para a ocorrência temporal e espacial de lagartas e de plantas hospedeiras.

### *Matrizes de probabilidade de interação (MPIs)*

Para investigar os possíveis fatores determinantes da estrutura das redes planta-lagarta, foi utilizada a abordagem proposta por Vázquez e colaboradores (2009b). Tal abordagem consiste em construir matrizes de probabilidade de interação (MPIs), isto é, matrizes nas quais cada elemento (i, j) contém a probabilidade de interação entre a espécie de planta *i* e a espécie de lagarta *j*. Cada MPI foi construída com base em combinações de um, dois, três ou quatro dos seguintes fatores: abundância relativa das espécies de planta e lagarta; sobreposição temporal das espécies de plantas e lagartas;

sobreposição espacial; e similaridade filogenética das plantas. As MPIs construídas a partir de um único fator recebem as designações **N** (abundâncias relativas), **T** (sobreposição temporal), **S** (sobreposição espacial) e **P** (similaridade filogenética das plantas). As MPIs construídas com um ou mais fatores foram designadas pelas letras associadas a cada fator individual. Assim, por exemplo, a MPI baseada em sobreposição temporal e espacial entre as espécies de plantas e lagartas foi designada por **TS**.

Para a construção de **P**, foi utilizada a informação taxonômica. Assim, para estimar de maneira aproximada as relações filogenéticas entre as espécies de plantas estudadas foi construída uma árvore filogenética a partir da informação dos seguintes táxons: Classe, Subclasse, Ordem, Família, Gênero e Espécie, utilizando a função “as.phylo”, disponível no pacote “ape” (Paradis *et al.*, 2004) para ambiente de programação R.2.14.2 (R Development Core Team, 2013). Comprimentos de ramos para a árvore resultante foram calculados usando o método de Grafen (1989) implementado na função “compute.brLen” do “ape”. A probabilidade filogenética de interação entre a espécie de planta *i* e a espécie de lagarta *j* foi definida como a proporção média de história evolutiva compartilhada entre a espécie *i* e as demais espécies de plantas que a espécie *j* consome. Se a espécie *j* é monófaga, então a probabilidade de interação entre ela e a espécie *i* de planta que ela consome foi estabelecida em 1. Quando a planta *i* não compartilhava, dentro da filogenia utilizada, nenhuma história evolutiva com outras plantas consumidas pela espécie de lagarta *j*, a probabilidade filogenética de interação entre *i* e *j* foi definida como 1/10 do menor valor não nulo da matriz. Para que os valores em cada MPI somassem 1 e assim refletissem os valores de probabilidade, cada valor das matrizes foi dividido pela soma dos valores da respectiva matriz. Para obter as MPIs **NP**, **NS**, **NT**, **TS**, **TP**, **SP**, **NSP**, **NTP**, **NTS**, **TSP**, e **NTSP**, foram multiplicadas, elemento por elemento, as matrizes correspondentes a cada um dos fatores envolvidos. Em seguida, cada matriz resultante teve seus valores divididos pela respectiva soma.

#### *Análises de rede*

Utilizando o algoritmo disponibilizado como material suplementar por Vázquez *et al.* (2009b), foram geradas 1.000 matrizes de interação com base em cada uma das MPIs. Para cada matriz gerada, foram calculadas as seguintes métricas de redes ecológicas: conectância (Blüthgen *et al.*, 2008; Vázquez *et al.* 2009a; Dyer *et al.*, 2010), aninhamento (Bascompte *et al.*, 2003; Ulrich & Almeida-Neto, 2012) e equitabilidade

(Jordano *et al.* 2003; Blüthgen *et al.*, 2008; Tylianakis *et al.*, 2010). Em seguida, foi calculado o valor médio e um intervalo de confiança de 95% para cada métrica entre as 1.000 matrizes geradas para cada MPI. Para comparar o desempenho das MPIs baseadas nos potenciais determinantes de estrutura de redes com um modelo nulo, seguimos a abordagem de Vázquez *et al.* (2009b), que gera uma MPI tal que a probabilidade de interação entre a planta  $i$  e a lagarta  $j$  depende do número de conexões das espécies  $i$  e  $j$ .

Para avaliar em que medida as MPIs são capazes de prever a estrutura detalhada das interações na rede planta-lagarta, utilizamos a abordagem baseada em verossimilhança proposta por Vázquez *et al.* (2009b). A verossimilhança de cada MPI é calculada com base no número de interações observadas entre cada par de espécies  $i$  e  $j$ , e um valor do critério de informação de Akaike (AIC) é então calculado para cada MPI.

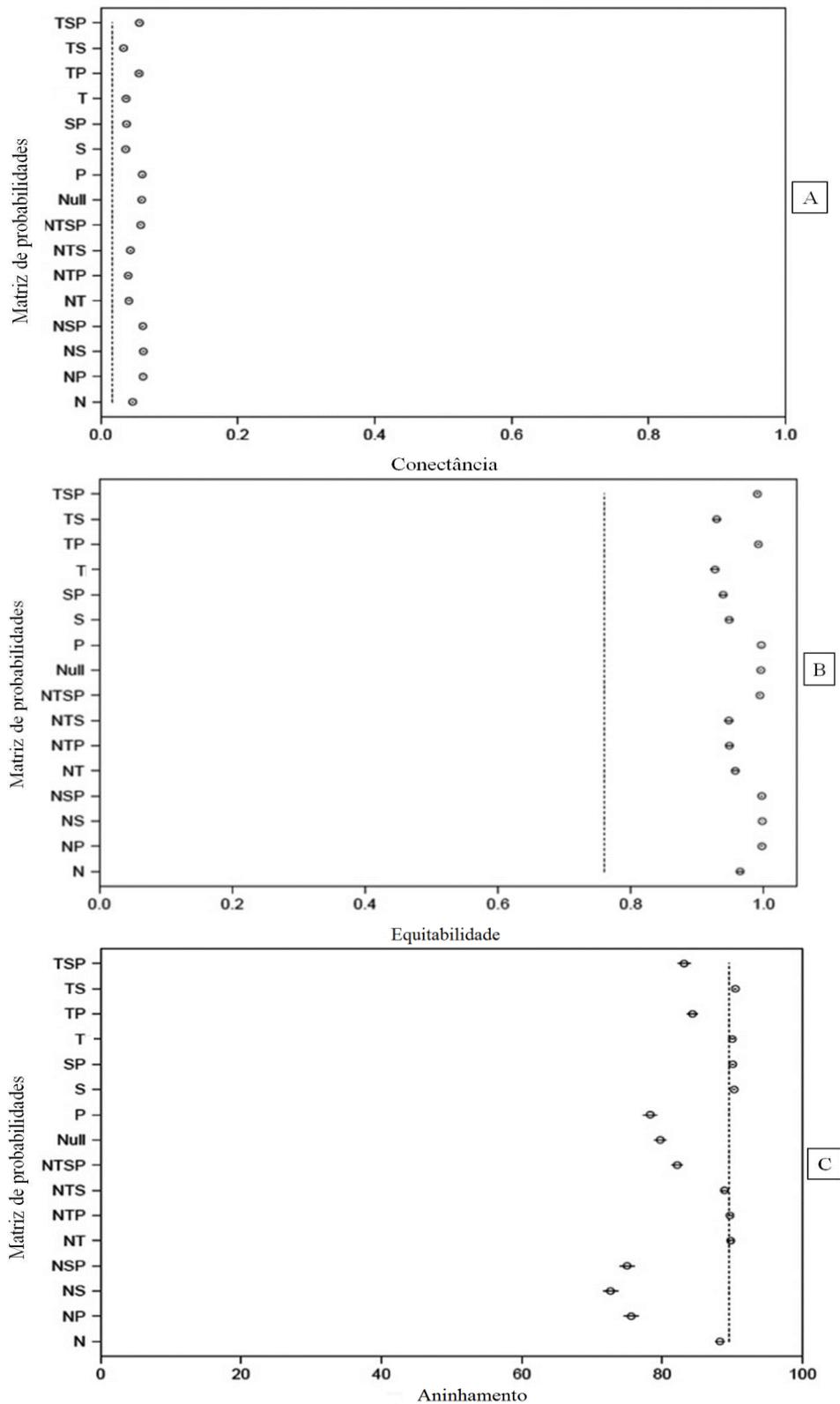
## RESULTADOS

As MPIs construídas representam fatores que poderiam ser utilizados como bons preditores de uma MIO na natureza. Com relação à conectância, número de ligações existentes entre uma determinada espécie de lagarta e suas plantas hospedeiras, todos os fatores analisados previram mais interações do que as que realmente existem, e nenhum deles, isoladamente ou combinados entre si, foi suficiente para descrever a estrutura das redes de interações que realmente ocorrem. (Fig. 1A). Entretanto, o modelo **TS** foi o que mais se aproximou da realidade e, embora os modelos **T**, **S** e **SP** também possam ser considerados como bons preditores, já que seus valores médios, apesar de preverem mais conexões do que aquelas que realmente ocorrem, estão próximos à linha que representa a MIO (Fig. 1A).

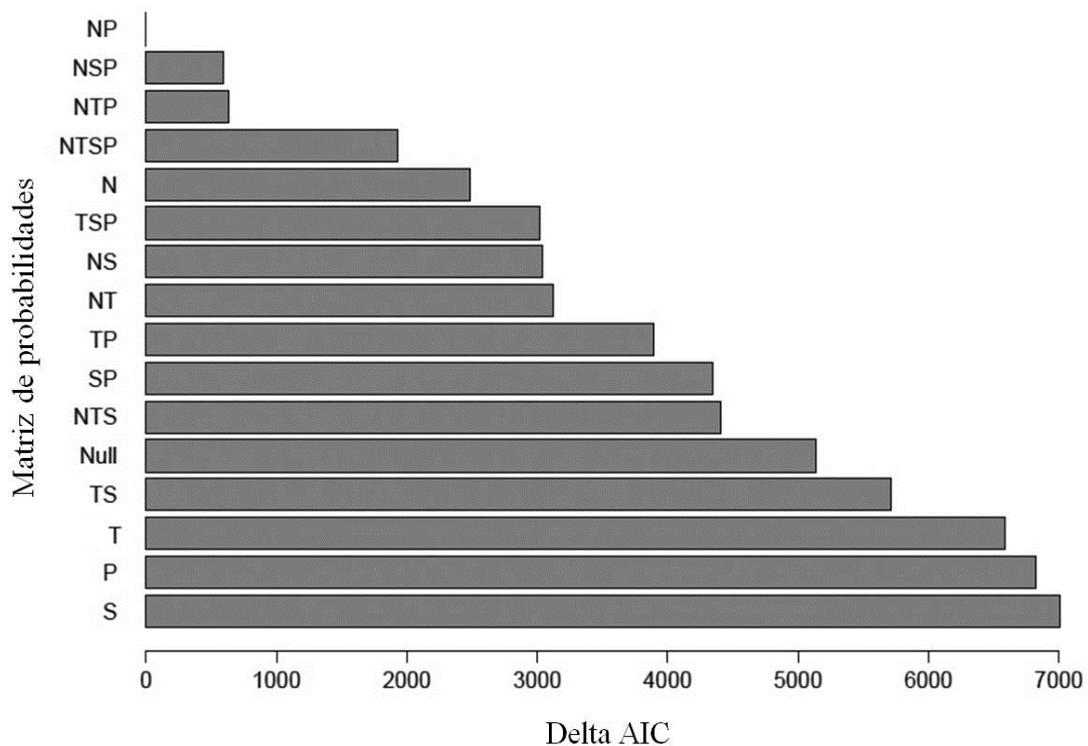
No caso da equitabilidade, nenhum modelo foi capaz de reproduzir a estrutura da MIO. Todas as MPIs apresentaram maior equitabilidade de interações do que aquela que foi observada (Fig. 1B). Já para o aninhamento, vários fatores foram considerados bons preditores da estrutura de uma MIO: as matrizes **TS**, a **T**, a **SP**, a **S**, a **NTS**, a **NTP** e a **NT** (Fig. 1C).

Analisando a verossimilhança entre as MPIs e a MIO verificou-se que a matriz combinada **NP** foi a que mais se aproximou da realidade e que as quatro melhores

matrizes, aquelas que mais se aproximaram da observada, tiveram como fatores associados a abundância relativa e a similaridade filogenética das plantas (Fig. 2). Entretanto, quando esses fatores foram analisados isoladamente, apenas **N** pode ser considerada boa preditora, (baixo valor de Akaike), enquanto **P** foi uma das matrizes que mais se afastou da real, demonstrado pelo valor de Akaike mais alto do que o modelo nulo (Fig. 2).



**Figura 1.** Comparação entre as matrizes de probabilidades de interação (MPIs) e matrizes de interações observadas (MIOs) construídas a partir das interações entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado do Distrito Federal, com base em três métricas de redes tróficas: Conectância (A), Equitabilidade (B) e Aninhamento (C). As linhas pontilhadas representam os dados obtidos nas MROs e cada ponto representa a média das matrizes de probabilidade calculadas com o intervalo de confiança de 95%. As MPIs foram construídas a partir dos seguintes fatores: abundâncias relativas (N), sobreposição temporal (T), sobreposição espacial (S) e similaridade filogenética das plantas (P), e das combinações de 2, 3 ou 4 desses fatores. Na matriz de probabilidade **Null** não há predominância de fatores, e sim homogeneidade entre os pares de interações.



**Figura 2.** Análise de verossimilhança de cada matriz de probabilidade de interações. As barras simbolizam valores de Akaike (AIC) para cada uma das matrizes de probabilidades de interação e todas as combinações possíveis para os fatores: abundância relativa (**N**), sobreposição temporal (**T**), sobreposição espacial (**S**) e similaridade filogenética das plantas (**P**). Na matriz de probabilidade **Null** não há predominância de fatores, e sim homogeneidade entre os pares de interações.

## DISCUSSÃO

Levar em consideração unicamente a presença de duas ou mais espécies em um determinado habitat, não significa, necessariamente, que exista qualquer processo de interação entre elas (Tylianakis *et al.*, 2010). No caso das lagartas e suas plantas hospedeiras deve-se verificar o efetivo consumo do material vegetal e o desenvolvimento dos lepidópteros através dos seus estágios de vida. Dessa forma, são evitadas as espécies turistas e verificada a real conectividade lagarta-planta hospedeiras, o que aproxima a rede de interações real daquela que é observada no campo (Vázquez *et al.*, 2009a). Nesse trabalho, todas as lagartas foram criadas em laboratório e verificado o consumo real das plantas hospedeiras.

A conectância é uma das métricas mais simples e comumente utilizada para descrever a densidade de ligações em redes tróficas (Blüthgen *et al.* 2008) e, conseqüentemente, a estabilidade dos ecossistemas. Nenhum dos fatores analisados de forma isolada ou combinada previu a conectância real, entretanto aquelas matrizes que consideravam a sobreposição espacial e temporal foram as que mais se aproximaram da realidade. Aparentemente, ocorrer no mesmo local ao mesmo tempo é fator preponderante para a ocorrência de interações, pois a fenologia e a dinâmica interanual das espécies de lagartas e plantas envolvidas nas interações influenciam a estrutura das redes (Vázquez *et al.*, 2009b). Mesmo que as características fenotípicas das espécies interativas sejam complementares ou que a sua abundância seja alta, espécies que não se sobrepõem espaço-temporalmente não podem interagir (Vázquez *et al.*, 2009a). Esse fato revela a importância da sincronia fenológica entre lagarta e planta hospedeira, o que permitiria a sobrevivência do herbívoro (Van Asch & Visser, 2007).

O baixo valor de conectância encontrado nas redes tróficas do cerrado *sensu stricto* de Distrito Federal pode ser um efeito da presença de muitas espécies de lagartas especialistas em seus hospedeiros como também de uma alta proporção de espécies raras. De fato, já foi verificada a alta proporção de lagartas especialistas habitando o Cerrado (Morais *et al.*, 2011) e também alta riqueza de espécies raras (Price *et al.*, 1995), ambos podem ser considerados causa de alterações na conectância e na diversidade de interações (Blüthgen *et al.*, 2008). Poucas conexões demonstram a presença de espécies mais especialistas num determinado recurso o que corrobora os resultados encontrados por Dyer *et al.* (2007) da existência de alta especificidade de dieta de lagartas em regiões tropicais.

Para aumentar a correspondência entre a rede de interações real e aquela que foi observada no campo, amostragens adicionais poderiam aumentar o número de ligações entre as espécies e, conseqüentemente a conectância (Blüthgen *et al.*, 2008; Vázquez *et al.*, 2009a). Assim, é possível que o efeito de amostragem seja um importante fator a ser avaliado na análise da conectância dessa rede. Outro fator a ser analisado, quando se considera a conectividade de uma rede de interações ecológicas, é o tipo de dados incluídos nas análises. As espécies observadas uma única vez e, portanto, com interação única (singletons), se incluídas podem inflar a especialização e se excluídas ocasionam a diminuição da conectância e da diversidade de interações (Blüthgen *et al.*, 2008). Portanto, além de ser complicado controlar esses efeitos é importante analisar os processos biológicos. Nesse trabalho a utilização de um número alto de parcelas e amostragens, durante um ano, e em várias áreas deve ter diminuído o efeito de amostragem na conectividade.

A equitabilidade expressa homogeneidade na distribuição das interações para cada espécie. De forma semelhante aos resultados obtidos nas MPIs de conectância, nenhuma das variáveis preditoras foi suficiente para prever a baixa equitabilidade encontrada (alta discrepância no número de interações entre pares de espécies). Os menores valores de equitabilidade nas MIO em relação às MIPs podem ser resultado do fato que, a despeito da abundância relativa das espécies e da sobreposição espacial e temporal, as espécies de lagartas podem ter variadas preferências alimentares. Existem características correspondentes (“*trait matching*”) que representam o fenótipo das espécies interativas, tanto morfológicas como comportamentais, que podem facilitar ou funcionar como barreira a existência de interações (Blüthgen *et al.*, 2008; Vázquez *et al.*, 2009a) e essas variações específicas de cada organismo colaboram para a estruturação das redes tróficas. Conseqüentemente, uma baixa equitabilidade tem sido comumente observada em redes empíricas quando comparadas com modelos nulos (Tylianakis *et al.* 2007, Blüthgen *et al.*, 2008).

Diferentemente do observado para as outras métricas, vários fatores foram considerados bons preditores da estrutura de uma MIO de aninhamento. Em trabalhos anteriores, com redes tróficas naturais, o padrão aninhado já foi encontrado (Bascompte *et al.*, 2003, Guimarães Jr. *et al.*, 2007). Na matriz de aninhamento, a abundância relativa de espécies parece ser um importante preditor das propriedades das interações entre lagartas e suas plantas hospedeiras. Resultado semelhante foi observado por Vázquez *et al.* (2009a) tanto em matrizes de interações mutualísticas quanto naquelas

antagonistas. A similaridade filogenética e a fenologia também foram fatores de grande relevância nas interações das espécies, uma vez que, a despeito daquilo que a abundância relativa possa predizer, se as espécies não ocorrerem concomitantemente no tempo e no espaço, a interação entre elas é, conseqüentemente, impossibilitada (Vázquez *et al.* 2009a).

Certamente, a presença de cada espécie de planta ou herbívoro em cadeias alimentares particulares depende da abundância das espécies e do número de interações tróficas em que estão envolvidas (Blüthgen *et al.*, 2008; Novotny, 2009; Whitfeld *et al.*, 2012). Em ambientes onde existe sazonalidade marcada, como o cerrado, a abundância de espécies pode variar ao longo do ano ou, em certas épocas, uma espécie pode nem mesmo ser representada (Godfray *et al.*, 1999). Nota-se então, a importância da similaridade genética como fator determinante do padrão de interações observado entre plantas e lagartas no Cerrado do Distrito Federal, pois se no mesmo habitat ocorrer hospedeiros aparentados, as interações entre lagartas e essas plantas podem ser favorecidas. Quando plantas hospedeiras são filogeneticamente próximas, formam um grupo coeso, com compostos secundários similares ou, pelo menos, pertencentes ao mesmo grupo de substâncias químicas, que pode ser utilizado por determinadas espécies de lagartas, adaptadas fisiologicamente a esse consumo.

Para o sistema lagartas-plantas hospedeiras no cerrado do Distrito Federal foi verificado que a similaridade na fauna de lagartas diminui conforme aumenta a distância taxonômica entre os hospedeiros (Morais *et al.*, 2011), esse fato foi corroborado por um trabalho feito no Panamá com besouros fitófagos (Ødegaard *et al.*, 2005). No presente trabalho, a similaridade filogenética entre os hospedeiros, isoladamente, não funcionou com bom preditor em nenhuma das métricas estudadas. Isso pode estar relacionado à alta diversidade de plantas hospedeiras observadas, com apenas 15,3% de gêneros representados por mais de uma espécie. Entretanto, quando a similaridade filogenética foi associada à abundância relativa, revelou-se como a melhor combinação possível na análise de verossimilhança, o que representa a sua importância para prever a estrutura detalhada das redes de interações entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado do Distrito Federal.

Os resultados desse trabalho mostraram que informações sobre a abundância relativa das espécies combinadas às similaridades genéticas entre plantas e à fenologia explicam substancialmente o padrão observado das interações entre lagartas e plantas no Cerrado do Distrito Federal. Entretanto, obviamente mais estudos são necessários,

especialmente aqueles de longo prazo, para caracterizar melhor as redes de interações observadas no sistema lagarta-planta hospedeira durante esse estudo.

## CONCLUSÃO

A rede trófica de lagartas e plantas hospedeiras, no cerrado *sensu stricto*, mostrou um baixo valor de conectância que pode ser explicado pelo efeito da presença de muitas espécies de dieta especialistas como também devido à alta proporção de espécies raras de Lepidoptera.

Os fatores que considerados como bons preditores da conectância nas MIO foram a sobreposição espacial e temporal das espécies de lagartas e das plantas hospedeiras.

O baixo valor de equitabilidade encontrado nestas redes pode ser resultado das preferências alimentares que as espécies de lagartas possuem (“trait matching”).

O padrão da rede trófica das lagartas e plantas hospedeiras do cerrado *sensu stricto* foi aninhado. A sobreposição espacial e temporal, a similaridade filogenética e a abundância das espécies foram os fatores considerados bons preditores das matrizes de aninhamento.

## REFERÊNCIAS

- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Science* **100**, 9383-87.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**, 431-33.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007) Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematic* **38**, 567–93.
- Berlow, E. L., Neutel, A., Cohen, J. E., Ruiters, P. C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J. W., Jansen, V. A. A., Jenes, J. I., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., Mckane, A. J., Montoya, J. E. & Petchey, O. (2004) Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* **73**, 585-98.

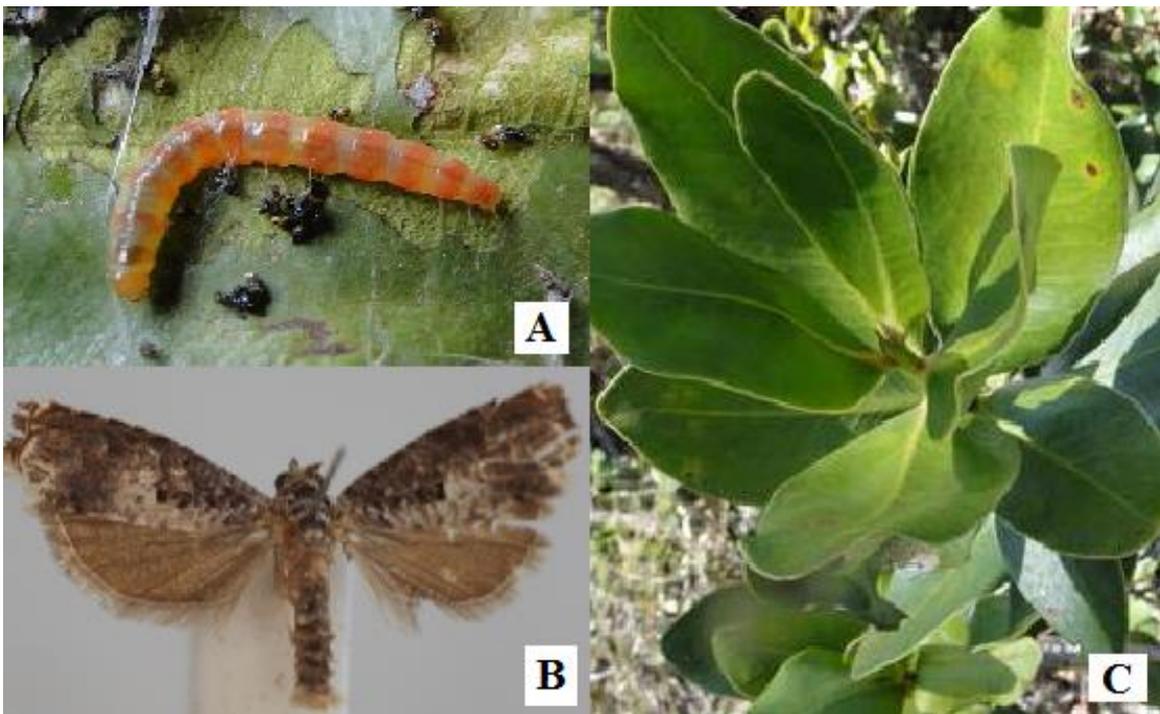
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P. & Menzel, F. (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecological Society of America* **89**, 3387-99.
- Cohen, J. E.; Briand, F. & Newman, C. M. (1990) *Community food webs: data and theory*. New York: Springer.
- Del-Claro, K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* **33**, 665-72.
- Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H. M. (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical Entomology* **38**, 159-64.
- Dupont, Y. L., Hansen, D. M. & Olesen, J. M. (2003) Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* **26**, 301-10
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A. & Colley, P. D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* **448**, 696-700.
- Dyer, L. A., Walla, T. R., Greeney, H. F., Stireman III, J. O. & Hazen, R. F. (2010) Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica* **42**, 281-89.
- Forister, M. L., Dyer, L. A., Singer, M. S., Stireman III, J. O. & Lill, J. T. (2012) Revisiting the evolution of ecological specialization with emphasis on insect-plant interactions. *Ecology* **93**, 981-91.
- Forup, M. L., Henson, K. S. E., Craze, P. G. & Memmott, J. (2008) The restoration of ecological interactions: plant-pollinator network on ancient and restored heathland. *Journal of Applied Ecology* **45**, 742-52.
- Godfray, H. C. J., Lewis, O. T. & Memmott, J. (1999) Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.* **354**, 1811-24.
- Guimarães Jr., P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Izzo, T. J., Reis, S. F. & Thompson, J. N. (2007) Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology* **17**, 1-7.
- Guimarães Jr., P. R., Jordano, P. & Thompson, J. N. (2011) Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology letters* **14**, 877-85.

- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **326**, 119–57.
- Jordano, P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: conectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* **129**, 657-77.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animals interactions. *Ecology Letters* **6**, 69-81.
- Lewinsohn, T. M., Novotny, V. & Basset, Y. (2005) Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36**, 597-620.
- May, R. M. (1972) Will a large complex system be stable? *Nature* **238**, 413-14.
- May, R.M. (1990) How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society* **330**, 293-304.
- Morais, H. C., Sujii, E. R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P. S., Hay, J. D. & Diniz, I. R. (2011) Host plant specialization and species turnover of caterpillar among hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica* **43**, 467-72.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y. & Weiblen, G. D. (2006) Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests. *Science* **313**, 1115-18.
- Novotny, V. (2009) Beta diversity of plant-insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity* **2**, 5-9.
- Ødegaard, F., Diserud, O. J. & Østbye, K. (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* **8**, 612-17.
- Paradis E., Claude J. & Strimmer K. (2004). APE: analyses of phylogenetic and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**, 289-90.
- Price, P. W. 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological. Research* **17**, 241-47.
- 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. *Biotropica* **27**, 468-78.
- Reaka-Kudla, M. L. (1997). The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. Pp. 83-108. In M. L. Reaka-kuda, D. E. Wilson & E. O. Wilson (eds.). Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources. National Academy Press, Washington.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2013) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Tylianakis, J. M., Tschamntke, T. & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* **445**, 202-05.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A. & Bascompte, J. (2010) Conservation of species interaction network. *Biological Conservation* **143**, 2270-79.
- Ulrich, W & Almeida-Neto, M. (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography* **35**, 1-7.
- Van Asch, M. & Visser, M. E. (2007) Phenology of forest caterpillar and their host trees: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* **52**, 37-55.
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Willians, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (2007) Species abundance and asymmetric interactions strength in ecological network. *Oikos* **116**, 1120-27.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L & Chacoff, N. P. (2009a) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic network: a review. *Annals of Botany* **103**, 1445-57.
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P. & Cagnolo, L. (2009b) Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic network. *Ecology* **90**, 2039-46.
- Whitfield, T. J. S., Novotny, V., Miller, S. E., Hrcek, J., Klimes, P. & Weiblen, G. D. (2012) Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* **93**, S211-S22.

## CAPÍTULO 4

### DISSIMILARIDADE TEMPORAL DE INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS HOSPEDEIRAS E LAGARTAS NO CERRADO



*Episimus* sp. (Lepidoptera; Tortricidae), lagarta (A) e adulto (B), e sua planta hospedeira (C) *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze (Myrsinaceae). Foto C. Lepesqueur e H. Taira.

## INTRODUÇÃO

As interações entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras formam um sistema complexo e são importantes para a compreensão de diferentes processos estudados em ecologia (Lewinsohn *et al.*, 2005; Novotny, 2009; Morais *et al.*, 2011), incluindo os padrões temporais. Qualquer que seja o padrão temporal de insetos herbívoros, ele sempre é dependente da ocorrência, da densidade, e da qualidade dos recursos oferecidos pelas espécies de plantas hospedeiras (Price, 1992; Lewinsohn *et al.*, 2005).

No bioma Cerrado, a sazonalidade climática é bem definida por variações extremas na pluviosidade, com estações seca e chuvosa e tem grande impacto nas plantas e nos animais. As plantas apresentam padrões fenológicos sazonais como reprodução e produção de folhas (Lenza & Klink, 2006) e esses padrões, geralmente, estão associados à pluviosidade (Antunes & Ribeiro, 1999). A renovação das folhas ocorre na transição da estação seca para a chuvosa (agosto-novembro) (Lenza & Klink, 2006). A sazonalidade pluviométrica também influencia fortemente as interações biológicas ao afetar a qualidade da planta hospedeira e, assim influenciar a dinâmica populacional e a composição de espécies da comunidade de insetos herbívoros (Lewinsohn *et al.*, 2005; Morais *et al.*, 2005; Klemola *et al.*, 2008). Além disso, ela pode ser a pista utilizada para a reprodução ou emergência dos insetos da diapausa (Wolda, 1978, 1988). Além da sazonalidade climática, a sucessão de organismos é outro mecanismo temporal importante a ser considerado (Araújo, 2013). A sucessão de organismos promove um aumento de riqueza de espécies porque ao longo do tempo os mesmos nichos podem ser ocupados por diferentes espécies (Begon *et al.*, 2006), e, além disso, insetos herbívoros podem se suceder em uma mesma espécie de planta, o que é chamado de sucessão ontogenética (Araújo, 2013). Esses padrões e mecanismos possibilitam uma dinâmica na riqueza e na composição de espécies das comunidades no tempo (Araújo, 2013).

Tradicionalmente, a diversidade  $\beta$  é um índice utilizado para quantificar as diferenças na composição de espécies, mais recentemente está sendo usado também para quantificar as diferenças nas interações tróficas, como por exemplo, entre as teias alimentares de insetos-plantas, ou seja, a substituição (*turnover*) de interações tróficas entre cadeias alimentares (Novotny, 2009). A alta diversidade  $\beta$  das interações tróficas encontrada em ambientes tropicais pode ser resultado da grande especificidade de herbívoros por seus hospedeiros (Dyer *et al.*, 2007), da substituição das espécies de

plantas, herbívoros ou de ambas as espécies (Novotny *et al.*, 2009) ou pela presença de determinadas espécies que podem, porém, interagir entre si de maneiras diferentes (Poisot *et al.*, 2012).

Os estudos sobre diversidade  $\beta$ , na maioria das vezes, tratam de padrões espaciais em diferentes tipos de habitats ou regiões. Assim, esse trabalho propõe analisar, na escala temporal, as diferenças entre as interações entre as lagartas e suas plantas hospedeiras na vegetação tipo savana, o bioma Cerrado. A questão central deste trabalho é: será que essas proposições gerais, podem ser estendidas ao Cerrado?

Nesse trabalho será testada a seguinte hipótese: Existe uma substituição de interações tróficas entre cadeias alimentares (diversidade  $\beta$ ) que ocorrem entre lagartas e plantas hospedeiras, nas estações seca, chuvosa e as respectivas transições entre elas, no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal. Se houver esta substituição de interações, espera-se que elas aumentem no período de maior diversidade de espécie de lagartas, ou seja, transição chuva-seca. Para testar tal hipótese as seguintes questões serão discutidas: 1) A diversidade  $\beta$  encontrada entre as quatro redes de interações (seca, transição seca/chuva, chuva e transição chuva/seca) se deve ao fato de que a composição de espécies muda entre elas? 2) A diversidade  $\beta$  encontrada entre as quatro redes de interações se deve ao fato de que as espécies presentes nestas redes podem interagir entre si de maneiras diferentes? 3) Qual é a importância relativa de mudanças nas interações de espécies compartilhadas e de mudanças na composição de espécies para a variação nas redes de interação lagarta-planta hospedeira?

## **METODOLOGIA**

### **Área de Estudo**

O sistema de estudo utilizado nesse trabalho foi baseado nas interações tróficas temporais observadas entre lagartas de Lepidoptera e suas plantas hospedeiras em seis áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal (Tab. 1).

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.

Áreas de estudo	Coordenadas geográficas	Localização
Campus Universitário Darcy Ribeiro (UnB)	15°46.028' S - 47°51.294' W	Universidade de Brasília
Estação de Rádio da Marinha em Brasília (ERMB)	16°00.113' S - 47°54.691' W	Santa Maria, DF 001, KM 45
Fazenda Água Limpa (FAL)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Parque Nacional de Brasília (PNB)	15°44.425' S - 47°59.017' W	Região norte de Brasília
Reserva Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (JBB)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Reserva Ecológica do IBGE (RECOR)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado

### Método de coleta e amostragem

No cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal foram realizadas 275 parcelas temporárias de 10m de diâmetro em seis grandes áreas amostrais (Tab. 1, Anexo 1). Um mínimo de 20 parcelas foi amostrado mensalmente no período de março de 2010 a março de 2011, procurando sempre amostrar áreas variadas. Para cada parcela, foi registrada a data da vistoria e as coordenadas geográficas. Em seguida, foram identificadas e contadas todas as espécies de plantas presentes na parcela com mais de 20 cm de altura e seu respectivo número de indivíduos, exceto as gramíneas. As folhagens de todas as plantas presentes nas parcelas foram vistoriadas cuidadosamente, por cerca de 5 minutos, para a coleta manual das lagartas. Para cada parcela foram feitas listagens das espécies e abundância relativa das plantas como também das espécies de plantas com lagartas. Foi calculada a frequência de plantas com lagartas a partir desse conjunto de dados totais. Foi calculado também o número de interações por parcela

(uma espécie de lagarta consumindo uma espécie de planta = 1 interação). Assim, foi registrada a riqueza de interações, as quais incluem todas as cadeias de ligações duplas encontradas entre lagarta-planta.

Todas as lagartas encontradas foram acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório, onde foram criadas em potes individuais, sem controle de temperatura, umidade ou luminosidade, e alimentadas com folhas da mesma idade relativa das plantas nas quais foram encontradas. No laboratório, e às vezes no campo, estas lagartas foram fotografadas para a caracterização morfológica e identificadas. Os adultos que emergiram no laboratório tiveram a identificação específica confirmada pelos taxonomistas Vitor O. Becker (Instituto Uiraçu, Camacan, BA) e Amábilio Camargo (EMBRAPA, Brasília, DF). Cada espécie foi classificada em termos de amplitude de dieta como: monófaga (quando encontrada em somente uma espécie de planta), oligófaga (quando encontrada em espécies de plantas de um mesmo gênero ou família) e polífaga (quando encontradas em plantas de linhagens diferentes). Espécimes testemunhas de adultos foram depositadas na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

### **Análise de dados**

Os dados provenientes das parcelas temporárias foram agrupados em redes de interações definidas com base no fator tempo e separadas em quatro grupos da seguinte forma: 1) estação seca, dados obtidos nos meses de junho, julho e agosto; 2) transição seca-chuva, dados obtidos nos meses de setembro, outubro e novembro; 3) estação chuvosa, dados obtidos nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro e 4) transição chuva-seca, dados obtidos nos meses de março, abril e maio.

Para cada uma das redes de interações foram verificadas quais foram as espécies de lagartas e de plantas hospedeiras exclusivas e compartilhadas entre 2, 3 ou 4 redes de interações. Também foi verificada a presença de interações bitróficas (lagartas-plantas hospedeiras) exclusivas e compartilhadas entre 2, 3 e 4 redes de interações.

Para verificar a dissimilaridade existente entre as redes de interações, cada uma das redes foi comparada com as demais, par a par, na tentativa de quantificar os seguintes resultados: i) A dissimilaridade total entre as redes (BWN); ii) A dissimilaridade devido às espécies compartilhadas mas que interagiram de maneira

diferente (BOS) e iii) A dissimilaridade ocorrida devido a mudança na composição das espécies de plantas e lagartas entre os períodos (BST) (Poisot *et al.*, 2012).

Para isso as redes de interações foram comparadas, par a par, quanto ao número de interações exclusivas e compartilhadas por cada uma. Em seguida foram calculados os índices de dissimilaridade de Sorensen, que não utiliza a abundância relativa das espécies, somente a presença ou ausência, e Bray-Curtis, que leva em consideração a abundância relativa das espécies, para cada uma das redes tróficas utilizando todas as abordagens descritas acima.

## **RESULTADOS**

Ao todo, foram coletadas 257 espécies de lagartas em 137 espécies de plantas hospedeiras, com um total de 503 diferentes interações tróficas. A riqueza de lagartas e de plantas hospedeiras variou ao longo dos períodos de coleta (Tab. 2), sendo que algumas espécies de lagartas e plantas foram compartilhadas por diferentes redes de interações. O número de interações também foi variável ao longo dos períodos de coleta (Tab.2), algumas interações foram verificadas em mais de uma rede trófica.

Considerando as espécies de lagartas, a maior proporção de espécies exclusivas (30%) foi encontrada nas redes tróficas que ocorreram no período de transição chuva-seca (Fig.1). Aproximadamente 70% das espécies foram exclusivas de uma rede de interação, enquanto aproximadamente 19% foram compartilhadas por duas redes, 8% compartilhadas por três redes e apenas 3% compartilhada por todas as quatro redes tróficas de interação (Fig. 1). Somente uma espécie foi compartilhada entre as redes da estação seca e da transição seca-chuva, assim como uma única espécie foi comum entre as redes transição seca-chuva e transição chuva-seca.

**Tabela 2.** Riqueza de espécies de lagartas e de plantas hospedeiras observadas em cada uma das quatro redes de interação separadas com base no fator tempo no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011.

Períodos* (Redes)	Riqueza de espécies de lagartas	Riqueza de espécies de plantas	Riqueza de Interações
Estação Seca	75	49	129
Transição Seca-Chuva	50	44	58
Estação Chuvosa	107	76	178
Transição Chuva-Seca	139	81	230
<b>Total</b>	<b>257</b>	<b>137</b>	<b>503</b>

\* Estação seca (junho a agosto); transição seca-chuva (setembro a novembro); estação chuvosa (dezembro a fevereiro); transição chuva-seca (março a maio).

Com relação às espécies de plantas hospedeiras, foi verificado perfil similar ao observado para as espécies de lagartas. Aproximadamente 60% das espécies foram exclusivas à uma única rede de interações, sendo que a maior proporção de espécies exclusivas foi encontrada no período de transição chuva-seca (Fig.1). A proporção de espécies compartilhadas por duas, três e quatro redes foi, respectivamente, 18%, 15% e 11% (Fig. 1).

As interações exclusivas verificadas para o período de transição chuva-seca (34%) foram superiores àquelas verificadas para os demais períodos de coleta (Fig. 2). A proporção das interações tróficas exclusivas observadas foi maior do que a compartilhada: 85% das interações foram exclusivas, 13% foram compartilhadas entre duas redes, 1% entre três redes, e 1% foi comum, a todas as quatro redes tróficas de interações (Fig. 2). Apenas duas interações foram compartilhadas entre as redes tróficas de três períodos: estação seca, transição seca-chuva e transição chuva-seca; somente uma interação foi compartilhada pelas redes dos períodos, estação chuvosa, transição seca-chuva e transição chuva-seca e nenhuma interação foi compartilhada pelas redes da estação seca, de transição seca-chuva e da estação chuvosa.

Observando a dissimilaridade de forma global (BWN, Tab. 3), a comparação par a par das redes obtidas nos diferentes períodos do ano apresentam alta dissimilaridade de interações com o índice de Sorensen variando de 0,788 a 0,924 e o de Bray-Curtis, de 0,770 a 0,958.

As maiores dissimilaridades foram encontradas entre as redes de interações da transição seca-chuva quando comparado tanto com a rede da transição chuva-seca,

quanto com a rede da estação chuvosa (Tab. 3, Fig. 3) enquanto as menores dissimilaridades foram encontradas entre as redes de interações do período de transição chuva-seca quando comparado tanto com a estação seca quanto com a estação chuvosa (Tab. 3, Fig. 3).

Em todas as combinações, a dissimilaridade foi provocada pela presença de espécies compartilhadas (BOS, Tab. 3, Fig. 3), que passaram a interagir de maneira diferente. Este componente foi o que mais contribuiu para a substituição total entre as redes de interação comparadas (Tab. 3, Fig. 3). As redes mais influenciadas pela variação no comportamento das espécies foram aquelas das transições entre seca-chuva e chuva-seca (Tab. 3, Fig. 3). A diferença entre a composição de espécies (BST, Tab. 3) foi o componente que menos afetou a dissimilaridade total entre as redes de interação (Fig.3).

**Tabela 3.** Índices de Sorensen e Bray-Curtis calculados para as redes de interações de lagartas e plantas hospedeiras comparadas par a par, (linha x coluna ou coluna x linha). BWN = dissimilaridade total; BOS = dissimilaridade causada por espécies compartilhadas que interagem de forma diferente; e BST = dissimilaridade causada por diferença na composição de espécies. Seca=estação seca; seca-chuva=transição entre as estações seca e chuvosa; chuva=estação chuvosa; chuva-seca=transição entre as estações chuvosa e seca.

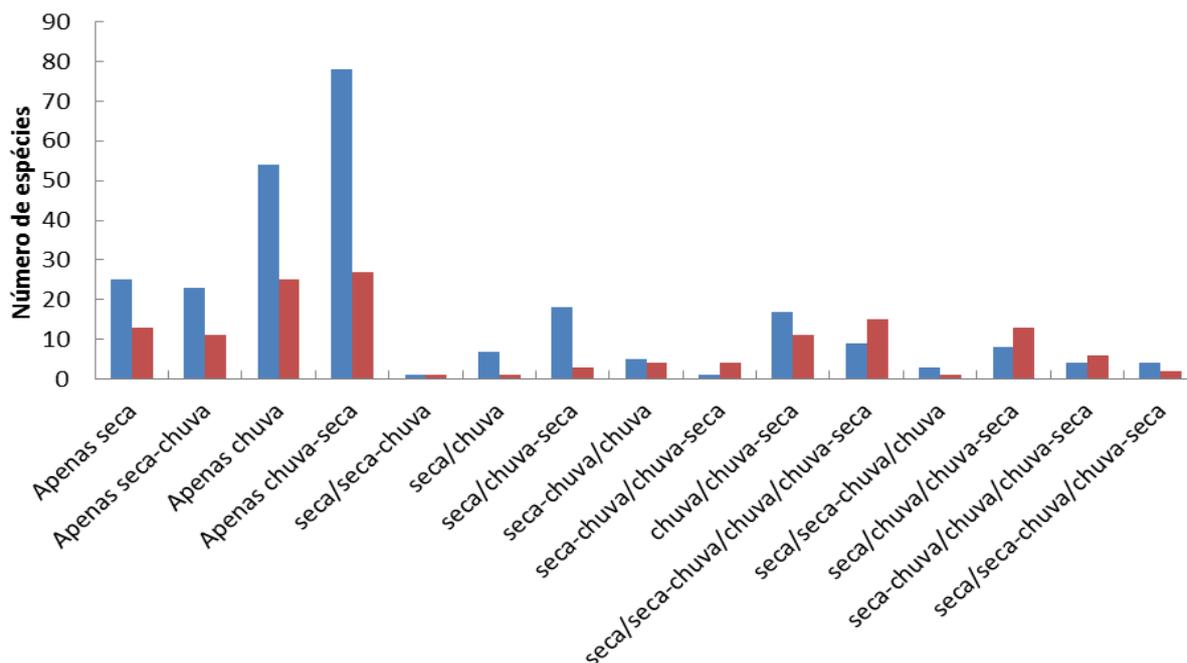
Sorensen					Bray-Curtis				
BWN	chuva	chuva-seca	seca	seca-chuva	BWN	chuva	chuva-seca	seca	seca-chuva
chuva	0				chuva	0			
chuva-seca	0,868	0			chuva-seca	0,770	0		
seca	0,876	0,788	0		seca	0,939	0,835	0	
seca-chuva	0,906	0,924	0,904	0	seca-chuva	0,958	0,957	0,937	0

BOS					BOS				
BOS	chuva	chuva-seca	seca	seca-chuva	BOS	chuva	chuva-seca	seca	seca-chuva
chuva	0				chuva	0			
chuva-seca	0,617	0			chuva-seca	0,599	0		
seca	0,600	0,512	0		seca	0,761	0,655	0	
seca-chuva	0,500	0,627	0,519	0	seca-chuva	0,719	0,779	0,769	0

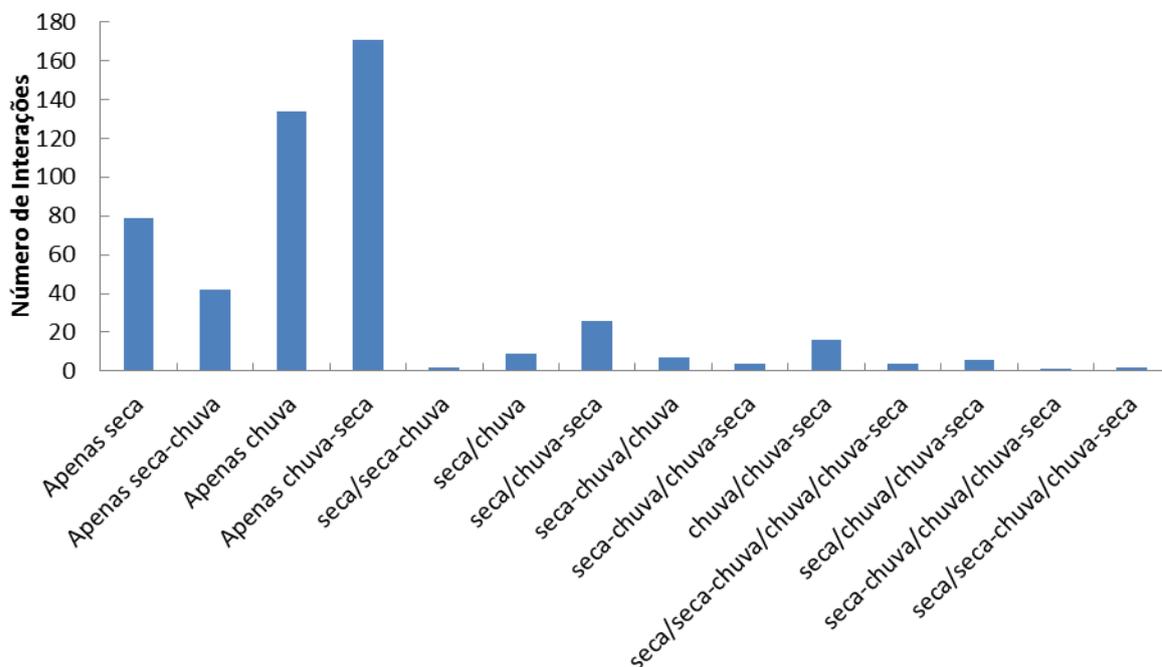
  

BST					BST				
BST	chuva	chuva-seca	seca	seca-chuva	BST	chuva	chuva-seca	seca	seca-chuva
chuva	0				chuva	0			
chuva-seca	0,251	0			chuva-seca	0,171	0		
seca	0,276	0,276	0		seca	0,178	0,180	0	
seca-chuva	0,406	0,297	0,313	0	seca-chuva	0,239	0,178	0,168	0



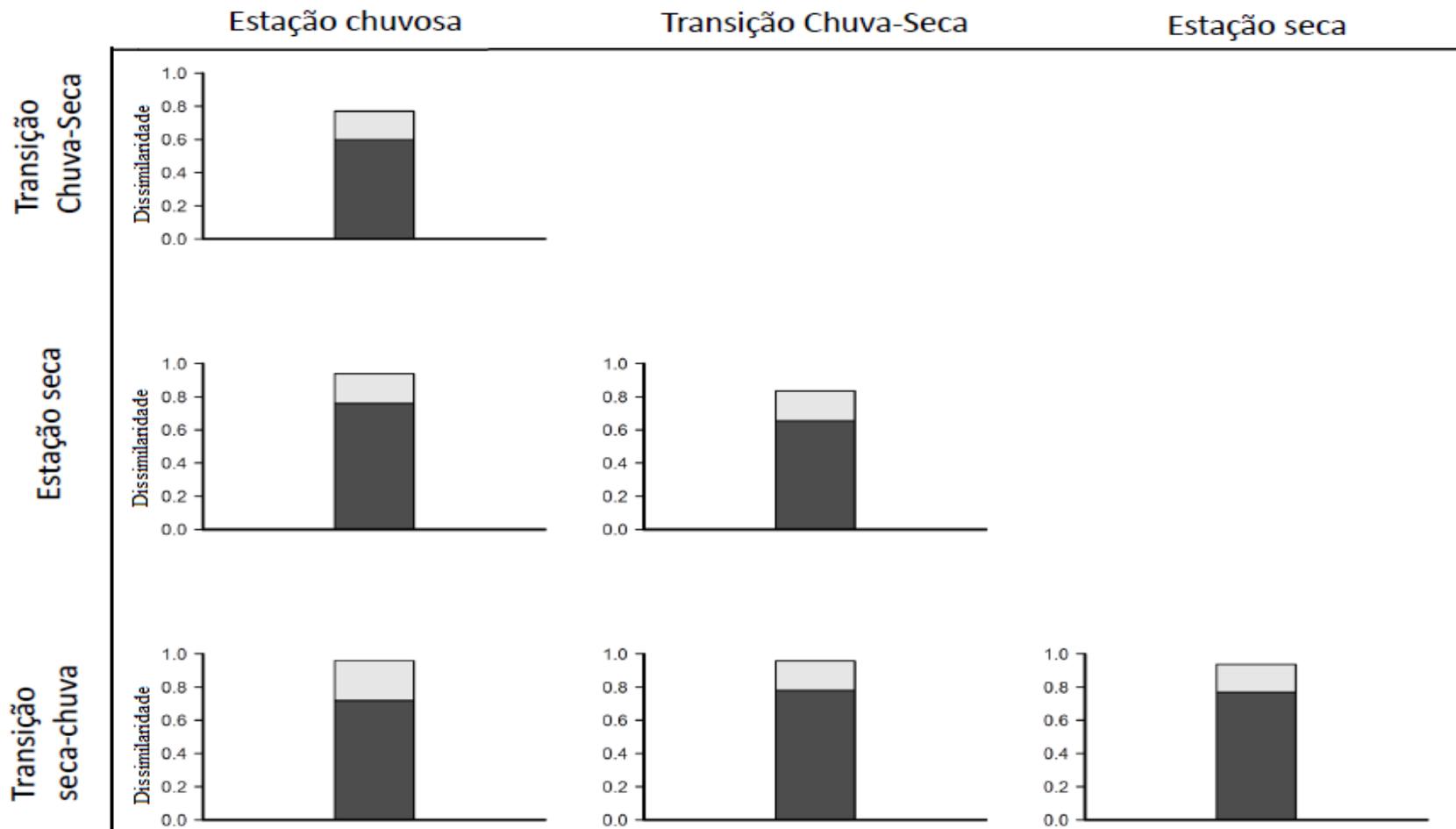
**Redes de Interações Temporais**

**Figura 1.** Número de espécies de lagartas (Azul) e de plantas hospedeiras (Vermelho) exclusivas e compartilhadas entre as diferentes redes de interações temporais observadas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011. Seca=estação seca; seca-chuva=transição entre as estações seca e chuvosa; chuva=estação chuvosa; chuva-seca=transição entre as estações chuvosa e seca.



**Redes de Interações Temporais**

**Figura 2.** Número de interações exclusivas e compartilhadas entre as diferentes redes tróficas temporais encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, no período de março de 2010 a março de 2011. Seca=estação seca; seca-chuva=transição entre as estações seca e chuvosa; chuva=estação chuvosa; chuva-seca=transição entre as estações chuvosa e seca.



**Figura 3.** Cada gráfico representa uma comparação entre duas redes de interações entre lagartas e plantas hospedeiras (linha x coluna ou coluna x linha). A altura da barra representa a dissimilaridade total (BWN); a cor cinza escuro representa a variação devido a espécies compartilhadas (BOS) interagindo de maneira diferente; e a cor cinza claro representa a variação devido a mudanças na composição de espécies (BST). Para essas figuras foram utilizados os índices de Bray-Curtis.

## DISCUSSÃO

Apesar da importância do entendimento de como as espécies se relacionam no tempo e no espaço, em um mundo em constante transformação, os estudos sobre diversidade  $\beta$  das redes tróficas de interação ainda são pouco disponíveis, e, em sua maioria, com resultados contraditórios (Novotny *et al.*, 2007; Novotny, 2009; Poisot *et al.*, 2012). Geralmente, o estudo da diversidade  $\beta$  em redes tróficas possui dois componentes: a substituição de espécies entre as diferentes redes e a substituição das interações que ocorrem entre as espécies presentes nas redes (Novotny, 2009; Poisot *et al.*, 2012). No caso do presente trabalho, considerando as espécies que participaram das redes de interações, há uma alta proporção de espécies exclusivas, tanto de lagartas quanto de plantas hospedeiras, nas redes de interações ao longo do tempo, o que sugere uma alta diversidade  $\beta$  para o cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal. A alta riqueza de espécies de plantas hospedeiras com folhas disponíveis e exclusivas nos períodos temporais analisados das redes de interação pode favorecer a existência de nichos diferentes disponíveis para a utilização das lagartas. Trabalho anterior na mesma região encontrou um alto grau de substituição (turnover) de espécies de lagartas associados a plantas hospedeiras conforme aumenta a distância taxonômica das plantas hospedeiras (Morais *et al.*, 2011).

Diferentes trabalhos, um deles de longo prazo -10 anos, indicaram que as lagartas são mais abundantes e mais ricas em espécies na primeira metade da estação seca (o que corresponde ao período de transição chuva-seca no presente trabalho) no Cerrado (Diniz & Morais, 1997; Morais *et al.*, 1999; Bendicho-López *et al.*, 2006; Morais *et al.*, 2007; Scherrer *et al.*, 2010). Esse trabalho corroborou esses resultados prévios, pois 54% das espécies de lagartas ocorreram nesse período, sendo que 30% delas foram exclusivas. Por outro lado, a transição seca-chuva apresentou a menor riqueza de lagartas (19,5%), e isso não parece ser influenciado pelo pico sazonal de produção de folhas da vegetação do Cerrado (Morais *et al.*, 1999; Lenza & Klink, 2006).

O segundo componente de uma rede trófica é a diferença de interações realizadas pelas espécies espacial ou temporalmente. Os mecanismos que explicam a alta dissimilaridade são pouco discutidos, principalmente devido aos problemas inerentes aos estudos de interações entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras. Alguns desses parâmetros estruturais podem ter sido minimizados nesse trabalho pela metodologia ter utilizado parcelas temporárias de mesma área, ao identificar as espécies de lagartas e plantas, ao estabelecer o número de espécies de plantas para cada espécie de lagarta e vice-

versa e, ainda, de estabelecer a mudança na composição de espécies ao longo dos períodos (Novotny, 2009). A sugestão de Novotny (2009) é que a diversidade  $\beta$ , espacial e local, das redes tróficas de interação, é gerada, na maioria das vezes, pela mudança das espécies de herbívoros e de suas plantas hospedeiras (composição de espécies). Entretanto, o presente trabalho, em relação à diversidade  $\beta$  temporal indicou que a mudança de comportamento na utilização das plantas hospedeiras pelas lagartas seja o fator mais importante nessa dissimilaridade. A alta diversidade  $\beta$ , indica o alto grau de substituição de interações nas redes tróficas, tanto espacial (Novotny, 2009) quanto temporal (o presente trabalho) em ambientes tropicais. Entretanto, outros trabalhos mostraram baixa diversidade  $\beta$  espacial em matas tropicais (Novotny *et al.*, 2007).

No cerrado, a diferença de interações foi o componente que apresentou a maior proporção de exclusividade entre as quatro redes de interações, o que mostra alta substituição de interações entre os períodos considerados. Assim, realmente, as análises de redes tróficas podem gerar dados mais completos do que apenas a diversidade de espécies, isso porque muitas espécies possuem mais do que uma interação trófica, além de fornecer informações sobre a especialização e características biológicas das espécies envolvidas nas interações (Blüthgen *et al.*, 2008; Novotny, 2009). Dessa forma, no caso desse estudo, a análise mostrou que houve maior substituição de espécies de lagartas, na transição chuva-seca e menor na transição seca-chuva. Contudo, as análises (Bray-Curtis), além de mostraram alta dissimilaridade entre as redes de interações tróficas ao longo do tempo, indicaram também, a importância dos fatores nessa variação. O fator determinante dessa alta variação temporal não foi a diferença observada na composição de espécies, mas sim a dissimilaridade ocasionada pelas espécies compartilhadas que utilizaram as espécies de plantas hospedeiras de maneira diferente, ou seja, mudaram de comportamento. Realmente, as espécies podem responder às mudanças ambientais de várias maneiras, e entre elas, com o desenvolvimento de adaptações locais às condições ambientais e locais pelas mudanças na fenologia e no comportamento (Hoffman & Sgro, 2011; Lavergne *et al.*, 2010)

## CONCLUSÃO

No cerrado *sensu stricto*, a composição de espécies de lagartas foi diferente entre as estações seca e chuvosa e entre as transições entre as estações. Houve uma alta substituição de interações entre as redes de interações definidas no tempo.

A alta diversidade  $\beta$  encontrada nas redes de interações temporais encontradas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal foi mais afetada pelas espécies compartilhadas que mudaram de comportamento alimentar do que pela mudança na composição de espécies ao longo do tempo.

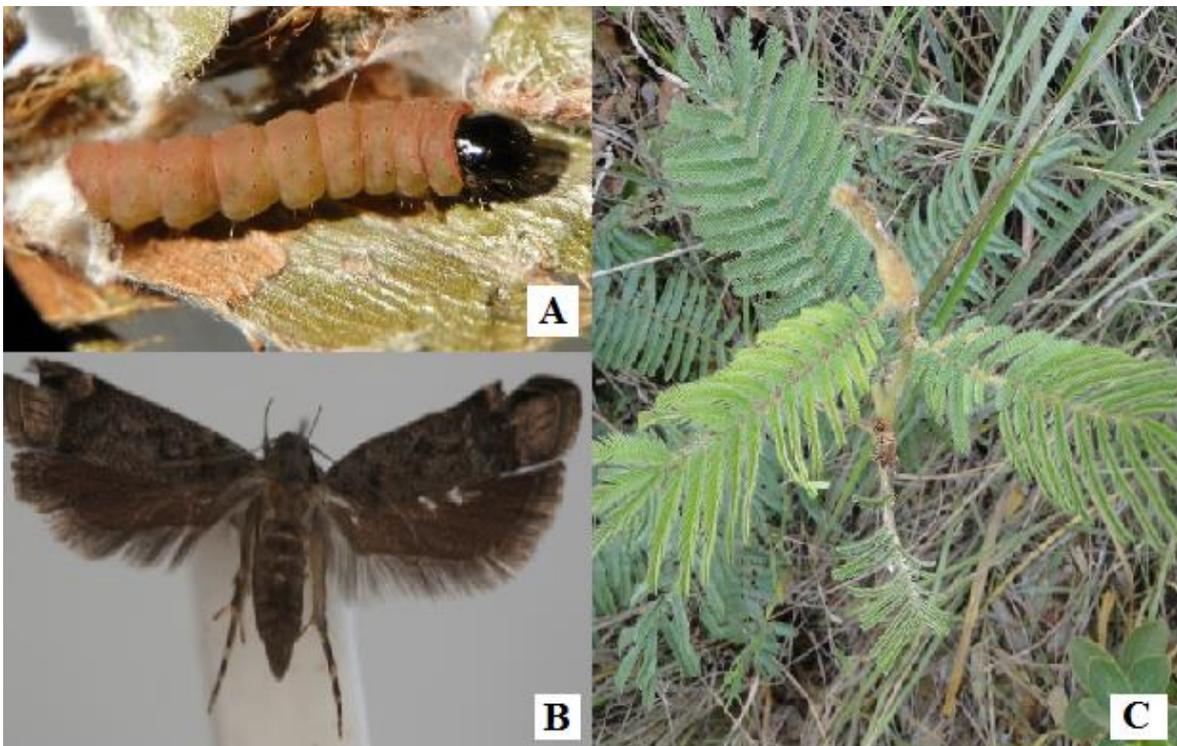
## REFERÊNCIAS

- Antunes, N. B. & Ribeiro J. F. (1999) Aspectos fenológicos de seis espécies vegetais em Matas de Galeria do Distrito Federal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **34**, 517-27.
- Araújo, W. S. (2013) A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas neotropicais. *Revista de Biologia* **10**, 1-7.
- Begon, M., Thousend, C. R. & Harper, J. L. (2006) Ecology: from individuals to ecosystems. Oxford, Blackwell Publishing.
- Bendicho-López, A., Morais, H. C., Hay, J. D. & Diniz, I. R. (2006) Lepidópteros folívoros em *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) no cerrado *sensu stricto*. *Neotropical Entomology* **35**, 182-91.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P. & Menzel, F. (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecological Society of America* **89**, 3387-99.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (1997) Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* **6**, 817-36.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A. & Colley, P. D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* **448**, 696-700.
- Fonseca, M. S. & Silva Júnior, M. C. (2004) Fitossociologia e similaridade florística entre trechos de Cerrado sentido restrito em interflúvio e em vale no Jardim Botânico de Brasília, DF. *Acta Botanica Brazilian* **18**, 19-29.
- Hoffman A. A. & Sgro C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479–85.
- Klemola, T. Andresson, T. & Ruohomäki, K. (2008) Fecundity of the autumnal moth depends on pooled geometrid abundance without a time lag: implications for cyclic population dynamics. *Journal of Animal Ecology* **77**, 597-604.

- Lavergne S., Mouquet , N., Thuiller, W. & Ronce, O. (2010). Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **41**, 321–50.
- Lenza, E. & Klink, C. A. (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* **29**, 627-38.
- Lewinsohn, T. M., Novotny, V. & Basset, Y. (2005) Insects on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**, 597-620.
- Morais, H. C., Cabral. B. C., Mangabeira, J. A. & Diniz, I. R. (2007) Temporal and spatial variation of *Stenoma cathosiota* Meyrick (Lepidoptera: Elachistidae) caterpillar abundance in the Cerrado of Brasilia, Brazil. *Neotropical Entomology* **36**, 843-47.
- Morais, H. C., Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* **47**, 1025-33.
- Morais, H. C., Mahajan, I. M. & Diniz, H. C. (2005) História natural da mariposa *Chlamydastis smodicopa* (Meyrick) (Lepidoptera, Elachistidae, Stenomatinae). *Revista Brasileira de Zoologia* **22**, 633-38.
- Morais, H. C., Sujii, E. R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P. S., Hay, J. D. & Diniz. I. R. (2011) Host plant specialization and species turnover of caterpillar among hosts in the Brazilian cerrado. *Biotropica* **43**, 467-72.
- Novotny, V. (2009) Beta diversity of plant-insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. *Insect Conservation and Diversity* **2**, 5-9.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A., Basset, Y., Janda, M, Setliff, G. P., Darrow, K., Stewart, A. J. A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtia, E., Mogia, M. & Weiblen, G. D. (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* **448**, 692-95.
- Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N. & Gravel, D. (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters* **15**, 1353-61.
- Price P. W. (1992). Plant resources as the mechanistic basis for insect diversity population dynamics. In: M. D. Hunter, T. Ohgushi & P. W. Price (eds) *Effects of resources distributions on animal-plant interactions* New York, 139-74.
- Scherrer, S., Diniz, I. R. & Morais, H. C. (2010) Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology* **70**, 103-9.

- Silva Júnior, M. C., Felfili, J. M., Nogueira, P. E. & Rezende, A. V. (1998) Análise florística das matas de galeria no Distrito Federal. In: Ribeiro, J. F. (ed.) *Cerrado: matas de galeria*. Planaltina – DF: Embrapa – CPAC. p. 53-84.
- Wolda H. (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* **47**, 369-81.
- Wolda H. (1988) Insect seasonality: why? *Review of Ecology and Systematics* **19**, 1-18.

**VARIAÇÃO SAZONAL NA DISPONIBILIDADE DE PLANTAS  
HOSPEDEIRAS E ESPECIALIZAÇÃO DA DIETA DE LAGARTAS  
FOLÍVORAS NO CERRADO**



*Compsolechia* sp. (Lepidoptera; Gelechiidae), lagarta (A) e adulto (B), e sua planta hospedeira *Mimosa* sp. (Fabaceae). Foto C. Lepesqueur e H. Taira.

## INTRODUÇÃO

Os insetos herbívoros apresentam diferentes estratégias alimentares, as quais refletem adaptações que os tornaram capazes de explorar suas fontes de alimento de maneira mais restritiva ou generalista. Há desde herbívoros capazes de consumir somente uma espécie de planta (monófagos) ou, mesmo um conjunto restrito de espécies de plantas filogeneticamente próximas (oligófagos) até aqueles que podem consumir uma grande variedade de espécies de plantas de diferentes linhagens (polífagos) (Bowers & Puttick, 1988; Agrawal, 2000; Singer *et al.*, 2004; Ruppert *et al.*, 2005).

Os insetos oligófagos e polífagos, normalmente, possuem um sistema de desintoxicação eficiente, o que os habilita a consumir um conjunto diverso de compostos químicos (Lill & Marquis, 2001), o que pode lhes conferir certas vantagens dentre os insetos herbívoros (Bernays & Chapman, 1994), porque, supostamente, isso provê nutrientes variados, que são importantes nos requerimentos dos animais (Westoby, 1978). Entretanto, mesmo quando há abundância de recurso, os insetos herbívoros manifestam uso preferencial de plantas hospedeiras (Diniz *et al.*, 2000; Singer *et al.*, 2004), normalmente, devido a múltiplos fatores. Entre esses fatores, pode-se destacar a disponibilidade e qualidade nutricional do alimento (Singer *et al.*, 2004; Boege & Marquis, 2005; Whitfeld *et al.*, 2012), a presença e o teor de compostos químicos secundários e a proteção conferida pela planta aos ataques de predadores e parasitoides (Bernays & Chapman, 1994; Morais *et al.*, 1999; Singer *et al.*, 2004; Boege & Marquis, 2005; Scherrer *et al.*, 2010). Há uma plasticidade fenotípica de espécies de insetos herbívoros de dieta não restritiva no uso preferencial das plantas hospedeiras de acordo com determinadas condições ambientais ou fisiológicas (Gaston *et al.*, 1991; Diniz *et al.*, 2000; Rodrigues & Moreira, 2004; Forister *et al.*, 2012). No caso das lagartas oligófagas e polífagas essa plasticidade permite, dependendo das condições locais, variar entre anos (Diniz *et al.*, 2000) e mudar de espécies de plantas hospedeiras durante o desenvolvimento (Gaston *et al.*, 1991; Rodrigues & Moreira, 2004). As plantas normalmente apresentam variabilidade temporal e espacial na disponibilidade de espécies ou de tecidos vegetais no ambiente (Feeny, 1976; Cates, 1980; Vanbergen *et al.*, 2007) e na densidade, o que é determinante por que aumenta a probabilidade de encontrar o alimento (densidade adequada). Assim, há períodos ou espaços com menor disponibilidade geral de plantas para os herbívoros (riqueza de espécies e abundância relativa) do que outros. A dieta e o comportamento de forrageamento dos herbívoros sofrem os efeitos diretos da maior ou menor disponibilidade

e qualidade do alimento (Singer *et al.*, 2004; Boege & Marquis, 2005; Whitfield *et al.*, 2012). Assim, nos períodos de maior restrição de recursos, espera-se que os insetos herbívoros sejam menos seletivos no uso de suas plantas hospedeiras.

O bioma Cerrado - a savana brasileira - ocupa 2 milhões de km<sup>2</sup> do Brasil Central e apresenta estações climáticas bem definidas com invernos secos (maio a setembro) e verões chuvosos (outubro a abril), com pluviosidade média anual de 1.600 mm (Eiten 1972; Ratter *et al.*, 1997; Silva Júnior *et al.*, 1998; Oliveira-Filho & Ratter 2002). O cerrado do Distrito Federal apresentou, no período de dez anos (2002 a 2011), de 175,5 ± 89,3 mm durante a estação seca (abril a setembro) e de 1.247,1 ± 198,3 mm durante a estação chuvosa (outubro a março) ([www.recor.org.br/](http://www.recor.org.br/) acesso em 05/09/2012, 10h15). A sazonalidade climática altera a disponibilidade de recursos e, por esta razão, o Cerrado é um bom sistema para se estudar o efeito da variação na oferta de recurso alimentar no padrão de especialização dos herbívoros. A precipitação tem efeito direto na produção dos ecossistemas e as variações no regime de chuvas, tanto localmente quanto em escala global, afetam os atributos de forrageamento dos organismos, com consequências nas aptidões biológicas (Grant & Boag, 1980), principalmente quando é tão preditiva como no Cerrado. As plantas do Cerrado respondem às variações sazonais da precipitação de diversas maneiras. Na estação seca, as folhas tornam-se senescentes e caem e, além disso, as folhas produzidas a partir do final da estação seca e início da estação chuvosa, de agosto a novembro, aumentam o tempo de expansão foliar (Eiten, 1972; Franco *et al.*, 2005; Lenza & Klink, 2006). A diminuição na precipitação na estação seca reduz a disponibilidade de folhas das espécies decíduas e semidecíduas. Em períodos de escassez ou de diminuição do recurso alimentar existe a possibilidade dos insetos oligófagos e polífagos utilizarem um conjunto mais variado de plantas hospedeiras do que aquele que normalmente consomem em períodos de maior abundância de recursos, ou seja, o grau de especialização deve diminuir.

O presente estudo pesquisou as interações entre as lagartas folívoras externas e suas plantas hospedeiras no cerrado de Brasília com os objetivos de investigar o padrão de utilização das espécies de plantas pela comunidade de lagartas entre as duas estações climáticas, seca e chuvosa, e o grau de especialização desses herbívoros. Assim, dois processos distintos, porém conectados, foram avaliados de acordo com a sazonalidade da precipitação no Cerrado: 1) uma mudança na composição de lagartas, em termos de amplitude de dieta entre períodos com alta e baixa disponibilidade de recursos (padrão interespecífico ou comunitário) e 2) uma mudança no comportamento de uso das plantas

hospedeiras por parte das espécies de lagartas que ocorrem nas duas estações climáticas (padrão intraespecífico ou populacional). Se houver uma grande variação da composição de espécies de Lepidoptera entre as duas estações, a previsão é de que não há um padrão interespecífico. Entretanto, no segundo caso, a nossa previsão é que as espécies de lagartas se tornem menos seletivas e consumam um maior número de espécies de plantas hospedeiras, com uma relação inversa entre a disponibilidade de recurso e amplitude de dieta. Avaliar esses processos é importante para o melhor entendimento de como a dieta desses herbívoros varia em escala inter e intra-específica.

## **METODOLOGIA**

### **Área de estudo e método de amostragem**

O estudo foi desenvolvido em seis áreas preservadas de cerrado *sensu stricto*, no Distrito Federal, Brasil (Tab. 1, Anexo 1). As amostragens de plantas e lagartas foram realizadas em 275 parcelas temporárias de 10m de diâmetro, marcadas a partir de uma espécie de planta selecionada como ponto central. Um mínimo de 20 parcelas foi amostrado mensalmente, no período de março de 2010 a março de 2011. Em cada parcela, todas as espécies de plantas com altura maior que 20 cm (exceto as gramíneas) foram identificadas e quantificadas. Os dados coletados foram agrupados por estação climática (seca e chuvosa).

Todas as lagartas encontradas foram criadas em laboratório em potes individuais e alimentadas com folhas das plantas nas quais foram encontradas no campo. As lagartas foram fotografadas para a caracterização morfológica e posterior identificação nos níveis taxonômicos possíveis. Os adultos de lepidópteros foram identificados por especialistas e por comparação com exemplares existentes em coleções de referência. Espécimes testemunhos de adultos foram depositados na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

**Tabela 1.** Áreas de cerrado *sensu stricto* no Distrito Federal, Brasil, nas quais foram realizadas as coletas de lagartas em parcelas temporárias de 10m de diâmetro de março de 2010 a março de 2011.

Áreas de estudo	Coordenadas geográficas	Localização
Campus Universitário Darcy Ribeiro (UnB)	15°46.028' S - 47°51.294' W	Universidade de Brasília
Estação de Rádio da Marinha em Brasília (ERMB)	16°00.113' S - 47°54.691' W	Santa Maria, DF 001, KM 45
Fazenda Água Limpa (FAL)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Parque Nacional de Brasília (PNB)	15°44.425' S - 47°59.017' W	Região norte de Brasília
Reserva Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (JBB)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado
Reserva Ecológica do IBGE (RECOR)	15°52'21" S - 47°50'50" W	Área de Preservação Ambiental (APA) Gama Cabeça de Veado

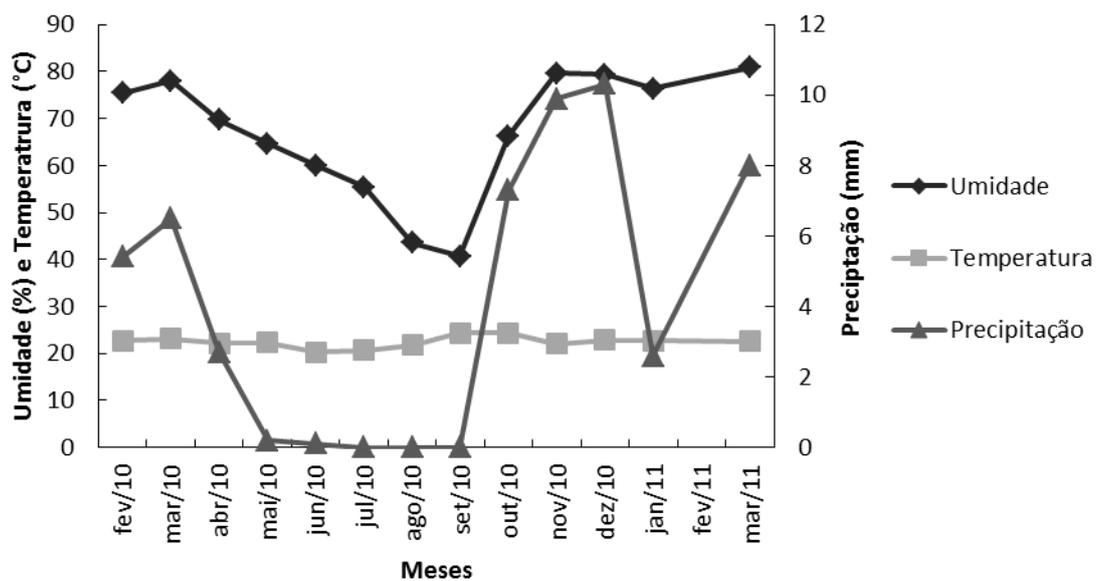
## Análise de dados

Usando dados de pluviosidade durante o período de coletas ([www.recor.org.br](http://www.recor.org.br)), determinamos como estação seca o período compreendido entre maio e setembro e como estação chuvosa o período de novembro a março (Fig. 1). Abril e outubro foram considerados períodos de transição entre as estações e foram excluídos das análises.

As interações entre todas as espécies de lepidópteros e plantas foram agrupadas em uma matriz com 232 linhas (espécies de lepidópteros) e 128 colunas (espécies de plantas hospedeiras). Dessa matriz foi obtido o número de espécies de plantas hospedeiras de cada espécie de lagarta. Para testar o padrão interespecífico foi feita uma ANOVA (R Development Core Team 2013) que comparou a diferença no número médio de plantas hospedeiras por espécie de lagarta entre os períodos de seca e de chuva. Nessa análise, foram consideradas cinco famílias (Elachistidae, Gelechiidae, Oecophoridae, Pyralidae e Tortricidae) que ocorreram tanto na estação seca quanto na chuvosa.

Para comparar as mudanças de comportamento (padrão intraespecífico) entre as duas estações, foram utilizadas as médias das interações entre lagartas e suas plantas

hospedeiras. Para isso, foi calculado o “índice de generalidade (G)” de forma pareada (teste t pareado) com base nos seguintes critérios para a seleção das espécies: a) mínimo de cinco ocorrências em pelo menos uma das estações; b) utilização de, no mínimo, três espécies de plantas hospedeiras. Dessa forma, foram selecionadas sete espécies das cinco famílias utilizadas na análise do padrão interespecífico: *Antaeotricha* sp. e *Cerconota achatina* (Zeller, 1855) (Elachistidae), *Compsolechia* sp. (Gelechiidae), *Episimus* sp. (Tortricidae), *Inga haemataula* (Meyrick, 1912) and *Inga phaeocrossa* (Meyrick, 1912) (Oecophoridae), e *Pococera aelredella* Schaus, 1922 (Pyralidae) (Anexo 4). Esse índice foi calculado como a relação entre o número de espécies de plantas hospedeiras utilizadas pelas lagartas (Nobs = nº de plantas com lagarta), dividido pelo número de plantas hospedeiras disponível do conjunto que a espécie dessa lagarta poderia usar, (Nmáx = nº de espécies de plantas hospedeiras presentes passíveis de serem utilizadas pelas lagartas), onde  $G = Nobs/Nmáx$ . Para comparar a grau de utilização de plantas hospedeiras por parte das espécies de lagartas entre as duas estações (Gseca and Gchuvosa) foi feito o teste t. Adicionalmente, foi calculado o Delta G, ou seja, a diferença entre o Gseca and Gchuvosa, cujo resultado reflete o aumento ou a diminuição do grau de generalidade das lagartas conforme as estações climáticas. O resultado maior que zero indica um aumento potencial no uso das plantas hospedeiras pelas lagartas em uma estação, enquanto o resultado menor que zero indica que não há aumento potencial na utilização de plantas hospedeiras em qualquer estação.



**Figura 1.** Dados meteorológicos para o período de março de 2010 a março de 2011 no Distrito Federal. Primeiro eixo referente à umidade relativa do ar e temperatura e segundo eixo à precipitação. Fonte: Estação meteorológica da Recor ([www.recor.org.br](http://www.recor.org.br)).

## RESULTADOS

### **Padrão geral da amplitude de dieta das lagartas do Cerrado**

De todas as amostras consideradas, excluindo-se os meses de transição – abril e outubro foram vistoriados indivíduos de 362 espécies de 62 famílias e 36 ordens de plantas. Foram encontradas 232 espécies de lagartas de 29 famílias de Lepidoptera (Anexo 3) em 868 plantas de 168 espécies de 42 famílias e 30 ordens de plantas.

De um modo geral, sem considerar o contexto da sazonalidade na precipitação e as diferenças temporais, o padrão de amplitude de dieta do conjunto das lagartas foi constituído por 45% (n=104 spp.) de espécies polífagas, 43% (99 spp.) de espécies monófagas e 12% (29 spp.) de espécies oligófagas. Quarenta e nove espécies (21%) foram registradas apenas uma única vez (“singletons”) e por terem apenas uma interação amostrada foram incluídas no grupo de espécies monófagas.

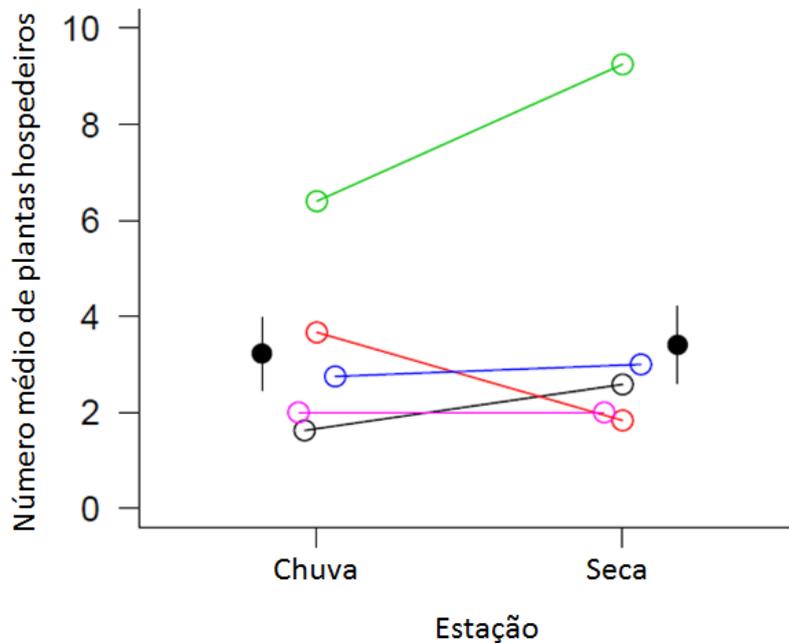
A oferta de recursos potencialmente disponíveis para a comunidade de lagartas (espécies e folhas disponíveis) variou entre as estações seca e chuvosa. Na estação chuvosa houve disponibilidade de 498 plantas de 99 espécies enquanto na estação seca houve 370 plantas de 69 espécies. Algumas espécies de plantas foram utilizadas pelas lagartas exclusivamente em uma estação: 46% na estação chuvosa (59 de 99 disponíveis) e 23% (29 de 69) na estação seca. Quarenta espécies de plantas (31%) foram utilizadas por lagartas tanto no período chuvoso como seco.

### **Efeito da sazonalidade na amplitude de dieta da comunidade de lagartas**

A composição das espécies de lagartas nas duas estações, seca e chuvosa, foi muito variável. Somente 44 (19%) espécies foram comuns às duas estações, outras 75 (32%) espécies foram exclusivas da estação seca e 113 (49%) da estação chuvosa. Dentre as espécies que ocorreram na estação seca, 60 (52%) foram polífagas, 40 (34%) foram consideradas monófagas, 18 (15%) foram oligófagas. Na estação chuvosa, 75 espécies foram (48%) polífagas, 65 (41%) foram consideradas monófagas e 17 (10,8%) oligófagas.

Considerando as espécies de lagartas pertencentes às famílias com representantes nas estações seca e chuvosa, não encontramos diferença no número de espécies de plantas hospedeiras consumidas entre as estações (GL = 1; F = 0,411; P = 0,525). No entanto, houve diferença na especialização alimentar entre as cinco famílias de mariposas (GL = 4;

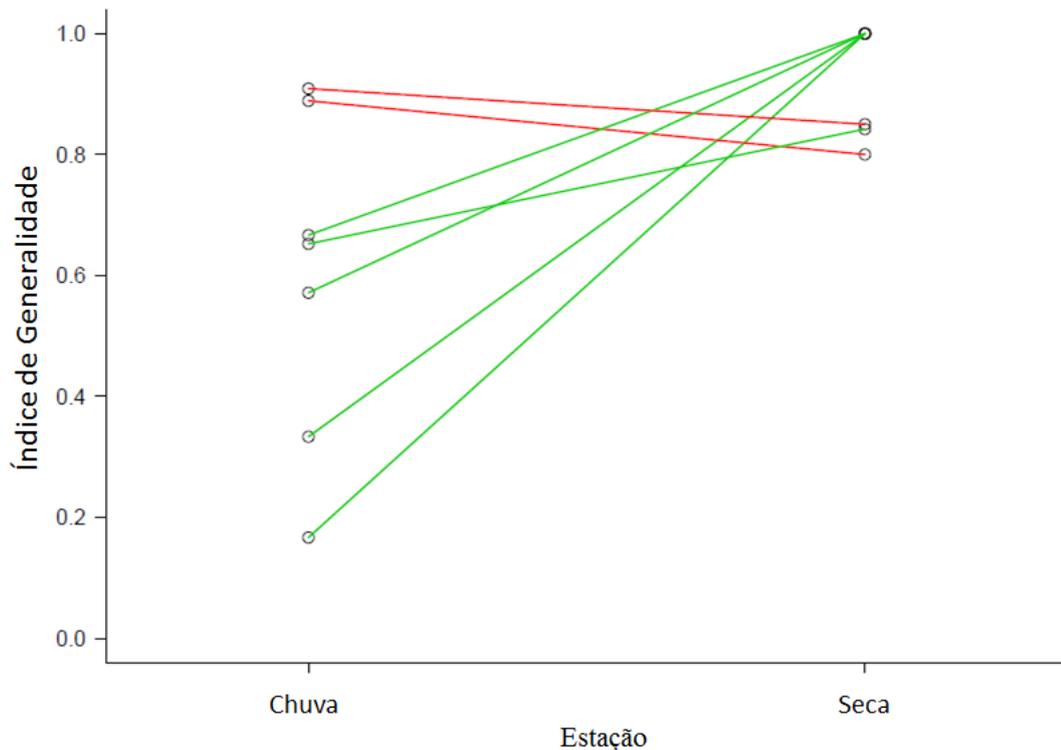
$F = 4,285$ ;  $P = 0,006$ ) (i.e. número de espécies de plantas hospedeiras usadas). Oecophoridae mostrou uma tendência no aumento de amplitude da utilização das plantas hospedeiras, passando de seis espécies na estação chuvosa para nove na seca (Fig. 2).



**Figura 2.** Variação na utilização de plantas por espécies de cinco famílias de Lepidoptera: Elachistidae (em preto), Gelechiidae (vermelho), Oecophoridae (verde), Pyralidae (azul) e Tortricidae (rosa), nas duas estações chuvosa e seca.

### **Efeito da sazonalidade na amplitude de dieta das espécies**

Em relação à variação intraespecífica na amplitude de dieta, houve um aumento de espécies de lagartas que usam de forma mais completa o conjunto de espécies de plantas hospedeiras disponíveis na estação seca, com um aumento de 30% no conjunto de plantas hospedeiras utilizadas em relação à estação chuvosa ( $t = 2,5087$ ;  $GL = 6$ ;  $P = 0,046$ ; dif. média = 0,3291) (Fig. 3).



**Figura 3.** Comparação na generalidade (amplitude de dieta) de *Antaeotricha* sp., *Cerconota achatina*, *Compsolechia* sp., *Episimus* sp., *Pococera aelredella* (em verde) e *Inga haemataula* e *Inga phaeocrossa* (em vermelho), espécies que ocorreram tanto na estação seca e chuvosa no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil.

## DISCUSSÃO

### Padrão geral da amplitude de dieta das lagartas do Cerrado

A análise do padrão geral de dieta das lagartas no cerrado em cerca de 3 ha e em um ano de vistorias indica que as proporções de espécies polífagas (45%) e monófagas (43%) foram similares. Entretanto, nesse estudo foi verificada também uma alta proporção de espécies raras o que é característica recorrente em regiões tropicais (Price *et al.*, 1995) e esse fato pode ter superestimado as espécies monófagas nas análises de interações tróficas.

Não há consenso sobre os padrões de dieta de insetos herbívoros tropicais e, tampouco, sobre os processos que os explicam. Há várias hipóteses e muitas não testadas. A maioria diz que a riqueza de insetos herbívoros nos trópicos é alta, mas as explicações para isso diferem: aumento da especificidade pelo hospedeiro (e.g. Dyer *et al.*, 2007) ou resultado direto da alta diversidade de vegetais presentes nos trópicos (e.g. Novotny *et al.*,

2007). Nesse trabalho, no contexto de um padrão local não encontramos diferenças de riqueza de espécies de lagartas especialistas e generalistas. Entretanto, na região de cerrado, como comentado anteriormente, há duas estações climáticas bem marcadas e previsíveis: seca e chuvosa. Essa sazonalidade da precipitação altera a disponibilidade de água e nutrientes no solo o que afeta o desenvolvimento e qualidade das plantas do cerrado (Franco, 2002), e, por conseguinte, o uso de plantas hospedeiras pelos insetos herbívoros. Assim, decidimos analisar a amplitude média de dieta das assembleias de lagartas na estação seca e chuvosa para verificar se há padrões sazonais.

### **Efeito da sazonalidade na amplitude de dieta da comunidade de lagartas**

A sazonalidade da precipitação pode alterar a riqueza, abundância e qualidade das plantas hospedeiras consumidas pelos insetos herbívoros. Os padrões de utilização de plantas pelos insetos herbívoros, nas estações climáticas, são influenciados tanto pelos atributos das plantas hospedeiras quanto desses insetos. Entretanto, não encontramos um padrão interespecífico (comunitário) na variação da amplitude de dieta das lagartas entre as estações seca e chuvosa. As lagartas de diferentes famílias variaram no grau de generalidade alimentar. Isso obviamente depende da história natural, do comportamento e das características genéticas e ecológicas de cada espécie do grupo.

A composição de espécies das assembleias de lagartas no Cerrado é bastante diferente se compararmos as duas estações climáticas; menos de 20% das espécies ocorrem nas duas estações. Essa mudança incrível na composição de espécies, em grande parte, explica porque não houve um padrão de variação na amplitude média de dieta entre as estações seca e chuvosa. Assim resolvemos investigar se havia um padrão intraespecífico.

### **Efeito da sazonalidade na amplitude de dieta das espécies**

No bioma Cerrado, a produção de folhas por parte da maioria das espécies de plantas ocorre de forma concentrada na transição entre as estações seca e chuvosa (Diniz & Morais, 1997; Lenza & Klink, 2006; Scherrer *et al.*, 2010). Assim, as plantas têm maior número e proporção de folhas novas, assim como maior intensidade de cobertura da copa na estação chuvosa (Oliveira, 1998; Lenza & Klink, 2006), fato que amplia a disponibilidade e qualidade de recursos alimentares para os insetos folívoros (Cornelissen & Fernandes, 2001) e afeta a abundância de herbívoros, pois, o aumento da biomassa total

das folhas e abundância de herbívoros são fatores altamente correlacionados (Whitfeld *et al.*, 2012). Além disso, a maior umidade relativa do ar na estação chuvosa acarreta menor dessecação e desidratação, o que torna o ambiente mais favorável ao desenvolvimento e sobrevivência dos insetos (Wolda, 1988).

Na estação seca as folhas apresentam altos níveis de polifenóis e baixo teor nutricional (Marquis *et al.*, 2002). Realmente, a alta disponibilidade de plantas em dado ambiente favorece o desenvolvimento e sobrevivência dos insetos herbívoros (Bernays & Minkenberg, 1997), e tem sido considerada como um dos melhores preditores para a variação na abundância de insetos herbívoros (Whitfeld *et al.*, 2012). Ademais, as espécies de plantas que produzem folhas na estação seca evitam a lixiviação dos nutrientes (Lenza & Klink, 2006) e, assim, possuem maior teor de N e P (Franco *et al.*, 2005), o que pode atenuar a baixa qualidade nutricional quando se considera a comunidade de plantas (Marquis *et al.*, 2002).

Os nossos resultados mostraram que a estação seca no Cerrado é o período com maior restrição de recursos alimentar para as lagartas folívoras comparada com a estação chuvosa. Isto é explicado porque as espécies de plantas potencialmente hospedeiras são largamente decíduas, e podem permanecer sem folhas por algum período durante a estação seca, o que diminui o número de espécies de plantas com folhas disponíveis.

No cerrado, os efeitos da restrição dos recursos foliares, diminuição da disponibilidade de espécies e da densidade de plantas com folhas disponíveis, alteraram o uso de plantas hospedeiras pelas lagartas. Houve uma mudança de comportamento intraespecífica na amplitude de dieta das espécies que ocorrem nas duas estações.

O grau de especialização de dieta dentro de cada espécie de lagarta mostrou uma menor seletividade de plantas hospedeiras na estação seca. Realmente, espécies generalistas podem trocar de plantas hospedeiras durante o desenvolvimento (Gaston *et al.*, 1991; Diniz *et al.*, 2000). No cerrado, com a redução da disponibilidade de espécies de plantas hospedeiras na estação seca prolongada as lagartas passaram a utilizar um conjunto mais heterogêneo de recurso. As mudanças de hospedeira podem ser restritas tanto pelas características genéticas quanto pelas ecológicas (Solferini & Selivan, 2000; Forister *et al.*, 2012). Considerando, as condições ecológicas, de fato, espécies podem ampliar seus nichos de forrageamento durante a condição de escassez ou restrição de recursos (Christensen & Kleindorfer, 2009) ou mudar de planta hospedeira (Rodrigues & Moreira, 2004; van Asch & Visser, 2007). Assim, quando existe a restrição do recurso, muitos herbívoros podem apresentar múltiplas interações tróficas (certa plasticidade) e mudar de

comportamento fazendo escolhas de recursos não preferenciais, mas que, entretanto, lhes permitam a sobrevivência durante o período de restrição. Essa é uma discussão interessante, pois, o generalismo tem um custo energético alto, uma vez que as lagartas, ao se tornarem menos seletivas, podem fazer escolhas de forrageamento no nível do sub-ótimo (Bernays *et al.*, 2004; Forister *et al.*, 2012), o que pode ocasionar variações da aptidão e de comportamentos entre diferentes tipos de recursos (Jeanike, 1990; Forister *et al.*, 2012).

Assim, as interações entre lagartas e plantas hospedeiras no cerrado podem ser influenciadas também por atributos locais do ambiente. O padrão intraespecífico mostrou maior diversificação na utilização das hospedeiras durante a estação seca.

## CONCLUSÃO

Com relação à amplitude de dieta das lagartas do cerrado *sensu stricto*, não foi detectado nenhum um padrão comunitário (interespecífico) influenciado pela sazonalidade. Entretanto, foi verificado um padrão intraespecífico, com mudança de comportamento de dieta das lagartas em função da sazonalidade.

A variação intraespecífica mostrou que durante a estação seca, período com maior restrição de recursos, as espécies de lagartas ampliam o número de espécies de plantas hospedeiras utilizadas na estação chuvosa.

## REFERÊNCIAS

- Agrawal, A. A. (2000) Specificity of induced resistance in wild radish: causes and consequences for two specialist and two generalist caterpillars. *Oikos* **89**, 493-500.
- Bernays, E. A. & Chapman, R. F. (1994) *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York.
- Bernays, E. A. & Minkenberg. O. P. J. M. (1997) Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology* **78**, 1157-69.

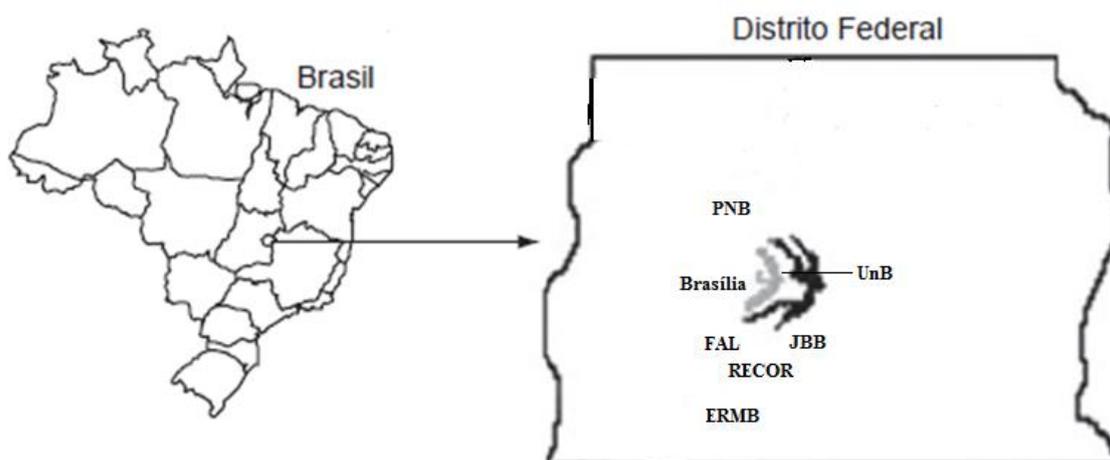
- Bernays, E. A., Singer, M. S. & Rodrigues, D. (2004) Foraging in nature: foraging efficiency and attentiveness in caterpillars with different diet breadths. *Ecological Entomology* **29**, 389-97.
- Boege, K. & Marquis, R. J. (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 441-48.
- Bowers, M. D. & Puttick, G. M. (1988). The effect of a qualitative variation in iridoid glycosides on generalist and specialist lepidopteran herbivores. *Journal of Chemical Ecology* **14**, 319-34.
- Cates, R. G. (1980) Feeding patterns monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia* **46**, 22-31.
- Christensen, R. & Kleindorfer, S. (2009) Jack-of-all-trades or master of one? Variation in foraging specialization across years in Darwin's tree finches (*Camarhynchus* spp.). *Journal of Ornithology* **150**, 383-91.
- Cornelissen, T. G. & Fernandes, G. W. (2001) Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Tree* **15**, 236-41.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. (1997) Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* **6**, 817-36.
- 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. *Boletim do Herbário Ezechias P. Hering* **5**, 103-12.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A. & Coley, P. D. (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* **448**, 696-699.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* **38**, 201-41.
- Feeny, P. (1976) Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances of Phytochemistry* **10**, 1-40.
- Forister, M. L., Dyer, L. A., Singer, M. S., Stireman III, J. O. & Lill, J. T. (2012) Revisiting the evolution of ecological specialization with emphasis on insect-plant interactions. *Ecology*, **93**, 981-91.

- Franco, A. C. (2002) Ecophysiology of woody plants. In: *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds P. S. Oliveira & R. J. Marquis) pp. 178-200. New York, Columbia University Press.
- Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Kozovits, A. R., Rundel, P. & Coradin, V. R. T. (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* **19**, 326-35.
- Gaston, K. J., Reavey, D. & Valladares, G. R. (1991) Changes in feeding habit as caterpillars grow. *Ecological Entomology* **16**, 339-44.
- Grant, P. R. & Boag, P. T. (1980) Rainfall in the Galapagos and the demography of Darwin's finches. *The Auk* **97**, 227-44.
- Jeanike J. (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology and Systematics* **21**, 243-73.
- Lenza, E. & Klink, C. A. (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* **29**, 627-38.
- Lill, J. T. & Marquis, R. J. (2001) The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* **126**, 418-28.
- Marquis, R. J., Morais, H. C. & Diniz, I. R. (2002) Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? In: *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds P. S. Oliveira & R. J. Marquis) pp. 306-328. Columbia University Press, New York.
- Morais, H. C., Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* **47**, 1025-33.
- Novotny, V.; Miller, S. E.; Hulcr, J.; Drew, R. A. I.; Basset, Y.; Janda, M.; Setliff, G. P.; Darrow, K.; Stewart, A. J. A.; Auga, J.; Isua, B.; Molem, K.; Manumbor, M.; Tamtai, E.; Mogia, M. & Weiblen, G.D. (2007). Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* **448**, 692-98.
- Oliveira, P. E. (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: *Cerrado: ambiente e flora* (eds S. M. Sano & S. P. Almeida) pp. 169-192. Embrapa-CPAC. Planaltina.
- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora in the Cerrado Biome. In: *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (eds P. S. Oliveira & R. J. Marquis) pp. 91-120. Columbia University Press, New York.

- 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. *Biotropica* **27**, 468-78.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F & Bridgewater, S. (1997) The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**, 223-30.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2013) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Rodrigues, D. & Moreira, G.R.T. (2004) Seasonal variation in larval host plants and consequences for *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) adult body size. *Austral Ecology* **29**, 437-45.
- Ruppert, E. E., Fox, R. S. & Barnes, R. D. (2005) *Zoologia de invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva*. Roca Press, São Paulo, Brazil.
- Scherrer, S., Diniz, I. R. & Morais, H. C. (2010) Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology* **70**, 103-9.
- Silva Júnior, M. C., Felfili, J. M., Nogueira, P. E. & Rezende, A. V. (1998) Análise florística das matas de galeria no Distrito Federal. In: *Cerrado: matas de galeria* (ed J. F. Ribeiro) pp. 53-84. Planaltina – DF: Embrapa – CPAC.
- Singer, M. S., Rodrigues, D., Stireman III, J. O. & Carrière, Y. (2004) Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology* **85**, 2747-53.
- Solferini, V. M. & Selivan, D. (2000) Genética da associação de insetos com plantas hospedeiras. In: *Ecologia e comportamento de insetos*. (eds. R. P. Martins, T. M. Lewinsohn & M. S. Barbeitos) pp. 423-36. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII, Rio de Janeiro.
- van Asch, M. & Visser, M. E. (2007) Phenology of forest caterpillars and their host tree: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* **52**, 37-55.
- Vanbergen, A. J., Jones, T. H., Hails, R. S., Watt, A. D. & Elston, D. A. (2007) Consequences for a host-parasitoid interaction of host-plant aggregation, isolation, and phenology. *Ecological Entomology* **32**, 419-27.
- Westoby, M. (1978) What are the biological bases of varied diets? *Amer. Nat.* **112**, 627-31.

- Whitfeld, T. J. S., Novotny, V., Miller, S. E., Hreck, J., Klimes, P. & Weiblen, G. D. (2012) Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* **93**, S211-S22.
- Wolda, H. (1988) Insect seasonality: why? *Annual Review of Entomology and Systematics* **19**, 1-18.

Anexo 1. Mapa do Distrito Federal com as áreas de coleta nas quais foram realizadas as parcelas temporárias. PNB (Parque Nacional de Brasília), UnB (Universidade de Brasília), FAL (Fazenda Água Limpa), JBB (Jardim Botânico de Brasília), RECOR (Reserva Ecológica do IBGE) e ERMB (Estação Rádio da Marinha do Brasil).



Anexo 2. Amplitude de dieta e período de ocorrência das espécies de Lepidoptera, e suas respectivas Famílias, coletadas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal de março de 2010 a março de 2011

Espécie	Amplitude de Dieta	Período
<b>Coleophoridae</b>		
Blastobasidae sp.1	polífaga	seca
Blastobasidae sp.2	monófaga	seca
<b>Crambidae</b>		
<i>Diaphania glauculalis</i> (Guenée, 1854)	polífaga	chuva
<i>Diaphania</i> sp.	polífaga	seca/chuva
<i>Diaphania</i> sp.1	polífaga	seca/chuva
<i>Maruca vitrata</i> (Fabricius, 1787)	polífaga	chuva
<i>Praeacrosipila</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Prenestra</i> sp.	monófaga	seca
<i>Syllepte pactotalis</i> (Guenée, 1854)	monófaga	chuva
<b>Dalceridae</b>		
<i>Acraga ochracea</i> (Walker, 1855)	polífaga	seca
<i>Dalcera abrasa</i> Herrich-Schäffer, [1854]	polífaga	chuva
Dalceridae sp.1	polífaga	seca
Dalceridae sp.2	monófaga	seca
<i>Dalcerina tijucana</i> (Schaus, 1892)	polifaga	chuva
<b>Elachistidae</b>		
<i>Antaeotricha enodata</i> Meyrick, 1916	oligófaga	seca
<i>Antaeotricha spurcatella</i> (Walker, 1864)	polífaga	seca
<i>Antaeotricha subdulcis</i> (Meyrick, 1925)	polífaga	seca/chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.1	polífaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.2	polifaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.3	polífaga	seca/chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.4	monófaga	chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.5	polífaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.6	oligófaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.7	oligófaga	seca/chuva

<i>Antaeotricha</i> sp.8	polífaga	seca/chuva
<i>Cerconota achatina</i> (Zeller, 1855)	polífaga	seca/chuva
<i>Cerconota sciaphilina</i> (Zeller, 1877)	polífaga	seca
<i>Chlamydastis platyspora</i> (Meyrick, 1932)	monófaga	seca/chuva
<i>Chlamydastis</i> sp.1	monófaga	seca
<i>Chlamydastis</i> sp.2	polífaga	seca
Elachistidae sp.1	polífaga	chuva
Elachistidae sp.2	monófaga	chuva
Elachistidae sp. VOB 840618	polífaga	seca
<i>Gonionota vivida</i> (Meyrick, 1924)	oligófaga	chuva
<i>Gonioterma exquisita</i> (Duckworth, 1964)	oligófaga	seca/chuva
<i>Gonioterma</i> sp.1	oligófaga	chuva
<i>Gonioterma</i> sp.2	polífaga	seca
<i>Lethata anophthalma</i> (Meyrick, 1931)	polífaga	seca
<i>Lethata</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Stenoma cathosiota</i> Meyrick, 1925	polífaga	seca
<i>Stenoma hydraena</i> Meyrick, 1916	monófaga	seca
<i>Stenoma lapilella</i> (Busck, 1914)	oligófaga	seca
<i>Stenoma muscula</i> Zeller, 1877	oligófaga	seca
<i>Stenoma ochropa</i> Walsingham, 1913	oligófaga	seca
<i>Stenoma picta</i> (Zeller, 1854)	polífaga	seca/chuva
<i>Stenoma salome</i> Busck, 1911	monófaga	seca
<i>Stenoma staudingerana</i> (Maassen, 1890)	polífaga	seca/chuva
<i>Stenoma</i> sp.1	monófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.2	monófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.3	oligófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.4	oligófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.5	monófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.6	oligófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.7	polífaga	seca/chuva
<i>Stenoma</i> sp.8	monófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.9	monófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.10	monófaga	seca

<i>Stenoma</i> sp.11	oligófaga	seca/chuva
<i>Stenoma</i> sp.12	polífaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.13	monófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.14	oligófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.15	polífaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.16	monófaga	seca
Stenomatinae sp.1	polífaga	seca/chuva

---

### **Erebidae**

<i>Fregela semiluna</i> (Walker, 1854)	polífaga	chuva
<i>Hypercompe</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Idalus lineosus</i> Walker, 1869	monófaga	seca
<i>Paracles</i> sp.1	polífaga	chuva
<i>Paracles</i> sp.2	polífaga	chuva

---

### **Gelechiidae**

<i>Anacampsis</i> sp.	monófaga	seca
<i>Aristotelia</i> sp.1	polífaga	seca
<i>Aristotelia</i> sp.2	monófaga	chuva
<i>Aristotelia</i> sp.3	monófaga	chuva
<i>Compsolechia</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Compsolechia</i> sp.1	polífaga	seca/chuva
<i>Compsolechia</i> sp.2	polífaga	seca/chuva
<i>Compsolechia</i> sp.3	polífaga	seca/chuva
<i>Compsolechia</i> sp.4	polífaga	seca
<i>Compsolechia</i> sp.5	polífaga	seca
<i>Compsolechia</i> sp.6	polífaga	seca
<i>Compsolechia</i> sp.7	monófaga	seca
<i>Dichomeris</i> sp.	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.1	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.2	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.3	oligófaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.4	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.5	oligófaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.6	polífaga	chuva

Gelechiidae sp.1	polífaga	seca
Gelechiidae sp.2	oligófaga	seca
Gelechiidae sp.3	oligófaga	seca
Gelechiidae sp.4	oligófaga	seca
Gelechiidae sp.5	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.6	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.7	polífaga	seca/chuva
Gelechiidae sp.8	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.9	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.10	oligófaga	seca/chuva
Gelechiidae sp.11	monófaga	seca/chuva
Gelechiidae sp.12	monófaga	seca
Gelechiidae sp.13	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.14	monófaga	seca
Gelechiidae sp.15	monófaga	seca
Gelechiidae sp.16	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.17	monófaga	seca
Gelechiidae sp.18	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.19	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.20	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.21	monófaga	seca
Gelechiidae sp.22	polífaga	seca
<i>Ophiolechia contrasta</i> Satler, 1996	monófaga	chuva
<i>Stegasta</i> sp.1	monófaga	seca

---

### **Geometridae**

<i>Cyclomia mopsaria</i> (Guenée, 1857)	polífaga	chuva
Geometridae sp.	monófaga	chuva
Geometridae sp.1	polífaga	seca
<i>Leuciris institata</i> Guenée, [1858]	monófaga	chuva
<i>Oospila</i> sp.	oligófaga	chuva
<i>Ophthalmoblysis eydeira</i>	monófaga	chuva
<i>Oxydia saturniata</i>	monófaga	chuva
<i>Phrudocentra eccentrica</i> Prout, 1916	polífaga	seca

<i>Pseudasellodes platygymma</i> Prout, 1932	monófaga	chuva
<i>Stenalcidia</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Stenalcidia</i> sp.2	polífaga	chuva
<b>Heliodinidae</b>		
<i>Heliodines</i> sp.	polífaga	chuva
Heliodinidae sp.	monófaga	chuva
<b>Hesperiidae</b>		
<i>Aguna albistria</i> (Plötz, 1880)	oligófaga	seca
<i>Chioides catilus catilus</i> (Cramer, 1779)	polífaga	chuva
<i>Chiomara basigutta</i> (Plötz, 1884)	polífaga	chuva
<i>Elbella azeta</i> (Hewitson, 1866)	polífaga	chuva
<i>Elbella luteizona</i> (Mabille, 1877)	polífaga	seca/chuva
Hesperiidae sp.1	monófaga	chuva
Hesperiidae sp.2	monófaga	chuva
<i>Sophista latifasciata</i> (Spitz, 1930)	oligófaga	seca/chuva
<i>Udranonia spitzi</i> (Hayward, 1942)	monófaga	seca
<i>Xeniades chalestra</i> (Hewitson, 1866)	monófaga	chuva
<b>Lasiocampidae</b>		
<i>Tolype innocens</i> (Burmeister, 1878)	polífaga	chuva
<b>Limacodidae</b>		
Limacodidae sp.	monófaga	chuva
<i>Miresa clarissa</i> (Stoll, 1790)	polífaga	chuva
<i>Phobetron hipparchia</i> (Cramer, 1777)	polífaga	seca/chuva
<i>Platyprosterma perpectinata</i> (Dyar, 1905)	polífaga	chuva
<i>Semyra incisa</i> (Walker, 1855)	polífaga	seca
<i>Semyra</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Semyra</i> sp.1	monófaga	chuva
<b>Lycaenidae</b>		
Lycaenidae sp.	monófaga	chuva
<b>Megalopygidae</b>		
<i>Edebessa purens</i> Walker, 1856	polífaga	chuva
<i>Megalopyge albicolis</i> (Walker, 1855)	polífaga	chuva
<i>Megalopyge braulio</i> Schaus, 1924	polífaga	seca/chuva

<i>Megalopyge lanata</i> (Cramer, 1780)	polífaga	chuva
<i>Megalopyge radiata</i> Schaus, 1892	polífaga	chuva
<i>Norape</i> sp.1	polífaga	chuva
<i>Norape</i> sp.2	monófaga	chuva
<i>Podalia annulipes</i> (Boisduval, 1833)	polífaga	chuva
<b>Mimallonidae</b>		
<i>Cicinnus</i> sp.	polífaga	seca/chuva
<i>Druentica rotundula</i> (Dognin, 1916)	monófaga	seca
<i>Euphaneta divisa</i> (Walker, 1855)	polífaga	chuva
<i>Lacosoma</i> sp.	oligófaga	seca
<i>Lurama</i> sp.	polífaga	seca
<i>Tarema macarina</i> Schaus, 1928	monófaga	seca
<i>Tarema</i> sp.	oligófaga	seca
<b>Noctuidae</b>		
<i>Concana mundissima</i> (Walker, 1958)	polífaga	chuva
<i>Cydosia punctistriga</i> (Schaus, 1904)	polífaga	chuva
<i>Eucropia</i> VOB18747	polífaga	chuva
<i>Hypocala andremona</i> (Stoll, 1781)	monófaga	chuva
<i>Perigea</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Pseudoplusia includens</i> (Walker, 1857)	monófaga	chuva
Sarothripinae sp.1	monófaga	chuva
<b>Notodontidae</b>		
<i>Hemiceras</i> sp.	polífaga	seca
<i>Heterocampa</i> sp.	polífaga	chuva
Notodontidae sp.	monófaga	seca
Notodontidae sp.1	polífaga	seca/chuva
<b>Nymphalidae</b>		
<i>Adelpha cytherea</i> (Linnaeus, 1758)	polígafa	chuva
<i>Dynamine agacles</i> (Dalman, 1823)	monófaga	chuva
<i>Eunica bechina</i> (Hewitson, 1852)	monófaga	chuva
<b>Oecophoridae</b>		
<i>Eomichla</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Inga ancorata</i> (Walsingham, 1912)	polífaga	seca

<i>Inga encaminha</i> (Meyrick, 1912)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga haemataula</i> (Meyrick, 1912)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga neospila</i> (Meyrick, 1928)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga oxybela</i>	polífaga	seca
<i>Inga phaeocrossa</i> (Meyrick, 1912)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga</i> sp.1	polífaga	seca/chuva
<i>Inga</i> sp.2	polífaga	seca/chuva
<i>Inga</i> sp.3	oligófaga	chuva
<i>Inga</i> sp.4	monófaga	chuva
Oecophorinae sp.2	monófaga	chuva
Oecophorinae sp.3	monófaga	chuva

---

### **Papilionidae**

<i>Heraclides thoas brasiliensis</i> (Rothschild & Jordan, 1906)	monófaga	seca
--	----------	------

---

### **Psychidae**

<i>Oiketicus kirby</i> Guilding, 1827	polífaga	seca/chuva
Psychidae sp.	monófaga	seca

---

### **Pyralidae**

<i>Abaera</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Azamora</i> sp.	monófaga	seca
<i>Carthara abrupta</i> (Zeller, 1881)	polífaga	seca
<i>Deuterollyta chrysoderas</i> (Dyar, 1917)	monófaga	seca/chuva
<i>Deuterollyta francesca</i> Jones, 1912	monófaga	seca
<i>Hypargyria definitela</i> (Zeller, 1881)	polífaga	chuva
<i>Incarcha aporalis</i> Dyar, 1910	oligófaga	seca
<i>Mazdacis</i> sp.	oligófaga	chuva
<i>Mediavia</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Phydotricha erigens</i> Ragonot, 1888	polífaga	chuva
Phycitinae sp.1	monófaga	chuva
Phycitinae sp.2	oligófaga	seca/chuva
Phycitinae sp.3	polífaga	seca/chuva
Phycitinae sp.4	polífaga	chuva
Phycitinae sp.5	monófaga	chuva
Phycitinae sp.6	monófaga	chuva

Phycitinae sp.7	monófaga	chuva
Phycitinae sp.8	monófaga	seca
<i>Pococera aelredella</i> (Schaus, 1922)	polífaga	seca/chuva
<b>Riodinidae</b>		
<i>Anteros lectabilis</i> Hübner, [1819]	polífaga	seca/chuva
<i>Hallonympha paucipuncta</i> Spitz, 1930	polífaga	seca/chuva
<i>Parcella anarynthina</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	polífaga	seca
<i>Symmachia hippodice</i> Godman, 1903	monófaga	seca/chuva
<b>Saturniidae</b>		
<i>Automeris amoena</i> (Boisduval, 1875)	polífaga	chuva
<i>Automeris illustris</i> (Walker, 1855)	polífaga	seca/chuva
<i>Hylesia ebalus</i> (Cramer, 1775)	polífaga	seca
<i>Hylesia schuessleri</i> Strand, 1934	polífaga	chuva
<i>Hylesia</i> sp.1	polífaga	seca
<i>Hyperchiria incisa</i> Walker, 1855	monófaga	chuva
Saturniidae sp.1	monófaga	chuva
Saturniidae sp.2	monófaga	chuva
<b>Sphingidae</b>		
<i>Isognathus caricae</i> (Linnaeus, 1758)	oligófaga	seca
<b>Thyrididae</b>		
Thyrididae sp.1	monófaga	seca
Thyrididae sp.2	polífaga	seca
<b>Tineidae</b>		
<i>Phereoeca uterella</i> (Walsingham, 1897)	monófaga	seca
<b>Tortricidae</b>		
<i>Episimus</i> sp.1	monófaga	chuva
<i>Episimus</i> sp.2	oligófaga	chuva
<i>Episimus</i> sp.3	polífaga	seca/chuva
<i>Episimus</i> sp.4	monófaga	seca
<i>Hemimene</i> sp.	oligófaga	seca
<i>Lasiothyris pervicax</i> Razowski & Becker, 1993	polífaga	chuva
<i>Ochrotaenia flexa</i> Razowski & Becker, 2000	monófaga	seca
<i>Platynota rostrana</i> (Walker, 1863)	polífaga	seca/chuva

<i>Strepsicrates smithiana</i> Walsingham, 1892	polífaga	chuva
<b>Urodidae</b>		
<i>Urodus</i> sp.	monófaga	seca
<b>Xyloryctidae</b>		
<i>Scythris</i> sp.	monófaga	chuva
<b>Zigaenidae</b>		
<i>Picnotena</i> sp.	monófaga	seca/chuva
<b>Não identificadas</b>		
sp.1	polífaga	chuva
sp.2	monófaga	chuva
sp.4	monófaga	chuva
sp.6	monófaga	chuva
sp.7	monófaga	seca
sp.8	monófaga	seca
sp.9	monófaga	chuva
sp.10	monófaga	seca
sp.11	monófaga	seca
sp.12	monófaga	seca
sp.13	monófaga	seca
sp.14	polífaga	seca
sp.15	monófaga	seca
sp.16	monófaga	seca
sp.17	monófaga	seca
sp.19	monófaga	seca
sp.20	monófaga	seca
sp.21	monófaga	seca
sp.22	monófaga	seca
sp.23	monófaga	seca
sp.24	monófaga	seca

Anexo 3. Amplitude de dieta e estação de ocorrência das espécies de Lepidoptera, e suas respectivas Famílias, coletadas no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal de março de 2010 a março de 2011. Tabela referente ao capítulo 5 no qual foram retirados das análises os meses de abril e outubro.

Espécies/Família	Amplitude de dieta	Estação
<b>Coleophoridae</b>		
Blastobasidae sp.1	polífaga	seca
Blastobasidae sp.2	monófaga	seca
<b>Crambidae</b>		
<i>Diaphania glauculalis</i> (Guenée, 1854)	polífaga	chuva
<i>Diaphania</i> sp.	polífaga	seca/chuva
<i>Maruca vitrata</i> (Fabricius, 1787)	polífaga	chuva
<i>Praeacospila</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Prenestra</i> sp.	monófaga	seca
<i>Syllepte pactotalis</i> (Guenée, 1854)	monófaga	chuva
<b>Dalceridae</b>		
<i>Acraga ochracea</i> (Walker, 1855)	polífaga	seca
<i>Dalcera abrasa</i> Herrich-Schäffer, [1854]	polífaga	chuva
Dalceridae sp.1	polífaga	seca
Dalceridae sp.2	monófaga	seca
<i>Dalcerina tijucana</i> (Schaus, 1892)	polífaga	chuva
<b>Elachistidae</b>		
<i>Antaeotricha enodata</i> Meyrick, 1916	oligofaga	seca
<i>Antaeotricha spurcatella</i> (Walker, 1864)	polífaga	seca
<i>Antaeotricha subdulcis</i> (Meyrick, 1925)	polífaga	seca/chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.1	polífaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.2	polífaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.3	polífaga	seca/chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.4	monófaga	chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.5	polífaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.6	oligófaga	seca
<i>Antaeotricha</i> sp.7	oligófaga	seca/chuva
<i>Antaeotricha</i> sp.8	polífaga	seca/chuva
<i>Cerconota achatina</i> (Zeller, 1855)	polífaga	seca/chuva
<i>Cerconota sciaphilina</i> (Zeller, 1877)	polífaga	seca
<i>Chlamydastis platyspora</i> (Meyrick, 1932)	monófaga	seca/chuva
<i>Chlamydastis</i> sp.1	monófaga	seca
<i>Chlamydastis</i> sp.2	polífaga	seca
Elachistidae sp.1	polífaga	chuva
Elachistidae sp.2	monófaga	chuva
Elachistidae sp. VOB 840618	polífaga	seca

<i>Gonionota vivida</i> (Meyrick, 1924)	oligófaga	chuva
<i>Gonioterma exquisita</i> (Duckworth, 1964)	oligófaga	seca/chuva
<i>Gonioterma</i> sp.1	oligófaga	chuva
<i>Gonioterma</i> sp.2	polífaga	seca
<i>Lethata anophthalma</i> (Meyrick, 1931)	polífaga	seca
<i>Lethata</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Stenoma cathosiota</i> Meyrick, 1925	polífaga	seca
<i>Stenoma hydraena</i> Meyrick, 1916	monófaga	seca
<i>Stenoma lapilella</i> (Busck, 1914)	oligófaga	seca
<i>Stenoma muscula</i> Zeller, 1877	oligófaga	seca
<i>Stenoma ochropa</i> Walsingham, 1913	oligófaga	seca
<i>Stenoma picta</i> (Zeller, 1854)	polífaga	seca/chuva
<i>Stenoma salome</i> Busck, 1911	monofaga	seca
<i>Stenoma staudingerana</i> (Maassen, 1890)	polífaga	seca/chuva
<i>Stenoma</i> sp.1	monófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.2	monófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.3	oligofaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.4	oligófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.5	monófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.6	oligofaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.7	polífaga	seca/chuva
<i>Stenoma</i> sp.8	monófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.9	monófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.10	monófaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.11	oligófaga	seca/chuva
<i>Stenoma</i> sp.12	polífaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.13	monofaga	seca
<i>Stenoma</i> sp.14	oligófaga	chuva
<i>Stenoma</i> sp.15	polífaga	chuva
<i>Stenomatinae</i> sp.1	polifaga	seca/chuva

---

#### **Erebidae**

<i>Fregela semiluna</i> (Walker, 1854)	polífaga	chuva
<i>Hypercompe</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Idalus lineosus</i> Walker, 1869	monófaga	seca
<i>Paracles</i> sp.1	polífaga	chuva
<i>Paracles</i> sp.2	polífaga	chuva

---

#### **Gelechiidae**

<i>Aristotelia</i> sp.1	polífaga	seca
<i>Aristotelia</i> sp.2	monófaga	chuva
<i>Aristotelia</i> sp.3	monófaga	chuva

<i>Compsolechia</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Compsolechia</i> sp.1	polífaga	seca/chuva
<i>Compsolechia</i> sp.2	polífaga	seca/chuva
<i>Compsolechia</i> sp.3	polífaga	seca/chuva
<i>Compsolechia</i> sp.4	polífaga	seca
<i>Compsolechia</i> sp.5	polífaga	seca
<i>Dichomeris</i> sp.	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.1	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.2	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.3	oligófaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.4	polífaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.5	oligófaga	chuva
<i>Dichomeris</i> sp.6	polífaga	chuva
Gelechiidae sp.1	polífaga	seca
Gelechiidae sp.2	oligófaga	seca
Gelechiidae sp.3	oligófaga	seca
Gelechiidae sp.4	oligófaga	seca
Gelechiidae sp.5	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.6	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.7	polífaga	seca/chuva
Gelechiidae sp.8	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.9	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.10	oligófaga	seca/chuva
Gelechiidae sp.11	monófaga	seca/chuva
Gelechiidae sp.12	monófaga	seca
Gelechiidae sp.13	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.14	monófaga	seca
Gelechiidae sp.15	monófaga	seca
Gelechiidae sp.16	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.17	monófaga	seca
Gelechiidae sp.18	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.19	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.20	monófaga	chuva
Gelechiidae sp.21	monófaga	seca
<i>Ophiolechia contrasta</i> Satler, 1996	monófaga	chuva
<i>Stegasta</i> sp.1	monófaga	seca

---

**Geometridae**

<i>Cyclomia mopsaria</i> (Guenée, 1857)	polífaga	chuva
Geometridae sp.	monófaga	chuva
Geometridae sp.1	polífaga	seca

<i>Leuciris institata</i> Guenée, [1858]	monófaga	chuva
<i>Oospila</i> sp.	oligófaga	chuva
<i>Ophthalmoblysis eydeira</i>	monófaga	chuva
<i>Oxydia saturniata</i>	monófaga	chuva
<i>Phrudocentra eccentrica</i> Prout, 1916	polífaga	seca
<i>Pseudasellodes platygymma</i> Prout, 1932	monófaga	chuva
<i>Stenalcidia</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Stenalcidia</i> sp.2	polífaga	chuva
<b>Heliodinidae</b>		
<i>Heliodines</i> sp.2	polífaga	chuva
<b>Hesperiidae</b>		
<i>Chioides catilus catilus</i> (Cramer, 1779)	polífaga	chuva
<i>Chiomara basigutta</i> (Plötz, 1884)	polífaga	chuva
<i>Elbella azeta</i> (Hewitson, 1866)	polífaga	chuva
<i>Elbella luteizona</i> (Mabille, 1877)	polífaga	seca/chuva
Hesperiidae sp.	monófaga	chuva
<i>Sophista latifasciata</i> (Spitz, 1930)	oligófaga	seca/chuva
<i>Udranonia spitzi</i> (Hayward, 1942)	monofaga	seca
<i>Xeniades chalestra</i> (Hewitson, 1866)	monófaga	chuva
<b>Lasiocampidae</b>		
<i>Tolype innocens</i> (Burmeister, 1878)	polífaga	chuva
<b>Limacodidae</b>		
Limacodidae sp.	monófaga	chuva
<i>Miresa clarissa</i> (Stoll, 1790)	polífaga	chuva
<i>Phobetron hipparchia</i> (Cramer, 1777)	polífaga	seca/chuva
<i>Platyprosterma perpectinata</i> (Dyar, 1905)	polífaga	chuva
<i>Semyra incisa</i> (Walker, 1855)	polífaga	seca
<i>Semyra</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Semyra</i> sp.1	monófaga	chuva
<b>Lycaenidae</b>		
Lycaenidae sp.	monófaga	chuva
<b>Megalopygidae</b>		
<i>Edebessa purens</i> Walker, 1856	polífaga	chuva
<i>Megalopyge albicolis</i> (Walker, 1855)	polífaga	chuva
<i>Megalopyge braulio</i> Schaus, 1924	polífaga	seca/chuva
<i>Megalopyge lanata</i> (Cramer, 1780)	polífaga	chuva
<i>Megalopyge radiata</i> Schaus, 1892	polífaga	chuva
<i>Norape</i> sp.1	polífaga	chuva
<i>Norape</i> sp.2	monófaga	chuva
<i>Podalia annulipes</i> (Boisduval, 1833)	polífaga	chuva

<b>Mimallonidae</b>		
<i>Cicinnus</i> sp.	polífaga	seca/chuva
<i>Euphaneta divisa</i> (Walker, 1855)	polífaga	chuva
<i>Lacosoma</i> sp.	oligófaga	seca
<i>Lurama</i> sp.	polífaga	seca
<i>Tarema</i> sp.	oligófaga	seca
<b>Noctuidae</b>		
<i>Concana mundissima</i> (Walker, 1958)	polífaga	chuva
<i>Cydosia punctistriga</i> (Schaus, 1904)	polífaga	chuva
<i>Eucropia</i> VOB18747	polífaga	chuva
<i>Hypocala andremona</i> (Stoll, 1781)	monófaga	chuva
<i>Perigea</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Pseudoplusia includens</i> (Walker, 1857)	monófaga	chuva
Sarothripinae sp.1	monófaga	chuva
<b>Notodontidae</b>		
<i>Hemiceras</i> sp.	polífaga	seca
<i>Heterocampa</i> sp.	polífaga	chuva
Notodontidae sp.	monófaga	seca
Notodontidae sp.1	polífaga	seca/chuva
<b>Nymphalidae</b>		
<i>Adelpha cytherea</i> (Linnaeus, 1758)	polígafa	chuva
<i>Dynamine agacles</i> (Dalman, 1823)	monófaga	chuva
<i>Eunica bechina</i> (Hewitson, 1852)	monófaga	chuva
<b>Oecophoridae</b>		
<i>Eomichla</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Inga ancorata</i> (Walsingham, 1912)	polífaga	seca
<i>Inga encaminha</i> (Meyrick, 1912)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga haemataula</i> (Meyrick, 1912)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga neospila</i> (Meyrick, 1928)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga oxybela</i>	polífaga	seca
<i>Inga phaeocrossa</i> (Meyrick, 1912)	polífaga	seca/chuva
<i>Inga</i> sp.1	polífaga	seca/chuva
<i>Inga</i> sp.2	polífaga	seca/chuva
<i>Inga</i> sp.3	oligófaga	chuva
<i>Inga</i> sp.4	monófaga	chuva
Oecophorinae sp.2	monófaga	chuva
Oecophorinae sp.3	monófaga	chuva
<b>Psychidae</b>		
<i>Oiketicus kirby</i> Guilding, 1827	polífaga	seca/chuva
<b>Pyralidae</b>		

<i>Abaera</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Azamora</i> sp.	monófaga	seca
<i>Carthara abrupta</i> (Zeller, 1881)	polífaga	seca
<i>Deuterollyta chrysoderas</i> (Dyar, 1917)	monófaga	seca/chuva
<i>Deuterollyta francesca</i> Jones, 1912	monófaga	seca
<i>Hypargyria definitela</i> (Zeller, 1881)	polífaga	chuva
<i>Mazdacis</i> sp.	oligófaga	chuva
<i>Mediavia</i> sp.	monófaga	chuva
<i>Phydotricha erigens</i> Ragonot, 1888	polífaga	chuva
Phycitinae sp.6	monófaga	chuva
Phycitinae sp.7	oligofaga	seca/chuva
Phycitinae sp.19	polífaga	seca/chuva
Phycitinae sp.20	polífaga	chuva
Phycitinae sp.21	monófaga	chuva
Phycitinae sp.22	monófaga	chuva
Phycitinae sp.23	monófaga	chuva
Phycitinae sp.24	monófaga	seca
<i>Pococera aelredella</i> (Schaus, 1922)	polífaga	seca/chuva
<b>Riodinidae</b>		
<i>Anteros lectabilis</i> Hübner, [1819]	polífaga	seca/chuva
<i>Hallonympha paucipuncta</i> Spitz, 1930	polífaga	seca/chuva
<i>Parcella anarynthina</i> (C. Felder & R. Felder, 1865)	polífaga	seca
<i>Symmachia hippodice</i> Godman, 1903	monófaga	seca/chuva
<b>Saturniidae</b>		
<i>Automeris amoena</i> (Boisduval, 1875)	polífaga	chuva
<i>Automeris illustris</i> (Walker, 1855)	polífaga	seca/chuva
<i>Hylesia schuessleri</i> Strand, 1934	polífaga	chuva
<i>Hylesia</i> sp.1	polífaga	seca
<i>Hyperchiria incisa</i> Walker, 1855	monófaga	chuva
Saturniidae sp.1	monófaga	chuva
Saturniidae sp.2	monófaga	chuva
<b>Sphingidae</b>		
<i>Isognathus caricae</i> (Linnaeus, 1758)	oligofaga	seca
<b>Thyrididae</b>		
Thyrididae sp.1	monófaga	seca
Thyrididae sp.2	polífaga	seca
<b>Tineidae</b>		
<i>Phereoeca uterella</i> (Walsingham, 1897)	monófaga	seca
<b>Tortricidae</b>		
<i>Episimus</i> sp.1	monófaga	chuva

<i>Episimus</i> sp.2	oligófaga	chuva
<i>Episimus</i> sp.3	polífaga	seca/chuva
<i>Episimus</i> sp.4	monófaga	seca
<i>Lasiothyris pervicax</i> Razowski & Becker, 1993	polífaga	chuva
<i>Ochrotaenia flexa</i> Razowski & Becker, 2000	monófaga	seca
<i>Platynota rostrana</i> (Walker, 1863)	polífaga	seca/chuva
<i>Strepsicrates smithiana</i> Walsingham, 1892	polífaga	chuva
<b>Urodidae</b>		
<i>Urodus</i> sp.	monofaga	seca
<b>Xyloryctidae</b>		
<i>Scythris</i> sp.	monófaga	chuva
<b>Zigaenidae</b>		
<i>Picnotena</i> sp.	monófaga	seca/chuva
<b>Não identificadas</b>		
sp.1	polífaga	chuva
sp.2	monófaga	chuva
sp.4	monófaga	chuva
sp.6	monófaga	chuva
sp.9	monófaga	chuva
sp.16	monófaga	seca
sp.17	monófaga	seca
sp.19	monófaga	seca
sp.21	monófaga	seca
sp.22	monófaga	seca
sp.23	monófaga	seca
sp.24	monófaga	seca

Anexo 4. Fotografias das sete espécies de Lepidoptera que ocorreram tanto na estação seca quanto na chuvosa e apresentaram aumento na amplitude de dieta durante o período seco. Fotos referentes ao capítulo 5.



*Inga phaeocrossa* (Oecophoridae). Foto L. Braga e H. Taira.



*Inga haemataula* (Oecophoridae). Foto C. Lepsqueur e Henrique Taira.



*Cerconota achatina* (Elachistidae). Foto C. Lepsqueur.



*Episimus* sp. (Tortricidae). Foto C. Lepsqueur e H. Taira.



*Compsolechia* sp. (Gelechiidae). Foto C. Lepsqueur e H. Taira.



*Pococera aelredella*. (Pyralidae). Foto C. Lepsqueur e H. Taira.



*Antaeotricha* sp. (Elachistidae). Foto L. Braga e H. Taira.