

Este exemplar corresponde a redação final da
tese defendida pelo candidato Felipe André
Ponce de León da Costa e aprovada pela
Comissão julgadora de. Benson 21/03/91

SECRETARIA
DE
PÓS GRADUAÇÃO

Felipe André Ponce de León da Costa

Sobre a utilização de Solanum cernuum Vell. (Solanaceae) como
planta hospedeira por Hypothyris ninonia gaele (Bdv., 1836)

(Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae)

Orientador: Dr. Woodruff W. Benson

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas como exigência parcial para a
obtenção do Título de Mestre em Ciências
Biológicas (Ecologia)

CAMPINAS

1991

C823s

13592/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais, João Maria (in memoriam)
e Maria do Carmo.
Ao Pedro.

The game of life may not be poker. It may be more like an extended party of bridge in which any number of players can take part. And the dummy whose cards are revealed may be more likely to win than to lose the game. (M.Moynihan, J. Theor. Biol. (1982) 97: 11.)

(...) And then one day you find ten years have got behind you/No one told you when to run, you missed the starting gun. (R.Waters, In, Pink Floyd's The Dark Side of the Moon, 1973.)

A G R A D E C I M E N T O S

Ao Prof. Dr. Woodruff W. Benson, pela orientação, discussões e apoio durante todos esses anos.

Aos Profs. Drs. João Vasconcellos-Neto e Arício X. Linhares pela participação na banca examinadora dessa tese.

Aos Profs. Drs. Keith S. Brown Jr., Mohamed E.E.D.M. Habib e George J. Shepherd, pela leitura e sugestões apresentadas durante a fase de pré-banca.

A CAPES pelo fornecimento dos três anos de bolsa de mestrado.

A Prefeitura Municipal de Juiz de Fora, pela autorização de trabalho na Reserva Biológica Municipal de Poço D'Anta.

Ao Jorge Arbach, então funcionário da PMJF, pelo mapa que ilustra esse estudo.

Aos funcionários daquela Reserva, especialmente o Sr. Luiz J. Bento, que compreendeu o meu esforço.

Ao Depto. de Geociências da Universidade Federal de Juiz de Fora, pelo fornecimento dos dados climatológicos.

Aos Profs. Drs. Leopoldo Krieger (então na UFJF) e Keith S. Brown Jr. (UNICAMP), pela identificação, respectivamente, de Solanum cernuum e Hypothyris ninonia daeta e Oleria aquata.

Aos biólogos e amigos Gabriel S. Andrade, João Vasconcellos Neto, Elias P. Coelho (in memoriam), Benedito C. Lopes, Victor J.M. Cardoso e, muito especialmente, Ana B.B. Morais, pelos estímulos e discussões. Além de Adilson

B. Monteiro, Murilo C.M. Cardoso, Nilo N.C. Stephan, pela ajuda nas primeiras visitas ao campo.

Aos amigos Alfredo e Laura, Pierre C.G. Montouchet (in memorium) e Edson Gustavo S. Nascimento, entre outras coisas, pelo apoio que me deram em diferentes momentos desse trabalho.

A Valéria M. Lobo, pela paciência com que muitas vezes me ouviu falar de ovos, larvas e folhas.

A minha mãe, entre outros motivos, pelo financiamento do meu primeiro ano em Campinas e pela infraestrutura que me deu durante a revisão final do manuscrito.

A Maria Amélia, pelo carinho e paciência com que me ajudou a terminar esse trabalho.

I N D I C E

INTRODUÇÃO	1
1.1. Herbivoria	1
1.2. As Borboletas e Suas Plantas Hospedeiras	8
1.3. Aspectos da Interação Ithomiinae/Solanaceae	14
1.4. Objetivos	20
MATERIAL E METODOS	21
2.1. Area de Estudo	21
2.2. Organismos Experimentais	26
2.2.1. O Fitófago	26
2.2.2. A Planta Hospedeira	27
2.3. A Fenologia da Planta Hospedeira	28
2.3.1. Demografia Foliar	30
2.3.2. Outras Variáveis da Planta Hospedeira	33
2.4. Os Imaturos da Borboleta	34
2.4.1. Ovos e Larvas	34
2.4.2. Crescimento Larval e a Duração dos Estágios Imaturos	37
2.4.3. Sobrevivência dos Imaturos	39
2.4.4. Distribuição Espacial e Temporal dos Imaturos	41
2.4.5. Análise do Fator-k	44
2.5. <u>Oleria aquata</u> (Weymer, 1875) e <u>Solanum</u> <u>swartzianum</u> Roem. e Schult	45

RESULTADOS E DISCUSSÃO	47
3.1. A Fenologia da Planta Hospedeira	47
3.1.1. Demografia Foliar	60
3.1.2. Outras Variáveis da Planta Hospedeira	74
3.2. Os Imaturos da Borboleta	80
3.2.1. Crescimento Larval no Campo	80
3.2.2. Sobrevivência dos Imaturos	87
3.2.3. Distribuição Espacial e Temporal dos Imaturos	106
3.2.3.1. Habitats: Área A vs. Área B	106
3.2.3.2. Plantas Hospedeiras Individuais	118
3.2.3.3. Folhas	127
3.2.3.4. Sítios Foliares	139
3.2.4. Regulação Independente da Densidade?	143
3.3. Outras Interações	150
3.4. RPA e o Horto Florestal de Sumaré	153
CONCLUSÕES	156
RESUMO	159
ABSTRACT	161
LITERATURA CITADA	163
APÊNDICES	203

1. INTRODUÇÃO

1.1. Herbivoria

O consumo de tecidos vegetais por animais fitófagos, particularmente tecidos foliares, é um processo fundamental em todos os ecossistemas terrestres (Cates e Rhoades, 1977a) e produz importante força seletiva na evolução de populações vegetais (e. g., Janzen, 1966, 1970, 1971; Levin, 1976; Feeny, 1975, 1976; Futuyma, 1976; Rhoades e Cates, 1976; Cates e Rhoades, 1977b). O número de revisões tratando de diferentes aspectos das interações entre plantas e fitófagos tem crescido nos últimos anos (e. g., Rosenthal e Janzen, 1979; Crawley, 1983; Denno e McClure, 1983; Strong et al., 1984; Juniper e Southwood, 1986; Miller e Miller, 1986; Spencer, 1988).

Aproximadamente um terço das espécies conhecidas de insetos se alimentam, pelo menos em um estágio do seu ciclo de vida, de algum tipo de tecido vegetal vivo (Strong et al., 1984). Entre as quase trinta ordens de insetos, este hábito está virtualmente restrito a nove delas, sendo que, além de Lepidoptera, as ordens Orthoptera, Phasmida e Hemiptera (principalmente Homoptera) estão constituídas quase que exclusivamente por fitófagos (Southwood, 1972; Strong, et al., 1984).

A despeito do seu tamanho, quase sempre reduzido, e do dano sobre plantas individuais ser normalmente pequeno, os

insetos fitófagos são os principais consumidores da produção primária terrestre (Mattson e Addy, 1975; Price, 1975; Daly et al., 1978; Janzen, 1979, 1981, 1983; Crawley, 1983; Morrow, 1984; Strong et al., 1984; Thompson, 1984). Existem registros de danos extensivos à planta hospedeira, em consequência da atuação de insetos fitófagos (e. g., White, 1974; Feeny, 1976; Morrow, 1977a, b; Myers, 1981; Selman e Lowman, 1983), inclusive em regiões tropicais (e. g., Leigh, 1975; Young, 1982; Janzen, 1983).

Muitas características das plantas têm sido identificadas como defesas das populações vegetais contra animais fitófagos: espinhos (Levin, 1973; Rathcke e Poole, 1975), pubescência (Johnson, 1975); esclerofilia (Coley, 1983a; Morrow, 1983); deficiências nutricionais (Feeny, 1975); fenologia (Feeny, 1970); abscisão precoce (Faeth et al., 1981); associações mutualísticas com formigas (Bentley, 1977); ovos miméticos (Williams e Gilbert, 1981; Shapiro, 1981a).

A acumulação de compostos químicos secundários, derivados do metabolismo primário (Luckner, 1972), parece se constituir num sistema de defesa particularmente importante para as plantas (Fraenkel, 1959; Feeny, 1970; Whittaker, 1970; Whittaker e Feeny, 1971; Levin, 1976; para revisões, Harborne, 1978; Rosenthal e Janzen, 1979; Spencer, 1988). Acredita-se que estes compostos tenham tido um papel

fundamental na mediação das interações evolutivas entre plantas e insetos fitófagos (Ehrlich e Raven, 1964; Feeny, 1975, 1976; Rhoades e Cates, 1976; Cates e Rhoades, 1977b; Edmunds e Alstad, 1978; Berenbaum, 1983). Assim como desses últimos com os seus próprios inimigos naturais (Brower, 1958, 1984; Brower e Brower, 1964; Eisner, 1970; Rothschild, 1972a, b; Eisner et al., 1974; Morrow et al., 1976; Common e Bellas, 1977; Campbell e Duffey, 1979; Price et al., 1980; para revisões, Blum, 1981; Brower, 1984). Superada essa barreira química, os insetos adaptados podem até se utilizar dos compostos secundários, tóxicos ou repelentes para fitófagos não adaptados, como pistas para a localização e/ou reconhecimento de plantas hospedeiras potenciais (Fraenkel, 1959; Dethier, 1970, 1980; Schoonhoven, 1972, 1977, 1981).

Feeny (1976) e Rhoades e Cates (1976) sugeriram que as plantas "expostas" (= previsíveis no tempo e/ou no espaço), ou suas partes, tendem a se defender dos insetos fitófagos por concentrações relativamente altas de substâncias químicas "quantitativas", ou "reduzidoras da digestibilidade". Essas substâncias são difíceis de neutralizar e podem ser efetivas tanto contra insetos generalistas como especialistas. Ao contrário, as plantas, ou suas partes, "não expostas" (= imprevisíveis) podem escapar dos insetos adaptados no tempo e/ou no espaço e inibir insetos fitófagos generalistas pela posse de um conjunto próprio de compostos

tóxicos ou repelentes, que são efetivos em concentrações relativamente baixas (Feeny, 1976; Rhoades e Cates, 1976).

Apesar da importância atribuída aos compostos secundários, a suposta coevolução bioquímica entre plantas e insetos (Ehrlich e Raven, 1964; Price, 1975) explica apenas parcialmente os padrões alimentares dos insetos fitófagos (Feeny, 1975; Smiley, 1978; Fox e Morrow, 1981; Holdren e Ehrlich, 1982). As diferenças encontradas na dieta e no crescimento de insetos fitófagos parecem depender mais do valor nutricional de suas plantas hospedeiras, especialmente o conteúdo de água e nitrogênio, do que da proximidade filogenética das plantas usadas pelo fitófago (Schroeder, 1976, 1977; Scriber, 1977a, b, 1978; Slansky e Feeny, 1977; McNeil e Southwood, 1978; White, 1978; Scriber e Feeny, 1979; Wolfson, 1980; Kraft e Denno, 1982; Tabashnik, 1982; Williams et al., 1983a, b; para revisões, Mattson, 1980; Fox, 1981; Scriber e Slanski, 1981).

Os insetos fitófagos apresentam uma ampla gama de padrões alimentares, desde aqueles que se alimentam de uma única espécie de planta (monófagos), até os que se alimentam de plantas pertencentes a famílias diferentes (polífagos), embora o significado destes termos varie (Fox e Morrow, 1981). Muitos insetos fitófagos, com uma dieta generalizada ao longo de sua área de distribuição, encontram restrições locais no uso de recursos, comportando-se, então, como

especialistas (Smiley, 1978; Fox e Morrow, 1981; Rausher, 1982; Blau e Feeny, 1983).

Quanto mais se afasta do equador terrestre, mais acentuada se torna a tendência de sazonalidade nos elementos climáticos. Nas regiões tropicais os dias têm uma duração quase que constante e as mudanças na temperatura do ar são pequenas. Nessas regiões, o regime de chuvas é o evento mais importante a determinar mudanças sazonais (Ricklefs, 1979; Walter, 1986; Longman e Jènik, 1987).

A fenologia, tanto vegetativa como reprodutiva, de populações vegetais parece sensível e ajustada às mudanças sazonais do clima (e. g., Janzen, 1967, 1981; Smythe, 1970; Daunbenmire, 1972; Frankie, 1975; Frankie et al., 1974; Leigh, 1975; Mori e Kallunki, 1976; Jackson, 1978; Leigh e Smythe, 1978). Nas altas latitudes, isso significa uma tendência mais acentuada de mudanças na disponibilidade de recursos alimentares para insetos fitófagos durante o ano (Pianka, 1966; Denno e Dingle, 1981; Young, 1982).

Apesar do pequeno número de estudos sobre a demografia de insetos fitófagos, particularmente dos que habitam as regiões intertropicais (Young, 1982), as evidências disponíveis sugerem que eles podem estar adaptados às mudanças na disponibilidade dos recursos alimentares dos estágios imaturos e dos adultos (e. g., Cook et al., 1971,

1976; Ehrlich e Gilbert, 1973; Owen, 1971; Turner, 1971; Rockwood, 1974; Wolda, 1978, 1983; Vasconcellos-Neto, 1980; Myers, 1981; Rach, 1984). No entanto, ainda permanece em aberto se a dinâmica populacional de insetos tropicais é influenciada principalmente pela dinâmica dos seus recursos ou pela atuação dos seus próprios inimigos naturais (e. g., Clark et al., 1967; Varley et al., 1973; Price, 1975; Leigh e Smythe, 1978; Opler, 1978; Wolda, 1978, 1983; Young e Moffett, 1979b; Vasconcellos-Neto, 1980; Monteiro, 1981; Young, 1982; Denno e McClure, 1983; Lowman, 1985). Como salientou Drawley (1983), existe uma vasta gama de casos (Schroeder, 1978; Lawton e McNeill, 1979; Haukioja, 1980; Mooney et al., 1980, 1981; Rausher, 1981a; Solomon, 1981; Niemela et al., 1982; Dempster, 1983, 1984; Haukioja, 1983; Hayes, 1984), onde foram encontradas desde limitações impostas pelos recursos alimentares até aquelas impostas pelos inimigos naturais e uma teoria ampla e unificadora ainda não foi construída.

Além da possibilidade de que populações de insetos fitófagos estejam sendo mantidas em baixas densidades, como resultado da atuação de inimigos naturais, um papel importante tem sido atribuído à variação encontrada dentro de plantas hospedeiras individuais (McKey, 1979; Denno e McClure, 1983). Juntamente com isso, a própria exploração pelos fitófagos pode alterar a adequabilidade de partes da

planta para consumo futuro, seja diminuindo a concentração de nutrientes (McClure, 1980), seja induzindo mudanças na química defensiva (Haukioja e Niemela, 1979; Carroll e Hoffman, 1980). Em resumo, os recursos favoráveis podem ser efêmeros (o estado do recurso muda rapidamente) e espalhados entre recursos menos aceitáveis ou inaceitáveis, e essa heterogeneidade da planta hospedeira pode resultar numa distribuição agrupada dos fitófagos, supostamente mais expostos e vulneráveis aos inimigos naturais (Whitham, 1981).

1.2. As Borboletas e Suas Plantas Hospedeiras

Admite-se que os organismos vivos evoluam no sentido de maximizar seu próprio sucesso reprodutivo (Fisher, 1930; Dawkins, 1976; Pianka, 1988). Em populações de insetos fitófagos, particularmente borboletas, o sucesso reprodutivo depende de que: (1) machos e fêmeas possam se encontrar e acasalar; (2) as fêmeas grávidas depositem seus ovos de tal maneira que a larva possa encontrar sua planta hospedeira; (3) os adultos possam encontrar seu próprio alimento, de modo a viverem o suficiente para realizar as atividades mencionadas anteriormente (Wiklund, 1977).

As borboletas, como os insetos holometábolos em geral (Price, 1975; Daly et al., 1978), exploram diferentes recursos alimentares nos estágios de larva e adulto: as larvas são predominantemente fitófagas, alimentando-se do mesófilo foliar (Brues, 1946; Ford, 1957; Southwood, 1972; Douglas, 1986). Presume-se que muitas associações entre plantas hospedeiras e espécies de Lepidoptera sejam antigas e persistentes (Opler, 1973).

As preferências alimentares das larvas de borboletas não estão distribuídas aleatoriamente dentro do reino vegetal; ao contrário, um determinado grupo de borboletas tende a explorar certos grupos de plantas (Brues, 1924; Ehrlich e Raven, 1964; Benson et al., 1975). De um ponto de

vista coevolutivo (sensu Futuyma e Slatkin, 1982), é essencial que a planta hospedeira da larva atenda a alguns requisitos: a larva deve ser estimulada a se alimentar da planta; a planta não deve conter substâncias tóxicas para a larva; a planta deve ser nutricionalmente adequada para o crescimento da larva; o microhabitat da planta deve ser adequado; as fenologias da planta e da larva devem estar bem correlacionadas; a planta deve ser suficientemente abundante (Feeny, 1975).

Como as larvas são relativamente imóveis, não podendo percorrer grandes distâncias, principalmente quando recém-eclodidas, as fêmeas adultas devem colocar seus ovos sobre uma planta hospedeira adequada, ou próximos a ela (e.g., Labine, 1968; Chew, 1977; Wiklund, 1977; Copp e Davenport, 1978a; Ives, 1978; Wiklund e Åhrberg, 1978; Jones e Ives, 1979; Platt, 1979; Rausher, 1979a; Tabashnik et al., 1981; Singer e Mandracchia, 1982; Stanton, 1982; Williams, 1983; Root e Kareiva, 1984; para revisões, Feeny et al., 1983; Papaj e Rausher, 1983; Rausher, 1983; Chew e Robbins, 1984; Courtney, 1986).

A sequência de comportamentos que leva uma fêmea grávida à oviposição pode ser dividida em três fases: a procura de um habitat adequado, a procura de plantas hospedeiras potenciais e, por último, a avaliação de uma planta individual (Feeny et al., 1983). A visão parece

desempenhar o papel mais importante durante as duas primeiras fases, tanto na avaliação de características gerais do habitat, como também para guiar a fêmea em direção a plantas de cores e formas particulares (Vaidya, 1969; Swihart e Swihart, 1970; Swihart, 1971; Copp e Davenport, 1978b; Rausher, 1978; Prokopy e Owens, 1983; Stanton, 1983). A importância da química da planta, durante a fase final de avaliação, parece ser um fenômeno geral e bem estabelecido (Ma e Scoonhoven, 1973; Stanton, 1979; Chadha e Roome, 1980; Rothschild e Fairbairn, 1980; Scoonhoven, 1981), embora nas duas fases anteriores sua importância não esteja bem entendida (Feeny et al., 1983).

Após o encontro com uma planta hospedeira potencial, a decisão final de colocar ovos sobre ela ainda pode ser influenciada por outros fatores, tais como:

- (a) a presença de outros ovos e/ou larvas (Benson et al., 1975; Rothschild e Scoonhoven, 1977; Wiklund e Åhrberg, 1978; Rausher, 1979b; Shapiro, 1980, 1981b; Stamp, 1982);
- (b) o grau de senescência ou depauperação da planta (Benson et al., 1975; Rothschild e Scoonhoven, 1977; Benson, 1978; Ives, 1978; Wiklund e Åhrberg, 1978);
- (c) a presença de predadores ou parasitas potenciais (Benson et al., 1975; Gilbert, 1975);
- (d) a vegetação circundante à planta (Root, 1973; Cromartie, 1975; Atsatt e O'Dowd, 1976; Rausher, 1981b);

- (e) o grau de isolamento da planta (Shapiro, 1975; Wiklund, 1977; Wiklund e Ahrberg, 1978; Courtney e Courtney, 1982; Mackay e Singer, 1982);
- (f) o habitat no qual a planta cresce (Shapiro e Cardé, 1970; Benson, 1978; Rausher, 1979a; Courtney, 1982b; Williams, 1983);
- (g) a fenologia da planta hospedeira (Feeny, 1970; Thompson e Price, 1977; Mooney et al., 1981; Myers, 1981; Rausher, 1981a);
- (h) o grau de exposição da planta (Ives, 1978; Jones e Ives, 1979; Latheef e Irwin, 1979; Courtney, 1982a);
- (i) a distância da planta em relação às fontes alimentares dos adultos (Murphy et al., 1984);
- (j) a presença de formigas mutualistas (Atsatt, 1981a, b);
- (l) fatores internos do adulto, como experiências anteriores (Traynier, 1979) e o acúmulo de oócitos maduros nos ovários (Ehrlich e Gilbert, 1973; Gossard e Jones, 1977).

Uma combinação desses fatores vai determinar o grau de adequabilidade de uma planta hospedeira para uma fêmea individual (Wiklund, 1981; Singer, 1982). De um modo geral, duas espécies de plantas diferem quanto ao grau de adequabilidade como plantas hospedeiras para os descendentes de uma fêmea e, por isso, podem ser classificadas numa hierarquia de adequabilidade (Wiklund, 1973, 1974, 1981; Singer, 1982, 1983). Como resposta evolutiva às diferenças

na adequabilidade das plantas hospedeiras, a seleção natural deve favorecer a produção de uma hierarquia nas preferências de oviposição das fêmeas (Singer, 1971; Wiklund, 1974; Jaenike, 1978).

As diferenças nas preferências de oviposição entre populações de uma mesma espécie ou até mesmo entre fêmeas de uma mesma população podem ser grandes (Singer, 1971; White e Singer, 1974; Chew, 1977; Jones, 1977; Jones e Ives, 1978; Stanton, 1979; Tabashnik et al., 1981; Singer, 1982, 1983; Rausher e Papaj, 1983). Essa variabilidade nas preferências de oviposição engloba, pelo menos, dois componentes: (1) diferenças na ordem hierárquica de aceitação das plantas hospedeiras, que é a ordem em que as plantas são aceitas, quando uma fêmea procura por sítios para oviposição; (2) diferenças nos limites de aceitação das plantas hospedeiras (= grau de especificidade por cada planta hospedeira), que podem ser medidos pelo intervalo de tempo no qual uma planta é aceita, preferencialmente a plantas em níveis inferiores na ordem hierárquica (Wiklund, 1981; Singer, 1982; Tabashnik, 1983). A ordem hierárquica e a especificidade pelas plantas hospedeiras podem ser considerados como os componentes pós-pouso da preferência que, interagindo com o comportamento pré-pouso e mais a distribuição e abundância das plantas, determina o uso efetivo das plantas hospedeiras (Rausher et al., 1981; Singer, 1982, 1983).

Na maioria das espécies de borboletas, as fêmeas adultas não vivem mais do que algumas semanas ou apenas uns poucos dias (Scott, 1973) e, assim, elas devem pôr seus ovos tão rapidamente quanto possível. As larvas, mesmo quando eclodem numa planta hospedeira adequada, geralmente são vítimas de predadores, parasitas, patógenos, condições climáticas adversas ou, ainda, podem morrer de fome, quando o suprimento alimentar é depauperado (Owen, 1971; White, 1974; Gilbert e Singer, 1975; Dempster, 1983, 1984).

1.3. Aspectos da interação Ithomiinae/Solanaceae

Os Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) são de ocorrência predominantemente Neotropical, desde o sul do México até o norte da Argentina, com um único gênero, Tellervo, ocorrendo na Australásia (Fox, 1940; Brown, 1979). Embora não haja uma concordância sobre quantas e quais subfamílias compõem os Nymphalidae (e. g., Ackery, 1984; DeVries, 1987), raros são os autores que elevam os Ithomiinae à condição de família (e. g., Lewis, 1975; DeVries, 1983).

Mielke e Brown (1979) listam 47 gêneros e 291 espécies válidos para os Ithomiinae. Contudo, o número atual de espécies válidas já é maior do que aquele total e alguns gêneros novos deverão ser descritos brevemente (Drummond e Brown, 1987). R. M. Fox e R. F. D'Almeida em muito contribuíram para o estabelecimento das bases de uma moderna compreensão sobre a sistemática dessa difícil subfamília (Brown, 1979; Mielke e Brown, 1979).

Como adultos, os ithomíneos são borboletas aposemáticas, consideradas impalatáveis para predadores generalistas (Brower e Brower, 1964; Brower, 1984), servindo como modelos em anéis miméticos, Mullerianos e Batesianos (Funnelt, 1915; Brown e Benson, 1974; Gilbert, 1983). Essas borboletas passam a noite em dormitórios comuns, embora,

ao contrário de outros exemplos (Brown, 1981), pouco se conhece sobre a composição e a dinâmica destes agrupamentos noturnos. As poucas informações disponíveis (e. g., Young, 1977; Vasconcellos-Neto, 1980), indicam que essas borboletas podem atingir um tempo de vida de até seis meses.

No estágio larval, os Ithomiinae geralmente utilizam como plantas hospedeiras diferentes espécies da família Solanaceae (Brower e Brower, 1964; Ehrlich e Ehrlich, 1964), embora quatro dos gêneros mais primitivos estejam associados com as Apocynaceae (Drummond e Brown, 1987). A família Solanaceae é predominantemente tropical, com quase 3000 espécies descritas, em 88 gêneros (D'Arcy, 1979), das quais pouco mais de 360 espécies, em 26 gêneros, ocorram no Brasil (Barroso, 1986). São árvores, arbustos, ervas e raramente lianas; armadas ou inermes; folhas simples, alternas, de limbo inteiro a profundamente lobado, geralmente pilosas; flores hermafroditas, pentâmeras, de coloração variada, corola tipicamente campanulada ou tubulosa; ovário bicarpelar, bilocular, súpero; o fruto geralmente é uma baga (Barroso, 1986). A acumulação de compostos secundários, particularmente alcalóides, e a presença de espinhos e pêlos abundantes, aparentemente se constituem em barreiras para muitos insetos fitófagos (Brower e Brower, 1964; Rathcke e Poole, 1975; Young e Moffett, 1979a).

Recentemente, Brown (1984a, b) mostrou que os adultos dessas borboletas, ao contrário dos casos mais estudados, quando a larva sequestra (sensu Duffey, 1980) substâncias defensivas de sua planta hospedeira (Brower e Brower, 1964; Brower et al., 1968; Rothschild, 1972a, b; Blum, 1981; Brower, 1984), podem estar sequestrando substâncias defensivas do nêctar, especialmente de plantas da família Compositae. Neste caso, pode ser que a larva, a pupa e os adultos recém-eclodidos sejam palatáveis para predadores generalistas (e. g., Ehrlich e Ehrlich, 1982; Vasconcellos-Neto e Lewinsohn, 1984), enquanto que os adultos, por meio de sua alimentação, tornam-se impalatáveis (Brown, 1984a, b). A coloração e o comportamento alimentar das larvas de algumas espécies crípticas correspondem às previsões de Heinrich (1979) e de Heinrich e Collins (1983) sobre as estratégias de evitação de predadores potenciais por larvas palatáveis.

A maioria das espécies de borboletas põe ovos isolados; algumas, contudo, colocam ovos agrupados (Ford, 1957; Stamp, 1980; Chew e Robbins, 1984; Douglas, 1986). Essa diferença ocorre, inclusive, entre espécies simpátricas que se utilizam da mesma espécie de planta hospedeira. A maioria dos exemplos de ovos agrupados parece estar associada com o tipo de defesa das larvas contra predadores, que podem ser intensificadas em agregados de larvas (Ford, 1957). Assim,

para Stamp (1980) as vantagens do agrupamento de ovos estão relacionadas à coloração aposemática dos ovos, larvas e/ou adultos. Courtney (1984) sugeriu que o aumento na fecundidade das fêmeas, como resultado da diminuição do tempo de procura por sítios de oviposição, é a melhor justificativa para a evolução do agrupamento de ovos em diferentes famílias de borboletas. Para Young e Moffett (1979a, b) a evolução do agrupamento de ovos e dos padrões comportamentais das larvas, em algumas espécies de Ithomiinae (e. g., Mechanitis, Hypothyris, Dircenna), estaria ligada à capacidade dessas borboletas ocuparem habitats secundários e explorarem espécies pilosas e espinhosas de plantas do gênero Solanum que ali ocorrem. Para estes autores, a colocação de ovos agrupados e o comportamento comunal das larvas poderiam ter evoluído no sentido de garantir um número mínimo de larvas para a alimentação cooperativa de um recurso alimentar impenetrável de outra maneira (Rathcke e Poole, 1975). Por fim, Vasconcellos-Neto (1980) e Monteiro (1981) apresentam e discutem os padrões de oviposição de algumas espécies de Ithomiinae, incluindo-se Hypothyris ninonia daeta, como uma resposta evolutiva aos padrões de distribuição espacial de suas plantas hospedeiras e da atuação dos fatores bióticos de mortalidade.

Os Ithomiinae são encontrados principalmente em habitats sombreados, concentrando-se, nas épocas desfavoráveis do ano, em "bolsões" próximos a cursos d'água (Brown e Benson, 1974; Vasconcellos-Neto, 1980). Essas borboletas apresentam um padrão de voo característico (Papageorgis, 1974), relativamente lento, muitas vezes próximo ao chão, quando podem ser capturadas com relativa facilidade. Elas são bastante especializadas em seus hábitos alimentares, (Brown e Benson, 1974; Gilbert e Smiley, 1978) e, geralmente, um grande número de espécies pode ser encontrado numa área restrita (Brown e Benson, 1974; Gilbert e Smiley, 1978; Vasconcellos-Neto, 1980; Lamas e Pérez, 1983). Gilbert e Smiley (1978) sugerem, inclusive, que a limitação na diversidade de plantas hospedeiras das larvas impõe um limite superior à diversidade dos Ithomiinae que convivem numa determinada área.

Os machos sequestram precursores de feromônios sexuais de determinadas plantas (Boraginaceae em decomposição e flores de Compositae) (Pliske et al., 1976; Lamas e Pérez, 1983). Eles podem ser caracterizados pela presença de um pincel de cerdas na margem anterior de cada uma das asas posteriores (Barth, 1960), que parece desempenhar papel fundamental na biologia reprodutiva desses insetos (Boppré, 1984). As fêmeas, por sua vez, parecem prolongar sua produção de oócitos por meio de uma maior suprimimento de

nitrogênio na dieta (Dunlap-Pianka et al., 1977; Dunlap-Pianka, 1979), conseguido em frutos em decomposição e fezes de outros animais, especialmente aves (Ray e Andrews, 1980; Andrews, 1983).

Entre outros motivos, como salientou Gilbert (1969), a ocorrência simultânea de um grande número de espécies, a facilidade de observação e captura dos adultos e o grau de especialização nos hábitos alimentares das larvas, tornam os Ithomiinae um grupo de insetos "ideal" para estudos ecológicos.

1.4. Objetivos

O objetivo desse estudo foi investigar a distribuição espacial e temporal dos imaturos (ovos e larvas) de Hypothyris ninonia daeta sobre uma planta hospedeira, Solanum cernuum. Os esforços no trabalho de campo foram no sentido de se acompanhar o destino individual dos imaturos, sacrificando-se, assim, uma visão mais horizontal, quando as interações com outras populações poderiam ser pesquisadas.

A hipótese nula examinada foi se os ovos de H.n.daeta se encontravam distribuídos aleatoriamente sobre as plantas hospedeiras, não havendo época principal para oviposição nem discriminação entre sítios potenciais (hábitat, planta hospedeira individual, folha, sítio foliar).

2. MATERIAIS E METODOS

2.1. Area de Estudo

O presente estudo foi realizado na Reserva Biológica Municipal do Poço D'Anta, Juiz de Fora, MG (Figura 1), doravante referida apenas como RPA. Essa Reserva está situada a poucos quilômetros da Estação Meteorológica Principal de Juiz de Fora (MA/UFJF), onde foram obtidas as informações climatológicas aqui apresentadas, e cujas coordenadas são 21°46' Sul e 43°21' Oeste. A área total da RPA é de aproximadamente 2,77 km².

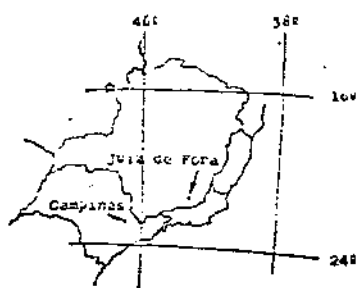
De acordo com o sistema de classificação de Koppen, o clima da região da bacia do rio Paraibuna, onde se encontra o município de Juiz de Fora, é do tipo Cwa (Staico, 1977): o verão é chuvoso, com temperaturas amenas, às vezes elevadas, e o inverno é seco e frio, porém sem geadas (Staico, 1977). Na Figura 2 são mostrados os diagramas climáticos para o município de Juiz de Fora no período 1973-82 e durante a realização deste estudo, 1983-85 (Apêndice 1). Os valores médios anuais para a temperatura do ar e a pluviosidade, no período 1973-82, foram iguais a 18,7° e 1494,8 mm, respectivamente. Em geral, a precipitação nos meses mais frios e secos do ano (junho a agosto) corresponde a menos de 5% do total anual. Enquanto isso, o período mais quente e

úmido atinge suas maiores médias em dezembro e janeiro. Durante o período 1983-85, merecem destaque os meses de fevereiro/84 e janeiro/85, quando a precipitação foi muito baixa e muito alta, respectivamente (Figura 2).

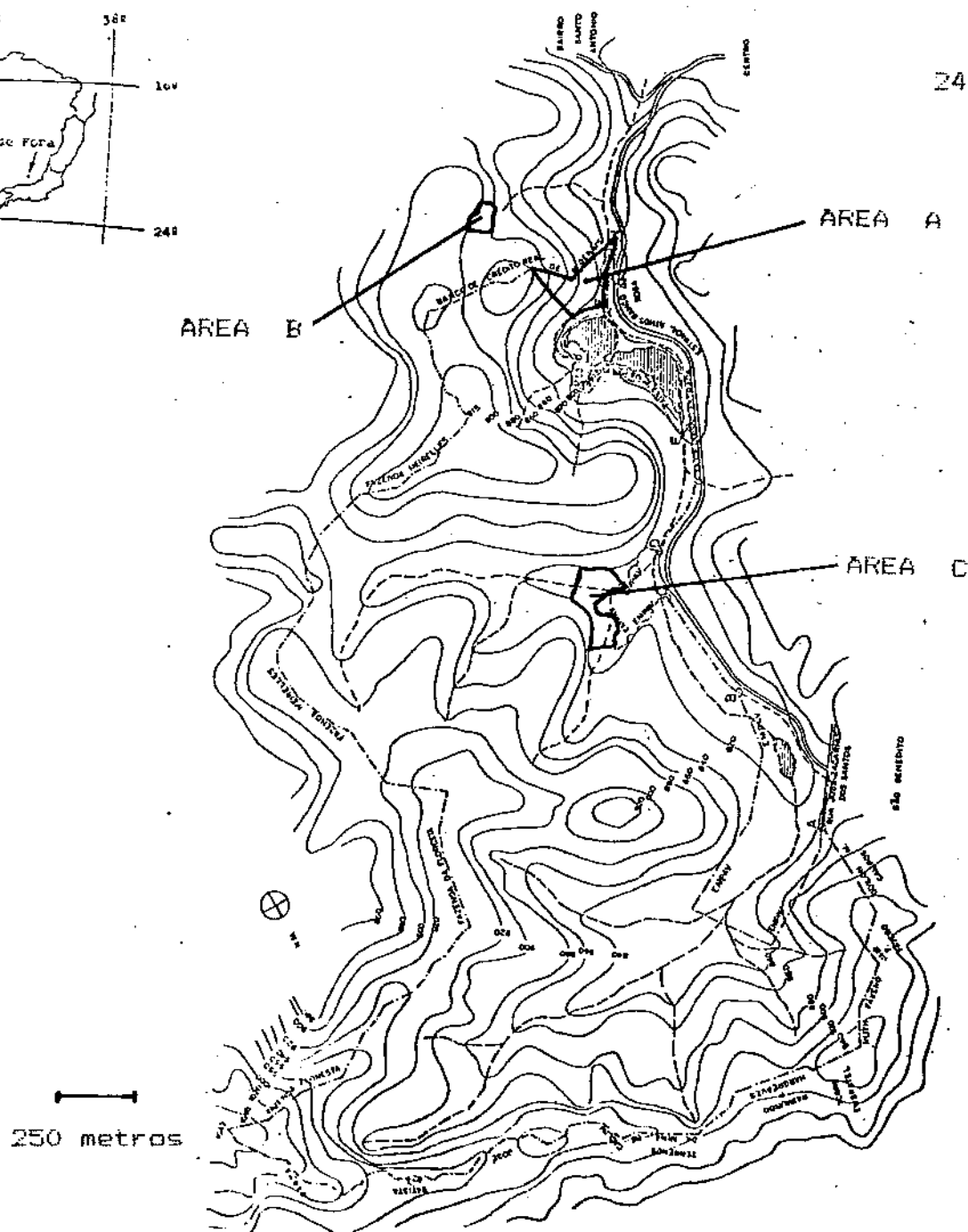
A vegetação primitiva do município de Juiz de Fora, como de toda a Zona da Mata mineira, faz parte do grande complexo da Floresta Atlântica (Rizzini, 1963), embora hoje predominem as "capoeiras" (Mercadante, 1973; Rizzini, 1979). A cobertura florestal da RPA é uma mata secundária, com manchas em graus variáveis de perturbação. Galhos secos, ramos e, até mesmo, troncos de árvores cortadas foram eventualmente retirados, embora as perturbações mais extensas acontecessem ao longo dos limites com as matas vizinhas. A topografia da região é acidentada e, dentro da RPA, as altitudes variam de 800 a 1042 metros.

Duas áreas, uma maior e mais sombreada (doravante referida como área A), compreendendo um conjunto de trilhas no interior e nas margens da mata, e uma segunda, menor (área B), compreendendo basicamente uma clareira ao redor de um afloramento rochoso, foram os sítios para as observações do presente estudo (Figura 1). Uma terceira área, comparável em tamanho com a área B, foi inicialmente visitada, mas logo abandonada, e, quando alguns comentários forem feitos às observações ali realizadas, ela será referida como área C.

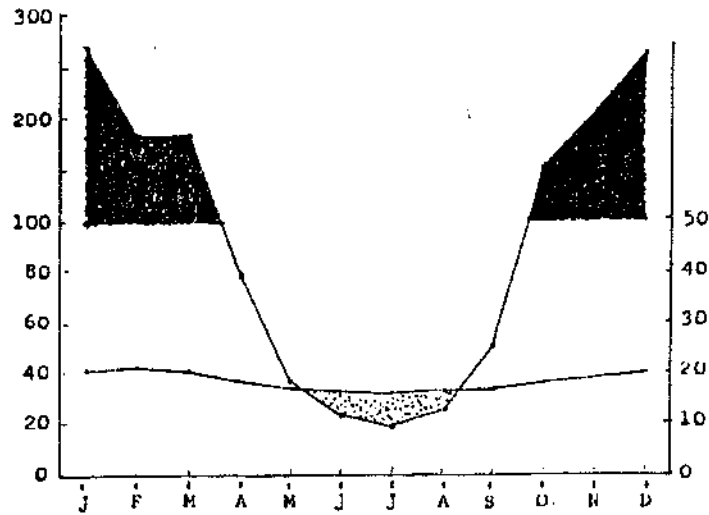
O principal período de realização deste estudo foi de janeiro de 1984 a junho de 1985 (doravante apenas as três primeiras letras serão usadas para se fazer referência aos meses do ano), num total continuado de 18 meses. Durante 1984 as visitas à RPA eram feitas, em média, a cada 7 dias, e a cada 10 dias em 1985. Em alguns meses, foram feitas diversas visitas em dias consecutivos.



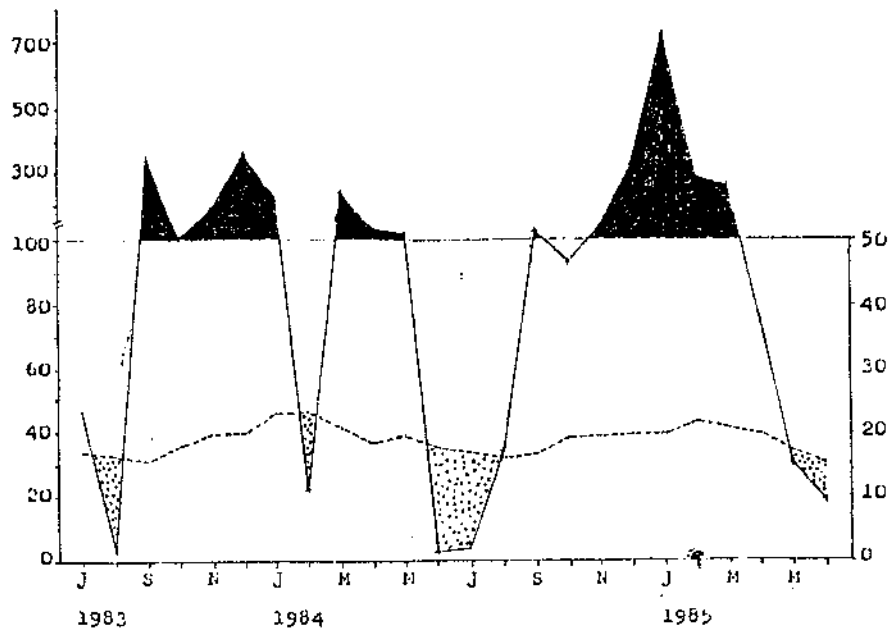
24



F I G U R A 1. Mapa da Reserva Biológica Municipal do Poço D'Anta (RPA), Juiz de Fora, MG. São mostrados os limites da Reserva, seus cursos d'água, as curvas de nível e as áreas de estudo, A, B e C, essa última abandonada. No destaque, um mapa da região sudeste, indicando os municípios de Juiz de Fora e Campina's. (Fonte do mapa: IPPLAN/PMJF.)



(B)



F I G U R A 2. Diagramas climáticos para o município de Juiz de Fora, MG, nos períodos: (A) 1973-82; (B) JUL/83 a JUN/85. A escala de pluviosidade está em milímetros e a de temperatura em graus centígrados. A área pontilhada indica aridez e as áreas em negrito períodos superúmidos (Walter, 1986). (Fontes: Staico, 1977; Depto. de Geociências/UFJF.)

2.2. Organismos Experimentais

2.2.1. O Fitófago

Hypothyris ninonia daeta (Boisduval, 1836), que se distribui amplamente por todo o sudeste brasileiro, é uma das 17 subespécies descritas para Hypothyris ninonia (Brown, 1979, 1980). Como outros Ithomiinae, as borboletas do gênero Hypothyris estão envolvidas em anéis miméticos e, supostamente, são presas impalatáveis para predadores generalistas (Brower e Brower, 1964; Ehrlich e Ehrlich, 1982; Brown, 1984a, b; Vasconcellos-Neto e Lewinsohn, 1984). Contudo, elas podem ser vítimas de predadores especialistas (Brown e Vasconcellos-Neto, 1976). As plantas hospedeiras mais importantes para as diversas espécies de Hypothyris pertencem ao gênero Solanum (Brown, 1980; Drummond e Brown, 1987).

Embora existam espécies de Hypothyris que depositam ovos agrupados na face superior das folhas de sua planta hospedeira (Young, 1977; DeVries, 1987), as fêmeas grávidas de H.n.daeta colam seus ovos, com cerca de 0,9 a 1,0 mm de altura e 0,75 a 0,85 mm de diâmetro máximo (P. C. Motta, com. pessoal), na face inferior das folhas de suas plantas hospedeiras.

2.2.2. A Planta Hospedeira

Solanum cernuum Vell. (Solanaceae) é uma planta perene, podendo alcançar ca. 5 a 6 m de altura; com folhas inteiras, desarmadas e pilosas, principalmente na sua face inferior, que é esbranquiçada; os ramos também são desarmados, cobertos por pêlos longos, principalmente nos trechos portando folhas. Essa espécie está incluída no sub-gênero Leptostemonum, que conta com um total de aproximadamente 450 espécies (Whalen, 1984). O sudeste brasileiro, particularmente Minas Gerais, é uma das regiões mais ricas em espécies deste sub-gênero (Whalen, 1984).

Solanum cernuum é uma solanácea encontrada com relativa facilidade no município de Juiz de Fora e arredores, geralmente crescendo na beira de matas. "Panacéia", em alusão a eventuais qualidades terapêuticas, e "braço-de-preguiça", em referência ao aspecto dos ramos pilosos, são nomes populares pelos quais essa solanácea é conhecida na região.

2.3. A Fenologia da Planta Hospedeira

No primeiro semestre de 1983, foram percorridas duas das principais trilhas existentes na RPA e escolhidas as 100 primeiras plantas de Solanum cernuum encontradas: 50 nas áreas A e B e 50 na área C. As plantas escolhidas foram as primeiras a serem encontradas, evitando-se apenas plantas muito altas, de difícil acesso. Perturbações causadas por interferência humana e dificuldades de acesso resultaram no abandono da área C, ainda em 1983. A preocupação, então, foi substituir o número de plantas perdidas.

Assim, em JAN/84, esse estudo começou com 63 plantas de S.cernuum nas áreas A e B, das quais 25 eram novas em relação ao conjunto amostrado em 1983. Foram incluídas mais 28 plantas em MAI/84 e, por fim, mais 5 em SET/84, num total de 96 plantas amostradas. Foram reconhecidas como plantas individuais aqueles caules que surgiam separadamente acima da superfície do solo.

Cada planta recebeu, quando vista pela primeira vez, uma etiqueta plástica numerada. Em MAI/84, para se ter maior segurança no reconhecimento de folhas individuais, quase todas as plantas receberam um pequeno anel plástico, colocado abaixo das primeiras folhas apicais. As poucas plantas que não receberam essa nova marcação em MAI/84 eram pequenas, com apenas 1 ou 2 folhas, e eventualmente vieram a

recebê-la. As plantas com ramificações receberam tantos anéis quantos eram os seus ramos. Em consequência da produção e perda de folhas, periodicamente estes anéis precisavam ser transferidos e recolocados abaixo das primeiras folhas.

Durante o período de JAN/84 a 15 de OUT/84, todas as plantas sob observação nas áreas A e B foram vistoriadas, quase sem exceção, no mesmo dia. A partir daquela última data e até 24 de DEZ/84, as visitas ficaram restritas às plantas crescendo na área A. O exame das plantas da área B foi reiniciado em 30 de DEZ/84. Durante os meses de 1985, as visitas às duas áreas foram feitas, quase sempre, em dias diferentes.

Em cada visita, era verificado o número de folhas presentes em cada planta e, comparando-se com as observações da visita anterior, e/ou pela posição do seu anel, registravam-se as folhas produzidas e/ou perdidas. Um broto foliar passava a ser registrado como folha pela combinação dos seguintes critérios: inclinação em relação ao seu ramo igual ou superior a 45° e uma coloração esverdeada predominante (as gemas e brotos foliares são esbranquiçados).

2.3.1. Demografia Foliar

Os dados obtidos sobre a produção foliar de Solanum cernuum foram analisados levando-se em consideração três diferentes objetivos. Em primeiro lugar, para investigar o que acontecia com a dinâmica foliar ao longo do ano, registrou-se o aparecimento de folhas novas, ignorando-se apenas os dados daquelas plantas que tiveram um período continuado de observações inferior a 12 meses. Além disso, como as plantas, depois de um corte ou desfolhamento, mostraram uma produção aparentemente compensatória de folhas (Crawley, 1983; Mooney e Chiariello, 1984; Fitter, 1986), desenvolvendo rapidamente novas brotações, as folhas produzidas até um período de cinco quinzenas imediatamente depois daqueles incidentes foram ignoradas.

Em segundo lugar, para investigar a expectativa de vida de folhas individuais. Para tanto, foram consideradas apenas aquelas folhas que caíram naturalmente, ou seja, não foram perdidas em razão de interferência humana ou inteiramente consumidas por fitófagos. Foram construídas curvas de sobrevivência (lx) e calculados valores para a expectativa de vida (ex) para os conjuntos de folhas produzidas mensalmente em 1984 (Southwood, 1978; Ricklefs, 1979). Além de investigar a existência de eventuais diferenças mensais, os dados de 1984 foram agrupados, e comparados entre si,

mais ou menos de acordo com as estações do ano: JAN a ABR (a maior parte do verão, período com muitas chuvas e temperaturas elevadas); MAI a AGO (a maior parte do outono e a parte mais rigorosa do inverno, período seco e com as temperaturas mais baixas do ano) e SET a DEZ (final do inverno, toda a primavera e início do verão, a pluviosidade e a temperatura do ar aumentam gradativamente). Como o número de folhas adequado para essa análise foi relativamente pequeno, não foram investigadas diferenças na expectativa de vida das folhas das plantas das áreas A e B.

Por fim, para investigar se as folhas de diferentes classes etárias foram usadas apenas em função de suas abundâncias relativas ou se as fêmeas de H.n.daeta colocaram ovos de maneira mais ou menos seletiva. Aqui, para todas as plantas com pelo menos um registro de imaturo, foram confrontadas as idades das folhas usadas contra as folhas sem ovos. Foram incluídas todas as folhas não consideradas nas duas análises anteriores.

Com o objetivo de aproveitar os primeiros dados obtidos para as plantas de S.cernuum amostradas, tanto no conjunto de JAN como no de MAI/84, foi feita uma estimativa, a posteriori, para a idade das folhas inicialmente presentes e cuja idade real era desconhecida. Levando-se em conta as diferenças observadas na produção de folhas novas, por

plantas de tamanhos diferentes e em diferentes épocas do ano, o método adotado foi o seguinte:

(1) plantas de JAN/84. O número de folhas presentes numa planta individual foi dividido em dois subconjuntos: a metade superior e a metade inferior. Admitiu-se, então, que as folhas da metade superior teriam sido produzidas nas quinzenas imediatamente anteriores, na razão de 1 folha por quinzena. Enquanto isso, as folhas mais velhas teriam sido produzidas nos meses imediatamente anteriores ao surgimento da última folha da metade mais jovem, na razão de 1 folha por mês.

(2) Plantas de MAI/84. O número de folhas presente também foi dividido em subconjuntos. Admitiu-se que as folhas da metade mais jovem teriam sido produzidas nos meses imediatamente anteriores, na razão de 1 folha por mês até JAN/84, quando, até DEZ/83, as folhas teriam sido produzidas na razão de 1 folha por quinzena. Antes de DEZ/83 volta-se a uma produção na razão de 1 folha por mês.

2.3.2. Outras Variáveis da Planta Hospedeira

Para se ter uma idéia sobre eventuais relações entre a altura das plantas e a biomassa foliar de Solanum cernuum, em três ocasiões (durante o primeiro semestre de 1983, MAI/84 e JUL/85), foi medido o comprimento do caule das plantas então sob observação.

Ainda durante o primeiro semestre de 1983, calculou-se um índice para a área das folhas de S.cernuum (maior comprimento x maior largura). O procedimento adotado foi o de medir o comprimento e a largura de 1/3 de todas as folhas, escolhidas por sorteio, presentes numa planta, sendo que no mínimo 2 folhas foram medidas, mesmo naquelas com menos de 6 folhas. Estimou-se, também, o dano foliar médio das plantas então sob observação. A quantidade da área foliar removida foi avaliada visualmente e as plantas foram classificadas de acordo com os seguintes códigos: A (0 %); B (0 a 6,25 %); C (6,25 a 12,5 %); D (12,5 a 25 %); E (25 a 50 %); F (50 a 100 %) e G (100 %). Essa mesma classificação foi utilizada na avaliação do dano em folhas individuais.

2.4. Os Imaturos da Borboleta

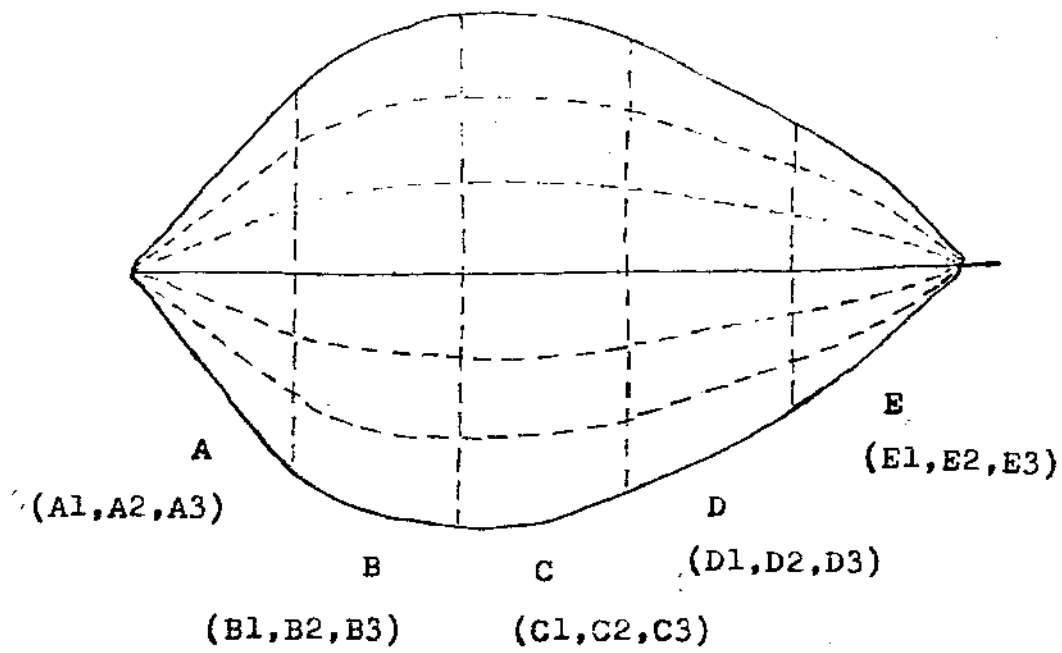
2.4.1. O Registro de Ovos e Larvas

Durante a inspeção das plantas, foram feitos, sempre que necessários, os seguintes registros sobre os imaturos de Hypothesis ninonia daeta:

- (a) número de ovos viáveis (= ovos aparentemente sem danos e/ou parasitas); identificação da(s) folha(s) com ovos e identificação do sítio foliar em que os ovos foram encontrados (Figura 3);
- (b) número de ovos parasitados e/ou inviabilizados de outras maneiras (sugados, amassados, etc.);
- (c) número de larvas presentes; identificação da(s) folha(s) com larvas; identificação do estágio larval; medida do maior comprimento das larvas e, a partir de NOV/84, medida da maior largura da cápsula cefálica.

Para a identificação do sítio foliar em que os ovos foram encontrados, as folhas de S.cernuum foram divididas em 15 sub-áreas de cada lado da nervura principal (Figura 3). Este procedimento, garantiu o reconhecimento de ovos individuais, além de permitir a investigação de eventuais preferências por sítios foliares na oviposição das fêmeas de Hypothesis ninonia daeta.

Para fins de comparações sazonais, os meses que compõem este estudo foram reunidos em três períodos: JFMA/84 (JAN a ABR/84); Outros (MAI a DEZ/84; mais MAI-JUN/95); JFMA/85 (JAN a ABR/85).



F I G U R A 3. Divisão das folhas de Solanum cernuum para a investigação de preferências por sub-áreas foliares na oviposição das fêmeas de Hypothenemus ninonia daeta.

2.4.2. Crescimento Larval e a Duração dos Estágios Imaturos

Para se conhecer a duração do estágio de ovo de Hypothyris ninonia daeta, foram coletados, ao longo desse estudo, alguns ovos aparentemente viáveis e para os quais se tinha certeza sobre a data em que foram colocados. Nessas coletas, foi recortada a área foliar imediatamente circunvizinha e os ovos foram acondicionados em pequenos frascos (com cerca de 10 cm³), tampados de modo a não impedir a livre circulação do ar. Registrou-se a data de eclosão e as larvas foram transferidas para plantas de Solanum cernuum, anteriormente transplantadas e crescendo em dois jardins domésticos.

O encontro, em visitas sucessivas, de uma mesma larva individual permitiu estimar a taxa de crescimento no campo, de acordo com a fórmula:

$$TCD = (CF / CI)^{1/t},$$

onde: TCD é a taxa de crescimento diário; CF é o comprimento final; CI é o comprimento inicial; t é o tempo transcorrido, em dias, entre as duas medições da larva.

A identificação das larvas em diferentes estádios e as medições do comprimento do corpo e da cápsula cefálica permitiram estimar valores limites (Nijhout, 1975) para os diferentes estádios larvais (Tabela 1).

T A B E L A 1

Estádio larval de Hypothyris ninonia daeta, em função do comprimento do corpo e da largura da cápsula cefálica.

Estádio	Comprimento (mm)	Largura (mm)
1	< 4,0	< 0,5
2	4,0 - 7,9	0,5
3	8,0 - 13,9	1,0
4	14,0 - 21,9	1,5
5	> 22,0	2,0

2.4.3. Sobrevivência dos Imaturos

Durante esse estudo, um ovo, visto em JAN/84, que eclodiu e cuja larva foi encontrada pela última vez no seu segundo estágio, em FEV/84, é uma observação indicando ovo de JAN/84 que produziu larva de segundo estágio. De modo semelhante, uma larva encontrada inicialmente em MAR/84 e vista pela última vez, em ABR/84, já no terceiro estágio, indica larva de terceiro estágio para MAR/84.

As larvas de H.n.daeta normalmente não deixam suas plantas hospedeiras até o final do quinto estágio. Assim, admite-se que o desaparecimento de ovos e larvas entre duas visitas consecutivas representa mortalidade.

Como o esforço para inspeção de imaturos variou ao longo dos meses, a consistência nas comparações entre períodos com diferentes números de visitas foi testada. Para tanto, os dados obtidos numa visita mensal única foram confrontados com os dados acumulados em todas as visitas daquele mês. Os dados de uma visita mensal única foram aqueles registrados exclusivamente num dia intermediário do mês, separado, sempre que possível, 30 dias das duas visitas correspondentes nos meses vizinhos.

Os dados mensais foram somados e foram feitas comparações entre os três períodos sazonais em que se

dividiu esse estudo. Foram construídas tabelas de vida e calculados valores para lx e $1000 qx$ (a taxa de mortalidade por cada 1000 indivíduos começando o estágio) (Southwood, 1978; Ricklefs, 1979).

Levando-se em conta as estimativas para a duração de cada estágio e os valores obtidos para a sobrevivência em cada um deles, pode-se calcular a probabilidade de sobrevivência diária dos imaturos de H.n.daeta, de acordo com a fórmula:

$$PSD = (N_{i+1} / N_i)^{1/t_i}$$

onde: PSD é a probabilidade de sobrevivência diária; N_{i+1} é o número de imaturos começando o estágio ($i + 1$); N_i é o número de imaturos começando o estágio (i); t é a duração em dias do estágio (i).

Levando-se em conta este último resultado, pode-se calcular uma expectativa de vida para os ovos de H.n.daeta, de acordo com a fórmula (Cook et al., 1971):

$$ex = - 1 / \ln (PSD).$$

2.4.4. Distribuição Espacial e Temporal dos Imaturos

Além de se investigar diferenças temporais no número de imaturos de Hypothesis ninonia daeta encontrados nas plantas de Solanum cernuum amostradas, foram investigadas possíveis diferenças em quatro níveis de distribuição espacial dos imaturos: habitats, planta hospedeira individual, folha e sub-área foliar.

Para investigar eventuais diferenças no uso das plantas de S.cernuum crescendo nas áreas A e B e entre diferentes épocas do ano, os números absolutos de imaturos de Hypothesis ninonia daeta foram normalizados em relação ao número de folhas presentes nos respectivos períodos de amostragens. Para tanto, o número de imaturos encontrados mensalmente foi dividido pelo total de folhas inspecionadas. De modo semelhante ao que foi feito na investigação da sobrevivência dos imaturos, os dados foram testados para verificar se haveria diferenças significativas ao se comparar aqueles obtidos numa única visita com a soma dos dados mensais.

De modo semelhante, para descobrir eventuais diferenças no uso de plantas individuais de S.cernuum, os números de imaturos encontrados foram normalizados de acordo com o total de meses com registros, o total de inspeções para imaturos e o total de folhas inspecionadas da planta.

Testou-se, ainda, se o número de imaturos encontrados era uma função da biomassa foliar disponível nas plantas amostradas. Para tanto, foi calculado para cada planta o seu número médio mensal de folhas, dividindo-se o seu número total de folhas pelo número de meses amostrados.

Foram comparadas as quantidades relativas de ovos encontrados em folhas de diferentes classes etárias, nos três primeiros meses de 1984 e 1985. O pequeno número de imaturos encontrados impediu que análises semelhantes fossem feitas em outros meses. A hipótese nula testada foi de que os ovos se distribuem em folhas independentemente de suas respectivas classes etárias. Além disso, levando-se em consideração apenas as folhas nascidas em DEZ/84, sua contribuição relativa ao conjunto total de folhas, nos meses de 1985, foi comparada com as porcentagens relativas de ovos encontrados.

Se a distribuição dos ovos de Hypothyris ninonia daeta na face inferior das folhas de S.cernuum fosse aleatória, diferentes sub-áreas conteriam números de ovos de acordo com sua área relativa. Para testar essa hipótese, os ovos e algumas larvas de primeiro estágio, geralmente com restos do ovo próximo e para os quais se tinha segurança do ponto exato de colocação na folha, encontrados em plantas das áreas A e B, foram somados e confrontados com a contribuição relativa de cada sub-área na composição da superfície foliar

total. As plantas que nunca tiveram um registro de imaturo foram excluídas desses cálculos. Além disso, alguns ovos, por se encontrarem em pontos mais ou menos indistintos entre duas sub-áreas, principalmente em folhas pequenas, foram ignorados.

2.4.5. Análise do Fator-k

Com as três gerações sucessivas de Hypothyris ninonia daeta, pode-se investigar, por meio da análise do fator-k (Varley, et al. 1973), que fontes de variação nas taxas de sobrevivência em diferentes estágios são particularmente importantes para a dinâmica populacional. O valor de k para a mortalidade durante cada estágio é a diferença entre o logaritmo comum do número de indivíduos entrando naquele estágio e no estágio posterior, assim, o valor de k para o estágio de ovo é igual a:

$$k_0 = \log N_0 - \log N_1,$$

onde: N_0 é o número de ovos; N_1 é o número de larvas de primeiro estágio.

A mortalidade total da geração (K) é calculada simplesmente somando-se todos os valores obtidos de k.

As análises estatísticas feitas neste estudo foram baseadas em Sokal e Rohlf (1981) e Bhattacharyya e Johnson (1977). Deve-se notar que os resultados para o teste-G, frequentemente empregado nesse estudo, referem-se aos valores corrigidos pelo método de Williams (Sokal e Rohlf, 1981, p. 704). Além disso, o nível de significância mínimo admitido nos diferentes testes utilizados é $p < 0,05$.

2.5. Oleria aquata (Weymer, 1875) e Solanum swartzianum Roem. e Schult.

No início desse estudo, em JAN/84, foi observada a presença de uma segunda espécie de Ithomiinae, Oleria aquata, alimentando-se nas folhas de Solanum cernuum. As larvas dessa espécie, com uma cápsula cefálica escura, são facilmente diferenciadas daquelas de Hypothyris ninonia daeta, que têm uma cápsula cefálica amarronzada. Com a vista desarmada, no entanto, a distinção entre os ovos das duas espécies é menos segura. Apesar das precauções tomadas, é possível que alguns ovos de O.aquata tenham sido considerados como de H.n.daeta, principalmente nos primeiros meses de 1984. A partir de NOV/84 foi usada uma lupa de mão para uma distinção mais segura dos ovos dessas duas espécies. Muito embora as larvas também pudessem ser vistas em folhas mais jovens de S.cernuum, a maioria dos ovos de O.aquata encontrados estavam em folhas velhas.

Solanum swartzianum é uma planta perene, atingindo alturas um pouco menores que S.cernuum (ca. 3 a 4 m). Plantas individuais geralmente possuem muitas folhas, que raramente ultrapassam os 10 cm. Em FEV/84 foram encontrados imaturos de H.n.daeta sobre S.swartzianum. O caráter eventual dessas observações e o pequeno número de ovos e larvas encontrado, inibem maiores considerações. Deve-se

notar, contudo, que essa planta é explorada por várias espécies de Ithomiinae (Drummond e Brown, 1987) e a real extensão do seu uso por H.n.daeta na RPA carece de investigação mais detalhada.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. A Fenologia da Planta Hospedeira

O número médio de folhas para as plantas de Solanum cernuum amostradas nas áreas A e B, considerando-se os dados obtidos na segunda quinzena de cada mês, ao longo do período JAN/84 a JUN/85, é apresentado na Fig. 4 e na Tabela 2.

Para os 18 meses que durou esse estudo, o número médio de folhas foi de 7,83 para as plantas da área A e de 6,23 para as plantas da área B, levando-se em conta os dados relativos à segunda quinzena de cada mês. Muito embora, no início das observações, as plantas crescendo nas duas áreas tivessem números comparáveis de folhas, a partir de MAI/84 as plantas da área A sempre tiveram um maior número médio de folhas por planta.

Em ambas as áreas, o número médio de folhas/planta foi menor durante o inverno, com os valores mínimos sendo registrados em AGO/84: $X_A = 6,19$ ($N = 31$; $s = 2,60$) e $X_B = 4,27$ ($N = 26$; $s = 1,91$). Enquanto isso, os maiores valores foram anotados durante o verão: $X_A = 9,63$ ($N = 30$; $s = 5,17$; em MAR/85) e $X_B = 6,92$ ($N = 25$; $s = 2,27$; em DEZ/84; sendo, ainda, $X_B = 6,68$ ($N = 25$; $s = 2,29$) em MAR/85). Os resultados obtidos com a análise de variância (ANOVA), fazendo-se uma comparação pareada (Sokal e Rohlf, 1981, p.

357), mostram que as plantas das áreas A e B tinham significativamente mais folhas no verão que no inverno (Tabela 3).

A Fig. 5 apresenta a distribuição de tamanho das plantas de S.cernuum para JAN/84 e JAN/85. Após esse intervalo anual, as plantas da área A apresentavam um maior número médio de folhas por planta, além de um aumento gradativo na variância desses números. A partir de OUT/84 as diferenças nas variâncias tornam-se significativas (Tabela 2). Com o passar do tempo, essa tendência pode aumentar a hierarquia de tamanhos das plantas, um fenômeno comumente observado em populações vegetais (Harper, 1977; Solbrig e Solbrig, 1984; Hutchings, 1986; Silvertown, 1987). Contudo, os resultados obtidos com a análise de variância (ANOVA), fazendo-se uma comparação pareada, mostram que as plantas das áreas A e B tinham números comparáveis de folhas nos meses de JAN/84 e JAN/85 (Tabela 4).

Na Fig. 6 são mostradas as quantidades relativas de folhas produzidas e perdidas por folha presente no início de cada mês, nas plantas das áreas A e B. O padrão observado nessa figura é muito semelhante ao que seria obtido levando-se em conta o número de folhas produzido por planta presente no início de cada mês (colunas PrP e PeP, Tabela 2).

Os dados de produção foliar das plantas das áreas A e B foram analisados separadamente. Três fatores foram testados para se verificar qual deles previa melhor a produtividade foliar mensal. Os resultados mostram que para as plantas da área A a pluviosidade e para as plantas da área B a idade foliar média (Seção 3.1.1) no início de cada mês foram os melhores indicadores (Tabela 5). Mais interessante, pois é uma variável independente da planta hospedeira, o teste de regressão entre a pluviosidade e a produção foliar das plantas da área B produziu resultados quase significativos.

De modo semelhante, foram feitas análises com os valores de perda mensal de folhas e os três fatores mostrados na Tabela 5. Nenhum teste de regressão produziu resultados significativos para as plantas da área B. Ao contrário, para as plantas da área A, tanto a idade foliar média ($r^2 = 0,51$; $N = 18$; $p < 0,05$) como a pluviosidade ($r^2 = 0,48$; $N = 18$; $p < 0,05$) produziram resultados significativos. Parece que mais chuvas permitiram que mais folhas novas fossem produzidas, ao menos para as plantas da área A, o que resultou em mais folhas velhas sendo perdidas. Um teste de regressão entre o número de folhas produzidas contra o número de folhas perdidas produziu resultados significativos quando os dados de produção foliar foram confrontados com os dados de perda do mês seguinte ($r^2 = 0,48$; $N = 17$; $p < 0,05$). Pelo menos em parte, o número de

folhas perdidas num mês depende do número de folhas que foram produzidas no mês anterior.produzido.

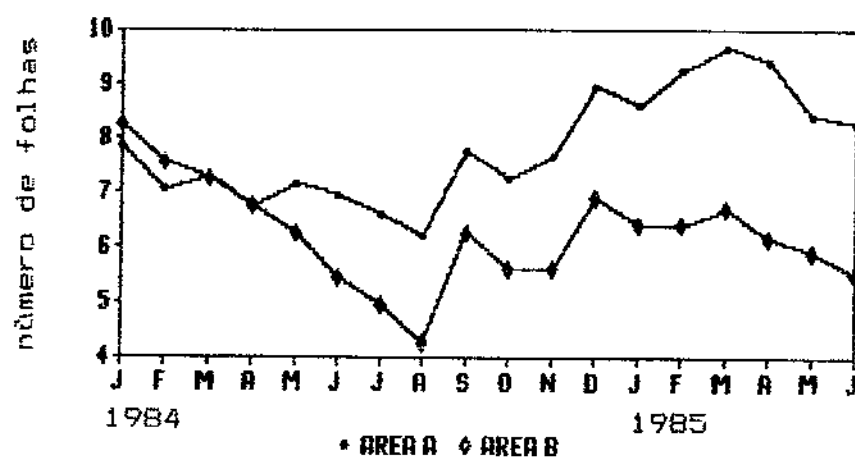
Os resultados mostram que a variação mensal na produção de folhas foi maior do que a variação em perda. Além do que, de um mês para outro essas variações foram maiores nas plantas da área B, talvez pelo fato das plantas estarem crescendo num habitat mais sujeito à variações acentuadas nos fatores físicos, como, por exemplo, temperatura do ar e do solo, velocidade do vento e a quantidade de água nas camadas superficiais do solo (Harper, 1977; Lee, 1978; Brokaw, 1985).

Aconteceram picos na produção de novas folhas no final do inverno (SET/84) e no final da primavera (DEZ/84), e a produção permaneceu alta durante a maior parte do verão de 1985. A precipitação foi bem maior no verão de 1985 do que no ano anterior (Fig. 2) e isso talvez explique a maior produtividade registrada para 1985.

A perda de folhas tende a acompanhar, com um certo atraso e sem picos tão acentuados, o ritmo da produção de novas folhas. Parece que quanto maior a taxa de produção de folhas novas, maior será a taxa de perda de folhas velhas a seguir. Embora uma ou outra planta estivesse crescendo em tamanho e aumentando o número total de folhas retidas,

parece que, na maioria das vezes, as plantas estavam apenas substituindo folhas velhas.

As considerações feitas nos últimos parágrafos concordam com as conclusões de Jackson (1978) sobre a sazonalidade na produção e perda de folhas: plantas crescendo em regiões de moderada sazonalidade na temperatura e de pequena a moderada sazonalidade na umidade relativa do ar, como é o caso do município de Juiz de Fora (Fig. 2), têm a estação quente do ano como o período ótimo para a produção de folhas novas. Além disso, durante o inverno, o estresse de umidade em áreas florestadas não é suficiente para impedir que seja mais vantajoso a retenção das folhas velhas até a chegada do verão (Jackson, 1978).



F I G U R A 4. Número médio de folhas das plantas de *Solanum cernuum* amostrados nas áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85.

TABELA 2.

Dinâmica foliar das plantas de Solanum cernuum, nas áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85: número médio de folhas/planta (X) e seu desvio padrão (s); folhas produzidas (PrP) e perdidas (PeP) por planta; folhas produzidas (PrF) e perdidas (PeF) por folha.

	X	s	PrP	PrF	PeP	PeF
Area A						
JAN/84	7,87	2,564	0,870	0,110	1,087	0,138
FEV	7,05	1,962	0,857	0,122	1,381	0,196
MAR	7,29	2,004	1,000	0,137	0,762	0,105
ABR	6,75	2,149	0,600	0,089	1,050	0,156
MAI	7,13	2,529	0,867	0,122	0,633	0,089
JUN	6,97	2,483	0,484	0,069	0,484	0,069
JUL	6,58	2,349	0,258	0,039	0,613	0,093
AGO	6,19	2,600	0,452	0,073	0,806	0,130
SET	7,73	3,269	2,200	0,284	0,667	0,086
OUT	7,27	3,183+	0,967	0,133	1,100	0,151
NOV	7,63	3,264++	1,033	0,135	0,533	0,070
DEZ	8,94	3,540+	2,742	0,307	1,258	0,141
JAN/85	8,58	3,836++	1,774	0,207	1,710	0,199
FEV	9,23	4,595++	1,839	0,199	1,097	0,119
MAR	9,63	5,169++	1,433	0,149	0,900	0,093
ABR	9,41	5,422++	0,793	0,084	0,931	0,099
MAI	8,41	5,480++	0,667	0,079	0,741	0,088
JUN	8,27	5,265++	0,462	0,056	0,808	0,098

TABELA 2. (cont.)

	X	s	PrP	PrF	PeP	PeF
Area B						
JAN/84	8,23	3,750	0,882	0,107	0,882	0,107
FEV	7,53	3,466	1,235	0,164	1,765	0,234
MAR	7,25	3,235	0,812	0,112	0,688	0,095
ABR	6,75	2,745	1,000	0,148	1,188	0,176
MAI	6,24	2,619	0,680	0,109	0,440	0,071
JUN	5,44	2,501	0,400	0,074	1,200	0,221
JUL	4,96	2,126	0,308	0,062	0,769	0,155
AGO	4,27	1,909	0,462	0,108	1,154	0,270
SET	6,24	2,403	2,440	0,391	0,440	0,071
OUT	5,61	1,877+	0,304	0,054	0,783	0,140
NOV	5,62	1,861++	1,125	0,200	0,292	0,052
DEZ	6,92	2,272+	1,360	0,197	0,600	0,087
JAN/85	6,42	1,886++	1,292	0,201	1,375	0,214
FEV	6,42	2,145++	1,333	0,208	1,167	0,182
MAR	6,68	2,286++	0,800	0,120	0,360	0,054
ABR	6,16	1,864++	0,800	0,130	1,000	0,162
MAI	5,91	2,087++	0,478	0,081	0,522	0,088
JUN	5,48	2,020++	0,435	0,079	0,783	0,143

Obs.: o teste-F produziu diferenças significativas nas variâncias do número de folhas/planta nas duas áreas nos meses indicados: (+): $p < 0,05$ e (++) : $p < 0,01$.

T A B E L A 3.

Resultados da análise de variância (ANOVA) comparando o número de folhas nas plantas de Solanum cernuum nas áreas A e B em AGO/84 e MAR/85 (Grupos).

Fonte	gl	SQ	MQ	F
Grupo	1	858,7	858,7	11,96 (p < 0,001)
Dentro	44	10987,6	249,7	3,48 (p < 0,001)
Erro	44	3159,3	71,8	
Total	89	15005,6		

Obs.: SQ: soma dos quadrados; MQ: quadrados médios; F: valor de F; gl: graus de liberdade.

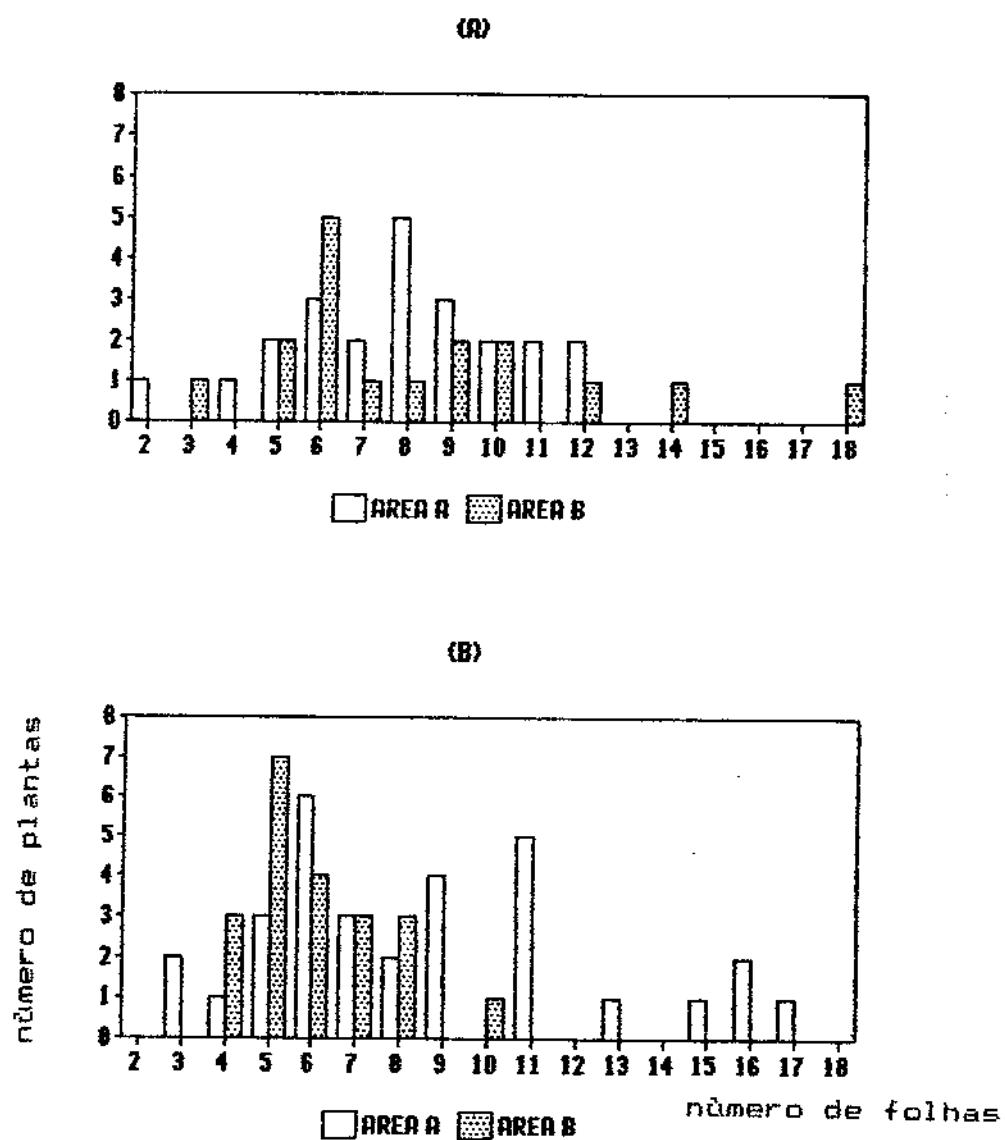


FIGURA 5. Distribuição de tamanho das plantas de Solanum cernuum amostradas nas áreas A e B, de acordo com o número de folhas: (A) em JAN/84; (B) em JAN/85.

TABELA 4.

Resultados da análise de variância (ANOVA) comparando o tamanho das plantas de Solanum cernuum nas áreas A e B em JAN/84 e JAN/85 (Grupos).

Fonte	gl	SQ	MQ	F
Grupo	1	66,3	66,3	0,86 (p >> 0,05)
Dentro	37	5641,7	152,5	1,98 (p < 0,05)
Erro	37	2853,2	77,1	
Total	75	8561,2		

Obs.: SQ: soma dos quadrados; MQ: quadrados médios; F: valor de F; gl: graus de liberdade.

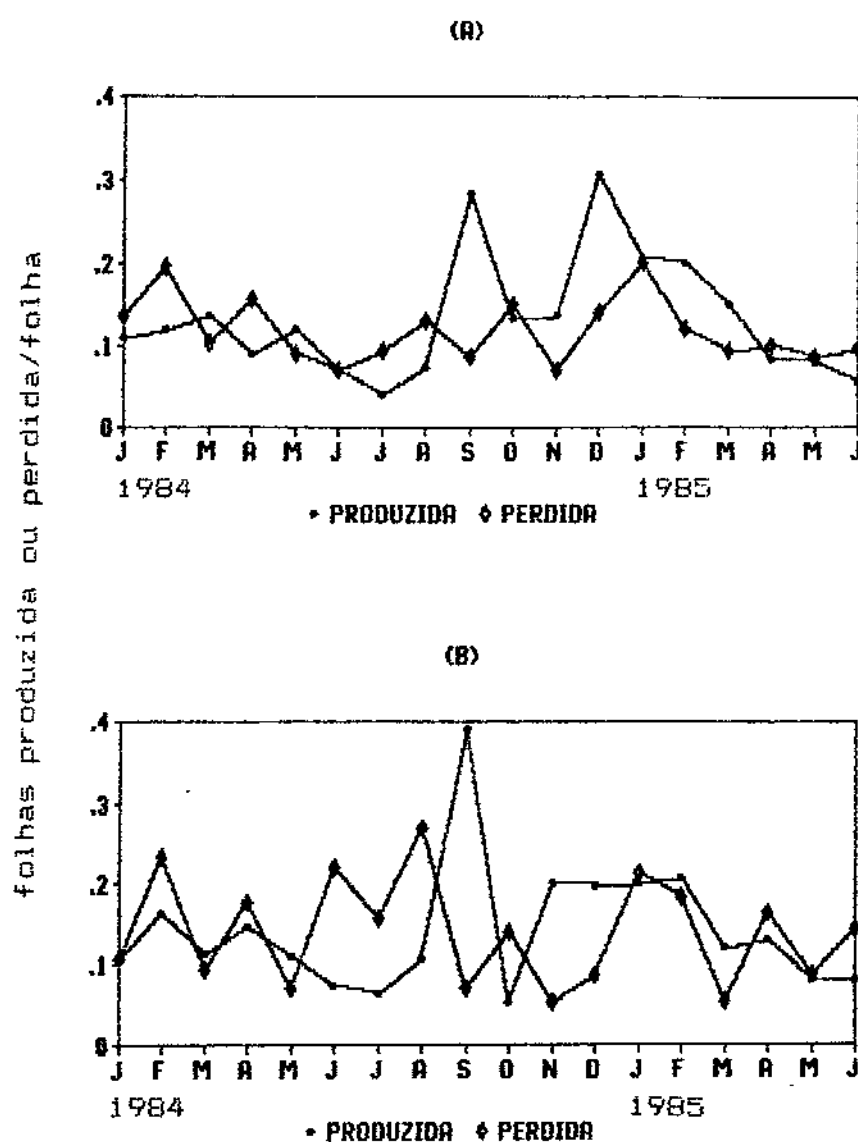


FIGURA 6. Média mensal de folhas produzidas e perdidas por folha de Solanum cernuum presente no início do mês: (A) na área A; (B) na área B.

T A B E L A 5.

Resultados da análise de regressão entre a pluviosidade, a temperatura média do ar, a idade foliar média e a produção de folhas pelas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B. Mostra-se a equação da reta apenas nos dois casos com valores significativos.

Fator	t	r ²	Reta
Area A			
Pluviosidade	2,41	0,52	$Y = 0,00022X + 0,101$
Temperatura	1,06	0,26	
Idade Foliar	-1,86	-0,42	
Area B			
Pluviosidade	1,14	0,27	
Temperatura	0,31	0,08	
Idade Foliar	-2,25	-0,49	$Y = -0,00256X + 0,38$

3.1.1. Demografia Foliar

A idade foliar média para as plantas de Solanum cernuum amostradas nas áreas A e B, considerando-se os dados obtidos na segunda quinzena de cada mês, ao longo do período JAN/84 a JUN/85, é apresentada na Fig. 7 (valores numéricos no Apêndice 2). A idade foliar média sempre foi maior para as plantas da área A, o que sugere, juntamente com os dados sobre produção e perda de folhas (Fig. 6), um tempo de vida mais longo para as folhas da área A. Deve-se observar que a idade das folhas presentes já no início do estudo são aproximações. Contudo, uma eventual subestimação da idade foliar naquele período estaria apenas deslocando os respectivos trechos das curvas, não alterando o seu comportamento geral.

A idade foliar média foi maior no inverno, com os valores máximos sendo registrados em AGO/84: $X_A = 149,18$ ($N = 218$; $s = 5,21$) e $X_B = 116,62$ ($N = 111$; $s = 4,64$) dias. Enquanto isso, as médias mais baixas foram registradas no verão, atingindo seus valores mínimos em FEV/85: $X_A = 83,37$ ($N = 310$; $s = 5,39$) e $X_B = 70,89$ ($N = 164$; $s = 4,02$) dias, ou seja, em FEV/85 as folhas das plantas amostradas estavam, em média, 55,9% (A) e 60,8% (B) mais jovens do que em AGO/84. Os resultados obtidos com a análise de variância (ANOVA) mostram que as diferenças na idade foliar média

entre as duas áreas não são significativas, embora sejam altamente significativas comparando-se épocas distintas dentro de cada área (AGO/84 vs. FEV/85) (Tabela 6).

Na Fig. 8 estão representadas as variações mensais na estrutura etária das folhas, apresentando-se a contribuição relativa de cada classe etária, em porcentagem do total presente ao final de cada mês (valores numéricos no Apêndice 3). A contribuição relativa das folhas mais velhas foi maior no inverno, atingindo seus maiores valores em AGO, na área A, com 55% do total de folhas, e JUL, na área B, com 38% do total de folhas. No primeiro semestre de 1985 também houve um aumento gradativo na contribuição relativa das folhas mais velhas, chegando, em JUN/85, a 51% na área A e 31% na área B. Uma tendência mais ou menos contrária a essa foi apresentada pelas folhas mais jovens, de modo que, ao final do período de maior produtividade (MAR), cerca de 70% das folhas presentes tinham sido produzidas depois de DEZ/84 (Fig. 8). Fenômeno semelhante deve ter ocorrido no final do verão de 1984.

Esses resultados indicam que foi em meados do verão (JAN e FEV) a época do ano em que, em média, um maior número de folhas/planta, e de folhas mais jovens, estavam presentes na população.

Levando-se em conta essas considerações, pode-se indagar se a expectativa de vida foi a mesma para as folhas produzidas em épocas distintas do ano. Na Fig. 9 são mostrados a sobrevivência (lx) e na Tabela 7 os valores encontrados para a expectativa de vida (ex) das folhas produzidas em 1984 (valores numéricos no Apêndice 4). Na Fig. 10A apresenta-se a sobrevivência média para as folhas de S.cernuum produzidas em cada um dos quadrimestres de 1984, quando se pode notar uma certa tendência decrescente. Enquanto isso, a Fig. 10B mostra uma curva de sobrevivência média para todas as folhas produzidas de JAN a SET/84 (os meses OUT-DEZ não foram considerados pela falta de dados nas últimas classes).

Existem poucas informações sobre a longevidade de folhas de plantas tropicais e suas implicações em outros aspectos da vida da planta (e. g., Bentley, 1979) e nas interações com outros organismos (e. g., Opler, 1978; Coley, 1980). Em ambas as áreas visitadas nesse estudo foram registrados casos de plantas que retiveram folhas por mais de um ano, entre as quais estavam plantas com uma reduzida produção foliar. Um máximo de longevidade foi registrado para a planta 20: uma folha produzida na segunda quinzena de MAR/84 ainda estava retida 15 meses depois, em JUN/85.

Para investigar diferenças na longevidade, foram comparados os números de folhas perdidas, em relação ao

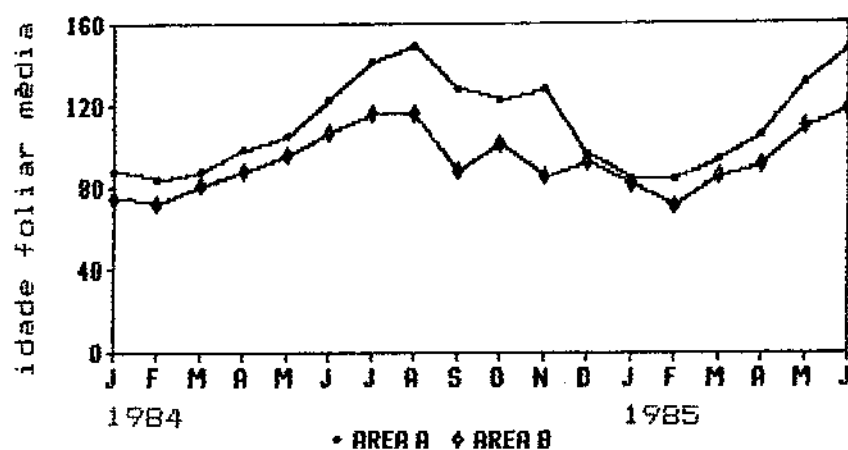
total de folhas produzidas em cada mês, transcorrido um período fixo e arbitrário de 6 meses (um número próximo ao maior valor obtido para a expectativa de vida das folhas nascidas em 1984; Tabela 7). A Fig. 11 mostra a porcentagem de folhas perdidas em relação ao total produzido em cada mês. O resultado obtido no teste-G para essa comparação entre os doze meses de 1984 foi altamente significativo ($G = 44,51$; $p < 0,001$), indicando que em alguns meses mais folhas ainda estavam retidas do que em outros, com um máximo de 76% em JUL/84 e apenas 24% em JAN/84 (Tabela 7).

Agrupando-se os dados apresentados na Tabela 7 em três grandes sub-conjuntos, mais ou menos de acordo com as estações do ano, pode-se investigar eventuais diferenças sazonais (Tabela 8). Os resultados dos testes-G para as folhas retidas naqueles três períodos foram significativos em duas (JFMA/84 vs. MJJA/84; JFMA/84 vs. SOND/84) das três comparações feitas (não significativo em MJJA/84 vs. SOND/84), indicando que uma maior porcentagem das folhas produzidas no período JAN a ABR/84 permanecia retida nas plantas, transcorrido um período de seis meses.

Muito embora não permitam uma afirmação definitiva sobre a existência de um eventual padrão sazonal na sobrevivência das folhas de S.cernuum (mais plantas, por mais tempo, deveriam ter sido acompanhadas), eles indicam que as folhas produzidas no final do verão tinham a

expectativa de vida mais alta. Enquanto isso, as folhas produzidas no começo da primavera (início do período de chuvas), tinham os valores mais baixos. Uma hipótese que pode ser levantada é a de que as folhas produzidas no final do verão precisam atravessar um período onde a produção de novas folhas é mais difícil e rara e, assim, a chance de serem substituídas é menor. Enquanto isso, as folhas produzidas com a chegada das chuvas (SET-OUT) serão seguidas por mais folhas produzidas ao longo do verão, sendo rapidamente sombreadas e, assim, tendo a necessidade de serem substituídas (Bazzaz, 1984).

As folhas produzidas em épocas mais adequadas do ano, quando a taxa de fotossíntese é mais alta, podem também ser mais baratas para a planta produzir, viver relativamente menos tempo e acumular menos defesas contra fitófagos. Além disso, é provável que as folhas de S.cernuum, com diferentes expectativas de vida, possuam componentes defensivos diferentes, a exemplo do que foi encontrado em outros estudos (e. g., Feeny, 1970; Rockwood, 1974; Opler, 1978).



F I G U R A 7. Idade foliar média, em dias, para as plantas de Solanum cernuum amostradas nas áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85. Mostram-se apenas as médias obtidos para a segunda quinzena de cada mês. Os valores para os primeiros quatro meses de 1984 são aproximações.

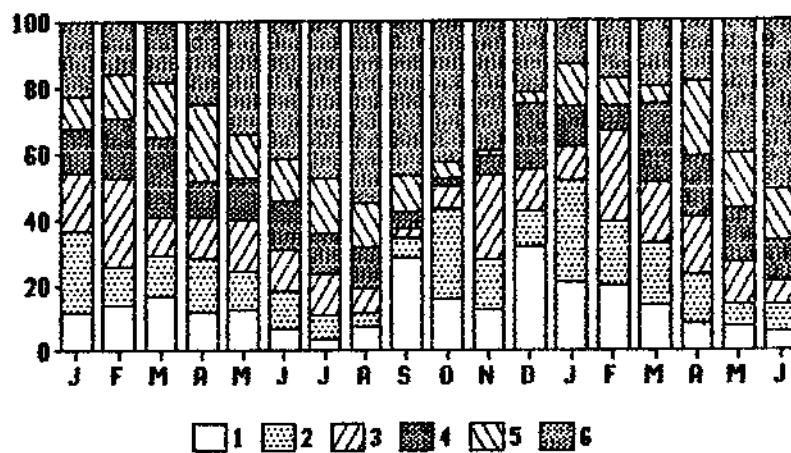
T A B E L A 6.

Resultados da análise de variância (ANOVA) comparando a idade foliar média das plantas de Solanum cernuum nas áreas A e B (Grupos), em AGO/84 e FEV/85 (Subgrupos).

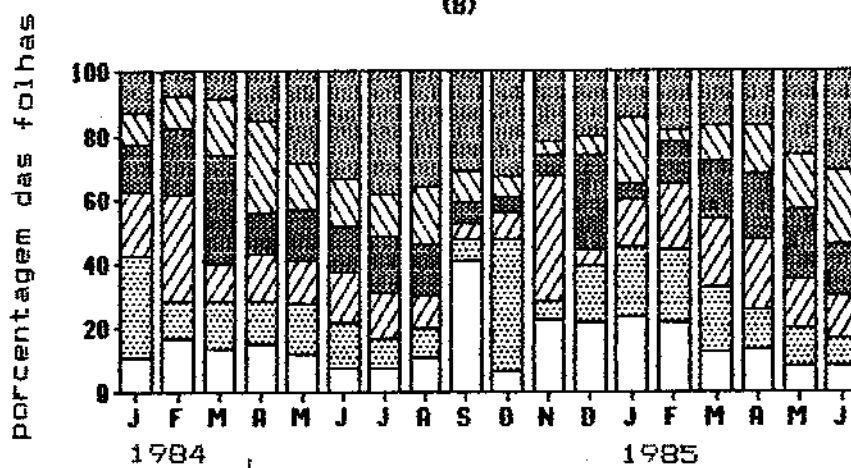
Fonte	gl	SQ	MQ	F
Grupos	1	361,00	361,00	0,23 (ns)
Subgrupos	2	3078,64	1539,32	61,89 (p << 0,001)
Dentro	799	19871,82	24,87	
Total	802	23311,46		

Obs.: SQ: soma dos quadrados; MQ: quadrados médios; F: valor de F; gl: graus de liberdade; ns: não significativo.

(A)



(B)



F I G U R A 8. Contribuição relativa das classes etárias, em porcentagem, das folhas das plantas de Solanum cernuum, ao final de cada mês. A classe 1 inclui folhas entre 0 e 1 mês de idade; a classe 2 entre 1 e 2 meses; até a classe 6, com folhas de idade igual ou superior a 6 meses. (A) Dados para a área A; (B) dados para a área B.

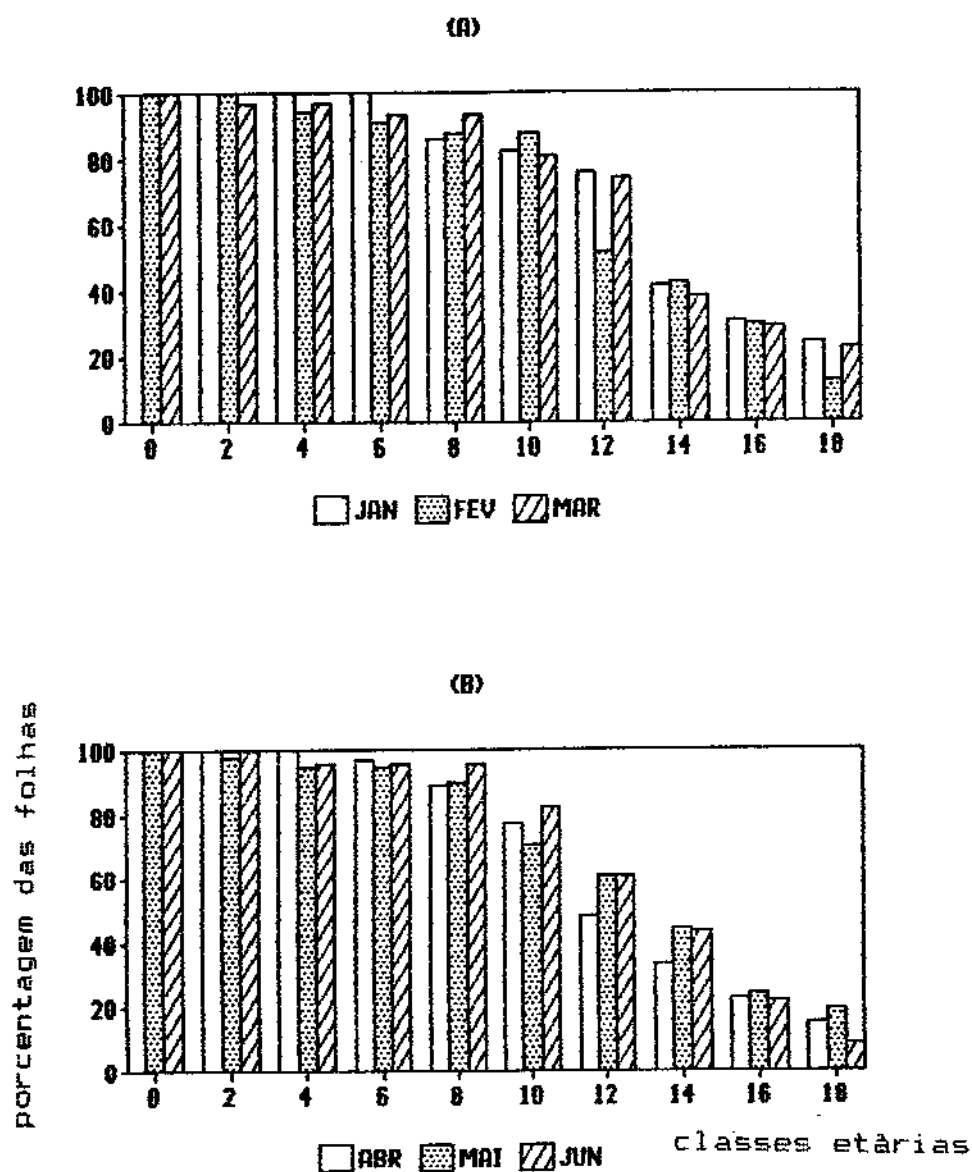


FIGURA 9. Sobrevivência, em porcentagem do total produzido no mês, para as folhas de *Solanum cernuum* produzidas ao longo de 1984, nas áreas A e B. As classes etárias são como na Fig. 8, com a diferença de que aqui a unidade é uma quinzena.

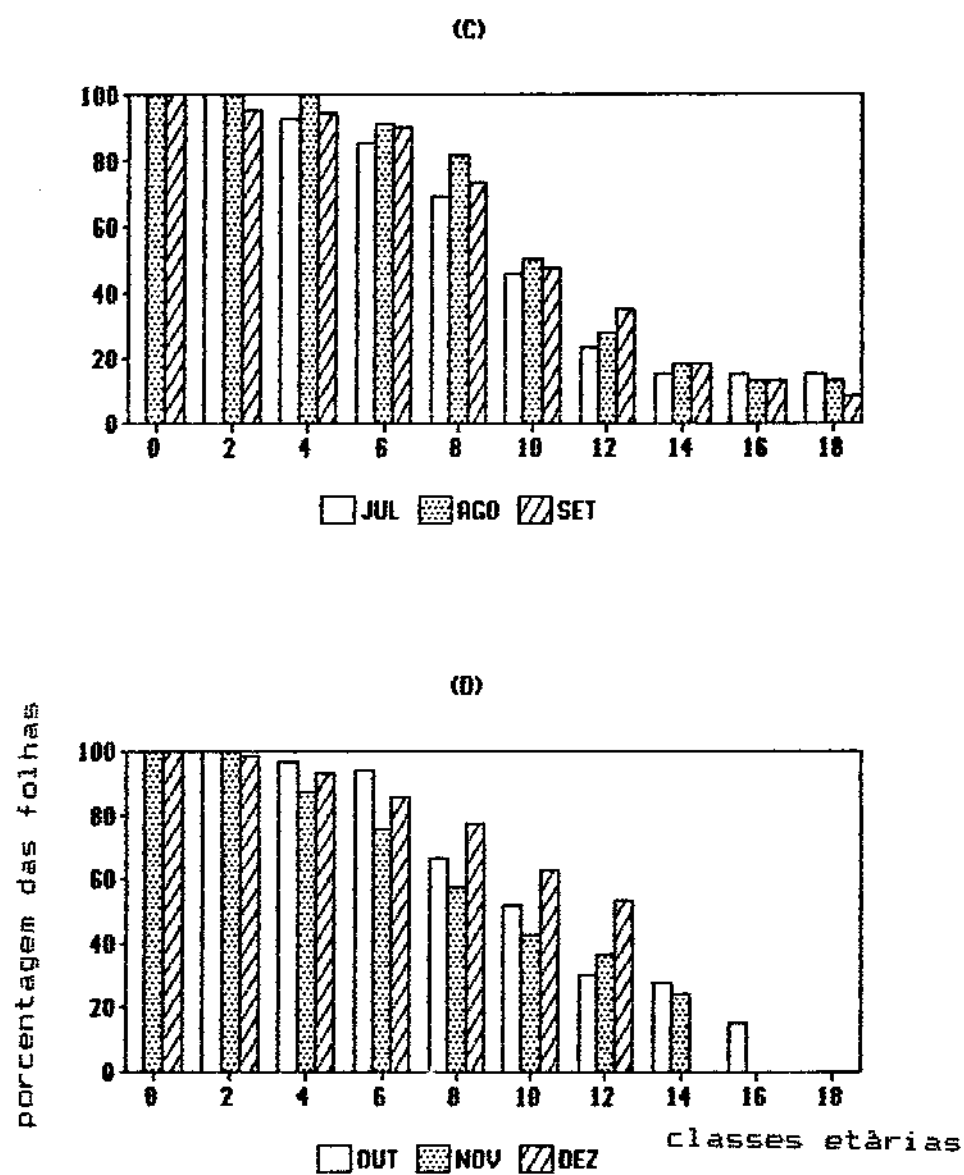
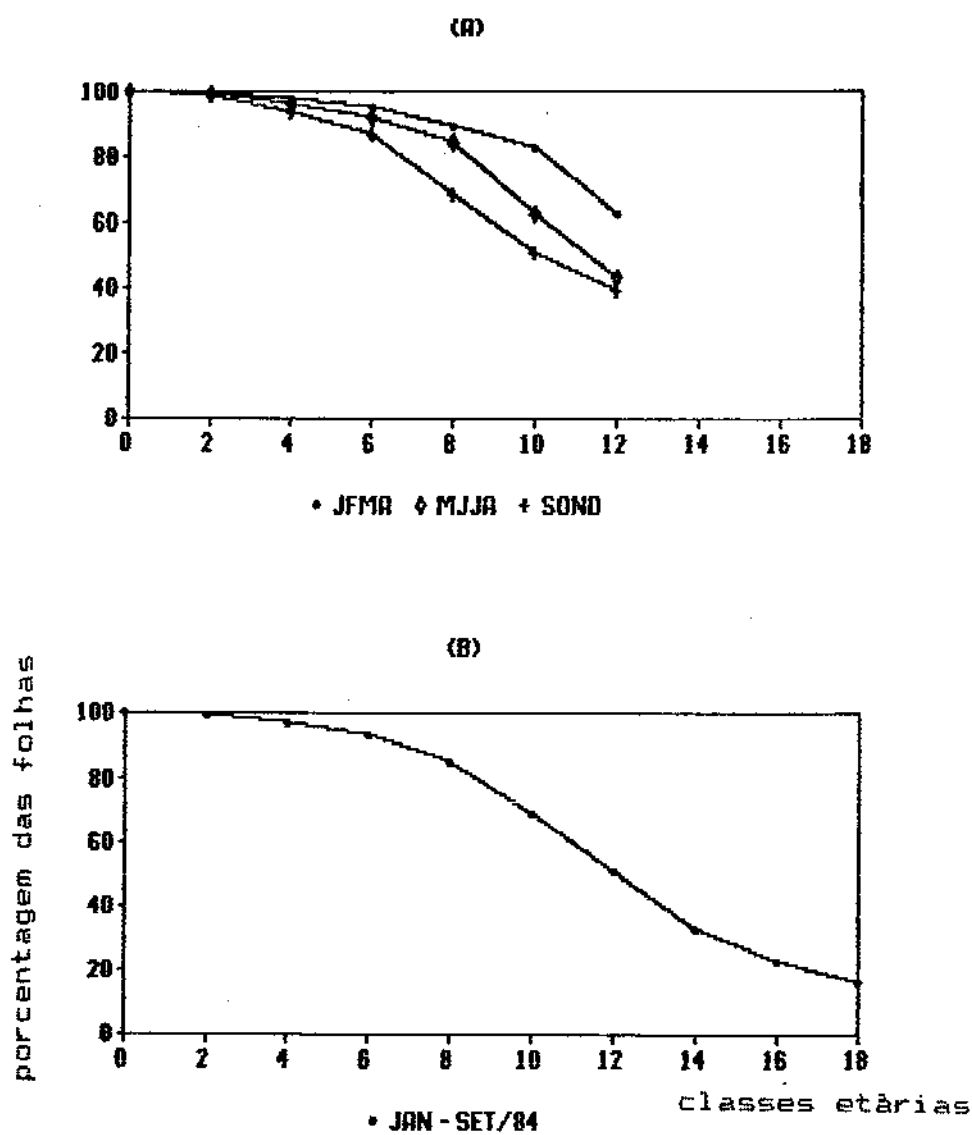


FIGURA 9. (Continuação.)

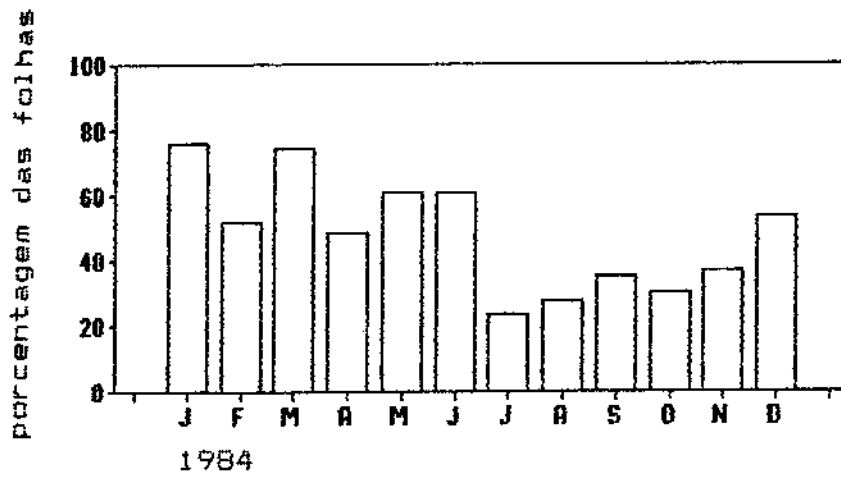


F I G U R A 10. Curvas de sobrevivência para as folhas de Solanum cernuum produzidas nas áreas A e B, ao longo dos períodos indicados: (A) JFMA (JAN a ABR/84), MJJA (MAI a AGO/84) e SOND (SET a DEZ/84); (B) JAN a SET/84.

TABELA 7.

Número de folhas produzidas mensalmente (N); porcentagem de folhas perdidas (Np%), transcorrido um período de 6 meses; expectativa de vida (ex), em dias, para as folhas das plantas de Solanum cernuum das áreas A e B. O valor obtido com o teste-G na comparação dos doze meses foi altamente significativo (G = 44,51; gl = 11; $p < 0,001$).

	N	Np%	ex
JAN/84	29	75,86	174,00
FEV	33	51,52	164,40
MAR	31	74,19	170,55
ABR	27	48,15	164,70
MAI	41	60,98	163,35
JUN	23	60,87	169,20
JUL	13	23,08	139,05
AGO	22	27,27	149,40
SET	108	35,19	143,25
OUT	33	30,30	144,30
NOV	49	36,73	132,15
DEZ	101	53,47	151,95



F I G U R A 11. Porcentagens de folhas perdidas, em relação ao total produzido nos meses de 1984 pelas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B, transcorrido um período fixo de 6 meses.

TABELA 8.

Número de folhas produzidas pelas plantas de Solanum cernuum nos quadrimestres de 1984 (N); porcentagem de folhas perdidas (Np%), transcorrido um período de 6 meses. Os resultados do teste-G para as três comparações feitas, estão mostrados abaixo.

	N	Np%
JFMA	120	62,50
MJJA	99	48,48
SOND	291	41,24

JFMA vs. MJJA: $G = 4,303$ (gl = 1; $0,05 < p < 0,01$)

MJJA vs. SOND: $G = 1,566$ (gl = 1; ns)

JFMA vs. SOND: $G = 15,419$ (gl = 1; $p << 0,01$)

Obs.: gl: graus de liberdade; ns: não significativo.

3.1.2. Outras Variáveis da Planta Hospedeira

O número de folhas e o comprimento do caule mostraram ser bons indicadores da área foliar média de plantas individuais de Solanum cernuum.

O índice foliar médio aumentou significativamente em função do número de folhas e do comprimento do caule de plantas individuais de S.cernuum. Em ambos os casos, o coeficiente de determinação foi suficientemente alto para se rejeitar a hipótese nula de independência entre as duas variáveis. Para cada aumento unitário no número de folhas, uma planta ganha cerca de 17 cm² em sua área foliar média. De outro modo, para cada aumento de um centímetro no comprimento do caule, uma planta ganha cerca de 3 cm² no seu índice da área foliar.

Parece que quanto maior a biomassa de sustentação e de reserva, representada pelos tecidos não fotossintetizantes, como raízes e caule, maior o investimento que pode ser feito em tecidos foliares, aumentando o número e a superfície das folhas ainda em crescimento (Evans, 1972; Charles-Edwards et al., 1986). Do ponto de vista das fêmeas de H.n.daeta, é importante destacar a possibilidade de se estimar a biomassa foliar numa planta individual de S.cernuum, avaliando-se separada ou conjuntamente o número de folhas e a altura da planta.

Embora o crescimento caulinar não tenha sido investigado, deve-se mencionar uma observação sugerindo que as plantas de S.cernuum sofrem, no campo, severas restrições à sua taxa de crescimento. Em MAR/85, uma planta de S.cernuum, com cerca de 15 cm de altura, foi transferida para um jardim doméstico (outras duas não conseguiram sobreviver), onde, além de eventualmente fornecer alimento para larvas de H.n.daeta, o seu crescimento foi acompanhado. Essa planta não recebeu qualquer tipo de adubo e nunca foi regada, apenas evitou-se que ela fosse sombreada pelas plantas vizinhas. Embora medições periódicas não foram feitas, o seu crescimento foi muito superior ao de qualquer planta acompanhada na RPA. Depois de alcançar 1,5 m de altura, ela começou a produzir flores quase que continuamente. Após quatro anos ela atingiu cerca de 3 metros, com mais de 300 folhas. Embora a possibilidade de diferenças na qualidade do solo não possa ser descartada, isso sugere que as plantas crescendo na RPA estão muito aquém da sua taxa de potencial de crescimento, provavelmente como um resultado das limitações impostas por interações competitivas com outras plantas, principalmente por luz (Harper, 1977; Silvertown, 1987; Waller, 1986).

Foram obtidas duas estimativas independentes para a quantidade média de material foliar removido na população de S.cernuum estudada (Tabela 9). Em ambos os casos, admite-se

o ponto médio de cada intervalo como o dano das folhas colocadas naquela classe, a saber:

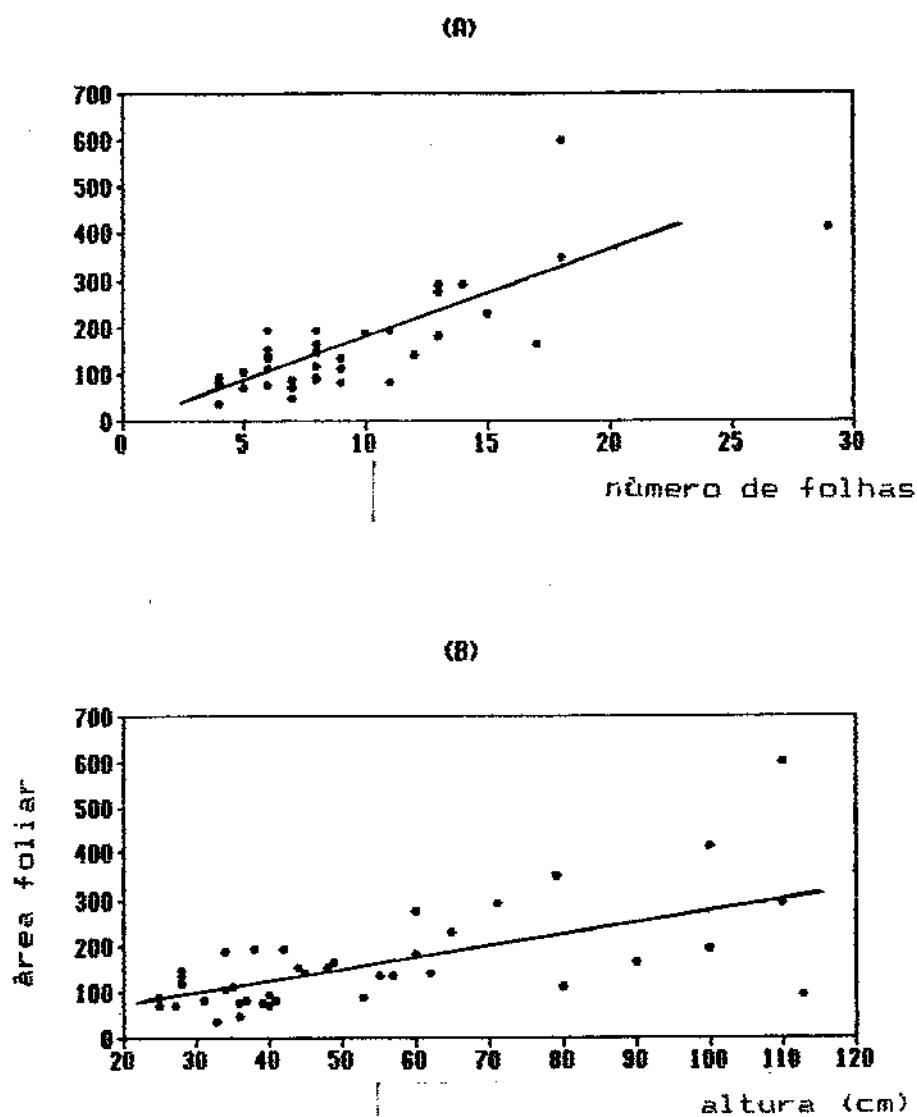
(a) um dano foliar médio de 17%, obtido a partir da amostragem de 158 folhas, em JUL/83, pertencentes a plantas das áreas A, B e C. A classificação das folhas de acordo com a área foliar removida foi diferente daquela usada a partir de JAN/84.

(b) Um dano foliar médio de 11%, obtido a partir da classificação de 384 folhas com ovos, ao longo desse estudo.

Admitindo-se uma distribuição uniforme dos dados do item (b) acima dentro de cada intervalo, eles foram convertidos para a classificação usada no item (a). Desse modo, o dano médio dessas folhas aumenta para 14% (Tabela 9, X_3). O resultado do teste-G, para a comparação feita entre esse último resultado e aquele obtido no item (a), indica que eles são significativamente diferentes entre si ($G = 9,75$; $p < 0,01$). Isso sugere que os ovos de H.n.daeta estavam em folhas um pouco menos danificadas que o conjunto de folhas das plantas de S.cernuum amostradas, talvez pelo fato das folhas usadas serem mais jovens que as demais (Seção 3.2.3.3).

Embora, de modo geral, pouco se saiba sobre a quantidade de biomassa foliar perdida para fitófagos em florestas tropicais, os valores obtidos (17% e 11%) estão de

acordo com as estimativas disponíveis (Leigh, 1975; Coley, 1980, 1982, 1983a, b; Leigh e Windsor, 1982), embora geralmente subestimem o impacto causado pelos fitófagos, não medindo, por exemplo, as perdas para insetos sugadores, folhas comidas inteiras ou abortadas (Janzen, 1983; Morrow, 1984).



F I G U R A 12. Índice da área foliar de Solanum cernuum em função: (A) do número de folhas presentes nas plantas. A equação da reta é $Y = 17,22X - 2,08$ ($r^2 = 0,778$; $N = 40$; $p < 0,001$); (B) do comprimento do caule das plantas. A equação da reta é $Y = 2,8X + 10,11$ ($r^2 = 0,656$; $N = 40$; $p < 0,001$).

TABELA 9.

Distribuição das folhas de Solanum cernuum em classes de dano foliar, de acordo com os dados obtidos com folhas amostradas em JUL/83 (1) e com ovos de Hypothenemus ninonia daeta (2). Mostra-se: classes de danos; número de folhas (N); soma dos danos (D); folhas da situação (2) de acordo com a classificação da situação (1) (N^o, D^o). Entre parêntesis, o total de folhas amostradas e o dano médio.

(1) (N = 158; $\bar{X}_1 = 17,59\%$)

Classes	N	D
A (0,00 - 20,00%)	116	1160
B (20,00 - 40,00%)	28	840
C (40,00 - 60,00%)	10	500
D (60,00 - 80,00%)	4	280
E (80,00 - 100,00%)	0	0

(2) (N = 384; $\bar{X}_2 = 11,86\%$; $\bar{X}_3 = 14,06\%$)

Classes	N	D	N ^o	D ^o
A (0,00%)	17	0,00	325,67	32,57
B (0,00 - 6,25%)	145	680,05	43,53	13,06
C (6,25 - 12,50%)	109	1022,42	11,60	5,80
D (12,50 - 25,00%)	82	1537,50	1,60	1,12
E (25,00 - 50,00%)	27	1012,50	1,60	1,44
F (50,00 - 100,00%)	4	300,00		
G (100,00%)	0	0,00		

3.2. Os Imaturos da Borboleta

3.2.1. Crescimento Larval e a Duração dos Estágios Imaturos

Os ovos de Hypothyris ninonia daeta são colocados isoladamente e foram encontrados apenas na face inferior das folhas de Solanum cernuum. A duração dos ovos coletados, indica 4,5 dias como tempo médio necessário para a eclosão. Não foi possível acompanhar todo o desenvolvimento das larvas surgidas desses ovos, pois algumas morreram precocemente e as maiores, que poderiam atingir o estágio adulto, foram perdidas, talvez como resultado de predação.

Uma larva de H.n.daeta recém-eclodida, de cor branco-amarelada, mede de 1,5 a 2,0 mm de comprimento. Logo após o seu aparecimento, ela devora os restos do ovo do qual eclodiu, deixando apenas uma pequena parte basal colada na folha. Antes de se alimentar do mesófilo foliar, as larvas removiam os numerosos pêlos que recobriam as folhas de Solanum cernuum, embora para as larvas maiores a presença daqueles pêlos não parecia ser problema.

Não houve uma investigação das pupas de H.n.daeta, apesar da preocupação em examinar sítios potenciais em plantas imediatamente próximas às plantas de S.cernuum acompanhadas. Apenas duas pupas foram encontradas, ambas em plantas sob observação, e coletadas. A primeira (FEV/85)

estava parasitada (Diptera) e não eclodiu, a segunda (MAR/85), também vista como larva de quinto estágio, deu origem a uma fêmea. Vistas de lado, elas mediam aproximadamente 1 cm de altura e 1 cm de comprimento.

Foram tomadas medidas repetidas de 43 larvas diferentes, sendo que uma larva foi encontrada quatro vezes, seis foram encontradas três vezes e 36 larvas encontradas duas vezes (Apêndice 6). A taxa de crescimento diário das larvas de H.n.daeta variou desde 1,0267 até um máximo de 1,2247. Cabe notar que os três valores mais altos (acima de 1,2) foram obtidos para larvas de primeiro estágio, duas das quais encontradas na mesma planta. Enquanto isso, os três valores mais baixos (menos de 1,05) foram obtidos para duas larvas de segundo e uma de primeiro estágio. De modo geral, houve uma variação mais acentuada nos valores da taxa de crescimento obtidos com as larvas menores, talvez por elas serem mais sensíveis às variações na qualidade do sítio foliar (e. g., Jones e Ives, 1979; Mattson, 1980; para uma revisão, Scriber e Slansky, 1981).

O comprimento médio aritmético (CA) e o comprimento médio geométrico (CG) do corpo das larvas não foram bons indicadores da taxa de crescimento diário das larvas de H.n.daeta. Em ambos os casos as regressões não foram significativas (CA vs. Taxa: $t = -1,44$; $p > 0,05$; CG vs. Taxa: $t = -1,96$; $p > 0,05$). Além da possibilidade de que a

taxa de crescimento seja uma função não linear do comprimento do corpo (Chapman, 1984), os dados obtidos sugerem uma gradativa diminuição à medida em que as larvas de H.n.daeta aumentam de tamanho.

O valor médio obtido para a taxa de crescimento de todas as larvas foi de aproximadamente 1,1209 de aumento diário no comprimento do corpo (Apêndice 6). Com uma taxa de crescimento igual a essa, uma larva pode dobrar o seu comprimento a cada 6 dias e crescer de 1,5 a 32 mm (respectivamente, os limites mínimo e máximo supostos para o comprimento das larvas) em cerca de 27 dias. Na Tabela 10 são mostrados os valores extremos esperados para a duração de todo o período larval, em função dos comprimentos inicial e final da larva e admitindo-se uma taxa de crescimento constante e igual a 1,1209.

Para estimar a duração de cada estágio larval, os dados obtidos com as medições foram divididos em três conjuntos, de acordo com o estágio inicial e o comprimento médio geométrico das larvas. Foram obtidos, assim, três diferentes valores para a taxa de crescimento diário das larvas de H.n.daeta (Tabela 11) e calculada a duração esperada para os estágios larvais (Tabela 12). A magnitude dos resultados obtidos é compatível com as observações feitas com larvas criadas em plantas domésticas de S.cernuum.

Por fim, supondo-se que mais imaturos seriam encontrados em plantas propiciando uma maior taxa de crescimento diário das larvas de H.n.daeta, verificou-se que não houve relação significativa entre o número total de imaturos encontrados nas plantas e aquela taxa de crescimento.

T A B E L A 10.

Duração do período larval de Hypothyris ninonia daeta, em dias, dependendo dos comprimentos inicial (CI) e final (CF) da larva. Admite-se uma taxa de crescimento diário constante e igual a 1,1209.

CI (mm)	CF (mm)	
	24,00	32,00
1,50	24,29	26,81
2,00	21,77	24,29

T A B E L A 11.

Taxa de crescimento diário (TCD) das larvas de Hypothyris ninonia daeta, calculadas para três subconjuntos de dados (N), de acordo com o estágio inicial e o comprimento médio geométrico das larvas (CG).

Estádio	CG	TCD	N
primeiro	2,45 a 4,24	1,1395	21
segundo	4,74 a 8,21	1,1058	23
terceiro ou +	9,80 a 15,09	1,1148	7

T A B E L A 12.

Duração dos estádios larvais de Hypothyris ninonia daeta, levando-se em conta variações na taxa de crescimento das larvas de acordo com seu comprimento, durante um certo intervalo de tempo (D). Entre parêntesis, a duração, em dias, dos estádios larvais.

Comprimento		Taxa	D	Estádio
Inicial	Final			
1,5	4,0	1,1395	7,51	primeiro (7,51)
4,0	5,0	1,1395	1,71	segundo
5,0	8,0	1,1058	4,67	segundo (6,38)
8,0	10,0	1,1058	2,22	terceiro
10,0	14,0	1,1148	3,10	terceiro (5,32)
14,0	22,0	1,1148	4,16	quarto (4,16)
22,0	32,0	1,1148	3,45	quinto (3,45)

3.2.2. Sobrevivência dos Imaturos

O total de imaturos de Hypothyris ninonia daeta encontrados ao longo deste estudo foi de 878, sendo que 643 foram vistos apenas como ovos e 235 em algum estágio larval. Os números de imaturos de H.n.daeta encontrados mensalmente nas plantas de S.cernuum das áreas A e B, são mostrados na Fig. 13. Na Tabela 13 são mostrados os números totais de imaturos registrados no estágio mais avançado em que foram vistos.

Todas as plantas nas quais pelo menos um imaturo foi encontrado estão listadas nos Apêndices 7 e 8, mostrando-se os totais mensais (Apêndice 7) e o número de imaturos no estágio mais avançado em que foram vistos (Apêndice 8).

Dos 878 imaturos de H.n.daeta encontrados, 829 deles (610 ovos e 219 larvas) estavam em plantas da área A e apenas 49 (33 ovos e 16 larvas) em plantas da área B (Tabela 14). Os resultados obtidos mostram que, à exceção das larvas de segundo estágio, quando o valor para a área A foi mais alto, uma maior porcentagem de imaturos do estágio (i) alcançou o estágio (i + 1) na área B do que na área A (Tabela 14). Para os dados obtidos na área A, observa-se que as maiores probabilidades de alcançar o próximo estágio são para as larvas de primeiro e segundo estádios, respectivamente.

O valor obtido para o teste-G ($G = 7,205$; $p > 0,05$), feito com os resultados mostrados na Tabela 14, mostra que a porcentagem de imaturos começando cada estágio não diferiu significativamente nas duas áreas. Desse modo, os dados de sobrevivência dos imaturos obtidos nas duas áreas podem ser tratados como constituindo uma única amostra. Além disso, o tamanho relativamente pequeno da amostra obtida na área B inibe a extensão das comparações e a verificação de diferenças reais na sobrevivência dos imaturos.

Os resultados das comparações feitas entre o número de imaturos já encontrados como larvas e as larvas que eclodiram de ovos, indicam que esses dados podem ser considerados como constituindo uma única amostra (Tabela 15). Em primeiro lugar, comparando-se todos os dados, o resultado obtido para o teste-G indica que as diferenças não são significativas (Tabela 15: Total). Além disso, em todas as comparações sazonais, apenas em JFMA/85 as diferenças foram significativas, embora a exclusão de ABR/85 (quando foi feita uma única inspeção para imaturos e, assim, os dados podem ser tendenciosos) as torne não significativas (Tabela 15: JFM/85).

De modo semelhante, os resultados das comparações feitas entre as coortes de imaturos obtidas numa única visita mensal contra os dados mensais somados, indicam que esses dados podem ser considerados como constituindo uma

única amostra (Tabela 16). Os valores obtido com o teste-G para as comparação para as diferentes estações e para todos os dados, mostram que nenhuma das diferenças é significativa (Tabela 16). Parece que dentro de períodos relativamente curtos, como num mês, o espaçamento entre as visitas à RPA não foi suficiente para detectar eventuais mudanças reais na taxa de mortalidade dos imaturos.

Levando-se em conta estes resultados, pode-se agrupar todos os dados e obter um quadro geral para a sobrevivência mensal dos imaturos de H.n.daeta (Tabela 17). Nos meses em que pelo menos 20 imaturos foram registrados, a porcentagem de larvas em relação ao total de imaturos variou desde um valor tão baixo como 4% (ABR/84) até um máximo de 37% (MAR/85). Os resultados obtidos com o teste-G (Tabela 18) mostram diferenças significativas na sobrevivência dos imaturos de H.n.daeta em diferentes épocas do ano (Fig. 14). Assim, em JFMA/84, quando apenas 20,96% dos ovos eclodiram (contra 30,87% em JFMA/85 e 33,62% em Outros), a sobrevivência dos imaturos foi pior que nos outros dois períodos. Entre o verão de 1985 (JFMA/85) e os meses restantes (Outros) as diferenças não foram significativas (Tabela 18).

Os resultados mostram que nos meses mais frios e secos do ano (incluídos em Outros), quando o número de imaturos de H.n.daeta encontrados no campo atingiu seus valores mais

baixos, porcentagens relativamente maiores de imaturos alcançaram os estádios mais velhos. A porcentagem de ovos produzindo larvas de primeiro estágio foi de 34% e, se apenas os dados de 1984 fossem considerados, excluindo-se JUN/85, este valor subiria para 40%. No verão de 1985, porcentagens bem maiores de imaturos alcançaram os estádios mais velhos, quando comparado com igual período do ano anterior. Assim, 8,5% dos ovos do período JFMA/85 produziu larvas que chegaram até o terceiro estágio, contra 4,6% em JFMA/84 (Tabela 16).

Em ambos os verões, as maiores probabilidades de alcançar o próximo estágio foram registradas para as transições de larvas de primeiro para segundo e de segundo para terceiro estádios, respectivamente. Para os meses restantes (Outros) este padrão diferiu um pouco, registrando-se um valor máximo (0,73) para a probabilidade das larvas de segundo alcançarem o terceiro estágio (Fig. 14B). Deve-se notar que, para uma determinada taxa média de mortalidade por estágio larval, a sobrevivência até o estágio de pupa será maximizado se a mortalidade for distribuída igualmente entre eles (Feeny et al., 1985).

Os valores obtidos para $1x$ e $1000 qx$ (a taxa de mortalidade por cada 1000 indivíduos começando o estágio) estão mostrados na Fig. 15 (valores numéricos no Apêndice 9). As maiores taxas de mortalidade foram registradas para

as larvas de quarto (JFMA/85) e terceiro (JFMA/84) estádios, excluindo-se dessa consideração as larvas de quinto estágio. Enquanto isso, os menores valores foram registrados para as larvas de primeiro (JFMA/84 e JFMA/85) e segundo estádios (Outros).

Os dados obtidos para a sobrevivência dos imaturos de H.n.daeta foram normalizados, levando-se em consideração as diferenças estimadas na duração de cada estágio. As diferenças encontradas para a sobrevivência diária dos imaturos de H.n.daeta (Tabela 19) mostram que as larvas de primeiro e segundo estádios têm as maiores probabilidades de alcançarem o próximo estágio (de cada conjunto de 1000 larvas começando o primeiro e o segundo estádios, cerca de 528 e 484 delas, respectivamente, passam para o estágio seguinte; Apêndice 9). Isso não aconteceu porque esses estádios fossem os mais breves, mas porque eles apresentaram as maiores probabilidades de sobrevivência diária (0,92 e 0,89, respectivamente). Ao contrário, os ovos e as larvas mais velhos têm as probabilidades mais baixas de alcançarem o próximo estágio porque têm as menores probabilidades de sobrevivência diária (Tabela 19).

As diferenças encontradas para a sobrevivência diária é grande e sugere a existência de diferentes padrões de mortalidade atuando sobre os estágios imaturos de H.n.daeta. Além das perdas para aranhas e formigas predadoras, uma

parte da mortalidade dos ovos foi o resultado da atuação de insetos parasitóides, especialmente vespas do gênero Trichogramma. As larvas novas e pequenas podem ter sido vítimas de artrópodes predadores (aranhas, formigas, larvas de coccinelídeos). Enquanto isso, as larvas mais velhas e maiores podem ser comidas por predadores vertebrados (e. g., Rausher, 1981a; Dempster, 1984; Feeny et al., 1985; Courtney, 1986), embora faltem observações diretas na RPA. Alguns desses inimigos naturais, em particular algumas espécies de aranhas, eram encontrados com frequência e podem ser classificados como predadores mais ou menos residentes na planta hospedeira. A presença desses predadores poderia estar sendo avaliada pelas fêmeas de H.n.daeta antes de decidirem ovipor. Ao contrário deste grupo, contudo, é provável que as fêmeas não consigam avaliar a presença de inimigos naturais não residentes, talvez de hábitos alimentares mais generalistas, como aves e lagartos (Ehrlich e Ehrlich, 1982).

Os resultados sobre a sobrevivência dos imaturos de H.n.daeta contrastam com aqueles normalmente obtidos em estudos com outras espécies de Lepidoptera, quando a mortalidade é menor durante o estágio de ovo, aumenta durante os primeiros estádios larvais e volta a baixar nos últimos estádios (e. g., Blau, 1980; Courtney, 1981; Young e Moffett, 1979b; Rausher, 1980; Hayes, 1984; Feeny et al.,

1985; Moraes, 1986; para revisões, Crawley, 1983; Dempster, 1983, 1984; Courtney, 1986). Além da atuação de inimigos naturais, fatores como chuvas pesadas (e. g., Root e Kareiva, 1984) e a incapacidade da larva comer a planta na qual eclodiu (e. g., Dethier, 1959; Opler, 1974b; Chew, 1980; Courtney e Duggan, 1983), têm sido evocados para se explicar a maior vulnerabilidade dos ovos e das larvas jovens.

Desconsiderando-se as diferenças na probabilidade de sobrevivência diária entre os estágios imaturos de H.n.daeta, e admitindo-se que do estágio de ovo até o quinto estágio larval são necessários cerca de 27 dias (Tabela 12), pode-se calcular a probabilidade média de sobrevivência diária durante este período para todos os dados obtidos, a saber:

$$PSD = (3 / 878)^{1/27} = 0,8103,$$

indicando uma taxa média de mortalidade diária próxima a 19%. Levando-se em conta este resultado, pode-se calcular a expectativa de vida para os ovos, a saber:

$$ex = -1 / \ln 0,8103 = 4,75 \text{ dias.}$$

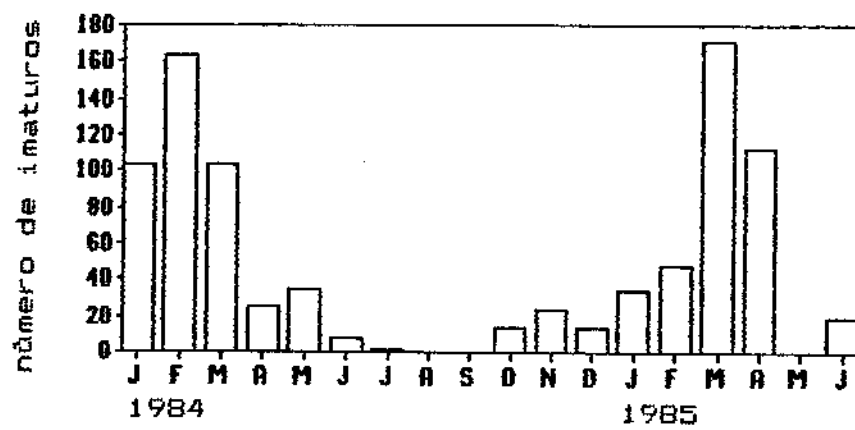
Com algumas simplificações, pode-se estimar o esforço reprodutivo das fêmeas de H.n.daeta para substituir a si própria e a um macho na próxima geração. Assim, se 0,34%

(3/878) dos ovos produziram larvas de quinto estágio e admitindo-se que:

(a) todas as larvas que entram no quinto estágio conseguem empupar e emergir como adulto;

(b) uma fêmea adulta acasala com sucesso no mesmo dia em que emerge;

seriam necessários 585 ovos para produzir dois adultos, se a expectativa de vida das fêmeas adultas é fixa e igual a 173 dias (admitindo-se aqui o valor máximo registrado por Vasconcellos-Neto, 1980), isso equivaleria a 3,4 ovos/dia. Muito provavelmente estes valores subestimam o esforço reprodutivo real das fêmeas de H.n.daeta e a Tabela 20 apresenta algumas estimativas para o esforço reprodutivo das fêmeas sob diferentes valores hipotéticos para a sobrevivência das larvas de quinto estágio e das pupas.



F I G U R A 13. Total de imaturos de Hypothyris ninonia daeta encontrado nas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85.

TABELA 13.

Imaturos de Hypothyris ninonia daeta encontrados nas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B. As colunas indicam, respectivamente: imaturos vistos apenas como ovos; ovos que eclodiram; imaturos vistos como larvas; total de imaturos.

	Ovos	Eclosao	Larvas	Total
JAN/84	79	14	11	104
FEV	139	12	13	164
MAR	71	14	18	103
ABR	24	?	1	25
MAI	22	9	3	34
JUN	5	3	0	8
JUL	1	0	1	2
AGO	0	0	0	0
SET	0	0	0	0
OUT	7	2	5	14
NOV	19	4	1	24
DEZ	4	6	4	14
JAN/85	31	1	3	35
FEV	31	3	14	48
MAR	108	26	37	171
ABR	83	?	29	112
MAI	?	?	?	?
JUN	19	?	1	20
	643	94	141	878

TABELA 14.

Imaturos encontrados nas plantas das áreas A e B: imaturos começando cada estágio (N); porcentagem do total começando cada estágio (N%); porcentagem do estágio (i) alcançando o estágio (i + 1) (P%).

	Area A			Area B		
	N	N%	P%	N	N%	P%
Ovo	829		26,42	49		32,65
L1	219	26,42	52,97	16	32,65	50,00
L2	116	13,99	47,41	8	16,33	62,50
L3	55	6,63	29,09	5	10,20	60,00
L4+	16	1,93	6,25	3	6,12	66,67
L5+	1	0,12		2	4,08	

Obs.: os símbolos L1... L5 indicam o estágio larval; (+): dados agrupados.

T A B E L A 15.

Comparações, em diferentes períodos e para todos os dados, entre o número de larvas de Hypothyris ninonia daeta em relação ao total de imaturos vs. o número de ovos que eclodiram em relação ao total de ovos encontrados. Todas as comparações tiveram apenas um grau de liberdade e os resultados do teste-G são mostrados (G). Os valores entre parêntesis, indicam as respectivas porcentagens.

	Total	Larvas	Ovos	Eclosao	
JFMA/84	396	43	353	40	0,034 (ns)
OUTROS	116	15	101	24	2,954 (ns)
JFMA/85	366	83	283	30	12,044 +++
JFM /85	254	54	200	30	2,030 (ns)
TOTAL	878	141	637	94	0,351 (ns)

Obs.: (+++) $p < 0,01$; ns: não significativo.

TABELA 16.

Sobrevivência dos imaturos de Hypothyris ninonia daeta nos dados acumulados (1) e nos dados de uma única visita (2), para cada estação (JFMA/84, Outros, JFMA/85) e para todo o estudo. Mostra-se: número e porcentagem de imaturos (N e N%) começando cada estágio; porcentagem de imaturos (P%) do estágio (i) alcançando o estágio (i + 1).

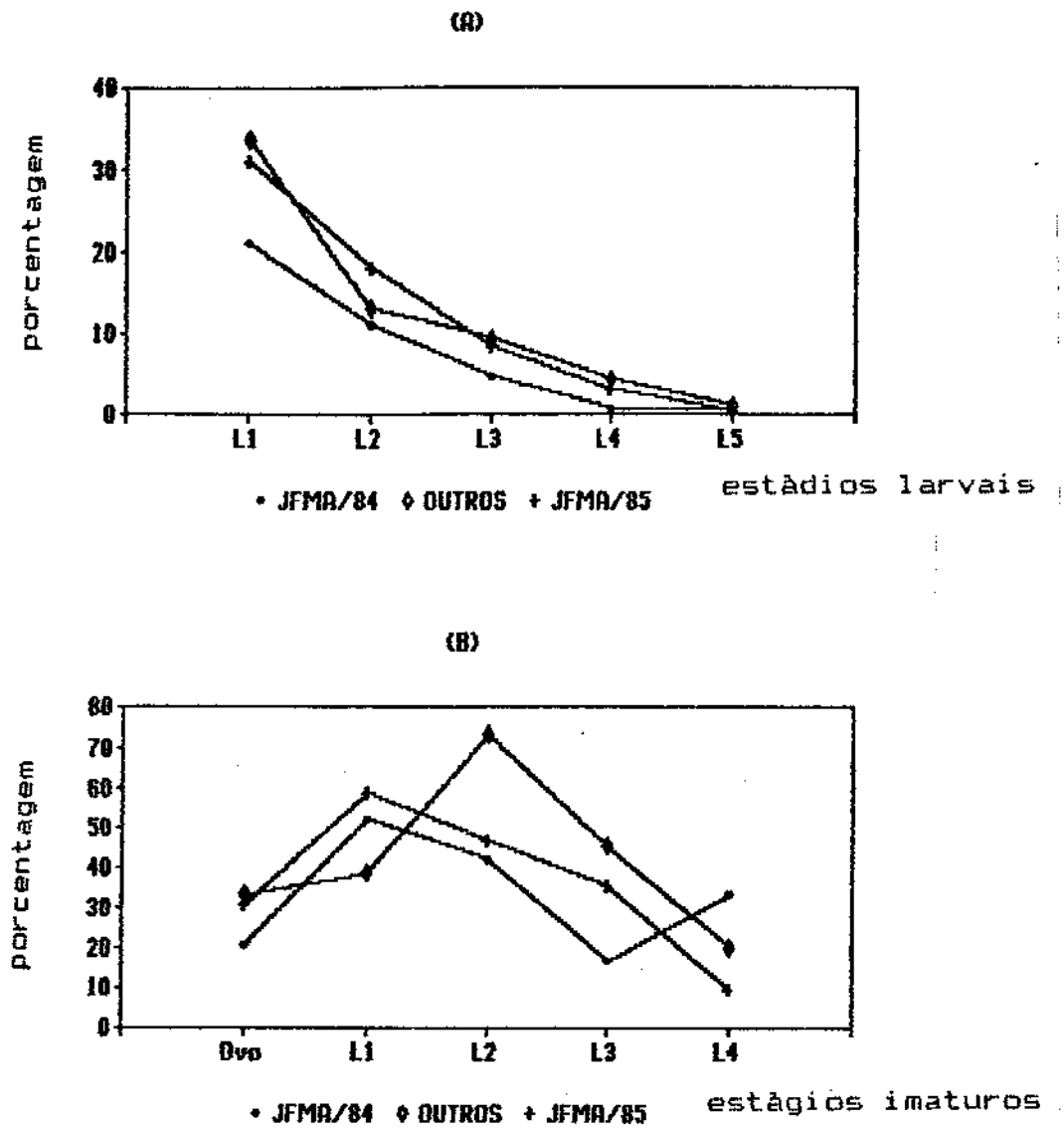
	1			2		
	N	N%	P%	N	N%	P%
JFMA/84 (G = 4,313; gl = 3; ns)						
Ovo	396		20,96	152		28,29
L1	83	20,96	51,81	43	28,29	53,49
L2	43	10,86	41,86	23	15,13	52,17
L3+	18	4,55	16,67	12	7,89	16,67
L4+	3	0,76	33,33	2	1,32	0,00
L5+	1	0,25		0	0,00	
Outros (G = 3,29; gl = 4; ns)						
Ovo	116		33,62	75		20,00
L1	39	33,62	38,46	15	20,00	53,33
L2	15	12,93	73,33	8	10,67	87,50
L3	11	9,48	45,45	7	9,33	71,43
L4+	5	4,31	20,00	5	6,67	20,00
L5+	1	0,86		1	1,33	
JFMA/85 (G = 0,748; gl = 4; ns)						
Ovo	366		30,87	248		33,47
L1	113	30,87	58,41	83	33,47	56,63
L2	66	18,03	46,97	47	18,95	55,32
L3	31	8,47	35,48	26	10,48	30,77
L4+	11	3,01	9,09	8	3,23	12,50
L5+	1	0,27		1	0,40	
Total (G = 4,276; gl = 4; ns)						
Ovo	878		26,77	475		29,68
L1	235	26,77	52,77	141	29,68	55,32
L2	124	14,12	48,39	78	16,42	57,69
L3	60	6,83	31,67	45	9,47	33,33
L4+	19	2,16	15,79	15	3,16	13,33
L5+	3	0,34		2	0,42	

Obs.: L1... L5 indicam o estágio larval; +: dados agrupados; gl: graus de liberdade; ns: não significativo.

TABELA 17.

Larvas de Hypothyris ninonia daeta, encontradas nas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B, começando o estágio mais avançado em que foram vistas. As colunas L1... L5 indicam os estádios larvais.

	L1	L2	L3	L4	L5
JAN/84	25	15	5	1	0
FEV	25	7	5	0	0
MAR	32	21	8	2	1
ABR	1	0	0	0	0
MAI	12	6	5	2	1
JUN	3	1	0	0	0
JUL	1	0	0	0	0
AGO	0	0	0	0	0
SET	0	0	0	0	0
OUT	7	2	1	0	0
NOV	5	0	0	0	0
DEZ	10	5	4	2	0
JAN/85	4	0	0	0	0
FEV	17	7	5	2	0
MAR	63	41	16	8	1
ABR	29	18	10	1	0
MAI	?				
JUN	1	1	1	1	0
	235	124	60	19	3



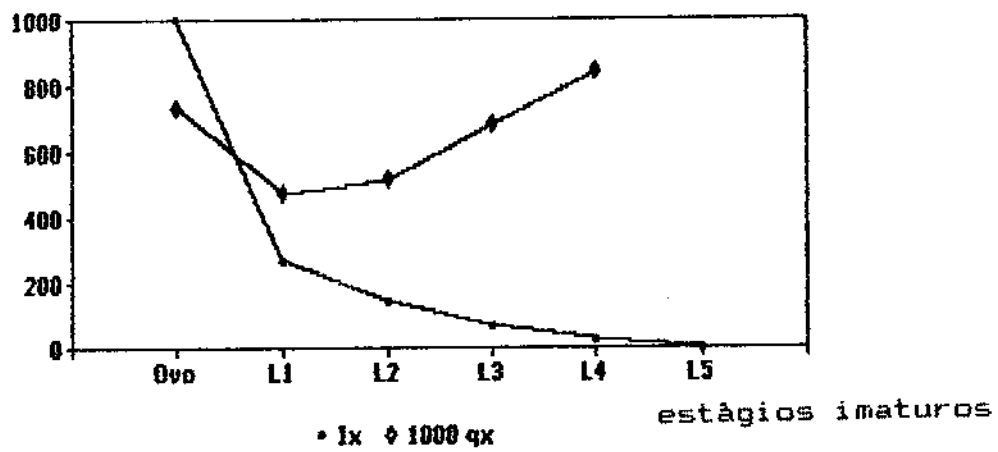
F I G U R A 14. Sobrevivência dos imaturos de Hypothyris ninonia daeta comparando-se os dados obtidos em cada estação: (A) porcentagem começando cada estágio larval; (B) porcentagem do estágio (i) que atinge o estágio (i + 1). Os símbolos L1... L5 indicam os estádios larvais.

TABELA 18.

Resultados do teste-G para as comparações feitas com as coortes de imaturos de Hypothyris ninonia daeta obtidas em diferentes estações (Tabela 16).

Comparação	G (gl)
JFMA/84 vs. OUTROS	11,912 (4; $p < 0,05$)
JFMA/84 vs. JFMA/85	16,446 (4; $p < 0,01$)
JFMA/85 vs. OUTROS	2,494 (4; ns)

Obs.: nas três comparações, os dados do quarto e quinto estádios larvais foram somados; gl: graus de liberdade; ns: não significativo.



F I G U R A 15. Sobrevivência (lx) e mortalidade específica por estágio (1000 qx), levando-se em conta todos os imaturos de Hypothyris pinonia daeta encontrados. Os símbolos L1... L5 indicam os estádios larvais.

T A B E L A 19.

Sobrevivência diária dos imaturos de Hypothyris ninonia
daeta, levando-se em conta todos os dados obtidos.

Mostra-se: imaturos no estágio mais avançado em que foram
vistos (NA); imaturos começando cada estágio (NC); duração
estimada para cada estágio; probabilidade de sobrevivência
diária.

	NA	NC	Dias	PSD
Ovo	643	878	4,50	0,7461
L1	111	235	7,51	0,9184
L2	64	124	6,38	0,8925
L3	41	60	5,32	0,8055
L4	16	19	4,16	0,6416
L5	3	3	3,45	(?)

Obs.: os símbolos L1... L5 indicam os estádios larvais.

T A B E L A 20.

Produção de ovos por fêmeas de Hypothyris ninonia daeta (Ovos: Total e Dia), necessária para a substituição de um casal de adultos, sob diferentes valores hipotéticos para a probabilidade de sobrevivência das larvas de quinto estágio e das pupas.

Probabilidades	Ovos	
	Total	Dia
(a) 0,1579	23476,67	135,70
(b) 0,5	2341,32	13,53
(c) 0,5277	2101,97	12,15
(d) 1,0	585,33	3,38

Obs.: (1) admite-se valores iguais para a probabilidade de sobrevivência das larvas de quinto estágio e das pupas.

(2) Os números da coluna Probabilidades se baseiam nas seguintes suposições:

(a) e (c) o pior e o melhor valores para a sobrevivência dos imaturos, respectivamente (Tabela 19);

(b) a metade dos imaturos sobrevive;

(d) todos os imaturos sobrevivem.

3.2.3. Distribuição Espacial e Temporal dos Imaturos

3.2.3.1. Habitats: Area A vs. Area B

As comparações feitas até aqui, seja entre as áreas A e B ou entre diferentes épocas do ano, utilizaram-se dos números absolutos de imaturos de Hypothyris ninonia daeta encontrados, não levando em consideração uma medida da densidade dos imaturos, o número de imaturos contados por alguma unidade de biomassa da planta hospedeira.

A Tabela 21 mostra, para as área A e B separadamente, o número de imaturos encontrados por folha inspecionada. No cálculos desses números não foram considerados os imaturos encontrados em algumas plantas grandes, com muitas folhas e de rápido crescimento, e que, aparentemente, foram subutilizadas pelas fêmeas de H.n.daeta (plantas de número 1, 42 e 51; Seção 3.2.3.2). Foram feitas algumas comparações entre os dados obtidos numa única visita contra a soma dos dados mensais (Tabela 22) e os resultados obtidos com o teste-G para algumas delas estão mostrados na Tabela 23. A exceção de uma delas (Total Mensal de B vs. Total Único de B), todas as comparações feitas são significativamente diferentes entre si. Comparar dados coletados numa única visita mensal, pelo menos para os valores obtidos na área A, contra a soma de visitas repetidas naquele mesmo mês, produz

diferenças significativas. As densidades obtidas com os dados de uma única visita foram maiores do que aquelas que resultaram da soma de sucessivas visitas mensais. Aqui, ao contrário do que foi observado nos dados de sobrevivência, visitas sucessivas acumulam dados diferentes daqueles obtidos numa única visita mensal. Isso parece ter resultado do acúmulo de folhas sem ovos em visitas sucessivas.

Os resultados mostram que a densidade de imaturos sempre foi significativamente mais alta nas plantas da área A, chegando a ser sete vezes maior que os de B (Tabela 21, coluna E). Em ABR/85, por exemplo, quando a densidade dos imaturos nas folhas de S.cernuum atingiu seus maiores valores, os números para as áreas A e B foram: 0,3162 e 0,0566 imaturo/folha, respectivamente. Isso sugere a existência de diferentes padrões de exploração, pelas fêmeas de H.n.daeta, das plantas de S.cernuum crescendo nas áreas A e B. Duas hipóteses podem ser levantadas para explicar essas diferenças:

(a) seleção de habitat: as fêmeas podem simplesmente preferir habitats mais sombreados e apenas eventualmente percorrer áreas mais abertas e ensolaradas, permanecendo, assim, mais tempo na área A. Isso pode ser um resultado tanto de suas próprias necessidades abióticas, como um comportamento selecionado devido à sobrevivência diferencial de imaturos nos habitats preferidos (Shapiro e Cardê, 1970;

Singer, 1972; Chew, 1977; Jones, 1977; Wiklund, 1977; Ohsaki, 1979; Stanton, 1982; Courtney, 1982b).

(b) Qualidade da planta hospedeira: as fêmeas de H.n.daeta colocaram seus ovos sobre determinadas plantas, supostamente de qualidade superior para os seus descendentes, evitando a maioria daquelas encontradas na área B, (Singer, 1971; Wiklund, 1973, 1974; Rausher, 1980, 1981a; Wolfson, 1980; Atsatt, 1981a, b; Courtney, 1981; Tabashnik, 1982; Williams, 1983). Deve-se notar que as três plantas que se destacaram nessa área (Apêndice 7) não estavam diretamente expostas aos raios solares, de modo semelhante àquele predominante na área A.

Essas duas hipóteses não são mutuamente exclusivas e é possível que tenham interagido: as plantas da área B foi visitada menos frequentemente e, quando isso ocorreu, a maioria delas foi evitada pelas fêmeas de H.n.daeta. Deve-se ressaltar que os adultos de Ithomiinae parecem ser bons voadores, as vezes percorrendo longas distâncias em pouco tempo (Brown, 1979; Vasconcellos-Neto, 1980). Na RPA, as fêmeas de H.n.daeta provavelmente não encontravam grandes dificuldades para voar entre as áreas A e B.

Espalhar os ovos pode ser vantajoso para as fêmeas, desde que isso maximize a probabilidade de sobrevivência de seus descendentes, diminuindo a chance de que eles sejam

encontrados e mortos por inimigos naturais (e. g., Root e Kareiva, 1984; Feeny et al., 1985). Uma das maneiras que as fêmeas de borboletas podem usar para espalhar os ovos, e, assim, "espalhar o risco" de mortalidade, é distribuí-los por uma ampla área (Feeny et al., 1985). O resultado final pode ser o de um meio-termo entre forças seletivas opostas: a adequabilidade da planta hospedeira favorecendo o agrupamento nos melhores sítios (e. g., Rausher, et al., 1981; Singer e Mandracchia, 1982; Stamp, 1982) e a atuação de inimigos naturais, favorecendo a dispersão dos imaturos (e. g., Rothschild e Schoonhoven, 1977; Wiklund e Åhrberg, 1978; Rausher, 1979b; Shapiro, 1981b; Williams e Gilbert, 1981). Além do que, fatores intrínsecos, como a taxa de produção de ovos e a alocação de tempo e energia para outras atividades, devem estar agindo (Traynier, 1979; Boggs, 1981).

A densidade de imaturos foi maior no verão de 1985, comparando-se com aquela de 1984, e atingiu seu valor máximo em ABR/85. Deve-se notar que o aumento na densidade de imaturos, a partir de NOV-DEZ/84 (Fig. 16 e Tabela 21), continuou até ABR/85, para diminuir em seguida. Comparando-se os dados climáticos de JFMA/84 com JFMA/85, constata-se que no segundo "verão" choveu 2 vezes mais que no primeiro (Fig. 2; Apêndice 1). Aparentemente como resultado disso, a produção de folhas aumentou nas duas

áreas, embora de maneira mais consistente na área A (75% a mais na PrP; 40% na PrF) do que na área B (7% na PrP; 24% na PrF) (Fig. 6; Tabela 2). Levando-se em conta as densidades de imaturos encontradas, o Apêndice 10 mostra as estimativas mensais para a taxa de oviposição diária das fêmeas de H.n.daeta.

Mais chuvas no verão de 1985 permitiu uma maior e mais prolongada produção de folhas novas, o que, por sua vez, resultou num maior número de sítios potenciais para oviposição. As fêmeas podem ter respondido a este aumento na disponibilidade de sítios de oviposição colocando mais ovos. Assim, o aumento na densidade de imaturos durante o verão de 1985, e até ABR/85, pode ter sido consequência de um mecanismo de realimentação positiva: mais adultos colocaram mais ovos, que produziram mais adultos.

Levando-se em conta os resultados para sobrevivência dos imaturos de H.n.daeta (Fig. 14; Tabela 16), juntamente com os resultados apresentados sobre a densidade dos imaturos em diferentes épocas do ano (Fig. 16; Tabela 22), verifica-se que no verão de 1985 (JAN-ABR) tanto a densidade como a probabilidade de sobrevivência dos imaturos foram maiores que no mesmo período do ano anterior. Isso pode indicar que fatores de mortalidade independente da densidade estavam atuando nessa população de borboletas (Manly, 1990). Um limite para o aumento gradativo na densidade de imaturos

durante o verão pode ter sido imposto pela deterioração dos sítios de oviposição potenciais, juntamente com efeitos diretos das mudanças climáticas sobre as fêmeas adultas (Seção 3.2.4). No seu estudo, Monteiro (1981) não encontrou evidências de que insetos parasitóides fossem agentes de controle populacional de H.n.daeta.

A densidade dos imaturos de H.n.daeta, nas duas áreas, atingiu seus valores mais baixos durante o inverno, quando em sucessivas visitas à RPA não se registrou um único ovo ou larva. De um modo geral, os meses mais frios e secos do ano parecem se constituir numa época inadequada tanto para as atividades dos adultos, quando estes se concentram em "bolsões" úmidos no interior da mata (Brown e Benson, 1974; Vasconcellos-Neto, 1980; obs. pessoal), quanto para o crescimento larval, talvez como resultado de uma progressiva deterioração da planta hospedeira.

Uma observação adicional favorece a hipótese de que as plantas de S.cernuum crescendo em habitats diferentes (sombreado vs. ensolarado) tinham probabilidades diferentes de receber ovos de H.n.daeta. Em MAR/85, três plantas crescendo à beira da mata na área A, e assim diretamente expostas aos raios solares, foram transplantadas para vasos individuais e transferidas para o interior da mata, num ponto entre as plantas de número 42 e 43. Na ocasião do transplante elas pareciam saudáveis e eram de bom tamanho

(duas com 7 e uma com 6 folhas), nenhuma delas, contudo, tinha imaturos ou marcas de alimentação larval. Menos de um mês depois da transferência para o interior da mata, e ainda com algumas das folhas originais, foram observadas marcas de alimentação larval e, depois disso, foram encontrados ovos em todas as três plantas. Aparentemente, portanto, as plantas eram evitadas por fatores ligados ao tipo de habitat em que cresciam (e. g., microclima, densidade de predadores), mais do que pela suposta baixa qualidade de suas folhas para a alimentação das larvas de H.n.daeta.

TABELA 21.

Densidade dos imaturos de Hypothesis ninonia daeta nas plantas de Solanum cernuum. Mostra-se: folhas inspecionadas numa única visita (A) e no mês (B); imaturos encontrados numa única visita (C) e no mês (D); densidade de imaturos numa única visita ($E = C / A$) e no mês ($F = D / B$).

	A	B	C	D	E	F
Area A						
JAN/84	261	1827	30	94	0,1149	0,0515
FEV	264	1320	52	150	0,1970	0,1136
MAR	226	904	27	92	0,1195	0,1018
ABR	227	227	24	24	0,1057	0,1057
MAI	267	2403	8	28	0,0300	0,0117
JUN	258	1548	4	7	0,0155	0,0045
JUL	245	980	1	2	0,0041	0,0020
AGO-	213	213	0	0		
SET-	260	1040	0	0		
OUT	283	849	6	11	0,0212	0,0130
NOV	265	795	16	24	0,0604	0,0302
DEZ	265	265	14	14	0,0528	0,0528
JAN/85	306	612	30	35	0,0980	0,0572
FEV	296	592	40	47	0,1351	0,0794
MAR	309	1545	57	139	0,1845	0,0900
ABR	291	291	101	101	0,3471	0,3471
MAI-	241	0	?	?		
JUN	232	232	20	20	0,0862	0,0862

T A B E L A 21. (cont.)

	A	B	C	D	E	F
Area B						
JAN/84	112	560	4	9	0,0357	0,0161
FEV	103	309	3	13	0,0291	0,0421
MAR	98	294	4	9	0,0408	0,0306
ABR	108	108	0	0		
MAI	117	468	0	0		
JUN	116	348	0	0		
JUL	94	282	0	0		
AGO-	72	72	0	0		
SET-	76	228	0	0		
OUT	89	89	0	0		
NOV	95	190	0	0		
DEZ-	113	0	?	?		
JAN/85-	123	0	?	?		
FEV-	120	0	?	?		
MAR	130	260	5	12	0,0385	0,0462
ABR	106	106	6	6	0,0566	0,0566
MAI-	102	0	?	?		
JUN	96	96	0	0		

T A B E L A 22.

Números totais de imaturos de Hypothyris ninonia daeta e de folhas de Solanum cernuum, para todo o estudo e nas estações indicadas, levando-se em conta os dados do mês e os de um única visita.

	Area A		Area B	
	Mês	Única	Mês	Única
Total				
Folhas	14390	3995	3110	1264
Imaturos	788	430	49	24
JFMA/84				
Folhas	4278	978	1271	421
Imaturos	360	133	31	11
JFMA/85				
Folhas	3040	1202	366	236
Imaturos	322	228	18	13

TABELA 23.

Resultados do teste-G para algumas comparações feitas com os dados apresentados na Tabela 22.

Mês

Total A	vs.	Total B	100,61 (p << 0,001)
JFMA/84A	vs.	JFMA/85A	8,16 (p < 0,01)
JFMA/84A	vs.	JFMA/84B	58,62 (p << 0,001)

Única

Total A	vs.	Total B	108,17 (p << 0,001)
JFMA/84A	vs.	JFMA/85A	8,19 (p < 0,01)
JFMA/84A	vs.	JFMA/84B	42,47 (p << 0,001)

Mês vs. Única

Total A	vs.	Total A	109,00 (p << 0,001)
Total B	vs.	Total B	0,53 (ns)

Obs.: ns: não significativo.

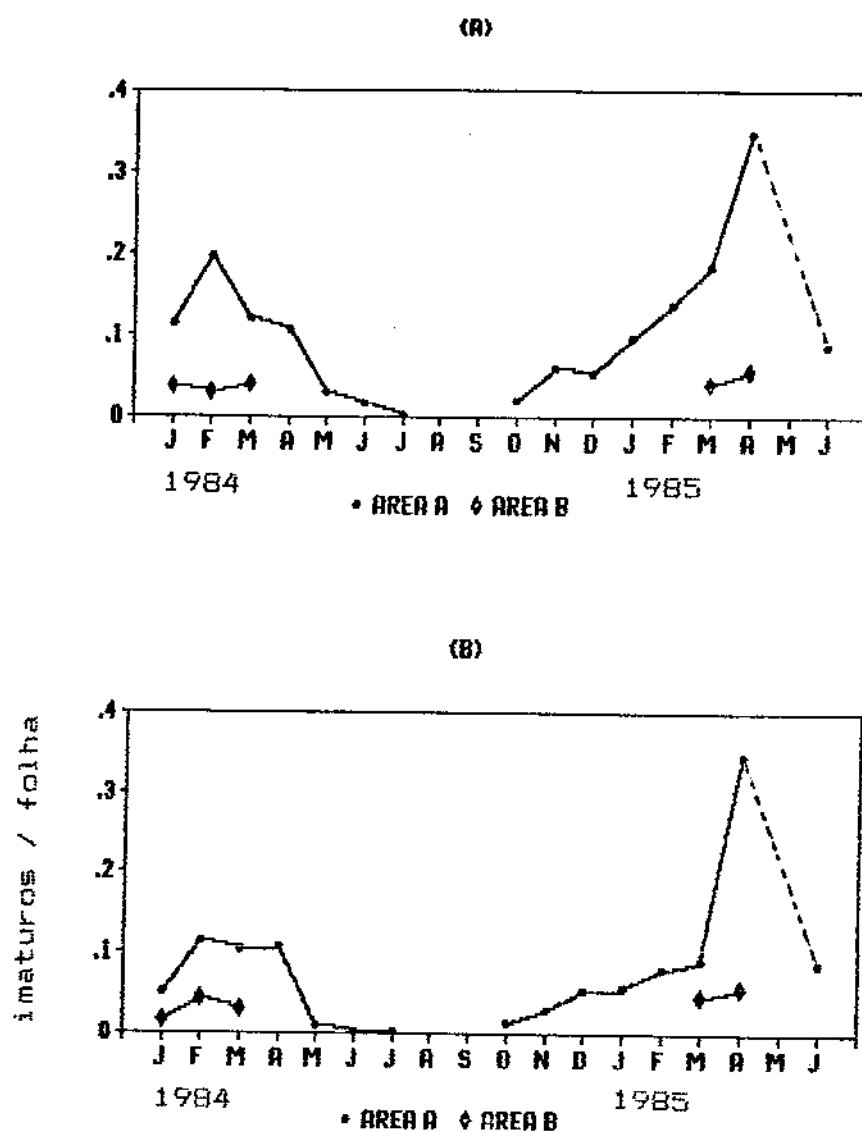


FIGURA 16. Densidade dos imaturos de Hypothyris ninonia daeta nas plantas de Solanum cernuum, nas áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85: (A) dados obtidos numa única visita; (B) dados acumulados no mês.

3.2.3.2. Plantas Hospedeiras Individuais

Tanto nas plantas de Solanum cernuum da área A como nas da área B, foram registrados números variáveis de imaturos de Hypothesis ninonia daeta ao longo deste estudo (Apêndices 7 e 8), quase certamente pelo fato das plantas terem recebido quantidades variáveis de ovos. Em números absolutos, as plantas de número 18 (61 imaturos), 44 (51) e 10 (43) foram as que registraram mais imaturos.

Das plantas amostradas nas áreas A e B, ao longo de todo este estudo, várias receberam poucos ovos e apenas algumas foram usadas frequentemente (Fig. 17). A Fig. 18 mostra a distribuição espacial dessas plantas e suas respectivas classificações.

Das 54 plantas da área A, 48 (88,9%) receberam pelo menos um ovo, enquanto, na área B, em 17 (40,5%) das 42 plantas acompanhadas foram encontrados imaturos, embora em 9 delas tenha sido registrado um único imaturo. Na área B destacaram-se as plantas de número 70 (10 imaturos) e 85 (7), enquanto, na área A, pelo menos 66,7% de todas as plantas amostradas receberam ovos nos dois verões (Apêndice 7). Em apenas 13,5% (13) das plantas amostradas foram registrados 53,5% (470) de todos os imaturos deste estudo. Assim, enquanto algumas poucas plantas de S.cernuum acumularam muitos imaturos ao longo deste estudo, recebendo

ovos mais frequentemente, muitas plantas foram usadas apenas de vez em quando.

Algumas plantas se destacaram pela regularidade com que foram usadas, seja pela baixa variância no número de registros (plantas número 47 e 48) como pelo número de meses em que tinham imaturos (plantas número 44, 10, 11, 47, 48 e 18) (Apêndice 7). Enquanto isso, várias plantas foram usadas apenas uma ou duas vezes, aparentemente em meses onde a densidade média era maior e as fêmeas poderiam estar espalhando mais os seus ovos. Algumas plantas foram menos usadas no verão de 1985, comparando-se com seus próprios resultados no verão anterior (Apêndice 7).

Entre as plantas com as densidades médias mais altas, estão aquelas (plantas número 21, 14, 6, 32, 52, 50) que produziram muitas brotações foliares, quando, então, foram encontrados números excepcionalmente altos de imaturos. Numerosas folhas jovens foram produzidas logo após o corte ou desfolhamento (plantas número 14, 32, 52), e, mais interessante, para plantas bastante sombreadas, como uma suposta tentativa de substituir folhas antigas ou acumular mais folhas (plantas número 21, 6, 50). Este último esforço, no entanto, esteve restrito a plantas de uma determinada tamanho, talvez por exigir um maior volume de reservas, e aquelas três plantas terminaram morrendo. O caráter esporádico no uso dessas plantas é sugerido, principalmente,

pelos poucos meses em que houve registros. A exceção da planta número 52, com registros em 7 meses, além de uma diminuição relativa na densidade de imaturos encontrados quando as outras medidas são levadas em consideração (valores numéricos no Apêndice 11).

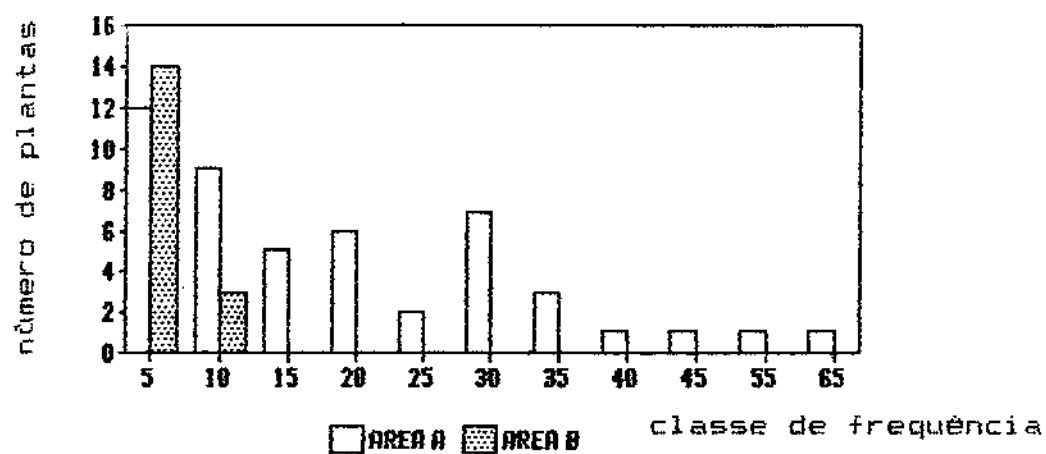
A densidade de imaturos encontrados em relação ao número de folhas inspecionadas, variou desde 0,122 (planta número 18), o que significa um ovo para cada 8 folhas, até 0,002 (planta número 51), um ovo para cada 416 folhas. A densidade média geral foi igual a 0,031, enquanto que para cada área separadamente ela foi de 0,032, na área A, e 0,017, na área B. Essa última diferença, contudo, seria ainda maior se as plantas grandes da área A tivessem sido ignoradas.

Levando-se em conta a dinâmica foliar, parece que tanto as plantas grandes como as pequenas foram sub-utilizadas. As plantas que tiveram uma taxa de produção foliar intermediária, nem muito grande (acumulando mais folhas), nem muito pequena (perdendo folhas), foram aquelas onde um maior número relativo de imaturos foi encontrado. Plantas grandes de S.cernuum, com altas taxas de produção foliar, parecem estar associadas a um conjunto distinto de fitófagos e seus respectivos inimigos naturais (Lawton, 1978, 1983). Assim, apenas nas plantas de número 1, 42 e 51, grandes e com altas taxas de produção foliar, foram observadas larvas

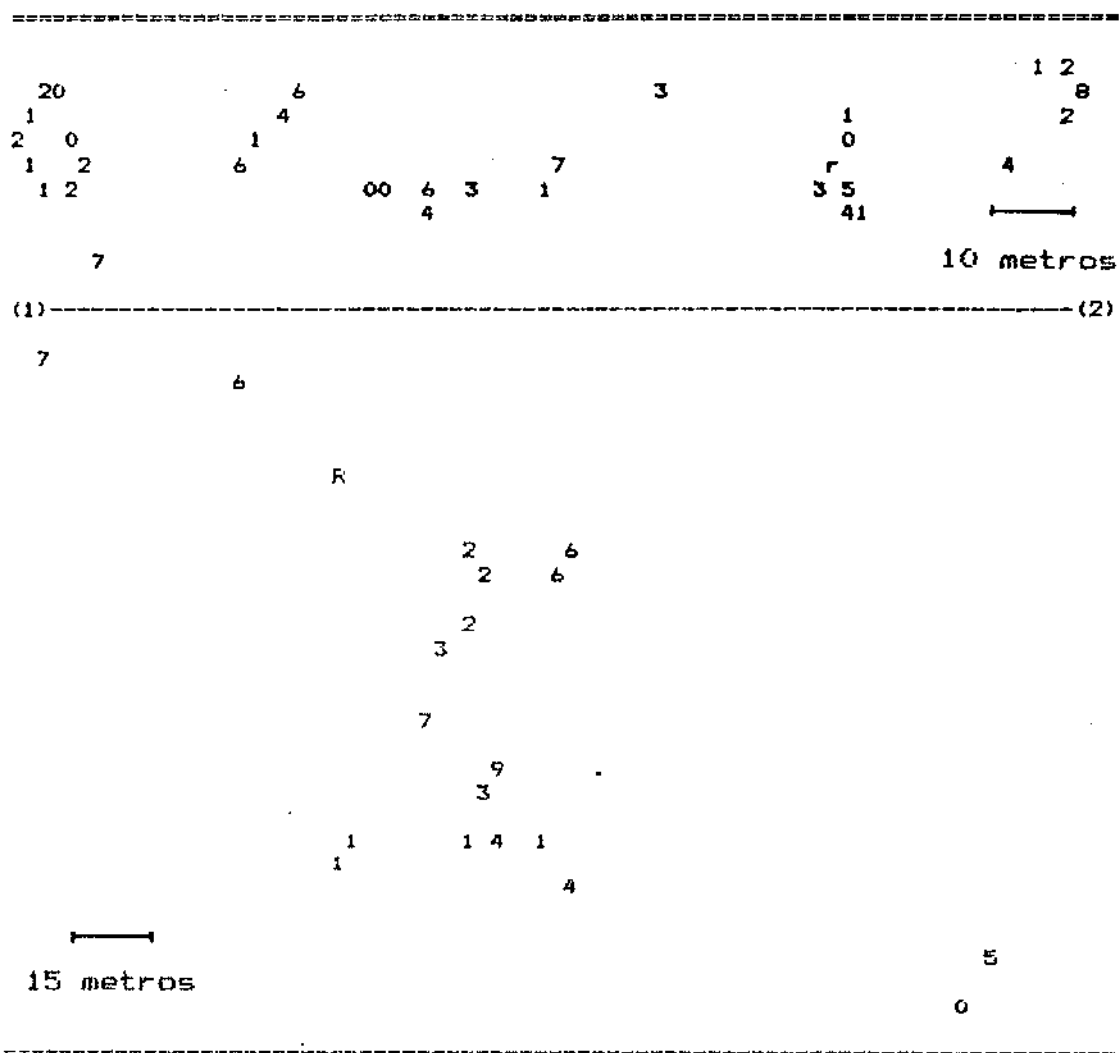
de uma espécie de crisomelídeo, potencialmente devastadora para as plantas de S.cernuum (Seção 3.3). Por outro lado, plantas muito sombreadas, de crescimento lento e que, por isso, retiveram folhas por até mais de um ano, podem se constituir num recurso alimentar de qualidade inferior. Uma baixa taxa de substituição de folhas e, conseqüentemente, uma longevidade foliar maior, pode ser vantajoso em habitats nutricionalmente pobres e/ou muito sombreados (Grime, 1977), favorecendo a evolução de uma maior alocação relativa de recursos em defesas (Stanton, 1975; Coley, 1983a).

Dentro de certos limites, houve uma relação significativa entre o número médio de folhas durante todo o estudo e o número de imaturos encontrados por planta. Não considerando as plantas da área B e, depois, as quatro plantas da área A com as maiores médias no número médio de folhas, o coeficiente de regressão para a relação entre o número de imaturos encontrados e o número médio de folhas por plantas torna-se significativo (Fig. 19). Essa gradativa melhora no coeficiente de regressão pode indicar a sobreposição de duas preferências das fêmeas: plantas crescendo na área A e de tamanho intermediário, com uma boa taxa de crescimento. Assim, apenas para as plantas da área A e com médias inferiores a 12 folhas, o coeficiente de regressão obtido foi significativamente diferente de zero ($t = 6,59$; $p < 0,001$) para se rejeitar a hipótese nula de

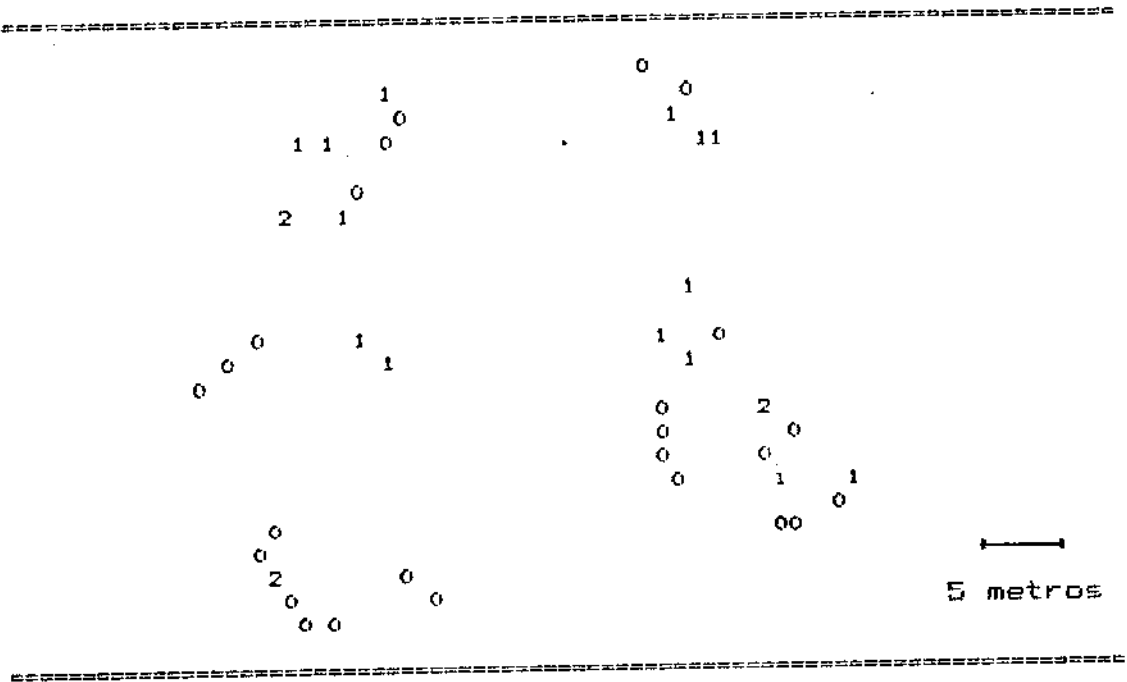
independência das duas variáveis. Isso indica que, dentro de certos limites, o número de imaturos encontrados numa planta individual de S.cernuum aumentou com o seu tamanho.



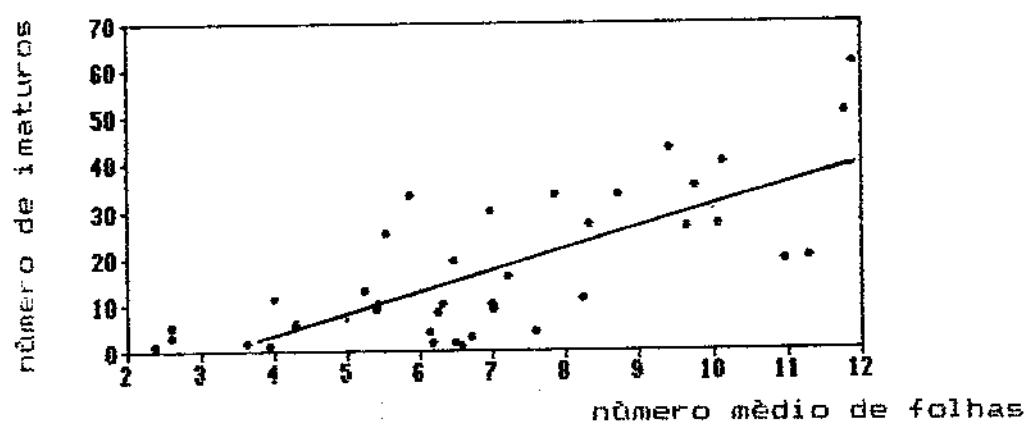
F I G U R A 17. Distribuição de frequência das plantas de *Solanum cernuum*, nas áreas A e B, de acordo com o total de imaturos acumulado ao longo de todo o estudo. As classes de frequência reúnem plantas com registros de 1 a 5 imaturos (5), de 6 a 10 (10), de 11 a 15 (15) e assim por diante.



F I G U R A 18. (A) Distribuição dos imaturos de *Hypothyris ninonia daeta* encontrados na área A. As plantas estão representadas por um algarismo que indica sua classe de frequência: 1 a 5 imaturos (0), 6 a 10 (1), e assim por diante. As plantas número 18 (R) e 44 (r) são das classes 13 e 11, respectivamente. A distância entre as plantas abaixo da linha 1-2 está um pouco desproporcional.



F I G U R A 18. (B) Como na figura anterior, para as plantas da área B.



F I G U R A 19. Imaturos de Hypothesis ninonia daeta encontrados, em função do número médio de folhas nas plantas de Solanum cernuum. A equação da reta é $Y = 4,43X - 13,76$ ($r^2 = 0,739$; $N = 38$; $p < 0,001$)..Dados apenas para as plantas da área A com médias inferiores a 12.

3.2.3.3. Folhas

Na Fig. 20 são mostrados seis gráficos referentes à distribuição etária das folhas de Solanum cernuum e à quantidade relativa de ovos encontrados em folhas de cada classe etária, nos três primeiros meses de 1984 e de 1985. Os dados das áreas A e B foram somados (Tabela 24). A Tabela 25 apresenta os resultados do teste-G, comparando-se a distribuição dos ovos de acordo com a abundância relativa das folhas. A análise rejeita a hipótese nula nos meses de JAN/84 e JAN e FEV/85, embora o valor de G para MAR/85 foi quase significativo. Em todos os testes, a maior porcentagem de ovos foi encontrada em folhas tendo de 1 a 3 meses de idade.

As folhas com até um mês de idade e com 6 ou mais meses de idade, foram sub-utilizadas em todos os meses analisados. As folhas mais velhas podem ter sido ativamente evitadas, em consequência de uma progressiva deterioração como recurso alimentar. Enquanto isso, as folhas com até um mês de idade, podem ter sido evitadas pelo menos por um dos três motivos seguintes:

(a) fatores mecânicos, como a dificuldade de penetração das mandíbulas da larva (e. g., Morrow, 1983; Juniper e Southwood, 1986) ou do pouso das fêmeas (muitas das folhas

colocadas nessa classe ainda não estavam totalmente perpendiculares em relação ao ramo a que pertenciam).

(b) Fatores químicos, como a presença de substâncias defensivas ou inadequação nutricional (e. g., Feeny, 1970; Schroeder, 1976; Scriber, 1977; Haukioja e Niemela, 1979; Mooney et al., 1981; Lincoln et al., 1982).

(c) Fatores ecológicos, como a maior exposição às variações microclimáticas ou à localização por inimigos naturais (Whitham, 1981, 1983; Whitham et al., 1984).

As folhas pertencentes às classes etárias mais abundantes, com exceção de FEV/85, eram as folhas mais utilizadas por H.n.daeta e, particularmente nos meses de JAN/84 e JAN/85, bem acima de suas abundâncias relativas (Tabela 24). As folhas pertencentes às outras classes etárias foram utilizadas mais ou menos de acordo com suas abundâncias relativas. As preferências das fêmeas de H.n.daeta por um determinado conjunto de folhas, ao menos durante o verão, parecem melhor caracterizadas pela data em que as folhas nasceram, antes do que pela idade foliar em si. Os dados obtidos para os três primeiros meses de cada ano sugerem que os ovos de H.n.daeta acompanharam a classe de folhas mais abundantes, com uma gradativa dispersão, nos dois anos amostrados, de JAN a MAR. Deve-se notar, além disso, que as folhas nascidas no início do verão podem ser

relativamente mais baratas para a planta, com uma expectativa de vida menor e acumulando menos defesas ao longo do tempo.

Levando-se em consideração apenas o conjunto de folhas nascidas em DEZ/84, os resultados (Tabela 26) mostram que em FEV e MAR/85 a porcentagem de ovos encontrados nessas folhas então com dois e três meses de idade, respectivamente, foi significativamente maior do que aquela esperada pela abundância relativa das folhas.

Dentro de certos limites de idade, onde folhas muito jovens ou muito velhas foram evitadas, e no início do seu principal período reprodutivo, as fêmeas de H.n.daeta distribuíram seus ovos de acordo com a abundância relativa das folhas de S.cernuum. Depois disso, dois outros fatores podem ter atuado: primeiramente, as folhas com imaturos tinham mais chances de receber mais ovos e, em segundo lugar, as diferenças na abundância das classes etárias das folhas de S.cernuum diminuíram, resultando num aumento gradativo da idade foliar média (Fig. 7 e Apêndice 2).

Uma das consequências das preferências das fêmeas de H.n.daeta foi que os ovos apresentavam uma distribuição contagiosa dentro de uma planta individual de S.cernuum. Na maioria das vezes encontrou-se apenas um ovo por folha.

Contudo, o número de vezes em que foram encontrados 2 ou mais ovos por folha foi maior que o esperado sob a hipótese nula de que a distribuição dos ovos nas folhas obedece a uma distribuição de Poisson (Tabela 27). Essa distribuição contagiosa pode sido produzida por uma fêmea colocando dois ou mais ovos numa folha, num único ato de oviposição, ou por fêmeas em visitas sucessivas escolhendo a mesma folha.

As larvas fazem suas primeiras refeições nas proximidades do sítio onde eclodem, embora mais tarde elas se desloquem entre folhas vizinhas. Em mais de uma oportunidade, foram vistas larvas grandes (terceiro estágio ou mais velhas) percorrendo, aparentemente sem grandes dificuldades, os trechos bastante pilosos do caule de plantas de S.cernuum. Como em diversas oportunidades as larvas retornaram às folhas onde foram vistas inicialmente, e ali continuaram a se alimentar, juntamente com outras larvas mais novas ou de mesmo estágio, parece que elas não estavam mudando de uma folha para outra em consequência de uma suposta deterioração na qualidade nutricional do material foliar. Como as marcas de sua alimentação tornam-se mais evidentes nos estádios mais avançados, elas poderiam estar diminuindo as chances de serem encontradas por predadores potenciais (Heinrich, 1979).

Se as fêmeas de H.n.daeta sempre avaliam plantas hospedeiras potenciais, pelo menos antes da primeira

oviposição numa planta individual desconhecida, a presença de coespecíficos (ovos e/ou larvas), pode sinalizar em favor da adequabilidade daquela planta para os seus próprios descendentes (e. g., Dixon et al., 1978; Stamp, 1982). Embora existam registros de fêmeas de Lepidoptera evitando plantas já ocupadas, em muitos casos, ao que parece, para reduzir a competição por alimento em plantas hospedeiras geralmente pequenas (Thompson, 1983).

Não parece haver uma restrição acentuada de alimento para as larvas de H.n.daeta, levando-se em conta a densidade dos imaturos e a abundância das folhas preferidas durante o período desse estudo. Embora não tenham sido feitas medições da área foliar consumida por larvas individuais, a observação no campo de uma larva que atingiu o quinto estágio e as observações repetidas de larvas crescendo em plantas domésticas, permitem supor que apenas uma folha de S.cernuum com cerca de 90 cm² é suficiente para o desenvolvimento de H.n.daeta, pelo menos até o começo do seu quinto estágio larval. Parece, assim, que, na grande maioria das vezes, os ovos encontrados no verão estavam em plantas com uma biomassa adequada disponível.

Algumas observações adicionais favorecem a hipótese de que folhas de S.cernuum foram discriminadas de acordo com sua idade. As plantas de S.cernuum cortadas podiam rebrotar rapidamente, com várias gemas foliares sendo produzidas em

poucos dias. Essas primeiras folhas apresentavam coloração e textura características e talvez representassem um alimento de qualidade nutricional superior (Crawley, 1983; Fitter, 1986). Em duas oportunidades, as plantas em rebrotação (plantas número 40 e 52, em ABR e JUN/85, respectivamente) foram pesadamente atacadas por fêmeas de H.n.daeta. Houve super-exploração da planta hospedeira: a biomassa foliar era seguramente insuficiente para sustentar o número de ovos e larvas presentes. Embora não possa ser ignorada a hipótese de que as fêmeas estavam respondendo adaptativamente a plantas hospedeiras em rápida recuperação, avaliando o potencial de crescimento imediato, é possível que elas, respondendo primariamente à qualidade de um recurso raro e muito estimulante, tenham cometido erros (White, 1974; Chew, 1980). Uma eventual discrepância entre as plantas usadas pela fêmea grávida e aquelas que suportam o desenvolvimento larval, deve ser resolvida pela seleção natural atuando contra as fêmeas que fazem escolhas inapropriadas (Wiklund, 1975; Chew, 1977) ou a favor de larvas que aceitam e se desenvolvem nas plantas encontradas recentemente (Chew, 1977, 1980).

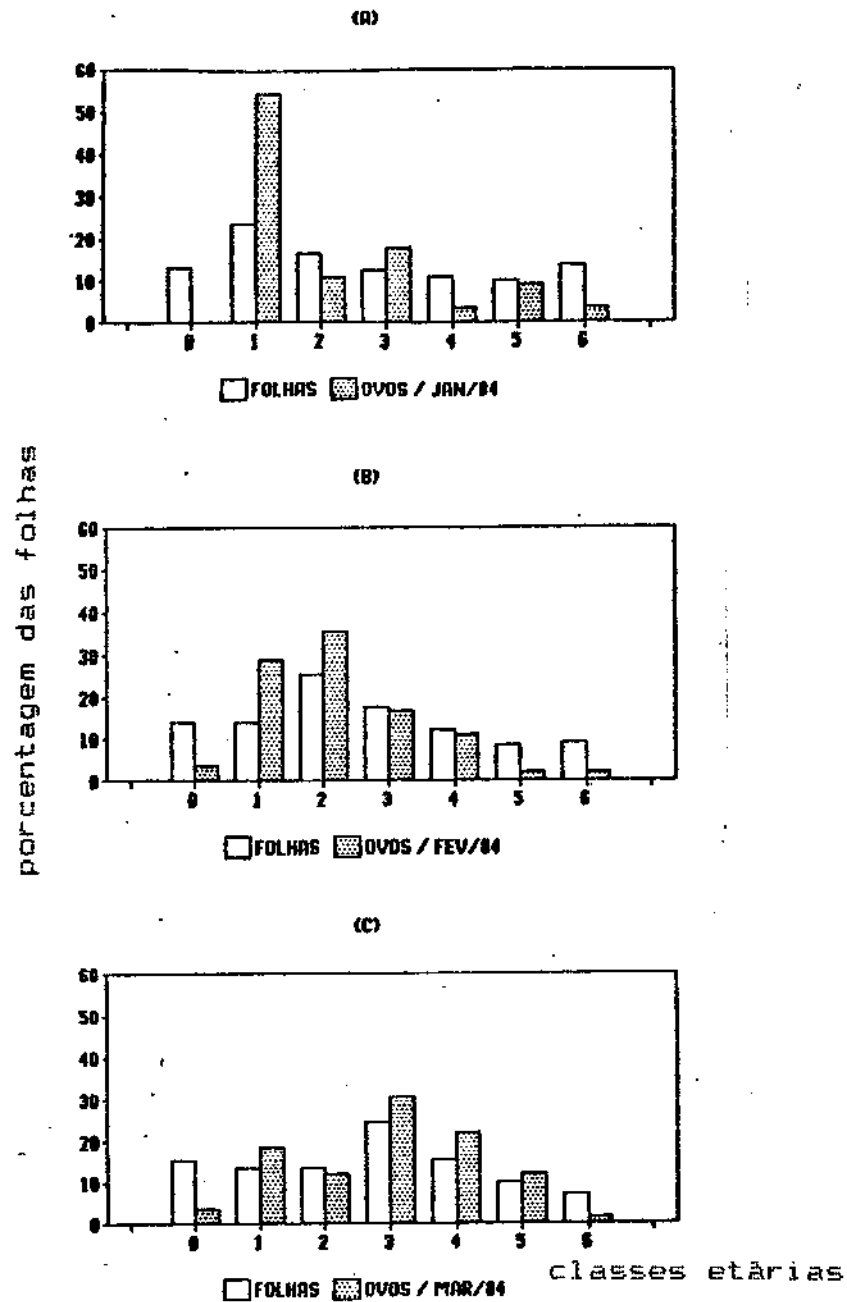


FIGURA 20. Porcentagem dos ovos de Hypothyris ninonia daeta encontrados em folhas de diferentes classes etárias, nas plantas de Solanum cernuum da área A. A classe 0 inclui folhas com menos de um mês de idade; a classe 1 de um até dois meses; até a classe 6, que agrupa folhas com seis ou mais meses de idade.

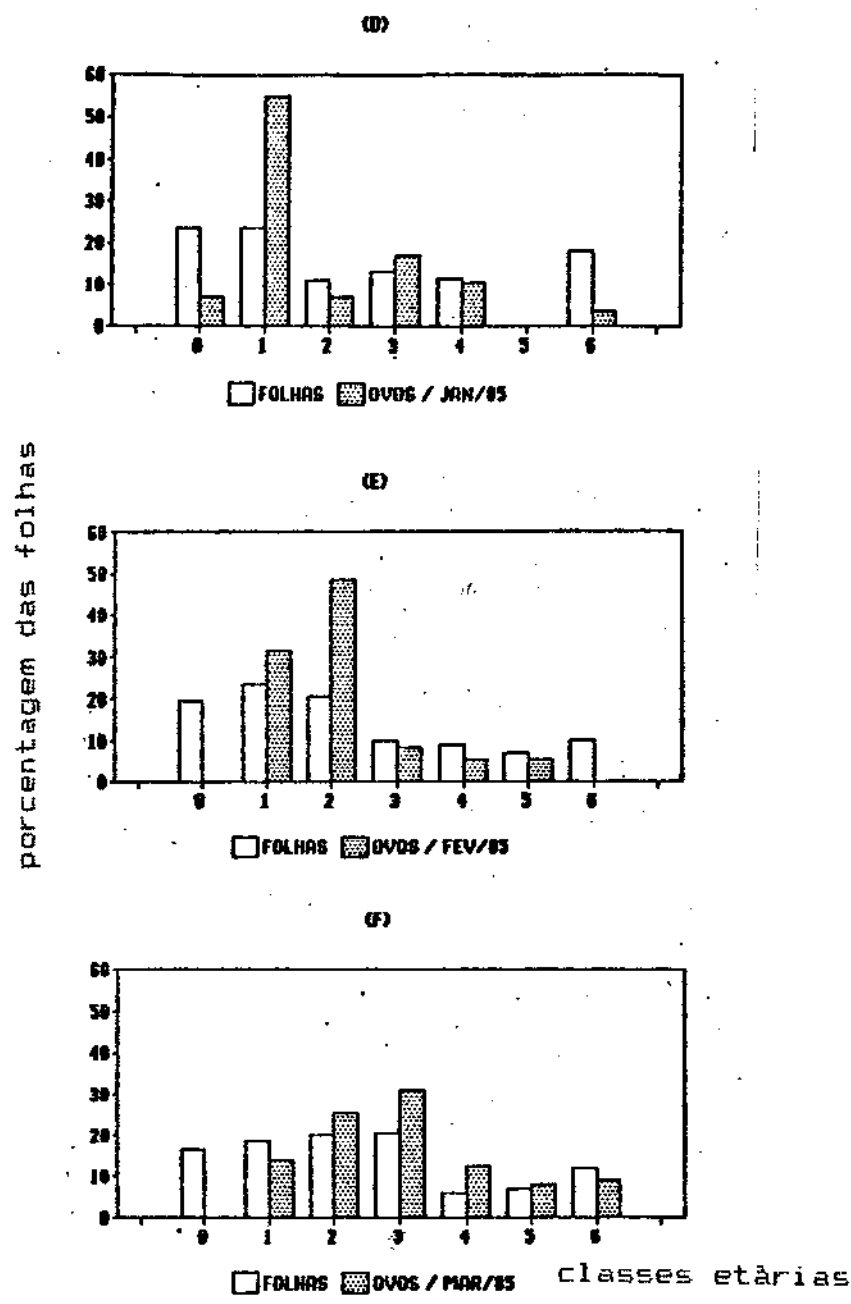


FIGURA 20. (Continuação)

TABELA 24.

Porcentagem de folhas (F%) e de ovos encontrados em folhas de cada classe etária (O%), apenas para as plantas da área A, nos meses indicados (entre parêntesis, os respectivos totais de folhas e ovos). Os dados de JAN e FEV/85 referem-se apenas à primeira quinzena daqueles meses.

	F%	O%		F%	O%
JAN/84 (418, 55)			JAN/85 (301, 29)		
0+	12,92	0,00	0+	23,26	6,90
1+	23,68	54,55	1+	23,26	55,17
2	16,75	10,91	2++	10,96	6,90
3	12,44	18,18	3++	12,96	17,24
4+	10,77	3,64	4++	11,63	10,34
5+	9,81	9,09	5++	0,00	0,00
6+	13,64	3,64	6++	17,94	3,45
FEV/84 (370, 90)			FEV/85 (295, 35)		
0+	14,05	3,33	0+	19,66	0,00
1+	13,78	28,89	1+	23,39	31,43
2	25,41	35,56	2	20,68	48,57
3	17,30	16,67	3+	10,17	8,57
4+	11,89	11,11	4+	9,15	5,71
5+	8,65	2,22	5+	7,12	5,71
6+	8,92	2,22	6+	9,83	0,00
MAR/84 (362, 59)			MAR/85 (634, 87)		
0+	15,75	3,39	0+	16,40	0,00
1+	13,54	18,64	1+	18,30	13,79
2	13,54	11,86	2	19,87	25,29
3	24,59	30,51	3	20,35	31,03
4	15,75	22,03	4	5,84	12,64
5+	9,94	11,86	5	7,10	8,05
6+	6,91	1,69	6	12,15	9,20

Obs.: + e ++: dados agrupados.

TABELA 25.

Resultados do teste-G (Aderência) para os dados da Tabela 24. A hipótese nula é de que o número de ovos encontrados foi consequência da abundância relativa de cada classe etária.

	Valor de G	Probabilidade	gl
JAN/84	12,63	$p < 0,01$	3
/85	9,47	$p < 0,05$	1
FEV/84	8,53	$p < 0,05$	3
/85	1,41	ns	2
MAR/84	1,56	ns	4
/85	8,02	ns	5

Obs.: gl: graus de liberdade; ns: não significativo.

T A B E L A 26.

Ovos de Hypothyris ninonia daeta encontrados em folhas de DEZ/84, nas plantas da área A. A hipótese nula é de que o número de ovos encontrados nessas folhas foi consequência de sua abundância relativa. Mostra-se o número de ovos esperados de acordo com a hipótese nula e os resultados obtidos no teste-G (Aderência).

	Folhas		Ovos			
	Total	DEZ	Total	DEZ	Esperado	G
JAN/85	301	91	30	11	9,07	0,26 ns
FEV	295	86	35	23	10,20	7,13 +
MAR	317	81	84	38	21,46	5,83 ++
MAR	317	77	30	14	7,29	3,24 ns
ABR	297	67	69	18	15,57	0,23 ns
JUN	240	49	12	3	2,45	0,08 ns

Obs.: (1) MAR/85 teve dados suficientemente numerosos para permitir uma distinção entre a primeira e segunda quinzenas.

(2) ++: $p < 0,05$; +: $p < 0,01$; ns: não significativo.

T A B E L A 27.

Número de ovos de Hypothyris ninonia daeta observados e esperados por folha inspecionada de Solanum cernuum, sob a hipótese nula de que eles obedecem a uma distribuição teórica de Poisson (G (Aderência) = 328,92; $gl = 2$; $p \ll 0,001$).

Ovos/Folha	Esperado	Observado	Total de Ovos
0	8721,09	8845	0
1	645,42	438	438
2	23,88	78	156
3 ou +	0,61	30	101

Obs.: gl : graus de liberdade.

3.2.3.4. Sítios Foliares

Os resultados obtidos para a distribuição dos ovos de H.n.daeta nas sub-áreas das folhas de S.cernuum estão na Fig. 21, ao lado da contribuição relativa de cada uma delas na composição da superfície foliar total. O resultado do teste-G ($G = 232,02$; $gl = 4$; $p \ll 0,001$) foi altamente significativo, indicando que a concentração de ovos na região central da folha foi muito além da quantidade esperada, levando-se em conta sua contribuição relativa para a superfície foliar total. Assim, pode-se abandonar a hipótese nula de que os ovos de H.n.daeta foram colocados aleatoriamente nas folhas de S.cernuum.

Muito embora o ápice e as margens das folhas possam ter sido evitados, talvez pelos maiores riscos de danos, causados por fatores físicos (e. g., chuvas, ventos) ou bióticos (outros fitófagos, como gafanhotos, que comiam as folhas pelas bordas), duas hipóteses podem ser levantadas para explicar esses resultados.

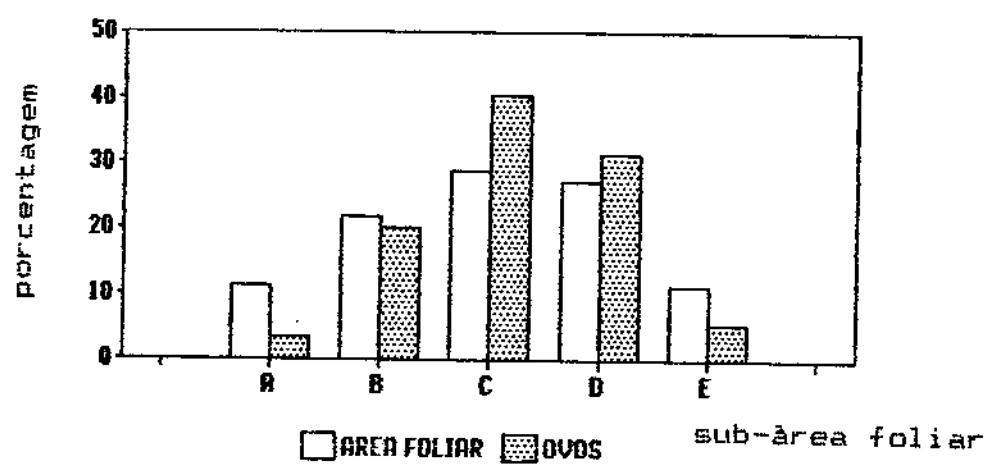
Em primeiro lugar, sabendo-se que as folhas podem se constituir num recurso bastante heterogêneo para fitófagos (e. g., Whitam, 1981; 1983; Whitam et al., 1984), as fêmeas de H.n.daeta podem ter sido seletivas em relação à superfície foliar disponível, procurando colocar seus ovos em sítios mais adequados e seguros para a alimentação de

seus descendentes. Deve-se notar que quase todos os ovos encontrados neste estudo estavam apoiados em nervuras salientes na face inferior das folhas de S.cernuum.

De outro modo, as fêmeas pousavam numa região central da folha, permanecendo oculta sob ela durante a oviposição, de tal modo que o ponto exato em que um ovo se encontra é apenas uma consequência disso. Embora o comportamento de "colar" um ovo na folha não seja um processo demorado (cerca de 15s), a fêmea pode estar diminuindo a probabilidade de ser encontrada por inimigos naturais que se orientam visualmente. No verão de 1985 foram encontradas na RPA asas destacadas de H.n.daeta, aparentemente removidas por predadores, talvez aves (Brown e Vasconcellos-Neto, 1976).

Existem observações adicionais que favorecem a hipótese de que as fêmeas de Ithomiinae, como H.n.daeta, podem discriminar entre sítios foliares específicos. No primeiro semestre de 1981, visitas sucessivas ao Horto Florestal de Sumaré, SP (Seção 3.4), permitiram que mudanças diárias na ocorrência e sobrevivência dos imaturos de algumas espécies de Ithomiinae fossem acompanhadas. Em seis ocasiões, nos meses de MAI e JUN/81, foram encontradas plantas com grupos de ovos novos de Mechanitis polymnia e M. lysimnia exatamente numa folha já utilizada anteriormente. Embora as fêmeas de borboletas, forçadas a interromper sua oviposição, possam retornar à planta hospedeira e completar a sua "carga

de ovos" (Gilbert, 1969; Young e Moffett, 1979b; Shapiro, 1980), naquelas ocasiões tratava-se de desovas colocadas em dias diferentes, destacando-se o fato de que em dois casos, as plantas eram grandes, com muitas folhas disponíveis. Embora não se tenha informações sobre o reconhecimento químico dos ovos em Ithomiinae (e. g., Behan e Schoonhoven, 1978; Den Otter et al., 1980; Schoonhoven et al., 1981), sabe-se que as fêmeas de algumas espécies podem reconhecer visualmente ovos viáveis colocados sobre as folhas das plantas hospedeiras (J. Vasconcellos-Neto e R. Monteiro, com. pessoal). Num daqueles casos, alguns dos ovos novos estavam colocados exatamente por cima dos antigos, já parasitados e escuros, o que sugere que esses ovos não foram discriminados pelas fêmeas grávidas.



F I G U R A 21. Porcentagens dos ovos de Hypothyris ninonia daeta encontrados em cada uma das sub-áreas em que as folhas de Solanum cernuum foram divididas, ao lado da contribuição relativa dessas sub-áreas na composição da área foliar total.

3.2.4. Regulação Independente da Densidade?

O número de larvas de Hypothyris ninonia daeta encontradas ao longo do estudo numa planta hospedeira individual de Solanum cernuum aumentou linearmente com o número total de imaturos registrados. O coeficiente de regressão foi significativamente diferente de zero, considerando-se todas as plantas com qualquer total de imaturos ($N = 65$; $t = 9,86$; $p < 0,001$), assim como quando as plantas com um total inferior a cinco imaturos foram ignoradas ($N = 41$; $t = 5,38$; $p < 0,001$) (Fig. 22). Ao contrário deste resultado, o teste de regressão entre o total de imaturos (ovos + larvas) e a porcentagem de larvas, que começam o primeiro estágio não produziu valores significativos, seja com todas as plantas incluídas ($N = 65$; $t = -0,74$; $p > 0,05$), seja apenas para aquelas com pelo menos 5 registros de imaturos ($N = 41$; $t = -1,71$; $p > 0,05$).

O padrão descrito para a distribuição espacial das larvas mais velhas de H.n.daeta pode ser o resultado da atuação de dois fatores: a distribuição dos ovos pelas fêmeas e o padrão de desaparecimento dos imaturos em consequência da atuação de inimigos naturais. Os ovos de H.n.daeta amostrados exibiam uma distribuição agrupada, supostamente refletindo a discriminação das fêmeas entre

sítios potenciais (hábitats, plantas individuais e folhas). A atuação de inimigos naturais, como aves (Krebs et al., 1983) pode ser dependente da frequência, ou seja, concentrando-se naqueles sítios (hábitats, plantas individuais) onde mais imaturos são encontrados. As larvas mais velhas foram raras e de ocorrência isolada (e. g., as plantas número 16, 70 e 77; Apêndice 8). Dois níveis de influência podiam estar atuando: em primeiro lugar, a distribuição em manchas da planta hospedeira, com as plantas mais velhas ficando mais isoladas. Além disso, as visitas mais frequentes de predadores generalistas em plantas agrupadas, antes do que em plantas isoladas. Algumas das plantas amostradas neste estudo (e. g., plantas número 23 a 30; 36 a 39; 43 a 49; 56 a 60) foram recrutadas no segundo semestre de 1983 e a distribuição espacial delas, como a de outras plantas jovens, era em mosaico, talvez refletindo o padrão espacial de recrutamento de novas plantas (Janzen, 1971).

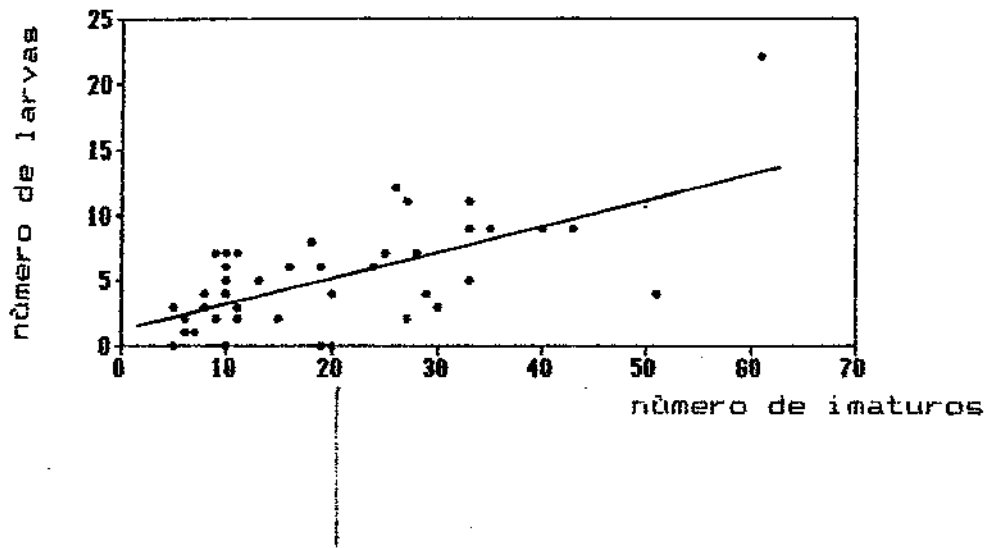
Apesar das altas taxas de mortalidade nos estágios imaturos (e. g., Ehrlich e Gilbert, 1973; Gilbert, 1975; Young e Moffett, 1979b), atribuídas principalmente à atuação de inimigos naturais, juntamente com o fato de que a predação é comumente identificada como o fator-k (Varley et al., 1973), muitos estudos não conseguiram identificar mudanças dependentes da densidade (Dempster, 1983, 1984).

Dessa forma, contrastando com situações onde inimigos naturais e competição regulam populações em torno de um equilíbrio (May, 1981), a maioria dos estudos com Lepidoptera sugere que o tamanho máximo de suas populações está sendo determinado principalmente pela disponibilidade de recursos e, abaixo daquele máximo, as populações podem flutuar em resposta a muitos fatores, sendo a direção da mudança independente do tamanho populacional (e. g., Hayes, 1984, 1985; para revisões, Dempster, 1983, 1984; Courtney, 1986).

Os valores obtidos com a análise de fator-k são mostrados na Tabela 28. Os dados do terceiro e quarto estádios foram somados e o valor correspondente ao quinto estádio é obviamente desconhecido. O fator-k parece ser k_{3+4} (Fig. 23), a mortalidade das larvas de terceiro e quarto estádios, haja visto o perfil de sua curva ser o mais semelhante ao perfil da curva de K (Varley et al., 1973). Além disso, usando-se o método de regressão (Manly, 1990), a mortalidade das larvas durante o terceiro e o quarto estádios foi confirmada como aquela que explica melhor as mudanças observadas na mortalidade geral.

Estes resultados reforçam a sugestão de que mecanismos reguladores independentes da densidade estavam atuando. O perfil da mortalidade total da geração (K) parece depender mais do que acontece nos últimos estádios larvais, quando as

larvas tendem a ocorrer em "manchas". Além de que, deve-se notar, os valores de K não aumentaram de JFMA/84 a JFMA/85, como aconteceu com a densidade.



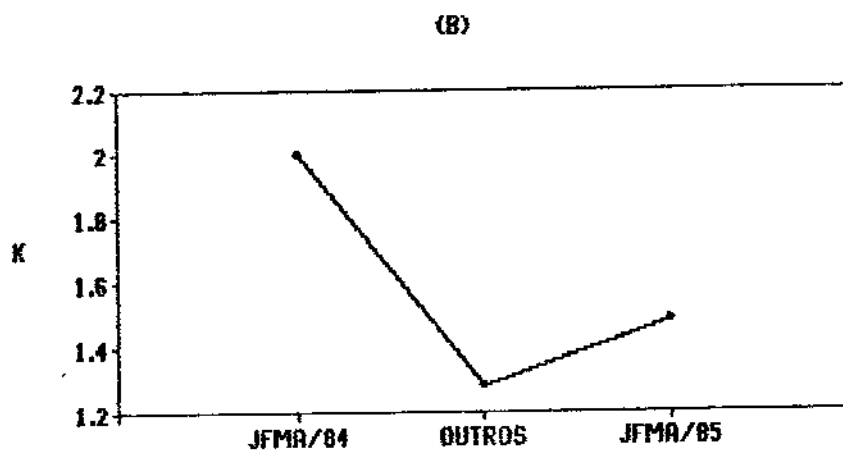
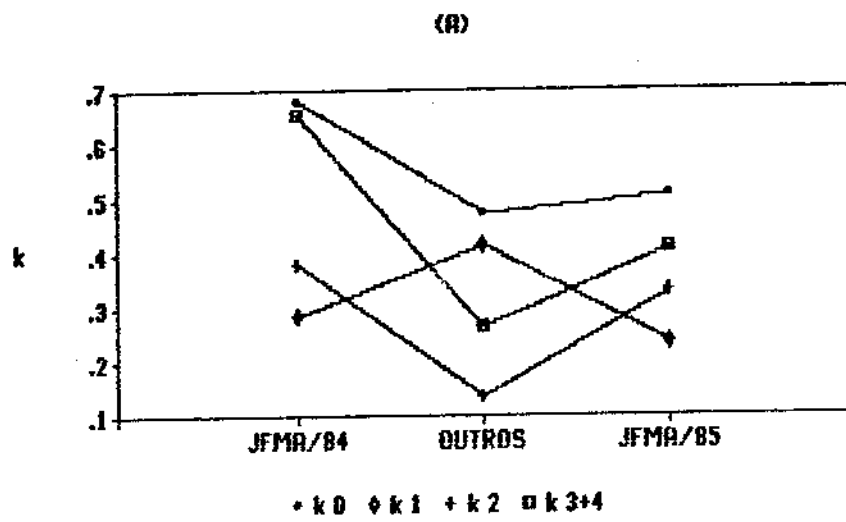
F I G U R A 22. Número de larvas de Hypothyris ninonia daeta em função do total de imaturos (ovos + larvas) encontrados nas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B, com um total de cinco ou mais imaturos. A equação da reta é $Y = 0,205X + 1,159$ ($r^2 = 0,653$; $N = 41$; $p < 0,001$).

TABELA 28.

Valores de k e K obtidos para os dados da Tabela 16. A coluna da direita apresenta as médias para os três períodos considerados.

	JFMA/84	OUTROS	JFMA/85	Média
$k\ 0$	0,679	0,473	0,510	0,554
$k\ 1$	0,286	0,415	0,234	0,312
$k\ 2$	0,378	0,135	0,328	0,280
$k\ 3+4$	0,653	0,263	0,412	0,443
K	1,996	1,286	1,484	1,589

Obs.: $k\ 0$: ovo; $k\ 1$: primeiro estágio; etc.



F I G U R A 23. Valores obtidos com a análise do fator-k feita para os dados de Hypothyris ninonia daeta mostrados na Tabela 16. Onde k_0 = ovos, até k_{3+4} = larvas de terceiro e quarto estádios. (A) Valores de k; (B) valores de K.

3.3. Outras Interações

Ao longo deste estudo foram encontradas sobre as plantas de S.cernuum, além daquelas referidas adiante com maior destaque, espécies dos seguintes grupos: Tingidae (2 spp.); Cicadellidae (2 spp.); Jassidae (2 spp.); Thysanoptera (2 spp.) e Cerambycidae (1 sp.).

Os tingídeos eram encontrados com relativa facilidade, principalmente sob as folhas de plantas maiores e não diretamente expostas aos raios solares. Embora uma das espécies fosse mais abundante, ambas eram encontradas vivendo em grupos. O cerambicídeo, em um dos encontros, estava danificando a nervura principal de uma folha, deixando cicatrizes características. O resultado disso é que a folha pende, não assumindo mais uma orientação perpendicular ao seu ramo. Como várias plantas apresentavam folhas com este aspecto, sempre com a presença daquelas cicatrizes na base da nervura principal, acredita-se que o ataque da referida espécie de cerambicídeo possa ser relevante, já que folhas pendentes devem ter sua capacidade fotossintética bastante reduzida. Aliás, por diversas vezes, as folhas pendentes senesceram mais rapidamente do que seria esperado apenas pela sua posição no ramo.

Aparentemente, os principais causadores de danos foliares ao longo do ano foram os gafanhotos, embora não

tenha sido observado danos extensivos sobre plantas individuais. Destacou-se pelo menos uma espécie, cujas ninfas crípticas eram comumente encontradas nos brotos foliares das plantas maiores.

Pelo menos duas espécies de Alticinae e uma de Chrysomelinae (Chrysomelidae) se alimentaram das folhas de S.cernuum. Os alticineos foram os insetos mais facilmente encontrados ao longo de todo o estudo, inclusive nos meses mais frios e secos, quando outras espécies desapareceram. Estavam, com mais frequência, sobre plantas diretamente expostas aos raios solares. Estes insetos consumiram uma quantidade considerável de folhas, deixando-as vasadas por pequenos orifícios característicos. Por sua vez, o crisomelíneo foi bastante seletivo no uso de plantas grandes, com muitas folhas e altas taxas de produção foliar, como as plantas número 1, 42 e 51. Acredita-se que as larvas deste fitófago representem, na RPA, o maior causador potencial de danos extensivos para S.cernuum, embora ela também estivesse associada a pelo menos uma outra espécie de Solanum. Um grupo com cerca de 30 larvas é capaz de devorar totalmente a folha onde eclodiu em 24 horas, tendo sido observados casos de plantas individuais quase que totalmente desfolhadas por estes insetos, como a planta número 53, além de plantas maiores que não fizeram parte deste estudo.

Algumas poucas vezes foram observadas associações entre cochonilhas (Homoptera: Coccoidea) e formigas.

Entre outras espécies animais repetidas vezes encontradas, merecem destaques as aranhas. Pelo menos uma das espécies, não construtora de teias e que aparentemente forrageava sobre as folhas, é residente em S.cernuum. Algumas outras espécies também foram eventualmente encontradas.

3.4. RPA e o Horto Florestal de Sumaré

Vasconcellos-Neto (1980) estudou a dinâmica populacional das cinco espécies mais comuns de Ithomiinae no Horto Florestal de Sumaré (Sumaré, SP), o que incluía Hypothyris ninonia daeta. Aproximadamente 75% do total de ovos de H.n.daeta foi encontrado em plantas de Solanum robustum e S.mauritianum (= S.erianthum), e os 25% restantes em outras três espécies de Solanum. A fenologia das plantas hospedeiras, pelo menos em relação à produção de folhas novas, foi bastante semelhante nas duas áreas, embora Vasconcellos-Neto (1980) não apresente dados quantitativos. Todas essas cinco espécies de Solanum apresentaram uma predominância de folhas jovens durante o verão, sendo que a importância relativa das folhas velhas aumentou até o final do inverno, quando atingiu sua contribuição máxima.

O período do ano em que o maior número de imaturos foi encontrado diferiu nas duas áreas. Enquanto em Sumaré o principal período de oviposição parece estar deslocado para o outono, em RPA ele ocorreu durante o verão, começando no final da primavera e podendo se prolongar até meados do outono, dependendo, aparentemente, da quantidade de chuva que cai durante estes períodos. Na RPA, a densidade dos imaturos de Hypothyris ninonia daeta acompanhou estreitamente a fenologia de Solanum cernuum, sendo que o

principal período de oviposição ocorreu numa época do ano (JAN-MAR) na qual as plantas hospedeiras portavam o maior número de folhas jovens, mais do que em qualquer outro período, e isso pode significar uma disponibilidade máxima no número de folhas mais adequadas (e. g., Feeny, 1970; Mattson, 1980; Mooney et al., 1981).

Adultos de Mechanitis polymnia e M.lysimnia foram vistos numerosas vezes voando no interior da mata da RPA ou nas suas margens. Contudo, durante esse estudo, sô foram encontradas desovas dessas borboletas em plantas que cresciam à beira da mata, ao longo de uma estrada marginal à RPA (Fig. 1), nunca dentro da mata nem em S.cernuum. Desse modo, é possível que a importância relativa dessas espécies, frequentemente abundantes (Brown, 1979), esteja diminuída na RPA devido à inadequação e/ou raridade de plantas hospedeiras potenciais. Assim, diferenças nas comunidades de plantas hospedeiras, comparando-se RPA e Sumarê, podem ser responsáveis pelas diferenças observadas nas comunidades de Ithomiinae associados.

Como uma das principais conclusões do seu trabalho, Vasconcellos-Neto (1980) sugere que as espécies de Ithomiinae estudadas podem estar diminuindo a competição pelas plantas hospedeiras, separando o nicho alimentar de suas larvas ao longo de três dimensões (sensu Hutchinson, 1977; Gilbert e Singer, 1975; Ohsaki, 1979): espécie de

planta hospedeira utilizada, época do ano dedicada à reprodução e o hábitat no qual a planta cresce.

Se competição é importante na composição e dinâmica dessas comunidades de borboletas em Sumaré e em Juiz de Fora, é possível que as diferenças observadas no período reprodutivo de H.n.daeta nas duas localidades sejam consequência dos seguintes processos:

(a) em Sumaré, a presença de espécies abundantes e competitivamente superiores (Mechanitis spp.) inibe a utilização de plantas hospedeiras potenciais, favorecendo o deslocamento do seu principal período reprodutivo para o outono (Vasconcellos-Neto, 1980, p. 108-9), talvez um meio-termo entre competição e qualidade das plantas hospedeiras.

(b) Em Juiz de Fora, na ausência daqueles competidores, H.n.daeta pode utilizar suas plantas hospedeiras em épocas mais favoráveis, como o verão, quando a abundância de folhas mais adequadas é maior.

4. CONCLUSÕES

(1) Embora o número de folhas na população de Solanum cernuum tenha aumentado durante o verão, a densidade dos imaturos de Hypothenemus ninonia daeta cresceu no mesmo período, produzindo diferenças significativas na densidade de imaturos, comparando-se inverno e verão. Provavelmente como resultado de uma maior disponibilidade de sítios de oviposição.

(2) De modo semelhante, a densidade dos imaturos foi maior no verão de 1985 do que no de 1984. Provavelmente como resultado de uma maior produção foliar pelas plantas de S.cernuum e, assim, de uma maior disponibilidade de sítios de oviposição.

(3) Entre as duas áreas estudadas, a densidade dos imaturos foi sempre muito maior nas plantas da área mais sombreada, o que parece refletir o fato das fêmeas evitarem plantas diretamente expostas aos raios solares.

(4) Dentro da área sombreada, algumas plantas foram mais usadas do que outras. Houve um aumento significativo na densidade de imaturos sobre elas, levando-se em conta o número médio de folhas nas plantas de S.cernuum. Além de um certo ponto, contudo, as plantas grandes, com muitas folhas e altas taxas de produção foliar, foram subutilizadas.

(5) Entre as plantas com registros, algumas folhas receberam mais ovos do que outras. Assim, durante o principal período reprodutivo, no verão, as folhas de classes etárias mais jovens foram preferidas em relação as folhas mais velhas. Num curto espaço de tempo, uma mesma folha tende a receber ovos repetidas vezes. Assim, as folhas produzidas em DEZ/84 foram consistentemente preferidas nos dois meses seguintes.

(6) Enquanto os bordos e extremos das folhas de S.cernuum foram subutilizados, as sub-áreas mais ou menos centrais receberam proporcionalmente mais ovos (29% da área, para 40% dos ovos), talvez como resultado de discriminação pelas fêmeas de H.n.daeta.

(7) Dos 878 imaturos encontrados, apenas 3 foram registrados como larvas de quinto estágio. Isto indica uma mortalidade total de 99,64% entre o estágio de ovo e o quinto estágio larval e resulta numa expectativa de vida para os imaturos de apenas 4,9 dias.

(8) Comparando-se os verões amostrados, a probabilidade de sobrevivência foi maior em 1985, quando a densidade de imaturos nas plantas também foi maior, sugerindo influências importantes da qualidade alimentar na dinâmica populacional de H.n.daeta.

(9) O aumento no número de larvas com aumento no número total de imaturos registrados em plantas individuais,

sugerem que a taxa de mortalidade na população de H.n.daeta estudada pode ser independente da densidade.

5. R E S U M O

Investigou-se o uso de Solanum cernuum Vell. (Solanaceae) como planta hospedeira da borboleta Hypothyris ninonia daeta (Rdv., 1836) (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae), subespécie distribuída amplamente pelo sudeste brasileiro, na Reserva Biológica Municipal do Poço D'Anta, Juiz de Fora, MG. A hipótese nula testada foi que as fêmeas de H.n.daeta distribuíam seus ovos aleatoriamente, no tempo e no espaço.

Entre janeiro de 1984 e junho de 1985, um total de 96 plantas, divididas em duas áreas, uma delas com 54 e outra com 42 plantas, foi estudado e, à exceção de maio de 1985, em todos os meses houve pelo menos uma inspeção para imaturos. Ao final, 878 imaturos (643 apenas como ovo e 235 em algum estágio larval) foram encontrados.

A taxa de mortalidade dos imaturos foi bastante alta (99,64%, não incluindo a que ocorre no quinto estágio larval e nas pupas), aparentemente como resultado da atuação de inimigos naturais, principalmente predadores. Algumas pistas sugerem, no entanto, que a mortalidade nesta população de borboletas pode não ser dependente da densidade. Flutuações no número de larvas e, talvez, no número de adultos, podem depender mais de fatores independentes da densidade, como a taxa de produção de folhas novas por S.cernuum durante o

verão e, assim, a disponibilidade de sítios potenciais para oviposição.

A hipótese nula de que os ovos seriam espalhados aleatoriamente, no tempo e no espaço, pode ser abandonada. Em primeiro lugar, porque os dados obtidos indicam uma acentuada sazonalidade na reprodução destas borboletas, com as maiores densidades de imaturos sendo registradas ao final do verão. Além disto, foram encontrados indícios de concentração espacial na distribuição dos ovos nos quatro níveis investigados: grau de insolação do hábitat, tamanho da planta hospedeira, idade da folha e sub-área foliar.

6. A B S T R A C T

The use of Solanum cernuum (Vell.) (Solanaceae) as larval host-plant of Hypothyris ninonia daeta (Bdv., 1836) (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae) in the Reserva Biológica Municipal do Poço D'Anta (Juiz de Fora, MG) was investigated. The null hypothesis tested was whether females of H.n.daeta scattered their eggs by chance on S.cernuum.

Between January, 1984 and June, 1985, a total of 96 individual plants separed in two different sites (one with 54 and another with 42 plants) were acompained and, except by May, 1985, mostly by weekly inspection of imatures. At end of this time, 878 imatures were found, 643 as eggs and 235 as larvae.

The rate of immature mortality was 99,64% (not including that of fifth larval instar), probably as a result of action of enemies, especially predators. Some cues, however, suggest that mortality in that butterfly population may be density independent.

Fluctuations in larval numbers, perhaps also in adults, can be caused by density independent factors like the rate of leaves production by S.cernuum, especially during the summer.

The null hypothesis of random distribution of eggs in the host-plant is not supported and at addition of pronounced seasonal reproduction, highest density occurred in the last summer. Four levels of discrimination by ovipositing females of H.n.daeta are proposed: habitat, size of host-plant, age of leaf and foliar site.

Some behavioral and ecological factors are proposed to explain the results.

L I T E R A T U R A C I T A D A

- Ackery, P. R. 1984. Systematic and faunistic studies on butterflies. In, The Biology of Butterflies (R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery, eds.), p. 9-21. Londres, Academic.
- Andrews, C. C. 1983. Melinaea lilis imitata (melineas, army ant butterflies). In, Costa Rican Natural History (D. H. Janzen, ed.), P. 736-8. Chicago, Chicago Univ. Press.
- Atsatt, P. R. 1981a. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly Ogyris amaryllis (Lycaenidae). Oecologia 48: 60-3.
- _____. 1981b. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. Amer. Nat. 116: 638-54.
- _____ & D. J. O'Dowd. 1976. Plant defense guilds. Science 193: 24-9.
- Bach, C. E. 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (Acalymma innubum). Ecology 65: 175-90.
- Barroso, G. M. 1986. Sistemática de Angiospermas do Brasil (Vol. 3). Vicosã, Univ. Fed. Vicosã.
- Barth, R. Orgãos Odoríferos dos Lepidópteros. Rio, CNP.

- Bazzaz, F. A. 1984. Demographic consequences of plant physiological traits: some case studies. In, Perspectives on Plant Population Ecology (R. Dirzo & J. Sarukhan, eds.), p. 324-46. Sunderland, Mass., Sinauer.
- Behan, M. & L. M. Schoonhoven. 1978. Chemoreception of an oviposition deterrent associated with eggs in Pieris brassicae. Entomol. Exp. Appl. 24: 163-79.
- Benson, W. W. 1978. Resource partitioning in passion flower butterflies. Evolution 32: 493-518.
- _____; Brown, K. S., Jr. & L. E. Gilbert. 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. Evolution 29: 659-80.
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant communities: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. Ecology 57: 815-20.
- _____. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 407-27.
- _____. 1979. Longevity of individual leaves in a tropical rainforest under-story. Ann. Bot. 43: 119-21.
- Berenbaum, M. 1983. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. Evolution 37: 163-79.
- Bhattacharyya, G. K. & R. A. Johnson. 1977. Statistical Concepts and Methods. N. Y., Wiley.

Blau, W. S. 1980. The effect of environmental disturbance on a tropical butterfly population. Ecology 61: 1005-12.

_____ & P. P. Feeny. 1983. Divergence in larval responses to food plants between temperate and tropical populations of the black swallowtail butterfly. Ecol. Entomol. 8: 249-57.

Blum, M. S. 1981. Chemical Defenses of Arthropods. N. Y., Academic.

Boggs, C. L. 1981. Nutritional and life-history determinants of resource allocation in holometabolous insects. Amer. Nat. 117: 692-709.

Boppre, M. 1984. Chemically mediated interactions between butterflies. In, The Biology of Butterflies (R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery, eds.), p. 259-75. Londres, Academic.

Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In, The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics (S. T. A. Pickett & P. S. White, eds.), p. 53-69. Orlando, Flid., Academic.

Brower, L. P. 1958. Bird predation and foodplant specificity in closely related procryptic insects. Amer. Nat. 92: 183-7.

_____. 1984. Chemical defence in butterflies. In, The Biology of Butterflies (R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery, eds.), p. 109-34. Londres, Academic.

_____ & J. V. Z. Brower. 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: a study in ecological chemistry. Zoologica 49: 137-59.

_____; Ryerson, W. N.; Coppinger, L. L. & S. C. Glazier. 1968. Ecological chemistry and the palatability spectrum. Science 161: 1349-51.

Brown, K. S., Jr. 1979. Ecologia Geografica e Evolucao nas Florestas Neotropicais. Campinas, UNICAMP. (Tese de Livre Docencia.)

_____. 1980. A review of the genus Hypothyris Hubner (Nymphalidae), with description of three new subspecies and early stages of H. daphnis. J. Lep. Soc. 34: 152-72.

_____. 1981. The biology of Heliconius and related genera. Ann. Rev. Entomol. 20: 427-56.

_____. 1984a. Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend ithomiine butterflies against a spider predator. Nature 309: 707-9.

_____. 1984b. Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Rev. Bras. Biol. 44: 435-60.

_____ & W. W. Benson. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple mullerian mimicry in Heliconius numata (Lepidoptera, Nymphalidae). Biotropica 6: 205-28.

Brues, C. T. 1924. The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Nat. 58: 127-44.

- 1946. Insect Dietary. Cambridge, Mass., Harvard.
- Campbell, B. C. & S. S. Duffey. 1979. Tomatine and parasitic wasps: potential incompatibility of plant-antibiosis with biological control. Science 205: 700-2.
- Carroll, C. R. & C. A. Hoffman. 1980. Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by Epilachna tredecimnotata. Science 209: 415-6.
- Cates, R. G. & D. F. Rhoades. 1977a. Prosopis leaves as a resource for insects. In: Mesquite, Its Biology in two Desert Scrub Ecosystems (B. B. Simpson, ed.), p. 61-83. Stroudsburg, Dowden.
- & ----- 1977b. Patterns in the production of antiherbivore chemical defenses in plant communities. Biochem. Syst. Ecol. 5: 185-93.
- Chadha, G. K. & R. E. Roome. 1980. Oviposition behaviour and the sensilla of the oviposition of Chilo partellus and Spodoptera littoralis (Lepidoptera: Noctuidae). J. Zool. 192: 169-78.
- Chapman, R. F. 1984. The Insects, Structure and Function. Londres, Hodder.
- Charles-Edwards, D. A.; Doley, D. & G. M. Rimmington. 1986. Modelling Plant Growth and Development. Sydney, Academic.

- Chew, F. S. 1977. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. Evolution 31: 568-79.
- _____. 1980. Foodplant preferences of Pieris caterpillars (Lepidoptera). Oecologia 46: 347-53.
- _____ & R. K. Robbins. 1984. Egg-laying in butterflies. In, The Biology of Butterflies (R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery, eds.), p. 65-79. Londres, Academic.
- Clark, L. R.; Geier, P. W.; Hughes, R. D. & R. F. Morris. 1967. The Ecology of Insect Populations. Londres, Methuen.
- Coley, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature 284: 545-6.
- _____. 1982. In, The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes (E. G. Leigh, Jr.; A. S. Rand & D. M. Windsor, eds.), p. 123-32. Washington, Smithsonian.
- _____. 1983a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecol. Monogr. 53: 209-33.
- _____. 1983b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. Ecology 64: 426-33.
- Common, I. F. B. & T. E. Bellas. 1977. Regurgitation of host-plant oil from a foregut diverticulum in the larvae of Myrascia megalocentra and M. bracteata (Lepidoptera: Decophoridae). J. Aust. Entomol. Soc. 16: 141-7.

Cook, L. M.; Frank, K. & L. P. Brower. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. I. Survival rate and density in two species of Parides. Biotropica 3: 17-20.

-----; Thomason, E. W. & A. M. Young. 1976. Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly Heliconius charitonius. J. Anim. Ecol. 45: 851-63.

Copp, N. H. & D. Davenport. 1978a. Agraulis and Passiflora. I. Control of specificity. Biol. Bull. 155: 98-112.

----- & ----- . 1978b. Agraulis and Passiflora. II. Behavior and sensory modalities. Biol. Bull. 155: 113-24.

Courtney, S. P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. Anthocharis cardamines (L.) survival, development and oviposition on different hostplants. Oecologia 51: 81-6.

----- . 1982a. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. IV. Crucifer apparency and Anthocharis cardamines (L.) oviposition. Oecologia 52: 258-65.

----- . 1982b. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. V. Habitat selection, community structure and speciation. Oecologia 54: 101-7.

----- . 1984. The evolution of egg clustering by butterflies and other insects. Amer. Nat. 123: 276-81.

----- . 1986. The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. Adv. Ecol. Res. 15: 51-131.

_____ & S. Courtney. 1982. The 'edge effect' in butterfly oviposition: causality in Anthocharis cardamines and related species. Ecol. Entomol. 7: 131-7.

_____ & A. E. Duggan. 1983. The population biology of the orange tip butterfly Anthocharis cardamines in Britain. Ecol. Entomol. 8: 271-81.

Crawley, M. J. 1983. Herbivory, The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Oxford, Blackwell.

_____ (ed.). 1986. Plant Ecology. Oxford, Blackwell.

Cromartie, W. J., Jr. 1975. The effect of stand size and vegetation background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. J. Appl. Ecol. 12: 517-33.

Daly, H. V.; Doyen, J. T. & P. R. Ehrlich. 1978. Introduction to Insect Biology and Diversity. Toquio, McGraw.

D'Arcy, W. G. 1979. The classification of the Solanaceae. In, The Biology and Taxonomy of The Solanaceae (J. G. Hawkes; R. N. Lester & A. D. Skelding, eds.), p. 3-47. Londres, Academic.

Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. J. Ecol. 60: 147-70.

Dawkins, R. 1976. The Selfish Gene. Oxford, Oxford Univ. Press.

Dempster, J. P. 1983. The natural control of populations of butterflies and moths. Biol. Rev. 58: 461-81.

_____. 1984. The natural enemies of butterflies. In, The Biology of Butterflies (R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery, eds.), p. 9-21. Londres, Academic.

Den Otter, C. J.; Behan, M. & F. W. Maes. 1980. Single cells responses in female Pieris brassicae (Lepidoptera: Pieridae) to plant volatiles and conspecific egg odours. J. Insect Physiol. 26: 465-72.

Denno, R. F. & H. Dingle (eds.). 1981. Insect Life History Patterns, Habitat and Geographic Variation. Berlim, Springer.

_____ & M. S. McClure. 1983. Variability: a key to understanding plant-herbivore interactions. In, Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems (R. F. Denno & M. S. McClure, eds.), p. 1-11. Berlim, Springer.

Dethier, V. G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution 8: 33-54.

_____. 1959. Egg-laying habits of Lepidoptera in relation to available food. Can. Entomol. 91: 554-61.

- _____. 1970. Chemical interactions between plants and insects. In, Chemical Ecology (E. Sondheimer & J. B. Simeone, eds.), p. 83-102. N. Y., Academic.
- _____. 1980. Evolution of receptor sensitivity to secondary plant substances with special reference to deterrents. Amer. Nat. 115: 45-66.
- DeVries, P. J. 1983. Checklist of butterflies. In, Costa Rican Natural History (D.H. Janzen, ed.), p. 654-78. Chicago, Chicago Univ. Press.
- _____. 1987. The Butterflies of Costa Rica. New Jersey, Princeton Univ. Press.
- Dixon, C. A.; Erickson, J. M.; Kellett, D. N. & M. Rothschild. 1978. Some adaptations between Danaus plexippus and its food plant, with notes on Danaus chrysipus and Euploea core. J. Zool. 185: 437-67.
- Douglas, M. M. 1986. The Lives of Butterflies. Ann Arbor, Univ. Michigan Press.
- Drummond, B. A., III & K. S. Brown, Jr. 1987. Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): summary of known larval foodplants. Ann. Miss. Bot. Garden 74: 341-58.
- Duffey, S. S. 1980. Sequestration of plant natural products by insects. Ann. Rev. Entomol. 25: 447-77.

- Dunlap-Pianka, H. L. 1979. Ovarian dynamics in Heliconius butterflies: correlations among daily oviposition rates, egg weights, and quantitative aspects of oogenesis. J. Insect Physiol. 25: 741-9.
- ; Boggs, C. L. & L. E. Gilbert. 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. Science 197: 487-90.
- Edmunds, G. F. & D. N. Alstad. 1978. Coevolution in insect herbivore and conifers. Science 199: 941-5.
- Ehrlich, P. R. & A. H. Ehrlich. 1982. Lizard predation on tropical butterflies. J. Lep. Soc. 36: 148-52.
- & L. E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly Heliconius ethilla. Biotropica 5: 69-83.
- & P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- Eisner, T. 1970. Chemical defense against predation in arthropods. In, Chemical Ecology (E. Sondheimer & J. B. Simeone, eds.), p. 157-217. N. Y., Academic.
- ; Johnessee, J. S.; Carrel, J.; Hendry, L. B. & J. Meinwald. 1974. Defensive use by an insect of a plant resin. Science 184: 996-9.
- Evans, G. C. 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. Oxford, Blackwell.

Faeth, S. H.; Connor, E. F. & D. Simberloff. 1981. Early leaf abscission: a neglected source of mortality for folivores. Amer. Nat. 117: 409-15.

Feeny, P. P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51: 565-81.

_____. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In, Coevolution of Animals and Plants (L. E. Gilbert & P. H. Raven, eds.), p. 3-19. Austin, Univ. Texas Press.

_____. 1976. Plant apparency and chemical defense. In, Biochemical Interaction Between Plants and Insects (J. W. Wallace & R. L. Mansell, eds.), p. 1-40. N. Y., Plenum.

_____; Blau, W. S. & P. M. Kareiva. 1985. Larval growth and survivorship of the black swallowtail butterfly in central New York. Ecol. Monogr. 55: 167-87.

_____; Rosenberry, L. & M. Carter. 1983. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies. In, Herbivorous Insects: Host Seeking Behavior and Mechanisms (S. Ahmad, ed.), p. 27-76. N. Y., Academic.

Fisher, R. A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford, Oxford Univ. Press.

- Fitter, A. H. 1986. Acquisition and utilization of resources. In, Plant Ecology (M. J. Crawley, ed.), p. 375-405. Oxford, Blackwell.
- Ford, E. B. 1957. Butterflies. Londres, Collins.
- Fox, L. R. 1981. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. Amer. Zool. 21: 853-64.
- _____ & P. A. Morrow. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? Science 211: 887-93.
- Fox, R. M. 1940. A generic review of the Ithomiinae. Trans. Amer. Entomol. Soc. 66: 161-207.
- Fraenkel, G. S. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. Science 129: 1466-70.
- Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In, Coevolution of Animals and Plants (L. E. Gilbert & P. H. Raven, eds.), p. 192-209. Austin, Univ. Texas Press.
- _____; Baker, H. G. & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62: 881-919.
- Futuyma, D. J. 1976. Food-plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. Amer. Nat. 110: 285-92.

- _____. 1983a. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In, Herbivorous Insects: Host Seeking Behavior and Mechanism (S. Ahmad, ed.), p. 227-44. N. Y., Academic.
- _____. 1983b. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In, Coevolution (D. J. Futuyma & M. Slatkin, eds.), p. 207-31. Sunderland, Mass., Sinauer.
- _____ & M. Slatkin. 1983. Introduction. In, Coevolution (D. J. Futuyma & M. Slatkin, eds.), p. 1-13. Sunderland, Mass., Sinauer.
- Gilbert, L. E. 1969. Some Aspects of The Ecology and Community Structure of Ithomiid Butterflies in Costa Rica. Sao Jose, Organization for Tropical Studies. (Monograph.)
- _____. 1975. Ecological consequences of coevolved mutualism between butterflies and plants. In, Coevolution of Animals and Plants (L. E. Gilbert & P. H. Raven, eds.), p. 210-39. Austin, Univ. Texas Press.
- _____. 1983. Coevolution and mimicry. In, Coevolution (D. J. Futuyma & M. Slatkin, eds.), p. 263-81. Sunderland, Mass., Sinauer.
- _____ & _____. 1975. Butterfly ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 365-97.
- _____ & J. T. Smiley. 1978. Determinants of local diversity in phytophagous insects: host specialists in tropical

environments. In, Diversity of Insect Faunas (L. A. Mound & N. Waloff, eds.), p. 89-104. Oxford, Blackwell.

Gossard, T. W. & R. E. Jones. 1977. The effects of age and weather on egg-laying in Fieris rapae L. J. Appl. Ecol. 14: 65-71.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. 111: 1169-94

Halle, F.; Oldeman, P. A. & P. B. Tomlinson. 1978. Tropical Trees and Forests. Berlin, Springer.

Harborne, J. (ed.). 1978. Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution. N. Y., Academic.

Harper, J. L. 1977. The Population Biology of Plants. Londres, Academic.

Haukioja, E. 1980. On the role of plant defenses in the fluctuation of herbivore populations. Oikos 35: 202-13.

_____ & P. Niemela. 1979. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurrence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves. Oecologia 39: 151-9.

_____; Kapiainen, K.; Niemela, P. & J. Tuomi. 1983. Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore

cycles: complementary or exclusive alternatives? Oikos 40: 419-32.

Hayes, J. L. 1984. Colias alexandra: a model for the study of natural populations of butterflies. J. Res. Lep. 23: 113-24.

_____. 1985. The predator-prey interaction of the mite Balaustium sp. and the pierid butterfly Pieris alexandra. Ecology 66: 300-3.

Heinrich, B. 1979. Foraging strategies of caterpillars: leaf damage and possible predator avoidance strategies. Oecologia 42: 325-35.

_____ & S. L. Collins. 1983. Caterpillar leaf damage, and the game of hide-and-seek with birds. Ecology 64: 592-602.

Holdren, C. E. & P. R. Ehrlich. 1982. Ecological determinants of food plant choice in the checkerspot butterfly Euphydryas editha in Colorado. Oecologia 52: 417-23.

Hutchings, M. J. 1986. The structure of plant populations. In, Plant Ecology (M. J. Crawley, ed.), p. 97-136. Oxford, Blackwell.

Hutchinson, G. E. 1965. The Ecological Theater and The Evolutionary Play. New Haven, Yale Univ. Press.

Ives, P. H. 1978. How discriminating are cabbage butterflies? Aust. J. Ecol. 3: 261-76.

Jackson, J. F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. Biotropica 10: 38-42.

Jaenike, J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. Theor. Pop. Biol. 14: 350-8.

Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 20: 249-75.

_____. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21: 620-27.

_____. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. Amer. Nat. 104: 501-28.

_____. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 465-92.

_____. 1979. New horizons in the biology of plant defenses. In, Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites (G. A. Rosenthal & D. H. Janzen, eds.), p. 331-50. Londres, Academic.

_____. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. Biotropica 13: 271-82.

_____. 1983. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest. In, Tropical Rain Forest

Ecosystems. A. Structure and Function (F. B. Golley, ed.), p. 167-82. Amsterdam, Elsevier.

Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. Bot. Rev. 41: 233-58.

Jones, R. E. 1977. Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. J. Anim. Ecol. 46: 195-212.

_____ & P. M. Ives. 1979. The adaptiveness of searching and host selection behaviour in Pieris rapae (L.). Aust. J. Ecol. 4: 75-86.

Juniper, B. E. & T. R. E. Southwood (eds.). 1986. Insects and the Plant Surface. Londres, Arnold.

Krebs, J. R.; Stephens, D. W. & W. J. Sutherland. 1983. Perspectives in optimal foraging. In, Perspectives in Ornithology (G. A. Clark & A. H. Brush, eds.), p. 165-221. Cambridge, Cambridge Univ. Press.

Labine, P. A. 1968. The population biology of the butterfly Euphydryas editha. VIII. Oviposition and its relation to patterns of oviposition in other butterflies. Evolution 22: 799-805.

Lamas, G. & J. E. Perez. 1983. Danainae e Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) atraídos por Heliotropium (Boraginaceae) en Madre de Dios, Peru. Rev. Per. Entomol. 24: 59-62.

- Latheef, M. A. & R. D. Irwin. 1979. Factors affecting oviposition of Pieris rapae on cabbage. Envir. Entomol. 8: 606-9.
- Lawton, J. H. 1978. Host-plant influences on insect diversity: the effects of space and time. In, Diversity of Insect Faunas (L. A. Mound & N. Waloff, eds.), p. 89-104. Oxford, Blackwell.
- _____. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Ann. Rev. Entomol. 28: 23-39.
- _____ & S. McNeill. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In, Population Dynamics (R. M. Anderson; B. D. Turner & L. R. Taylor, eds.), p. 223-44. Oxford, Blackwell.
- Lee, R. 1978. Forest Microclimatology. N. Y., Columbia Univ. Press.
- Leigh, E. G., Jr. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 67-86.
- _____ & N. Smythe. 1978. Leaf production, leaf consumption, and the regulation of folivory on Barro Colorado Island. In, The Ecology of Arboreal Folivores (G. G. Montgomery, ed.), p. 33-50. Washington, Smithsonian.
- _____ & D. M. Windsor. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In, The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and

Long-term Changes (E. G. Leigh, Jr.; A. S. Rand & D. M. Windsor, eds.), p. 111- 22. Washington, Smithsonian.

Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. O. Rev. Biol. 48: 3-15.

_____. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 121-59.

Lewis, H. L. 1975. Las Mariposas del Mundo. Barcelona, Omega.

Lincoln, D. E.; Newton, T. S.; Ehrlich, P. R. & K. S. Williams. 1982. Coevolution of the checkerspot butterfly Euphydryas chalcedona and its larval food plant Diplacus aurantiacus: larval response to protein and leaf resin. Oecologia 52: 216-23.

Longman, K. A. & J. Jenik. 1987. Tropical Forest and Its Environment. Londres, Longman.

Lowman, M. D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. Aust. J. Ecol. 10: 7-24.

_____ & J. D. Box. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest tree. Aust. J. Ecol. 8: 17-25.

Luckner, M. 1972. Secondary Metabolism in Plants and Animals. Londres, Chapman.

- Ma, W. C. & L. M. Schoonhoven. 1973. Tarsal contact chemosensory hairs of the large white butterfly Pieris brassicae and their possible role in oviposition behaviour. Entomol. Exp. Appl. 16: 343-57.
- Mackay, D. A. & M. C. Singer. 1982. The basis of the apparent preference for isolated host plant by ovipositing Euphydryas libye butterflies. Ecol. Entomol. 7: 299-303.
- Manly, B. F. J. 1990. Stage-Structured Populations. Londres, Chapman.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 119-61.
- _____ & N. D. Addy. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. Science 190: 515-22.
- May, R. M. 1981. Models for two interacting populations. In, Theoretical Ecology (R. M. May, ed.), p. 78-104. Oxford, Blackwell.
- McClure, M. S. 1980. Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, Fiorinia externa (Homoptera: Diaspididae). Ecology 61: 72-9.
- McKey, D. 1979. The distribution of compounds within plants. In, Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites (G. A. Rosenthal & D. H. Janzen, eds.), p. 55-133. Londres, Academic.

- McNeill, S. & T. R. E. Southwood. 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. In, Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution (J. B. Harborne, ed.), p. 77-98. Londres, Academic.
- Mercadante, P. 1973. Os Sertões do Leste. Rio, Zahar.
- Mielke, O. H. H. & K. S. Brown Jr. 1979. Suplemento ao Catalogo dos Ithomiidae Americanos (Lepidoptera) de Romualdo Ferreira D'Almeida. Curitiba, Univ. Fed. Parana.
- Miller, J. R. & T. A. Miller (eds.). 1986. Insect-Plant Interactions. N. Y., Springer.
- Monteiro, R. 1981. Regulacao Populacional em Ithomiinae (Lep.: Nymphalidae): Ecologia da Interacao Parasitoide x Hospedeiro. Campinas, UNICAMP. (Dissertacao de Mestrado.)
- Mooney, H. A. & N. R. Chiariello. 1982. In, Perspectives on Plant Population Ecology (R. Dirzo & J. Sarukhan, eds), p. 324-46. Sunderland, Mass., Sinauer.
- _____.; Ehrlich, P. R.; Lincoln, D. E. & K. S. Williams. 1980. Environmental controls on the seasonality of a drought deciduous shrub, Diplacus aurantiacus and its predator, the checkerspot butterfly, Euphydryas chalcedona. Oecologia 45: 143-6.
- _____.; Williams, K.S.; Lincoln, D.E. & P. R. Ehrlich. 1981. Temporal and spatial variability in the interaction between

the checkerspot butterfly, Euphydryas chalcedona and its principal food source, the California shrub, Diplacus aurantiacus. Oecologia 50: 195-8.

Morais, A. B. B. 1986. Interacao Entre Troidini (Lepidoptera, Papilionidae) e Aristolochia (Aristolochiaceae) em Campinas, SP. Campinas, UNICAMP. (Dissertacao de Mestrado.)

Mori, S. A. & J. A. Kallunki. 1976. Phenology and floral biology of Gustavia superba (Lecythidaceae) in central Panama. Biotropica 8: 184-92.

Morrow, P. A. 1977a. Host specificity of insects in a community of three co-dominant Eucalyptus species. Aust. J. Ecol. 2: 89-106.

_____. 1977b. The significance of phytophagous insects in the Eucalyptus forests of Australia. In, The Role of Arthropods in Forest Ecosystems (W. J. Mattson, ed.), p. 19-29. N. Y., Springer.

_____. 1983. The role of sclerophyllous leaves in determining insect grazing damage. In, Mediterranean-Type Ecosystems (F. J. Kruger; D. T. Mitchell & J. U. M. Jarvis, eds.), p. 509-24. Berlin, Springer.

_____. 1984. Assessing the effects of herbivory. In, Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics (E.

Medina; H. A. Mooney & C. Vazquez-Yanes, eds.), p. 225-31.
The Hague, Junk.

_____ & V.C. LaMarche, Jr. 1976. Tree ring evidence for chronic insect suppression of productivity in subalpine Eucalyptus. Science 201: 1244-6.

_____; Bellas, T. E. & L. R. Fox. 1976. Eucalyptus oils in the defensive oral discharge of Australian sawfly larvae (Hymenoptera: Pergidae). Oecologia 24: 193-206.

Murphy, D. D.; Menninger, M. S. & P. R. Ehrlich. 1984. Nectar source distribution as a determinant of oviposition host species in Euphydryas chalcedona. Oecologia 62: 269-71.

Myers, J. H. 1981. Interactions between western tent caterpillars and wild rose: a test of some general plant herbivore hypotheses. J. Anim. Ecol. 50: 11-25.

Niemela, P.; Tahvanainen, J.; Sorjonen, J.; Hokkanen, T. & S. Neuvonen. 1982. The influence of host plant growth form and phenology on the life strategies of finnish macrolepidopterous larvae. Oikos 39: 164-70.

Nijhout, H. F. 1975. A threshold size for metamorphosis in the tobacco hornworm, Manduca sexta (L.). Biol. Bull. 149: 214-25.

Ohsaki, N. 1979. Comparative population studies of three Pieris butterflies, P. rapae, P. melete and P. napi, living

in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. Res. Pop. Ecol. 20: 278-96.

Opler, P. A. 1973. Fossil lepidopterous leaf mines demonstrate the age of some insect-plant relationships. Science 179: 1321-3.

_____. 1974. Studies on nearctic Euchloe. Part 7. Comparative life histories, hosts and the morphology of immature stages. J. Res. Lep. 13: 1-20.

_____. 1978. Interactions of plant life history components as related to arboreal herbivory. In, The Ecology of Arboreal Folivores (G. G. Montgomery, ed.), p. 23-31. Washington, Smithsonian.

Owen, D. F. 1971. Tropical Butterflies. Oxford, Clarendon.

Papageorgis, C. 1974. The Adaptive Significance of Wing Coloration in Neotropical Butterflies. Princeton, Princeton University. (PhD Thesis.)

Papaj, D. R. & M. D. Rausher. 1983. Individual variation in host location by phytophagous insects. In, Herbivorous Insects: Host Seeking Behavior and Mechanism (S. Ahmad, ed.), p. 77-124. Orlando, Flid., Academic.

Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. Amer. Nat. 100: 33-46.

_____. 1988. Evolutionary Ecology. N. Y., Harper.

- Platt, A. P. 1979. Oviposition site selection and behavior in Limenitis spp. Maryland Entomol. 1: 9-10.
- Fliske, T. E.; Edgar, J. A. & C. C. J. Culvenor. 1976. The chemical basis of attraction of ithomiine butterflies to plants containing pyrrolizidine alkaloids. J. Chem. Ecol. 2: 255-62.
- Price, P. W. 1975. Insect Ecology. N. Y., Wiley.
- ; Bouton, C. E.; Gross, P.; McPheron, B. A.; Thompson, J. N. & A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 41-65.
- Prokopy, R. J. & E.D.Owens. 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. Ann. Rev. Entomol. 28: 337-64.
- Punnett, R. C. 1915. Mimicry in Butterflies. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Rathcke, B. J. & R. W. Poole. 1975. Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptation to plant trichomes. Science 187: 175-6.
- Rausher, M. D. 1978. Search image for leaf image in a butterfly. Science 200: 1071-3.
- , 1979a. Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. Ecology 60: 503-11.

- _____. 1979b. Egg recognition: its advantage to a butterfly. Anim. Behav. 27: 1034-40.
- _____. 1980. Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in Battus philenor. Evolution 34: 342-55.
- _____. 1981a. Host plant selection by Battus philenor butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. Ecol. Monogr. 51: 1-20.
- _____. 1981b. The effect of native vegetation on the susceptibility of Aristolochia reticulata (Aristolochiaceae) to herbivore attack. Ecology 62: 1187-95.
- _____. 1982. Population differentiation in Euphydryas editha butterflies: larval adaptations to different hosts. Evolution 36: 581-90.
- _____. 1983. Ecology of host-selection behavior in phytophagous insects. In, Variable Plants in Natural and Managed Systems (R. F. Denno & M. S. McClure, eds.), p. 223-57. N. Y., Academic.
- _____ & P. P. Feeny. 1980. Herbivory, plant density, and plant reproductive success: the effect of Battus philenor on Aristolochia reticulata. Ecology 61: 905-17.
- _____ & D. R. Papaj. 1983. Host plant selection by Battus philenor butterflies: evidence for individual differences in foraging behavior. Anim. Behav. 31: 341-7.
- _____; Mackay, D. A. & M. S. Singer. 1981. Pre- and post-alighting host discrimination by Euphydryas editha

- butterflies: the behavioural mechanisms causing clumped distributions of egg clusters. Anim. Behav. 29: 1220-8.
- Ray, T. S. & C. C. Andrews. 1980. Antbutterflies: butterflies that follow army ants to feed on ant-bird droppings. Science 210: 1147-8.
- Rhoades, D. F. & R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In, Biochemical Interaction Between Plants and Insects (J. W. Wallace & R. L. Mansell, eds.), p. 168-213. N. Y., Plenum.
- Ricklefs, R. E. 1979. Ecology. N. Y., Chiron.
- Rizzini, C. T. 1963. Nota previa sobre a divisao fitogeografica do Brasil. Rev. Bras. Geog. 26: 3-64.
- _____. 1979. Tratado de Fitogeografia do Brasil (Vol. 2). Sao Paulo, HUCITEC & EDUSP.
- Rockwood, L. L. 1974. Seasonal changes in the susceptibility of Crescentia alata leaves to the flea beetle, Oedionychus sp. Ecology 55: 142-8.
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). Ecol. Monogr. 43: 95-124.
- _____ & P. M. Kareiva. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (Pieris rapae): ecological consequences

and adaptive significance of markovian movements in a patchy environment. Ecology 65: 147-65.

Rosenthal, G. A. & D. H. Janzen (eds.). 1979. Herbivores, Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Londres, Academic.

Rothschild, M. 1972a. Some observations on the relationship between plants, toxic insects and birds. In, Phytochemical Ecology (J. B. Harborne, ed.), p. 2-12. N. Y., Academic.

_____. 1972b. Secondary plant substances and warning coloration in insects. In, Insect/Plant Relationships (H.F. van Emden, ed.), p.59-83. Oxford, Blackwell.

_____ & J. W. Fairbairn. 1980. Oviposition butterfly (Pieris brassicae L.) distinguishes between aqueous extracts of two strains of Cannabis sativa L. and THC and CBD. Nature 286: 56-9.

_____ & L. M. Schoonhoven. 1977. Assessment of egg load by Pieris brassicae (Lepidoptera: Pieridae). Nature 266: 352-5.

Schoonhoven, L. M. 1972. Plant recognition by lepidopterous larvae. In, Insect/Plant Relationships (H. F. van Emden, ed.), p. 87-99. Oxford, Blackwell.

_____. 1981. Chemical mediators between plants and phytophagous insects. In, Semiochemicals, Their Role in Pest Control (D. A. Nordlund; R. L. Jones & W. J. Lewis, eds.), p.31-50. N. Y., Wiley.

- _____; Sparnaay, T.; van Wissen, W. & J. Meerman. 1981. Seven-week persistence of an oviposition-deterrent pheromone. J. Chem. Ecol. 7: 583-B.
- Schroeder, L. A. 1976. Energy, matter and nitrogen utilization by the larvae of the monarch butterfly, Danaus plexippus. Oikos 27: 259-64.
- _____. 1977. Energy, matter and nitrogen utilization by the larvae of the milkweed tiger moth, Euchaetias egle. Oikos 27-31.
- _____. 1978. Consumption of black cherry leaves by phytophagous insects. Amer. Midl. Nat. 100: 294-306.
- Scott, J. A. 1973. Lifespan of butterflies. J. Res. Lep. 12: 225-30.
- Scriber, J. M. 1977a. Effects of leaf-water supplementation upon post-ingestive nutritional indices of forb-, shrub-, vine-, and tree-feeding Lepidoptera. Entomol. Exp. Appl. 25: 240-52.
- _____. 1977b. Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of Hyalophora cecropia (Lepidoptera: Saturniidae). Oecologia 28: 269-87.
- _____. 1978. The effects of larval feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of

plant biomass and nitrogen: an ecological consideration.

Entomol. Exp. Appl. 24: 694-710.

_____ & P. P. Feeny. 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. Ecology 60: 829-50.

_____ & R. C. Lederhouse. 1983. Temperature as a factor in the development and feeding ecology of tiger swallowtail caterpillars, Papilio glaucus (Lepidoptera). Oikos 40: 95-102.

_____ & F. Slansky, Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. Ann. Rev. Entomol. 26: 183-211.

Selman, B. J. & M. D. Lowman. 1983. The biology and herbivory rates of Novacastria nothofagi Selman (Coleoptera: Chrysomelidae), a new genus and species on Nothofagus moorei in Australian temperate rain forest. Aust. J. Zool. 31: 179-91.

Shapiro, A. M. 1975. Ecological and behavioral aspects of coexistence in six crucifer-feeding pierid butterflies in the central Sierra Nevada. Amer. Midl. Nat. 93: 424-33.

_____. 1980. Eggload assessment and carryover diapause in Anthocharis (Pieridae). J. Lep. Soc. 34: 307-15.

_____. 1981a. Egg-mimics of Streptanthus (Cruciferae) deter oviposition by Pieris sisymbrii (Lepidoptera: Pieridae). Oecologia 48: 142-3.

_____. 1981b. The pierid red-egg syndrome. Amer. Nat. 117: 276-94.

_____ & R. T. Carde. 1970. Habitat selection and competition among sibling species of satyrid butterflies. Evolution 24: 48-54.

Silvertown, J. W. 1987. Introduction to Plant Population Ecology. Harlow, Longman.

Singer, M. C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly Euphydryas editha. Evolution 25: 383-9.

_____. 1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly Euphydryas editha. Oecologia 52: 224-9.

_____. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. Evolution 37: 389-403.

_____ & J. Mandracchia. 1982. On the failure of two butterfly species to respond to the presence of conspecific eggs prior to oviposition. Ecol. Entomol. 7: 327-30.

Slansky, F., Jr. & P. F. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. Ecol. Monogr. 47: 209-28.

Smiley, J. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from Heliconius and Passiflora. Science 201: 745-7.

Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. Amer. Nat. 104: 24-35.

Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1981. Biometry. Sao Francisco, Freeman.

Solbrig, O. T. & D. J. Solbrig. 1984. Size inequalities and fitness in plant populations. In, Oxford Surveys in Evolutionary Biology, Vol. 1 (R. Dawkins & M. Ridley, eds.), p. 141-59. Oxford, Oxford Univ. Press.

Southwood, T. R. E. 1972. The insect/plant relationship - an evolutionary perspective. In, Insect/Plant Relationships (H. F. van Emden, ed.), p. 3-30. Oxford, Blackwell.

_____. 1978. Ecological Methods. Londres, Chapman.

Spencer, K. C. (ed.). 1988. Chemical Mediation of Coevolution. N. Y., Academic.

Staico, J. 1977. A Bacia do Rio Paraibuna em Juiz de Fora. I. A Natureza. Juiz de Fora, UFJF.

Stamp, N. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? Amer. Nat. 115: 367-80.

_____. 1982. Selection of oviposition sites by the Baltimore checkerspot, Euphydryas phaeton (Nymphalidae). J. Lep. Soc. 36: 290-302.

Stanton, M. L. 1979. The role of chemotactile stimuli in the oviposition preferences of Colias butterflies. Oecologia 39: 79-91.

----- . 1982. Searching in a patchy environment: foodplant selection by Colias p. eriphyle butterflies. Ecology 63: 839-53.

Stanton, N. 1975. Herbivore pressure on two types of tropical forests. Biotropica 7: 8-11.

Strong, D. R., Jr.; Lawton, J. H. & T. R. E. Southwood. 1984. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Oxford, Blackwell.

Swihart, C. A. 1971. Colour discrimination by the butterfly Heliconius charitonius Linn. Anim. Behav. 19: 156-64.

----- . & S. L. Swihart. 1970. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, Heliconius charitonius Linn. Anim. Behav. 18: 60-4.

Tabashnik, B. E. 1982. Response of pest and non-pest Colias butterfly larvae to intraspecific variation in leaf nitrogen and water content. Oecologia 55: 389-94.

----- . 1983. Oviposition specificity in single vs. cluster egg-laying butterflies: a discrimination phase in Colias eurytheme? Oecologia 58: 278-9.

____; Wheelock, H.; Rainbolt, J. D. & W. B. Watt. 1981.

Individual variation in oviposition preference in the butterfly, Colias eurytheme. Oecologia 50: 225-30.

Tahvanainen, J. O. & R. B. Root. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, Phyllotreta cruciferae (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia 40: 321-46

Thompson, J. N. 1983. Selection pressures on phytophagous insects feeding on small host plants. Oikos 40: 438-44.

____. 1984. Insect diversity and the trophic structure of communities. In, Ecological Entomology (C. B. Huffaker & R. L. Rabb, eds.), p. 591-606. N. Y., Wiley.

____ & P. W. Price. 1977. Plant plasticity, phenology, and herbivore dispersion: wild parsnip and the parsnip webworm. Ecology 58: 1112-9.

Traynier, R. M. M. 1979. Long-term changes in the oviposition behaviour of the cabbage butterfly, Pieris rapae, induced by contact with plants. Physiol. Entomol. 4: 87-96.

Turner, J. R. G. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home range behaviour in Heliconius erato. Biotropica 3: 21-31.

- Vaidya, V. B. 1969. Investigation on the role of visual stimuli in the egg-laying and resting behaviour of Papilio demoleus L. (Papilionidae, Lepidoptera). Anim. Behav. 17: 350-6.
- Varley, G. C.; Gradwell, G. R. & M. P. Hassell. 1973. Insect Population Ecology: An Analytical Approach. Oxford, Blackwell.
- Vasconcellos-Neto, J. 1980. Dinamica de Populacoes de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumare-SP. UNICAMP, Dissertacao de Mestrado.
- _____ & T. M. Lewinsohn. 1984. Discrimination and release of unpalatable butterflies by Nephila clavipes, a neotropical orb-weaving spider. Ecol. Entomol. 9: 337-44.
- Waller, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. In, Plant Ecology (M. J. Crawley, ed.), p. 291-320. Oxford, Blackwell.
- Walter, H. 1986. Vegetacao e Zonas Climaticas. Sao Paulo, EPU & EDUSP.
- Whalen, M.D. 1984. Conspectus of species groups in Solanum subgenus Leptostemonum. Gentes Herb. 13: 179-282.
- White, R. R. 1974. Food plant defoliation and larval starvation of Euphydryas editha. Oecologia 14: 307-15.

_____. & M.C. Singer. 1974. Geographical distribution of host plant choice in Euphydryas editha (Nymphalidae). J. Lep. Soc. 28: 103-7.

White, T. C. R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. Oecologia 33: 71-86.

Whitham, T. G. 1981. Individual trees as heterogeneous environments: adaptation to herbivory or epigenetic noise. In, Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation (R. F. Denno & H. Dingle, eds.), p. 9-27. Berlin, Springer.

_____. 1983. Host manipulation of parasites: within plant variation as a defense against rapidly evolving pest. In, Variable Plants in Natural and Managed Systems (R. F. Denno & M. S. McClure, eds.), p. 15-41.

_____; Williams, A. G. & A. M. Robinson. 1984. The variation principle: individual plant as temporal and spatial mosaics of resistance to rapidly evolving pests. In, A New Ecology (P. W. Price; C. N. Slobodchikoff & W. S. Gaud, eds.), p. 15-51. N. Y., Wiley.

Whittaker, R. H. 1970. The biochemical ecology of higher plants. In, Chemical Ecology (E. Sondheimer & J. B. Simeone, eds.), p. 43-70. N. Y., Academic.

_____. & P. P. Feeny. 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. Science 171: 757-70.

- Wiklund, C. 1973. Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of Papilion machaon. Entomol. Exp. Appl. 16: 232-42.
- _____. 1974. Oviposition preferences in Papilio machaon in relation to the host plants of the larvae. Entomol. Exp. Appl. 17: 189-98.
- _____. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in Papilio machaon. Oecologia 18: 185-97.
- _____. 1977. Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of Leptidea sinapis (Lepidoptera). Oikos 28: 56-68.
- _____. 1981. Generalist vs. specialist oviposition behaviour in Papilion machaon and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. Oikos 36: 163-70.
- _____ & C. Åhrberg. 1978. Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of Anthocaris cardamines (Lepidoptera). Oikos 31: 169-83.
- Williams, K. S. 1983. The coevolution of Euphydryas calcedona butterflies and their larval host plants. III. Oviposition behavior and host plant quality. Oecologia 56: 336-40.
- _____ & L. E. Gilbert. 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. Science 212: 467-9.

- _____; Lincoln, D. E. & P. R. Ehrlich. 1983a. The coevolution of Euphydryas chalcedona butterflies and their larval host plants. I. Larval feeding behavior and host plant chemistry. Oecologia 56: 323-9.
- _____; _____ & _____. 1983b. The coevolution of Euphydryas chalcedona butterflies and their larval host plants. II Maternal and host plant effects on larval growth, development, and food use efficiency. Oecologia 56: 330-5.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. Amer. Nat. 112: 1017-45.
- _____. 1983. "Long-term" stability of tropical insect populations. Res. Pop. Ecol. 3 (Suppl.): 112-26.
- Wolfson, J. L. 1980. Oviposition response of Pieris rapae to environmentally induced variation in Brassica nigra. Entomol. Exp. Appl. 27: 223-32.
- _____. 1982. Developmental responses of Pieris rapae and Spodoptera eridania to environmentally induced variation in Brassica nigra. Envir. Entomol. 11: 207-13.
- Young, A. M. 1977. Notes on the biology of Hypothyris euclea in Costa Rica. Pan-Pac. Entomol. 53: 104-13.
- _____ & M. W. Moffett. 1979a. Behavioral regulation mechanisms in populations of the butterfly Mechanitis isthmia in Costa Rica: adaptations to host plants in secondary and

agricultural habitats (Lepidoptera: Nymphalidae:

Ithomiinae). Dtsch. Ent. Z. 26: 21-38.

----- & ----- . 1979b. Studies on the population biology of
the tropical butterfly Mechanitis isthmia in Costa Rica.

Amer. Midl. Nat. 101: 309-19.

A P E N D I C E 1

Dados climatológicos para o município de Juiz de Fora, nos períodos 1973-82 e JUL/83 a JUN/85: médias mensais de precipitação (em mm) e temperatura (em graus centígrados). As médias anuais para a pluviosidade e a temperatura do ar são iguais a 1494,84 mm e 18,69 °C, respectivamente.

(1) 1973 a 1982

	Chuva	Temp.		Chuva	Temp.
JAN	272,32	20,79	JUL	19,09	16,10
FEV	181,14	21,57	AGO	26,23	17,26
MAR	182,04	20,78	SET	51,27	17,41
ABR	79,50	18,67	OUT	151,97	18,59
MAI	36,93	17,27	NOV	211,28	19,41
JUN	23,50	16,31	DEZ	259,57	20,16

(2) JUL/83 a JUN/85

	Chuva	Temp.		Chuva	Temp.
1983			1984		
JUL	46,1	16,7	JUL	4,4	17,0
AGO	3,8	16,2	AGO	34,9	16,1
SET	348,4	15,5	SET	120,0	16,9
OUT	100,6	18,1	OUT	93,0	19,4
NOV	189,2	19,9	NOV	133,5	19,7
DEZ	370,2	20,0	DEZ	324,1	19,7
1984			1985		
JAN	229,2	22,8	JAN	715,4	19,8
FEV	22,1	23,1	FEV	286,6	21,6
MAR	239,7	20,8	MAR	261,5	20,9
ABR	138,1	18,7	ABR	74,3	19,9
MAI	113,7	19,7	MAI	30,8	17,3
JUN	2,9	17,9	JUN	19,0	15,4

A P E N D I C E 2

Idade foliar média em quinzenas (X) e seu desvio padrão (s); número de folhas utilizadas (N); idade foliar média em dias (X'). Dados para as plantas de Solanum cernuum das áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85.

	Area A				Area B			
	X	s	X'	N	X	s	X'	N
JAN	5,82	4,17	87,36	204	4,99	3,52	74,90	137
FEV	5,60	3,57	84,02	173	4,77	2,98	71,55	126
MAR	5,90	3,78	88,47	187	5,41	3,16	81,12	120
ABR	6,59	4,16	98,85	178	5,88	3,58	88,27	113
MAI	7,03	4,46	105,42	246	6,37	3,93	95,50	158
JUN	8,20	4,68	122,97	243	7,11	4,07	106,62	139
JUL	9,40	4,72	141,00	230	7,74	4,23	116,16	129
AGO	9,95	5,21	149,18	218	7,78	4,64	116,62	111
SET	8,52	6,69	127,83	268	5,86	5,68	87,84	160
OUT	8,21	7,05	123,13	263	6,75	5,48	101,25	140
NOV	8,57	7,20	128,56	273	5,71	4,87	85,71	140
DEZ	6,38	6,82	95,68	293	6,15	5,13	92,28	177
JAN	5,62	6,00	84,28	286	5,44	4,96	81,61	161
FEV	5,56	5,39	83,37	310	4,73	4,02	70,89	164
MAR	6,21	5,29	93,08	317	5,70	4,24	85,48	166
ABR	7,00	4,83	104,95	299	6,03	4,19	90,50	153
MAI	8,71	5,32	130,65	255	7,30	4,60	109,56	135
JUN	9,81	5,51	147,16	243	7,86	4,54	117,96	125

A P E N D I C E 3

Para as plantas das áreas A e B, ao longo do período JAN/84 a JUN/85: contribuição relativa de cada classe etárias, em porcentagem, na composição etária do total de folhas.

	Classe Etária					
	1	2	3	4	5	6+
Area A						
JAN/84	11,76	24,51	17,65	13,24	10,29	22,55
FEV	13,87	12,14	26,59	18,50	12,72	16,18
MAR	16,58	12,83	11,23	24,60	16,04	18,72
ABR	11,80	16,85	12,36	10,67	23,03	25,28
MAI	12,20	12,20	15,85	12,20	13,41	34,15
JUN	7,00	11,52	11,93	15,64	11,93	41,98
JUL	3,48	7,39	12,17	12,61	16,52	47,83
AGO	7,80	3,67	7,34	12,84	13,30	55,05
SET	28,36	5,97	2,99	5,60	10,07	47,01
OUT	15,59	28,14	6,08	2,28	5,32	42,59
NOV	12,09	15,02	26,01	5,86	1,83	39,19
DEZ	31,74	10,92	12,63	19,80	3,41	21,50
JAN/85	20,98	30,77	9,79	12,24	13,29	12,94
FEV	20,00	19,35	27,42	7,42	8,06	17,74
MAR	14,51	18,30	18,30	24,29	4,73	19,87
ABR	8,36	15,05	17,73	17,73	22,41	18,73
MAI	7,84	6,67	12,55	16,47	16,08	40,39
JUN	6,17	7,82	7,00	12,35	15,64	51,03

A P E N D I C E 4

Coortes de sobrevivência para as folhas das plantas A e B, nascidas ao longo do período JAN a DEZ/84. Apenas por simplificação as colunas ímpares foram omitidas.

Classe Etária										
	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18
J	100	100	100	100	86,21	82,76	75,86	41,38	31,03	24,14
F	100	100	93,94	90,91	87,88	87,88	51,52	42,42	30,30	12,12
M	100	96,77	96,77	93,55	93,55	80,65	74,19	38,71	29,03	22,58
A	100	100	100	96,30	88,89	77,78	48,15	33,33	22,22	14,81
M	100	97,56	95,12	95,12	90,24	70,73	60,98	43,90	24,39	19,51
J	100	100	95,65	95,65	95,65	82,61	60,87	43,48	21,74	8,70
J	100	100	92,31	84,62	69,23	46,15	23,08	15,38	15,38	15,38
A	100	100	100	90,91	81,82	50,00	27,27	18,18	13,64	13,64
S	100	95,37	94,44	89,81	73,15	47,22	35,19	18,52	12,96	8,33
D	100	100	96,97	93,94	66,67	51,52	30,30	27,27	15,15	0
N	100	100	87,76	75,51	57,14	42,86	36,73	24,49	0	0
D	100	98,02	93,07	86,14	77,23	62,38	53,47	0	0	0
	100	98,86	96,47	92,99	85,18	69,53	50,79	32,81	22,30	15,47

A P E N D I C E 5

Dados utilizados na análise de regressão entre o índice foliar médio vs. número de folhas e comprimento do caule da planta. Deve-se notar que: (1) a planta 40 teve seus dois ramos considerados independentemente; (2) as plantas com numeração superior a cem (102... 140) foram observadas apenas em 1983 e não participaram mais deste estudo.

Planta	Folhas	Area (cm ²)	Comp. (cm)
10	8	92,92	113
11	13	272,41	60
14	6	192,50	42
16	6	152,46	44
17	8	89,84	25
19	12	139,94	45
21	9	132,50	57
22	10	186,68	34
35	14	291,90	71
40a	15	228,16	65
40b	13	183,54	60
42	29	416,50	100
50	18	352,24	79
51	18	602,91	110
61	17	163,28	90
81	6	133,70	28
84	6	75,05	36
85	6	152,88	48
86	8	115,25	28
87	13	294,35	110
91	4	35,31	33
102	8	144,94	28
103	5	104,40	34
110	8	189,84	100
112	9	108,99	35
113	11	191,65	38
121	4	73,71	39
124	7	72,62	27
126	6	113,40	80
127	7	49,08	36
128	7	67,86	25
129	6	141,75	62
131	7	88,66	53
133	5	70,98	40
135	8	162,79	49
136	9	134,46	55
137	4	82,45	31
138	4	94,14	40
139	9	81,90	41
140	11	79,08	37
Médias:	9,35	158,93	53,2

A P E N D I C E 6

Larvas utilizadas na investigação da taxa de crescimento diário. Mostra-se: planta (PL); imaturos encontrados (SI); comprimento inicial (CI) e final (CF) da larva; dias entre as medições (D); comprimento médio aritmético (CA) e geométrico (CG), em mm; taxa de crescimento diário (TCD).

PL	SI	CI	CF	D	CA	CG	TCD
1	24	2	6	7	4,00	3,46	1,1699
8	18	2	4	4	3,00	2,83	1,1892
9	13	11	16	4	13,50	13,27	1,0982
11	33	3,5	12	10	8,00	6,93	1,1161
		3,5	11	10	7,25	6,20	1,1213
		3,5	5	9	4,00	3,87	1,0584a
		3,5	10	7	7,50	7,07	1,1041a
		3,5	8	7	5,00	4,00	1,2190
13	11	3,5	8	10	5,50	4,90	1,1031
		3,5	8	10	5,50	4,90	1,1031
		3,5	15	12	9,25	7,25	1,1289
14	27	6	10	6	8,00	7,75	1,0889
15	28	5,5	6	7	4,00	3,46	1,1699
		5,5	8	4	6,75	6,63	1,0982b
		5,5	16	7	12,00	11,31	1,1041b
16	9	4,5	4,5	6	3,25	3,00	1,1447c
		4,5	8	9	6,50	6,18	1,0732c
		4,5	22	12	15,25	13,67	1,0825c
18	61	4,5	15	10	9,75	8,22	1,1279
		4,5	12	12	7,25	5,48	1,1396
		4,5	6,5	12	4,25	3,61	1,1032
19	27	2	4	6	3,00	2,83	1,1225
		2	6	5	3,00	4,90	1,0845d
		2	16	7	11,00	9,80	1,1504d
20	35	6	4,5	4	3,75	3,67	1,1067
33	26	6	11	6	8,50	8,12	1,1063
		6	20	12	12,50	10,00	1,1225
36	30	6	6	6	4,00	3,46	1,2009
		6	4,5	4	3,25	3,00	1,2247e
		6	12	7	8,25	7,35	1,1504e
40	33	1,5	9	10	7,00	6,71	1,0605
		1,5	5	9	3,25	2,74	1,1431
		1,5	4	9	2,75	2,45	1,1151
41	4	3	11	10	7,00	5,74	1,1387

A P E N D I C E 6 (cont.)

PL	SI	CI	CF	T	CMA	CMG	TCD
44	51	2	5	6	3,50	3,16	1,1650
			8	12	5,50	4,90	1,0852
		1,50	8	12	4,75	3,46	1,1497
		1,50	5	10	3,25	2,74	1,1279
		4,50	5	4	4,75	4,74	1,0267f
			12	7	8,50	7,75	1,1332f
46	11		6	12	4,50	4,24	1,0595
47	25	1,50	4	6	2,75	2,45	1,1776
		2,50	5	6	3,75	3,54	1,1225
			8	7	5,50	4,90	1,1504
			8	12	4,00	3,87	1,0435
48	19						
50	20	4	11	9	7,50	6,63	1,1190
52	40	2	6	10	4,00	3,46	1,1161g
		6	8	6	7,00	6,93	1,0491g
55	8	4	13	10	8,50	7,21	1,1251
		5	20	10	12,50	10,00	1,1487
70	10	9,5	24	10	16,75	15,10	1,0971

Obs.: As letras (a... g) à direita de alguns valores da TCD indicam medições sucessivas de uma mesma larva individual.

A P P E N D I C E 7 (cont.)

Area B																		
	1984												1985					
PL	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J
55	1	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-
64	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	-	0
69	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	-	0
70	2	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	2	0	-	0
75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	1	-	0
77	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	3	1	-	0
78	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	-	0
79	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	-	0
80	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	-	0
84	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	1	-	0
85	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	3	-	0
87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	-	0
88	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	-	0
91	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	-	0
94	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	-	0
95	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	-	0
96	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	-	0

A P E N D I C E B

Lista das plantas de Solanum cernuum (por código) em que pelo menos um imaturo de Hypothesis ninonia daeta foi encontrado, ao longo do período JAN/84 a JUN/85: total de imaturos (T); número de ovos (O) e larvas (L); estágio mais avançado em que as larvas foram observadas (L1... L5).

Area A				Larvas				
PL	T	O	L	L1	L2	L3	L4	L5
1	24	16	8	5	3			
3	4	3	1	1				
4	2	2	0					
5	3	3	0					
6	20	20	0					
7	2	2	0					
8	18	10	8	3	3		2	
9	13	7	6	2	1		3	
10	43	34	9	3	3	4		
11	33	23	10	4	1	5		
12	10	2	8	7		1		
13	11	4	7	1	3	2	1	
14	27	25	2			2		
15	28	21	7	2	3	1	1	
16	9	2	7	1	2	3		1
17	10	4	6	2	2	2		
18	61	38	23	15	5	1	2	
19	27	16	11	5	2	3	1	
20	35	26	9	5	2	1	1	
21	33	28	5	2	2		1	
22	10	10	0					
23	1	1	0					
24	2	2	0					
25	6	4	2	1	1			
26	1		1		1			
27	9	7	2		2			
29	8	5	3	1	1	1		
31	29	25	4	1	3			
32	16	10	6	4	2			
33	26	14	12	8	1	2	1	
34	1	1	0					
35	19	19	0					
36	30	27	3	1	1	1		
39	15	12	3	1	1		1	
40	33	22	11	5	4	1	1	
41	4	3	1			1		
42	11	8	3	2		1		
43	3	2	1	1				
44	51	47	4		2	2		
46	11	9	2	1	1			
47	25	18	7	3	4			
48	19	13	6	4	1	1		
49	5	2	3	3				
50	20	17	3	1	1	1		
51	10	5	5	2	2	1		
52	40	31	9	6		3		
53	5	5	0					
54	6	5	1		1			

A P E N D I C E 8 (cont.)

Area B				Larvas				
PL	O	L	T	L1	L2	L3	L4	L5
55	8	4	4	1	1	1	1	
64	1		1	1				
69	1		1	1				
70	10	6	4	2		1		1
75	1		1		1			
77	4	2	2		1			1
78	4	3	1	1				
79	1	1	0					
80	2	2	0					
84	1	1	0					
85	7	6	1	1				
87	1		1	1				
88	2	2	0					
91	3	3	0					
94	1	1	0					
95	1	1	0					
96	1	1	0					

A P E N D I C E 9

Tabela de vida dos imaturos de Hypothesis ninonia daeta encontrados nas plantas de Solanum cernuum das áreas A e B, em cada estação e o número total.

	N	lx	dx	Ex	ex	1000qx
JFMA/B4						
Ovo	396	1000,00	790,40	604,80	0,8737	790,40
L1	83	209,60	101,01	159,09	0,2689	481,93
L2	43	108,59	63,13	77,02	0,1098	581,40
L3	18	45,45	37,88	26,52	0,0328	833,33
L4	3	7,58	5,05	5,05	0,0063	666,67
L5	1	2,53	2,53	1,26	0,0013	1000,00
Outros						
Ovo	116	1000,00	663,79	668,10	1,1121	663,79
L1	39	336,21	206,90	232,76	0,4440	615,38
L2	15	129,31	34,48	112,07	0,2112	260,67
L3	11	94,83	51,72	68,97	0,0991	545,45
L4	5	43,10	34,43	25,86	0,0302	800,00
L5	1	8,62	8,62	4,31	0,0043	1000,00
JFMA/B5						
Ovo	366	1000,00	691,26	654,37	1,1066	691,26
L1	113	308,74	128,42	244,54	0,4522	415,93
L2	66	180,33	95,63	132,51	0,2077	530,30
L3	31	84,70	54,64	57,38	0,0751	645,16
L4	11	30,05	27,32	16,39	0,0178	909,09
L5	1	2,73	2,73	1,37	0,0014	1000,00
Total						
Ovo	878	1000,00	732,35	633,83	1,0023	732,35
L1	235	267,65	126,42	204,44	0,3685	472,34
L2	124	141,23	72,89	104,78	0,1640	516,13
L3	60	68,34	46,70	44,99	0,0592	683,33
L4	19	21,64	18,22	12,53	0,0142	842,11
L5	3	3,42	3,42	1,71	0,0017	1000,00

A P E N D I C E 11

Densidade de imaturos de Hypothyris ninonia daeta.

Mostra-se: total de imaturos encontrados (A); meses em que foram encontrados imaturos (B); número médio de imaturos nos meses com registros ($C = A / B$); total de inspeções (D); número médio de imaturos por inspeção ($E = A / D$); somatório do número médio de folhas em todas as inspeções (F); número médio de imaturos por folha ($G = A / F$).

Area A

PL	A	B	C	D	E	F	G
1	24	5	4,80	22	1,0909	513,00	0,0468
3	4	3	1,33	59	0,0678	362,19	0,0110
4	2	2	1,00	59	0,0339	383,50	0,0052
5	3	1	3,00	36	0,0833	241,20	0,0124
6	20	3	6,67	36	0,5556	525,00	0,0381
7	2	1	2,00	42	0,0476	259,50	0,0077
8	18	6	3,00	42	0,4286	526,50	0,0342
9	13	7	1,86	59	0,2203	309,75	0,0420
10	43	10	4,30	59	0,7288	555,58	0,0774
11	33	9	3,67	58	0,5690	506,65	0,0651
12	10	6	1,67	22	0,4545	154,00	0,0649
13	11	3	3,67	22	0,5000	181,50	0,0606
14	27	3	9,00	57	0,4737	574,38	0,0470
15	28	6	4,67	23	1,2174	302,63	0,0925
16	9	5	1,80	59	0,1525	317,94	0,0283
17	10	4	2,50	59	0,1695	372,03	0,0269
18	61	8	7,62	42	1,4524	499,50	0,1221
19	27	7	3,86	59	0,4576	491,67	0,0549
20	35	8	4,38	59	0,5932	575,25	0,0608
21	33	3	11,00	47	0,7021	275,29	0,1199
22	10	5	2,00	59	0,1695	319,58	0,0313
23	1	1	1,00	59	0,0169	231,79	0,0043
24	2	1	2,00	59	0,0339	214,15	0,0093
25	6	3	2,00	48	0,1250	205,71	0,0292
26	1	1	1,00	26	0,0385	61,75	0,0162
27	9	5	1,80	59	0,1525	414,64	0,0217
29	8	6	1,33	57	0,1404	355,30	0,0225
31	29	6	4,83	59	0,4915	906,45	0,0320
32	16	5	3,20	59	0,2712	426,11	0,0375
33	26	5	5,20	42	0,6190	405,00	0,0642
34	1	1	1,00	30	0,0333	197,14	0,0051
35	19	5	3,80	59	0,3220	646,32	0,0294
36	30	6	5,00	59	0,5085	411,36	0,0729
39	15	4	3,75	42	0,3571	561,00	0,0267
40	33	7	4,71	59	0,5593	463,86	0,0711
41	4	3	1,33	59	0,0678	449,06	0,0089
42	11	5	2,20	59	0,1864	2913,94	0,0038
43	3	2	1,50	59	0,0508	153,82	0,0195
44	51	1	3,92	59	0,8644	694,89	0,0734
46	11	8	1,38	59	0,1864	236,00	0,0466
47	25	9	2,78	59	0,4237	326,14	0,0767
48	19	9	2,11	59	0,3220	381,86	0,0498
49	5	5	1,00	59	0,0847	152,96	0,0327
50	20	4	5,00	17	1,1765	191,86	0,1042
51	10	5	2,00	59	0,1695	4098,86	0,0024
52	40	7	5,71	59	0,6780	597,38	0,0670
53	5	2	2,50	59	0,0847	722,75	0,0069
54	6	1	6,00	41	0,1463	533,00	0,0113

A P E N D I C E 11 (cont.)

Area B

PL	A	B	C	D	E	F	G
55	8	3	2,67	29	0,2759	276,62	0,0289
64	1	1	1,00	33	0,0303	220,92	0,0045
69	1	1	1,00	21	0,0476	137,25	0,0073
70	10	4	2,50	33	0,3030	175,24	0,0571
75	1	1	1,00	33	0,0303	307,08	0,0033
77	4	2	2,00	21	0,1905	105,75	0,0378
78	4	1	4,00	33	0,1212	155,83	0,0257
79	1	1	1,00	33	0,0303	188,10	0,0053
80	2	1	2,00	33	0,0606	243,69	0,0082
84	1	1	1,00	33	0,0303	221,83	0,0045
85	7	4	1,75	33	0,2121	224,58	0,0312
87	1	1	1,00	33	0,0303	364,83	0,0027
88	2	2	1,00	33	0,0606	138,42	0,0144
91	3	2	1,50	33	0,0909	139,07	0,0216
94	1	1	1,00	21	0,0476	117,00	0,0085
95	1	1	1,00	21	0,0476	95,25	0,0105
96	1	1	1,00	21	0,0476	87,75	0,0114