

*Este exemplar corresponde a redação final da
Tese defendida pela candidata Maristerra Rodrigues Lemes e
aprovada pela Comissão Julgadora
João Vasconcellos Neto
29/10/91*



**AGREGAÇÃO DE OVOS COMO ESTRATÉGIA REPRODUTIVA
DE *Hypothyris euclea barii* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE:
ITHOMIINAE) NA REGIÃO DE MANAUS, AMAZONAS.**

MARISTERRA RODRIGUES LEMES

Orientador: João Vasconcellos Neto

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia, da Universidade Estadual de
Campinas, como requisito para obtenção
do Título de Mestre em Ciências
Biológicas (Ecologia).**

Campinas

1991

1991/10/29
L543a

14832/BC

**UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL**

Aos meus pais

e

Ao Rogério, Pedro e Daniel

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos concedida. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), World Wildlife Fund (WWF-US), Smithsonian Institution e Fundação Banco do Brasil pelo apoio logístico e financeiro concedidos.

À Sra. Maria Inês G. Higuchi, do Setor de Recursos Humanos do INPA, pela prestatividade e gentileza com que encaminhou as questões burocráticas relacionadas a meu afastamento e concessão de bolsa de estudos junto ao INPA.

À Dra. Jocélia Grazia (UFRGS), pela identificação dos hemipteros pentatomídeos. Aos Drs. Woodruff W. Benson (UNICAMP) e Ana Y. Harada (INPA) pela identificação das formigas. Ao Prof. Dr. Aquiles E. Piedrabuena (UNICAMP), pelo auxílio na análise de parte dos dados. Ao Dr. Woodruff W. Benson, pelas valiosas críticas e sugestões feitas ao trabalho na fase de pré-banca.

À Secção de Climatologia da EMBRAPA-UEPAE-Manaus, na pessoa do Sr. Carlos Doza por ter gentilmente fornecido os dados climatológicos.

Ao João B. Rocha e Osmar F. da Silva, pela inestimável ajuda na coleta de dados no campo. À Beatriz R. Teles e Neusa Hamada pelo auxílio na criação dos imaturos em laboratório.

À Elisa Wandelli e Paulo Maurício Alencastro pelo auxílio com os computadores. Ao José Celso Malta pela valiosa e paciente ajuda na edição da versão final. Ao Elton Colares, pela gentileza em confeccionar as tabelas e apêndices. A Sandra J.

Soares e Walmira Paz, secretárias da Ecologia/INPA, pela prestatividade em vários momentos.

À Vera Lícia V. de Arruda e Marici Marino por tudo, mas em especial pelo encaminhamento das questões burocráticas junto à UNICAMP. Ao Heraldo L. Vasconcelos pelo material e espaço físico divididos e amizade. Aos amigos na UNICAMP em especial Dulce, Klink, Marici, Cláudio, Verinha, Ana Beatriz e Cláudia Magalhães pelos bons momentos de convivência, pelo carinho e amizade. À Regina Oliveira, pelos papos super animadores durante a fase final de redação e pela amizade.

Aos meus pais, que nunca mediram esforços para a minha formação, pela confiança, incentivo e apoio constantes em todas as fases de minha vida. À minha querida irmã, pela "super" força dada na reta final e principalmente pelo carinho e dedicação às crianças. Este trabalho também é dedicado à ela.

E ao Rogério Gribel, meu esposo e companheiro, pelo auxílio com o computador, pelas correções, sugestões e edição preliminar do texto. Pela paciência e compreensão nos momentos difíceis, que não foram poucos. E sobretudo pelo companheirismo, amor e carinho.

AGRADECIMENTOS ESPECIAIS

A Dra. Marina Wong, ex- Diretora de campo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, pelo apoio e incentivo dados para iniciar este trabalho e principalmente pelos momentos gratificantes durante nossa convivência. O seu profissionalismo, sensibilidade e senso crítico e ético muito me enriqueceram como profissional e ser humano.

Ao Dr. João Vasconcellos Neto, por ter sempre acreditado neste trabalho e sobretudo pela orientação de fato. Agradeço o incentivo e entusiasmo transmitidos, mesmo a alguns milhares de quilômetros de distância. E ainda pelas críticas, discussões e sugestões.

ÍNDICE

	pag.
ÍNDICE DAS TABELAS	III
ÍNDICE DAS FIGURAS	IV
ÍNDICE DOS APÊNDICES	V
I. INTRODUÇÃO	1
II. ÁREAS DE ESTUDO	8
II.1. Localização	8
II.2. Caracterização	8
III. MATERIAIS E MÉTODOS	13
III.1. Aspectos da biologia dos imaturos de H. <u>euclea barii</u>	13
III.1.1. Ovos e larvas	13
III.1.2. Sítios de ovoposição	14
III.1.3. Predadores e parasitóides	15
III.2. Dinâmica dos estágios imaturos de H. <u>euclea barii</u>	16
III.3. Estratégia reprodutiva de H. <u>euclea barii</u>	17
III.3.1 Ovos e larvas agrupados em plantas isoladas e agrupadas.....	19
III.3.2 Larvas isoladas em plantas isoladas e agrupadas.....	21
IV. RESULTADOS	23
IV.1. Aspectos da biologia dos imaturos de H. <u>euclea barii</u>	23
IV.1.1. Ovos e larvas	23
IV.1.2. Sítios de ovoposição	25
IV.1.3. Predadores e parasitóides	25
IV.2. Dinâmica dos estágios imaturos de H. <u>euclea barii</u>	33

IV.3. Estrategia reprodutiva de <i>H. euclea barii</i>	36
IV.3.1. Ovos e larvas agrupadas em plantas isoladas e agrupadas.....	38
IV.3.2. Larvas isoladas em plantas isoladas e agrupadas.....	38
V. DISCUSSÃO	42
V.1. Aspectos da biologia dos imaturos de <i>H. euclea barii</i>	42
V.2. Dinâmica dos estágios imaturos de <i>H. euclea barii</i>	49
V.3. Estratégia reprodutiva de <i>H. euclea barii</i>	52
VI. CONCLUSÕES	61
VII. RESUMO	63
VIII. SUMMARY	65
IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67
X. APÊNDICES	76

ÍNDICE DAS TABELAS

	Pag.
Tabela 1. Desenvolvimento larval de <u>H. euclea barii</u> em folhas de <u>S. asperum</u> , em laboratório.....	24
Tabela 2. Artrópodes predadores e parasitóides dos imaturos de <u>H. euclea barii</u> em <u>S. asperum</u>	27
Tabela 3. Sobrevivência de larvas de <u>H. euclea barii</u> em <u>S. asperum</u> situados em clareiras e borda de mata, do 11 ^o e 14 ^o dias de desenvolvimento.....	40
Tabela 4. Parâmetros de oviposição e tempo de desenvolvimento de imaturos de tres subespécies de <u>Hypothyris euclea</u> , em localidades distintas.....	43

ÍNDICE DAS FIGURAS

	pag.
Figura 1. Mapa de localização das áreas de estudo.....	9
Figura 2. Diagrama climático para a região de estudo no período de 1981 a 1988.....	11
Figura 3. Precipitação e temperatura média mensais para a região de estudo no período de janeiro/1989 a junho/1990.....	11
Figura 4. Frequência de ocorrência, em porcentagem, de desovas de <i>H. euclea barii</i> , em folhas jovens e maduras de <i>S. asperum</i>	26
Figura 5. Porcentagem das plantas de <i>S. asperum</i> ocupadas por gêneros de formigas de março/1989 a junho/1990.....	29
Figura 6. Frequência de ocorrência de formigas em <i>S. asperum</i> de março/1989 a junho/1990.....	30
Figura 7. Frequência de ocorrência de homópteros em <i>S. asperum</i> de março/1989 a junho/1990.....	30
Figura 8. Densidade de ovos e larvas de <i>H. euclea barii</i> em <i>S. asperum</i> de março/1989 a junho/1990.....	34
Figura 9. Porcentagem de plantas de <i>S. asperum</i> contendo ovos e larvas de <i>H. euclea barii</i> de março/1989 a junho/1990.....	34
Figura 10. Densidade dos estádios imaturos de <i>H. euclea barii</i> em <i>S. asperum</i> de março/1989 a junho/1990.....	35
Figura 11. Curvas de sobrevivência de larvas agrupadas de <i>H. euclea barii</i> em plantas de <i>S. asperum</i> situadas em: (A) Clareiras e (B) Borda de mata.....	39

ÍNDICE DOS APÊNDICES

pag.

Apêndice	I. Dados climáticos para a região de estudo no período de janeiro/1989 a junho/1990.....	76
Apêndice	II. Lista das morfoespécies de formigas registradas em <u>S. asperum</u>	77
Apêndice	III. Ocorrência de ovos e larvas de <u>H. euclea barii</u> e porcentagem de plantas de <u>S. asperum</u> ocupadas, durante censos realizados de março/ 1989 a junho/1990.....	79
Apêndice	IV. Sobrevivência de larvas agrupadas de <u>H. euclea barii</u> em plantas de <u>S. asperum</u> situadas em clareiras.....	80
Apêndice	V. Sobrevivência de larvas agrupadas de <u>H. euclea barii</u> em plantas de <u>S. asperum</u> situadas em borda de mata.....	81
Apêndice	VI. Sobrevivência de larvas isoladas de <u>H. euclea barii</u> em plantas de <u>S. asperum</u> situadas em clareiras.....	82
Apêndice	VII. Curvas de sobrevivência de larvas agrupadas de <u>H. euclea barii</u> em plantas de <u>S. asperum</u> situadas em clareiras.....	83
Apêndice	VIII. Curvas de sobrevivência de larvas agrupadas de <u>H. euclea barii</u> em plantas de <u>S. asperum</u> situadas em borda de mata.....	84

I. INTRODUÇÃO

Os ambientes sofrem variações ao longo do tempo e espaço, e por isso são considerados heterogêneos (Emlen, 1977). Num mosaico ambiental, os recursos encontram-se distribuídos diferencialmente em "manchas" influenciando, dessa forma, as distribuições dos organismos, suas estratégias de vida, interações e adaptações (Weins, 1976; Emlen, 1977).

A dinâmica de populações de insetos fitófagos parece ser influenciada pela previsibilidade e disponibilidade de suas plantas hospedeiras no tempo e espaço (Pimentel, 1981; Cates, 1981; Hodkinson & Hughes, 1982; Crawley, 1983). Wolda (1978) mostrou que o pico em abundância de insetos fitófagos da ordem Homoptera coincidiu com o período de produção de folhas pelas plantas em Barro Colorado, Panamá, sugerindo uma estreita relação entre demografia das espécies de insetos e fenologia das plantas hospedeiras. Vasconcellos-Neto (1980) estudando a dinâmica populacional de borboletas Ithomiinae na região de Sumaré, SP, Brasil, mostrou relação entre as fenologias dos estágios imaturos dos ithomiíneos e a fenologia de suas plantas hospedeiras sugerindo estarem ajustadas em função de pressões seletivas mútuas.

Estudos sobre variações temporais de abundância em populações animais nas regiões tropicais são escassos (Wolda, 1983). Nestas regiões, onde a sazonalidade é basicamente determinada pelas chuvas, espera-se que ocorram variações anuais

no tamanho das populações de insetos, em função de flutuações sazonais nas chuvas que possam afetar direta ou indiretamente as populações, por exemplo através de variações na produção de folhas para insetos fitófagos (Wolda, 1978 a, b). Entretanto, nos trópicos úmidos as flutuações em abundância de populações de insetos de um ano para outro, não parecem diferir em magnitude dos insetos em regiões temperadas úmidas (Bigger, 1976; Wolda, 1978).

Fatores bióticos e climáticos são considerados importantes na distribuição e abundância de insetos (Andrewartha & Birch, 1960). Nos trópicos, as relações entre microclima e populações animais nas condições ambientais onde se encontram, são importantes na compreensão da história natural dessas populações (Coen, 1983). Na Costa Rica, estudos sugerem que diferenças em temperatura e umidade relativa, durante a estação seca, em habitats distantes 90 m um do outro podem explicar as diferenças encontradas na composição da fauna de insetos nesses ambientes (Janzen, 1973, 1976 a,b; Janzen & Schoener, 1968 apud Coen, 1983). Martins (1985), em estudo na região de Manaus, AM, encontrou diferenças na diversidade e abundância de Drosophila em habitats naturais e perturbados próximos. Aparentemente, algumas espécies apresentaram preferências por habitats enquanto outras foram indiferentes. A autora acha provável que os níveis de tolerância das espécies à temperatura, umidade e insolação tenham um papel decisivo sobre suas distribuições nos habitats.

Herbívoros podem utilizar suas plantas hospedeiras, distribuídas em manchas de habitat, na proporção direta da

abundância das plantas nestas manchas (resposta "fine-grained"). Nestes casos, as densidades dos herbívoros e plantas estão correlacionadas positivamente. Entretanto, podem também apresentar preferência por manchas com altas densidades de plantas, ou concentrarem-se em manchas com baixas densidades devido a fatores como territorialidade e escape à predação (resposta "coarse-grained"). Neste tipo de resposta, nem sempre haverá correlação entre as distribuições dos herbívoros e plantas (Crawley, 1983).

Vários atributos das plantas têm sido considerados como mecanismos de defesa mecânica, biológica e química contra herbívoros. Exemplos de defesas mecânicas são a presença de pelos e espinhos (Levin, 1973). Os mecanismos biológicos envolvem associações mutualísticas com outras espécies, como por exemplo formigas (Janzen, 1966; Bentley, 1977). É geralmente aceito que diversas substâncias secundárias encontradas nas plantas evoluíram ou foram elaboradas em resposta a ataque por insetos fitófagos (Ehrlich & Raven, 1964; Feeny, 1976, 1980). Em decorrência, tem sido atribuído aos compostos secundários um importante papel na evolução das interações planta-herbívoro^s (Ehrlich & Raven, 1964; Rhoades & Cates, 1976; Feeny, 1976).

Teorias sobre otimização do tamanho de ninhada e a discussão sobre fatores preponderantes na determinação de seu tamanho têm sido apresentadas para pássaros em geral (ver Cody, 1966 para um resumo geral). Com relação a tamanho de ninhada em insetos, Price (1974) discutiu os fatores relevantes à compreensão das diferenças observadas na produção de ovos de algumas espécies de insetos parasitóides. Skinner (1985) tratou

matematicamente as relações entre tamanho de ninhada e aptidão em insetos. Baseado em um modelo do tipo forrageio ótimo, o autor especifica tamanhos ótimos de ninhada para fêmeas que procuram e ovipoem em vários hospedeiros.

Em Lepidoptera, alguns autores têm discutido o hábito de algumas espécies colocarem seus ovos agrupadamente enquanto outras os colocam isolados (Stamp, 1980; Ito *et al.*, 1982; Courtney, 1984; Vasconcellos-Neto, 1986, 1990, 1991).

Stamp (1980) sugeriu que o agrupamento ou não de ovos nas borboletas parece estar relacionado às características ecológicas e estruturais da planta hospedeira. A vantagem em colocar ovos agrupados estaria relacionada à diminuição do tempo necessário para escolha do sítio de oviposição, em borboletas cujas plantas hospedeiras apresentem distribuição esparsa e onde o risco de predação durante a procura das plantas é alto. Entretanto, segundo a autora, o fator primordial na evolução do agrupamento de ovos está relacionado à coloração aposemática das borboletas (ovos, larvas e adultos).

Ito *et al.* (1982) consideraram que as diferenças observadas experimentalmente na sobrevivência de larvas gregárias e solitárias de papilionídeos do gênero Luehdorfia, ocorreram em função de diferentes taxas de exaustão da planta hospedeira. Os autores sugerem que este é o principal fator na evolução da estratégia de oviposição destas espécies.

Courtney (1984) considerou o aumento da fecundidade nas fêmeas como resultado da diminuição do tempo da procura por sítios adequados para oviposição, como o fator mais importante na

evolução de agrupamento de ovos em borboletas.

As estratégias reprodutivas de insetos fitófagos parecem adaptadas à distribuição e abundância da planta hospedeira (Vasconcellos-Neto, 1986). Em locais onde a planta hospedeira é esparsa, parece vantajoso para espécies de borboletas da subfamília Ithomiinae depositar seus ovos em grupo (Vasconcellos-Neto, 1986, 1990, 1991). O espaçamento entre as plantas hospedeiras dificulta o acesso ao recurso pelo ithomiíneo e desse modo, aumentar o tamanho da ninhada torna-se adaptativo quando uma planta é encontrada. Assim como o espaçamento entre as plantas hospedeiras afeta sua localização pelos ithomiíneos, o mesmo ocorrerá com relação aos inimigos naturais de seus estágios imaturos. Tal raciocínio é corroborado pelas idéias de Tinbergen *et al.* (1967) estudando predação de ovos em diferentes densidades numa espécie de ave; e Janzen (1970) em estudo sobre o padrão de distribuição de árvores tropicais.

Se os padrões de distribuição e o grau de previsibilidade das plantas afetam as estratégias reprodutivas de insetos fitófagos, pode-se esperar que uma mesma espécie responda diferencialmente a variações nos recursos dependendo do ambiente ou local. Os lepidópteros Hypothyris euclea e Mechanitis menapis são exemplos de ithomiíneos que em determinadas localidades colocam ovos agrupados e em outras, ovos isolados (Gilbert, 1969; Drummond, 1976).

As borboletas da subfamília Ithomiinae possuem distribuição predominantemente neotropical. Os adultos são considerados aposemáticos e estão envolvidos em anéis miméticos Batesiano e Mulleriano (Brower & Brower, 1964). As formas

imaturas caracterizam-se pela estreita relação com plantas das famílias Apocynaceae e Solanaceae (Drummond & Brown, 1987).

A família Solanaceae possui ampla distribuição nas regiões temperadas e tropicais, principalmente na América do Sul (D'Arcy, 1973). As plantas dessa família são conhecidas por suas qualidades tóxicas, derivadas de compostos secundários que parecem exercer papel de defesa contra herbívoros generalistas (Brown, 1987).

A estreita relação entre Ithomiinae e Solanaceae fornece excelente objeto de estudo para a compreensão dos mecanismos envolvidos nas interações entre plantas, herbívoros e seus inimigos naturais (Vasconcellos-Neto, 1991).

Nas proximidades de Manaus, Hypothyris euclea barii coloca ovos agrupados e as larvas de hábito gregário são constantemente encontradas em folhas de Solanum asperum Rich (Solanaceae), um arbusto frequentemente encontrado nas bordas de mata e áreas de vegetação secundária (Vasconcellos-Neto, 1986).

As populações de S. asperum em mata primária são pequenas e muito dispersas (Brown, 1980; Vasconcellos-Neto 1986). Nestas condições, parece ser vantajoso para H. euclea barii depositar muitos ovos em uma planta quando ela é encontrada. Entretanto, quando surgem grandes clareiras resultantes de ação antrópica, S. asperum torna-se abundante e nestas áreas de desmatamento parece que as larvas gregárias de H. euclea barii são constantemente atacadas por predadores como vespas e formigas. Notou-se também que estes inimigos naturais de H. euclea barii retornam com frequência às plantas em busca de alimento. Geralmente o grupo

larval é atacado massivamente e apenas larvas que se separam do grupo têm maior probabilidade de escape à predação (Vasconcellos-Neto, 1986, 1991). Sob esta nova situação, parece ser desvantajoso depositar ovos em grupo.

Neste estudo foram investigados alguns aspectos da interação entre Hypothesis euclea barii e sua planta hospedeira Solanum asperum visando determinar o significado adaptativo da estratégia reprodutiva deste ithomiíneo, na região de Manaus, Amazonas. Para tal os objetivos principais foram:

(1) Determinar aspectos da biologia geral dos estágios imaturos de Hypothesis euclea barii (tempo de duração dos estágios, caracterização dos imaturos, sítios de oviposição, predação e parasitismo etc.).

(2) Determinar a dinâmica dos estágios imaturos de H. euclea barii.

(3) Testar experimentalmente a hipótese que considera o grau de agrupamento de ovos e larvas em insetos fitófagos, como estratégia reprodutiva selecionada em função do padrão de distribuição da planta hospedeira e da pressão exercida por inimigos naturais (Vasconcellos-Neto, 1986; 1991).

II. AREAS DE ESTUDO

II.1 Localização

O estudo foi realizado nas Fazendas Esteio e Porto Alegre situadas a aproximadamente 80 km N de Manaus ($60^{\circ}05'W$, $2^{\circ}30'S$) na área do Distrito Agropecuário da SUFRAMA. O acesso à área se dá pela Rodovia Manaus-Boa Vista (BR 174), com desvio à altura do Km 64 para a estrada secundária ZF-03 (Fig. 1).

Na Fazenda Porto Alegre, os estudos foram feitos na Reserva Cabo Frio (RCF, N^o 3402), uma reserva de 1000 ha que faz parte do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (Convênio INPA/WWF-US e Smithsonian Institution). Informações detalhadas sobre o projeto podem ser encontradas em Lovejoy *et al.* (1983). Na Fazenda Esteio, os estudos foram realizados em áreas desmatadas, que são atualmente utilizadas para pastoreio de gado.

II.2 Caracterização

A vegetação da região é de floresta tropical úmida de terra firme (Pires & Prance 1985). Na região de estudo, a floresta primária apresenta dossel fechado com altura média em torno de 35 m e emergentes podendo alcançar até 53 m de altura. O sub-bosque em geral é aberto com dominância de palmeiras espinhosas e bastante sombreado. As quatro famílias mais abundantes são Burseraceae, Sapotaceae, Leguminosae e

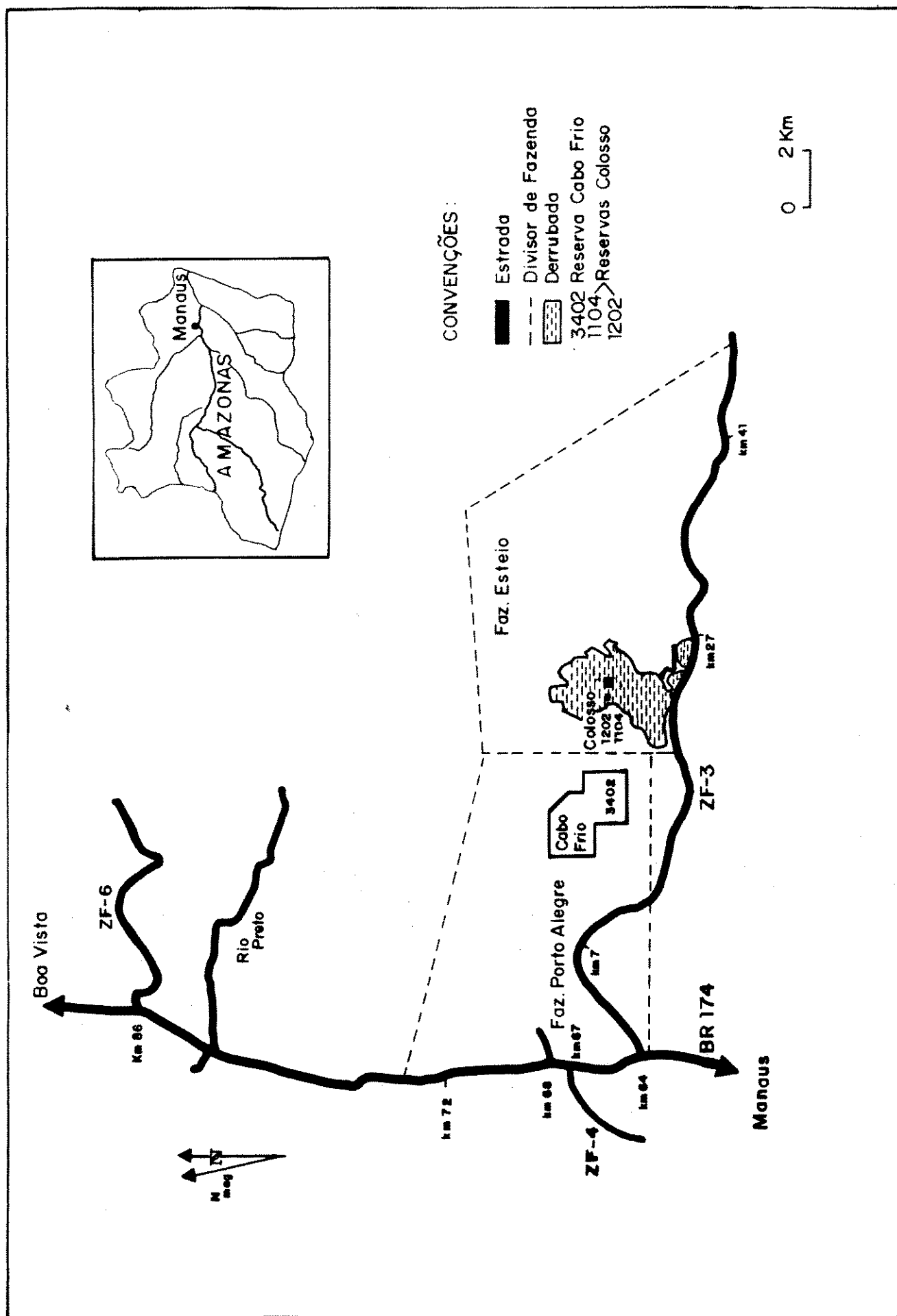


Figura 1 - Mapa de localização das áreas de estudo.

Lecythidaceae (Rankin-de-Merona et al., in press).

As áreas desmatadas caracterizam-se pela presença de gramíneas introduzidas (Brachiaria spp.), que são utilizadas na criação extensiva de gado, e por vegetação secundária pioneira, conhecida localmente como "juquira". A juquira é constituída de espécies características dos primeiros estágios da sucessão sendo Solanum, Vismia e Cecropia os gêneros lenhosos mais comumente encontrados.

Os campos das fazendas Esteio e Porto Alegre, onde desenvolveu-se o estudo, eram cortados regularmente a cada ano desde a abertura dos mesmos, sendo assim mantidos em estágios iniciais de sucessão. Durante o período de estudo, contudo, não houve corte da vegetação secundária nas áreas de estudo e na maioria das áreas das fazendas.

O clima da região é classificado como tropical úmido, segundo Holdridge (1982). Na região de Manaus, a precipitação média anual é de aproximadamente 2.200 mm sendo que os meses mais úmidos tendem a ser março e abril com 300 mm de chuva cada. Os meses mais secos em geral são julho, agosto e setembro apresentando menos que 100 mm/mês. A temperatura média anual na região é de 26,7°C (Ribeiro, 1976; Brasil, 1978).

Nas figuras 2 e 3 estão representados respectivamente diagrama climático segundo Walter & Lieth (1960) para o período de 1981 a 1988 e precipitação e temperatura média mensais, para o período de janeiro de 1989 a junho de 1990, na área do Campo Experimental de Zootecnia da EMBRAPA-UEPAE-Manaus, situada no Km 54 da Rodovia Manaus-Boa Vista (BR 174) a aproximadamente 30 Km da área de estudo. Os dados climáticos para o período de estudo

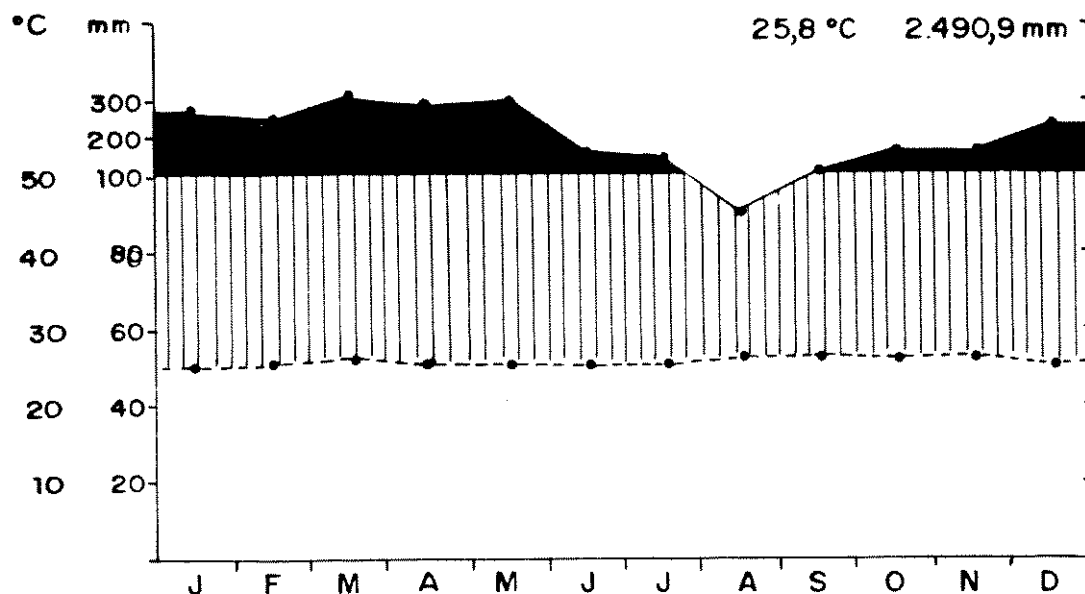


Figura 2 - Diagrama climático segundo Walter & Lieth (1960) para a região de estudo no período de 1981 a 1988.

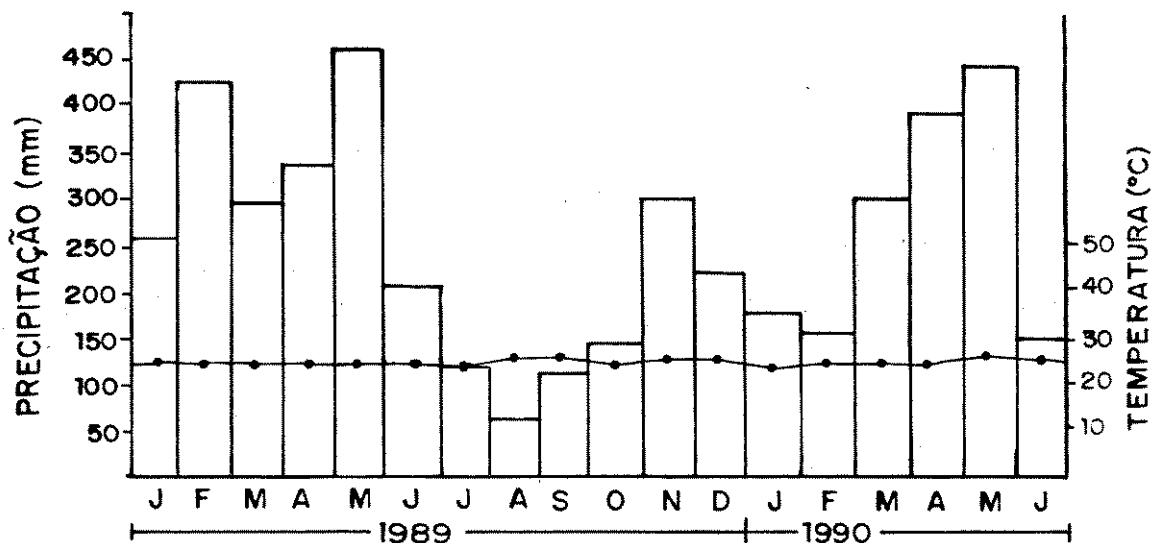


Figura 3 - Precipitação e temperatura média mensais no campo experimental de zootecnia da EMBRAPA - UEPAE Manaus, no período de janeiro de 1989 a junho de 1990 (Dados fornecidos pela Seção de climatologia da EMBRAPA - UEPAE Manaus, AM).

estão apresentados no Apêndice I.

Os solos da região são classificados como latossolos amarelos, álicos, de textura argilosa (Chauvel, 1983, 1987). Em geral são profundos, apresentam boas propriedades físicas e como na maioria dos solos de terra firme, são pobres em nutrientes.

III. MATERIAIS E METODOS

III.1 Aspectos da Biologia dos imaturos

III.1.1 Ovos e larvas

A fim de determinar o tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos de Hypothyris euclea barii foram acompanhadas desovas no campo e em laboratório e larvas em laboratório. No laboratório, os ovos e larvas foram mantidos em temperatura e umidade ambiente.

Como "estágios imaturos" considerou-se as fases de ovo até o último estágio larval. Não foi considerada a fase de pulpa.

Para determinar a duração da fase ovo, foram acompanhadas 28 desovas em laboratório e 44 no campo. Como não foi possível determinar o momento da deposição das desovas, foi avaliado apenas o tempo mínimo de desenvolvimento dos ovos, através de acompanhamento das desovas a partir da data de coleta no campo. As desovas acompanhadas em laboratório foram coletadas em folhas de Solanum asperum nas áreas de estudo. Cada folha contendo a desova foi colocada em um copo plástico do tipo descartável tampado com filó. Na ponta do pecíolo de cada folha foi colocado um chumaço de algodão embebido em água para evitar ressecamento. Cada desova foi acompanhada diariamente até a eclosão dos ovos.

No campo foi feita a marcação das desovas com pincel atômico não tóxico sobre as folhas em que se encontravam, e feito o acompanhamento diário das mesmas até a eclosão dos ovos.

A duração da fase larval foi determinada através do acompanhamento diário de larvas, no laboratório, desde o início do 1^o estágio até o final do 5^o. A cada observação foi anotado o número de larvas/estádio. As larvas foram obtidas de desovas coletadas no campo e mantidas em laboratório, como descrito anteriormente. As larvas foram alimentadas com folhas frescas de *S. asperum* coletadas no campo.

III.1.2 Sítios de oviposição

A categoria etária das folhas de *S. asperum* usadas para oviposição foi avaliada subjetivamente, no campo, através da combinação das seguintes características: cor, pilosidade, dureza e posição relativa no ramo. Assim, as folhas foram classificadas como jovens ou maduras. Pretendeu-se, com isso, determinar a idade da folha usada por *H. euclea barii* para oviposição. Para tal foram feitas observações quinzenais em indivíduos de *S. asperum* situados em borda de mata (o número de plantas observadas a cada quinzena foi variável, sendo igual ao número de plantas observadas no estudo da dinâmica dos estágios imaturos, constantes no Apêndice III), no período de março de 1989 a junho de 1990. Em cada planta registrou-se o número de desovas e a categoria etária da folha em que situava-se cada desova. A disponibilidade de folhas jovens e maduras foi determinada através da contagem de folhas de cada tipo, em 20 indivíduos de *S. asperum*, situados em borda de mata, em julho de 1989. Para averiguar diferenças quanto ao número de folhas das duas categorias nas plantas, foi utilizado o teste T pareado (Zar, 1974).

III.1.3 Predadores e parasitóides

As observações relacionadas à predação e parasitismo de ovos e larvas foram feitas em campo, quinzenalmente, no período de março de 1989 a junho de 1990. Quando um predador era encontrado, anotava-se o comportamento de predação e sempre que possível, coletava-se o animal para identificação. Larvas parasitadas foram coletadas e mantidas em laboratório até a eclosão dos parasitóides. Posteriormente as mesmas foram fixadas em álcool 70% para identificação.

Em observações anteriores ao estudo, determinou-se que formigas constituem um dos principais grupos de predadores de imaturos de *H. euclea barii*. Dessa forma, estimou-se a abundância deste grupo de insetos, nas plantas em que foram feitas as observações sobre a dinâmica dos imaturos (vide Apêndice III), no mesmo período de estudo (março de 1989 a junho de 1990). Quinzenalmente, foi anotado, para cada planta, o número de espécies de formigas e coletados indivíduos de cada uma delas. Na mesma ocasião, foi registrada a ocorrência de homópteros associados às plantas.

As formigas coletadas foram preservadas em álcool 70% e posteriormente, os morfotipos foram identificados pelos Drs. A.Y. Harada (INPA) e W.W. Benson (UNICAMP).

III.2 Dinâmica dos estágios imaturos

Foi avaliada a densidade e distribuição dos estágios imaturos de *H. euclea barii* em indivíduos de *S. asperum* situados a uma distância de até 15 m da borda de mata contínua no campo n^o 10 da Fazenda Esteio. A área era caracterizada por vegetação secundária característica dos primeiros estágios da sucessão, como descrito anteriormente. O trabalho iniciou-se com 139 plantas que ao longo do estudo, diminuíram em número devido a morte natural ou acidental (ação do gado). Sempre que possível, novas plantas foram marcadas em substituição às mortas. O número de plantas observadas a cada censo, constam no Apêndice III.

As plantas marcadas foram acompanhadas quinzenalmente, quando foram efetuadas as contagens do número de desovas, número de ovos por desova e número de larvas por estágio larval. Os dados foram coletados de março de 1989 a junho de 1990, com exceção do mês de abril de 1989.

O critério utilizado para separação dos estágios larvais no campo foi largura da cápsula cefálica. Para tal, antes do início das coletas de campo, algumas desovas foram acompanhadas em laboratório e alguns indivíduos de cada estágio foram fixados em álcool 70%, para comparação no campo, quando houve dúvidas quanto ao estágio larval.

III.3 Estratégia Reprodutiva

Com o objetivo de testar a hipótese de Vasconcellos-Neto (1986, 1991) na qual a estratégia reprodutiva de *H. euclea barii* seria influenciada pelo padrão de distribuição de sua planta hospedeira e pela pressão exercida por seus inimigos naturais, foram feitos experimentos com plantas situadas em dois habitats distintos: a) **Borda de mata** (grandes áreas resultantes de desmatamento onde *S. asperum* ocorre em altas densidades); b) **Clareiras** (pequenas áreas resultante de aberturas naturais no interior da mata contínua onde *S. asperum* ocorre raramente apresentando distribuição esparsa).

Devido *S. asperum* ser muito raro em clareiras naturais, o que torna difícil encontrar um indivíduo nestas condições, os experimentos com plantas nestas clareiras foram feitos mediante o transplante de indivíduos. Foram localizadas 10 clareiras no interior da mata contínua da Reserva Cabo Frio, com condições de penetração de luz que permitisse o desenvolvimento das plantas transplantadas. As plantas utilizadas para transplante possuíam altura aproximada de 1 m e foram retiradas do campo próximo à entrada da Reserva Cabo Frio. Em cada clareira foram plantados de 2 a 3 indivíduos da planta hospedeira não próximos um do outro. Os transplantes foram efetuados entre 42-60 dias antes do início dos experimentos.

Na borda de mata foram marcadas 32 plantas situadas numa faixa de até 10 m de distância da mata.

Em julho de 1989 foram feitos experimentos com estas

plantas marcadas na borda e transplantadas para as clareiras, envolvendo 4 tratamentos: (1) Ovos e larvas agrupados em plantas agrupadas, (2) Ovos e larvas agrupados em plantas isoladas, (3) Larvas isoladas em plantas agrupadas e (4) Larvas isoladas em plantas isoladas.

A hipótese sendo testada neste trabalho considera que o agrupamento de ovos em *H. euclea barii* reflete uma resposta adaptativa do ithomiíneo, primeiramente à distribuição de sua planta hospedeira e por consequência à pressão exercida pelos inimigos naturais de seus estágios imaturos. O fato da planta hospedeira possuir distribuição esparsa em seu habitat natural, dificulta o acesso ao recurso pela borboleta. Consequentemente, esta dificuldade será percebida pelos inimigos naturais do herbívoro e assim sendo, prole grande torna-se vantajoso nestas condições.

Baseado em tal raciocínio, numa situação experimental, espera-se encontrar diferenças na sobrevivência de ovos e larvas agrupados em plantas distribuídas isoladamente e em grupo, com expectativa de maior taxa de sobrevivência para imaturos agrupados em plantas isoladas, uma vez que nesta situação a pressão exercida pelos inimigos naturais deve ser mais baixa que em plantas agrupadas.

A sobrevivência de larvas isoladas em clareira comparada à de larvas isoladas em borda de mata, deve ser diferente. Espera-se que larvas isoladas sobrevivam melhor em clareiras considerando-se que nesta condição, tem-se uma situação de duplo isolamento (larvas e plantas), que torna as larvas

solitárias mais dificilmente percebidas por seus inimigos naturais.

Espera-se que larvas isoladas em clareiras sobrevivam melhor que larvas agrupadas no mesmo ambiente, também em função de duplo isolamento. Entretanto, em função dos custos envolvidos na localização de uma planta hospedeira isolada, torna-se mais vantajoso para o ithomiíneo agrupar ovos nesta situação.

III.3.1 Ovos e larvas agrupados em plantas isoladas e agrupadas

Foi feito experimento com ovos e larvas agrupados em 10 plantas de Solanum asperum plantadas nas clareiras (uma por clareira) e em 15 das 32 plantas marcadas na borda da mata. O experimento consistiu na colocação de duas desovas (número de ovos por desova variando de 43 a 53 ovos) em cada planta. Nos resultados são apresentados os dados de sobrevivência de larvas provenientes de apenas 15 das 20 desovas colocadas nas plantas situadas em clareiras, devido à morte das folhas em que se encontravam 2 das desovas e ao desaparecimento das outras 3, antes da eclosão dos ovos. Da mesma forma, apenas 20 das 30 desovas colocadas em plantas situadas na borda da mata, foram consideradas para análise dos resultados, sendo que em 4 desovas ocorreu morte das folhas em que se encontravam e 6 desaparecem das plantas.

As desovas foram acompanhadas com o objetivo de quantificar diferenças quanto à sobrevivência das larvas nas

plantas, em ambas condições. Coletei as desovas em folhas de *S. asperum* situadas no campo próximo à entrada da Reserva Cabo Frio. Um pedaço da folha com a desova foi recortado e preso à superfície inferior de uma das folhas da planta experimental com o auxílio de dois grampos de grampeador. Este procedimento permitiu uma boa aderência da desova sem danos para ovos e folhas, de tal forma a permitir, após a eclosão dos ovos, a passagem das larvas da folha fixada para a folha subjacente.

Numa mesma planta as desovas foram colocadas em ramos distintos e a marcação foi feita sobre as folhas em que foram colocadas, utilizando-se pincel atômico a prova d'água e não tóxico. Antes e após a colocação das desovas, cada planta foi inspecionada e feita a remoção de desovas e larvas de *H. euclea barii*, que não as do experimento.

As larvas foram acompanhadas da eclosão ao 5^o estágio e/ou desaparecimento das mesmas. O experimento, nos dois tratamentos (plantas em clareiras e borda de mata), teve a mesma data de início. A data de eclosão dos ovos foi considerada como tempo zero. Os dias de observações constam nos Apêndices IV e V.

Comparou-se o número de desovas com sobreviventes até o 5^o estágio em clareiras e em borda de mata, a fim de averiguar se a sobrevivência de larvas que alcançaram o 5^o estágio foi diferente nos dois tratamentos. Para tal comparação foi utilizado o teste exato de Fisher (Zar, 1974).

Também foram comparadas as taxas de sobrevivência das larvas nos últimos quatro dias de acompanhamento (11^o ao 14^o), nos dois tratamentos. A escolha dos últimos quatro dias para avaliar a sobrevivência baseou-se no fato destes corresponderem,

em média, aos dias em que as larvas encontram-se em seus estádios finais (4^o e 5^o). Desta forma, calculou-se a proporção de larvas sobreviventes no dois tratamentos, e os intervalos de confiança de 95%, com base em uma distribuição binomial, pressupondo-se a população como infinita.

III.3.2 Larvas isoladas em plantas isoladas e agrupadas

O experimento com larvas isoladas foi efetuado em 10 plantas de Solanum asperum transplantadas para as clareiras (uma por clareira), diferentes das plantas utilizadas no experimento com ovos e larvas agrupados, e em 17 das 32 plantas marcadas na borda da mata, também distintas das plantas utilizadas no experimento anterior. O experimento consistiu na colocação de 4 larvas de final de 1^o estágio em cada planta nas duas condições. As larvas foram distribuídas em diferentes ramos da planta sendo colocadas isoladamente uma larva em uma folha. Foram utilizadas larvas de final de 1^o estágio devido à dificuldade de manipulação e estabelecimento, sem danos, de ovos e larvas de início de 1^o estágio isolados.

As larvas foram obtidas de desovas coletadas em folhas de S. asperum situadas no campo próximo à entrada da Reserva Cabo Frio e mantidas em condições ambientais dentro de copos plásticos do tipo descartável, até que as larvas eclodidas alcançassem o final do 1^o estágio. Como no experimento anterior, antes da colocação das larvas nas plantas experimentais, estas eram inspecionadas e feita a remoção de outras desovas e/ou larvas presentes. Cada folha onde foi colocada a larva, recebeu uma

marcação como descrito anteriormente. O acompanhamento se deu até o 5^o estágio e/ou desaparecimento das larvas. A data de início deste experimento foi sincrônica nos dois tratamentos e correspondeu à data do 3^o dia do experimento envolvendo larvas agrupadas, quando então, as larvas também encontravam-se no final do 1^o estágio. A data de eclosão dos ovos foi considerada como tempo zero. Os dias de observações às plantas, estão indicados no Apêndice VI.

Comparou-se o número de larvas isoladas que sobreviveram com menos e mais de um dia de iniciado o experimento, nos dois tratamentos. Esta comparação foi feita em função de todas as larvas isoladas terem desaparecido das plantas hospedeiras, em borda de mata, 24 horas após iniciado o experimento, e visou averiguar diferenças quanto à sobrevivência das larvas com menos e com mais de um dia de experimento nos dois habitats. Utilizou-se o teste exato de Fisher para verificar a diferença nos dois tratamentos.

Foram calculadas as taxas de sobrevivência das larvas isoladas, em plantas nas clareiras, do 11^o ao 14^o dia de acompanhamento comparando-as às taxas de sobrevivência de larvas agrupadas em plantas nas clareiras e em borda de mata. Assim, foram calculadas as proporções de larvas isoladas sobreviventes nas clareiras e os intervalos de confiança (95%), para os últimos quatro dias de desenvolvimento, como descrito no experimento envolvendo larvas agrupadas.

IV. RESULTADOS

IV.1 Aspectos da Biologia dos imaturos

IV.1.1 Ovos e larvas

As fêmeas de Hypothyris euclea barii colocam ovos agrupados nas folhas de S. asperum. Cada agrupamento de ovos (desova) apresentou em média 60 ovos ($\bar{x} = 60,0$; $s = 26,9$; $n = 373$) variando de 3 a 164. Os ovos quando postos apresentam coloração esbranquiçada tornando-se amarelados à medida que vão se desenvolvendo.

O tempo de desenvolvimento mínimo dos ovos (em geral não foi possível determinar o momento de sua deposição) foi de 2,07 dias ($s = 0,59$) para 27 desovas acompanhadas em laboratório ($n = 1504$ ovos) e de 2,75 dias para 42 desovas acompanhadas no campo ($n = 2050$ ovos).

A fase larval de H. euclea barii, como em outros lepidópteros, compreende cinco estádios. As larvas nos primeiros estádios (1^{a} e 2^{a}) do desenvolvimento são gregárias. A medida que vão desenvolvendo-se, o agregado tende a se dispersar em grupos menores para diferentes folhas.

Em laboratório, o ciclo larval (da eclosão das larvas de 1^{a} estágio ao final do 5^{a}), durou de 10 a 15 dias. A Tabela 1 apresenta o período médio de duração (em dias) e a mortalidade (em percentuais) de cada estágio larval.

Tabela 1 - Desenvolvimento larval de Hypothyris euclea barii em folhas de Solanum asperum, no laboratório. (Nº inicial de larvas de 1º estágio = 180).

ESTADIO	Nº IND/ ESTADIO *	DURAÇÃO (DIAS)		AMPLITUDE (DIAS)	MORTALIDADE (%)
		X	± S		
I	128	2,49	0,50	(2-3)	28,9
II	117	2,49	0,61	(1-4)	8,6
III	104	2,44	0,81	(1-4)	11,1
IV	92	2,38	0,55	(2-4)	11,5
V	73	2,94	0,61	(2-4)	20,6
(I ao V)	73	13,10	1,76	(10-15)	59,4

* Nº ind/estádio= número de indivíduos que concluíram cada estágio.

IV.1.2 Sítios de oviposição

Os ovos de Hypothesis euclea barii foram colocados na superfície inferior de folhas jovens de Solanum asperum. Em 246 desovas registradas de março a agosto de 1989, 78,5% encontravam-se em folhas jovens.

Entre março e julho de 1989, as desovas foram mais frequentes em folhas jovens que em folhas maduras para todos os meses (Fig. 4).

Uma contagem de folhas jovens e maduras, feita em 20 indivíduos de S. asperum com altura entre 1,5 e 2,2 m, durante o mês de julho de 1989, mostrou diferença significativa no número de folhas destas categorias nas plantas ($\bar{x}$ das folhas jovens = $123,4 \pm 51,2$ folhas/planta; $\bar{x}$ das folhas maduras = $156,0 \pm 70,9$ folhas/planta. Teste t pareado, $0,001 < P < 0,01$).

IV.1.3 Predadores e parasitóides

Os principais predadores e parasitóides de larvas e ovos de Hypothesis euclea barii observados foram artrópodes.

Dentre os predadores registrados, os mais comumente observados predando larvas e ovos foram formigas (gêneros Ectatomma, Pseudomyrmex e Pheidole), duas espécies da família Vespidae e hemipteros pentatomídeos do gênero Podisus (Tabela 2).

Foram registradas 5 sub-famílias, representadas por 12 gêneros e 42 morfoespécies de formigas em plantas de Solanum asperum, no período de março de 1989 a junho de 1990. A lista das morfoespécies observadas encontra-se no Apêndice II.

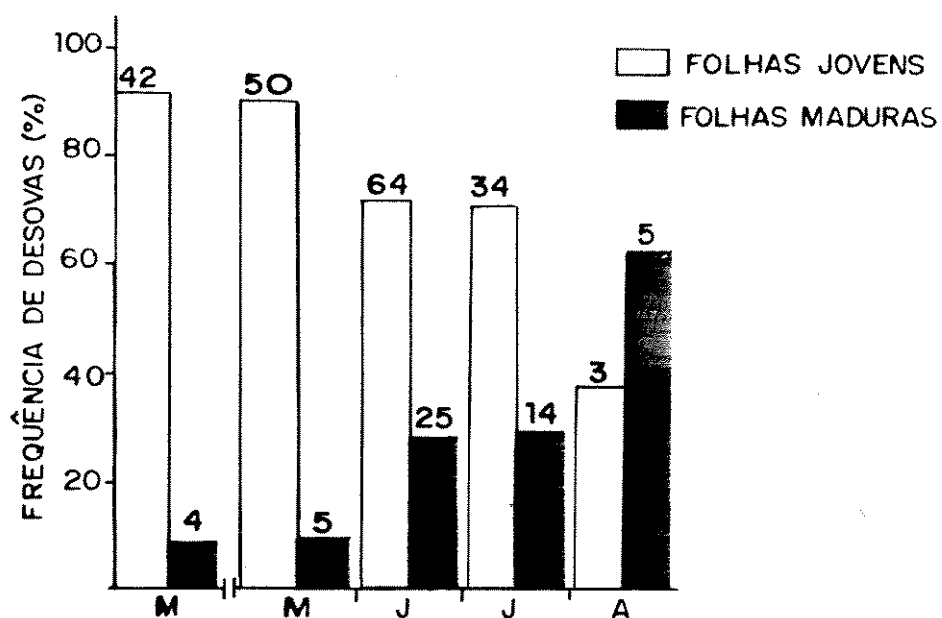


Figura 4 - Frequência de ocorrência, em porcentagem, de desovas de *Hypothenemus euclea barii*, em folhas jovens e maduras de *Solanum asperum* no período de março a agosto de 1989.

Tabela 2 - Artrópodes observados predando ou parasitando os estágios imaturos de Hypothyris euclea barii em Solanum asperum, próximo a Manaus, Am.

ESPÉCIE	ESTAGIO IMATURO ATACADO(*)
PREDADORES	
HYMENOPTERA	
FORMICIDAE	
<u>Ectatomma</u> sp.	L2, L3, L4
<u>Pseudomyrmex</u> spp.	L2, L3
<u>Pheidole biconstricta</u>	Ov, L1
VESPIDAE	
<u>sp. 1</u>	L2, L3, L4
<u>sp. 2</u>	L3, L4
HEMIPTERA	
PENTATOMIDAE	
ASOPINAE	
<u>Podisus connexirus</u>	L3, L4, L5
<u>Podisus thetis</u>	L4, L5
REDUVIIDAE	
<u>sp. 1</u>	L4
ARANEIDA	
<u>sp. 1</u>	L2
PARASITOIDES	
HYMENOPTERA	
BRACONIDAE	
<u>sp. 1</u>	L4

(*) Ov = ovo; L1, L2, L3, L4 e L5 = larvas de 10, 20, 30, 40 e 50 estágio respectivamente.

Todos os gêneros de formigas observados ocorreram com maior frequência durante a estação chuvosa. Crematogaster, Camponotus e Pheidole foram os gêneros mais comumente encontrados nas plantas (Fig. 5).

Tanto formas juvenis ápteras, como adultos alados de Homoptera estiveram associados à Solanum asperum. Em geral os homópteros localizam-se na superfície ventral das folhas junto às nervuras, nas hastes das inflorescências e infrutescências, bem como na base dos frutos. A maioria dos homópteros registrados era assistida por espécies de formigas.

Formigas e homópteros estiveram presentes nas plantas de S. asperum em todos os meses do período de estudo. Houve sincronia com relação aos períodos de maior e menor frequência de ocorrência dos dois grupos de insetos nas plantas (Figs. 6 e 7). Os maiores registros, para ambos os grupos, concentraram-se na época de chuvas. A frequência de ocorrência de formigas e homópteros foi menor na estação seca, à exceção do mês de abril de 1990 (mês chuvoso), no qual registrou-se baixa frequência de homópteros nas plantas.

Ectatomma sp. geralmente encontra-se associada a homópteros situados nas hastes das inflorescências e base dos frutos de S. asperum. Apresenta comportamento de ordenhamento desses homópteros e quando alguma perturbação ocorre na planta geralmente dispersa-se efetuando o patrulhamento dos ramos e folhas. Estas formigas foram observadas predando larvas dos 2^o, 3^o e 4^o estádios, durante este comportamento de patrulha. Em geral, quando encontram um grupo de larvas de Hypothyris capturam uma delas carregando-a nas mandíbulas para fora da planta. Em uma

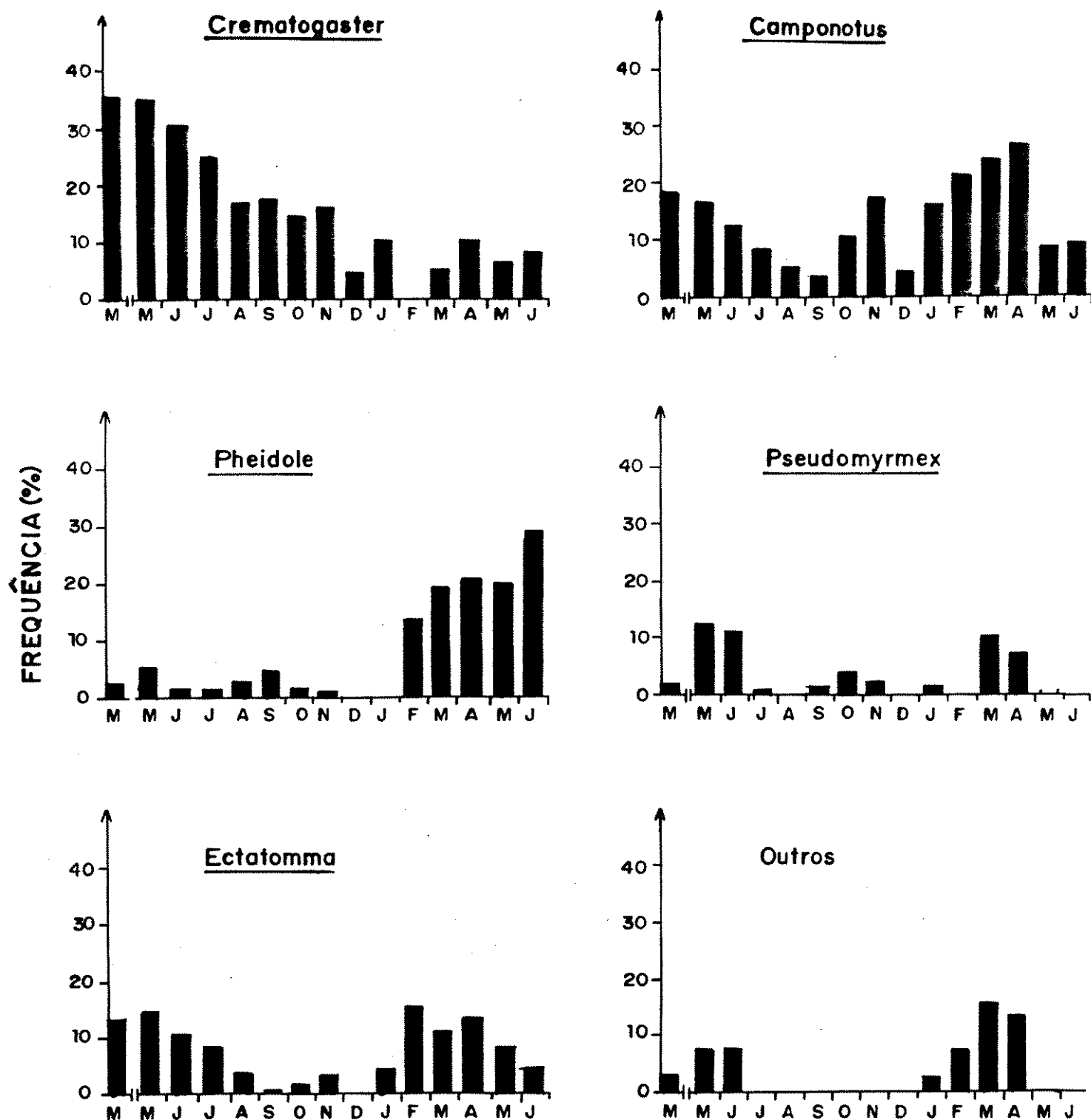


Figura 5 - Porcentagem das plantas de Solanum asperum ocupadas por diferentes gêneros de formigas no período de março de 1989 a junho de 1990.

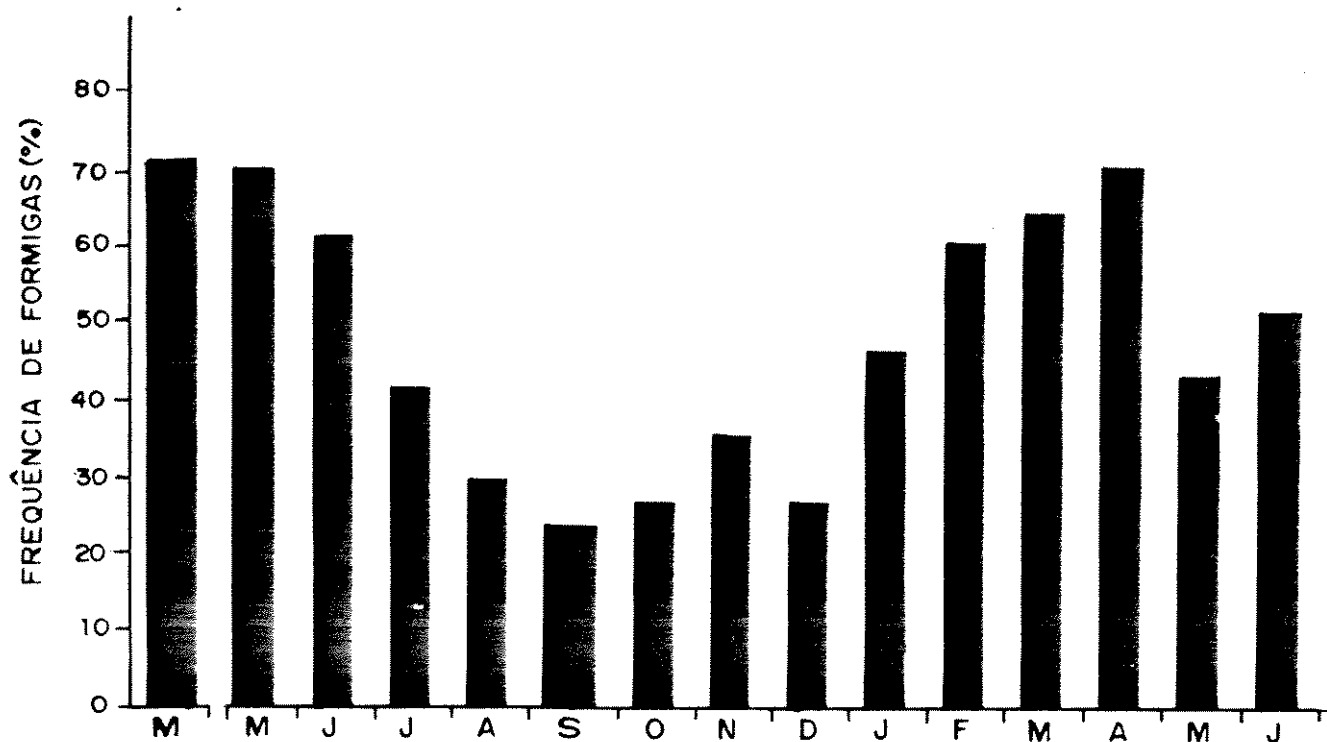


Figura 6 - Frequência de ocorrência de formigas em Solanum asperum no período de março de 1989 a junho de 1990.

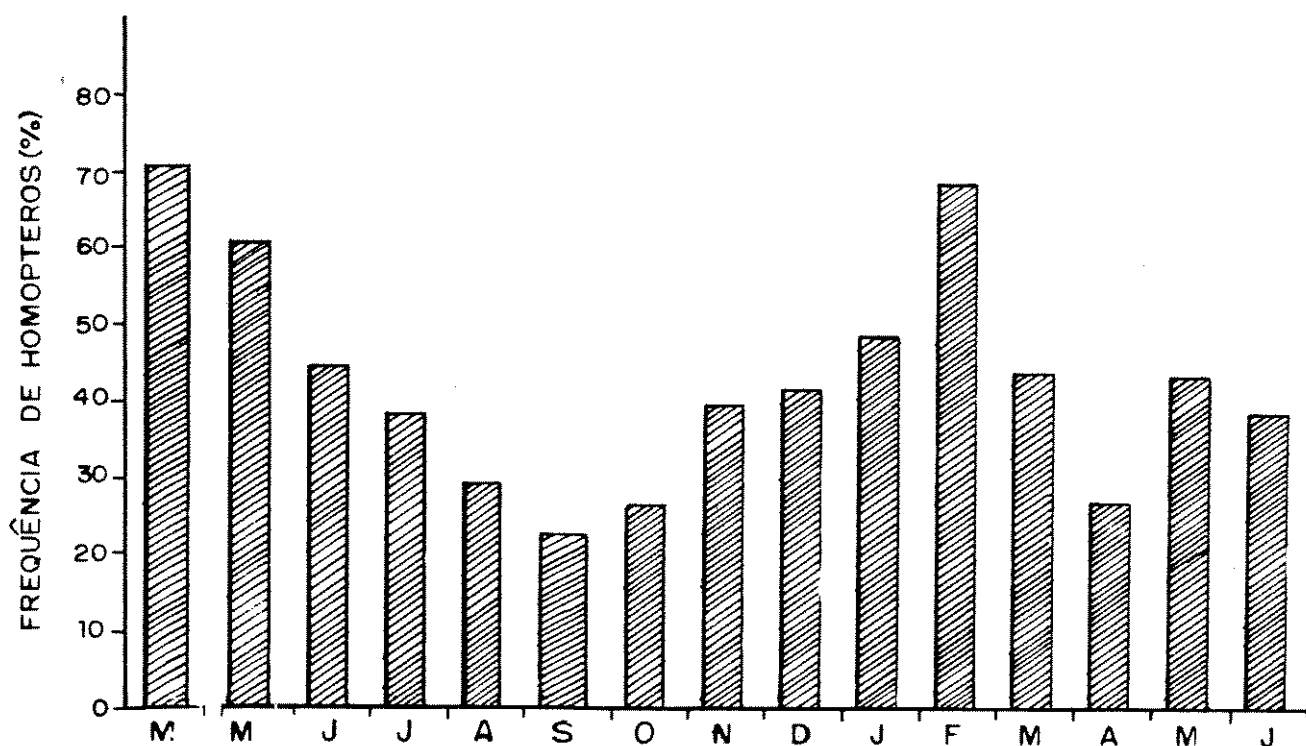


Figura 7 - Frequência de ocorrência de homópteros em Solanum asperum no período de março de 1989 a junho de 1990.

ocasião (22/03/89), uma formiga foi observada capturando e carregando uma larva de 3^o estágio da planta até o ninho, situado a 1,5m da mesma e retornado em seguida à planta.

Formigas do gênero Pseudomyrmex (oito morfoespécies) foram observadas frequentemente nas plantas de S. asperum. As espécies registradas caracterizavam-se pelo comportamento de percorrer tronco, ramos e folhas das plantas com muita rapidez. Nas plantas, não apresentaram comportamento de ordenhamento de homópteros. Duas morfoespécies Pseudomyrmex foram observadas predando larvas de H. euclea barrii, uma de 2^o e outra de 3^o estágio.

Pheidole biconstricta, uma espécie de formiga predadora que constrói ninhos nos ramos e infrutescências de S. asperum, não foi vista ordenhando homópteros. Quando ocorre alguma perturbação na planta, estas formigas apresentam comportamento de patrulhamento e são bastante agressivas. P. biconstricta foi observada predando ovos de uma desova de H. euclea barrii, colocada experimentalmente em uma planta transplantada para uma clareira no interior da mata. Além desta planta, em nenhuma outra observou-se presença de imaturos de H. euclea barrii onde havia P. biconstricta associada. Também não foram observadas outras espécies de formigas em plantas onde P. biconstricta estava presente.

As larvas de H. euclea barrii também foram atacadas frequentemente por vespas. As duas morfoespécies da família Vespidae vistas predando larvas apresentaram comportamento similar. Inicialmente ocorria um voo de reconhecimento ao redor da planta. Em seguida a vespa pousava sobre uma folha e

caminhava para a superfície inferior da mesma à procura de larvas. Quando uma larva ou grupo de larvas era encontrado, geralmente ocorria a predação. A vespa capturava a larva levando-a para um sítio fora da planta onde alimentava-se da mesma. Logo após, a vespa retornava à planta hospedeira à procura de outras larvas. As duas espécies de vespas foram observadas predando larvas de *H. euclea barii* de 2^o, 3^o e 4^o estádios.

As larvas de *H. euclea barii* apresentaram comportamento de fuga à predação tanto por formigas do gênero *Ectatomma* quanto por vespas. Quando um grupo de larvas era atacado, ou mesmo quando alguma perturbação ocorria sobre as folhas nas quais situava-se o grupo de larvas, estas lançavam-se em direção ao solo presas por um fio de seda por elas produzido. Quando a perturbação cessava, os indivíduos retornavam à planta. Durante este comportamento, algumas larvas frequentemente separavam-se do grupo.

Durante o período de desenvolvimento dos imaturos de *H. euclea barii*, foi comum encontrar em *S. asperum* ninfas e adultos dos pentatomídeos *Podisus connexirus* e *Podisus thetis* (Hemiptera). Em geral situavam-se na superfície dorsal das folhas de *Solanum*. Ninfas e adultos foram encontrados no final do ato de predação de larvas de 3^o, 4^o e 5^o, com a probóscide introduzida na presa já morta. Também foram encontrados ovos dos pentatomídeos nas folhas de *S. asperum*. Os ovos agrupados e de coloração esverdeada foram postos na superfície inferior das folhas.

Quanto aos parasitóides, registrou-se apenas uma espécie

da família Braconidae, parasitando larvas de 4^o estágio (Tabela 2).

IV.2 Dinâmica dos imaturos

Os juvenis de Hypothenemus eucles barii foram mais abundantes de março a julho de 1989 (Fig. 8). Em março de 1989, registrou-se a maior densidade de imaturos por planta (48 indivíduos) e uma queda acentuada no tamanho da população ocorreu em agosto do mesmo ano.

O período de estudo englobou parte de uma estação chuvosa (1989), uma estação seca e uma estação chuvosa completa. Notou-se que a maior abundância de juvenis ocorreu durante a estação chuvosa de 1989. Durante a segunda estação de chuvas (final de 1989/1990), apenas registros eventuais de imaturos ocorreram em novembro de 1989, janeiro e março de 1990. Nos demais meses não foram registrados juvenis nas plantas de S. asperum (Apêndice III). As maiores incidências de ataque de imaturos de H. eucles barii às folhas de S. asperum também ocorreram de março a julho de 1989 (Fig. 9). Nos meses de maior ataque (março e junho de 1989), a percentagem de plantas atacadas ficou em torno de 45%.

Quanto à ocorrência de cada estágio imaturo (ovo e larvas do 1^o ao 5^o estágio), a maior abundância de ovos ocorreu no mês de junho de 1989 (23,9 ovos/planta). As larvas de 1^o, 2^o e 3^o estágios foram mais abundantes durante o mês de março de 1989 apresentando densidades de 13,0, 12,6 e 4,2 larvas/planta, respectivamente (Fig. 10). As larvas de 4^o e 5^o estágios, sempre raras, apresentaram densidades uniformes no período compreendido entre março e julho de 1989.

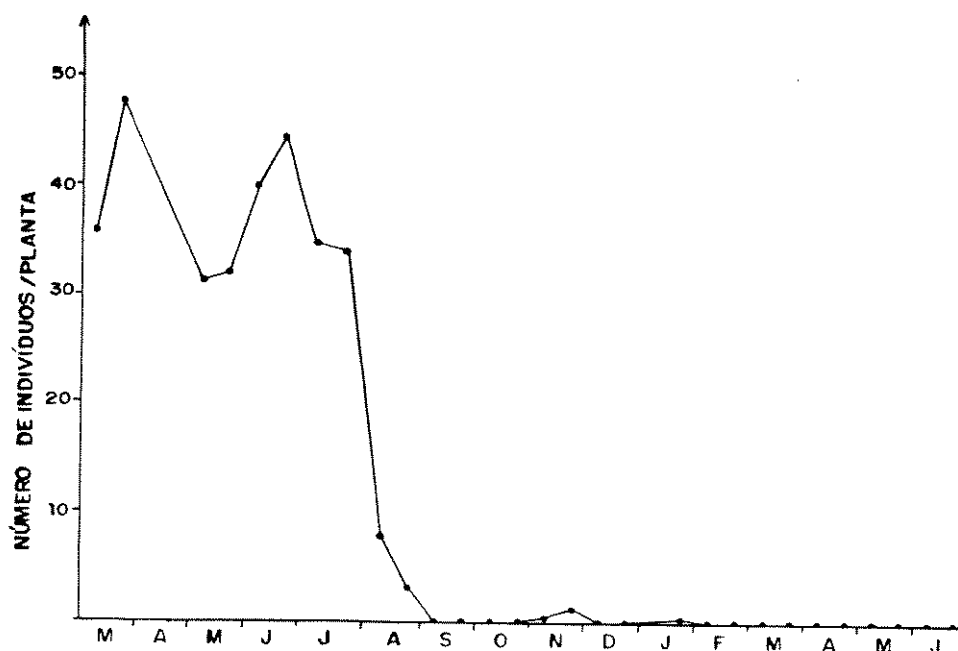


Figura 8 - Densidade de ovos e larvas de *Hypothyris euclea barii* em *Solanum asperum*, no período de março de 1989 a junho de 1990.

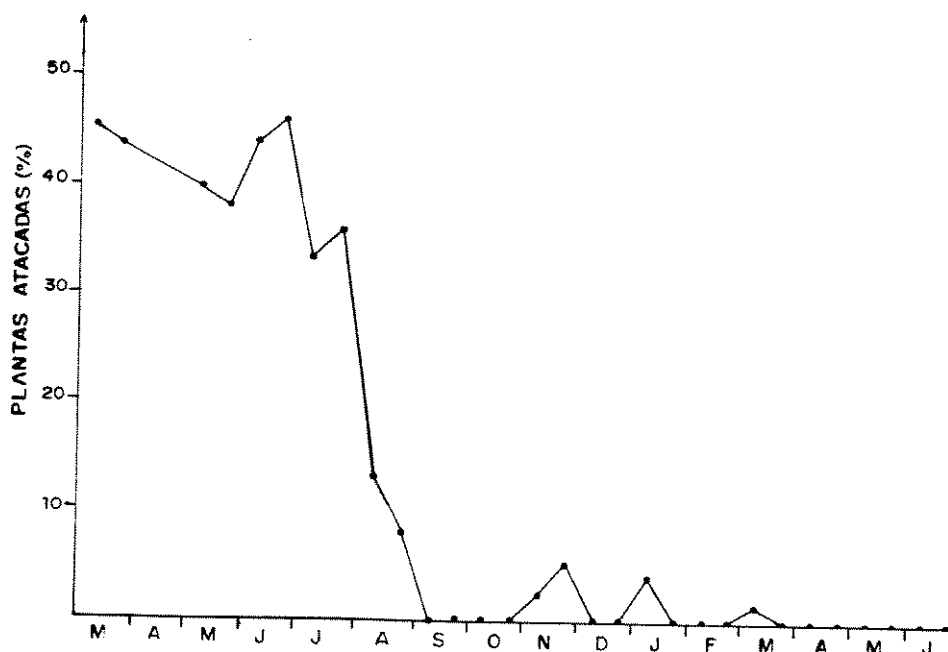


Figura 9 - Porcentagem de plantas de *Solanum asperum* contendo ovos e larvas de *Hypothyris euclea barii* no período de março de 1989 a junho de 1990.



Figura 10 - Densidade dos estádios imaturos de *Hypothyris euclea barii* em *Solanum asperum* no período de março de 1989 a junho de 1990.

Utilizando-se como índice a proporção de larvas de 3^o, 4^o e 5^o estádios, comparado a proporção de ovos e larvas de 1^o e 2^o estádios, $P(3^o, 4^o, 5^o)/P(0, 1^o, 2^o)$, verificou-se que para cada mês, de março a agosto de 1989, a razão foi baixa variando de 0,06 a 0,25. Isto indica que a sobrevivência total de imaturos de *H. euclea barii*, em geral, foi baixa. Esta baixa taxa de recrutamento é percebida na geração seguinte quando observa-se uma redução marcante do tamanho da população de imaturos (final de 1989 e em 1990). É possível que o baixo recrutamento altere o padrão de utilização da planta hospedeira pelo ithomiíneo, gerando ciclos populacionais.

Os meses de fevereiro e maio de 1989 (meses que antecederam aos de maior registro de juvenis de *H. euclea barii*) foram os que apresentaram os maiores índices de pluviosidade no ano de 1989 (428 e 460 mm respectivamente).

IV.3 Estratégia Reprodutiva

IV.3.1 Ovos e larvas agrupadas em plantas isoladas e agrupadas

A sobrevivência de grupos de ovos e larvas de *Hypothyris euclea barii* colocados experimentalmente em plantas de *Solanum asperum*, foi comparada entre plantas isoladas em clareiras e plantas agrupadas em borda de mata.

No tratamento envolvendo ovos e larvas agrupados em plantas isoladas (nas clareiras), 5 das 15 desovas apresentaram larvas sobreviventes até o quinto estágio. De um total de 742 ovos que eclodiram em 10 plantas, o número de larvas

sobreviventes até o quinto estágio foi de 15. A taxa de sobrevivência de larvas agrupadas, em plantas situadas nas clareiras foi de aproximadamente 2%.

Na maioria das desovas experimentalmente colocadas em plantas situadas nas clareiras, houve uma queda acentuada na taxa de sobrevivência de larvas, nos primeiros três dias do experimento, o que pode indicar uma intensidade alta de mortalidade durante o 1^o estágio larval (Apêndice IV).

No tratamento envolvendo ovos e larvas agrupados, em plantas agrupadas em borda de mata, a mortalidade foi de 100%. Nas 20 desovas (937 ovos eclodidos) acompanhadas em 15 plantas, nenhuma das larvas conseguiu atingir o último estágio de desenvolvimento.

Como no experimento com larvas agrupadas em clareiras, a taxa de mortalidade de larvas nas plantas situadas em borda de mata também foi mais pronunciada durante o 1^o estágio de desenvolvimento (Apêndice V).

Os resultados obtidos nos tratamentos envolvendo ovos/larvas agrupadas mostraram diferença significativa ($p < 0,05$) quanto ao número de desovas com larvas sobreviventes até o 5^o estágio, em plantas distribuídas isoladamente e em grupo (Teste exato de Fisher, $p = 0,0093$).

As taxas de sobrevivência de larvas agrupadas calculadas para cada dia entre o 11^o e o 14^o dia de desenvolvimento também foram significativamente diferentes em plantas na borda de mata e em clareiras (os intervalos de confiança de 95% para porcentagem de sobrevivência em cada tratamento não se sobrepõem, sendo portanto diferentes ao nível ($p < 0,05$) de 5%, Tabela 3).

Os conjuntos de curvas de sobrevivência de larvas agrupadas em plantas isoladas e agrupadas, pareceram diferentes entre si (Fig. 11). Em clareiras, as curvas de sobrevivência apresentaram grande diversidade (Fig 11a), enquanto no conjunto de curvas para larvas agrupadas em borda de mata, basicamente são distinguidos dois tipos de curvas (Fig. 11b).

IV.3.2 Larvas isoladas em plantas isoladas e agrupadas

Larvas isoladas de Hypothyris euclea barii apresentaram sobrevivência em plantas de Solanum asperum situadas em clareiras. De 36 larvas acompanhadas nestas plantas, 5 alcançaram o 5^o estágio, sendo consideradas sobreviventes. A taxa de sobrevivência de larvas isoladas nas clareiras nos últimos dias de desenvolvimento foi de 13,9% nos 11^o e 12^o dias e 8,3% durante os 13^o e 14^o dias (Tabela 3).

Das 68 larvas distribuídas isoladamente em folhas de 17 plantas em borda de mata, todas desapareceram das plantas 24 horas após o início do experimento.

Os dados obtidos nos tratamentos envolvendo larvas isoladas, mostraram diferença significativa quanto ao número de larvas sobrevivendo com 1 ou mais dias e com menos de 1 dia após iniciado o experimento, em plantas situadas em clareiras e em borda de mata (Teste exato de Fisher, $p < 0,001$).

As proporções de larvas isoladas sobreviventes do 11^o ao 14^o dia de desenvolvimento foi significativamente maior que as proporções de larvas agrupadas que sobreviveram nos mesmos dias, em clareiras e borda de mata (Tabela 3). É possível que larvas

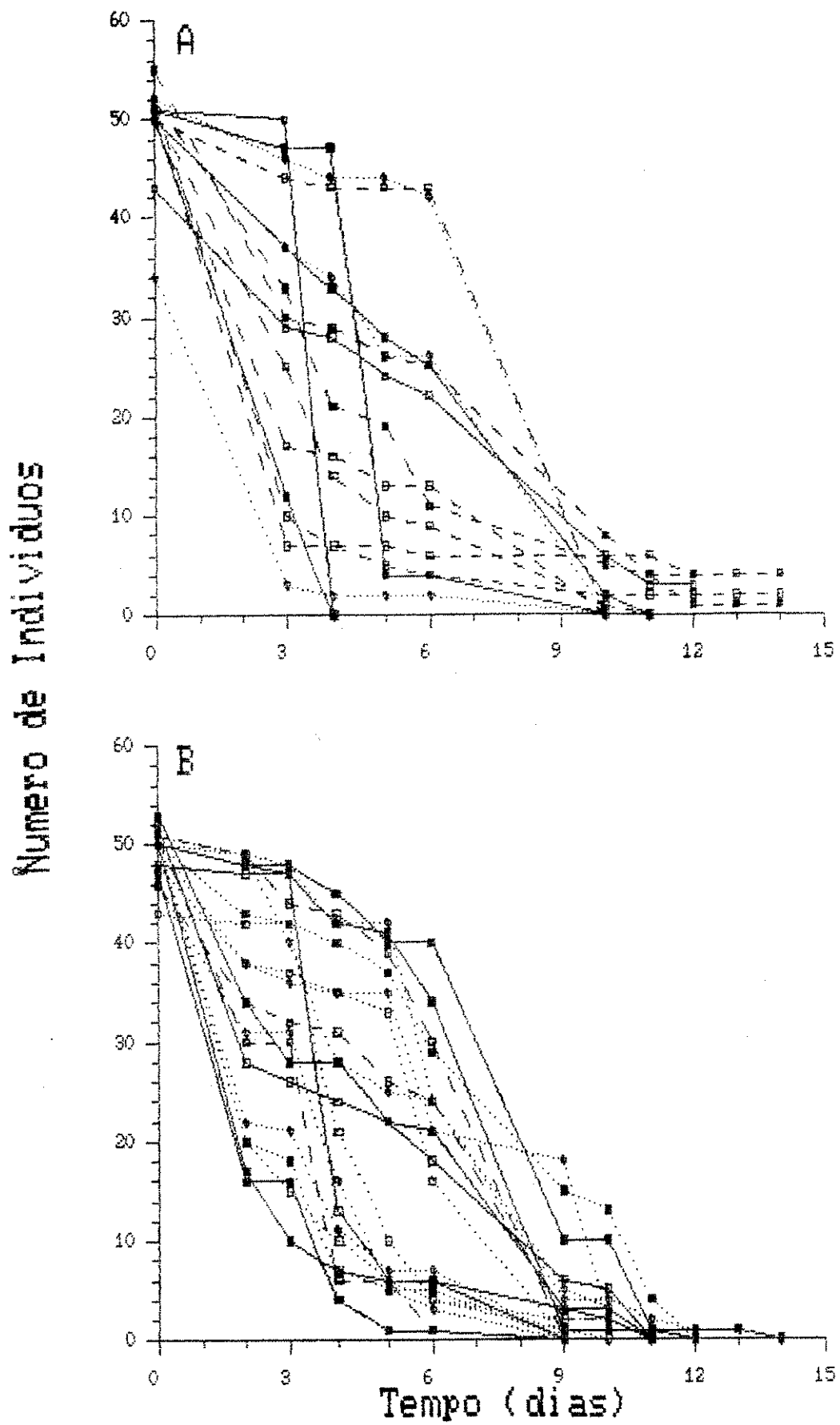


Figura 11 - Curvas de sobrevivência de larvas agrupadas de *Hypothyris euclea barrii* em plantas de *Solanum asperum* situadas em (A) Clareiras e (B) Borda de mata.

Tabela 3 - Sobrevivência de larvas de Hypothesis euclea barii em Solanum asperum situados em clareiras e borda de mata do 110 ao 140 dia de desenvolvimento (IC = intervalo de confiança de 95%).

Habitat	inicial	Larvas Sobreviventes											
		110 dia			120 dia			130 dia			140 dia		
		Nº	%	IC(%)	Nº	%	IC(%)	Nº	%	IC(%)	Nº	%	IC(%)
Borda	987	8	0,81	(0,41-1,59)	2	0,20	(0,06-0,73)	2	0,20	(0,06-0,73)	0	0	—
(*)													
Clareira	742	19	2,56	(1,65-3,96)	14	1,89	(1,13-3,14)	14	1,89	(1,13-3,14)	14	1,89	(1,13-3,14)
(*)													
Clareira	36	5	13,9	(6,08-28,66)	5	13,9	(6,08-28,66)	3	8,33	(2,87-21,83)	3	8,33	(2,87-21,83)
(**)													

(*) Larvas agrupadas.

(**) Larvas isoladas.

isoladas sobreviveram melhor que larvas agrupadas, em clareiras, por estarem mais "diluídas" nas plantas isoladas, comparado às larvas agrupadas. Talvez este efeito tenha dificultado ainda mais a detecção das larvas isoladas pelos predadores.

Entretanto, deve-se considerar também que os imaturos isolados foram introduzidos nas plantas com idade "avançada" (final do 1^o estágio), podendo assim escapar de uma fase potencialmente vulnerável a uma larva isolada.

Os resultados obtidos nos experimentos com larvas isoladas e agrupadas, em situações de plantas isoladas e agrupadas permite concluir que: (1) Tanto imaturos de H.euclea barii agrupados como imaturos isolados sobreviveram melhor em planta hospedeira em clareiras; (2) Em clareiras, a sobrevivência de larvas isoladas foi melhor que a sobrevivência de larvas agrupadas.

V. DISCUSSÃO

V.1 Aspectos da biologia dos imaturos

O hábito de colocar ovos agrupados na superfície inferior das folhas de suas plantas hospedeiras é uma característica predominante em Hypothyris euclea conforme estudos realizados na Costa Rica e nas proximidades de Manaus, Amazonas (Gilbert, 1969; Young, 1977; Vasconcellos-Neto, 1980 e presente estudo). No Equador, entretanto, Hypothyris euclea peruviana coloca seus ovos isoladamente na superfície ventral das folhas de S. bicolor (Drummond, 1976). Tais constatações demonstram a plasticidade genética de Hypothyris euclea quanto a sua oviposição, dependendo da localidade e, provavelmente, das estratégias reprodutivas favorecidas por diferentes habitats. A Tabela 4 resume os dados referentes à oviposição e desenvolvimento em Hypothyris euclea, em localidades distintas.

Quanto ao tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos, foi registrado para Hypothyris euclea barri um tempo mínimo de duração do estágio ovo em torno de 3 dias. Os tempos de geração dos estágios imaturos registrados para os ithomíneos em geral, representam apenas estimativas, uma vez que os ovos acompanhados são provenientes de coletas feitas no campo, o que em sua maioria não permite precisar a data exata da oviposição (Drummond, 1976). Por esta razão, neste trabalho, avaliei somente o tempo mínimo de duração (período compreendido entre o momento da coleta da desova e a eclosão dos ovos) do estágio ovo. Segundo Drummond (1976), o

Tabela 4 - Parâmetros de oviposição e tempo de desenvolvimento dos imaturos de três subespécies de Hypothesis euclea em localidades distintas. (Modificado de Drummond, 1976).

SUBESPÉCIE	Nº MÉDIO DE OVOS/DESOVA (N)	TAMANHO DA DESOVA (RANGE)	TEMPO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS)			LOCALIZAÇÃO DOS IMATUROS NA		IDADE FOLIAR		PLANTA HOSPEDEIRA	LOCALIDADE	PONTE
			OVOS	LARVAS	PUPAS	TOTAL	SUPERF. DAS FOLHAS	OVOS	LARVAS			
<u>bari</u>	60 (373)	(3-164)	3(*)	10-15	?	?	VENTRAL	J(**)	?	S. <u>asperum</u>	Norte de Manaus, AM.	Presente estudo
<u>leucania</u>	75	?	?	?	?	?	"	M	M	S. <u>rugosum</u>	Prov. Heredia, Costa Rica	Gilbert, 1969
	120 (7)	?	?	?	?	?	"	M	M	S. <u>rugosum</u>	Prov. Puntarenas, Costa Rica	Gilbert, 1969
	?	(40-90)	4 a 5	?	?	22	"	M	M	S. <u>rugosum</u>	Prov. Heredia, Costa Rica	Young, 1977
<u>peruviana</u>	1 (?)	sem variação	5	17	7	29	"	?	?	S. <u>bicolor</u>	Limoncacha, Equador	Drummond, 1976

(*) - Tempo de duração mínima

(**) - Categoria etária foliar predominante

J - Folha jovem

M - Folha madura

? - Sem dados disponíveis.

período de incubação dos ovos dos ithomíneos em geral é de 5 a 8 dias, raramente excedendo a uma semana.

Quanto ao tempo de duração do estágio larval, os resultados encontrados para *H. euclea barii* também estão de acordo com os apresentados para *H. euclea peruviana* no Equador. As espécies de ithomíneos apresentam cinco estádios em sua fase larval, ocorrendo variação quanto ao tempo de duração da fase de 11 dias a aproximadamente um mês (Drummond, 1976).

Ao contrário do registrado para outras subespécies (*leucania* e *peruviana*) de *Hypothyris euclea* e espécies de ithomíneos na Costa Rica e Equador (Gilbert, 1969; Drummond, 1976 e Young, 1977), os sítios de oviposição de *H. euclea barii*, neste estudo, localizaram-se predominantemente em folhas jovens de sua planta hospedeira.

Drummond (1976), sugeriu que a localização da maioria dos ovos de ithomíneos em folhas maduras, estaria ligada a possíveis mudanças químicas relacionadas à idade das folhas de suas plantas hospedeiras, tornando folhas maduras mais atraentes a herbívoros.

Entretanto, dada uma disponibilidade equitativa de recursos aparentes e não aparentes (folhas maduras e jovens) nas plantas, herbívoros monófagos-oligófagos tendem a preferir folhas jovens, baseado na facilidade de digestão e altas concentrações de água e nitrogênio, apesar das defesas químicas qualitativas presentes (Cates, 1980). O autor sugere dessa forma, uma adaptação de herbívoros especialistas às defesas qualitativas presentes em recursos não aparentes. Assim sendo, várias características das plantas e suas folhas como teor de água e nitrogênio, cor, forma, pilosidade, conteúdo de fibras e presença

de formigas, além das defesas químicas, devem ser consideradas no sentido de se entender o processo envolvido na determinação da escolha de sítios específicos para oviposição, em borboletas (Chew & Robbins, 1984).

Estudos realizados na Costa Rica demonstraram que folhas maduras e plantas de floresta maduras são melhor defendidas contra ataque de herbívoros, quando comparadas a folhas jovens e plantas pioneiras características dos primeiros estágios da sucessão (Coley, 1980, 1982).

Embora no presente estudo, a disponibilidade de folhas jovens e maduras de *S. asperum* tenha sido avaliada apenas no mês de julho de 1989, os resultados sugerem uma preferência de *H. euclea barri* por sítios de oviposição localizados em folhas jovens. Observa-se, entretanto, que ao longo do período de oviposição (março a agosto de 1989), houve um aumento na proporção de folhas maduras utilizadas por *H. euclea* para desovar (Fig. 4). Isto pode estar relacionado à uma diminuição da disponibilidade de folhas jovens, em função da fenologia da planta, levando à uma saturação dos sítios utilizados para oviposição e consequentemente ao aumento de folhas maduras utilizadas.

H. euclea barri, em seus estágios imaturos, pode ser considerado um herbívoro especialista (sensu Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976). São conhecidas apenas duas plantas hospedeiras, ambas do gênero *Solanum* (Brown Jr., 1987; Drummond & Brown Jr., 1987). Tal fato, aliado à preferência das fêmeas adultas pela escolha de sítios de oviposição situados em folhas jovens

confirmaria a hipótese que considera herbívoros especialistas adaptados às defesas qualitativas presentes em recursos não aparentes (Cates, 1980).

A ação de inimigos naturais (predadores, parasitóides e parasitas) tem sido considerada como fator importante na regulação de populações de borboletas nos trópicos (Gilbert, 1969; Brown Jr. & Vasconcellos Neto, 1976; Young & Moffett, 1979; Monteiro, 1981). Gilbert (1969) observou que o principal fator de mortalidade em larvas de uma população de Hypothyris euclea, na Costa Rica, foi predação por formigas dos gêneros Ectatomma e Solenopsis, além de vespas. Para o autor, insetos sociais provavelmente constituem os principais predadores de ithomiíneos bem como da maioria das borboletas tropicais (Gilbert, 1969).

Na região de Manaus, Amazonas, formigas e vespas são comumente encontradas em S. asperum ou próximo às plantas, podendo ser considerados importantes predadores de imaturos de H. euclea barii (Vasconcellos-Neto, 1986, 1991; presente estudo).

Oliveira (1985) registrou, numa localidade próxima a Manaus, 34 espécies de formigas associadas a Solanum asperum. No presente estudo, foram registradas 42 espécies de formigas em S. asperum, dentre as quais apenas quatro foram observadas predando imaturos de H. euclea barii.

Formigas comumente apresentam associações mutualísticas com insetos da ordem Homoptera que produzem exsudatos ricos em carboidratos (Way, 1963). Tais secreções representam uma fonte renovável de alimentos, importante para muitas espécies de formigas que ordenham estes insetos. Em contrapartida, os homópteros geralmente recebem proteção das formigas contra

inimigos naturais (Carrol & Janzen, 1973). Em algumas circunstâncias, todavia, os homópteros podem ser predados pelas formigas (Buckley, 1987).

A sincronia entre as fenologias das formigas e homópteros em Solanum asperum sugere que a maioria das espécies de formigas esteve associada aos homópteros nas plantas.

Mutualismo indireto entre formigas e plantas, a partir da associação entre formigas e homópteros, pode diminuir a herbivoria em plantas (Messina, 1981; Fritz, 1983). Por outro lado, Fritz (1983) estudando um sistema planta-formiga-homoptera, observou que aparentemente as plantas não eram sempre beneficiadas.

Embora este estudo não pretendesse avaliar os efeitos do mutualismo entre formigas e homópteros sobre as plantas, as observações sugerem que a maioria das espécies de formigas registradas em S. asperum utilizavam oportunisticamente os recursos oferecidos pelos homópteros e pelas plantas indiretamente. Efeitos benéficos para as plantas, decorrentes da interação formigas-homopteros, provem apenas das formigas que ordenham homópteros e predam herbívoros, como em Ectatomma sp. Dessa forma, os homópteros presentes em S. asperum, poderiam ser considerados como um componente do sistema defensivo da planta, como sugeriram Price et. al. (1980) para o terceiro nível trófico, uma vez que, além de espécies oportunistas, atraem predadores efetivos como as formigas dos gêneros Ectatomma e Pseudomyrmex.

A variação sazonal em abundância de homópteros e formigas

nas plantas, relacionadas às mudanças populacionais no ithomiíneo mostrou que em 1989, o período de maior abundância de formigas e homópteros foi sincrônico com o de maior densidade de imaturos de *H. euclea barii* nas plantas. O período de maior abundância de homópteros em 1989, possivelmente esteve relacionado à fase de maior produção de folhas jovens em *S. asperum*. Assim, as maiores abundâncias de homópteros e imaturos de *H. euclea barii* em 1989, deve explicar a alta abundância de formigas na planta hospedeira no mesmo período, uma vez que a maioria das espécies de formigas registradas, estava associada a homópteros e algumas eram predadoras dos imaturos de *H. euclea barii*. Possivelmente a alta abundância de formigas nas plantas no mesmo ano contribuiu para o baixo recrutamento de *H. euclea barii* acarretando em redução do tamanho da população na geração seguinte.

A predação de imaturos de *H. euclea barii* também ocorreu pela ação de insetos não associados a homópteros (duas espécies de vespas, hemipteros pentatomídeos e a formiga *Pheidole biconstricta*).

Insetos parasitóides, principalmente da ordem Hymenoptera, exercem papel importante na redução de populações de insetos fitófagos (Lawton & McNeill, 1979). Embora não se tenha quantificado a influência dos parasitóides braconídeos sobre as larvas de *H. euclea barii*, as observações levam a supor que, provavelmente, a pressão por eles exercida se refletiu menos intensamente sobre a população de larvas do que o efeito exercido pelos predadores. Poucas larvas de *H. euclea barii* foram encontradas parasitadas. Entretanto, certamente ocorrem variações temporais e espaciais quanto à intensidade da pressão

de predação e parasitismo sobre a população de imaturos de *H. euclea barii* (Vasconcellos-Neto, com. pess.).

V.2 Dinâmica dos estágios imaturos

A utilização de *S. asperum*, como planta hospedeira por *H. euclea barii* foi eventual, coincidindo com uma estação chuvosa do período de estudo. A maior abundância de juvenis de *Hypothyris euclea barii* ocorreu durante a estação chuvosa de 1989. Nos períodos mais secos, houve uma redução de juvenis, chegando ao desaparecimento total em alguns meses.

Nas regiões tropicais, umidade e precipitação parecem ser os fatores climáticos primordiais na determinação dos padrões sazonais de distribuição de muitas espécies de insetos (Wolda, 1988).

Embora associações entre alternâncias de períodos chuvosos e secos com o início e término de atividades sazonais, em insetos, tenham sugerido uma relação de causa e efeito; na maioria das vezes, precipitação bem como outros fatores climáticos, raramente têm sido comprovados como determinantes de tal causalidade. Em geral, são apenas inferidos como tal (Wolda, 1989).

A taxa bruta de oviposição de *H. euclea barii* foi sazonal apresentando sincronia com o período de chuvas no ano de 1989. Possivelmente, isto ocorreu devido à ação direta dos fatores climáticos (como umidade e temperatura) sobre a densidade de imaturos nas plantas. Entretanto, a variação sazonal em densidade de imaturos, pode estar refletindo indiretamente o

efeito de fatores climáticos sobre a população da planta hospedeira. Embora não se tenha avaliado as fenologias foliar, da floração e frutificação de *S. asperum*, é possível que o período de reprodução de *H. euclea barii* tenha coincidido com o de maior disponibilidade de folhas nas plantas, e nesse sentido também seriam necessários dados sobre a abundância de adultos.

Vasconcellos-Neto (1980) constatou que as fenologias dos estágios imaturos de cinco espécies de Ithomiinae na região de Sumaré, SP, e de suas plantas hospedeiras parecem ser reciprocamente influenciadas.

A dinâmica dos imaturos de *Hypothyris euclea barii* observada neste estudo, comparada à dos ithomiíneos *Mechanitis polymnia*, *Mechanitis lysimnia* e *Hypothyris ninonia* na região de Sumaré, SP, mostrou que todas as espécies reproduzem-se na estação chuvosa e apresentam redução e/ou interrupção dos períodos reprodutivos durante a estação seca (Vasconcellos-Neto, 1980).

Com relação aos fatores climáticos, não foram observadas, no período de estudo, alterações quanto à precipitação e temperatura média mensais do padrão geral registrado para a região, nos últimos oito anos anteriores ao estudo (Figs. 2 e 3); que justificassem a redução do tamanho da população e da atividade reprodutiva da borboleta nas áreas de estudo, durante o segundo período chuvoso.

É possível que a redução acentuada do tamanho da população de imaturos de *H. euclea mbarii*, no segundo período chuvoso do estudo, esteja ligado à baixa taxa de recrutamento na geração

anterior , alterando o padrão de utilização da planta hospedeira pelo ithomíneo e fazendo com que a população apresente ciclos irregulares.

Observou-se também no decorrer do trabalho, uma modificação na fisionomia e estrutura da vegetação secundária de borda de mata , em função do processo de sucessão. No início do estudo, S. asperum era espécie bastante abundante e dominante nas áreas. Com o passar do tempo, espécies de porte arbóreo (principalmente do gênero Vismia), tornaram-se mais abundantes, predominando na vegetação. Com isso, os indivíduos de S. asperum tornaram-se menos "aparentes" e em muitas vezes, em função do sombreamento causado pelas espécies arbóreas, muitos indivíduos morriam.

O processo de sucessão secundária em regiões de florestas tropicais na Amazônia apresenta um padrão geral onde inicialmente estabelecem-se espécies herbáceas (Compositae, Graminae, Cyperaceae e Helichoniaceae), seguido por espécies arbustivas (Solanaceae, Rubiaceae e Compositae) e nos estágios mais avançados, a predominância é de espécies arbóreas (Annonaceae, Guttiferae, Leguminosae, Moraceae, Tiliaceae e Ulmaceae) (Uhl et al., 1981; Dantas, 1989).

A diminuição na abundância de S. asperum e aumento na biomassa de outras espécies em função do processo sucessório, ao longo do estudo, tornou a planta menos "aparente". Isto pode ter contribuído para a diminuição da população de H. euclea barii observada durante a segunda estação chuvosa e conseqüentemente a oviposição pela população. É interessante notar que durante a segunda estação chuvosa do período de estudo, não apenas a

abundância de imaturos de *H. euclea barri* diminuiu, mas também os adultos praticamente desapareceram das áreas de estudo.

V.3 Estratégia reprodutiva

A reprodução nas borboletas inclui, em geral, o acasalamento, localização das plantas hospedeiras e o ajuste do tamanho da ninhada à disponibilidade do alimento (Vasconcellos-Neto, 1991).

Neste trabalho, as discussões concernentes à estratégia reprodutiva de *H. euclea barri* e ithomiíneos em geral, relacionam-se apenas ao tamanho da ninhada.

Embora a maioria das espécies de borboletas coloque ovos isolados, fêmeas de muitas espécies colocam ovos agrupados em suas plantas hospedeiras (Chew & Robbins, 1984). Os fatores que levam algumas espécies de borboletas a agrupar seus ovos, enquanto outras os colocam isoladamente, têm recebido considerável atenção (Rathcke & Poole, 1975; Young & Moffet, 1979; Stamp, 1980; Ito *et. al.*, 1982; Vasconcellos-Neto, 1980; 1986; Courtney, 1984).

Rathcke & Poole (1975) sugeriram que o hábito gregário das larvas e consequentemente o hábito de colocar ovos agrupados em *Mechanitis isthmia* (Ithomiinae) teriam evoluído como uma adaptação para vencer os tricomas e espinhos presentes em suas plantas hospedeiras. Young & Moffet (1979), sugerem que as espécies de ithomiíneos com ovos agrupados estão, de modo geral, associadas a plantas com tricomas e espinhos, enquanto espécies que colocam ovos isolados, frequentemente usam solanáceas com

folhas glabras. Os autores sugeriram que o agrupamento de ovos e o hábito gregário das larvas, teriam evoluído no sentido de garantir um número mínimo de larvas capaz de cooperarem na alimentação, permitindo a estas larvas explorarem recursos impenetráveis a larvas solitárias.

No presente trabalho, os resultados obtidos de experimentos realizados com larvas isoladas de *H. euclea barii* em plantas de *S. asperum* situadas em clareiras mostraram que larvas deste ithomiíneo, a partir do final do 1^o estágio são capazes de desenvolverem-se de forma isolada nas folhas pilosas de sua planta hospedeira.

Também durante estes experimentos, foram registrados ovos isolados de *Hypothyris ninonia completa* sob as folhas de *S. asperum* nas clareiras. Os ovos isolados foram coletados e as larvas após a eclosão desenvolveram-se em folhas de *S. asperum* até o 5^o estágio, empulpendo em seguida. Tais observações demonstram que larvas isoladas de ithomiíneos, inclusive as de espécies com larvas gregárias, são capazes de explorar folhas com tricomas, refutando as hipóteses de Rathcke & Poole (1975) e Young & Moffet (1979), quando aplicadas às duas espécies de *Hypothyris* que alimentaram-se de *S. asperum* neste estudo. Benson *et al.* (1976) também observaram que larvas de algumas espécies de heliconiíneos, cujos ovos podem ser solitários, alimentam-se satisfatoriamente em *Passiflora adenopoda*, planta hospedeira com tricomas. No Panamá, larvas de 2^o e 3^o estágios de *Mechanitis isthmia*, desenvolveram-se bem quando colocadas individualmente em suas plantas hospedeiras da família Solanaceae que possuem

espinhos nas folhas (Chew & Robbins, 1984).

Tricomas e espinhos apresentam variadas funções nas plantas. Em algumas espécies podem constituir mecanismos de defesa contra herbívoros (Gilbert, 1971; Levin, 1973), porém, primariamente, em outras podem representar apenas adaptações fisiológicas das folhas (Vasconcellos-Neto, 1980, 1986).

Stamp (1980) destacou vários fatores que favoreceriam o agrupamento de ovos em borboletas. Os mais importantes seriam: (1) A diminuição do tempo necessário para oviposição (quando as plantas hospedeiras são escassas e o risco de predação durante o voo de oviposição é alto). Courtney (1984) também considera este fator sugerindo que a evolução do agrupamento de ovos em borboletas ocorreria em função do aumento na fecundidade das fêmeas como um resultado da diminuição do tempo de procura de sítios para oviposição. (2) Diminuição da superfície de ovos exposta a condições ambientais ou a inimigos naturais. (3) Aumento do efeito de coloração aposemática quando ovos são tóxicos ou impalatáveis. Courtney (1984), considerou esta hipótese improvável na evolução da tática de oviposição agrupada. Segundo o autor, aposematismo e cooperação larval teriam evoluído secundariamente ao agrupamento de ovos; e (4) Aumento da taxa de sobrevivência de larvas através de cooperação na alimentação, ou redução de ataques por parasitóides ou predadores (no caso de espécies que fabricam teias comuns).

Considerando-se tais fatores com relação a Hypothyris euclea é possível que o primeiro tenha alguma importância na evolução do agrupamento de ovos nesta espécie uma vez que em seu habitat original a planta hospedeira deste ithomiíneo apresenta

distribuição esparsa, entretanto o presente estudo carece de dados sobre os adultos. O segundo e terceiro fatores mencionados não parecem relevantes em *H. euclea barrii* uma vez que os ovos são colocados lado a lado com uma certa distância um do outro, além de não apresentarem coloração de advertência. Com relação ao quarto fator, é possível que cooperação na alimentação tenha favorecido sobrevivência e crescimento de larvas gregárias de *H. euclea barrii* em comparação a larvas solitárias, pelo menos nos dias iniciais após a eclosão, em plantas situadas em borda de mata.

Chew & Robbins (1984) e Courtney (1984) não acham que este seja um fator importante para explicar as vantagens de agrupamento de ovos em borboletas no geral. Para os autores cooperação na alimentação seria uma consequência e não a causa de agrupamento de ovos. O experimento realizado com larvas isoladas e agrupadas de *H. euclea barrii* em borda de mata mostrou que neste habitat, onde as condições microclimáticas (principalmente temperatura e insolação) parecem estressantes para uma espécie de interior de mata como *H. euclea*, larvas isoladas de final de 1^o estágio não conseguiram se estabelecer nas plantas, desaparecendo todas 24 horas após iniciado o experimento; enquanto larvas gregárias de desovas colocadas nas plantas conseguiram se estabelecer e desenvolveram-se bem. Nestas condições microclimáticas, cooperação na alimentação provavelmente está favorecendo o estabelecimento e desenvolvimento das larvas gregárias em borda de mata, quando comparadas á larvas isoladas no mesmo habitat. Convém ressaltar entretanto, que larvas

isoladas em plantas situadas em clareiras no interior da mata, conseguiram se estabelecer bem e apresentaram maior taxa de sobrevivência individual, que larvas agrupadas no mesmo ambiente. Estudo realizado em região de floresta tropical úmida mostrou que em áreas desmatadas ocorrem mudanças significativas nas temperaturas do ar e do solo e na umidade relativa do ar. Em áreas onde houve remoção da floresta, a temperatura máxima do ar aumentou 5-8 °C e a temperatura mínima diminuiu 1-2 °C (Lal & Cummings, 1979). Segundo Kapos (1989), quando há fragmentação da floresta, ocorrem alterações nos fatores ambientais como umidade e temperatura do ar, luz e umidade do solo, que podem influenciar o ambiente biótico.

Vasconcellos-Neto (1986, 1991) considerou o grau de agrupamento de ovos e larvas como uma estratégia reprodutiva selecionada em função do padrão de distribuição das plantas hospedeiras e da pressão exercida por inimigos naturais. Em locais onde a planta hospedeira apresenta-se esparsa, parece vantajoso para espécies de borboletas da subfamília Ithomiinae agrupar seus ovos, uma vez que nesta situação torna-se difícil para o herbívoro encontrar a planta hospedeira. Do mesmo modo, ovos e larvas do herbívoro serão mais dificilmente encontrados por seus inimigos naturais.

Onde as pressões de predação e parasitismo são marcantes, insetos fitófagos mais especializados cujas plantas hospedeiras apresentam-se adensadas, selecionariam uma estratégia reprodutiva que favoreceria a "diluição" de seus ovos levando-os a depositá-los isoladamente na mesma planta ou em indivíduos diferentes. Em decorrência, tal estratégia reduziria a detecção de seus ovos e

larvas pelos inimigos naturais (Vasconcellos-Neto, 1986).

Os resultados experimentais obtidos no presente estudo, corroboraram a hipótese que considera o grau de agrupamento de ovos e larvas como uma estratégia reprodutiva selecionada em Hypothyris euclea barii, em resposta ao padrão de distribuição de sua planta hospedeira e à pressão exercida por seus inimigos naturais. Experimentos realizados em plantas de S. asperum situadas em clareiras, simulando uma situação onde a planta apresenta distribuição esparsa, mostraram que as larvas de H. euclea barii, tanto isoladas quanto agrupadas, apresentaram maior sobrevivência, nesta situação, quando comparadas às larvas experimentalmente colocadas em plantas situadas em borda de mata, cuja distribuição é agregada.

Sabe-se que fatores bióticos como ação de predadores, parasitas e patógenos são importantes na regulação de populações de borboletas, assim como fatores abióticos, como os climáticos (Gilbert & Singer, 1975). Embora neste estudo não tenham sido quantificados os fatores causadores de mortalidade em juvenis de H. euclea barii, formigas e vespas são comuns nas áreas de estudo e provavelmente constituem o fator biótico de maior importância. Bentley & Benson (1988), apresentaram alguns dados sobre remoção de iscas (cupins), por formigas, em plantas com e sem nectários extraflorais, na região de Manaus, mostrando que as taxas de remoção são maiores em plantas com nectários. Em S. asperum, os homópteros assistidos por formigas podem ser considerados funcionalmente equivalentes a nectários extraflorais.

A maior taxa de mortalidade de larvas agrupadas de H.

euclea barii em plantas agrupadas na borda de mata, comparada a plantas isoladas nas clareiras provavelmente foi devido a predação.

A diversidade de curvas de sobrevivência de larvas agrupadas de *H. euclea barii* (Fig. 11a) em plantas isoladas (situadas em clareiras) pode estar refletindo de forma indireta a imprevisibilidade do recurso (presa) aos predadores.

Quanto às curvas de sobrevivência de larvas agrupadas em borda de mata, dois padrões de curvas foram observados. No primeiro, as larvas são prontamente predadas. No segundo conjunto de curvas (Fig. 11b), inicialmente a resposta dos predadores à presa é mais lento seguido de um declínio acentuado com mortalidade total das larvas. Existem predadores que atacam larvas jovens enquanto outros preferem larvas grandes, quando estas conseguem sobreviver (Benson, com. pess.). Se este for o caso, os dois padrões de curvas de sobrevivência observados em borda de mata poderia ser explicado pela diferença nos mecanismos de ação de diferentes predadores atuando sobre as larvas nestas condições.

Comparando-se a sobrevivência de larvas isoladas e larvas agrupadas nas clareiras, nota-se que as primeiras sobreviveram melhor. Embora estejam sob as mesmas condições de habitat, isto possivelmente se deve ao efeito de duplo isolamento (das plantas e das larvas) causando uma maior diluição e consequentemente diminuindo a probabilidade de encontro de larvas isoladas pelos predadores.

Segundo Vasconcellos-Neto (1986, 1991), onde suas plantas hospedeiras são esparsas, pode ser vantajoso para ithomiíneos

agrupar seus ovos. Quando muito tempo é gasto procurando plantas hospedeiras é adaptativo para o herbívoro aumentar o tamanho da ninhada quando uma planta é encontrada. Assim, como é difícil para um herbívoro encontrar sua planta hospedeira, também o será para seus inimigos naturais.

Estudos sobre predação de ovos em diferentes densidades, realizados em aves, demonstraram que grandes espaçamentos entre indivíduos podem proporcionar defesa contra predação (Tinbergen *et. al.*, 1967).

As vantagens na utilização de plantas esparsamente distribuídas em herbívoros, relacionam-se à exploração de recursos pouco utilizados por outros herbívoros, além do escape a inimigos naturais (Root & Kareiva, 1984).

Estudos realizados nas regiões de Campinas, SP, Jundiaí, SP e Itatiaia, RJ, demonstraram que, em geral, itomíneos e besouros crisomélides que colocam ovos isolados estão associados a plantas de distribuição agrupada, enquanto que as espécies que depositam ovos agrupadamente, utilizam como hospedeiras plantas de distribuição esparsa (Vasconcellos-Neto, 1990).

Considerando-se o habitat original de *S. asperum* (clareiras naturais no interior da floresta), o hábito de colocar ovos agrupados em *H. euclea barii* provavelmente representa uma estratégia adaptada ao padrão primitivo de distribuição de sua planta hospedeira. Nas últimas décadas, grandes áreas foram abertas pela ação humana na Região Amazônica (Uhl *et. al.*, 1988). Na região de Manaus, *S. asperum* tornou-se uma das espécies mais abundantes nos primeiros estágios da sucessão vegetal,

apresentando um padrão de distribuição muito diferente do observado em seu habitat de origem (distribuição esparsa). Nestas condições de perturbação, existe intensa predação (principalmente por formigas e vespas) sobre grupos de ovos e larvas de *H. euclea barii* nesta planta e possivelmente agrupar ovos nestes habitats, pode tornar-se desvantajoso.

VI. CONCLUSOES

Na região de Manaus, Amazonas, as fêmeas adultas de Hypothyris euclea barii preferencialmente depositam seus ovos na superfície inferior de folhas jovens de Solanum asperum.

Fatores bióticos e abióticos influenciam a dinâmica populacional de juvenis de H. euclea barii. Fatores climáticos e previsibilidade da planta hospedeira parecem importantes na dinâmica dos imaturos. Dentre os fatores bióticos, predação por artrópodes, especialmente formigas e vespas, pode ser considerado como dos mais importantes.

A maioria das espécies de formigas registradas em S. asperum encontra-se associada a homópteros presentes nas plantas. Poucas destas espécies, entretanto, foram registradas como predadoras efetivas de ovos e/ou larvas de H. euclea barii.

A hipótese testada no presente estudo, que considera o grau de agrupamento de ovos e larvas como uma estratégia reprodutiva selecionada em H. euclea barii, em resposta ao padrão de distribuição de sua planta hospedeira e à pressão exercida por seus inimigos naturais, foi corroborada. Os resultados experimentais mostraram que as taxas de sobrevivência de larvas agrupadas foram maiores em plantas isoladas nas clareiras do que em plantas em manchas ao longo de borda de mata. Imaturos isolados apresentaram taxas de sobrevivência maiores que imaturos agrupados em clareiras, possivelmente devido ao efeito de duplo isolamento causado pelo isolamento da planta e larva, tornando larvas isoladas mais dificilmente detectadas por seus

predadores que larvas agrupadas. Devido à alta pressão exercida por predadores sobre grupos de ovos e larvas de *H. euclea barii*, em plantas agregadas na borda de mata, é sugerido que a estratégia de agrupar ovos pode tornar-se desvantajosa à espécie nestas condições.

VII. RESUMO

Foram estudados aspectos da interação entre a borboleta ithomiíneo Hypothyris euclea barii e sua planta hospedeira Solanum asperum (Solanaceae), em áreas situadas ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil.

H. euclea barii coloca ovos agrupados na superfície das folhas de S. asperum, e usam preferencialmente folhas jovens da planta.

A população de juvenis de H. euclea barii variou sazonalmente em abundância. As maiores densidades populacionais de imaturos ocorreram no final da estação chuvosa e início da estação seca de 1989. Após, houve uma acentuada redução na oviposição e conseqüentemente no tamanho da população de juvenis.

Predação por artrópodes foi frequentemente observada e é talvez o fator biótico de maior importância na dinâmica populacional de juvenis de H. euclea barii. Os predadores de ovos e larvas de H. euclea barii mais comumente observados foram formigas (Ectatomma, Pseudomyrmex e Pheidole) e vespas (Vespidae). Grupos de ovos e larvas quando encontrados pelos predadores, em geral, são massivamente atacados.

Formigas e homópteros associados a S. asperum foram mais abundantes durante a estação chuvosa, coincidindo em 1989, com o período de maiores densidades de imaturos de H. euclea barii nas plantas.

Em seu habitat original (clareiras naturais no interior da floresta primária), a população de S. asperum é pequena e muito

dispersa. Entretanto, em grandes áreas abertas na floresta pela ação humana, apresenta-se abundante e agregada.

Testou-se experimentalmente a hipótese que considera o grau de agrupamento de ovos e larvas como uma estratégia reprodutiva selecionada em *H. euclea barii*, em função do padrão de distribuição de sua planta hospedeira e da pressão exercida por seus inimigos naturais. Os resultados experimentais corroboraram a hipótese testada. As taxas de sobrevivência de larvas agrupadas foram maiores em plantas isoladas nas clareiras que em plantas agregadas em borda de mata. Larvas isoladas sobreviveram melhor que larvas agrupadas em plantas isoladas nas clareiras. É sugerido que o efeito de duplo isolamento (da planta e larva) dificulta a localização das larvas pelos predadores e por isso larvas isoladas sobreviveram melhor nas clareiras. Conclui-se que a alta pressão exercida por predadores de ovos e larvas de *H. euclea barii*, em plantas agregadas em borda de mata, pode tornar a estratégia de isolamento de ovos mais vantajosa ao ithomiíneo nesta situação.

VIII. SUMMARY

This study examines aspects of the interaction between the ithomiine butterfly Hypothyris euclea barii and its host plant Solanum asperum (Solanaceae) in areas north of Manaus, Amazonas, Brazil.

H. euclea barii deposits egg clusters on the lower leaf surfaces of its host plant. The adult females preferably places eggs on young leaves rather than mature ones.

The juvenile population of H. euclea barii varied seasonally in abundance. Higher population densities of immatures occurred at the end of the rainy and beginning of the dry season. Afterwards there was a sharp reduction in the oviposition and consequently juvenile population size.

Predation by arthropods had been frequently observed and seems to be important in the populational dynamics of H. euclea barii juveniles. The most common predators of H. euclea barii eggs and caterpillars were ants (Ectatomma, Pseudomyrmex and Pheidole) and wasps (Vespidae). Generally, eggs and caterpillars clusters were vigorously attacked when found by predators.

Ants and homopterans associated with S. asperum were most abundant during the rainy season. In 1989, this period coincided with the higher densities of the H. euclea euclea immatures on plants.

In its original habitats (natural clearings on primary forest), the S. asperum population is small and very dispersed. Therefore, in great areas opened in the forest by human action it

presents aggregated and abundant.

Was experimentally tested the hypothesis that degree of eggs and caterpillars clustering are reproductive strategy selected in *H. euclea* in function to host plant distribution pattern and by pressure exerted by natural enemies. The results corroborated the hypothesis tested. The survival rates of clustered caterpillars were higher on isolated plants in forest clearings than on aggregated ones on edge forest. Isolated caterpillars show better survival rather than clustered ones on isolated plants in forest clearings. These results suggest that the effect of double isolation (plant and caterpillar) makes it difficult for predators to find caterpillars and then isolated caterpillars show better survival rather than clustered ones in clearings. In conclusion, intense predation on eggs and caterpillars of *H. euclea barii*, in clustered plants on the edge of the forest, appears to make isolated egg laying more effective strategy rather than clustered one, in this situation.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Andrewartha, H. G. & L. C. Birch. 1960. Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insects. Annual Review of Entomology, 5: 219-242.
- D'Arcy, W. G. 1973. Family 170. Solanaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden, 60: 573-780.
- Benson, W. W.; K. S. Brown Jr. & L. E. Gilbert. 1976. Coevolution of plants and herbivores passion flower butterflies. Evolution, 29: 659-680.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology and Systematics, 8: 407-427.
- Bentley, B. L. & W. W. Benson. 1988. The influence of ant foraging patterns on the behavior of herbivores. pp. 297-306. In: J. C. Trager (ed.). Advances in Myrmecology. E. J. Brill, Leiden.
- Bigger, M. 1976. Oscillations of tropical insect populations. Nature, 259: 207-209.
- Brasil. 1978. Levantamento dos recursos naturais. Departamento Nacional de Produção Mineral. Rio de Janeiro. Projeto RADAMBRASIL, volume 18.
- Brower, L. P. & J. V. Z. Brower. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry. Zoologica (New York), 49: 137-159.
- Brown, I. S. Jr. 1980. A review of the genus Hypothyris Hubner (Nymphalidae), with descriptions of three new subspecies and

- early stage of *H. daphnis*. Journal of the Lepidopterist's Society, 34: 152-172.
- Brown, K. S. Jr. 1987. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. Annals of the Missouri Botanical Garden, 74: 359-397.
- Brown, K. S. Jr. & J. Vasconcellos-Neto. 1978. Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers (*Pipraeidea melanonota*) Biotropica, 8: 136-141.
- Buckley, R. C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. Annual Review of Ecology and Systematics, 18: 111-135.
- Carrol, C. R. & D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 231-257.
- Cates, R. G. 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. Oecologia, 46: 22-31.
- Cates, R. G. 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores. Oecologia 48: 319-326.
- Chauvel, A. 1983. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. Acta Amazônica, 7: 47-60.
- Chauvel, A.; Y. Lucas & R. Boulet. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazônia, Brazil. Experientia, 43: 234-241.
- Chew, F. S. & R. K. Robbins. 1984. Egg-laying in butterflies. pp. 65-79. In: Vane-Wright, R. I. & P. R. Ackery (eds). The

- Biology of Butterflies. Academic Press Inc., London. 429 p.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution, 20: 174-184.
- Coen, E. 1983. Climate. pp. 35-46. In: Janzen, D. (ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, Chicago. 816p.
- Coley, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature, 284: 545-546.
- Coley, P. D. 1982. Rates of herbivore on different tropical trees. pp. 123-132. In: Leigh, E. G.; A. S. Rand & D. M. Windsor (eds). Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Courtney, S. P. 1984. The evolution of batch oviposition by Lepidoptera and other insects. American Naturalist, 123: 276-281.
- Crawley, M. J. 1983. Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Studies in ecology. Volume 10. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 437 p.
- Dantas, M. 1989. Studies on succession in cleared areas of Amazonian rain forest. PhD. Dissertation. Oxford, 387 p.
- Drummond, B. A. III. 1976. Comparative ecology and mimetic relationships of ithomiinae butterflies in eastern Ecuador. PhD. Dissertation. University of Florida, Gainesville. 360 p.
- Drummond, B. A. III & K. S. Brown Jr. 1987. Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): summary of known larval food plants. Annals of the Missouri Botanical Garden, 74: 341-358.
- Ehrlich, P. R. & P. R. Raven. 1964. Butterflies and plants: a

- study in coevolution. Evolution, 18: 586-608.
- Emlen, J. M. 1977. Ecology: an evolutionary approach. Second edition. Addison-Wesley, Reading, Mass. 493 p.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. pp. 1-40. In: Wallace, J. M. & R. L. Mansell (eds). Biochemical interaction between plants and insects. Plenum Press, New York. p.
- Feeny, P. 1980. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. pp. 3-19. In: Gilbert, L. E. & P. H. Raven. P. H. (eds). Coevolution of animals and plants. Revised edition. University of Texas Press, Austin. p.
- Fritz, R. S. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequences of an ant-membracid mutualism. Ecology, 64: 789-797.
- Gilbert, L. E. 1969. Some aspects of the ecology and community structure of ithomiid butterflies in Costa Rica. pp. 69-93. In: Advanced Population Biology Individual Research Reports, July-August. Organization for Tropical Studies, Ciudad Universitaria, San Jose, Costa Rica. Mimeo.
- Gilbert, L. E. 1971. Butterfly-plant coevolution: has Passiflora adenopoda won the selectional race with heliconiine butterflies? Science, 172: 585-586.
- Gilbert, L. E. & M. C. Singer. 1975. Butterfly ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 6: 365-367.
- Hodkinson, I. D. & M. K. Hughes. 1982. Insect herbivory. Chapman and Hall Ltd, New York. 77 p.
- Holdridge, L. R. 1982. Ecologia basada en zonas de vida. 1^a

- edición, 2^a reimpresión. Instituto Interamericano de Cooperacion para la Agricultura, San José, Costa Rica. 216 p.
- Ito, Y.; Y. Ytisubaki & M. Osada. 1982. Why do Luehdorfia butterflies lay eggs in clusters? Research Population Ecology, 24: 375-387.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution, 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist, 104: 501-528.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. Journal of Tropical Ecology, 5: 173-185.
- Lal, R. & D. J. Cummings. 1979. Clearing a tropical forest. I. Effects on soil and micro-climate. Field Crops Research, 2: 91-107.
- Lawton, J. H. & S. McNeill. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. pp. 223-244. In: Anderson, R. M.; B. D. Turner & L. R. Taylor (eds). Population dynamics. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. Quarterly Review of Biology, 48: 3-15.
- Lovejoy, T. E.; R. O. Bierregard; J. M. Rankin & H. O. Schubart. 1983. Ecological dynamics of forest fragments. pp. 377-384. In: Sutton, S. L.; T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (eds). Tropical rain forests: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 498 p.
- Martins, M. B. 1985. Influência da modificação do habitat sobre a diversidade e abundância de Drosophila (Diptera, Drosophilidae)

- em uma floresta tropical da Amazônia Central. Tese de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus. 185 p.
- Messina, F. J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrold, Solidago sp. Ecology, 62: 1433-1440.
- Monteiro, R. F. 1981. Regulação populacional em Ithomiinae (Lep.: Nymphalidae): ecologia da interação parasitóide vs. hospedeiro. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Oliveira, P. S. 1985. On the mimetic association between nymphs of Hyalymenus spp. (Hemiptera: Alydidae) and ants. Zoological Journal of the Linnean Society, 83: 371-384.
- Pimentel, D. 1961. The influence of plant spatial patterns on insect populations. Annals Entomological Society of America, 54: 61-69.
- Pires, J. M. & G. T. Prance. 1985. The vegetation types of Brazilian Amazon. pp. 109-145. In: Prance, G. T. & T. Lovejoy (eds). Amazonia. Pergamon Press, New York.
- Price, P. W. 1974. Strategies for egg production. Evolution, 28: 76-84.
- Price, P. W.; C. E. Bouton; P. Gross; B. A. McFeron; J. N. Thompson & A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and systematics, 11: 41-65.
- Rankin-de-Merona, J. M.; G. T. Prance; R. W. Hutchings; M. F.

- Silva; W. A. Rodrigues & M. Uechling. in press. Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon. Acta Amazonica.
- Rathcke, B. J. & R. W. Poole. 1975. Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptation to plant trichomes. Science, 218: 76-77.
- Rhoades, F. D. & Cates, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. pp. 168-213. In: Wallace, J. W. & R. Mansell (eds). Biochemical interaction between plants and insects. Plenum Press, New York.
- Ribeiro, M. N. G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. Acta Amazonica, 6: 229-233.
- Room, P. M. 1972. The fauna of the mistletoe Tapinanthus bangwensis growing on cocoa in Ghana: relationships between and mistletoe. Journal of Animal Ecology, 41: 611-621.
- Root, R. B. & P. M. Kareiva. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (Pieris rapae): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environments. Ecology, 65: 147-165.
- Skinner, S. W. 1985. Clutch size as an optimal foraging problem for insects. Behavioral Ecology and Sociobiology, 17: 231-238.
- Stamp, N. E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than lay them singly? American Naturalist, 115: 367-380.
- Tinbergen, N.; M. Impeken & D. Franck, D. 1967. An experiment on spacing-out as a defense against predation. Behaviour, 28: 307-321.
- Uhl, C.; K. Clark & P. Murphy. 1981. Early plant succession

- after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. Journal of Ecology, 69: 631-649.
- Uhl, C.; R. Bushbacher & E.A. S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia . I. Patterns plant succession. Journal of Ecology, 76: 663-681.
- Vasconcellos-Neto, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) em Sumaré, SP. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 264 p.
- Vasconcellos-Neto, J. 1986. Interactions between Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) and Solanaceae. pp. 366-377. In: D'Arcy, W. G. (ed). Solanaceae: biology and systematics.
- Vasconcellos-Neto, J. 1990. Evolução de estratégias de defesa e tamanho de ninhada em insetos fitófagos. pp. 59-64. In: Martins, R. P. & F. S. Lopes (eds). Atas do Encontro de Ecologia Evolutiva. Sociedade de Ecologia do Brasil. Aciesp Publicação n^o 69.
- Vasconcellos-Neto, J. 1991. Interactions between ithomiine butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. pp. 291-313. In: Price, P. W.; T. W. Lewinsohn; G. W. Fernandes & W. W. Benson (eds). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley-Interscience, New York.
- Walter, H. & H. Lieth. 1960. Klimadiagram. In: Weltatlas, Jenna, Veb. Gustav. Fischer Verlag. 80 p.
- Way, M. J. 1976. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. Annual Review of Entomology, 8: 307-344.
- Weins, J. A. 1976. Population responses to patchy environments.

- Annual Review of Ecology and Systematics, 7: 81-120.
- Wolda, H. 1978 a. Fluctuations in abundance of tropical insects. American Naturalist, 112: 1017-1045.
- Wolda, H. 1978 b. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. Journal of Animal Ecology, 47: 369-381.
- Wolda, H. 1983. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. pp. 93-105. In: Sutton, S. L.; T. C. Whitmore & A. C. Chadwick. Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 498 p.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? Annual Review of Ecology and Systematics, 19: 1-18.
- Wolda, H. 1989. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! Oecologia, 80: 437-442.
- Young, A. M. 1977. Notes on the biology of Hypothyris euclea in Costa Rica. Pan-Pacific Entomology, 53: 104- 113.
- Young, A. M. & M. W. Moffet. 1979. Studies on the population biology of the butterfly Mechanitis isthmia in Costa Rica. American Midland Naturalist, 101; 309-319.
- Zar, J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. London. 620 p.

APÊNDICE - I

Dados climáticos para a região de estudo no período de JAN/89 a JUN/90 registrados na Estação Climatológica do Campo Experimental da EMBRAPA-UEPAE - MANAUS.

MESES	TEMPERATURA (° C)			PRECIPITAÇÃO PLUVIOMÉTRICA (mm)	UMIDADE RELATIVA (%)
	MÉDIA DAS MÍNIMAS	MÉDIA	MÉDIA DAS MÁXIMAS		
JAN/89	22.0	25.3	30,1	256.7	87
FER	21.3	24.6	29.4	428.5	90
MAR	21.6	24.9	29.8	294.8	89
ABR	21.9	25.5	30.4	336.7	88
MAI	21.7	24.9	29.5	460.7	89
JUN	21.3	25.3	30.1	207.3	89
JUL	21.8	25.0	29.8	122.2	86
AGO	22.4	26.3	32.9	61.2	82
SET	22.3	26.3	32.4	114.3	83
OUT	22.3	25.7	31.7	146.0	86
NOV	23.1	26.6	32.5	300.8	86
DEZ	21.9	26.0	30.5	224.8	84
JAN/90	21.4	25.1	29.4	184.0	88
FEV	21.5	25.3	30.2	157.0	87
MAR	21.4	25.5	30.4	303.8	88
ABR	22.0	25.5	30.4	398.7	88
MAI	22.4	26.0	31.0	447.5	85
JUN	22.0	26.1	31.5	153.8	86

APENDICE II

Lista das morfoespécies de formigas registradas em S. asperum

PONERINAE

Ectatomma sp.

PSEUDOMYRMECINAE

Pseudomyrmex sp. 1 (grupo gracilis)

Pseudomyrmex sp. 2 (grupo sereceus)

Pseudomyrmex tenuis

Pseudomyrmex termitarius

Pseudomyrmex sp. 7

Pseudomyrmex sp. 8

Pseudomyrmex sp. 9

Pseudomyrmex sp. 10

MYRMICINAE

Zacryptocerus sp. 1

Crematogaster sp. 1

Crematogaster sp. 2

Crematogaster sp. 3

Crematogaster sp. 4

Pheidole sp. 1

Pheidole biconstricta

Pheidole sp. 3

Pheidole sp. 4

Pheidole sp. 5

Pheidole sp. 6

Wasmannia sp. 1

Wasmannia sp. 2

Solenopsis sp. 1

DOLICHODERINAE

Monacis sp. 1

Conomyrma sp. 1

APENDICE II (Cont.)

FORMICINAE

Camponotus sp. 1

Camponotus sp. 2

Camponotus sp. 3

Camponotus sp. 4

Camponotus sp. 5

Camponotus sp. 6

Camponotus sp. 7

Camponotus sp. 8

Camponotus sp. 9

Brachymyrmex sp. 1

Brachymyrmex sp. 2

Paratrechina sp. 1

?Paratrechina sp. 2

Paratrechina sp. 3

APENDICE IV

Sobrevivência de larvas de Hypothyris euclea barii, agrupadas, em plantas de Solanum asperum situadas em clareiras (N = nº de larvas).

Data	Tempo (dias)	Desova Nº														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
05/07/89	*	55	43	50	50	50	50	51	52	51	50	51	50	51	52	52
06/07/89	*	55	43	50	50	50	50	51	52	51	50	51	34	51	52	52
07/07/89	*	55	43	50	50	50	50	51	52	51	50	51	34	51	52	52
08/07/89	0	55	43	50	50	50	50	51	52	51	50	51	34	51	52	52
09/07/89	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10/07/89	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11/07/89	3	30	29	17	37	37	44	47	46	7	12	50	3	25	33	10
12/07/89	4	29	28	16	33	34	43	47	44	7	0	0	2	14	21	7
13/07/89	5	26	24	13	28	26	43	4	44	7			2	10	19	5
14/07/89	6	25	22	13	25	26	43	4	42	6			2	9	11	4
15/07/89	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16/07/89	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17/07/89	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18/07/89	10	8	6	0	2	0	0	0	0	6			0	1	5	2
19/07/89	11	4	3		0					6				0	4	2
20/07/89	12	4(8)	3(8)							4					1	2
21/07/89	13									4(8)					1(8)	2(8)
22/07/89	14															

* Estágio ovo
& Larvas de 5º estágio

APENDICE V

Sobrevivência de larvas de Hypothesis euclea barii, agrupadas, em plantas de Solanum asperum situadas em "Borda de mata" (N = nº de larvas).

Data	Tempo (dias)	Desova Nº																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
05/07/89	*	51	51	51	47	50	50	51	46	51	53	51	50	50	52	51	50	50	48	50	50
06/07/89	*	51	51	51	47	50	50	51	46	46	53	51	50	50	52	51	50	50	48	50	50
07/07/89	*	51	48	51	47	50	43	51	46	46	53	51	50	50	52	51	50	50	48	50	50
08/07/89	0	51	48	51	47	50	43	51	46	46	53	51	50	50	52	51	50	50	48	50	50
09/07/89	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10/07/89	2	20	47	30	16	22	42	48	31	34	34	49	20	43	28	49	17	38	38	48	49
11/07/89	3	18	47	30	16	21	42	47	31	32	28	40	15	42	26	44	10	36	37	48	48
12/07/89	4	7	13	6	4	11	21	42	16	31	28	28	10	40	24	43	7	35	35	45	42
13/07/89	5	5	6	6	1	7	10	41	5	26	22	25	6	37	22	39	6	35	33	40	42
14/07/89	6	5	6	1	1	7	4	34	3	24	21	24	4	29	18	30	6	21	16	40	42
15/07/89	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16/07/89	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17/07/89	9	0	0	0	0	0	1	1	0	2	3	4	2	15	6	0	3	18	0	10	5
18/07/89	10	-	-	-	-	0	-	1	-	2	2	4	2	13	5	-	3	2	-	10	3
19/07/89	11	-	-	-	-	-	-	1	-	0	0	2	0	4	0	-	0	0	-	1	0
20/07/89	12	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21/07/89	13	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22/07/89	14	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-

* Estágio ovo

APENDICE VI

Número de larvas sobreviventes de Hypothyris euclea barii, colocadas em plantas de Solanum asperum situadas em clareiras. Foram colocadas quatro larvas em cada uma das nove plantas isoladas.

Data	Tempo (dias)	Planta Nº								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
05/07/89	*									
06/07/89	*									
07/07/89	*									
08/07/89	0(**)									
09/07/89	1(**)									
10/07/89	2(**)									
11/07/89	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4
12/07/89	4	0	2	4	1	4	0	4	4	2
13/07/89	5		2	4	1	4		4	4	1
14/07/89	6		2	4	1	4		4	4	1
15/07/89	7		-	-	-	-		-	-	-
16/07/89	8		-	-	-	-		-	-	-
17/07/89	9		-	-	-	-		-	-	-
18/07/89	10		0	3	0	0		1	2	0
19/07/89	11			2				1	2	
20/07/89	12			2				1	2	
21/07/89	13			0				1	2	
22/07/89	14							1(&)	2(&)	

* Estágio ovo

** Acompanhamento em laboratório.

& Larvas de 5º estágio.

APÊNDICE VII

Curvas de sobrevivência de larvas agrupadas de *H. e. barii*, provenientes de 15 desovas colocadas experimentalmente em plantas de *S. asperum* situadas em clareiras. Cada gráfico na figura representa a curva de sobrevivência de larvas pertencentes a uma desova. Notar nos gráficos A, D, F, J e N a sobrevivência de larvas

