



ECOLOGIA POPULACIONAL DE
Anaea ryphea (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE):
FATORES ATUANDO NAS FASES IMATURAS.

Astrid Caldas

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Astrid Caldas
e aprovada pela Comissão Julgadora.
29/03/93
Woodruff W. Benson

Tese apresentada ao Curso de
Pós-Graduação em Ecologia da
Universidade Estadual de
Campinas como parte dos
requisitos para a obtenção
do título de Doutor em
Ciências Biológicas.

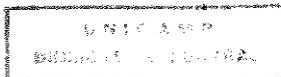
Orientador: Dr. Woodruff W. Benson
Woodruff Whitman Benson

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

MARÇO 1993

C126e

19137/BC



"O que eu fiz, palavra
que nenhum bicho, só
um ser humano era
capaz de fazer."

Antoine de Saint-Exupéry,
Terra dos Homens, 1939.

ÍNDICE

Agradecimentos.....	iii
Prefácio.....	vi
Abstract.....	viii
Resumo.....	xi
Lista de Figuras.....	xiv
Introdução.....	1
Capítulo 1: Ciclo de vida e história natural de <u>Anaea ryphea</u> (Cramer, 1775) em <u>Croton floribundus</u> Spreng (Euphorbiaceae).	
1.1. Introdução	7
1.2. Área de estudo	9
1.3. Materiais e métodos	10
1.4. Resultados e discussão	
1.4.1. Oviposição	12
1.4.2. Desenvolvimento e comportamento dos imaturos	13
1.4.3. Morfologia e tempo de duração dos imaturos	15
1.4.4. Comparação com outras espécies do gênero	18
1.4.5. Herbivoria e fauna associada	20
1.4.6. Dados sobre os adultos.....	21

Capítulo 2: Dinâmica populacional de imaturos de Anaea ryphea
em Campinas, São Paulo, Brasil.

2.1. Introdução	33
2.2. Materiais e métodos	40
2.3. Resultados e discussão	
2.3.1. Variação populacional através do tempo	46
2.3.2. Esquema e fontes de mortalidade	52

Capítulo 3: Anaea ryphea em La Galeta, Colón, Panamá:

Dinâmica populacional comparativa.

3.1. Introdução	87
3.2. Local de estudo e métodos	89
3.3. Resultados e discussão	91
Considerações finais.....	106
Literatura citada.....	110

AGRADECIMENTOS

À Universidade do Estado do Rio de Janeiro, na pessoa do então Sub-Reitor de Pós-Graduação e Pesquisa, Professor Reinaldo Guimarães, e do atual ocupante do cargo, Professor Roberto Bezerra, pela licença e incentivo para o desenvolvimento do curso e obtenção do título; aos colegas do Instituto e principalmente do Setor de Biometria, pela força e apoio aos meus planos.

À Universidade Estadual de Campinas, pelo auxílio financeiro (FAP processo 535/88) e pela infraestrutura do Curso de Pós-Graduação em Ecologia.

Ao Smithsonian Tropical Research Institute, pelo apoio logístico durante o ano de estudos no Panamá.

À CAPES, pelas bolsas de estudo concedidas (PICD/UERJ de março de 1989 a julho de 1992 e Doutorado no Exterior (sanduíche) de outubro de 1991 a abril de 1992).

A Woodruff W. Benson, por apresentar-me tão interessante problema e ensinar-me a lidar com as borboletas; pelo apoio e aprovação de todas as minhas idéias - mesmo as mais loucas; pela liberdade que me deu para trabalhar ao meu modo e ritmo durante quase todo o tempo; pelas opiniões e discussões sobre o trabalho.

A Henk Wolda, pela inestimável ajuda e orientação na parte do projeto desenvolvida no Panamá - e, porque não dizer, em tudo.

Aos outros professores da UNICAMP que me ajudaram nos mais diferentes aspectos ao longo do projeto, em especial João Vasconcellos Neto e Keith Brown pelo auxílio técnico e científico, e Paulo Oliveira pela força desde o momento em que cheguei a Campinas.

Aos outros cientistas do Smithsonian Tropical Research Institute, em especial Annette Aiello, pela amizade e orientação durante todas as etapas do meu trabalho, e Don Windsor, por "assumir-me" depois da partida de Henk Wolda.

Aos colegas do curso de Pós-Graduação em Ecologia pelas discussões científicas e não científicas, pela amizade, pelo ambiente alegre e pelas festas, em especial Paulo Moutinho, Claudia Ramos, Cristina Esposito, Carlos Frederico Rocha, Helena Bergallo, Clécio Klitzke e Isabel Arantes (Béo!).

Aos colegas e professores do curso de Pós-Graduação em Estatística, por me "adotarem" e ajudarem tanto no aspecto profissional quanto no pessoal, em especial Antônio Noletto, sem o qual minha estadia no Panamá não teria sido tão tranquila, e Luiz K. Hotta, pelo auxílio com os dados.

Aos amigos que compartilharam este ano no Panamá, em especial os moradores dos "Ancon Apartments" durante os

últimos meses, pela convivência alegre que me reduziu sensivelmente o stress na reta supostamente final da tese. Jim Wetterer, Bettina Engelbrecht, Lisa Kealhofer, Ruth Hamilton: THANKS A LOT!!!

A Carlos Alexandre Dadoorian, pela paciência com minhas manias, pelas discussões (estatísticas ou não), por estar sempre ao meu lado, por ser meu melhor amigo.

À minha família, que me ajuda em tudo - sem ela esta tese seria outra ou mais provavelmente nem existiria (agradecimento especial à minha irmã Ingrid pela força extra na parte supostamente final).

A todos os que me ajudaram em algum instante, em algum aspecto, por menor que seja, de forma direta ou indireta. Minha memória não é infalível, e com certeza estou esquecendo de alguém importante. Peço desculpas desde já.

PREFÁCIO

Este estudo foi planejado inicialmente como uma análise completa, por três anos, da população de adultos e jovens de Anaea ryphea na área da Reserva Mata de Santa Genebra, Campinas, SP. Porém, a baixa densidade de adultos e ineficiência dos métodos de recenseamento não permitiram seu estudo usando o método de marcação e recaptura. Os dados obtidos a partir dos jovens, por sua vez, provaram ser bastante interessantes, e poderiam ser a chave para explicar o porquê de uma população de adultos tão baixa.

A partir desta idéia, resolvi intensificar as observações sobre os jovens, incluindo uma segunda área de estudos (não prevista no projeto inicial) mas que, ao ser acrescentada, permitiria uma abordagem comparativa do problema da flutuação e regulação de populações de insetos fitófagos nos trópicos. A espécie examinada também exigiu o tratamento de análises envolvendo sobreposição de gerações e o papel do parasitismo na dinâmica populacional, tanto em diferentes estações do ano como em diferentes locais. O fato de Anaea ryphea ser uma espécie sazonal em ambos os locais de estudo facilitava as análises e levava a uma excitante expectativa, a de se descobrir(em) o(s) fator(es) que se encontrava(m) por trás

do efetivo desaparecimento da espécie em determinadas épocas do ano.

O capítulo 1 consta do ciclo de vida e história natural de Anaea ryphea, descritos pela primeira vez. O segundo capítulo é a análise da população de imaturos de uma localidade climaticamente subtropical no sudeste do Brasil ao longo de três anos. O terceiro é a descrição de uma segunda população, do Panamá, com clima tropical, incluindo as diferenças encontradas em relação à população do Estado de São Paulo, tanto em ciclo de vida e história natural como dinâmica populacional. O quarto capítulo (epílogo) consta de considerações finais e enumera as conclusões obtidas no estudo.

O projeto continua, em ambos os locais, e com o passar do tempo espero que as hipóteses ora propostas venham a ser esclarecidas.

ABSTRACT

POPULATION ECOLOGY OF
Anaea ryphea (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE):
FACTORS ACTING ON IMMATURE STAGES.

Population studies developed in São Paulo and Panama showed striking differences in the main regulating factors of the continuously breeding tropical butterfly Anaea ryphea.

The butterfly occurs from southern Brazil to Mexico, and uses different primary larval food plants in different regions: Croton floribundus at Campinas, São Paulo, Brazil and Croton billbergianus at La Galeta, Colón, Panama.

To evaluate larval mortality, I marked individual food plants, censused mapped eggs and larvae at intervals and analyzed mortality data for factors correlated with duration of life cycle, feeding behavior and known sources of mortality. Three years of data from southeastern Brazil showed that:

a) The populations of immatures are highly seasonal, with high densities, occurring from approximately November to May (late spring to mid-autumn), with a peak within this period and a reproductive hiatus during winter (dry season). At

the Panama site, the species occurred at low densities from approximately August to December, but with no clear peak.

b) The time and amplitude of the peak at Campinas vary from year to year.

c) Rainfall seems to act as the main factor promoting seasonal differences in mortality of first and second instar larvae, and together with seasonality it influences host plant quality. Life-table k-values suggest that predation (not actually observed) and parasitism (of eggs by trichogrammatid wasps and of fourth instar larvae by braconid wasps) play important roles in the density variation within the seasons. In Panama the k-values are high and similar for all instars, perhaps due to increased predation. Also severe rain storms during the rainy season may help keep densities low (because of mechanical mortality). Diminishing rainfall allows the increase of the population in October.

d) A high percentage of eggs disappear at both places, but in Panama it is 50% higher. The percentage of non-fertile and parasitized eggs, on the other hand, is higher in Campinas. The proportion of hatched eggs, as a consequence, is 50% the value of Panama. No parasitism of larvae by Braconidae wasps was observed in Panama, while at Campinas it is the main mortality factor for 4th instar larvae.

e) The mortality factors acting on the populations did not show any density-dependence with the present data.

The life cycle of the butterfly has the same characteristics in each locality, differing mainly in the duration of the stages, due to low temperatures, and in the wing patterns of the males.

RESUMO

Estudos populacionais desenvolvidos em São Paulo e no Panamá mostraram diferenças marcantes nos principais fatores reguladores da borboleta tropical Anaea ryphea.

Anaea ryphea é uma borboleta que ocorre desde o Sul do Brasil até o México, e utiliza diferentes hospedeiras primárias em diferentes regiões: Croton floribundus em Campinas, São Paulo, Brasil e Croton billbergianus em La Galeta, Colón, Panamá.

Para avaliar a mortalidade larval, foram marcadas todas as plantas hospedeiras encontradas nos dois locais. Um censo de larvas e ovos existentes sobre as mesmas foi realizado em intervalos variados. Os dados foram analisados buscando fatores relacionados com as flutuações populacionais observadas. Três anos de dados do sudeste do Brasil mostram que:

a) As populações de imaturos são altamente sazonais, com altas densidades, ocorrendo aproximadamente de novembro a maio, com um pico dentro deste período e uma pausa reprodutiva durante o inverno (estação seca). No local de estudo do Panamá a espécie ocorreu em baixas densidades de agosto a dezembro, porém sem pico distinto.

b) A época e a amplitude do pico populacional em Campinas variam de ano para ano.

c) A chuva parece ser o principal fator promovendo diferenças sazonais em mortalidade de larvas de primeiro e segundo estádios, e juntamente com a sazonalidade afeta a qualidade das plantas hospedeiras. Os valores de k obtidos a partir das tabelas de vida sugerem que predação (não observada de fato) e parasitismo (de ovos por tricogramatídeos e de larvas de quarto estágio por braconídeos) têm importância na variação da densidade dentro de cada estação. No Panamá os valores de k são altos e similares para todos os estádios, talvez devido a um aumento de predação. Também fortes chuvas durante a estação úmida podem ajudar a manter a população baixa, devido à mortalidade mecânica. Uma diminuição na chuva permite que a população aumente em outubro.

d) Um alto percentual de ovos desaparece em ambos os locais, mas no Panamá ele é 50% mais alto. O percentual de ovos não férteis e parasitados, por outro lado, é maior em Campinas. A proporção de ovos eclodidos, como consequência, é 50% do valor do Panamá. Não foi observado parasitismo por braconídeos no Panamá, enquanto no Brasil este é o principal responsável pela mortalidade de larvas de quarto estágio.

e) Os fatores de mortalidade agem de forma independente da densidade, pelo menos com os dados disponíveis até o momento.

O ciclo de vida de Anaea ryphea tem as mesmas características em ambos os locais, diferindo basicamente na duração dos estádios devido à temperatura e nos padrões de coloração das asas dos machos.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1. Vista ventral (esquerda) e dorsal (direita) de macho (superior) e fêmea (inferior) de Anaea ryphea.....23
- Figura 1.2. Reserva Mata de Santa Genebra mostrando a estrada ao longo da qual se realizou o estudo.....24
- Figura 1.3. Ovo de Anaea ryphea sobre folha de Croton floribundus.....25
- Figura 1.4. Larva de primeiro estágio de Anaea ryphea sobre nervura central de Croton floribundus.....26
- Figura 1.5. Larva de segundo estágio de Anaea ryphea sobre nervura central expandida com fécula; podem-se observar fragmentos de folhas presos à nervura, parte do comportamento da espécie (ver texto para maiores detalhes).....27
- Figura 1.6. Larva de terceiro estágio de Anaea ryphea sobre nervura central de Croton floribundus, fora da área de repouso.....28
- Figura 1.7. Larva de quarto estágio de Anaea ryphea sobre nervura central de Croton floribundus.....29
- Figura 1.8. Larva de quinto estágio de Anaea ryphea sobre pecíolo de folha de Croton floribundus.....30
- Figura 1.9. Pré-pupa de Anaea ryphea em tampa de pote de criação.....31

Figura 1.10. Pupa de Anaea ryphea sobre pedaço de folha afixado em tampa de pote de criação.....32

Figura 2.1. Variação temporal do número total de larvas de Anaea ryphea encontradas ao longo das semanas de observação na Reserva Mata de Santa Genebra durante os três anos de estudo.....64

Figura 2.2. Climatogramas para os três períodos de estudo na Reserva Mata de Santa Genebra: a) 1988/89; b) 1989/90; c) 1990/91. Dados da estação meteorológica da faculdade de Engenharia Agrícola da UNICAMP.....65

Figura 2.3. Variação do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de Anaea ryphea na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1988/89. As setas indicam o deslocamento de picos que possivelmente representam o desenvolvimento sincrônico de coortes de larvas.....66

Figura 2.4. Variação do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de Anaea ryphea na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1989/90. As setas indicam o deslocamento de picos que possivelmente representam o desenvolvimento sincrônico de coortes de larvas.....67

Figura 2.5. Variação do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de Anaea ryphea na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1990/91. As setas indicam o deslocamento de picos que possivelmente representam o desenvolvimento sincrônico de coortes de larvas.....68

Tabela 2.1. Percentagens de mortalidade por estágio em coortes de larvas de Anaea ryphea na Reserva Mata de Santa Genebra durante o verão e outono de 1989 e 1991 (1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.; n = número total de larvas).....69

Tabela 2.2. Tabelas de vida verticais de Anaea ryphea para três anos biológicos na Reserva Mata de Santa Genebra. (* = valor total de k; 1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.).....71

Tabela 2.3. Tabelas de vida verticais de Anaea ryphea por mês para o período de 1988/89 na Reserva Mata de Santa Genebra.....73

Tabela 2.4. Tabelas de vida verticais de Anaea ryphea por mês para o período de 1990/91 na Reserva Mata de Santa Genebra.....75

Tabela 2.5. Tabelas de vida horizontais feitas a partir de coortes de primeiro estágio de Anaea ryphea marcadas na data indicada em campo na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1989.....77

Tabela 2.6. Análise de "fator chave" através de regressão realizada a partir das tabelas de vida horizontais durante o período de 1988/89 na reserva Mata de Santa Genebra (1S, primeiro estágio, 2S, segundo estágio, etc.; media = valor médio da intensidade de mortalidade k para as 21 coortes analisadas). O maior valor de coeficiente de regressão indica

o ponto onde está agindo o fator chave responsável pelas mudanças numéricas da população entre gerações.....84

Tabela 2.7. Análise de "fator chave" através de valores de coeficiente de variação (segundo Solomon 1964) realizada a partir das tabelas de vida de idade específica obtidas:

- a) para as coortes analisadas durante o período de 1988/89;
- b) mês a mês para o período de 1989/90;
- c) mês a mês para o período 1990/91.

O maior coeficiente de variação indica a idade onde está agindo o fator chave (para detalhes ver texto).....85

Tabela 2.8. Sobrevivência dos ovos de Anaea ryphea marcados durante 1990/91 na Reserva Mata de Santa Genebra (valores absolutos; * = valor total de k para ovos).....86

Figura 3.1. Área de estudo de Anaea ryphea na República do Panamá, com localização da estrada utilizada.....100

Figura 3.2. Variação do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de Anaea ryphea em Galeta ao longo do tempo em 1991. As setas indicam o deslocamento de um pico que possivelmente representa o desenvolvimento sincrônico de uma coorte de larvas.....101

Figura 3.3. Climatograma (com temperatura hipotética) para o período de estudo em Galeta.....102

Tabela 3.1. Tabela de vida de Anaea ryphea em Galeta para o período de agosto/1991 a janeiro/1992.....103

Tabela 3.2. Sobrevivência dos ovos de Anaea ryphea marcados durante 1991/92 em Galeta (valores absolutos; * = valor total de k para ovos).....104

Tabela 3.3. Comparação das tabelas de vida para Anaea ryphea obtidas no Brasil e Panamá, ovos incluídos. Dados referentes a 1991/92 (1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.).....105

INTRODUÇÃO

Um dos pontos de grande interesse da ecologia de populações é a forma pela qual estas são controladas e mantidas em níveis abaixo do que seria esperado por modelos matemáticos exponenciais. Após ser tratado por demógrafos, a abordagem do problema populacional por naturalistas, experimentalistas e matemáticos levou à idéia de regulação por fatores dependentes da densidade (Murray 1986; Hutchinson 1980).

Até meados da década de 50, as pesquisas na área de populações possuíam duas linhas principais: uma acreditava que as taxas de crescimento populacional e os tamanhos das populações eram de alguma forma reguladas por fatores dependentes da densidade (Nicholson 1933; Lack 1954). A outra, popularizada por Andrewartha e Birch (1954) dizia que as populações não podiam crescer além dos limites estabelecidos pela disponibilidade de recursos ou tempo para aumentar, sendo estes dois fatores geralmente influenciados pelas condições de tempo (Murray 1986). Nicholson (1933, 1959), Wynne-Edwards (1962) e Solomon (1964) foram dos primeiros a discutir a natureza e ação dos fatores reguladores, e concordam que os fatores dependentes da densidade têm papel importante na regulação do tamanho de uma população. Andrewartha e Birch (1954), por outro lado,

defendiam a idéia que as populações seriam limitadas pela disponibilidade de recursos ou duração do período reprodutivo, ambos afetados por fatores independentes da densidade. Tais fatos não significavam que as populações seriam reguladas por estes fatores, mas tampouco fatores dependentes da densidade seriam suficientes para regulá-las.

MacArthur e Wilson (1967) analisaram o efeito de diferentes pressões seletivas sobre a evolução de taxas de crescimento, surgindo a noção de seleção r e K , posteriormente trabalhada por Pianka (1970). Porém a competição intraespecífica, normalmente associada à seleção K , é dificilmente detectada na natureza, pois o conjunto de fatores agindo sobre uma população é complexo, e muitas espécies possuem flutuações ou ciclos sazonais relacionados a um ou mais destes fatores (Clark *et al.* 1967).

Climas tropicais úmidos parecem mais uniformes e previsíveis do que climas temperados. Como consequência disto, acreditava-se que as abundâncias de insetos de florestas tropicais deveriam ser menos variáveis sazonalmente e entre anos do que aquelas de outros sistemas (Andrewartha e Birch 1954; Solomon 1964; Pianka 1970). A partir da década de 70, diversos trabalhos desenvolvidos com populações de insetos tropicais demonstraram que, além de populações extremamente estáveis (Ehrlich e Gilbert 1973), também existem flutuações grandes como erupções e variações

em abundância de um ano para outro comparáveis aos ambientes temperados (Wolda e Foster 1978; Wolda 1983a, 1989a).

Mesmo em ambientes tropicais considerados não sazonais já foi observada sazonalidade na fenologia de insetos (Wolda e Flowers 1985). Há discussão a respeito de que fatores seriam os responsáveis pelo surgimento das espécies sazonais (Wolda 1989a), uma vez que algumas delas surgem na época seca e não na estação de chuvas -- como ocorre na maioria das vezes. O termoperiodismo é considerado como um fator que pode influir nas taxas de crescimento e indução de diapausa (Beck 1983) e o fotoperiodismo diário e sazonal tem influência na diapausa reprodutiva de algumas espécies (Riley 1988), podendo levar à sazonalidade das mesmas.

Dentro dos estudos das variações populacionais observadas em insetos tropicais é dado especial destaque para a intensidade e fontes de mortalidade atuando sobre as espécies. Fatores climático/ambientais, inimigos naturais e competição, sobretudo intraespecífica, surgem como agentes de mortalidade e redução de fecundidade, atuando de formas variadas de acordo com os organismos e os ambientes envolvidos. O parasitismo é considerado um dos principais fatores reguladores de populações de insetos tropicais, porém estudos recentes indicam uma variedade de fatores (Stiling 1988). Crawley (1989) nota que os surtos de insetos herbívoros que ocorrem após o uso de inseticidas de largo espectro leva à idéia de que populações destes

insetos, quando em baixas densidades, são reguladas pela ação de vários inimigos naturais, notadamente predadores e parasitoides.

De uma forma geral, a regulação de populações animais é consequência da interação de fatores que reduzem a sobrevivência e reprodução de indivíduos com o aumento em abundância. Os efeitos produzidos por tais fatores são efeitos ditos dependentes da densidade e estes fatores são chamados de reguladores da população (Solomon 1964). Efeitos dependentes da densidade possuem uma tendência comum de regular o tamanho da população (Begon e Mortimer 1986). Entretanto, muitas vezes os conceitos de regulação e determinação da abundância da população se confundem (Clark et al. 1967; Varley et al. 1975), e é extremamente importante que se defina exatamente qual conceito está sendo abordado ou discutido em um estudo. Reddingius e den Boer (1989) e Wolda (1989b, 1991) incluem o conceito de equilíbrio no tamanho populacional como essencial à eficiência de testes de dependência da densidade, pois o ponto de equilíbrio flutua ao longo do tempo. Porém, a "estabilização" de uma população, sua tendência de permanecer por algum tempo em torno de um determinado valor, não necessariamente implica fatores dependentes da densidade (Bauer 1985; den Boer 1986; Reddingius e den Boer 1989). Se, e somente se, existe um ponto de equilíbrio determinado por processos dependentes da densidade ela será chamada

regulação. A simples presença de processos dependentes da densidade em uma população não significa que esta seja regulada. Wolda (1989b) ainda acrescenta que não existem estudos definitivos demonstrando que processos dependentes da densidade realmente ajam sobre populações naturais de forma que o tamanho destas permaneça dentro de determinados limites.

As tabelas de vida são um dos instrumentos mais úteis para a representação das intensidades de mortalidade nas diferentes etapas de vida dos indivíduos de uma população. Inicialmente desenvolvidas para estudos de populações humanas (Hutchinson 1980), elas foram pela primeira vez aplicadas em estudos de insetos em 1921 com Drosophila sp. (Pearl e Parker 1921), e depois em 1941 com Tribolium confusum (Pearl et al. 1941; ver também histórico em Deevey 1947). Nada mais sendo do que a apresentação da sobrevivência e mortalidade de uma população de acordo com a idade ou estágio de desenvolvimento, as tabelas de vida foram utilizadas para o desenvolvimento de diversos modelos de análise populacional. Um deles, usado em estudos de dinâmica de populações é a análise de fator chave, originalmente desenvolvida por Morris (1959; 1963) e aperfeiçoada por Varley e Gradwell (1960; 1970) e Royama (1981). Esta análise tem como propósito identificar, através de valores de intensidade de mortalidade ("killing power", k) em gerações sucessivas, em qual fase do ciclo de

vida ocorrem os agentes (fatores chave) causadores das mudanças em tamanho populacional entre gerações. A intensidade de mortalidade k (logaritmo da taxa de sobrevivência em uma população no intervalo de idade de x a $x+1$) é um indicador da contribuição da mortalidade em uma determinada fase do desenvolvimento para a taxa total de mortalidade. O valor do coeficiente de regressão obtido da relação entre k_x (valor de k para uma determinada classe etária x) e k total da geração correspondente refletirá o grau de importância do fator associado para as flutuações em tamanho populacional (Podoler e Rogers 1975; Begon e Mortimer 1986).

Como são raros não somente estudos com populações de insetos tropicais, mas também estudos envolvendo fatores reguladores e fatores chave atuando em insetos fitófagos folívoros no campo (ver revisões de Stiling (1988) e Hassell *et al.* (1989)), o presente estudo tem como objetivo caracterizar estes fatores em fases imaturas de populações da borboleta tropical Anaea (Memphis) ryphea (Cramer 1775) (Nymphalidae: Charaxinae), incluindo também a descrição do ciclo de vida e aspectos de sua história natural.

CAPÍTULO 1. CICLO DE VIDA E HISTÓRIA NATURAL DE Anaea ryphea
(Cramer, 1775) EM Croton floribundus.

1.1. INTRODUÇÃO

Borboletas do gênero Anaea Hübner, 1819, compreendem a maioria das espécies da subfamília Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae) neotropicais. Existe grande divergência entre autores no que se refere ao uso do nome do gênero, entretanto. Comstock (1961) julgou que Anaea (Anaea) aplicava-se apenas ao grupo troglydyta Fabricius, 1775, reconhecida por um caráter muito pequeno da venação da asa anterior. Ele usou Memphis -- nome inicialmente criado como gênero (Memphis Hübner 1819) no mesmo ano de Anaea (Hemming 1967) -- como nome subgenérico para o grupo maior do gênero Anaea, incluindo, entre outras, quase todas as espécies azuis e Anaea ryphea (Cr.). Rydon (1971) dividiu ainda mais o grupo (principalmente as espécies amareladas, do grupo de ryphea, das espécies azuis) e criou o nome Fontainea Rydon, 1971, no qual ryphea se incluía. Descimon (1986) reconhece como distintos os gêneros Anaea e Fontainea. Memphis é usado como nome genérico por DeVries (1987). Eu optei por usar o nome de gênero Anaea da forma mais abrangente, ou seja, incluindo os gêneros Memphis e Fontainea, pelo fato de ainda não haver tratamento cladístico do grupo.

A espécie mais estudada do gênero é Anaea andria Scudder, 1875, a qual utiliza Croton capitatus como hospedeira na América Central (Riley 1981, 1988, 1989) e outra espécie de Croton no Texas, E.U.A. (Austin, Brackenridge Field Laboratory, University of Texas at Austin, observação pessoal). Muysshondt (1973, 1974a, 1974b, 1975a, 1975b) descreveu o ciclo de vida de diversas outras espécies de Anaea da América Central. Anaea ryphea pode ser encontrada do México ao Sul do Brasil (ver DeVries 1987; Caldas 1991), juntamente com outras espécies de Anaea.

Anaea ryphea possui dimorfismo sexual, sendo os machos menores e mais brilhantes que as fêmeas e em muitas regiões geográficas sem expansões ("caudas") nas asas posteriores (De Vries 1987), sempre presentes nas fêmeas (Fig. 1.1). Os machos têm coloração brilhante em tons de laranja, vermelho e púrpura, com as barras distais das asas anteriores azuladas, (Fig. 1.1), sendo as barras em marrom escuro nas fêmeas. Esta espécie de vôo rápido e irregular é encontrada em florestas tropicais e sub-tropicais alteradas, onde visita fezes, urina e frutos em decomposição. No Estado de São Paulo utiliza Croton floribundus Spreng (Euphorbiaceae) como hospedeira principal.

O gênero Croton é um dos gêneros que conta com mais espécies na família Euphorbiaceae, sendo abundante na região Neotropical (África, Indo-Malásia e florestas úmidas sul americanas (Schnell 1971)). As espécies deste gênero são

comumente usadas como plantas hospedeiras por borboletas da família Nymphalidae (DeVries 1987) e Riodinidae (DeVries 1988, 1991).

1.2. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido na Reserva Mata de Santa Genebra, Campinas, Estado de São Paulo, Brasil (22°54'S, 47°05'W, altitude 650 m) (Fig. 1.2). A reserva compreende 2,5 km² de floresta semi-decídua subtropical alterada. A temperatura média anual é 22°C, com temperaturas médias mensais que variaram de 18°C a 29°C durante o estudo. As flutuações diárias alcançaram até 20°C de julho a setembro de 1988, sendo menores nos outros anos. A precipitação média anual é em torno de 1.500 mm. Existe uma estação seca de maio a setembro, a qual pode ser bastante marcada, como em 1988, ou branda como em 1989 e 1990. A estação de chuvas pode ter um início lento, com precipitação em pequena quantidade (como em 1988) ou intenso, com grandes temporais ("chuvas de verão", como em 1989 e 1990). Geadas podem ocorrer de julho a setembro, sendo porém raras.

1.3. MATERIAIS E MÉTODOS

Croton floribundus é uma planta arbustivo-arbórea que atinge alturas de até 6 m. É bastante comum na Reserva Mata de Santa Genebra, sendo encontrada ao longo de estradas e clareiras, onde regenera com maior frequência, tendendo a ser ausente em áreas abertas, clareiras pequenas e no interior da floresta. Ao longo da estrada central da reserva (1.160 m de extensão) marquei com fita plástica numerada e mapeei as 186 plantas de Croton floribundus encontradas com menos de dois metros de altura. Eu não incluí plantas acima de 2 m de altura neste estudo, devido à dificuldade em acessar as folhas mais altas. A menor planta utilizada no estudo tinha 20 cm de altura.

Durante cada visita, eu inspecionava todas as folhas das plantas marcadas, em busca de ovos e larvas. Os ovos eram difíceis de achar, e eu não consegui uma contagem confiável destes até último ano do estudo (1990/91). Levei 20 ovos para o laboratório, onde os criei para determinar o tempo de incubação e descrever morfologicamente os imaturos com uso de lupa estereoscópica.

Eu recenseei as plantas hospedeiras na área de estudo uma vez por semana de setembro de 1988 a janeiro de 1989. A partir de fevereiro de 1989 as visitas tornaram-se cada vez mais frequentes até atingir dias alternados; a partir de abril a população de imaturos de Anaea ryphea começou a

diminuir e as visitas tornaram-se menos frequentes novamente, até voltar ao padrão semanal.

Cada folha com larva de Anaea ryphea era individualmente numerada, para facilitar o acompanhamento. Este procedimento funcionou bem porque as larvas permanecem na mesma folha durante quase todo o estágio larval (ver seção de comportamento). Todas as larvas eram medidas e classificadas por estágio. As alturas das larvas em relação ao solo e o aspecto geral das folhas também eram anotados. Esta metodologia visava 1) descrever o comportamento das fases imaturas; 2) caracterizar o desenvolvimento larval; 3) determinar a duração de cada estágio no campo; 4) estimar a mortalidade por estágio e permitir inferências sobre as possíveis causas. Os dados sobre as causas e intensidade de mortalidade serão analisados no próximo capítulo.

Algumas observações oportunísticas puderam ser feitas sobre os adultos.

Dados bionômicos no campo são extremamente importantes para caracterizar a biologia de uma espécie, pois somente desta forma é possível interpretar o ciclo de vida natural dentro de um contexto ecológico. Entretanto, pré-pupa e pupa foram observadas em laboratório, pois as larvas de 5º estágio eram perdidas quando abandonavam as plantas para empupar.

1.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

1.4.1. OVIPOSIÇÃO

As fêmeas de Anaea ryphea depositam seus ovos (n=1040) no lado inferior das folhas de Croton floribundus, geralmente no terço médio. O uso da face inferior foi descrito por Ramos (1984) para Anaea troglodyta, borinquenalis Johnson e Comstock, 1941 e por Muysshondt (1975b) para Anaea (Memphis) pithyusa Felder, 1869. Os ovos são geralmente um por folha; raramente dois ou três espalhados pela mesma. As fêmeas voam ao redor da planta, parecendo selecionar folhas, inspecionando-as rapidamente antes de depositar ovos isolados.

Quando mais de um ovo foi depositado na mesma folha, não foi em sequência. Em cada um dos três casos observados, estes na República do Panamá, a fêmea voou de uma folha para outra, ovipositando em diferentes folhas até casualmente voltar a uma já utilizada.

Não foi observada nenhuma preferência geral de altura para oviposição entre plantas. Dentro de uma mesma planta, porém, os ovos eram postos preferencialmente nas folhas intermediárias dos ramos; nunca nas apicais, raramente nas inferiores, mais antigas. Larvas de todos os estádios foram encontradas em plantas pequenas e grandes, em quase toda sua extensão.

1.4.2. DESENVOLVIMENTO E COMPORTAMENTO DOS IMATUROS

A larva, logo após a eclosão, geralmente come o córion do ovo. Depois de um intervalo de tempo de aproximadamente 5 h, ela se dirige para a margem da folha, geralmente o ápice, e aí começa a alimentar-se do limbo foliar em ambos os lados de uma nervura. Esta nervura se torna o ponto de repouso da larva. Quando não estão se alimentando, as larvas permanecem na nervura, viradas para o ápice. Normalmente a larva se alimenta nas proximidades da nervura central, podendo adicionar fécula à nervura ("frass chain") aumentando seu comprimento original aparente. A fécula parece ser mais utilizada quando a nervura é fina, seja ela central ou lateral.

O comportamento de deixar a nervura central intacta parece ocorrer com frequência no gênero Anaea e em outros gêneros, como Adelpha (Aiello 1984; DeVries 1987). Todas as espécies descritas por Muyschondt (1973, 1974a, 1974b, 1975a, 1975b) possuem esta característica. Anaea troglodyta borinquenalis, em vez de expor uma nervura, usa fécula para construir a partir do ponto de alimentação uma espécie de "nervura artificial", onde permanece quando não está se alimentando (Ramos 1984). Anaea andria faz o mesmo em Austin, estado do Texas, EUA (observação pessoal).

A partir do terceiro estágio, mas especialmente no quarto, as larvas de Anaea ryphea enrolam a folha para formar um abrigo tubular, de aspecto cônico. As larvas começam por cobrir de seda toda a área da face superior da folha que será enrolada. À medida que adicionam mais seda, vão encurtando os fios, e a folha se enrola como consequência, formando o tubo internamente revestido por seda. Toda a estrutura do tubo é colada com seda.

Normalmente a parte mais apical da folha é usada para construir o tubo. Se a folha estiver danificada, a larva pode se mudar para outra. Tal mudança não segue nenhuma regra especial, pois foram observadas larvas mudando-se para folhas novas ou velhas, acima ou abaixo da original. O tubo é aberto em ambas as extremidades, mas a abertura virada para a base da folha é a maior, utilizada pela larva para entrar e sair. A larva defeca pela outra extremidade. Para entrar no tubo, a larva aproxima-se da entrada, dá meia volta e entra "de ré" no abrigo, desta forma orientando-se para a base da folha em vez de para o ápice, como era antes.

As larvas de Anaea ryphea geralmente permanecem na mesma folha até o terceiro estágio, neste intervalo reduzindo-a a um meio ou um terço da área original. Como a partir do terceiro estágio o consumo foliar aumenta muito, a folha inicial pode ser totalmente consumida. Se isto ocorre, a larva pode mudar de folha e construir um novo tubo. Mas isto foi raramente observado. Geralmente as

larvas maiores visitam outras folhas para alimentar-se e retornam ao abrigo já construído.

A alimentação tem lugar ao entardecer, continuando no início da noite. Nunca foi vista uma larva alimentando-se fora destes horários. Este comportamento evita os predadores, especialmente aves. Enquanto não está se alimentando, a larva permanece imóvel, em descanso, sobre a nervura (até o terceiro estágio) ou dentro do tubo (do terceiro em diante), a menos que seja perturbada.

Próximo da época de empupar, as larvas dispersam-se, abandonando as plantas hospedeiras. Isto foi observado apenas uma vez, à tarde, quando a larva de quinto estágio desceu da planta e dirigiu-se para o interior da mata, pelo solo, transpondo obstáculos, sempre mantendo a direção inicial. Nunca uma pupa foi encontrada em plantas de Croton floribundus, nem mesmo próximo de uma.

1.4.3. MORFOLOGIA E TEMPO DE DURAÇÃO DOS IMATUROS

OVO - Cerca de 1 mm de diâmetro. Esférico, com uma pequena depressão na parte superior (micrópila), branco esverdeado, passando a amarelado antes da eclosão; liso, sem esculpturação visível. Duração 5-6 dias (n=10) (Fig. 1.3).

PRIMEIRO ESTÁDIO - Comprimento, 1.5-8.0 mm (n=1161). Cabeça marrom com manchas escuras, mais clara perto do foramen; sutura epicranial completa e bem marcada. Corpo tubular, cor de mel, mais escuro na parte posterior. Duração média de 6 dias (n=278) (Fig. 1.4).

SEGUNDO ESTÁDIO - Comprimento, 5-14 mm (n=598). Cabeça marrom claro com três faixas escuras de cada lado; fronte com uma faixa central escura; um par de pequenos escolos (com duas setas somente) no vértice; calazas espalhadas apenas pelos lados da cabeça. Corpo levemente mais largo no segundo segmento abdominal, marrom esverdeado claro, com manchas mais claras por toda a superfície. Duração média de 6 dias (n=155) (Fig. 1.5).

TERCEIRO ESTÁDIO - Comprimento, 8-20 mm (n=308). Cabeça com as características do segundo estágio, com séries de pontos escuros entre as três faixas escuras do epicrânio e alguns pontos escuros em volta do foramen. Os escolos são maiores e as calazas em maior número. Corpo com segundo segmento abdominal mais largo, formando uma pequena protuberância dorsal; cor verde, exceto no segundo, quinto e sétimo tergos abdominais, os quais são marrons. Duração média de 7 dias (n=105) (Fig. 1.6).

QUARTO ESTÁDIO - Comprimento, 14-24 mm (n=301). Cabeça similar ao terceiro estágio, com as faixas escuras mais pronunciadas; os escolos assemelham-se a galhadas; calazas por toda a superfície. Corpo com a protuberância do segundo

segmento abdominal mais evidente; cor verde acastanhado, com faixas subdorsais marrom escuro que seguem o segundo e terceiro segmentos torácicos para então virarem-se em direção ao dorso e unirem-se formando uma espécie de banda larga que cruza o segundo e terceiro segmentos abdominais. Os segmentos abdominais 4 a 10 também com uma faixa subdorsal marrom escuro. Somente o terceiro segmento abdominal completamente verde. Duração média de 7 dias (n=83) (Fig. 1.7).

QUINTO ESTÁDIO - Comprimento, 20-38 mm (n=273).

Completamente diferente dos anteriores. Cabeça verde, com escolos em forma de Y, grandes. Calazas em maior densidade. Corpo verde brilhante, com pontos negros na superfície dorsal e lateral de todos os segmentos; segundo, quinto e sétimo segmentos abdominais com faixas subdorsais marrom claro. Duração de 8 a 15 dias (n=45) (Fig. 1.8).

PRÉ-PUPA - Verde, encurvada paralelamente em relação à superfície de empupação, e com toda sua extensão em contato com esta. Diâmetro 14-16 mm. Duração 2 dias (n=12) (Fig. 1.9).

PUPA - Verde claro, livre, cremaster escuro fixo a uma almofada de seda branca. Comprimento 1.5-1.6 mm, largura 9-11 mm. Duração cerca de 12 dias (n=12) (Fig. 1.10).

A duração média do tempo de desenvolvimento no campo, desde o primeiro estágio até atingir o quinto (este não incluído, pelo motivo já exposto) foi de 26 dias. Pelos dados e pelas observações de campo, o ciclo completo de ovo a adulto deve durar aproximadamente de 50 a 60 dias.

1.4.4. COMPARAÇÃO COM OUTRAS ESPÉCIES DO GÊNERO .

Anaea ryphea tem um padrão de desenvolvimento similar ao descrito para Anaea (Zaretis) itys Cramer, 1777 em Casearia nitida (L.) Jacq. (Flacourtiaceae) (Muyschondt 1973); Anaea (Consul) fabius Doubleday, 1849 em Piper tuberculatum Jacquin, P. auritum H.B.K. e P. umbellatum L. (Piperaceae) (Muyschondt 1974a); e Anaea (Memphis) pithyusa em Croton reflexifolius H.B.K. e C. niveus Jacquin (Euphorbiaceae) (Muyschondt 1975b), todas estudadas em laboratório a partir de ovos coletados na planta hospedeira natural. Os ovos das quatro espécies (incluindo A. ryphea) são bastante similares e o desenvolvimento larval é semelhante, sendo o tempo de duração aparentemente menor no geral para Anaea (Zaretis) itys e Anaea (Memphis) pithyusa e maior para Anaea (Consul) fabius, isto levando-se em conta que todas estas foram estudadas sob condições semelhantes, e se tal acontece em laboratório deve também ocorrer em ambiente natural. Anaea (Zaretis) itys difere das outras

espécies por não construir tubos. Nas quatro espécies a pré-pupa se encurva em forma de U, mantendo o corpo quase em contato com a superfície onde se encontra, fixa somente pelo final do abdomen. O corpo somente fica livre após a empupação. Ramos (1984) descreve a pré-pupa de A.

trogloodyta borinquenalis como muito diferente destas quatro espécies: ela se pendura verticalmente, ou seja, a única parte do corpo em contato com a superfície onde empupa é o último par de patas abdominais, por onde se fixa.

Além destas espécies, A. ryphea é ainda mais semelhante a Anaea (Memphis) eurypyle confusa Hall, 1929 descrita em Croton reflexifolius e Croton niveus (Muyschondt 1974b), não somente nas características já citadas - ovo, desenvolvimento larval, tempo de duração do ciclo - mas também e principalmente nas características das larvas, as quais aparentam ser da mesma espécie. Os adultos, porém, diferem em cor e forma.

O fato de Anaea ryphea ter sido estudada no campo é importante. Os indivíduos estudados estavam expostos às condições de tempo e controladores naturais. Desta forma, as diferenças encontradas em relação às outras espécies possuem, além de caráter biológico, uma influência metodológica, o que pode influenciar na duração das fases de desenvolvimento e no aspecto dos imaturos (ver também capítulo 3).

1.4.5. HERBIVORIA E FAUNA ASSOCIADA

Larvas de Anaea ryphea raramente foram vistas alimentando-se de folhas basais de Croton floribundus (velhas e danificadas) e folhas apicais não foram usadas. Uma vez, quando as plantas de Croton floribundus estavam bastante secas, uma larva foi encontrada em outra espécie de Euphorbiaceae, porém não identificada. Uma variedade de insetos e aranhas foram vistos regularmente em Croton floribundus, alimentando-se ou não. Outra espécie de Charaxinae, Hypna clytemnestra Cramer, 1777, foi observada por duas vezes desfoliando totalmente uma planta de porte pequeno, com larvas de Anaea ryphea presentes (Caldas 1991). Em um caso havia quatro larvas de Hypna clytemnestra e duas de Anaea ryphea em uma planta de 20 cm de altura com dez folhas; no outro, quatro larvas de Hypna clytemnestra e três de Anaea ryphea em uma planta de 30 cm com oito folhas. Em ambos os casos as folhas, incluindo aquelas onde se encontravam as larvas de Anaea ryphea, foram vorazmente consumidas pelas larvas de Hypna clytemnestra, levando as larvas de Anaea ryphea a morrer de inanição.

Formigas do gênero Pheidole foram observadas predando ovos de Anaea ryphea, investindo até uma hora na tentativa de destacar o ovo da superfície da folha (n=10 observações, ver também capítulo 2). Porém elas não foram vistas interagindo com as larvas.

A conservação da nervura central da folha de repouso é comum entre os subgêneros de Anaea (Young 1982), e pode ser importante para a camuflagem das larvas (Hingston 1932). Existem muitas espécies de Anaea e Adelpha (Nymphalinae) (ver Aiello 1984) com este comportamento, a grande maioria das quais se alimenta de plantas sem látex. Entretanto, o comportamento de Anaea ryphea pode permitir às larvas evitar o látex da planta hospedeira, como ocorre em outras espécies de Lepidoptera que se alimentam de plantas latescentes (Compton 1987; Dussourd e Eisner 1987). Hypna clytemnestra também evita a nervura central, apesar de comer as secundárias.

A exudação observada em algumas plantas (geralmente próximo à região apical) pode ser uma defesa contra herbívoros que cortam o talo.

1.4.6. DADOS SOBRE OS ADULTOS

No trabalho com Anaea ryphea durante três anos no campo adultos foram observados 165 vezes. O comportamento de corte e acasalamento é desconhecido, assim como o tempo de vida. Um adulto macho marcado foi recapturado após 45 dias em armadilha com isca de banana e caldo de cana fermentado.

Fêmeas podem permanecer longo tempo pousadas sobre folhas ou outro substrato que não a planta hospedeira (máximo tempo observado 28 min.). Os machos permanecem menos tempo pousados, mesmo durante as horas de pico de temperatura de dias quentes (entre 11 e 15 h), quando ambos os sexos reduzem sua atividade de vôo. Em dias menos quentes é justamente neste intervalo que se pode observar alguma atividade. Não parece haver qualquer tipo de comportamento de defesa de recursos (área de acasalamento, alimento, ou qualquer outro).

Quando alimentando-se em frutos em decomposição ou poças de fezes e urina, ambos os sexos permanecem por longo tempo sobre o substrato alimentar, voando quando perturbadas para rapidamente voltar próximo ao ponto inicial. Seu vôo nestas ocasiões é direto em direção oposta ao distúrbio, característico de fuga, diferente do vôo usual, que é em zigue-zague, subindo e descendo.

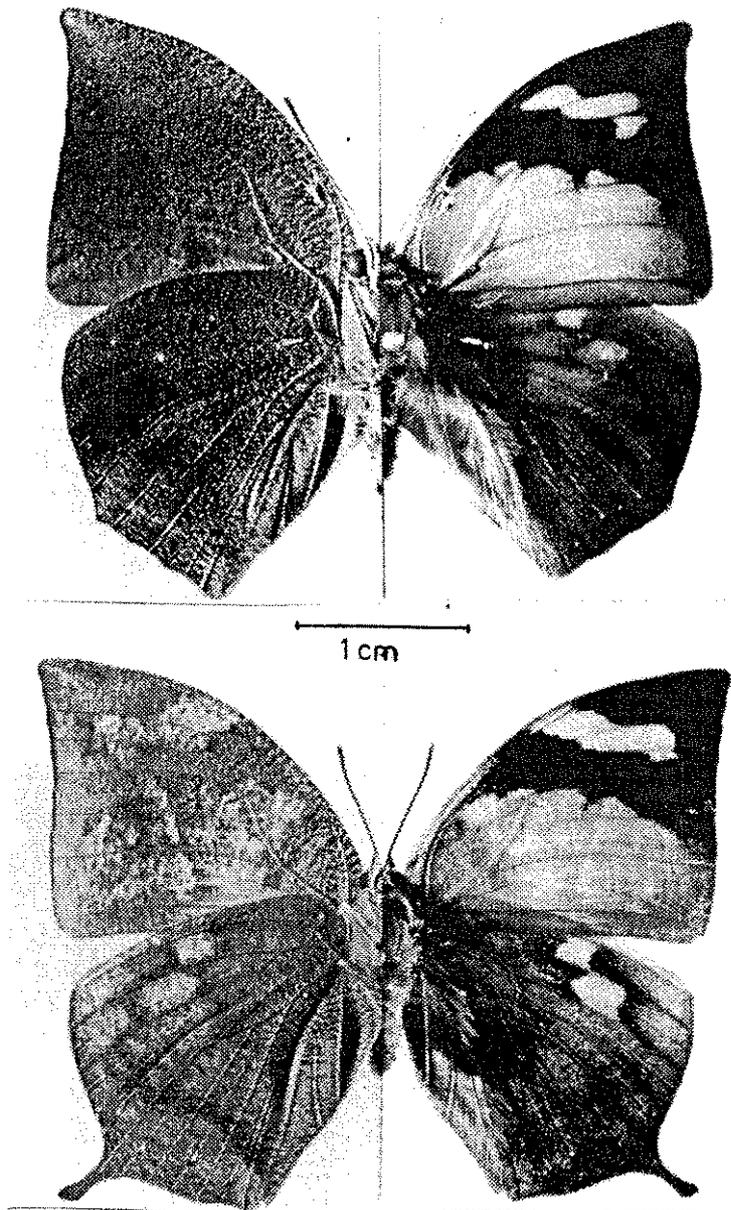


Figura 1.1. Vista ventral (esquerda) e dorsal (direita) de macho (superior) e fêmea (inferior) de Anaea ryphea.

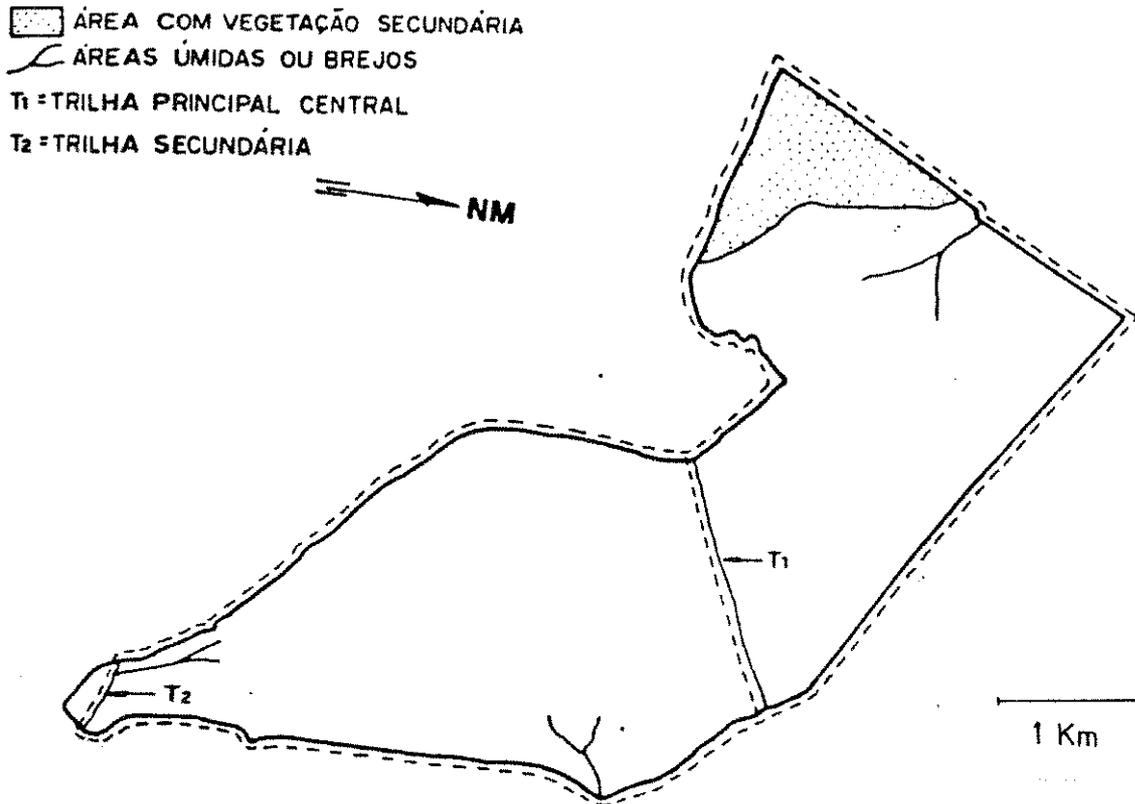


Figura 1.2. Reserva Mata de Santa Genebra mostrando a trilha principal central ao longo da qual se realizou o estudo.

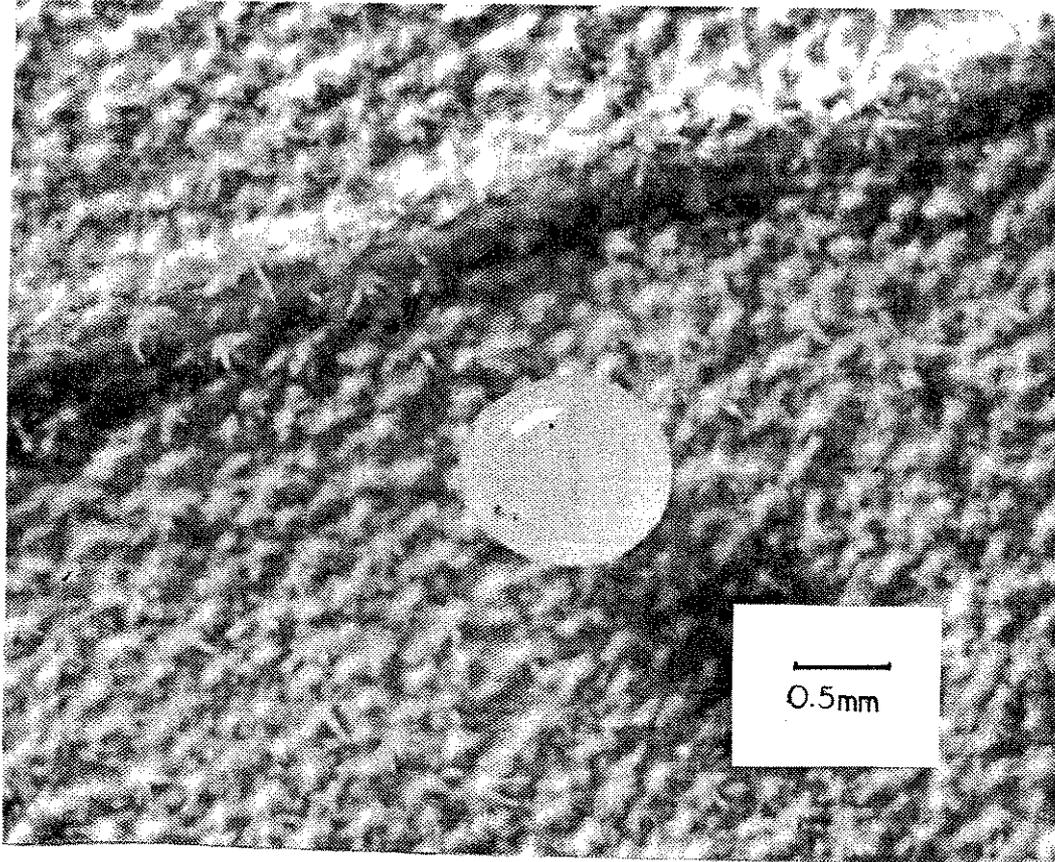


Figura 1.3. Ovo de Anaea ryphea sobre folha de Croton floribundus.

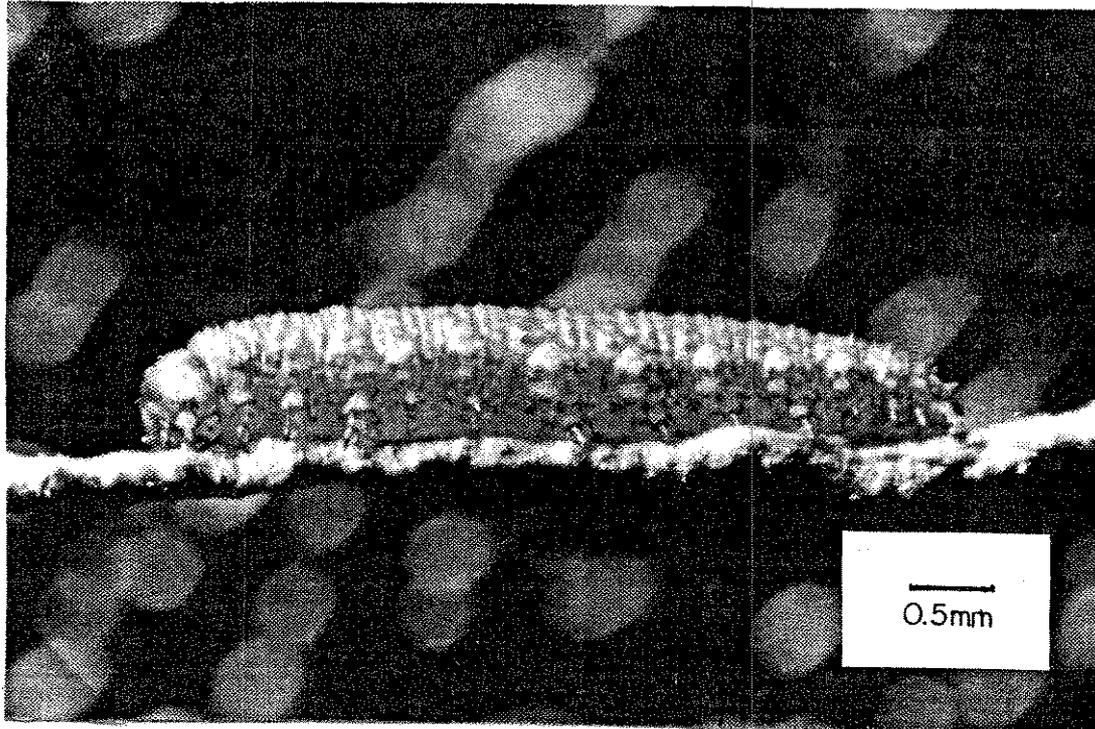


Figura 1.4. Larva de primeiro estágio de *Anaea ryphea* sobre nervura central de *Croton floribundus*.

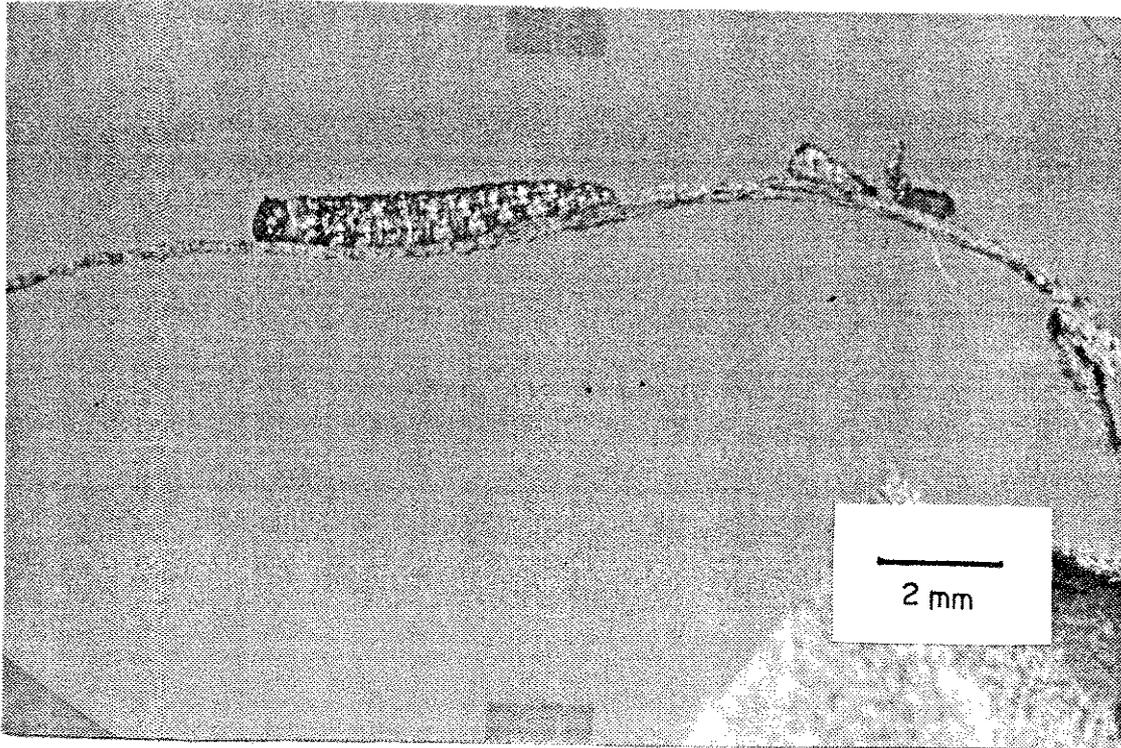


Figura 1.5. Larva de segundo estágio de Anaea ryphea sobre nervura central expandida com fécula; podem-se observar fragmentos de folhas presos à nervura, parte do comportamento da espécie (ver texto para maiores detalhes).

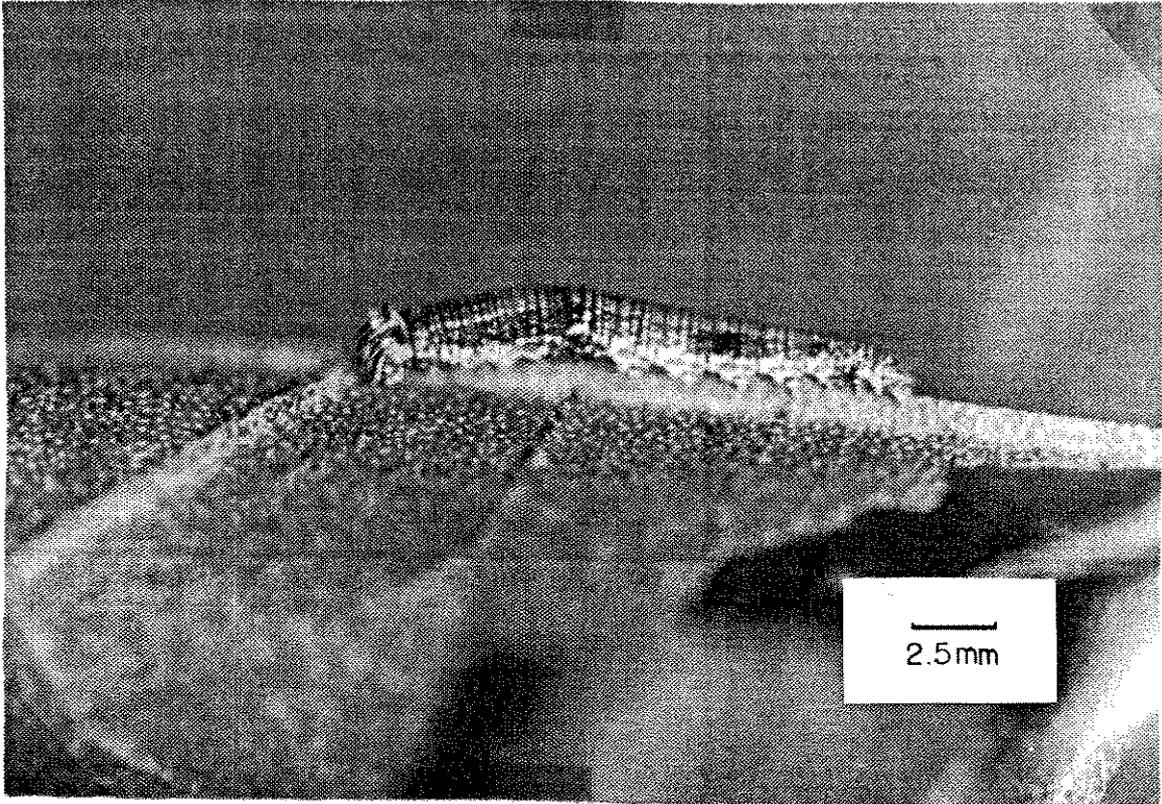


Figura 1.6. Larva de terceiro estágio de *Anaea ryphea* sobre nervura central de *Croton floribundus*, fora da área de repouso.

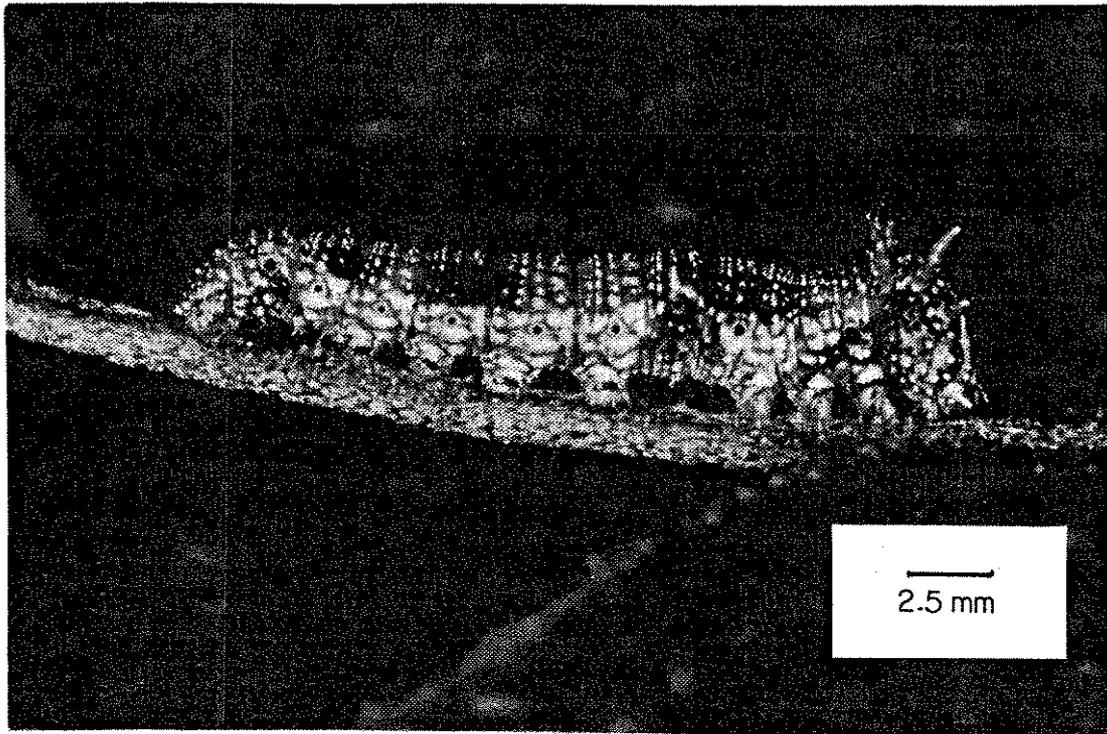


Figura 1.7. Larva de quarto estágio de Anaea ryphea sobre nervura central de Croton floribundus.

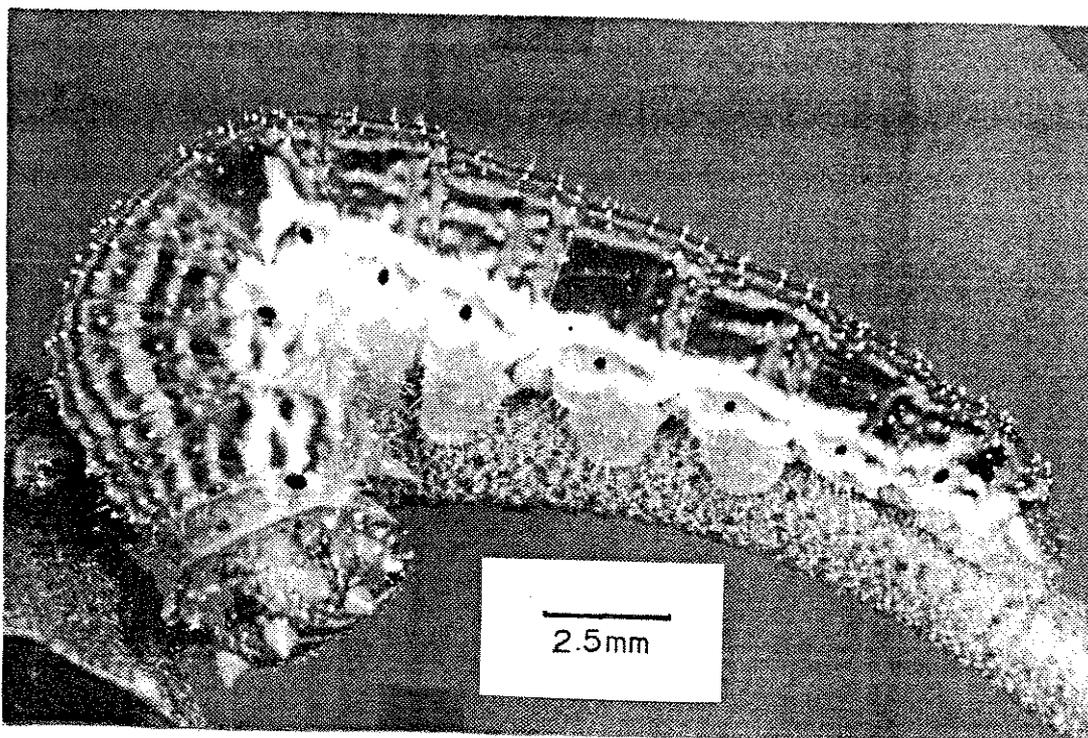


Figura 1.8. Larva de quinto estágio de *Anaea ryphea* sobre pecíolo de folha de *Croton floribundus*.

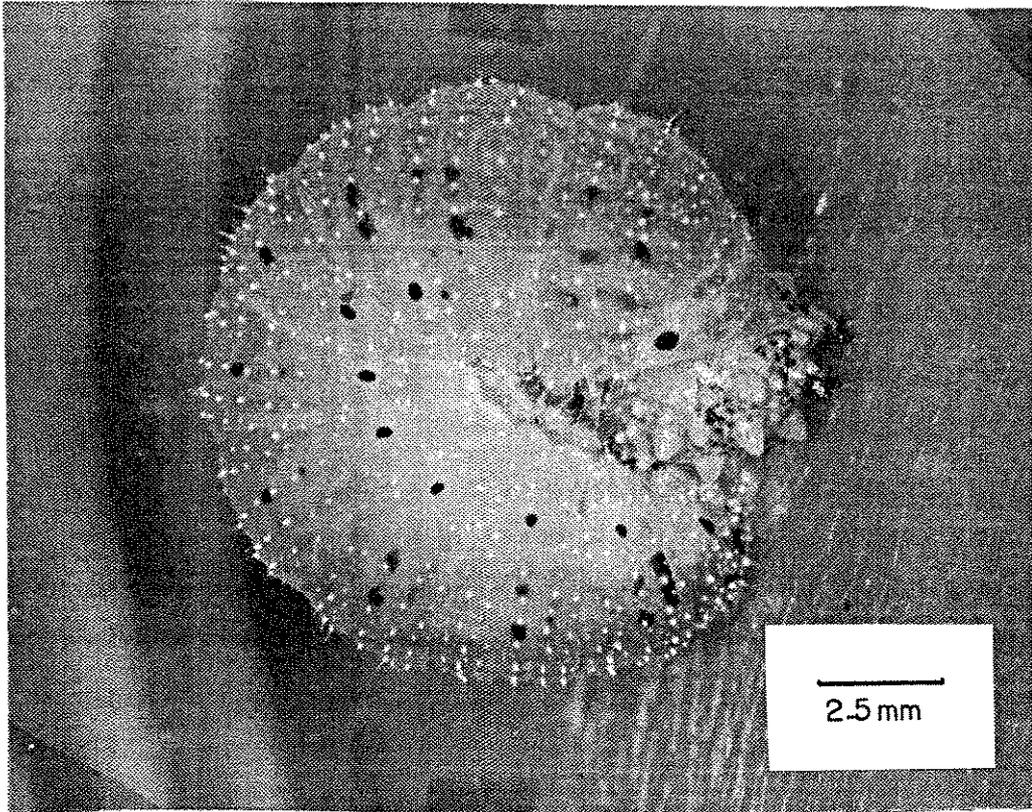


Figura 1.9. Pré-pupa de *Anaea ryphea* em tampa de pote de criação.

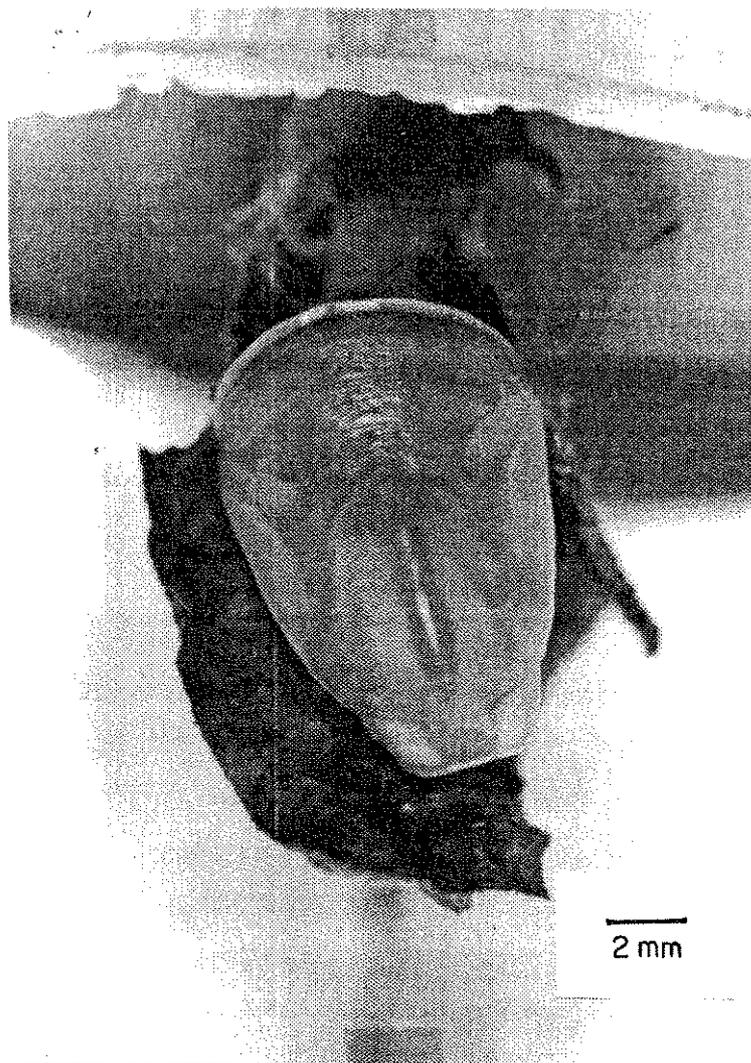


Figura 1.10. Pupa de *Anaea ryphea* sobre pedaço de folha afixado em tampa de pote de criação.

CAPÍTULO 2. DINÂMICA POPULACIONAL DE IMATUROS DE
Anaea ryphea EM CAMPINAS, SÃO PAULO, BRASIL.

2.1. INTRODUÇÃO

A maior parte das informações acerca da dinâmica populacional de insetos fitófagos provém de agroecossistemas, principalmente pragas agrícolas (ver Stiling 1988 e Hassell et al. 1989). Estes estudos sugerem que regulação por inimigos naturais -- predadores, parasitóides, doenças, juntamente com outros fatores -- é frequente (Risch 1980; Crawley 1989). Hairston et al. (1960) aplicaram este princípio a comunidades terrestres em geral, para explicar o fato de que "o mundo se mantém verde" porque os herbívoros, como um todo, são limitados por seus inimigos naturais e não por escassez de alimento.

Em sistemas naturais, entretanto, as generalizações obtidas de pragas de plantas cultivadas não são necessariamente válidas, pois em vegetação natural as plantas são geralmente mais espaçadas e apresentam um maior espectro de defesas naturais contra herbívoros, os quais, em princípio, tornam o desenvolvimento do inseto mais lento (Rausher et al. 1993) e facilitam o controle de erupções por inimigos naturais (Hassel e Waage 1984). Por outro lado, existem diversas análises sobre a importância de diferentes

fatores como reguladores, mas poucos trabalhos foram feitos com dinâmica de populações de insetos, em particular fitófagos, em ambientes naturais tropicais.

Parasitismo em larvas é observado com frequência, tanto em insetos temperados como tropicais (Young e Moffett 1979; Maltais *et al.* 1980; Strong *et al.* 1984; Stiling 1988; Hassell *et al.* 1989), e é visto como o típico mecanismo de regulação de insetos herbívoros (Clark *et al.* 1967; Dempster 1984; Strong *et al.* 1984; Hassell 1986; Waage e Greathead 1986). Nakamura *et al.* (1990) descobriram que o parasitismo era o principal fator de mortalidade em larvas de Epilachna vigintioctopunctata (Coleoptera, Coccinelidae) na Sumatra, seguido por depleção alimentar, sem nenhuma relação com as chuvas.

Strong (1978) demonstrou que não parece existir competição por recursos alimentares entre adultos em populações naturais de besouros hispíneos que atacam folhas de Heliconia na Costa Rica, e sugere que o parasitismo em larvas é muito importante na regulação da densidade. A competição interespecífica por certos tipos de recursos vegetais como pólen, néctar, frutos e sementes pode ser, em alguns casos, um fator importante na regulação populacional de insetos adaptados a estes recursos (Gilbert e Singer 1975; Vane-Wright e Ackery 1984); porém, competição entre folívoros parece rara (Lawton e Strong 1981). Benson (1978) e Gilbert (1984) sugeriram que heliconíneos e outras

borboletas tropicais não palatáveis podem ter suas populações limitadas pela disponibilidade de folhas novas adequadas para oviposição ou sobrevivência das larvas jovens, embora Gilbert (1972) e Ehrlich e Gilbert (1973) tenham destacado a importância dos recursos dos adultos em heliconiíneos como fator de regulação. A impalatabilidade normalmente protege os insetos aposemáticos contra a predação (Bates 1862; Muller 1878; Brown e Vasconcellos-Neto 1976), porém parasitismo é uma fonte importante em algumas espécies (Monteiro, 1981). Longino (1984) observou que a competição por folhas jovens é crucial para a borboleta Heliconius hewitsoni Staudinger nos primeiros estádios, quando as larvas somente podem alimentar-se destas. Informações sobre fatores reguladores em populações naturais de espécies palatáveis nos trópicos são mais escassos.

O fato de as plantas hospedeiras raramente serem esgotadas por seus herbívoros (Owen 1971) não é evidência da superabundância de alimento. As defesas induzidas e constitutivas, aliadas à frequente alta exigência para oviposição e sobrevivência de larvas jovens, podem proteger plantas contra o ataque de fitófagos (Karban e Myers 1989). Trabalhos recentes mostram que muitas populações de insetos herbívoros se mantêm baixas devido à limitação por qualidade e não quantidade de alimento, levando a um menor impacto sobre a planta hospedeira (Crawley 1989; Karban 1993).

A variação no tamanho populacional pode também ser causada por fatores meteorológicos e climáticos. Até nos trópicos pode haver condições abióticas altamente desfavoráveis com uma estação seca marcada e tempestades acompanhadas por ventos e chuvas fortes. Ainda, nos seus limites latitudinais, chuvas de granizo e frentes frias, às vezes com geada, podem ocorrer com frequência. Estes fenômenos podem levar a mortalidade tanto dependente como independente da densidade (Clark et al. 1967).

Já as variações sazonais em tamanho populacional de insetos são geralmente reflexos de condições climáticas. Estas podem atuar diretamente sobre organismos como fatores de stress ou mortalidade, servir como pistas e induzir mudanças adaptativas na fisiologia (e.g. diapausa), ou agir através de sua influência sobre recursos e inimigos naturais. Existe uma vasta gama de possibilidades de efeitos indiretos do clima sobre as interações com inimigos, competidores e recursos (Wolda 1978). Todos estes fatores podem ter influência no tamanho da população, tanto atual (Courtney & Duggan 1983) quanto na geração seguinte (ver Pollard 1979).

Dos diversos métodos que foram criados para análise de fatores atuando sobre as populações, as tabelas de vida são especialmente úteis para representar mortalidade, natalidade e sobrevivência específica por fase do ciclo de vida para uma população permanentemente reprodutiva. Existem diversos

procedimentos para analisar processos populacionais baseados em dados de tabelas de vida aplicáveis aos mais variados aspectos de estudos de insetos (Royama 1981; Kuno 1991). Três tipos de resultados importantes são 1) a caracterização das intensidades de mortalidade atuando em diferentes fases do ciclo de vida e atribuíveis a diferentes causas (principais fatores de mortalidade), 2) a importância relativa destes fatores nas variações em densidade entre gerações (fatores chave) e 3) o papel destes fatores na regulação natural da densidade (fatores e processos reguladores). Estes fatores incluem dados relativos a variação em fecundidade, migração, desvios em razão de sexos, e qualquer fator de variabilidade nos números da população, não se restringindo à morte física de indivíduos.

Estudos deste tipo desenvolvidos no campo com insetos tropicais não são tão comuns. As três revisões mais atuais e completas (Harcourt 1969; Stiling 1988; Hassell et al. 1989) dão conta de que a grande maioria envolve insetos de clima temperado, sendo a maioria sobre Lepidoptera. Há trabalhos tanto em sistemas agrícolas (Banerjee 1979; Barlow et al. 1986) como em sistemas naturais (Bauer 1985; Warren et al. 1986, entre outros), porém estes são em menor número. Em alguns estudos, as análises são restritas às fases jovens, devido às dificuldades de obter estimativas de adultos, seja pela baixa densidade destes ou por falta de métodos mais acurados. Este não é o caso com alguns grupos

de insetos. Nakamura et al. (1984; 1989) vêm trabalhando com sobrevivência e esquemas de fertilidade em Coccinellidae e Chrysomelidae, utilizando tabelas de vida como ferramenta principal em estudos de laboratório e de campo (comunicação pessoal) para tentar identificar alguma dependência da densidade e possível regulação.

Tabelas de vida podem apresentar problemas sérios quando aplicadas a populações com sobreposição de gerações (Hassell e Waage 1984), como tende a ocorrer em insetos tropicais. A análise de parasitismo como fator de mortalidade encontra-se entre as afetadas por este caso em particular (Hassell e Waage 1984). Se as populações de hospedeiros não possuem gerações razoavelmente discretas, ou se os hospedeiros não puderem ser individualmente identificados, a análise não fornecerá estimativas acuradas do nível de parasitismo, muitas vezes levando a uma superestimação deste devido principalmente à persistência, em alguns casos, dos indivíduos parasitados na população.

A competição por recursos e a ação dos inimigos naturais estão frequentemente relacionados com a densidade, que é essencial para a regulação das populações (Nicholson 1933; Lack 1954; Eberhardt 1970; Lance et al. 1987). Situações onde mortalidade dependente da densidade, devido a competição, predação, etc., existe em determinada fase do ciclo de vida podem levar à estabilização da densidade

populacional, caracterizando espécies consideradas em equilíbrio (Bauer 1985).

A identificação de mecanismos dependentes da densidade é fundamental para a compreensão da regulação populacional. Além do método de Morris (1959; 1963), outros métodos com base em dados de tabelas de vida (Stubbs 1977; Royama 1981) e censos (Slade 1977; Pollard *et al.* 1987) estão sendo aperfeiçoados constantemente. Muitos estudos sobre insetos não encontram nenhum processo dependente da densidade agindo sobre a população (Stiling 1988). Isto não significa necessariamente que estes não existam; e na verdade, há uma forte tendência para estudos contendo um maior número de gerações detectarem regulação populacional (Hassell *et al.* 1989). Se uma população persiste e mantém suas densidades dentro de um determinado limite, é indicativa da ação de processos dependentes da densidade em algum instante. Krebs (1989) e Barlow *et al.* (1986) apresentam algumas ressalvas ao o uso do método do fator chave para identificar dependência da densidade e o próprio fator chave (ver revisão em Barlow *et al.* 1986), sem que entretanto muitas outras opções tenham sido provadamente eficientes.

De acordo com o contexto acima, eu estudei populações da borboleta tropical *Anaea ryphea* (Nymphalidae: Charaxinae) tanto em épocas como em lugares diferentes, numa tentativa de determinar os principais fatores de mortalidade dessas populações nas fases imaturas e procurar evidências de

processos dependentes da densidade. Os charaxíneos, na fase adulta, alimentam-se de frutos em decomposição, carcaças e fezes, raramente de néctar (DeVries 1987) e possuem coloração críptica do tipo "folha seca" na face inferior das asas, o que lhes confere uma certa proteção quando pousadas. No estágio larval alimentam-se de diversas famílias de plantas, principalmente euforbiáceas. Sua distribuição altitudinal varia desde o nível do mar até 2000 m, e muitas possuem extensa distribuição geográfica. Anaea ryphea foi escolhida para o estudo por representar um inseto fitófago tropical típico de vegetação arbustivo-arbórea. Na área de estudo, além de ser abundante em certas épocas do ano, sua planta hospedeira é de fácil acesso nas margens da floresta. Como é o caso com a grande maioria dos insetos tropicais, existem informações ecológicas mínimas sobre esta espécie, assim como sobre as demais do gênero (DeVries 1987).

2.2. MATERIAIS E MÉTODOS

Ao longo da estrada central da Reserva Mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil (ver capítulo 1 para descrição da área de estudo), eu marquei 186 indivíduos de Croton floribundus, a principal planta hospedeira de Anaea ryphea, com fita de rotulador numerada, fixada com arame. Somente plantas com mais de 2 m de altura (15 no total) não

foram incluídas no estudo devido à dificuldade em amostrar as folhas mais altas. A observação das larvas inciou-se em novembro de 1988 e estendeu-se até maio de 1991. A observação de ovos foi feita de novembro de 1990 a maio de 1991. A população adulta não pôde ser acompanhada. O número de plantas amostradas no decorrer dos anos variou com a morte dos indivíduos durante a época seca e seu recrutamento durante a chuvosa, porém com variação nunca superior a 10% do número inicial.

Em cada estação chuvosa, as visitas eram inicialmente semanais e aumentavam quando a população de Anaea ryphea aumentava de densidade, atingindo até dias alternados. Quando a população baixava ao ponto de não mais encontrarem-se indivíduos, eu fazia visitas de manutenção a intervalos variados, para assegurar-me de que imaturos continuavam ausentes da área de estudo.

Durante cada visita ao campo entre 1988 e 1990 era feito um censo de larvas em todas as folhas de todas as plantas marcadas; entre 1990 e 1991 o censo foi de larvas e ovos. As larvas encontradas eram individualmente identificadas com uma fita plástica numerada no pecíolo da folha em que se encontravam. No caso de haver mais de um ovo ou larva na mesma folha, cada uma tinha sua fase de desenvolvimento anotada e sua posição na folha caracterizada. Nos poucos casos de larvas da mesma fase na mesma folha, a possível troca de indivíduos não alterou

sensivelmente as medidas de desenvolvimento e mortalidade. No caso de dois ou mais ovos na mesma folha, cada um era identificado escrevendo seu respectivo número ao seu lado, no próprio limbo, com uma caneta de ponta porosa, de tinta indelével ("Sharpie", Sanford Corp., Belwood, Illinois, EUA).

A metodologia permitia fácil identificação de larvas e ovos parasitados por micro-himenópteros. As larvas parasitadas com Bracon sp., identificadas a partir do quarto estágio, permaneciam no fundo do tubo formado pela folha enrolada, o qual, normalmente limpo internamente, tinha o interior tomado por fios de seda e detritos. Além disso, as larvas parasitadas pouco reagiam ao manuseio da planta. Os ovos parasitados por Trichogramma sp. mudam de cor, passando do verde translúcido ao amarelado e posteriormente cinzento até atingir um tom metálico.

Para investigar preferências de oviposição, registrei se cada larva ou ovo estava numa folha nova, semi-nova ou velha. O aspecto geral da folha foi anotado e a área intacta estimada. O método não servia para determinar consumo das larvas, pois outros herbívoros frequentemente consumiam as folhas em diversos pontos, incluindo a área ao redor da larva.

Durante agosto e setembro de 1988, 1989 e 1990 nenhum indivíduo de Anaea ryphea, seja imaturo ou adulto, foi encontrado, por isso o período biológico considerado para as



análises foi de setembro de um ano a agosto do ano seguinte, daqui por diante chamado de "ano biológico".

Os dados sobre temperatura, precipitação pluviométrica, umidade relativa e insolação foram obtidos na estação meteorológica da Faculdade de Engenharia Agrícola (FEAGRI) da UNICAMP, a cerca de 2 km da área de estudo. Esta estação refletia mais acuradamente o macroclima na área de estudo do que o posto meteorológico da cidade de Campinas. (Hilton S. Pinto, comunicação pessoal). Os dados brutos sobre Anaea ryphea (e os calculados posteriormente, como percentuais de mortalidade, parasitismo e outros) foram analisados em relação a estas condições meteorológicas através de matriz de correlação, buscando identificar fatores ambientais associados à oviposição ou à eclosão de larvas, fenômenos muitas vezes induzidos por "pistas" ambientais. Regressões múltiplas e análises de variância (Sokal e Rohlf 1981) foram utilizadas respectivamente para caracterizar a atuação conjunta dos parâmetros ambientais sobre a população e testar a significância das relações obtidas. Estes procedimentos visavam a identificação de possíveis fatores climáticos-meteorológicos associados a mudanças na densidade populacional.

Nas tabelas de vida horizontais feitas para o ano biológico de 1988/89, a mortalidade de larvas foi obtida a partir do acompanhamento de ovos e larvas marcadas. Se algum ovo foi depositado e desapareceu entre censos, não

entrou na contagem. Esta fonte de erro foi reduzida na medida em que o intervalo entre censos foi diminuído quando do aumento populacional. A metodologia de acompanhamento sistemático a intervalos pequenos (até dias alternados) permitia identificar larvas prestes a mudar de estágio, e quando tal acontecia e esta desaparecia, era computada já no estágio seguinte. Quando não era possível saber em que estágio houve o desaparecimento, no caso de intervalos maiores, as mortalidades eram atribuídas alternadamente a cada um dos estágios envolvidos (o anterior e o posterior à ecdise). Deste modo foi possível estimar quantos indivíduos atingiriam cada estágio e a taxa de mortalidade por fase. Como não existe conhecimento sobre o tempo geracional da espécie, esta metodologia permitia o acompanhamento de larvas de idade aproximada e submetidas, portanto, às mesmas condições macroclimáticas.

Tabelas de vida horizontais (de idade específica ou de coortes, a partir do acompanhamento de larvas de Anaea ryphea) e verticais (de tempo específico, baseadas na distribuição etária obtida da contagem de indivíduos em cada classe etária no campo em determinado momento) foram elaboradas segundo Begon et al. (1986) e Krebs (1989). A partir de observações diretas no campo e inferências baseadas no padrão de desaparecimento de larvas, foi elaborada uma relação dos fatores de mortalidade reais e mais prováveis para cada estágio. As coortes foram

construídas por adição de todos os indivíduos marcados no primeiro estágio em determinadas datas a determinados intervalos de tempo e acompanhados posteriormente no decorrer do ano biológico. A partir destas tabelas de vida (horizontais) foram obtidos valores de q_x (taxas de mortalidade específica por estágio) $\log l_x$ (sobrevivência específica por estágio) e de k_x ($= \log N_x - \log N_{x+1}$, onde N significa o número de indivíduos sobrevivendo até o estágio designado pelo índice), os quais refletem a taxa ou intensidade de mortalidade ("killing power"). A partir das tabelas de vida verticais (contagem de indivíduos do mesmo estágio dentro da população a intervalos determinados) foi delineado a estrutura etária da população a cada mês e na estação como um todo. Este tipo de tabela é utilizado quando não é possível identificar coortes no campo e acompanhá-las, e substitui com sucesso as tabelas horizontais desde que as premissas sejam respeitadas.

No presente estudo, os parâmetros de estágio nas tabelas horizontais e verticais têm significados diferentes. No caso das tabelas horizontais o índice x representa o ponto de eclise e o intervalo compreende um estágio de desenvolvimento. Já na tabela vertical o índice x significa o ponto médio do estágio, e o intervalo vai do ponto médio x ao ponto médio $x + 1$. Em outras palavras, q_x na tabela horizontal é a taxa de mortalidade no $S(x)$ ($S =$ estágio),

enquanto na tabela vertical q_x é a taxa de mortalidade entre o ponto médio de $S(x)$ e de $S(x+1)$.

A partir das tabelas horizontais e verticais foram feitas análises "tipo" fator chave, para identificar como as intensidades de mortalidade variaram ao longo do ano biológico, e em que estádios se concentravam. Não é uma análise de fator chave real, devido aos fatos de 1) somente a mortalidade do estágio larval foi analisada, b) as tabelas de vida não representam gerações sequenciais. Assim, o resultado não reflete controle da variação populacional entre gerações.

2.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

2.3.1. VARIAÇÃO POPULACIONAL ATRAVÉS DO TEMPO

Em cada ano de estudo (setembro de um ano a agosto do seguinte), a oviposição começou de forma regular em novembro/dezembro, chegando a níveis considerados demograficamente significativos ($n > 5$ ovos e larvas novos por censo) em janeiro. Embora altamente variáveis, as taxas máximas de recrutamento foram alcançadas entre fevereiro e abril, seguidas por um declínio em oviposição mais ou menos rápido antes do início do inverno, em maio e junho (Fig. 2.1).

A oviposição e o conseqüente tamanho da população de imaturos diminuiu bastante durante os três anos do estudo. O pico do primeiro atingiu 136 larvas, o da segunda foi 53, e o da terceira foi de 36 indivíduos no total. Estas diferenças não podem ser relacionadas com a pequena redução em plantas hospedeiras recenseadas no segundo e terceiro anos, visto que o número de plantas perdidas foi extremamente baixo (ver capítulo 1). Como não houve acompanhamento da população de adultos, não é possível identificar claramente a produção de gerações sucessivas da borboleta no campo. O padrão de oviposição encontrado não dá subsídios para que sejam reconhecidos pulsos de oviposição que possam corresponder a gerações individualizadas (com ciclo de vida de aproximadamente 60 dias, de acordo com dados de desenvolvimento obtidos no campo), e a oviposição crescente tanto pode significar gerações separadas como um acúmulo de adultos na área.

O padrão de recrutamento de larvas de primeiro estágio de Anaea ryphea, além de dependentes da abundância e das respostas funcionais de fêmeas para oviposição na área de estudo, podem também ter relação com o padrão de pluviosidade em cada ano. No primeiro ano, a estação úmida começou no meio de setembro (Fig. 2.2) e teve precipitação máxima de 229.2 mm em janeiro de 1988, com quebra do período super-úmido em novembro. A estação seca teve início entre março e abril de 1989, estendendo-se por dois meses. Os

anos seguintes foram diferentes. Houve um período seco até meio de outubro de 1989, seguido por um período super-úmido com precipitação de 373.1 mm em janeiro de 1990 (Fig. 2.2). Além de ser bem mais úmido que na estação anterior, este período estendeu-se até meio de maio, e só então teve início o novo período seco -- época que no ano anterior já era úmida de novo. O terceiro ano teve padrão similar ao do segundo, com estação seca entre setembro e outubro, porém de menor intensidade (Fig. 2.2). A estação de chuvas iniciou com valores similares aos anos anteriores, porém no auge do período super-úmido (também em janeiro) a precipitação atingiu 418.3 mm. Em final de abril já se iniciou o novo período seco.

Há uma notável variação entre os anos de estudo no padrão de abundância mensal dos estágios imaturos (Fig. 2.1). No primeiro ano (setembro de 1988 a agosto de 1989) a população teve um crescimento abrupto a partir de janeiro, e uma queda também abrupta em maio, com pico de abundância em final de fevereiro e início de março. No segundo ano (setembro de 1989 a agosto de 1990) o crescimento foi relativamente suave a partir da mesma época, janeiro, e o decréscimo foi também suave, porém estendendo-se até junho, com pico em fim de março e abril. No terceiro (setembro de 1990 a junho de 1991) o crescimento foi mais gradual ainda, com decréscimo em maio, desaparecendo completamente mais cedo que nos outros dois anos. O pico ocorreu em fim de

março e abril, como no ano anterior. O início mais cedo das chuvas em 1988 e sua intensidade moderada até o final do ano poderiam permitir um maior recrutamento inicial no período de 1988/89, levando a um pico populacional bem maior do que os dos outros dois períodos, quando houve chuva intensa na primavera e níveis baixos de recrutamento no verão.

O início das chuvas afeta bastante o período de ocorrência ou do pico sazonal de diversas espécies de insetos tropicais (Wolda 1983b). No caso de Anaea ryphea, o período de maior crescimento de sua planta hospedeira Croton floribundus se concentra no período das chuvas. Porém, chuvas fortes não são favoráveis à sobrevivência de imaturos de Anaea ryphea, que durante os primeiros dois estádios são desalojados das hospedeiras mecanicamente por estas chuvas (ver seção seguinte sobre esquema de mortalidade). Desta forma, a população pode ter sido impedida de alcançar níveis mais altos de densidade. Como a chuva e o clima de uma forma geral não são mecanismos de regulação (dependentes da densidade), o clima pode contribuir para diferenças absolutas entre anos, além de afetar a produtividade de alimento ou inimigos. Neste contexto, fatores climáticos poderiam ser correlacionados com o número de indivíduos presentes a cada estação, apesar de o mecanismo de controle não ser inteiramente climático. Pollard (1979) concluiu em seu trabalho durante 4 anos com o ninfalídeo Ladoga camilla na Inglaterra que as condições de tempo determinam as

flutuações de ano para ano na população estudada, pelo fato de as larvas levarem mais tempo para se desenvolver, ficando assim mais expostas à ação de predadores. Esta interação entre clima e predação levou a diferenças marcantes em densidade entre anos. Campinas é mais frio durante o inverno, podendo potencialmente afetar o desenvolvimento dos indivíduos (normalmente correlacionado com a temperatura) e as respostas antipredadoras dos mesmos, tornando-os mais susceptíveis à predação. Também o risco de geadas e períodos longos com baixa temperatura pode ser fatal para os insetos.

Numa análise exploratória, a correlação obtida entre quantidade de chuva medida por dia e número de indivíduos adultos encontrados nos mesmos dias (método dos mínimos quadrados, Sokal e Rohlf 1981) teve valor de r igual a -0.42 no primeiro ano ($n=28$, valor crítico ± 0.37 , significativo para $p<0.05$), -0.30 no segundo ($n=16$, valor crítico ± 0.50 , não significativo para $p<0.05$) e 0.28 no terceiro ($n=9$, valor crítico ± 0.66 , não significativo para $p<0.05$). O número total de indivíduos, quando considerado variável dependente em regressão múltipla com todas as variáveis ambientais do mesmo dia (temperatura média, precipitação, umidade relativa e insolação) obteve r múltiplo igual a 0.59 . A análise de variância foi significativa ao nível de 5%. A correlação entre o número de ovos e a umidade relativa da noite anterior no terceiro

ano de estudo foi de $r=0.74$ ($p<0.05$), levando a crer que exista uma influência deste parâmetro na oviposição de Anaea ryphea. Já foi demonstrado que algumas espécies de lepidópteros utilizam pistas ambientais relacionadas ao clima para disparar este processo. O pierídeo Leptidea sinapis, num estudo desenvolvido por 8 anos na Inglaterra, apresentou um coeficiente $r=0.73$ para número de ovos encontrados na área de estudo por dia correlacionado com temperatura máxima daquele dia (Warren et al. 1986), enquanto em Anthocaris cardamines (Lepidoptera: Pieridae), também na Inglaterra, o número de ovos depositados é dependente do grau de insolação no período de oviposição (Courtney e Duggan 1983). A insolação é necessária para a atividade dos adultos e escape de predadores, e a oviposição correlacionada significativamente com ela pode ser uma consequência desta necessidade. A temperatura mais alta também é necessária para atividade. A alta umidade relativa tem como consequência chuvas, as quais por sua vez atuam como fatores mecânicos de mortalidade para larvas de primeiro e segundo estágio, além de dificultarem a adesão de ovos às hospedeiras. Desta forma, pode ser que um processo contrabalance o outro, mantendo os níveis da população mais altos ou mais baixos.

O número de novas larvas eclodidas, quando tratada como variável dependente em regressão múltipla com os parâmetros ambientais do dia anterior, não foi significativo (todos os

coeficientes parciais menores que 0.10, não significativos ao nível de 0.05). Porém, quando correlacionada com as variáveis do mesmo dia, apresentou coeficiente de correlação parcial de 0.99 para temperatura média, altamente significativo pelo teste t no primeiro ano (g.l.=24, $p < 0.05$).

2.3.2. ESQUEMA E FONTES DE MORTALIDADE

Em cada um dos três anos de estudo o padrão de aparecimento de novas larvas produzindo "picos e vales" se mostrou altamente variável, presumivelmente devido à variação na abundância de fêmeas ao longo de cada ano e mais especialmente nas condições meteorológicas a curto prazo. Após eclosão, as larvas dos sucessivos estádios tenderam a manter o padrão de pico durante o avanço de coortes pelos estádios larvais (Figuras 2.3, 2.4 e 2.5). No período de 1989/90 a frequência de censos foi reduzida causando uma perda em resolução de coortes.

A mortalidade absoluta por coortes marcadas em campo encontra-se na tabela 2.1. As maiores taxas de mortalidade foram constatadas nas larvas de primeiro estágio, variando de 39.6% a 59.8% nos três anos de estudo, conforme registrado em tabelas de vida verticais obtidas durante os três anos de estudo (Tab. 2.2). De modo geral, a

sobrevivência após o primeiro estágio foi alta (maior ou igual a 90% por estágio) porém variável. Assim, em 1988/89 larvas de segundo estágio sofreram uma mortalidade de 48.5% e, em 1990/91, 53.7% das larvas de quarto estágio morreram. Taxas altas de mortalidade nunca foram acusadas em larvas de terceiro estágio, enquanto larvas de quinto não foram avaliadas devido ao seu abandono da planta para empupar, assim dificultando a separação deste fenômeno da mortalidade.

A alta mortalidade no primeiro estágio é comum em lepidópteros, sendo identificada como fator chave em muitas populações (Danthanarayana 1983; Higashiura 1987). Porém, a mortalidade de estádios mais adiantados também pode agir como principal causador das flutuações entre gerações, como é o caso de Colias alexandra (Lepidoptera: Pieridae) (Hayes 1981) e Notocelia roborana (Lepidoptera: Tortricidae) (Bauer 1985) com o fator chave agindo na fase de pupa.

O papel de parasitóides foi documentado por observação direta e o da chuva inferido pela redução marcante de larvas após chuvas fortes. Virose foi suspeitada em indivíduos encontrados mortos no campo, e predação foi apenas inferida quando não havia explicação para o desaparecimento de uma larva.

Os valores de k_x variaram relativamente pouco em intensidade de ano para ano. Em 1988/89 foi registrado um aumento em mortalidade de larvas de segundo estágio e em

1990/91 larvas de quarto estágio sofreram maior parasitismo por Bracon sp. A mortalidade entre larvas de primeiro estágio foi variável, talvez devido à imprevisibilidade de chuvas fortes e vento.

As tabelas de vida verticais mensais para 1988/89 (Tab. 2.3) mostram uma clara diminuição na taxa de mortalidade total durante o período chuvoso de janeiro e fevereiro de 1989, seguido por um período de relativa alta sobrevivência entre março e maio. Em 1991 (Tab. 2.4) a intensidade de mortalidade se manteve relativamente baixa e constante. A redução em intensidade de mortalidade em 1989 se deve à forte redução do parasitismo por braconídeos em larvas de quarto estágio entre março e maio, e a uma redução menos forte em mortalidade de larvas de primeiro e segundo estágios, aparentemente associada à redução em chuvas durante o mesmo período. Em 1991 (Tab. 2.4) a mortalidade em larvas de primeiro estágio mostra um pico em janeiro, enquanto em fevereiro e março o parasitismo nas larvas de quarto estágio é a fonte dominante de mortalidade. Em abril, as intensidades de k_1 e k_4 foram iguais. As correlações entre os valores de intensidade de mortalidade total (K_{total}) obtidos destas tabelas de vida verticais e chuva a cada mês foram significativos tanto em 1989 como em 1991 (valores do coeficiente de correlação iguais a 0.89 e 0.94, respectivamente), seja a fonte principal de

mortalidade chuva em larvas de primeiro estágio ou parasitismo em larvas de quarto estágio.

As coortes acompanhadas durante 1989 originaram 20 tabelas de vida horizontais (Tab. 2.5). Estas tabelas apresentam dados originalmente mais confiáveis no que se refere ao destino dos indivíduos, visto que todos são marcados e considerados apenas uma vez, ao contrário das tabelas verticais, onde o método de censos a intervalos determinados implica na possibilidade de contagem do mesmo indivíduo mais de uma vez. Esta diferenciação permitiu que fosse feita uma análise "tipo" análise de fator chave com as tabelas horizontais, de forma a verificar a atuação diferenciada de fontes de mortalidade ao longo do ano biológico, ao invés de entre gerações, como costuma ser feito em estudos de ecologia populacional de insetos com gerações distintas (ver Materiais e Métodos). Esta "análise de fator chave", feita através de regressão para estas coortes, demonstrou que durante a estação de 1988/89 o fator mais responsável pelas variações entre coortes atuou principalmente no segundo estágio (Tab. 2.6, análise realizada através do acompanhamento de coortes no campo). Já a "análise de fator chave" através do coeficiente de variação utilizando coortes verticais mensais (Tab. 2.7) indica maior atuação no último estágio, resultado que difere do anterior principalmente pelo exposto acima, ou seja, a inclusão de um maior número de indivíduos (por redundância

em contagem) nos estádios mais jovens leva a uma impressão errônea de baixa mortalidade nos mesmos. Os fatores responsáveis pelas mortalidades, entretanto, não foram identificados definitivamente, permanecendo as hipóteses constantes nas tabelas de vida (Tabelas 2.2 a 2.5). O parasitismo de larvas por braconídeos foi a mais importante fonte de mortalidade identificada em larvas de quarto estágio nos três anos de estudo, com percentagens respectivamente de 82% (n=23), 100% (n=5) e 97% (n=35).

Por duas vezes, quando eu estava no meio de um censo, uma forte chuva caiu; imediatamente após eu fui em busca das larvas recém-observadas e muitas delas tinham desaparecido. Por ter acontecido fortuitamente, no meio de censos, não havia tempo para re-checkar todas as plantas e quantificar a intensidade do efeito. Entretanto, estas observações permitem concluir que a chuva forte pode desalojar uma proporção alta de larvas jovens (primeiro e, em menor grau, segundo estágio), e portanto pode ser um importante fator de mortalidade na tabela de vida de Anaea ryphea (ver discussão sobre variabilidade no padrão de chuvas na seção anterior).

Segundo Huston (1979), um distúrbio como uma forte chuva pode prover recursos, reverter ou interromper processos e interações biológicas, inclusive reduzindo populações caso não haja processos compensatórios. Desta forma, sua atuação equivaleria à da predação atuando de forma independente da densidade.

Durante todo o estudo eu não observei predação de larvas. Operárias de uma espécie de Pheidole (Hymenoptera: Formicidae) foram vistas em duas plantas carregando ovos em dez ocasiões. Entretanto, como predação é frequentemente um ato quase instantâneo, e pode ser que muitos predadores ariscos fujam do movimento de aproximação, observações casuais sobre predação são de modo geral pouco comuns. Em diversos estudos de fator chave a predação foi inferida como sendo o fator responsável pelo desaparecimento completo e inexplicado dos indivíduos (Danthanarayana 1983; Warren et al. 1986).

Com o censo dos ovos durante 1990/91, obtive os percentuais de ovos parasitados, inférteis e desaparecidos em Anaea ryphea (Tab. 2.8). O percentual de ovos desaparecidos (53.7%) é quase igual ao de parasitismo (55.9%) nos ovos remanescentes, mas consideravelmente maior que o de infertilidade (23.3%), porém um valor alto para insetos. Estas taxas de mortalidade são altas quando comparadas com valores da literatura, que indicam o parasitismo em ovos como sendo geralmente inferior 20% do total observado em campo, sendo a predação inferida como o primeiro fator responsável pelo desaparecimento dos mesmos. Hassell et al. (1989) encontraram apenas três casos entre 28 estudos com lepidópteros onde o parasitismo de ovos é uma fonte de mortalidade importante, e agindo de forma dependente da densidade. Porém, nestes mesmos trabalhos, a

intensidade de mortalidade de ovos por parasitismo também é reduzida, o que não ocorre aqui - ela é comparável à mortalidade por predação, maior motivo inferido para o desaparecimento de ovos.

O tamanho da população de Anaea ryphea parece estar muito abaixo dos limites impostos por sua planta hospedeira. Não foi vista nenhuma planta completamente desfoliada por Anaea ryphea e os ataques vistos não parecem causar danos biologicamente significativos às plantas. As larvas não foram vistas utilizando ápices de ramos e desta forma aparentam ter pouco impacto direto sobre o crescimento vegetativo ou a dinâmica populacional de Croton floribundus. Também, o fato de as fêmeas dificilmente oviporem em folhas já ocupadas, associado à mortalidade de larvas, leva a uma sub-utilização das plantas hospedeiras que também contribui para o reduzido impacto do herbívoro sobre a mesma. Nestas condições, abaixo do nível determinado pelo alimento -- e descartando defesas e raridade da planta hospedeira -- populações de insetos herbívoros poderiam ser reguladas somente por inimigos naturais, como parasitóides, predadores e doenças (Crawley 1989).

Trabalhos recentes mostram que populações de muitos insetos se mantêm em baixa densidade devido à qualidade e não à quantidade de alimento (ou a quantidade de alimento apropriado) (Crawley 1989). A influência de defesas

induzidas na dinâmica populacional de Anaea ryphea também não pode ser descartada.

Há poucas indicações de processos dependentes da densidade nesta população de Anaea ryphea. Os níveis de mortalidade durante os três anos de estudo apresentaram pouca relação com a densidade quando analisadas pelo método do fator chave de Dempster (1975). Dependência em densidade -- correlação positiva entre a taxa de mortalidade e o tamanho populacional -- foi identificada no primeiro estágio em 1988/89 ($r=0.71$) e no quarto estágio em 1990/91 ($r=0.72$) quando a análise se baseou em tabelas verticais mensais ($n=5$ para 1989 e $n=4$ para 1991). Na análise de 21 coortes (tabelas horizontais) em 1989 não foi detectada dependência da densidade para os fatores de mortalidade atuando em nenhum dos estádios.

Estudos englobando um pequeno número de gerações dificilmente encontram relações dependentes da densidade, até quando estas existem, devido a fatores meramente estatísticos. Banerjee (1979) acompanhou por três anos uma população de Andraca bipunctata (Lepidoptera: Bombycidae) na Índia, não havendo detectado dependência da densidade significativa através do mesmo método, mas reconhece que as condições amostrais poderiam não ser adequadas. Apesar das fortes críticas de Krebs (1989) a este método, ele ainda continua sendo bastante utilizado, e possui melhor poder comparativo. Hassell et al. (1989), através de uma revisão

de estudos realizados com insetos para detecção de dependência da densidade, demonstraram que, quanto maior o número de gerações acompanhadas, maior é o percentual de estudos que conseguem encontrar dependência da densidade. Com espécies univoltinas a eficiência de detecção é muito maior. Não existe um número fixo de gerações necessárias para que se identifique uma relação significativa, pelo fato de o processo depender muitas vezes de atuações pontuais, às vezes de forma rápida, sobre a população (Banerjee 1979; Stiling 1988).

Anaea ryphea deve possuir mais de uma geração por ano na Reserva Mata de Santa Genebra. Isto é sugerido por dados biológicos indicando um ciclo de vida de 50 a 60 dias e pelo número geralmente crescente de larvas novas surgindo durante toda a estação de ocorrência, o que só poderia ocorrer caso as fêmeas nascidas dentro do mesmo ano também depositassem ovos. Parece pouco provável fêmeas permanecerem 5 meses ovipondo continuamente, porém a falta de dados demográficos referentes aos adultos talvez impeça qualquer afirmação segura sobre o número de gerações por ano. O tempo de desenvolvimento sugere que até 4 gerações possam ser produzidas por ano biológico. Também não foi possível saber se o aumento na população de imaturos deve-se à oviposição de fêmeas do local ou se houve imigração de áreas adjacentes. Em princípio, assume-se que taxas de imigração e emigração se compensam, pelo menos após o início do

crescimento populacional na primavera. Altas taxas de dispersão são comuns em Lepidoptera (Baker 1969; Wolda 1988) e se tal ocorresse com Anaea ryphea sua sazonalidade poderia ser explicada em parte por dispersão a partir de refúgios de inverno, talvez de longa distância, e não por diapausa metabólica de adultos ou pupas (ou simples raridade) dentro da reserva.

Na tentativa de detectar adultos na reserva durante o inverno, armadilhas foram distribuídas ao redor da área principal do estudo, ao final de cada ano biológico (quando a população começava a diminuir). Entre os meses de junho e novembro elas não obtiveram sucesso na captura ou recaptura de nenhum adulto, e não foram observados adultos voando na área. Uma vez que as áreas em volta da reserva possuem o mesmo padrão sazonal, e nesta época é inverno ou estação seca na maior parte da região, os adultos precisariam voar uma distância muito longa para encontrar um local adequado para manter sua atividade reprodutiva. Uma alternativa seria diapausa reprodutiva, talvez associada à redução de fêmeas no local, como ocorre em Anaea andria (Riley 1988). Migração, por sua vez, aparentemente não foi descrita para espécies de Charaxinae (ver Williams 1951; DeVries 1987).

Competição interespecífica é raramente observada em insetos fitófagos no campo, pelo menos de forma direta. Hypna clytemnestra e uma espécie de Gryllidae observada alimentando-se em folhas de Croton floribundus poderiam ser

considerados competidores potenciais por alimento dentro das plantas onde co-ocorrem com Anaea ryphea. Yamamoto (1981) descobriu que a co-ocorrência de duas espécies de pierídeos (Lepidoptera) na mesma planta hospedeira afeta, entre outros, o número de ovos depositados por fêmea nestas plantas e a sobrevivência das larvas. As observações sobre competição assimétrica de Hypna clytemnestra sobre Anaea ryphea em Croton floribundus (ver Capítulo 1) podem ser indicativas de uma interação de baixa intensidade entre estas espécies. Mesmo que algumas vezes Hypna clytemnestra tenha levado larvas de Anaea ryphea à morte por falta de alimento, por outro lado sua população nunca foi maior que 10% da de Anaea ryphea (Caldas 1991).

Frequentemente mais de um fator age simultaneamente sobre uma população (Stiling 1988). Como nem todas as relações entre tais fatores são conhecidas, às vezes fica difícil identificar o mais importante para a população em questão. A ação simultânea de fatores no mesmo estágio pode dificultar a análise quantitativa, e se estes fatores tiverem aproximadamente a mesma intensidade, será difícil afirmar que algum é mais importante. Não é incomum trabalhos com populações falharem em identificar algum fator chave. Barlow et al. (1986), apesar de acompanharem uma população de Wiseana cervinata (Lepidoptera: Hepialidae) durante dez anos na Nova Zelândia, não identificaram a natureza do fator chave. Constataram dependência da

densidade na relação do recrutamento entre estas mariposas e ovos, concluindo que esta espécie pode ser regulada por variações quase perfeitamente dependentes da densidade no recrutamento, provavelmente devido à dispersão.

No caso de Anaea ryphea, os métodos utilizados -- tabelas horizontais e verticais, identificação do "fator chave" intra-geracional por método de regressão e coeficiente de variação -- aliados ao tempo de estudo não foram suficientes para caracterizar os fatores chave atuando sobre a população de Campinas, apesar de terem sido identificados fatores de importância para algumas fases do desenvolvimento. O mesmo se aplica para fatores reguladores, visto que não foi identificada dependência da densidade. Porém, como frisaram Courtney e Duggan (1983), as indicações obtidas a partir deste estudo são importantes, devido ao fato de fontes de mortalidade e suas intensidades de atuação terem sido identificadas para fases anteriores às larvas de quinto estágio.

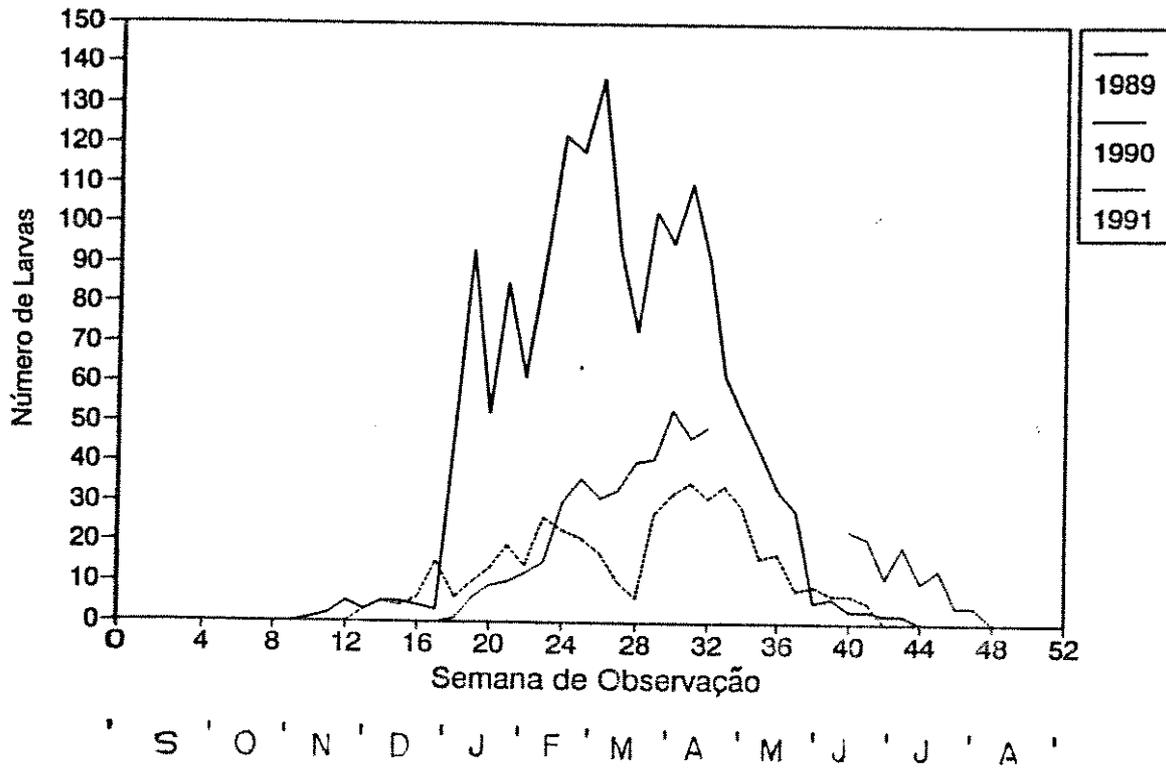


Figura 2.1. Variação temporal do número total de larvas de *Anaea ryphea* encontradas ao longo das semanas observação na Reserva Mata de Santa Genebra durante os três anos de estudo.

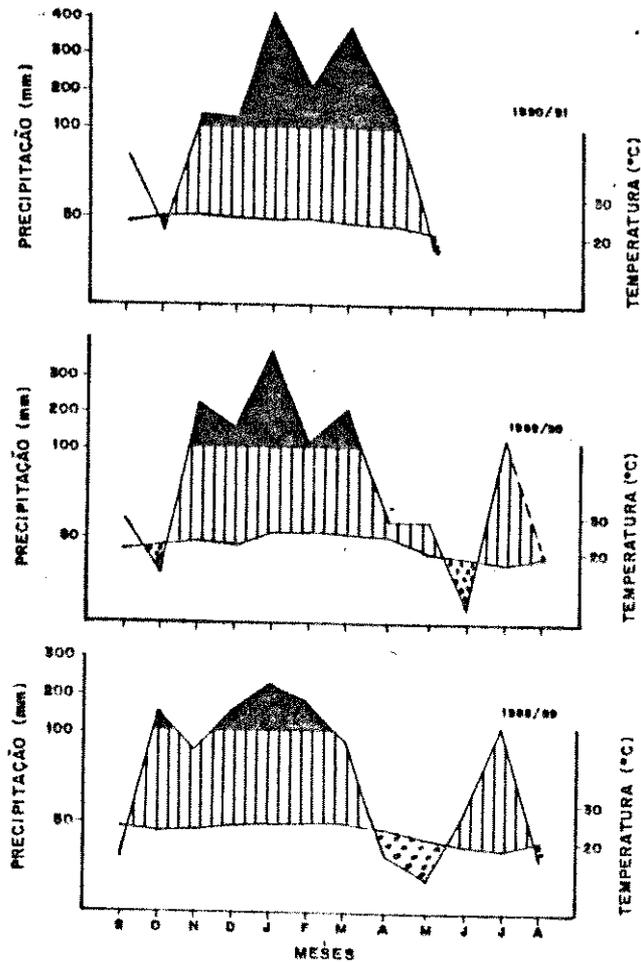


Figura 2.2. Climatogramas para os três períodos de estudo na Reserva Mata de Santa Genebra: a) 1988/89, b) 1989/90, c) 1990/91. Dados da estação meteorológica da Faculdade de Engenharia Agrícola da UNICAMP.

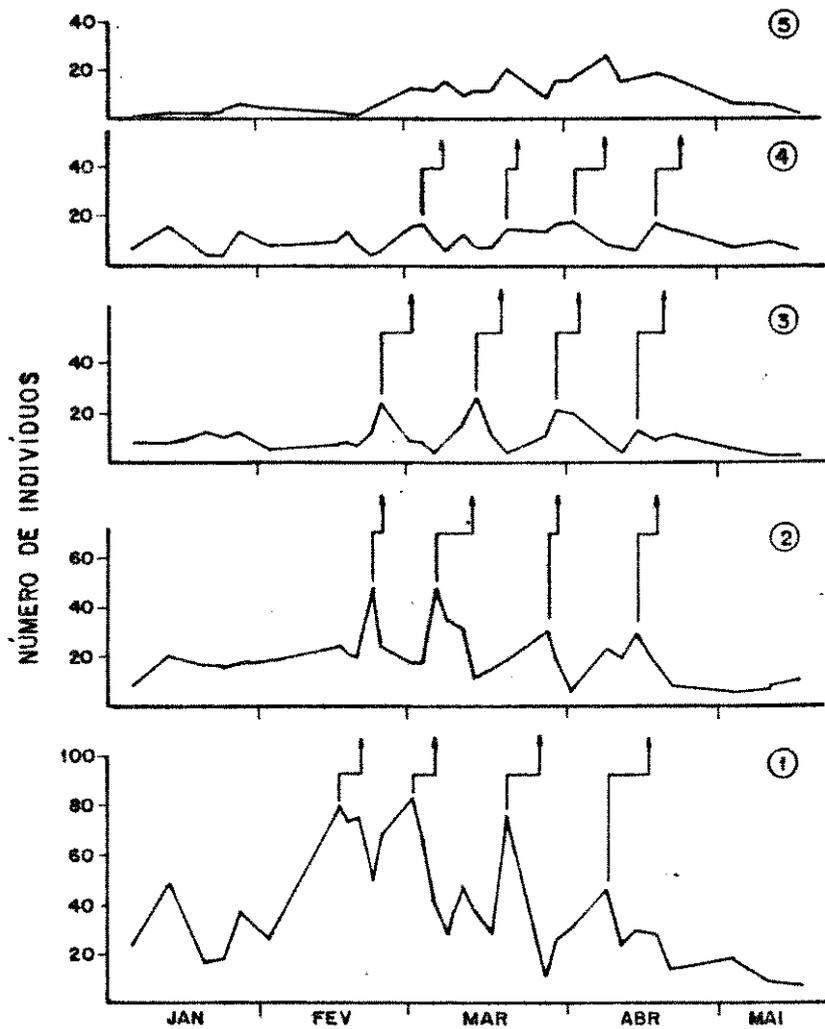


Figura 2.3. Variação temporal do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de *Anaea ryphea* na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1988/89. As setas indicam o deslocamento de picos que possivelmente representam o desenvolvimento sincrônico de coortes de larvas.

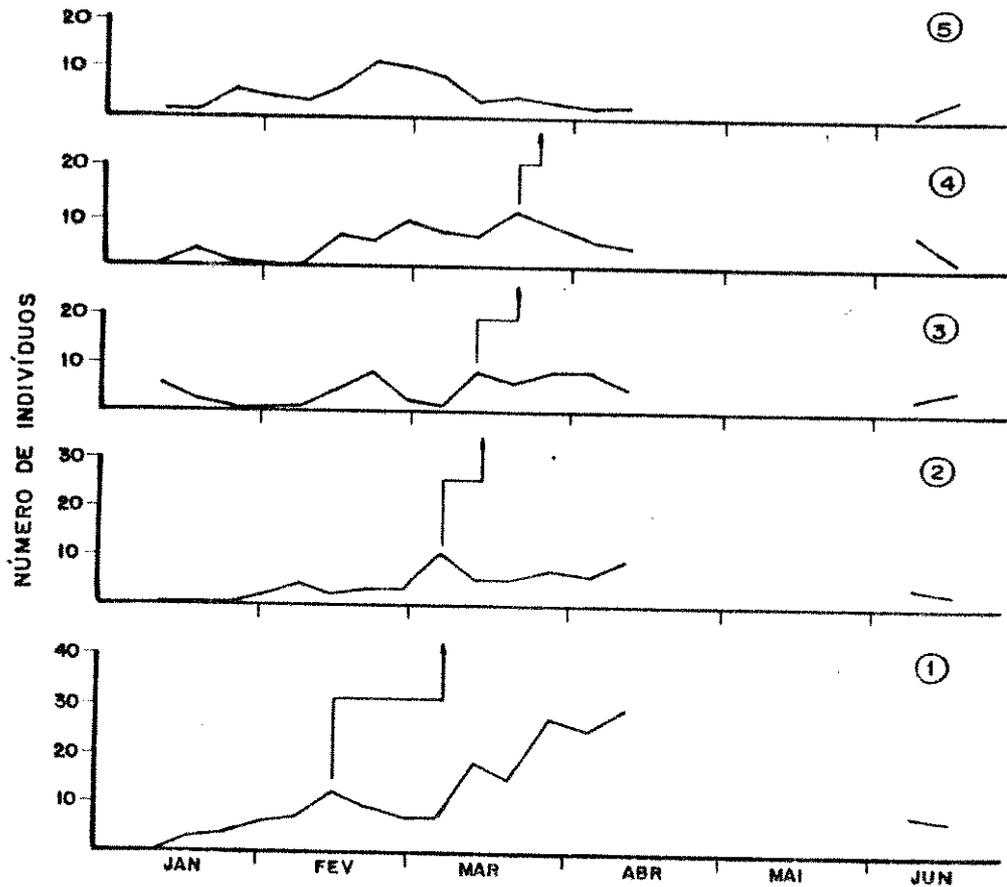


Figura 2.4. Variação temporal do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de *Anaea ryphea* na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1989/90. As setas indicam o deslocamento de picos que possivelmente representam o desenvolvimento sincrônico de coortes de larvas.

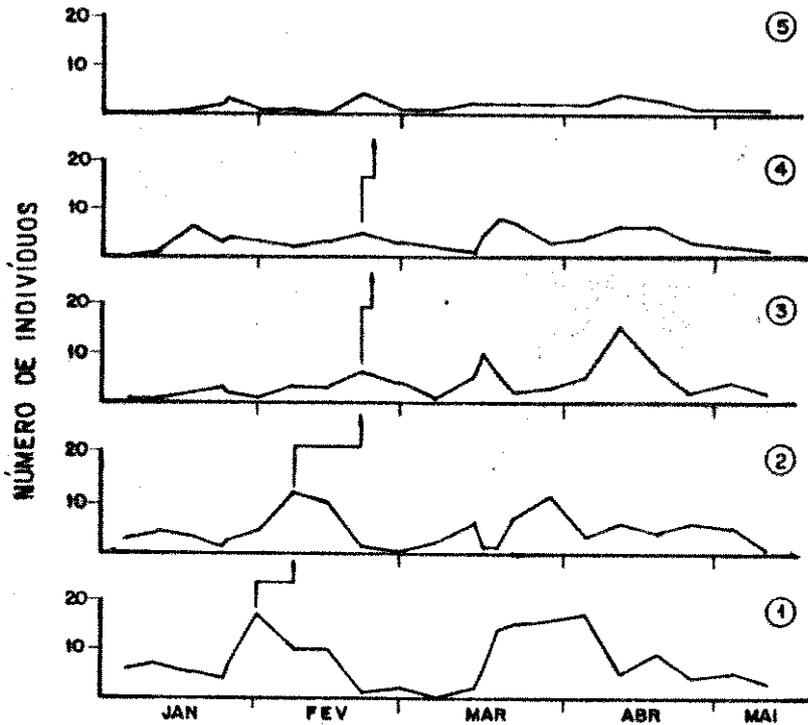


Figura 2.5. Variação temporal do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de *Anaea ryphea* na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1990/91. As setas indicam o deslocamento de picos que possivelmente representam o desenvolvimento sincrônico de coortes de larvas.

Tabela 2.1. Percentuais absolutos de mortalidade por estágio em coortes de larvas de Anaea ryphea marcadas na Reserva Mata de Santa Genebra durante o verão e outono de 1989 e 1991 (1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.; n = número total de larvas).

a. MORTALIDADE POR ESTÁDIO (1989)					
Data de Marcação	1S	2S	3S	4S	n
05/Jan/89	84	15	0	0	19
12/Jan/89	56	0	21	8	23
19/Jan/89	23	30	15	23	13
26/Jan/89	58	17	0	3	29
01/Fev/89	50	25	12	8	24
15/Fev/89	60	10	10	2	74
17/Fev/89	86	13	0	0	23
19/Fev/89	43	37	6	6	16
22/Fev/89	84	8	4	0	25
24/Fev/89	77	17	2	0	35
02/Mar/89	55	23	1	1	52
04/Mar/89	43	30	20	0	30
06/Mar/89	77	18	3	0	27
08/Mar/89	84	15	0	0	13
11/Mar/89	80	16	0	0	25
13/Mar/89	38	16	11	15	18
16/Mar/89	47	21	5	5	19
19/Mar/89	50	25	5	5	52
27/Mar/89	54	27	0	0	11
29/Mar/89	100	0	0	0	22
01/Abr/89	35	7	3	3	28
08/Abr/89	44	11	22	8	36
11/Abr/89	40	40	6	0	15
14/Abr/89	81	13	0	0	22
18/Abr/89	61	9	9	4	21
21/Abr/89	100	0	0	0	8
03/Mai/89	46	15	15	0	13
10/Mai/89	33	-	-	-	9

(continua)

(Continuação da tabela 2.1)

b. MORTALIDADE POR ESTÁDIO (1991)					
Data de Marcação	1S	2S	3S	4S	n
05/Jan/91	10	10	10	20	10
18/Jan/91	16	0	0	41	17
25/Jan/91	60	20	20	0	17
31/Jan/91	45	20	5	25	26
21/Fev/91	5	5	29	11	17
12/Mar/91	8	8	16	16	16
14/Mar/91	13	0	13	4	24
17/Mar/91	16	3	6	6	30
20/Mar/91	14	20	5	5	33
03/Abr/91	21	9	6	0	31

Tabela 2.2. Tabelas de vida verticais de Anaea ryphea para três anos biológicos na Reserva Mata de Santa Genebra.

(* = valor total de k ; 1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.). O fator de mortalidade "predação" foi inferido (ver texto para explicações).

Ano 1988/89

X	N_x	"mortos"	Fator de mortalidade	$\log N_x$	k_x
1S	1161			3.065	
		563	Chuva(+)/Predação		0.288
2s	598			2.777	
		290	Chuva(-)/Predação		0.288
3S	308			2.489	
		7	Virose (?)		0.010
4S	301			2.479	
		28	Parasitismo		0.043
5S	273			2.436	
					0.629*

Ano 1989/90

1S	184			2.265	
		110	Chuva(+)/Predação		0.396
2S	74			1.869	
		8	Chuva(-)/Predação		0.050
3S	66			1.819	
		3	Virose (?)		0.020
4S	63			1.799	
		5	Parasitismo		0.036
5S	58			1.763	
					0.502*

Ano 1990/91

1S	154			2.187	
		61	Chuva(+)/Predação		0.219
2S	93			1.968	
		6	Chuva(-)/Predação		0.029
3S	87			1.939	
		9	Virose (?)		0.047
4S	78			1.892	
		42	Parasitismo		0.336
5S	36			1.556	
					0.631*

(continua)

(continuação da tabela 2.2)

Ano 1988/89 (padronizado com N inicial = 1000)

X	N_x	l_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	1161	1000	485	0.485	3.000	0.289
2S	598	515	250	0.485	2.711	0.288
3S	308	265	6	0.022	2.423	0.010
4S	301	259	24	0.092	2.413	0.042
5S	273	235	-	-	2.371	
						0.629*

Ano 1989/90 (padronizado com N inicial = 1000)

1S	184	1000	598	0.598	3.000	0.396
2S	74	402	43	0.107	2.604	0.049
3S	66	359	17	0.047	2.555	0.021
4S	63	342	27	0.078	2.534	0.036
5S	58	315	-	-	2.498	
						0.502*

Ano 1990/91 (padronizado com N inicial = 1000)

1S	154	1000	396	0.396	3.000	0.219
2S	93	604	39	0.064	2.781	0.029
3S	87	565	59	0.104	2.752	0.048
4S	78	506	272	0.537	2.704	0.335
5S	36	234	-	-	2.369	
						0.631*

Tabela 2.3. Tabelas de vida verticais de Anaea ryphea por mês para o período de 1988/89 na Reserva Mata de Santa Genebra.

Janeiro

X	N_x	l_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	144	1000	458	0.458	3.000	0.266
2S	78	542	195	0.359	2.734	0.194
3S	50	347	49	0.141	2.540	0.066
4S	43	298	208	0.698	2.474	0.520
5S	13	90	-	-	1.954	
						1.046*

Fevereiro

1S	371	1000	585	0.585	3.000	0.382
2S	154	415	284	0.597	2.618	0.396
3S	62	167	35	0.209	2.222	0.102
4S	49	132	83	0.628	2.120	0.430
5S	18	49	-	-	1.690	
						1.310*

Março

1S	445	1000	458	0.458	3.000	0.266
2S	241	542	275	0.507	2.734	0.308
3S	119	267	7	0.026	2.426	0.011
4S	116	260	0	0	2.415	0
5S	116	260	-	-	2.415	
						0.585*

(continua)

(continuacao da tabela 2.3)

Abril

X	N_x	l_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	167	1000	389	0.389	3.000	0.214
2S	102	611	222	0.363	2.786	0.197
3S	65	389	0	0	2.589	0
4S	65	389	0	0	2.589	0
5S	65	389	-	-	2.589	
						0.411*

Maio

1S	34	1000	324	0.324	3.000	0.171
2S	23	676	323	0.478	2.829	0.282
3S	12	353	0	0	2.547	0
4S	12	353	0	0	2.547	0
5S	12	353	-	-	2.547	
						0.453*

Tabela 2.4. Tabelas de vida (verticais) de Anaea ryphea por mês para o período de 1990/91 na Reserva Mata de Santa Genebra.

Janeiro

X	N_x	l_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	45	1000	622	0.622	3.000	0.423
2S	17	378	156	0.412	2.577	0.231
3S	10	222	0	0	2.346	0
4S	10	222	0	0	2.346	0
5S	10	222	-	-	2.346	
						0.654*

Fevereiro

1S	13					
2S	23	1000	304	0.304	3.000	0.158
3S	16	696	131	0.188	2.842	0.090
4S	13	565	304	0.538	2.752	0.336
5S	6	261	-	-	2.416	
						0.584*

Março

1S	53	1000	472	0.472	3.000	0.278
2S	28	528	37	0.070	2.722	0.031
3S	26	491	0	0	2.691	0
4S	26	491	284	0.578	2.691	0.375
5S	11	207	-	-	2.316	
						0.684*

(continua)

(continuaçao da tabela 2.4)

Abril

X	N_x	l_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	35	1000	457	0.457	3.000	0.266
2S	19	543	0	0	2.734	0
3S	19	543	0	0	2.734	0
4S	19	543	257	0.473	2.734	0.278
5S	10	286	-	-	2.456	
						0.544*

Maio - Números insuficientes para o cálculo.

Tabela 2.5. Tabelas de vida horizontais feitas a partir de coortes de primeiro estágio de Anaea ryphea marcadas na data indicada em campo na Reserva Mata de Santa Genebra durante 1989.

12 Janeiro 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	23	1000	842	0.842	3.000	0.802
2S	10	435	0	0	2.638	0
3S	10	435	217	0.499	2.638	0.300
4S	5	218	87	0.399	2.338	0.221
5S	3	131			2.117	

1.323*

19 Janeiro 1989

1S	13	1000	231	0.231	3.000	0.114
2S	10	769	308	0.400	2.886	0.222
3S	6	461	154	0.334	2.664	0.177
4S	4	307	230	0.750	2.487	0.601
5S	1	77			1.886	

1.114*

26 Janeiro 1989

1S	29	1000	586	0.586	3.000	0.383
2S	12	414	173	0.418	2.617	0.235
3S	7	241	0	0	2.382	0
4S	7	241	34	0.141	2.382	0.066
5S	6	207			2.316	

0.684*

(continua)

(continuação da Tabela 2.5)

01 Fevereiro 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	24	1000	500	0.500	3.000	0.301
2S	12	500	250	0.500	2.699	0.301
3S	6	250	125	0.500	2.398	0.301
4S	3	125	83	0.664	2.097	0.474
5S	1	42			1.623	
						1.377*

15 Fevereiro 1989

1S	74	1000	608	0.608	3.000	0.407
2S	29	392	108	0.275	2.593	0.140
3S	21	284	108	0.380	2.453	0.208
4S	13	176	27	0.153	2.245	0.072
5S	11	149			2.173	
						0.827*

19 Fevereiro 1989

1S	16	1000	438	0.438	3.000	0.251
2S	9	562	375	0.667	2.749	0.477
3S	3	187	62	0.331	2.272	0.175
4S	2	125	63	0.504	2.097	0.305
5S	1	62			1.792	
						1.208*

(continua)

(continuação da Tabela 2.5)

22 Fevereiro 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	25	1000	840	0.840	3.000	0.796
2S	4	160	80	0.500	2.204	0.301
3S	2	80	40	0.500	1.903	0.301
4S	1	40	0	0	1.602	0
5S	1	40			1.602	
						1.398*

24 Fevereiro 1989

1S	35	1000	772	0.772	3.000	0.642
2S	8	228	171	0.750	2.358	0.062
3S	2	57	28	0.500	1.756	0.294
4S	1	29	0	0	1.462	0.294
5S	1	29			1.462	
						1.292*

02 Março 1989

1S	52	1000	558	0.558	3.000	0.375
2S	23	442	231	0.522	2.625	0.301
3S	11	211	19	0.090	2.324	0.041
4S	10	192	19	0.098	2.283	0.045
5S	9	173			2.238	
						0.762*

(continua)

(continuação da Tabela 2.5)

04 Março 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	30	1000	434	0.434	3.000	0.247
2S	17	566	300	0.530	2.753	0.328
3S	8	266	200	0.752	2.425	0.606
4S	2	66	0	0	1.819	0
5S	2	66			1.819	
						1.181*

13 Março 1989

1S	18	1000	389	0.389	3.000	0.214
2S	11	611	169	0.276	2.786	0.139
3S	8	444	111	0.250	2.647	0.125
4S	6	333	56	0.168	2.522	0.080
5S	5	277			2.442	
						0.558*

16 Março 1989

1S	19	1000	474	0.474	3.000	0.279
2S	10	526	210	0.399	2.721	0.222
3S	6	316	53	0.168	2.499	0.080
4S	5	263	53	0.201	2.419	0.097
5S	4	210			2.322	
						0.678*

(continua)

(continuação da Tabela 2.5)

19 Março 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	52	1000	500	0.500	3.000	0.301
2S	26	500	250	0.500	2.699	0.301
3S	13	250	58	0.232	2.398	0.115
4S	10	192	58	0.302	2.283	0.156
5S	7	134			2.127	
						0.873*

27 Março 1989

1S	11	1000	546	0.546	3.000	0.343
2S	5	454	272	0.599	2.657	0.397
3S	2	182	0	0	2.260	0
4S	2	182	0	0	2.260	0
5S	2	182			2.260	
						0.740*

01 Abril 1989

1S	28	1000	357	0.357	3.000	0.192
2S	18	643	72	0.112	2.808	0.052
3S	16	571	36	0.063	2.756	0.028
4S	15	535	36	0.067	2.728	0.030
5S	14	499			2.698	
						0.302*

(continua)

(continuação da Tabela 2.5)

08 Abril 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	36	1000	445	0.445	3.000	0.256
2S	20	555	111	0.200	2.744	0.097
3S	16	444	222	0.500	2.647	0.301
4S	8	222	83	0.374	2.346	0.203
5S	5	139			2.143	
						0.857*

11 Abril 1989

1S	15	1000	400	0.400	3.000	0.222
2S	9	600	400	0.666	2.778	0.477
3S	3	200	67	0.335	2.301	0.178
4S	2	133	0	0	2.123	0
5S	2	133			2.123	
						0.877*

14 Abril 1989

1S	22	1000	818	0.818	3.000	0.740
2S	4	182	137	0.752	2.260	0.607
3S	1	45	0	0	1.653	0
4S	1	45	0	0	1.653	0
5S	1	45			1.653	
						1.347*

(continua)

(continuação da Tabela 2.5)

18 Abril 1989

X	N_x	L_x	d_x	q_x	$\log l_x$	k_x
1S	21	1000	619	0.619	3.000	0.419
2S	8	381	95	0.249	2.581	0.125
3S	6	286	95	0.332	2.456	0.175
4S	4	191	48	0.251	2.281	0.126
5S	3	143			2.155	0.845*

03 Maio 1989

1S	13	1000	462	0.462	3.000	0.269
2S	7	538	154	0.286	2.731	0.147
3S	5	384	154	0.401	2.584	0.222
4S	3	230	0	0	2.362	0
5S	3	230			2.362	0.638*

Tabela 2.6. Análise de "fator chave" através de regressão realizada a partir das tabelas de vida horizontais durante o período de 1988/89 na reserva Mata de Santa Genebra (1S, primeiro estágio, 2S, segundo estágio, etc.; média = valor médio da intensidade de mortalidade k para as 21 coortes analisadas) O maior valor de coeficiente de regressão indica o ponto onde está agindo o fator chave responsável pelas mudanças numéricas da população entre gerações. Para detalhes, veja texto.

IDADE	MÉDIA	Coef. de regressão em relação a K_{total}	Coef. de determinação
1S (k_1)	0.369	0.31	0.37
2S (k_2)	0.297	0.39	0.49
3S (k_3)	0.172	0.14	0.12
4S (k_4)	0.132	0.15	0.11

Tabela 2.7. Análise de "fator chave" através de valores de Coeficiente de variação (segundo Solomon 1964) realizada a partir das tabelas de vida de idade específica obtidas:

- a) para as coortes analisadas durante o período de 1988/89;
- b) mês a mês para o período de 1989/90;
- c) mês a mês para o período 1990/91.

O maior coeficiente de variação indica a idade onde está agindo o fator chave (para detalhes ver texto).

a.

Idade	Média de indivíduos por censo	Coeficiente de variação
1S	27.63	54%
2S	11.99	59%
3S	7.00	79%
4S	4.77	87%
5S	3.77	97%

b.

1S	232.20	73%
2S	119.62	69%
3S	61.66	62%
4S	57.00	66%
5S	44.80	90%

c.

1S	39.00	33%
2S	21.75	22%
3S	17.75	37%
4S	18.75	29%
5S	8.50	28%

Tabela 2.8. Sobrevivência dos ovos de Anaea ryphea marcados durante 1990/91 na Reserva Mata de Santa Genebra (valores absolutos; * = valor total de k para ovos).

Número Total	Número de "mortos"	Fator de mortalidade	log N	k
653	351	desaparecimento	2.814	0.334
302	169	parasitismo	2.480	0.357
133	31	não férteis	2.123	0.115
102			2.008	0.806*

CAPÍTULO 3. Anaea ryphea EM LA GALETA, COLÓN, PANAMÁ:
DINÂMICA POPULACIONAL COMPARATIVA.

3.1. INTRODUÇÃO

Existe uma tendência de tipificar a ecologia de espécies. Porém, as características genéticas e ecológicas de populações podem variar muito ao longo do tempo (Dobzhansky 1948; Gilbert e Waage 1967) e do espaço (Jones 1973), variações estas relacionadas tanto ao ambiente físico como aos processos biológicos (Roughgarden 1974; Wolda 1978, 1983a). A distribuição de uma mesma espécie pode estender-se através de diferentes zonas climáticas e biogeográficas, resultando em grandes mudanças nas pressões ecológicas (Jones 1973; Turner 1981). A estrutura populacional também pode interferir com o padrão de adaptação, com espécies migratórias selecionadas para plasticidade e espécies de baixo fluxo gênico para especializar-se em condições locais (Levins 1968; Endler 1977).

Ecótipos e subespécies representam em parte respostas a ambientes locais. O potencial para diferenciação genética depende do grau de diferenciação ambiental e da intensidade do fluxo gênico (Endler 1973; 1977). Um aspecto raramente considerado, porém fundamental para entender o significado biológico global de diferentes ambientes, é a variação nos

fatores chave e os processos reguladores em diferentes regiões (Hassell 1985; Mountford 1988). Para populações naturais, e fitófagos tropicais em especial, existe a importante questão: se uma espécie é encontrada em regiões afastadas entre si, haverá diferenças marcantes entre os fatores chave atuando nas populações? Que fatores são responsáveis pelas mudanças dinâmicas ao longo da distribuição de uma espécie? Quais seriam os fatores reguladores nos diferentes locais?

Diferenças ecológicas entre zonas climáticas podem resultar em diferenças importantes na ecologia de insetos folívoros. Época e duração de estações secas (Janzen e Schoener 1978), quantidade e intensidade de chuvas (Harcourt 1963), variações bruscas e amplas de temperatura e altitude (Ehrlich e Raven 1969) podem ter diferentes efeitos sobre as populações e comunidades de insetos, definindo ainda seus padrões de flutuação e sazonalidade e as adaptações encontradas em diferentes regiões.

Tentando conseguir parte da resposta a estas questões, eu comparei Anaea ryphea em Campinas, uma área subtropical úmida, com uma segunda população separada geograficamente, no Panamá, uma área tropical úmida, procurando identificar os principais fatores agindo sobre o padrão de mortalidade juvenil. A análise de uma população na América Central, separada por uma distância que potencialmente permite diferenciação adaptativa, com regime de chuvas bastante

diferente, temperaturas diferentes, comunidade ecológica diferente, permitia examinar algumas das hipóteses de regulação de populações de insetos tropicais, através da avaliação da intensidade de mortalidade nos estágios jovens e de fontes de mortalidade que podem ser confirmadas visualmente.

Diferenças geográficas na ecologia de uma espécie com ampla distribuição poderiam também ajudar a explicar padrões de diferenciação genética nos neotrópicos.

3.2. LOCAL DE ESTUDO E MÉTODOS

A área de estudo foi um pequeno bosque cercado de manguezais margeando a estrada que leva à Ilha Galeta, província de Colón, na costa do Mar Caribe, norte do país, ($9^{\circ}25'N$, $79^{\circ}52'W$, Fig. 3.1). A altitude é de 0-5 m e a temperatura média anual em torno de $28^{\circ}C$. A precipitação média anual em I. Galeta é 2500 mm, valor também registrado para a Ilha de Barro Colorado, cerca de 10 km ao Sul. Dados de precipitação pluviométrica eram disponíveis para Ilha Galeta, a menos de 2 km do local de estudo, porém medidos sobre o mar. Apesar de a estação seca ser bem marcada na região, sabe-se que não há correlação entre ela e os registros de precipitação, ou seja, o padrão e intensidade

das chuvas não sofre nenhum efeito da intensidade ou duração da seca (Leigh *et al.* 1982).

A área foi escolhida devido à presença de A. ryphea juntamente com um número suficiente de plantas hospedeiras para desenvolver um estudo populacional. A planta hospedeira local é Croton billbergianus Muell. Arg., uma espécie bastante semelhante a Croton floribundus em tamanho e textura das folhas, porém com nectários extraflorais nas suas bases. Larvas de Anaea ryphea também foram encontradas na área em Croton panamensis (Klotzsch) Muell. Arg. (ou Croton draco Cham. & Schldl. segundo Webster e Huft 1988), mas não em grande quantidade. C. panamensis se caracteriza por sua maior altura, com folhas esparsas e pequenas. Também esta espécie não é tão comum como Croton billbergianus.

Ao longo da estrada eu marquei 129 indivíduos da planta hospedeira principal, com etiquetas de fita plástica numeradas, e comecei as contagens de larvas a partir de agosto de 1991 (mesma metodologia descrita nos capítulos 1 e 2). Antes desta época não foram encontrados ovos nem larvas, apesar do monitoramento ter sido iniciado em julho de 1991. No início de dezembro, quase todas as plantas foram cortadas inesperadamente pelo serviço de manutenção de estradas, entre uma visita e outra, e somente cerca de 30 permaneceram. Isto aconteceu quando a população de ovos e larvas de Anaea ryphea chegou às densidades mais baixas até

então registradas na área. A frequência de visitas era semanal e o método de registro de dados foi o mesmo descrito para o capítulo 1.

3.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A variação em abundância de larvas de Anaea ryphea no Panamá está na figura 3.2. Da mesma forma que em Campinas, não há informações sobre o tamanho da população adulta ou tempo geracional, e o resultado aqui caracteriza apenas algumas coortes analisadas ao longo do tempo de estudo. O aspecto da figura 3.1 poderia indicar a presença de apenas uma geração neste local, ao contrário de Campinas, cujos dados sugerem uma população multivoltina.

A partir das larvas no campo não foi possível caracterizar o ciclo de vida completo ou obter dados bionômicos significativos. Numa amostra de 40 ovos levados para o laboratório para estudos biológicos, 15 (37.5% dos ovos) estavam parasitados por Trichogramma sp., e dois eram inférteis. Os 23 ovos férteis coletados no campo levaram de 5 a 6 dias para eclosão das larvas a uma temperatura de 18°C e umidade relativa de 65%, condições que se mantiveram por todo o tempo de criação. A duração e características dos estádios sob estas condições são as seguintes:

PRIMEIRO ESTÁDIO - Comprimento 1.5-5.0 mm, duração média de 9 dias (n=18).

SEGUNDO ESTÁDIO - Comprimento 4-9 mm, duração média de 7 dias (n=17).

TERCEIRO ESTÁDIO - Comprimento 7-15 mm, duração média de 9 dias (n=15).

QUARTO ESTÁDIO - Comprimento 10-19 mm, duração média de 13 dias (n=14).

QUINTO ESTÁDIO - Comprimento 18-29 mm, duração média de 23 dias (n=13).

PRÉ-PUPA - Diâmetro 12-14 mm, duração média de 2.5 dias (n=13).

PUPA - Comprimento 11-13 mm, largura 8-10 mm, duração média de 20 dias (n=10).

O tempo médio para desenvolvimento ovo-adulto, desde o momento de coleta, foi de 83.7 dias, com desvio padrão de 8.8 dias. O demorado desenvolvimento no Panamá, comparado aos 50-60 dias estimados para o ciclo completo na população de Campinas, deve-se à menor temperatura em que foram mantidos os indivíduos no Panamá. Existe uma relação inversa entre temperatura e tempo de desenvolvimento para a maioria dos insetos (Southwood 1978), e com uma temperatura de criação 8-10°C abaixo da temperatura ambiente média, o desenvolvimento foi anormalmente prolongado.

A razão de sexos encontrada foi de 2:1 a favor das fêmeas (15 machos e 8 fêmeas), porém o número é muito pequeno para inferências. Entre as oito fêmeas criadas em laboratório não foram observadas diferenças morfológicas em cor ou em padrão da face ventral das asas, sendo estes semelhantes aos descritos por DeVries (1987) para a espécie. Porém, entre os machos a variabilidade foi grande. As cores das barras distais das asas anteriores variaram desde o azul brilhante ao escuro, e a parte interna das asas posteriores teve desde uma coloração púrpura até alaranjado. Na face ventral, o padrão observado foi semelhante ao descrito para Memphis eurypyle por DeVries (1987) - e citado por ele como característico da espécie. Esta variabilidade não foi observada em adultos de Campinas, São Paulo, Brasil, assim como a presença de expansões, embora pequenas, nas asas posteriores (as caudas citadas no capítulo 1), característica comum nas fêmeas.

Sabe-se que a temperatura e umidade relativa podem influir em características morfológicas de espécies de Lepidoptera (além de foto e termoperiodismo; Beck 1983). Contudo, a alta variabilidade observada em machos de Anaea ryphea criados sob condições constantes no Panamá e a grande distância separando as populações do Panamá e Brasil levam a crer que as diferenças cromáticas observadas entre e dentro das populações sejam de origem genética. Como a população de adultos era reduzida e não foram consultadas coleções

entomológicas, não se sabe se a variação observada em machos criados em laboratório é também característica da população natural. No que diz respeito às larvas, não foi observada diferença morfológica entre Campinas e Panamá, a não ser no menor tamanho geral de larvas do Panamá - provavelmente também uma consequência da baixa temperatura de desenvolvimento.

A precipitação pluviométrica foi relativamente constante durante o período de estudo (agosto de 1991 a março de 1992), alta e regular entre agosto e novembro, diminuindo a partir de dezembro, quando se iniciou a estação seca. Manteve-se baixa até o final do estudo. A figura 3.3 mostra um climatograma construído com os dados reais de precipitação e supondo uma temperatura média constante de 28°C -- a mesma da Ilha de Barro Colorado.

O padrão de surgimento de Anaea ryphea no Panamá não foi o mesmo do Brasil. As larvas só começaram a aparecer em início de agosto, bastante depois do início da estação de chuvas (fim de abril/início de maio). O número de ovos considerado significativo ($n > 5$) só foi atingido em outubro. A partir de então a densidade aumentou (sem entretanto apresentar um pico distinto como em Campinas), mantendo-se em torno de um platô que não atingiu 30 indivíduos. Após o corte da vegetação em dezembro não foram encontradas mais larvas nem ovos na área de estudo até março de 1992.

De acordo com a hipótese da influência negativa de fortes chuvas na sobrevivência de larvas pequenas e de tempo chuvoso sobre o comportamento de oviposição em fêmeas, o padrão de chuvas teria grande influência também na caracterização desta população. Adicionalmente, apesar da constante oviposição, o recrutamento de larvas de primeiro estágio é muito baixo. Além do desaparecimento de ovos em grande quantidade (ver abaixo), provavelmente devido a predação, as poucas larvas que eclodem podem ser deslocadas de suas folhas pela ação mecânica da chuva, como em Campinas -- visto que no Panamá cai quase o dobro de chuva e a frequência de chuvas fortes tende a ser maior. Mais para o final da estação úmida -- após uma queda na precipitação, justamente em outubro -- a densidade subiu um pouco antes do novo aumento da precipitação, mantendo-se então em torno do citado platô. A chegada brusca da estação seca em meio de dezembro pode ter posto um fim na estação reprodutiva, e a população declinou.

Existem diferenças marcantes entre a tabela de vida vertical de Anaea ryphea no Panamá e aquelas obtidas para o Brasil (Tabela 3.1, comparar com Tabela 2.2). No Brasil, existe alto valor de k para a mortalidade de primeiro estágio, atribuída principalmente à chuva, e também para quarto estágio, devido principalmente ao parasitismo de larvas por braconídeos. No Panamá existem altas taxas de mortalidade em todos os estádios. Apesar da similaridade em

intensidades de mortalidade nos diferentes estádios, é provável que diferentes fatores atuem em ovos e em larvas de diferentes idades e tamanhos. Assim, parasitismo em ovos, chuva e predação por invertebrados (em particular vespas e formigas) em larvas pequenas, e predação por vertebrados em larvas grandes poderiam ser os fatores contribuindo em maior escala para estas mortalidades.

Pelas características do local, no início da estação chuvosa, a chuva pode causar uma pressão quase constante, pois chove forte praticamente todos os dias no início da estação chuvosa. Embora a chuva não possa ser descartada, parece mais provável que existam organismos não observados (formigas, vespas, aves) que sejam extremamente eficientes em predação (Anaea ryphea em seus diferentes estádios larvais (formigas, vespas, aves), daí a atribuição de "predação" como fator principal de mortalidade em todos os estádios. Este tipo de influência é comum em estudos de tabelas de vida, visto que é consenso a dificuldade em observar predação (Pollard 1979; Courtney e Duggan 1983; ver também discussão no capítulo 2). Outra hipótese que não pode ser esquecida é a de que os insetos atraídos pelos nectários extraflorais de Croton billbergianus -- em especial duas espécies de formigas Ponerinae observadas constantemente sobre as plantas e uma delas já descrita interagindo com outros lepidópteros (Riodinidae) que utilizam os nectários (DeVries e Baker 1989) -- estejam agindo como agentes de

predação, defendendo as plantas contra herbivoria da mesma forma observada em plantas de cereja por Tilman (1978) e aumentando os índices de desaparecimento de Anaea ryphea. Este tipo de interação é comum, e seu papel na redução da herbivoria foi analisado em diversos estudos (Bentley 1986; Oliveira et al. 1987).

A proporção de ovos e larvas desaparecidos é extremamente alta. Em La Galeta, uma taxa de parasitismo de 28% foi registrada nos ovos intactos sobrevivendo no campo, mas 85% simplesmente sumiram. O valor de k para ovos desaparecidos no Panamá é maior do que o observado no Brasil (Tabelas 3.2 e 2.5). Porém, a fração restante de ovos apresenta maior sobrevivência e menor nível de parasitismo e possivelmente infertilidade do que os do Brasil, porém sem compensar a mortalidade provocada pelo fator "desaparecimento". Considerando-se que a predação de ovos inclui ovos parasitados, e que os ovos parasitados têm maior permanência no campo, podendo ser até mais consumidos que ovos sãos, este menor percentual de parasitismo de ovos no Panamá pode ser um reflexo da mortalidade e controle populacional de parasitóides ainda em desenvolvimento e o fato de a população de ovos ter baixas densidades, assim dificultando a reprodução dos parasitóides que sobrevivem até a fase adulta. Os predadores indiretamente controlariam a população de Trichogramma, dificultando seu aumento. Outra hipótese é que as altas temperaturas em Galeta possam

ser prejudiciais aos parasitóides, reduzindo assim o parasitismo em ovos. Sabe-se ainda que as formigas, além de fornecer proteção a plantas contra herbívoros, podem proteger outros insetos contra predação e parasitismo (Pierce e Mead 1981; DeVries 1988, 1991). Foram constatadas maiores taxas de crescimento e maior sucesso reprodutivo na interação existente em Croton billbergianus (DeVries e Baker 1989), mas como não foi observada interação com Anaea ryphea, ela tanto pode ser prejudicada pela predação por parte das formigas como pode beneficiar-se da presença das mesmas com a redução do parasitismo em seus ovos.

A menor densidade de larvas no local de estudo no Panamá pode ser importante na aparente inexistência de parasitóides larvais. Porém, para determinarmos os fatores realmente responsáveis pelas variações em pequena escala, dentro de cada estação no Panamá, necessitaremos "abrir" cada estádio para examinar o conjunto de fatores e interações responsáveis pela mortalidade no campo (ver também tabela 3.3).

Os resultados obtidos parecem acusar uma menor importância de parasitismo nas situações mais "tropicais", o que por sua vez estaria de acordo com a hipótese de maior importância de parasitismo nas áreas temperadas (Janzen e Pond 1975; Janzen 1981) e nos agroecossistemas, mais simples que os tropicais. Diversos autores (Price 1975; 1980; ver Waage e Greathead 1986) discutem a importância dos

parasitóides nos ambientes complexos, onde o papel de predadores poderia assumir maior importância no contexto da dinâmica populacional.

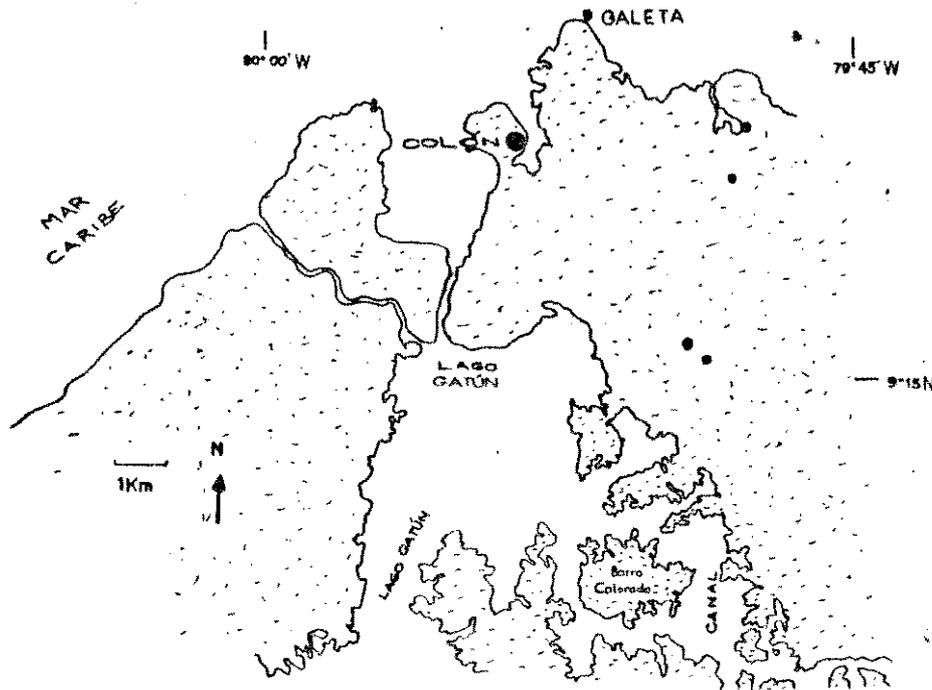


Figura 3.1. Área de estudo de Anaea ryphea na República do Panamá, com localização da estrada utilizada.

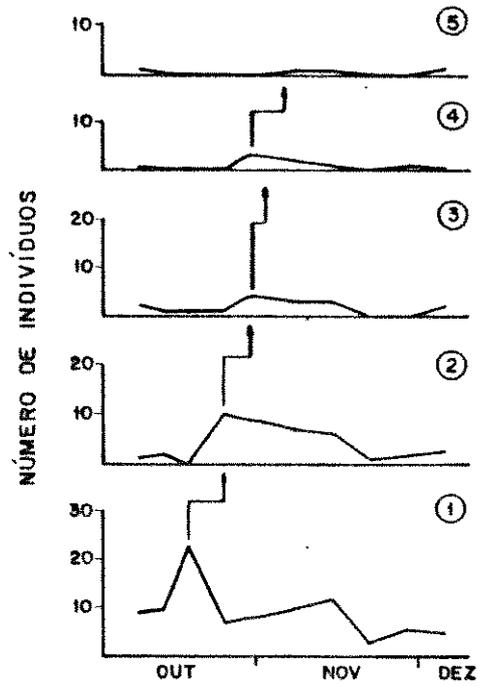


Figura 3.2. Variação do tamanho populacional de larvas de diferentes estádios de Anaea ryphea em Galeta, Panamá, ao longo do tempo. As setas indicam o deslocamento de um pico que possivelmente representa o desenvolvimento sincrônico de uma coorte de larvas.

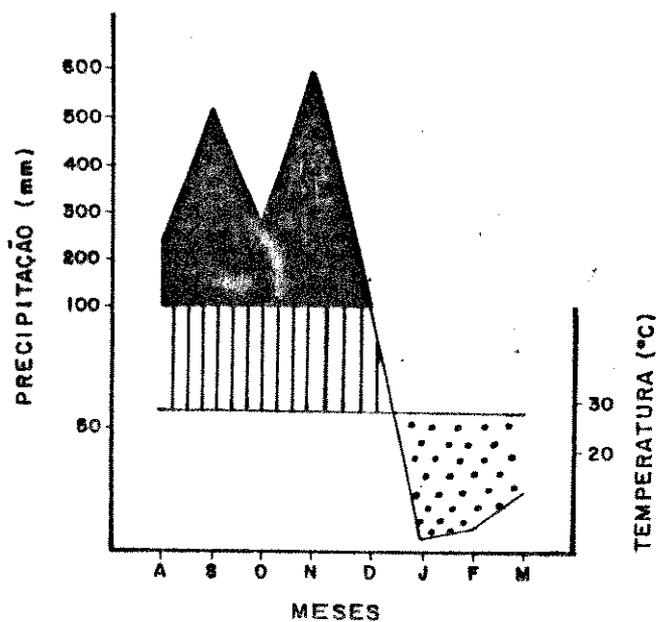


Figura 3.3. Climatograma para o final de 1991 e início de 1992 em Galeta, Panamá. A temperatura média mensal é presumida em 28°C.

Tabela 3.1. Tabelas de vida verticais para larvas de Anaea ryphea em Galeta, Panamá, para o período de agosto/1991 a janeiro/1992. (1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.; * = valor total de k).

	Total(N)	"mortos"	Fator de mortalidade	log N_x	k_x
1S	93			1.968	
		52	Predação/Chuva		0.355
2S	41			1.613	
		24	Predação/Chuva		0.383
3S	17			1.230	
		9	Predação		0.327
4S	8			0.903	
		4	?		0.301
5S	4			0.602	
					1.366*

(padronizada)

X	N_x	l_x	d_x	q_x	log l_x	k_x
1S	93	1000	559	0.559	3.000	0.356
2S	41	441	258	0.585	2.644	0.382
3S	17	183	97	0.531	2.262	0.328
4S	8	86	43	0.500	1.934	0.301
5S	4	43	-	-	1.633	
						1.367*

Tabela 3.2. Sobrevivência dos ovos de Anaea ryphea acompanhados durante 1991/92 em Galeta (valores absolutos; * = valor total de k para ovos).

Número Total (N)	Número de "mortos"	Fator de mortalidade	log N	k_x
515	437	desaparecimento	2.711	0.819
78	22	parasitismo	1.892	0.144
56	5	não férteis	1.748	0.041
51			1.707	1.004*

Tabela 3.3. Comparação das tabelas de vida para Anaea ryphea obtidas no Brasil e Panamá, ovos incluídos. Dados referentes a 1991/92 (1S, primeiro estágio; 2S, segundo estágio; etc.).

Brasil

	Total	"mortos"	Fator de mortalidade	logN	k
OVO	1040			3.017	
		886	múltiplos		0.830
1S	154			2.187	
		61	chuva(+)/predação		0.219
2S	93			1.968	
		6	chuva(-)/predação		0.029
3S	87			1.939	
		9	virose (?)		0.047
4S	78			1.892	
		42	parasitismo		0.336
5S	36			1.556	
					1.461*

Panamá

	Total	"mortos"	Fator de mortalidade	logN	k
OVO	515			2.711	
		422	múltiplos		0.743
1S	93			1.968	
		52	predação/chuva		0.355
2S	41			1.613	
		24	predação/chuva		0.383
3S	17			1.230	
		9	predação		0.327
4S	8			0.903	
		4	?		0.301
5S	4			0.602	
					2.109*

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Populações naturais de muitos insetos fitófagos flutuam em torno de um determinado nível de abundância, significativamente chamado de "equilíbrio". Frequentemente tal nível encontra-se abaixo do nível máximo determinado pela disponibilidade de recursos (capacidade suporte) devido à ação de inimigos naturais, doenças, e condições ambientais imprevisíveis (Wolda 1978) ou desfavoráveis. Hairston et al. (1960) propuseram que quase todos os insetos fitófagos eram limitados por inimigos naturais, e por isto comunidades naturais de plantas verdes podiam existir sem ser constantemente consumidas. Mais recentemente esta idéia vem sendo confrontada com dados que indicam que plantas verdes possuem uma série de defesas contra herbívoros, e nem sempre são comestíveis. Neste sentido, a coevolução de plantas e seus insetos fitófagos é de fundamental importância na estruturação de um sistema (Gilbert 1977). Atualmente diversos autores discutem sobre o mesmo tema (Hassell e Waage 1984; Gilbert 1991) e sabe-se que competição e predação não são mutuamente independentes ou exclusivas e que diferentes espécies em diferentes lugares devem ser mais influenciadas por uma ou outra. Predadores e competição intraespecífica podem inclusive interagir para determinar um "equilíbrio" em determinado instante. Já os fatores

climáticos são geralmente vistos como os responsáveis pelas variações a longo termo ou sazonais, enquanto eventos meteorológicos severos atuam como fatores catastróficos.

É importante que se faça a distinção entre os fatores reguladores, que aumentam em intensidade com o aumento de densidade, que quantitativamente são mais importantes, e aqueles que, através de sua variação, são importantes na previsão de flutuação populacional. São os últimos os fatores chave que sinalizam variação populacional importante em casos de manejo. A teoria relacionada aos métodos de identificação de fatores chave sempre se refere a estes como os responsáveis não pela determinação do tamanho da população, mas das mudanças no tamanho da população entre gerações, ou seja, nos dizem o motivo porque uma população tem um certo tamanho numa geração específica.

Como os parasitóides se posicionam a nível de importância dentro dos fatores chave e fatores reguladores para populações de insetos fitófagos de uma maneira geral? Revisões realizadas por alguns autores (Stiling 1988; Hassell *et al.* 1989) mostram que parasitóides surgem entre os principais fatores reguladores em insetos. Hassell e Waage (1984), numa revisão de 18 estudos com tabelas de vida, verificaram que em 10 casos parasitóides surgiam como fatores reguladores, juntamente com predação e doenças; a competição intraespecífica por alimento foi determinada somente em dois casos. Inoue e Nakamura (1990) concluem em

seu estudo com besouros (Coccinelidae) que o parasitismo de ovos e pupas por himenópteros dos gêneros Tetrastichus e Pediobius era o principal fator de mortalidade, seguido por competição (esgotamento de alimento - as larvas e adultos comiam todas as folhas das plantas). O trabalho de Longino (1984) mostra que em Heliconius hewitsoni - uma espécie que só usa uma planta hospedeira, Passiflora pittieri - o principal fator de mortalidade é depleção alimentar, seguido de parasitismo de larvas.

Os fatores que levam uma população de herbívoros a manter-se em níveis baixos, com baixa utilização de recursos e baixo impacto na dinâmica populacional da planta hospedeira -- como é o caso de Anaea ryphea -- podem estar sendo mantidos evolutivamente. O fato de estas populações persistirem, apesar das baixas densidades, em diversos locais com características ambientais variadas poderá ser explicado a partir do momento em que forem identificados os processos reguladores envolvidos. Este fato, aliado às baixas flutuações observadas na população do Panamá, leva à suspeita de uma espécie em equilíbrio pelo menos em alguns dos pontos de sua distribuição.

Na realidade, o parasitismo poderia ser um dos responsáveis pela ampla distribuição desta (e de outras) espécies, agindo como fator que pressionaria a espécie a constantemente buscar outras áreas para estabelecer-se - fato que explicaria também, pelo menos em parte, a

sazonalidade observada nos dois pontos estudados e a manutenção imediata da espécie, a curto prazo. Esta hipótese surge como possível na medida em que Croton é um gênero abundante e extensamente distribuído por toda a região Neotropical. Trichogramma é um gênero com as mesmas características, não especializado em determinado hospedeiro, antes tipicamente generalista, e presente em praticamente todos os sistemas de florestas tropicais e subtropicais (Price 1975; Hassell e Waage 1984). Como pontos contrários a esta hipótese temos o fato de nunca haverem sido observados indivíduos de Anaea ryphea em áreas abertas, e também o fato de diversas espécies não migratórias, inclusive de Heliconius, serem parasitadas por Trichogramma.

Sabemos que se não acessarmos o grau de depressão causado na densidade da população pelos diferentes fatores atuando sobre ela não poderemos atingir um dos objetivos do estudo populacional, que seria identificar o papel de cada um deles na interação com a população a longo prazo. Outro ponto que deve ser identificado é o grau de estabilidade conferido à própria interação, de forma que sua ação a médio e longo prazo, sob condições previsíveis, possa ser estabelecida.

LITERATURA CITADA

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Aiello, A. 1984. Adelpha (Nymphalidae): Deception on the wing. Psyche 91: 1-45.
- Baker, R.R. 1969. The evolution of migratory habit in butterflies. J. Anim. Ecol. 38: 703-746.
- Banerjee, B. 1979. A key-factor analysis of population fluctuations in Andraca bipunctata Walker (Lepidoptera: Bombycidae). Bull. Ent. Res. 69: 195-201.
- Barlow, N.D.; R.A. French; J.F. Pearson. 1986. Population ecology of Wiseana cervinata, a pasture pest in New Zealand. J. Appl. Ecol. 23: 415-431.
- Bates, H.W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. Lond. 23: 495-566.
- Bauer, G. 1985. Population ecology of Pardia tripunctana Schiff. and Notocelia roborana Den. and Schiff. (Lepidoptera, Tortricidae) -- an example of "Equilibrium species". Oecologia 65: 437-441.
- Beck, S.D. 1983. Insect thermoperiodism. Ann. Rev. Entomol. 28:91-108.

- Begon, M.; J.L. Harper; C.R. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell, London.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986. Population Ecology: a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Benson, W.W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution 32: 493-518.
- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. Ecology 57: 815-820.
- Brown, K.S. & J. Vasconcellos-Neto. 1976. Predation of aposematic ithomiine butterflies by tanagers (Pipraeidea melanonota). Biotropica 8: 136-141.
- Caldas, A. 1991. A population of Anaea ryphea (Nymphalidae) and its larval food plant at Campinas, Brazil. J. Lepid. Soc. 45: 68.
- Clark, L.R.; P.W. Geier; R.D. Hughes; R.F. Morris. 1967. The ecology of insect populations in theory and practice. Chapman and Hall, London.
- Compton, S.G. 1987. Aganais speciosa and Danaus chrysippus (Lepidoptera) sabotage the latex defenses of their host plants. Ecol. Entomol. 12: 115-118.

- Comstock, W. P. 1961. Butterflies of the American tropics. The genus Anaea, Lepidoptera, Nymphalidae. American Museum of Natural History, New York.
- Courtney, S. P. & A.E. Duggan. 1983. The population biology of the Orange Tip butterfly Anthocaris cardamines in Britain. Ecol. Entomol. 8: 271-281.
- Crawley, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. Ann. Rev. Entomol. 34: 531-564.
- Danthanarayana, W. 1983. Population ecology of the light brown apple moth, Epyphias postvittana (Lepidoptera: Tortricidae). J. Anim. Ecol. 52: 1-33.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. The Quarterly Review of Biology 22: 283-314.
- Dempster, J.P. 1983. The natural control of populations of butterflies and moths. Biol. Rev. 58: 461-481.
- Dempster, J.P. 1984. The natural enemies of butterflies. in: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds). 1984. The biology of butterflies. Academic, London. pp.97-104.
- den Boer, P.J. 1986. Density dependence and the stabilization of animal numbers. 1. The winter moth. Oecologia 69: 507-512.
- Denlinger, D.L. 1986. Dormancy in tropical insects. Ann. Rev. Entomol. 31: 239-264.

- Descimon, H. 1986. The evolution of coloration in Neotropical Charaxidae: adaptive strategies and cladogenesis (Lepidoptera, Rhopalocera). Bull. Soc. Zool. Fr. 111: 261-296.
- DeVries, P.J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton University Press, New Jersey.
- DeVries, P.J. 1988. The larval ant organs of Thisbe irenea (Lepidoptera: Riodinidae) and their effects upon attending ants. Zool. J. Linn. Soc. 94: 379-393.
- DeVries, P.J. 1991. Mutualism between Thisbe irenea butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. Biol. J. Linn. Soc. 43: 179-195.
- DeVries, P.J. & I. Baker. 1989. Butterfly exploitation of an ant-plant mutualism: adding insult to herbivory. J. New York Entomol. Soc. 97: 332-340.
- Dobzhansky, T. 1948. Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes provided by natural selection in certain populations of Drosophila persimilis. Genetics 33: 158-176.
- Dussourd, D.E. & T. Eisner. 1987. Vein-cutting behavior: insect counterploy to the latex defense of plants. Science 237: 898-903.

- Eberhardt, L.L. 1970. Correlation, regression and density dependence. Ecology 51: 306-310.
- Ehrlich, P.R. & L.E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly Heliconius ethilla. Biotropica 5: 69-82.
- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven. 1969. Differentiation of populations. Science 165: 1228-1232.
- Endler, J.A. 1973. Gene flow and population differentiation. Science 179: 243-250.
- Endler, J.A. 1977. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- Gilbert, J.J. & J.K. Waage. 1967. Asplancha, Asplancha-substance, and posterolateral spine length variation of the rotifer Brachionus calyciflorus in a natural environment. Ecology 48: 1027-1031.
- Gilbert, L.E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of Heliconius butterflies. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69: 1403-1407.
- Gilbert, L.E. 1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. in: Colloques Internationaux du C.N.R.S. 265: pp. 399-413. V. Labeyrie Ed., France.
- Gilbert, L.E. 1984. The biology of butterfly communities. in: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds). 1984. The biology of butterflies. Academic, London. pp.41-54.

- Gilbert, L.E. 1991. Biodiversity of a Central American Heliconius community: pattern, process and problems. in: P.W. Price; T.M. Lewinsohn; G.W. Fernandes; W.W. Benson (eds). Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley & Sons. pp. 403-27.
- Gilbert, L.E. & M.C. Singer. 1975. Butterfly ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 365-397.
- Hairston, N.G.; F.E. Smith; L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. Am. Nat. 94: 421-425.
- Harcourt, D.G. 1969. The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Ann. Rev. Entomol. 14: 175-196.
- Hassell, M.P. 1985. Insect natural enemies as regulating factors. J. Anim. Ecol. 54: 323-334.
- Hassell, M.P. 1986. Parasitoids and population regulation in J. Waage & D. Greathead (eds) Insect parasitoids. Academic Press, London. pp.201-224.
- Hassell, M.P.; J. Latto; R.M. May. 1989. Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. J. Anim. Ecol. 58: 883-892.

- Hassell, M.P. & J.K. Waage. 1984. Host-parasitoid population interactions. Ann. Rev. Entomol. 29: 89-114.
- Hayes, J.L. 1981. The population ecology of a natural population of the pierid butterfly Colias alexandra. Oecologia 49: 188-200.
- Hemming, F. 1967. The generic names of the butterflies and their type-species (Lepidoptera: Rhopalocera). Bull. of the British Museum (Natural History) Entomology Suppl. 9: pp. 41, 286.
- Higashiura, Y. 1987. Larval densities and a life-table for the gipsy moth, Lymantria dispar, estimated using the head-capsule collection method. Ecol. Entomol. 12: 25-30.
- Hingston, R.W.G. 1932. A naturalist in the Guiana forest. Longmans, Green & Co., New York. pp. 240-243.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. Am. Nat. 113: 81-101.
- Hutchinson, G.E. 1980. An introduction to population ecology. Yale University Press, New Haven.
- Inoue, T. & K. Nakamura. 1990. in: Sh. S. Sakagami; R. Ogushi; D.W. Roubik (eds). Natural history of social wasps and bees in equatorial Sumatra. Hokkaido Univ. Press, Sapporo, Japan. pp. 1-11.

- Janzen, D.H. 1981. The peak of North American ichneumonid species richness lies between 38° and 42°N. Ecology 62: 532-537.
- Janzen, D.H. & C.M. Pond. 1975. A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. Trans. Entomol. Soc. London 127: 33-50.
- Janzen, D.H. & T.W. Schoener. 1978. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology 49: 96-110.
- Jones, D.A. 1973. Co-evolution and cyanogenesis. in V.H. Heywood (ed.). Taxonomy and ecology. Academic Press, New York. pp. 213-242.
- Karban, R. 1993. Induced resistance and plant density of a native shrub, Gossypium thurberi, affect its herbivores. Ecology 74: 1-8.
- Karban, R. & J.H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. Ann. Rev. Ecol. Syst. 20: 331-348.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row, New York.
- Kuno, E. 1991. Sampling and analysis of insect populations. Ann. Rev. Entomol. 36: 285-304.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, London.

- Lance, D.R.; J.S. Elkinton; C.P. Schwalbe. 1987. Behaviour of late-instar gypsy moth larvae in high and low density populations. Ecol. Entomol. 12: 267-273.
- Lawton, J.H. & D.R. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. Am. Nat. 118: 317-338.
- Leigh Jr., E.G.; A.S. Rand; D.M. Windsor (eds). 1982. The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton.
- Longino, J.T. 1984. Shoots, parasitoids, and ants as forces in the population dynamics of Heliconius hewitsoni in Costa Rica. PhD dissertation, University of Texas at Austin.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Maltais, P.M.; J.J. Juillet; D.D. Oliveira. 1980. Écologie et dynamique des populations de la tenthrède du mélèze Pristiphora Erichsonii (Htg) au Parc National de Kouchibouguac au Nouveau-Brunswick. Ann. Soc. Ent. Québec 25:141-162.

- Monteiro, R.F. 1981. Regulação populacional em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): ecologia da interação parasitóide X hospedeiro. Tese de Mestrado, Universidade estadual de Campinas, SP, Brasil.
- Morris, R.F. 1959. Single factor analysis in population dynamics. Ecology 40: 580-588.
- Morris, R.F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. Mem. Entomol. Soc. Canada 31: 1-332.
- Mountford, M.D. 1988. Population regulation, density dependence, and heterogeneity. J. Anim. Ecol. 57: 845-858.
- Muller, F. 1878. Uber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlinge. Zool. Anz. 1: 54-55.
- Murray, B.G. 1986. Population dynamics. Alternative models. Academic Press, New York.
- Muyshondt, A. 1973. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II. Anaea (Zaretis) itys (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 27: 294-302.
- Muyshondt, A. 1974a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III. Anaea (Consul) fabius (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 28: 81-89.

- Muyshondt, A. 1974b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VI. Anaea (Memphis) eurypyle confusa (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 28: 306-314.
- Muyshondt, A. 1975a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. V. Anaea (Memphis) morvus boisduvali (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 29: 32-39.
- Muyshondt, A. 1975b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VI. Anaea (Memphis) pithyusa (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 29: 168-176.
- Nakamura, K.; I. Abbas; A. Hasyim. 1984. Survivorship and fertility schedules of two epilachnine "species" feeding on cucurbitaceous plants under laboratory conditions (Coleoptera: Coccinelidae). Appl. Ent. Zool. 19: 59-66.
- Nakamura, K.; I. Abbas; A. Hasyim. 1989. Survivorship and fertility schedules of two Sumatran tortoise beetles, Aspidomorpha miliaris and A. sanctaerucis (Coleoptera: Chrysomelidae) under laboratory conditions. Res. Popul. Ecol. 31: 25-34.

- Nakamura, K.; I. Abbas; A. Hasyim. 1990. Seasonal fluctuations of the lady beetle Epilachna vigintioctopunctata (Coccinelidae: Epilachninae) in Sumatra and comparisons to other tropical insect population cycles. in: Sh. F. Sakagami; R. Ogushi; D.W. Roubik (eds). Natural history of social wasps and bees in equatorial Sumatra. Hokkaido Univ. Press, Sapporo, Japan. pp. 13-29.
- Nicholson, A.J. 1933. The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2: 132-178.
- Nicholson, A.J. 1959. Density dependent factors in ecology. Nature 183: 911-912.
- Oliveira, P.S.; A.F. da Silva; A.B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of Qualea grandiflora (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential anti-herbivore agents. Oecologia (Berlin): 74: 228-230.
- Owen, D.F. 1971. Tropical butterflies. Clarendon, Oxford.
- Pearl, R. & L. Parker. 1921. Experimental studies on the duration of life: an introductory discussion of the duration of life in Drosophila. Am. Nat. 55: 481-509.
- Pearl, R.; T. Park; J.R. Miner. 1941. Experimental studies on the duration of life. XVI -- Life tables for the flour beetle Tribolium confusum Duval. Am. Nat. 75: 5-19.

- Pianka, E.R. 1970. On r- and k-selection. Am. Nat. 104: 592-197.
- Pierce, N.E. & P.S. Mead. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. Science 211: 1185-1187.
- Podoler, H. & D. Rogers. 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. J. Anim. Ecol 44: 85-115.
- Pollard, E. 1979. Population ecology and change in range of the white admiral butterfly Ladoga camilla in England. Ecol. Entomol. 4: 61-74.
- Pollard, E.; K.H. Lakhani; P. Rothery. 1987. The detection of density-dependence from a series of annual censuses. Ecology 68: 2046-2055.
- Price, P.W. (ed.) 1975. Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum, New York.
- Price, P.W. 1980. Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press, Princeton.
- Ramos, S.J. 1984. Notes on the life cycle and biology of Anaea troglodyta borinquenalis (Lepidoptera: Apaturidae). Carib. J. Sci. 20: 19-24.
- Rausher, M.D.; K. Iwao; E.L. Simms; N. Ohsaki; D. Hall. 1993. Induced resistance in Ipomoea purpurea. Ecology 74: 20-29.

- Reddingius, J. & P.J. den Boer. 1989. On the stabilization of animal numbers. Problems of testing. 1. Power estimates and estimation errors. Oecologia 78: 1-8.
- Riley, T.J. 1981. Effects of long and short day photoperiods on the seasonal dimorphism of Anaea andria (Nymphalidae) from central Missouri EUA. J. Lepid. Soc. 34: 330-337.
- Riley, T.J. 1988. Effect of larval photoperiod on mating and reproductive diapause in seasonal forms of Anaea andria (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 42: 263-268.
- Riley, T.J. 1989. Effect of larval photoperiod on incidence of adult seasonal forms in Anaea andria (Lepidoptera, Nymphalidae). J. Kans. Entomol. Soc. 61: 224-227.
- Risch, S. 1980. The population dynamics of several herbivorous beetles in a tropical agroecosystem: the effect of intercropping corn, beans and squash in Costa Rica. J. Appl. Ecol. 17: 593-612.
- Roughgarden, J. 1974. Population dynamics in a spatially varying environment: how population size "tracks" spatial variation in carrying capacity. Am. Nat. 108: 649-664.
- Royama, T. 1981. Evaluation of mortality factors in insect life table analysis. Ecol. Monographs 51: 495-505.

- Rydon, A.H.B. 1971. The systematics of the Charaxidae (Lepidoptera: Nymphalidae). Entomologist's Rec. J. Var. 83: 339-341.
- Schnell, R. 1971. Introduction a la phytogeographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux. Gauthier-Villars Éditeur, Paris.
- Slade, N.A. 1977. Statistical detection of density dependence from a series of sequential censuses. Ecology 58: 1094-1102.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry. Freeman, San Francisco.
- Solomon, M.E. 1964. Analysis of processes involved in the natural control of insects. Adv. Ecol. Res. 2: 1-58.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman & Hall, New York.
- Stiling, P. 1988. Density-dependent processes and key factors in insect populations. J. Anim. Ecol. 57: 581-593.
- Strong, D.R. 1978. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. Ann. Rev. Entomol. 24: 89-119.
- Strong, D.R. ; J.H. Lawton; T.R.E. Southwood. 1984. Insects on plants: Community patterns and mechanisms. Blackwell, Oxford.

- Strong Jr., D.R.; D. Simberloff; L.G. Abele; A.B. Thistle.
1984. (eds). Ecological communities. Conceptual issues
and the evidence. Princeton University Press, New
Jersey.
- Stubbs, M. 1977. Density dependence in the life cycles of
animals and its importance in k- and r-strategies. J.
Anim. Ecol. 46: 677-688.
- Taylor, L.R. 1984. Assessing and interpreting the spatial
distributions of insect populations. Ann. Rev.
Entomol. 29: 321-357.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars:
Timing of nectar production in relation to
susceptibility of caterpillars to ant predation.
Ecology 59: 686-692.
- Turner, J.R.G. 1981. Adaptation and evolution in
Heliconius: a defense of Neodarwinism. Ann. Rev. Ecol.
Syst. 12: 99-121.
- Vane-Wright, R.I. & P.R. Ackery (eds). 1984. The biology
of butterflies. Academic, London.
- Varley, G.C.; G.R. Gradwell. 1960. Key factors in
population studies. J. Anim. Ecol. 29:399-401.
- Varley, G.C.; G.R. Gradwell. 1970. Recent advances in
insect population dynamics. Ann. Rev. Entomol. 15:1-
24.

- Varley, G.C. ; G.R. Gradwell; M.P. Hassell. 1975. Insect population ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Waage, J. & D. Greathead (eds). 1986. Insect parasitoids. Academic Press, London.
- Warren, M.S. ; E. Pollard; T.J. Bibby. 1986. Annual and long-term changes in a population of the wood white butterfly Leptidea sinapis. J. Anim. Ecol. 55: 707-719.
- Webster, G.L. & M.J. Huft. 1988. Revised synopsis of Panamanian Euphorbiaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1087-1144.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. Am. Nat. 112: 1017-1045.
- Wolda, H. 1983a. "Long-term" stability of tropical insect populations. Res. Popul. Ecol. Suppl. 3: 112-126.
- Wolda, H. 1983b. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. in: S.L. Sutton; T.C. Whitmore; A.C. Chadwick (eds). Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 93-105.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 1-18.
- Wolda, H. 1989a. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! Oecologia 80: 437-442.

- Wolda, H. 1989b. The equilibrium concept and density dependence tests. What does it all mean? Oecologia 81: 430-432.
- Wolda, H. 1991. The usefulness of the equilibrium concept in population dynamics. Oecologia 86: 144-145.
- Wolda, H. & R.W. Flowers. 1985. Seasonality and diversity of mayfly adults (Ephemeroptera) in a "nonseasonal" tropical environment. Biotropica 17: 330-335.
- Wolda, H. & R. Foster. 1978. Zunacetha annulata (Lep.: Diptidae), an outbreak insect in a neotropical forest. Geo-Eco-Trop. 2: 443-454.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Oliver and Boyd, London.
- Yamamoto, M. 1981. Comparison of population dynamics of two pierid butterflies, Pieris rapae crucivora and P. napi nesis, living in the same area and feeding on the same plant in Sapporo, Northern Japan. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 22: 202-249.
- Young, A.M. 1982. Natural history of Hypna clytemnestra CR. (Nymphalidae) in Costa Rica. J. Lepid. Soc. 36: 310-314.
- Young, A.M. & M.W. Moffet. 1979. Studies on the population biology of the tropical butterfly Mechanitis isthmia in Costa Rica. Am. Midl. Nat. 101: 309-319.