

PARTILHA DE RECURSO ENTRE *Botanochara sedecimpustulata* (Fabricius, 1781) E *Zatrephina lineata* (Fabricius, 1787) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, CASSIDINAE), EM *Ipomoea asarifolia* (CONVOLVULACEAE), NA ILHA DE MARAJÓ, PARÁ, BRASIL.

Lucia Maria Paleari

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) <i>Lucia Maria Paleari</i>
aprovada pela Comissão Julgadora.

27/03/97

Orientador: Dr. Mohamed E.E.M.Habib

Tese apresentada ao Instituto de Biologia, da Universidade Estadual de Campinas, como pré-requisito parcial para a obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Ecologia).

Campinas - SP

1997

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	17 UNICAMP
	P174p
V.	Ex.
TIPO:	30410
PROC.	28/1/97
C	D <input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	28/06/97
N.º CPU	

CM-00099121-8

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Paleari, Lucia Maria

P174p Partilha de recurso entre *Botanochara sedecimpustulata* (Fabricius, 1781) e *Zatrephina lineata* (Fabricius, 1787) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae), em *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae), na Ilha de Marajó, Pará, Brasil./ Lucia Maria Paleari. -- Campinas, SP: [s.n.], 1997.
109f.: ilus.

Orientador: Mohamed E.M.Habib.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

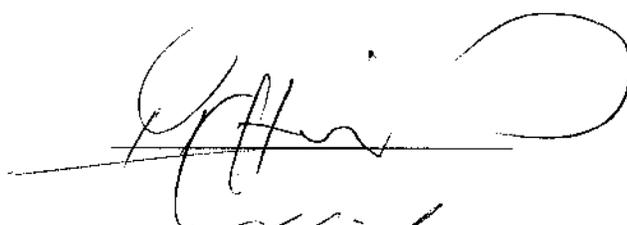
1. Competição(Biologia). 2. Dinamica das populações.
3. Ecologia. I. Habib, Mohamed E.M. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, de Março de 1997.

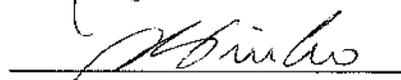
Banca examinadora:

Titulares:

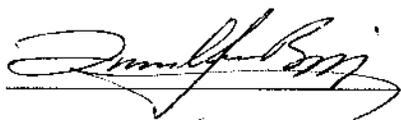
Prof. Dr. Mohamed E.E. M. Habib



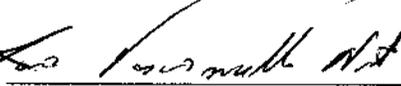
Profa. Dra. Sheila Zambello de Pinho



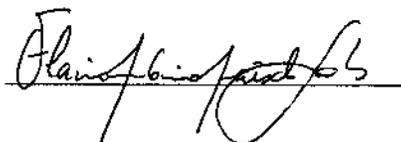
Prof. Dr. Zundir José Buzzi



Prof. Dr. João Vasconcellos Neto



Prof. Dr. Flávio Antonio Maës dos Santos



Suplentes:

Prof. Dr. Ângelo Pires do Prado



Prof. Dr. Aquiles Eugênio Piedrabuena



VIVER É VOAR FORA DA ASA
(Adaptado de Manuel de Barros)

Ao CNPq pela oportunidade de manter-me em Marajó e realizar o projeto elaborado, dentro do programa de Desenvolvimento Científico Regional; à Universidade Federal do Pará, que aceitou-me como pesquisadora e posteriormente como professora visitante, nas pessoas da Dra. Clara Pantoja-Ferreira, que intermediou a minha ida, e do Professor Amadeu M. Maia que, sempre solícito, facilitou a realização de diversos trabalhos; à Dra. Maria Cândida D.M. Barros e Dra. Marlúcia B. Martins pela acolhida e paciência, importante ajuda; à pesquisadora Therezinha Pimentel Chaves pela assessoria junto à coleção do Departamento de Entomologia do Museu Paraense Emílio Goeldi; aos Drs. Jocélia Grazia, José M. Cardoso, Zundir J. Buzzi, M.E. Schauf e Woodruff W. Benson pelas identificações dos Asopinae, Cuculidae, Cassidinae, Calcidoidea e Formicidae, respectivamente, aos paraenses Maria de Fátima Carneiro da Conceição e Jurandir S. da Conceição, por gentilmente terem-me cedido a casa do abacateiro, do super cajueiro, do abil, da jambeira, abricó e taperebá, que me serviu de moradia, abrigo e laboratório durante os trabalhos em Salvaterra; aos meus vizinhos de quintal Ramunda e Antonio Max de Oliveira pela boa acolhida quando da minha chegada e colaboração por todos os três anos como Salvaterrense; ao estrangeiro Lauro Paredes Neto, morador da Ilha, pelo desenho da cidade que ilustra esta tese e pelas pedaladas que revelaram as belezas e magia dos sons, dos perfumes silvestres no caminho para Joanes; à Adelídia Chiarelli pelas sugestões e ajuda que tornou possível desde a bisbilhoteira dos detalhes da vida da *Emersonella*, até a retomada dos registros fotográficos; ao Dr. Yves Mauffette, da Universidade de Quebec, pelos bons papos em Marajó e pela bibliografia bastante útil que me enviou. Em fase Campineira de análises dos dados e redação da tese contei com o auxílio financeiro da CAPES. Com solicitude orientou-me no uso de programa específico para a determinação das áreas foliares o Dr. Francesco Langone; a competência e gentileza de Wanderlei F. Pará, diante de intempéries na computação, permitiu-me as impressões finais. Foram especialmente importantes discutindo comigo os resultados, as análises e as minhas interpretações, fazendo sugestões interessantes e revisando o manuscrito, o Dr. Mohamed E.E.M. Habib, orientador nesta tese, Dr. Ângelo Pires do Prado, Dr. Aquiles Eugênio Piedrabuena, Dr. Flávio A. Maes dos Santos, Dr. João Vasconcelos Neto, Dra. Sheila Zambello de Pinho e Dr. Zundir José Buzzi.

Sinceros agradecimentos a todos.

Lucia Maria Paleari

Viver Estrela, de amanhecer lilás ao som de pássaros e de pôr-do-sol
na baía do Guajará, foi algo suave, delicado e profundamente apaziguador.

ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO

1. Interações competitivas.....	1
2. Características gerais da Ilha de Marajó.....	4
3. Área de estudo.....	6

II. CAPÍTULO 1: Desenvolvimento e fertilidade de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae), em *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae).

Resumo.....	11
1. Introdução.....	12
2. Material e métodos	
2.1. Obtenção de ovos.....	13
2.2. Acompanhamento das eclosões e fase larval.....	13
2.3. Acompanhamento de adultos.....	14
3. Resultados e discussão	
3.1. História natural dos cassidíneos.....	14
3.2. Tempo de desenvolvimento e fecundidade.....	18

III. CAPÍTULO 2: Interação de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae) com *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae): Sítio de alimentação.

Resumo.....	28
1. Introdução.....	29
2. Material e métodos	
2.1. Sítio de alimentação de adultos e larvas de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e <i>Zatrephina lineata</i> , em ramos de <i>Ipomoea asarifolia</i>	30
2.2. Orientação das larvas na busca do recurso alimentar.....	30
2.3. Quantidade de folha consumida e preferência alimentar de adultos de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e de <i>Zatrephina lineata</i>	31
3. Resultados e discussão.....	31

IV. CAPÍTULO 3: Aspectos da biologia do parasitóide de ovos *Emersonella* sp. (Hymenoptera, Eulophidae) e seu impacto sobre as populações de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae).

Resumo.....	38
1. Introdução.....	39
2. Material e métodos	
2.1. Número total de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e de <i>Zatrephina lineata</i> , co-ocorrendo em três manchas de <i>Ipomoea asarifolia</i> , e de adultos em associações foréticas com <i>Emersonella</i> sp.....	40
2.2. Frequência de abordagem e acompanhamento de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e de <i>Zatrephina lineata</i> , por <i>Emersonella</i> sp.....	40
2.3. Comportamento reprodutivo e aspectos da biologia do desenvolvimento de <i>Emersonella</i> sp. em desovas de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e de <i>Zatrephina lineata</i>	40
2.4. Avaliação do impacto de <i>Emersonella</i> sp. sobre as proles de casais de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e de <i>Zatrephina lineata</i> , em experimentos de campo.....	41
3. Resultados e discussão.....	42

V. CAPÍTULO 4: Biologia, policromismo e considerações sobre a interação do predador *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae, Asopinae) com as presas *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae).

Resumo.....	54
1. Introdução.....	55
2. Material e métodos.....	55
3. Resultados e discussão	
3.1. Predação e desenvolvimento.....	57
3.2. Aspectos do policromismo.....	63

VI. CAPÍTULO 5: Dinâmica das populações e mecanismo de coexistência de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae).

Resumo.....	68
1. Introdução.....	69
2. Material e métodos.....	70

2.1. Registros de coleta de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> e de <i>Zatrephina lineata</i> , depositados na coleção do Departamento de Entomologia do Museu Paraense Emílio Goeldi.....	70
2.2. Dinâmica das populações dos cassidíneos na área urbana de Salvaterra.....	70
2.2.1. Amostragens ao acaso das populações dos cassidíneos na área urbana de Salvaterra.....	71
2.2.2. Levantamento dos adultos de <i>Botanochara sedecimpustulata</i> em diapausa.....	72
2.2.3. Amostragens das populações dos cassidíneos através de marcação-recaptura, em área de pastagem de gado.....	72
3. Resultados e discussão.....	73
VII. CONCLUSÕES:	93
VIII. RESUMO:	94
IX. SUMMARY:	96
X. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:	98

Introdução

1. Interações Competitivas

Tem sido marcante em ecologia, desde a publicação de Hutchinson (1959), investigações sobre o papel das espécies e suas interações, destacando-se a competição interespecífica, na estruturação de comunidades (Brown, 1981 e Schoener, 1974).

Begon *et al.* (1988) define amplamente o fenômeno de competição como uma interrelação em que um organismo utiliza-se de um recurso que havia estado disponível e poderia ter sido consumido por um outro. Dessa forma, o crescimento e a sobrevivência de duas ou mais populações interrelacionadas seriam adversamente afetados (Odum, 1985), e tanto mais quanto maior fosse o grau de sobreposição dos seus nichos (Connell, 1961; Gause, 1935, *apud* Pianka, 1982; Park, 1962). Daí a atenção voltada para as espécies morfologicamente semelhantes, uma vez que tendem a competir mais intensamente ao utilizarem-se dos mesmos recursos (Miller, 1967; Ricklefs *et al.*, 1981; Warren & Lawton, 1987) e para as guildas, quer como grupo de espécies com padrões semelhantes de exploração do recurso (Root, 1967), quer como grupos funcionais (Cummins, 1974; revisões sobre as várias aplicações do termo ver Hawkins, 1989 e Simberloff & Dayan, 1991),

Estudos realizados com comunidades de vertebrados (Cox, 1968; Colwell, 1973; Diamond, 1975; Hairston, 1980; Pianka, 1973), reforçaram a idéia amplamente aceita, como se verifica em MacArthur (1972) e May (1974), de que competição seria a força primordial na organização das comunidades. Exerceu tanto fascínio essa idéia, que interação competitiva no passado evolutivo foi invocada para explicar a organização atual de comunidades (Benson, 1978), visão que Connell (1980)

analisa e rejeita, inclusive porque espécies competidoras não necessariamente precisam co-ocorrer e essa seria uma condição básica para a coevolução.

Uma pequena parte dos trabalhos publicados sobre insetos apontam para competição recíproca entre pares de espécies (Denno *et al.*, 1995; Lawton & Hassel, 1981; Schoener, 1983). À semelhança dos resultados de Rathcke (1976), que delineou experimento de campo especialmente para detectar a ocorrência de competição em guilda de larvas brocadoras e apenas conseguiu demonstrar que quando ela existe é fraca e entre poucas espécies, encontram-se estudos como os de Crawley e Patrasudhi (1988), Karban (1986 e 1989), Schlyter & Anderbrant (1993), Strong (1982a e b), Wise (1981).

Para Hairston *et al.* (1960) a falta de interação competitiva entre insetos fitófagos reside na abundância de plantas hospedeiras, sendo os predadores e parasitas os responsáveis pelo controle de suas populações. Como nem tudo o que é verde é comestível (Rhoades, 1983), em razão de inacessibilidade, baixo valor nutritivo, substâncias secundárias tóxicas, excesso de fibras, baixo teor de água, não faltaram críticas àquela declaração (Ehrlich & Birch, 1967; Murdoch, 1966). Apesar disso, Hairston *et al.* (1960) foram lembrados por Strong (1982a), após uma tentativa frustrada de comprovar a existência de competição natural e experimental entre espécies de coleópteros estreitamente relacionadas, uma vez que a manutenção de suas populações em baixos níveis não pôde ser atribuída sequer à proteção de fitoquímicos, tendo sido obtida apenas alguma evidência de que parasitismo

possa ser importante.

Inimigos naturais, destacados na área de controle biológico pelo poder de manter populações de pragas em patamares economicamente aceitáveis (DeBach, 1974; Murdoch *et al.* 1985), têm recebido especial atenção como agentes na estruturação de comunidades (Holt & Lawton, 1994; Lawton, 1986; Price *et al.*, 1986; Strong *et al.* 1984a). Uma das razões advém do fato de poderem reduzir e manter as populações de insetos em níveis baixos o suficiente para que competição não se instale e, portanto, não possa ser destacada como força organizadora das comunidades (Copeland & Craig Jr., 1992; Edson, 1985; Faeth, 1981). A outra refere-se à pressão exercida sobre espécies hospedeiras, resultando no que Holt (1977) denominou de competição aparente, gerada pela busca de espaços livres de inimigos (Jeffries & Lawton, 1984; Price *et al.* 1980), que pode promover deslocamento dos nichos de espécies similares interagentes.

Lawton & Strong (1981) acreditam que, em diferentes situações, é possível esperar que fatores climáticos, fenologia e distribuição da planta hospedeira, variações físicas e químicas nos seus tecidos e inimigos naturais, sejam de maior importância para insetos fitófagos do que a competição. Interpretando tais fatores como mediadores de interações competitivas, Denno *et al.* (1995) identificaram, nos estudos analisados, 76% de casos de competição interespecífica sendo maior a frequência de interações assimétricas e em guildas de sugadores e brocadores. Em razão das evidências, propõem que competição interespecífica seja seriamente levada em

consideração em futuras investigações sobre a estrutura de comunidades de insetos fitófagos, como já o sugerira McClure (1980 e 1981).

Distribuição agregada de espécies potencialmente competidoras promovendo coexistência (Atkinson & Shorrocks, 1981) é um outro aspecto que tem sido abordado principalmente em estudos de espécies não fitófagas estabelecidas em áreas e recursos limitados (Hanski & Kuusela, 1977; Maija & Hansky, 1995; Phillips *et al.*, 1995).

Em razão desse panorama o grau de importância que competição interespecífica teria na estruturação das comunidades tem sido debatido (Connell, 1980 e 1983; Schoener, 1982 e 1983; Shorrocks *et al.*, 1984; Strong *et al.*, 1984b; Wiens, 1977) e também justifica a revisão e análise feitas por Brown (1981). Segundo ele, os esforços teóricos e empíricos na tentativa de se encontrar padrões abrangentes levaram a avanços no conhecimento de estratégias adaptativas de determinadas espécies e tipos básicos de interações interespecíficas, mas trouxeram muito pouco êxito sobre a contribuição desses organismos e das suas interações na estrutura e função das comunidades. Sugere estudos envolvendo a alocação de energia entre as espécies, ao lado de investigações sobre as características do ambiente que permitem manter a vida (disponibilidade de energia utilizável), para se chegar a uma teoria geral sobre a diversidade e organização das comunidades, de acordo com o que acredita ter sido a mensagem básica de Hutchinson (1959). Nesse contexto as interações, como competição interespecífica, capacitariam cada espécie da comunidade a obter uma porção

determinada do recurso.

Usando energia como medida de eficiência e buscando suporte substancial na teoria do forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka, 1966; MacArthur, 1972), Brown (1989) propôs a coexistência competitiva de duas espécies em um único recurso sujeito a variações temporais e sazonais na disponibilidade. Demonstrou que isso é possível se houver um balanço da eficiência de forrageamento e eficiência de manutenção entre espécies, que poderiam escolher quando forragear e quando permanecer dormentes.

Aplicações desse modelo poderiam ser particularmente apropriadas para certas comunidades de fitófagos tropicais, se for levado em conta que: a) Variações sazonais na disponibilidade e qualidade das plantas em geral acompanham as variações climáticas, que podem ser bastante marcantes determinando dois períodos distintos, o de chuva e o de seca, que influenciam muito a dinâmica das populações de insetos herbívoros (Hsiao, 1973; Janzen & Schoener, 1968; Medeiros & Vasconcellos-Neto, 1994; Nakamura *et al.*, 1990; Nakamura *et al.*, 1992a, b; Paleari, 1994; Wolda, 1988; Young, 1982; ver também Leigh Jr. *et al.* 1990) e b) diapausa ou migração faz parte da fenologia de diversas espécies dessas regiões, o que permite aos indivíduos escapar dos rigores dos períodos secos (Denlinger, 1986; Young, 1982).

No caso particular do presente estudo realizado na cidade de Salvaterra, Ilha de Marajó (0° 45' 12'' S e 48° 31' 0'' W), o ambiente é marcadamente sazonal (OEA, 1974). *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae,

Cassidinae), de grande semelhança morfológica, foram observadas pela primeira vez por esta autora, coexistindo naquele ambiente durante o período chuvoso de janeiro de 1990. Alimentando-se de uma convolvulácea, *Ipomoea asarifolia*, à semelhança do que tem sido registrado para a maioria dos cassidíneos (Buzzi, 1994), suportavam ataques dos mesmos inimigos naturais. Tais observações sugeriram a existência de uma grande sobreposição dos nichos dessas espécies e as seguintes indagações: Qual seria o grau de semelhança desses cassidíneos quanto ao tempo de desenvolvimento, fecundidade, utilização do recurso alimentar, vulnerabilidade aos inimigos naturais e respostas à sazonalidade ambiental? No crescimento e na coexistência das populações, qual a importância relativa dos fatores físicos, inimigos naturais, planta hospedeira e competição interespecífica no desempenho de busca e obtenção do recurso necessário?

Em resposta a tais questões procurou-se realizar um estudo comparativo sobre o sítio de alimentação, quantidade do recurso ingerida, tempo de desenvolvimento, fecundidade, vulnerabilidade aos inimigos naturais e comportamento das populações de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* frente às variações sazonais de Salvaterra, Ilha de Marajó. Pretendeu-se demonstrar que a partilha de inimigos naturais em ambientes com marcantes variações sazonais gera o que Holt (1977), Jeffries & Lawton (1984) e Price *et al.* (1980) denominaram de competição aparente, ou busca por espaço livre de inimigos, como também adaptações que devem resultar em

diferenças nas eficiências de forrageamento e de manutenção das espécies, permitindo que se estabeleça uma coexistência entre elas nos moldes propostos por Brown (1989).

2. Características gerais da Ilha de Marajó

Segundo dados da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE - (1991 e 1995) a Ilha de Marajó é uma mesorregião do Estado do Pará, com 260941 habitantes, dos quais 85248 vivem nas áreas urbanas dos 13 municípios existentes.

O estudo mais abrangente sobre os recursos naturais de Marajó, com o intuito de se abrir caminhos para o seu desenvolvimento, teve início em 1968 com a participação do Instituto de Desenvolvimento Econômico-Social do Pará (IDESP), que contou com a assistência técnica da Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos (OEA). Segundo o relatório publicado (OEA, 1974), a Ilha está localizada no delta do rio Amazonas (48° 20' e 51° W / 0° e 2° S), tendo ao norte o Oceano Atlântico, ao sul a foz dos rios Pará e Tocantins, a leste o Oceano Atlântico e a oeste o canal de Breves (Figura 1). A sua parte oeste com 26560 km² é coberta por mata, predominando as savanas nos 23046 km² da região leste, onde se encontra a cidade de Salvaterra (0° 45' 12 S / 48° 31' 0" W), ao lado direito do rio Paracauari, local onde se desenvolveu o presente estudo. Do lado esquerdo do mesmo rio fica Soure (00° 40' S / 48° 33' W), tida como a capital da Ilha, e local da tomada de dados meteorológicos através de um posto da Superintendência do

Desenvolvimento da Amazônia (SUDAM).

Formada por terrenos de origem sedimentar, Marajó possui clima tropical úmido com temperaturas médias do ar ao redor de 27 °C, variando de 25 °C a 29 °C (Figura 2). Intervalos expressivos são registrados entre as temperaturas diárias máxima e mínima, que devem ser especialmente importantes na determinação dos ritmos sazonais das espécies lá existentes, embora pouco se conheça a esse respeito (Beck, 1980). Diferenças de até 12,9 °C e de 7,3 °C, segundo o mesmo relatório da OEA (1974), foram registradas para a região leste, em novembro e fevereiro de 1972, respectivamente.

Também as variações mensais nos índices de chuva são tão marcantes, que determinam dois períodos no ano bastante distintos: a época das águas, que se inicia em meados de dezembro e vai até maio, e a época das secas, que vai se intensificando a partir de junho e chega às fases mais críticas entre setembro e novembro (Figura 2). Este período, que pode ser mais ou menos drástico, varia não só entre as regiões leste e oeste da Ilha, em muito devido às suas diferenças fitogeográficas, como também com relação a outras regiões tropicais (Denlinger, 1978 e 1980; Inoue & Nakamura, 1989; Huntley & Walker, 1982; Nakamura *et al.*, 1992a e Windsor, 1990; Young, 1982). No geral, os trópicos apresentam verões muito chuvosos e invernos progressivamente secos, sendo quentes os dois períodos do ano. No Norte do Brasil a população refere-se ao período chuvoso como inverno e ao período seco como verão. Tomando-se como base a cidade de Soure, com dados coletados de 1955 a 1971

(OEA, 1974), dos 3061mm de chuva anuais, 1734 mm caíram entre fevereiro e abril (56,65 %), concentrando-se 90,19 % do total das chuvas entre janeiro e julho.

A umidade relativa do ar mantém-se um pouco acima dos 70 % por volta de setembro/outubro, aproximando-se dos 90 % em janeiro, mas mantendo-se ao redor dos 80 % na maior parte do ano. A topografia plana e terrenos impermeáveis, fazem com que essas intensas chuvas do início do ano ocasionem uma inundação de 70 % da parte leste da Ilha, que perdura até setembro, devido à forte influência das marés que dificultam o escoamento. Apesar desse quadro, a seca que se registra no final do ano tem sido apontada como a principal causa do atraso na reprodução e perda do rebanho bovino, por morte, devido à falta de pastagens em boas condições e de água para beber.

A base econômica de Marajó é resultado quase exclusivo do extrativismo dos recursos naturais: na parte oeste predominando a exploração madeireira, uma vez que ali se localiza a floresta tropical pluvial e na região dos campos a pesca, representada por Soure e Salvaterra. Nesta região destaca-se a pecuária, com a criação bovina e bubalina, que recorre a técnicas pouco desenvolvidas, somada a uma certa atividade agrícola com a produção de arroz, cana-de-açúcar, mandioca e, na atualidade, também de abacaxi. Produtos de espécies nativas como o bacuri e açaí, hoje em dia são muito explorados na Ilha, uma vez que têm se transformado em fonte de exportação para outros estados.

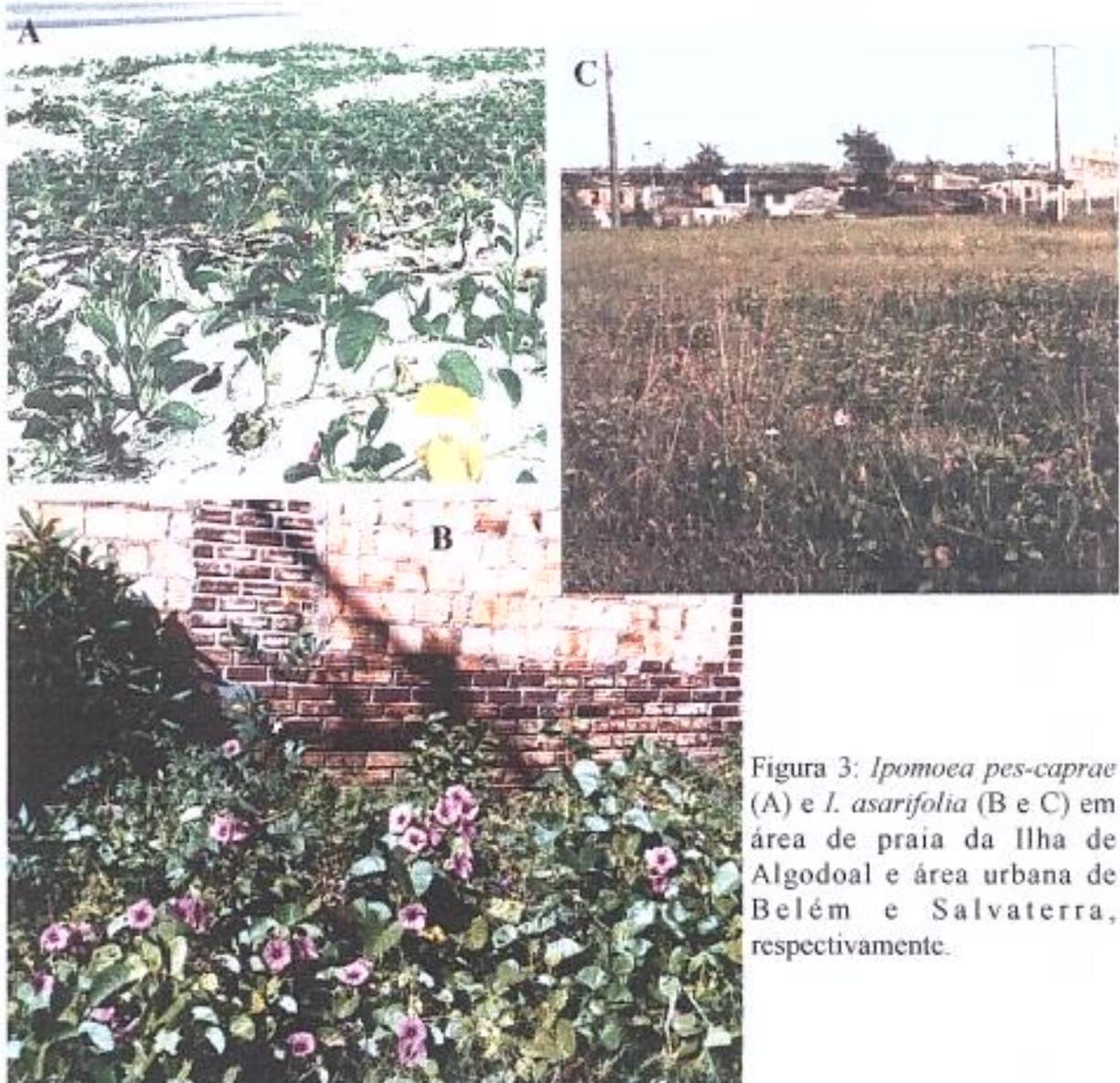


Figura 3: *Ipomoea pes-caprae* (A) e *I. asarifolia* (B e C) em área de praia da Ilha de Algodóal e área urbana de Belém e Salvaterra, respectivamente.

3. Área de estudo

No Pará, em viagens por regiões litorâneas nas cercanias de Belém e no sentido nordeste até Salinópolis, incluindo as Ilhas de Mosqueiro e Algodóal (Figura 1), foi possível verificar que a paisagem é marcada pela presença constante e dominante de *Ipomoea asarifolia* (Figura 3) cobrindo grandes áreas ao longo de rodovias e praias, assim como invadindo terrenos baldios e áreas de pastagens. Observou-se também que essa

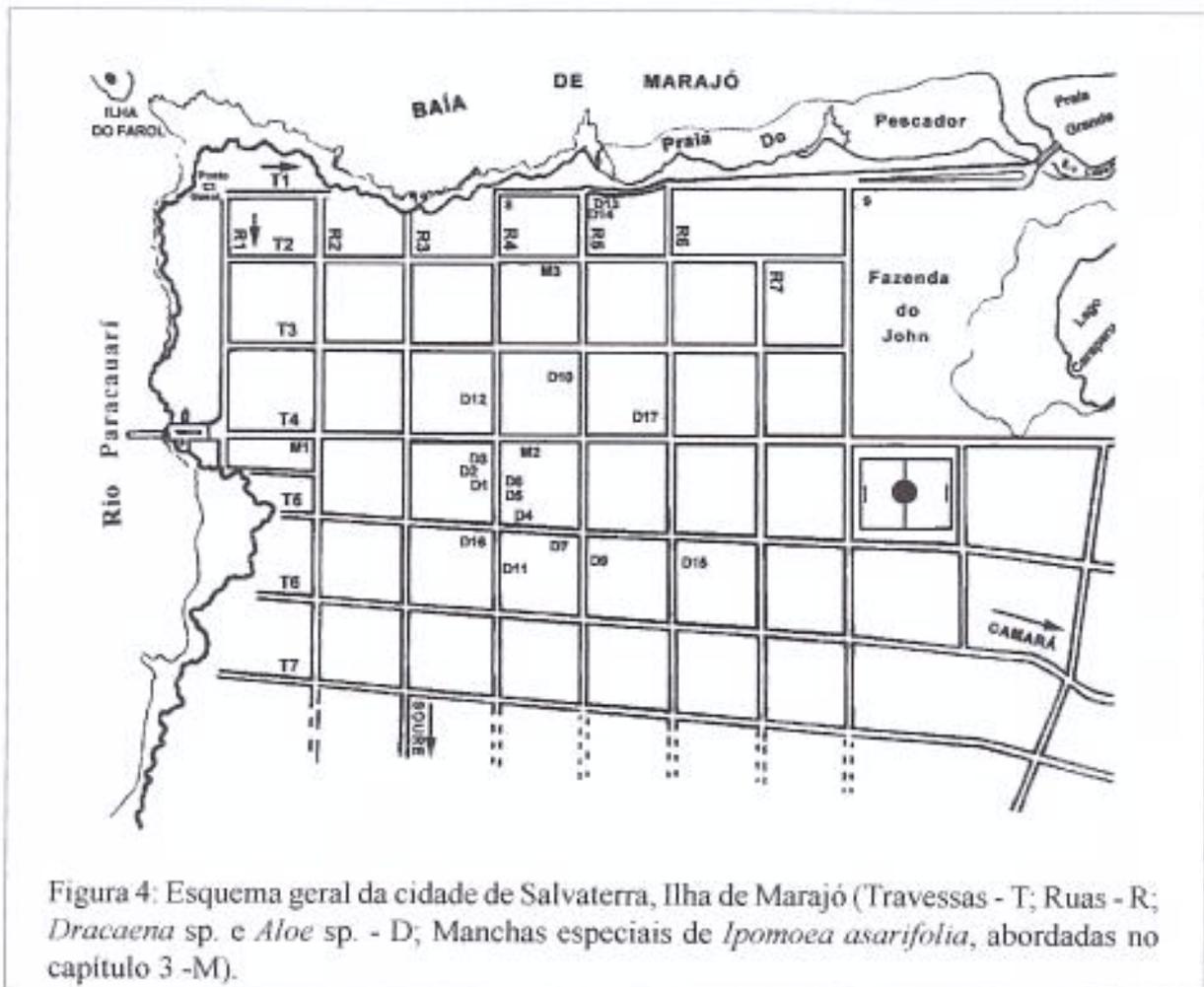
espécie de invasora, quando ao longo de praias, onde a água tem maior salinidade, apresenta folhas mais coriáceas, com nervuras mais avermelhadas e ápices mais profundamente bilobados (Figura 3.A), do que se observa nos exemplares que crescem distantes desses locais (Figura 3.B e C). A presença de folhas bilobadas tem levado esses variantes a serem denominados de *I. pes-caprae* (Kissmann & Groth, 1992; Maia & Figueiredo, 1992). No entanto, segundo o que foi verificado por Groth (Kissmann & Groth, 1992) as descrições das sementes da variedade brasileira desta espécie,

não correspondem àquelas de *I. pes-caprae* dos Estados Unidos da América do Norte e sim às de *I. asarifolia*. Esses dois tipos de *Ipomoea* foram encontrados sendo atacados, entre outras espécies, principalmente por *Botanochara sedecimpustulata*, *Zatrephina lineata*, *B. impressa* e *Chelymorpha* aff. *alternans* (Chrysomelidae, Cassidinae). Em praias e dunas da Ilha de Algodão registrou-se a presença única de *C. aff. alternans*, enquanto que em Belém e Marajó, o ataque era quase exclusivo de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, com raros registros das demais espécies.

Dados obtidos através de fazendeiros da região revelaram que *I. asarifolia*, além de reduzir sensivelmente as áreas de pastagens,

pode provocar intoxicação do gado quando ingerida, informação esta também citada por Kismann & Groth (1992). Nas demais áreas traz inconvenientes por se alastrar rapidamente, principalmente durante os períodos chuvosos, obstruindo calçadas e rodovias. A população humana usa as folhas dessa planta em infusões para banhos contra doenças de pele especialmente a escabiose que é conhecida do povo local como curuba.

A cidade de Salvaterra, na Ilha de Marajó (Figura 1), foi escolhida para a realização deste estudo sobre as interações entre as populações de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* com *I. asarifolia* devido à relativa facilidade de acesso, às condições mais favoráveis para os trabalhos de campo,



existência de um Posto Meteorológico próximo, na cidade de Soure, e um local para moradia, que permitiria também o desenvolvimento de alguns experimentos e observações impossíveis de acontecerem ao relento.

Salvaterra é um município que se encontra a 5 m de altitude com 1048,2 km² e uma população de 10061 habitantes, dos quais 6027 residindo na cidade de mesmo nome, distribuindo-se os demais indivíduos pelas vilas de Condeixa, Joanes, Jubim e Monsarás, que compõem esse município (IBGE, 1991 e 1995). A cidade de Salvaterra (0° 45' 12" S e 48° 31' 00" W), à margem do rio Paracauari, limita-se à leste com a Baía de Marajó e tem como principal via terrestre de acesso, a rodovia que parte de Camará (Figura 4), cujo porto permite o transporte de passageiros e veículos automotores até Belém e Icoaraci. Partindo de locais à margem do rio Paracauari uma balsa e pequenos barcos fazem a travessia de Salvaterra até Soure, de onde viagens regulares são feitas para o porto de Belém.

Em 1991, quando do início deste trabalho em Salvaterra, as quadras das travessas e ruas da cidade de Salvaterra (Figura 4) possuíam apenas grama rasteira fazendo a cobertura do solo arenoso, que ficava exposto em diversos locais (Figura 5). Apenas as travessas T4, T5 e as quadras Q3 e Q4 das ruas R3, R4, R5 e R6 eram cobertas com piçarra revestida por fina camada de asfalto (Figura 5A e D). Ainda assim não havia guias e os leitos das calçadas e vias públicas eram cobertos de invasoras, como *I. asarifolia* que tem a capacidade de um alastramento bastante rápido. A preocupação com a eliminação dessa

e demais plantas, nas áreas que se localizavam entre a T5 e a T1 (beira da praia), acontecia principalmente no final de junho em razão da chegada dos turistas para o veraneio de julho.

Para além dessa área urbana encontra-se uma área municipal de proteção ambiental de 397,0461 ha, composta por vegetação de savana, típica da região leste da Ilha, e pela Mata do Bacurizal, com uma porção de mata sazonal e parcialmente inundável, ecossistemas de estuário, manguezal, restinga e de água doce. O lago Caraparu aí existente, em anos de muita seca pode até mesmo ficar com o fundo exposto e ressequido entre julho e novembro. Os levantamentos topográfico e florístico dessa área foram realizados pelo Instituto de Terras do Pará (ITERPA) em 1992 e por Lisboa *et al.* (1993), respectivamente, como colaboração a um projeto realizado por esta autora e Lauro Paredes Neto, visando a criação do Parque Ecológico Bacurizal. Manchas com esse tipo de formação podem ser encontradas em diversos pontos da região leste e servem à exploração da madeira, folhas de palmeiras e frutos como o bacuri e o amapá, utilizados pelas populações locais.

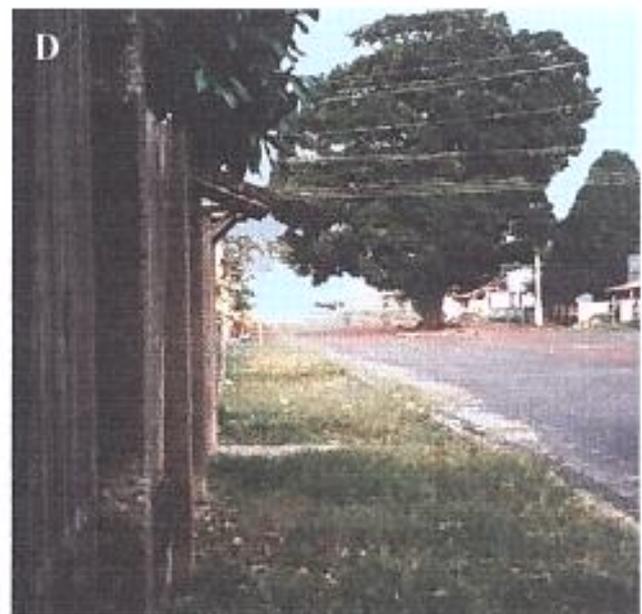
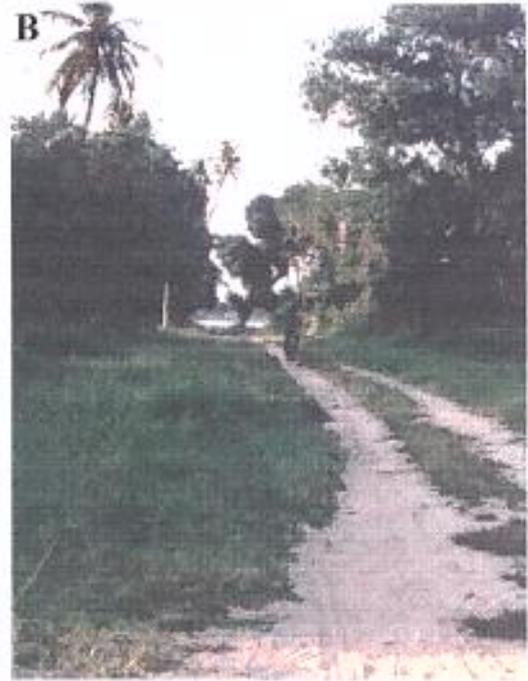


Figura 5: Aspecto geral das travessas e ruas da cidade de Salvaterra, onde, geralmente, cresce *Ipomoea asarifolia*.

Capítulo 1

Desenvolvimento e fertilidade de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae), em *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae).

Resumo. Larvas e adultos de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* foram criadas em Salvaterra, Ilha de Marajó, alimentando-se de *I. asarifolia*, invasora comum de áreas ruderais. Semelhantes no tamanho, na parte do recurso alimentar que exploram e na alta fertilidade das fêmeas, diferem na taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia (r). Enquanto *Z. lineata* investe em reprodução desde o início da fase adulta, colocando um número de ovos/dia significativamente maior, *B. sedecimpustulata* entra em diapausa e inicia mais tarde a reprodução, que se estende por um intervalo de tempo quase duas vezes maior. Com diferentes fenologias e aspectos reprodutivos, esses cassidíneos coexistem no mesmo ambiente quente de invernos secos e verões muito chuvosos apresentando um misto entre o que se tem procurado padronizar como características próprias de espécies de regiões temperadas e de regiões tropicais.

1. Introdução

Botanochara sedecimpustulata e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae), foram primeiramente citadas por Bondar (1953) como pragas de *Ipomoea batatas*, na Ilha de São Luís, Maranhão. Junto a uma breve descrição das espécies esse autor menciona, de forma genérica, os locais de oviposição e aspectos dos ovos e larvas ao referir-se à subfamília. No mesmo artigo registra a ocorrência de *Z. lineata* em *I. pes-caprae*.

No Pará os dois cassidíneos foram encontrados alimentando-se de folhas de *I. asarifolia*, invasora abundante em áreas ruderais e de pastagens. Nativa da América Tropical, essa convolvulácea é muito comum na Amazônia e em todo o litoral das regiões Norte e Nordeste, atingindo o Rio de Janeiro e São Paulo (Kissmann & Groth, 1992; Maia & Figueiredo, 1992). Com essa mesma distribuição geográfica e diferenças insignificantes nos caracteres taxonômicos para separá-la de *I. asarifolia*, encontra-se *I. pes-caprae* var. *brasiliensis* (Kissmann & Groth, 1992), que na região Norte foi observada alastrando-se apenas por dunas e praias, à semelhança do que foi relatado para o Maranhão (Maia & Figueiredo, 1992). Embora também sirva de hospedeira para *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, poucos ataques foram registrados a esta invasora e, na maioria das vezes, o agente era *Chelymorpha* aff. *alternans* (Cassidinae).

I. batatas é mais uma convolvulácea presente no Pará e hospedeira de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*. No entanto,

constatou-se que, pelo menos nas Ilhas de Marajó, Moqueiro e Algodual e regiões de Belém, sua cultura é inexpressiva.

Diversas espécies de cassidíneos tropicais associados a *Ipomoea* foram citados para Indonésia (Nakamura & Abbas, 1989a) onde estudos sobre o desenvolvimento e fertilidade das espécies têm sido desenvolvidos (Nakamura & Abbas, 1987; Nakamura *et al.*, 1989, 1992b e 1994).

Em abril de 1991 tiveram início as investigações sobre a biologia de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, em *I. asarifolia*, na cidade de Salvaterra, Ilha de Marajó. O objetivo geral foi reunir dados, possíveis de serem analisados comparativamente, sobre o tempo de desenvolvimento dos diferentes estádios, fecundidade e aspectos comportamentais desses cassidíneos. Tais informações são imprescindíveis, junto a estudos detalhados da ecologia das espécies, para que se possa avaliar o grau de sobreposição dos seus nichos, que é fundamental para a compreensão da dinâmica da partilha do recurso alimentar entre elas.

2. Material e métodos

Os materiais e metodologia descritos a seguir foram definidos e adotados levando-se em conta: a) Infra-estrutura disponível; b) aspectos comportamentais de adultos e larvas de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*, observados no campo durante o mês de março e c) condições climáticas da região.

Durante a criação das espécies, os trabalhos rotineiros de observação, troca de alimento e registros de oviposição, com retirada da desova e contagem dos ovos, eclosão, muda, emergência de adulto e morte, foram feitos todas as manhã em horário pré-fixado.

Os dados climáticos adquiridos da SUDAM (Superintendência do Desenvolvimento da Amazônia) foram coletados no posto meteorológico de Soure, cidade vizinha à Salvaterra (Figura 1).

2.1. Obtenção de ovos

No campo, casais de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* foram ensacados isoladamente, para obtenção de ovos, em ápices de *I. asarifolia* (Figura 1.1A). Estes foram contados e as desovas, respectivamente numeradas,

foram isoladas diariamente umas das outras, assim como do casal de origem.

Os recipientes usados para o ensacamento de ovos, larvas e adultos foram confeccionados em tecido organza, por resistir às chuvas, permitir iluminação, aeração e isolamento dos cassidíneos de seus predadores e parasitóides. Cada recipiente tinha 15 cm de largura por 25 cm de altura e a única abertura ficava em um dos lados mais estreitos. O fechamento dessa abertura, no desenrolar dos trabalhos, foi feito com fio de metal, onde se prendia a respectiva etiqueta de identificação.

2.2. Acompanhamento das eclosões e fase larval

As larvas eclodidas de uma mesma desova, em um mesmo dia, foram mantidas



Figura 1.1: Ensacamentos de ponteiros de *Ipomoea asarifolia*, com organza, para a criação de larvas (A) e adultos (B e C) de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*.

juntas, enquanto houve sincronismo nas respectivas mudas. Havendo algum indivíduo que se antecipasse ou que se retardasse na muda, ele era separado do grupo em outro recipiente semelhante, recebendo seu número de identificação. Dessa forma foi possível registrar o tempo de desenvolvimento de cada indivíduo, que compôs o conjunto de dados de onde foram extraídos os valores médios e intervalos de variação para a população. Quando mantidos nos respectivos grupos até a fase de pupa, eles só receberam números particulares no momento da emergência dos adultos.

2.3. Acompanhamento de adultos

Com machos e fêmeas que emergiram em um mesmo dia organizaram-se 21 casais. Cada casal foi ensacado com a parte apical dos ramos de *I. asarifolia*, de coleta realizada no início da manhã com acondicionamento em recipiente plástico contendo um pouco de água, para evitar murchidão durante o transporte. Fechados com fios de arame, traspassando as respectivas etiquetas, os sacos foram pendurados em varais estendidos entre as pilastras de uma varanda (Figura 1.1B). Os ramos de *I. asarifolia* de cada recipiente foram renovados a cada dia. Os registros diários referiram-se a: a) número de oviposições; b) número de ovos por desova; c) número de eclosões por desova e d) data da mortalidade de cada adulto.

Adultos não acasalados foram numerados através de pequenas incisões em “v” nos élitros e bordo anterior do pronoto, de acordo com código proposto por Southwood (1978). Em seguida, até 10 indivíduos de mesmo sexo foram colocados

por recipiente de organza e acompanhados até a morte.

3. Resultados e discussão

3.1. História natural dos cassidíneos

As observações iniciais de campo revelaram que *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* coexistiam em Salvaterra e outras regiões do Pará, onde, por vezes, co-ocorriam em uma mesma mancha de *Ipomoea asarifolia*. Larvas e adultos foram encontrados alimentando-se das folhas apicais, em especial da folha mais jovem aberta do ramo (Figura 1.2A, B e C). Por essa razão, a alimentação diária dos indivíduos, durante os trabalhos de biologia, constou de ponteiros da convolvulácea. Em Salvaterra os cassidíneos nunca foram detectados em *Ipomoea pes-caprae*, que cobria uma única e pequena área na Praia Grande, em frente à baía de Marajó. Raras foram as manchas de *Ipomoea batatas* existentes em fundos de quintal e atacadas pelos cassidíneos. Portanto, *I. asarifolia* constituía-se no recurso alimentar mais importante para ambas as espécies nessa localidade. Panorama semelhante verificou-se nas cidades próximas à Salvaterra.

Devido à forma dos élitros, os adultos de *B. sedecimpustulata* foram denominados pela população de jabutizinhos e as larvas dos dois cassidíneos de tacuri, embora este termo fosse de uso generalizado podendo referir-se a diversos tipos de larvas.

Diferente do que foi registrado por Bondar (1953), não se observou nenhum cuidado sendo dispensado pelas fêmeas adultas

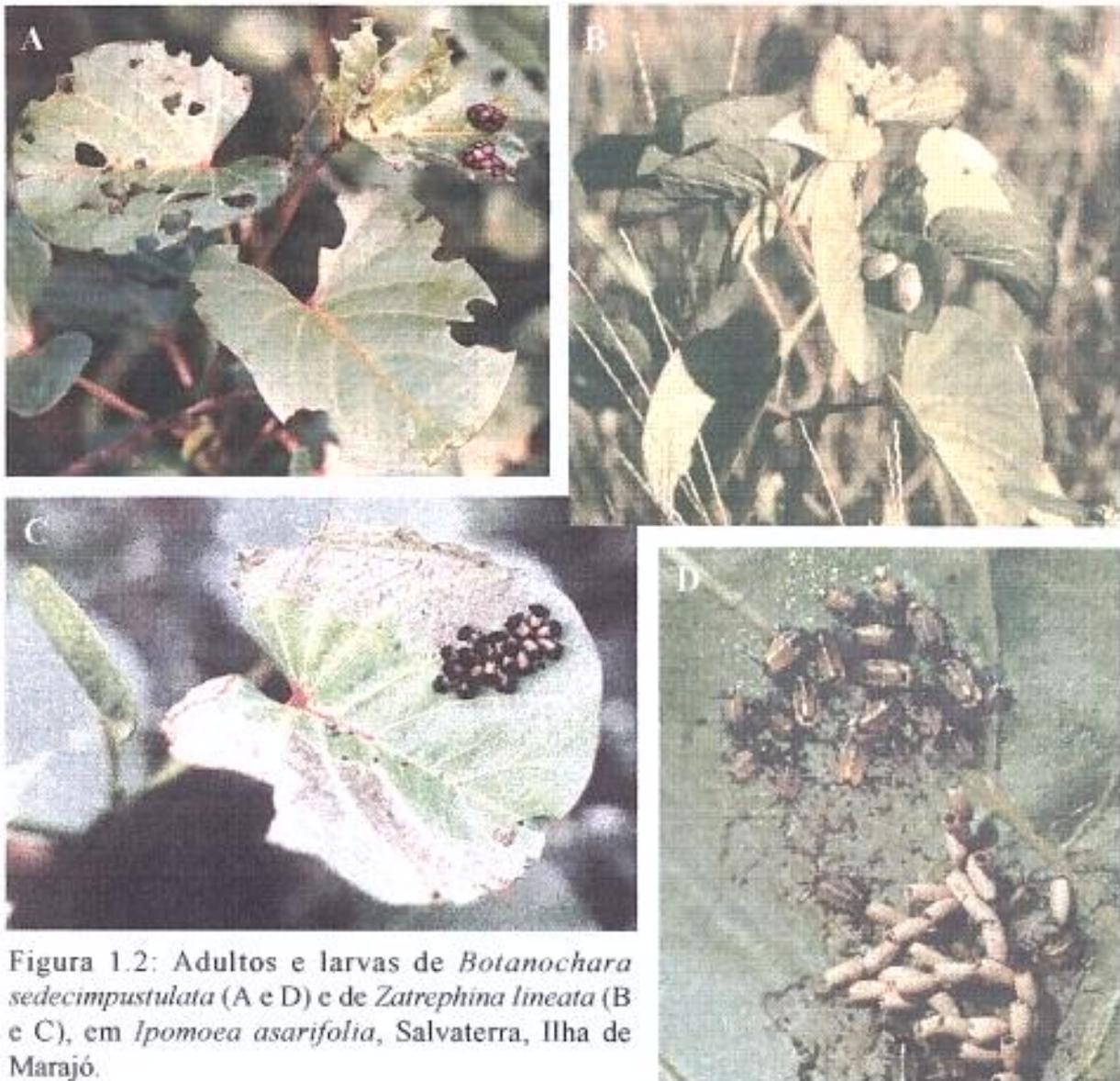


Figura 1.2: Adultos e larvas de *Botanochara sedecimpustulata* (A e D) e de *Zatrephina lineata* (B e C), em *Ipomoea asarifolia*, Salvaterra, Ilha de Marajó.

a ovos e larvas, tão pouco foi marcante a presença de desovas na face inferior das folhas. *B. sedecimpustulata*, ao contrário disso, deposita as desovas (Figura 1.3A), em geral sobre as folhas apicais. Quando o ataque é intenso, as duas faces das folhas de todas as idades, assim como os ramos, são utilizados para oviposição. No caso de *Z. lineata*, os ovos justapostos em 3-5 fileiras (Figura 1.3B), ficam todos em contato com a folha e é raro que sejam depositados na superfície ventral. Em geral eles são deixados na face dorsal e de folhas mais velhas da convolvulácea ou de outras invasoras

próximas a ela.

As larvas gregárias (Figura 1.2C e D), como é comum à família, começam a se dispersar a partir do 3º estágio, semelhante ao que acontece com muitos crisomelídeos (Buzzi, 1988). Observou-se a tendência de larvas de *Z. lineata*, permanecerem por mais tempo juntas do que as de *B. sedecimpustulata*. As de 4º e 5º estádios, de maneira geral, aparecem isoladas, mas podem manter-se em pequenos grupos.

Com o acontecimento da 1ª muda o anexo (Buzzi, 1988) vai sendo estruturado. Nas



Figura 1.3: Fases do desenvolvimento de *Botanochara sedecimpustulata* (A) e de *Zatrephina lineata* (B) - da esquerda para a direita: adulto, pupa, pré-pupa, larva e ovos.

larvas de *Z. lineata* as exúvias são compactadas com as fezes, o que não acontece nas larvas de *B. sedecimpustulata*, resultando em anexo do tipo exúvio-fecal e exuvial, respectivamente (Buzzi, 1988). Em geral as exúvias permanecem na fúrcula anal até a pré-pupa, mas podem ser perdidas, no total ou em parte, durante a vida da larva, fato comum em *B. sedecimpustulata* devido à falta de coesão entre elas. O anexo é componente importante para o comportamento de cicloalexia (Jolivet *et al.*, 1990; Vasconcellos-Neto & Jolivet, 1988 e 1994) dos dois cassidíneos. Ao nos aproximarmos das larvas, que se organizam em uma área circular, elas desencadeiam movimentos sincronizados dos anexos que, se não impedem a predação, por vezes dificultam-na (Eisner *et al.*, 1967; Noerdjito *et al.* 1992). Em algumas ocasiões, à investida do predador *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae), as larvas do grupo dispersavam-se sobre a folha (Figura 1.4) reunindo-se depois, mas como dois ou três subgrupos, em folhas diferentes. Esse hemíptero além de preda larvas (Figura 1.5A, B e C) foi também detectado sugando ovos (Figura 1.5D) e

raramente adultos dos cassidíneos (Figura 1.5E). Bondar (1953) citou como espécie predadora de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* para o Estado do Maranhão, *Stiretrus smaragdatus* hoje sinonímia de *S. decemguttatus* (Thomas, 1992). Esse predador será enfocado novamente no capítulo 4.

A diferenciação das larvas de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* (Figura 1.3A e B), pode ser feita não só através do anexo. Larvas da primeira espécie são negras, com cabeça proeminente, fúrcula anal e apêndices laterais mais longos, do que as de *Z. lineata* que são bem mais claras, com cabeça mais retraída, corpo mais ovalado e apêndices mais curtos.

As desovas de ambas as espécies de cassidíneos, não raro, são encontradas com pequenos orifícios no 1/3 superior dos ovos (Figura 1.6), resultado da saída do parasitóide *Emersonella* sp. (Hymenoptera, Eulophidae). Além desse vestígio, fêmeas do eulofídeo foram observadas, com muita frequência, ou em forésia no élitro e pronoto dos cassidíneos adultos (Figuras 1.7A e B), ou em atividade de oviposição, que era comum em ovos recém depositados (Figura 1.7C e D). Tratamento mais aprofundado dessa relação será apresentado no capítulo 3.

Embora adultos de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* sejam encontrados sobre as folhas apicais de *I. asarifolia*, os de *Z. lineata* mantêm-se abrigados sob as folhas mais velhas.



Figura 1.4: Casal de *Stiretrus decemguttatus* em ataque a larvas de *Zatrephina lineata*.

Adultos de *B. sedecimpustulata* são bem mais conspicuos ao olho humano no campo não só devido a esse aspecto comportamental como também pela sua cor preta maculada de círculos vermelhos (Figura 1.2A). Já *Z. lineata*, um pouco menos evidente devido à sua cor amarelo esmaecida (Figura 1.2B), durante os meses secos do ano pode apresentar-se com listras ou manchas róseas (Figura 1.8). Nessa época *I. asarifolia*, que tinha um verde intenso, ganha um tom amarelado e folhas mais coriáceas, que evidenciam nervuras principais e contornos avermelhados. Nesse contexto, os adultos de *Z. lineata* podem passar ainda mais despercebidos. A partir de março notou-se uma redução paulatina da população de *B. sedecimpustulata* no campo, momento em que a planta hospedeira iniciava a floração em muitas manchas e poucas alterações eram registradas nos fatores climáticos. No início de maio, na mesma área em que se obteve os ovos e se criou as larvas dos cassidíneos, detectou-se adultos de *B. sedecimpustulata* em diapausa por entre as folhas dos ponteiros da

monocotiledônea, *Dracaena* sp. (Figura 1.9A). Logo em seguida, uma busca pelas ruas de Salvaterra permitiu o encontro de mais indivíduos abrigados em *Dracaena* sp. (Agavaceae), de outros locais, e em *Aloe* sp. (Liliaceae). Naquela época diversos *B. sedecimpustulata* que se encontravam em *Dracaena* sp., abrigados nas bases das folhas, subiam até áreas ensolaradas onde ficavam expostos ao sol (Figura 1.9B). É possível que com esse comportamento os adultos consigam

reduzir o crescimento de fungos durante a diapausa, que acontece em período quente e microambiente úmido. Em indivíduos que se encontravam em diapausa há alguns meses, foram detectadas pequenas manchas brancas externas semelhantes a fungos, mas que não puderam ser observadas ao microscópio e tão pouco semeadas para cultivo. Um comportamento semelhante em espécie do Rio Grande do Sul (30° S) foi observado pela Dra. Mirian Becker (comunicação pessoal). Nessa região, mais fria e seca, a diapausa também é passada em micrositios úmidos.

Grande explosão populacional de *B. sedecimpustulata* acompanha a chegada das chuvas em meados de dezembro, ainda que alguns poucos indivíduos possam voltar a se alimentar e reproduzir desde junho. Naquele período, com a população de *B. sedecimpustulata* abundante, acasalamentos interespecíficos podem acontecer. Machos desta espécie puderam ser vistos acasalando-se com fêmeas de *Z. lineata* (Figura 1.10A), sendo que uma fêmea desta espécie também foi

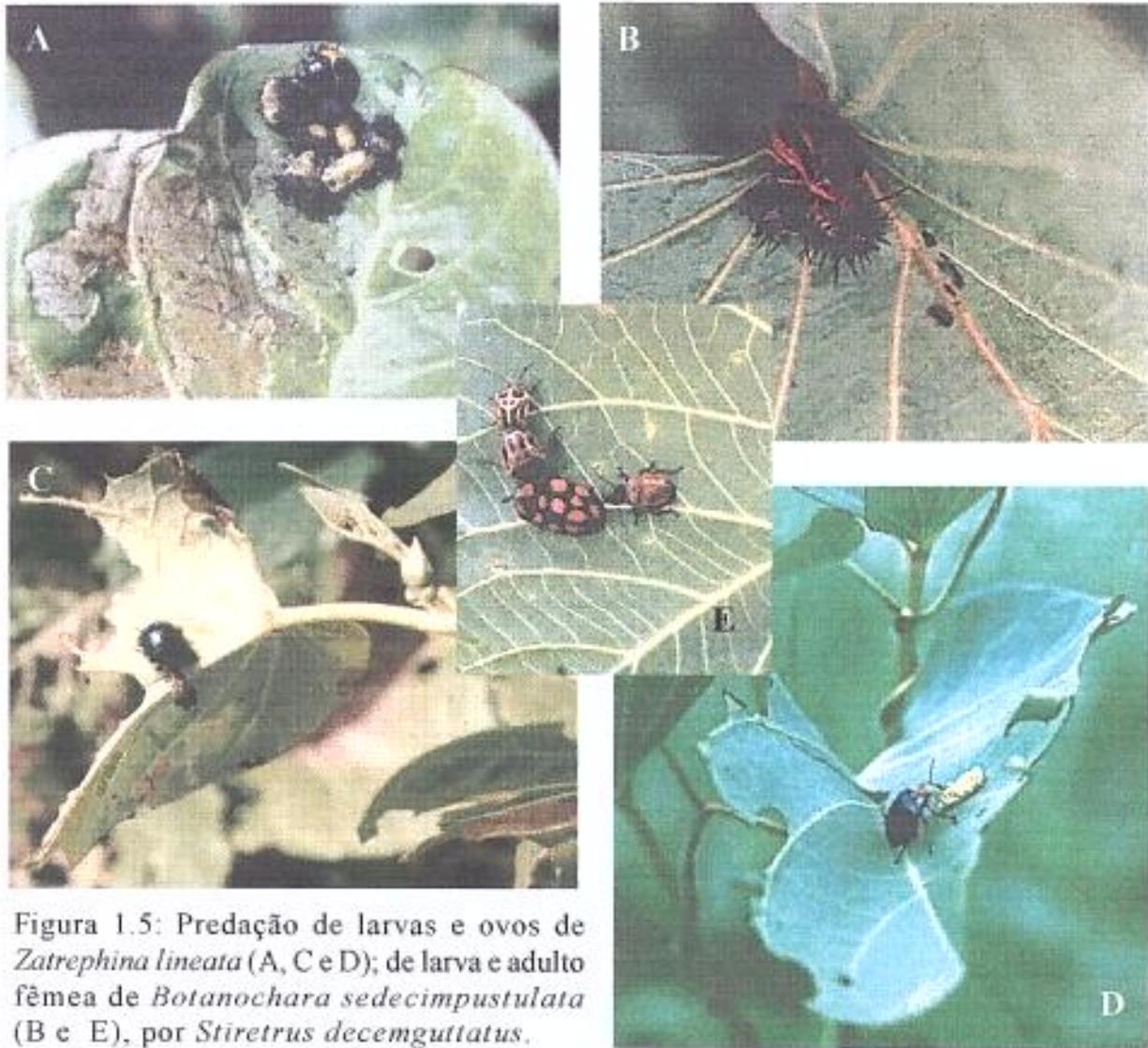


Figura 1.5: Predação de larvas e ovos de *Zatrephina lineata* (A, C e D); de larva e adulto fêmea de *Botanochara sedecimpustulata* (B e E), por *Stiretrus decemguttatus*.

registrada em cópula com o único macho de *Chelymorpha* aff. *alternans* (Figura 1.10B) encontrado em Salvaterra durante o estudo. Não houve acompanhamento das descendências dessas fêmeas, mas parece certo o isolamento reprodutivo entre as espécies.

3.2. Tempo de desenvolvimento e fecundidade

Em 30/IV/91 foram coletados no campo os primeiros adultos Cassidinae para a obtenção de ovos e início dos registros de tempo de desenvolvimento. O número de *B. sedecimpustulata* era bastante reduzido, com

relação ao que se observara em março do mesmo ano, e, mais ainda, se comparado ao de janeiro de 1990. As chuvas eram diárias, mas o índice mensal baixo frente aos de janeiro e fevereiro (Figura 1.11).

O desenvolvimento dos jovens, de ambos os cassidíneos, aconteceu em uma mancha de *I. asarifolia* que se encontrava em estado vegetativo (Figura 1.1A). Os resultados apresentados na tabela 1.1 mostram que nas fases jovens o tempo de desenvolvimento de *B. sedecimpustulata* é mais curto do que o de *Z. lineata*. O período médio de incubação dos ovos, $4,81 \pm 0,04$ dias, é aproximadamente

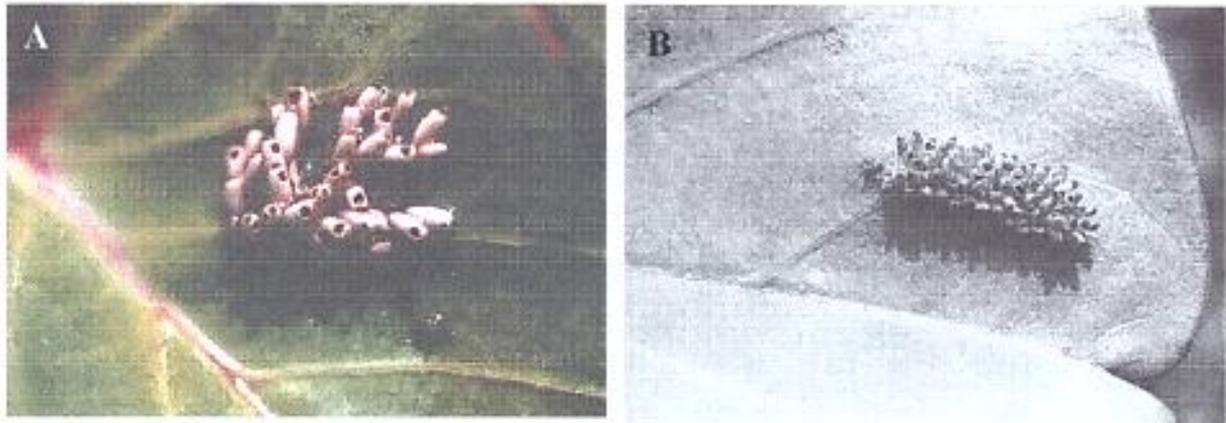


Figura 1.6: Desovas de *Botanochara sedecimpustulata* (A) e de *Zatrephina lineata* (B), com orifícios nos ovos feitos pelo parasitóide *Emersonella* sp.

metade do valor registrado para *Z. lineata*, $7,49 \pm 0,03$ ($t = 45,49$, $GL = 332$; $P < 0,01$). Dos 113 ovos iniciais de *B. sedecimpustulata* 13 não eclodiram. No caso de *Z. lineata* 307 ovos deram início à criação. Dos 42 que não eclodiram 26 apresentavam fungos, mas não se sabe se essa teria sido a causa da morte. Na fase larval as diferenças no tempo de desenvolvimento de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* foram um pouco menores ($12,37 \pm 0,12$ e $15,11 \pm 0,10$ dias, respectivamente), mas estatisticamente significativas ($t = 15,87$, $GL = 332$; $P < 0,01$).

A mortalidade registrada na fase de larva foi baixa, semelhante ao que apontam Nakamura e Abbas (1987) e Nakamura *et al.* (1992b) para cassidíneos de Java. Das 12 larvas mortas de *Z. lineata* 4 eram de 1º, 4 de 2º, 3 de 3º e 1 de 4º estágio. Para *B. sedecimpustulata* a mortalidade nessa fase foi de 1 larva de 1º, 2 de 3º e 2 pupas. Houve grande sincronismo nas eclosões e mudas dos indivíduos de mesma

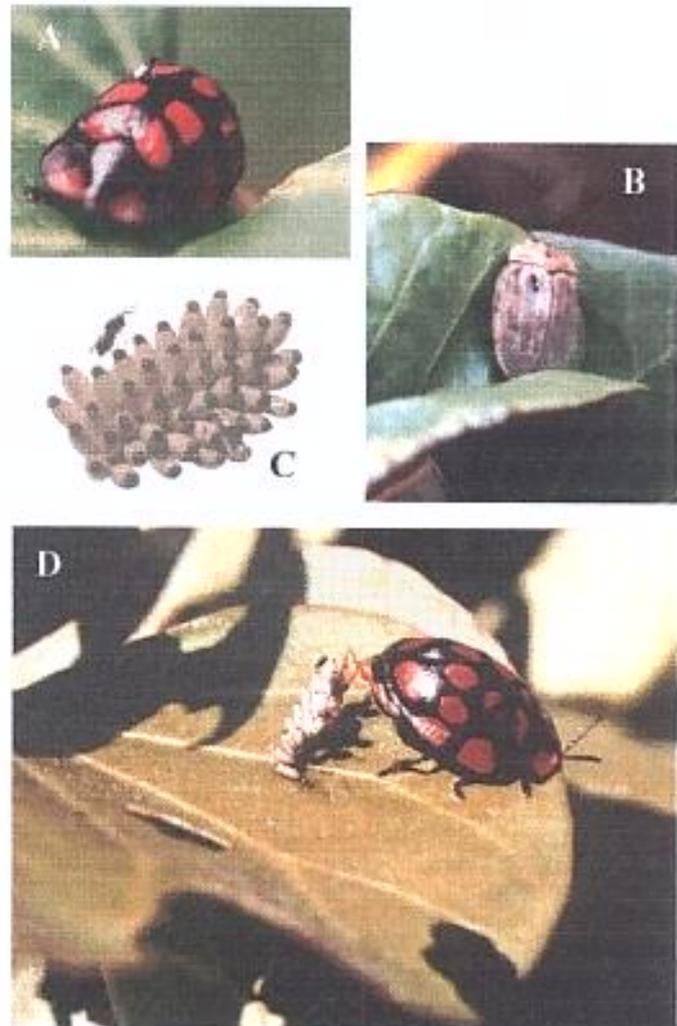


Figura 1.7: *Emersonella* sp. em forésia (A e B) e atividade de parasitismo (C e D) sobre *Zatrephina lineata* e *Botanochara sedecimpustulata*, respectivamente.

espécie e idade. A proporção sexual foi de 1,0♂ : 1,1♀ para *B. sedecimpustulata* (N = 95) e de 1,2♂ : 1,0♀ para *Z. lineata* (N = 239). Tais diferenças, no entanto, não são estatisticamente significativas ($\chi^2 = 0,04738$ e $0,6054$, respectivamente, para GL = 1; $P > 0,05$).

Durante o acentuado declínio no volume de chuvas e na UR do ar, com aumento gradual da temperatura do ar (Figura 1.11), os cassidíneos entravam na fase de pupa, que foi em média pouco mais longa para *B. sedecimpustulata* (Tabela 1.1). Esta espécie teve uma longevidade média de $215,04 \pm 9,39$ dias, incluindo-se $96,05 \pm 1,47$ dias de diapausa, passada na área do fechamento do saco de organza (Figura 1.1C), até o início das oviposições, enquanto que *Z. lineata* atingiu $100,53 \pm 2,20$ dias (Tabela 1.1), sem apresentar repouso alimentar e/ou reprodutivo. Os adultos *B. sedecimpustulata* começaram emergir em meados de maio, pretos com as manchas amareladas. Por volta do 4º dia, já com os élitros endurecidos, alguns começaram a ficar com as manchas avermelhadas, enquanto que outros ainda exibiam a cor



Figura 1.8: Casal de *Zatrephina lineata*, em época de seca, apresentando listras róseas nos élitros.

amarela, entrando dessa forma em diapausa. Antes disso não foram observadas cópulas nem durante os trabalhos de rotina e nem em observações esporádicas realizadas no decorrer do dia. Acasalamentos foram presenciados em agosto, nos dois primeiros dias após o reinício das atividades alimentares. A maioria das fêmeas iniciou a oviposição entre 1 e 4 dias após a cópula, com intervalo registrado de 1 a



Figura 1.9: *Botanochara sedecimpustulata* em diapausa (A) e expondo-se ao sol (B), em *Dracaena* sp.



Figura 1.10: Acasalamentos interespecíficos de fêmeas *Zatrephina lineata* com machos *Botanochara sedecimpustulata* (A) e *Chelymiorpha* aff. *alternans* (B).

36 dias, o que atingiu o início de setembro. Apesar de não ter havido preocupação em medir tempo de cópula dos casais notou-se que pode ser de poucos minutos. Habib & Vasconcellos-Neto (1979) verificaram casais de *B. impressa* juntos por 15 min, embora sejam comuns cópulas por mais de 1h, como em *Anacassis cribrum* e *Cassida hemisphaerica* (Buzzi, 1975; Maw, 1976). Portanto, não está descartada a possibilidade

de que com *B. sedecimpustulata* acasalamento tenha ocorrido antes da diapausa, visto que uma fêmea depositou uma desova com ovos férteis antes de ter sido observada nessa atividade. Terminado o repouso, os indivíduos que tinham ainda as manchas amarelas foram gradativamente mudando para a cor vermelha. Parece certo que a maior longevidade de *B. sedecimpustulata*, quando se compara com a de *Z. lineata*, deveu-se à diapausa,

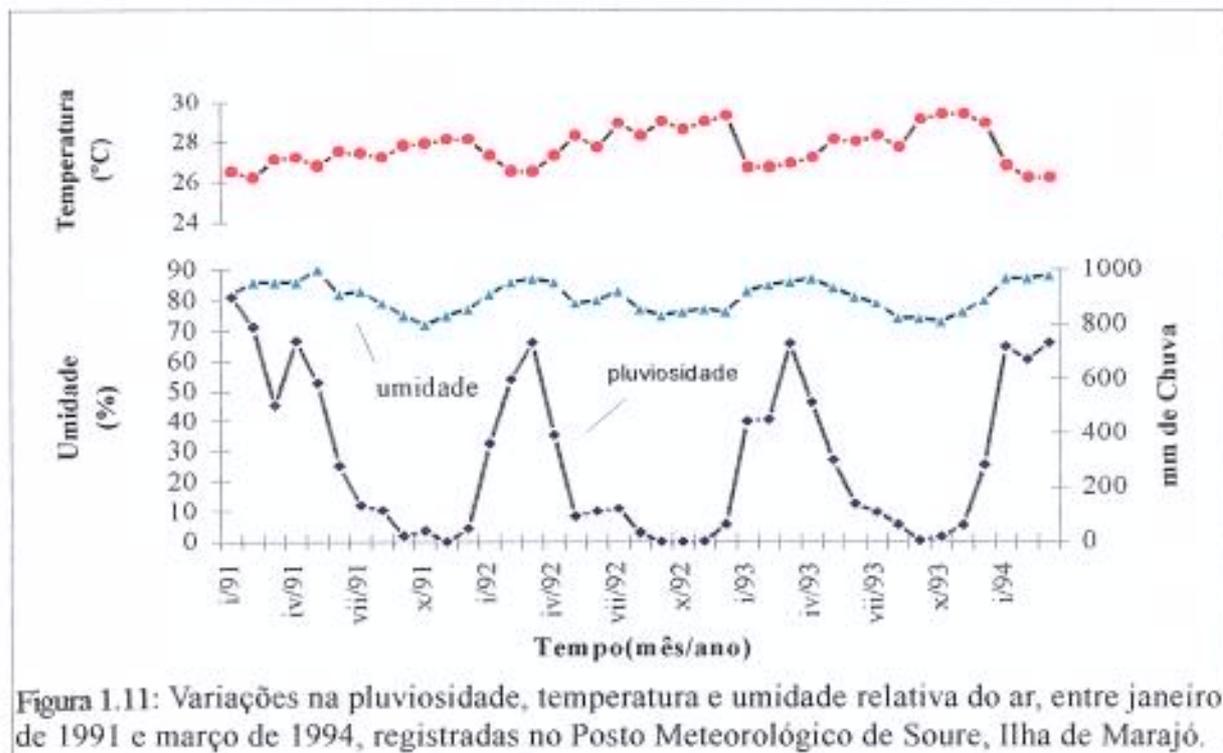


Figura 1.11: Variações na pluviosidade, temperatura e umidade relativa do ar, entre janeiro de 1991 e março de 1994, registradas no Posto Meteorológico de Soure, Ilha de Marajó.

desencadeada logo em seguida à emergência.

Embora a partir do estudo de Cody (1965) tenha se difundido a idéia de que regiões tropicais são favoráveis o ano todo por terem fatores climáticos e abundância de recursos alimentares estáveis, várias áreas de regiões tropicais, passam por um período quente e seco, seguido de um outro onde as chuvas são abundantes e as temperaturas atingem os menores valores do ano (Ioune & Nakamura, 1990; OEA, 1974; Windsor, 1990). Na parte leste da Ilha de Marajó, os períodos quentes e secos, que em geral vão de abril a meados de dezembro (Figuras 2 e 1.11), sendo mais áridos entre setembro e novembro, acarretam mudanças marcantes na fisionomia da vegetação local e na abundância das espécies animais, cujas populações, em geral, decrescem.

Com folhagem exuberante e tenra durante os meses chuvosos, *I. asarifolia* inicia a floração por volta de março, quando já são evidentes as seguintes modificações nas suas folhas: 1) redução no tamanho e velocidade de surgimento das folhas novas, 2) mudança do verde escuro para tons amarelados, com as nervuras e bordos salientando-se pela cor avermelhada, e 3) aumento da rigidez, ficando mais coriáceas. É provável que nas marcantes variações climáticas, sendo muito notáveis a redução hídrica (Figuras 2 e 1.11) e as menores diferenças entre as temperaturas diárias máxima e mínima (OEA, 1974), e nas alterações da planta hospedeira, que se

Tabela 1.1: Tempo de desenvolvimento (dias) de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*, em Salvaterra (27,6 °C; 80,8 % UR do ar).

Estágio de Desenvolvimento	Tempo de Desenvolvimento		
	$\bar{X} \pm EP$ (intervalo)		
	<i>Botanochara sedecimpustulata</i> n = 95	<i>Zatrephina lineata</i> n = 239	
Ovo	4,81 ± 0,04 (4 - 5)	7,49 ± 0,03 (7 - 8)	
Larva	1ª	2,01 ± 0,73 (1 - 4)	2,83 ± 0,03 (2 - 4)
	2ª	1,73 ± 0,06 (1 - 3)	2,08 ± 0,03 (1 - 3)
	3ª	1,78 ± 0,07 (1 - 3)	1,99 ± 0,02 (1 - 4)
	4ª	1,83 ± 0,04 (1 - 3)	3,12 ± 0,07 (2 - 6)
	5ª	5,02 ± 0,09 (4 - 7)	5,15 ± 0,04 (4 - 6)
Pupa	5,39 ± 0,10 (4 - 7)	4,69 ± 0,05 (3 - 7)	
Adulto	215,04 ± 9,39 (3 - 426)	100,53 ± 2,20 (2 - 208)	
Total	240,82 ± 9,88 (26 - 538)	128,03 ± 2,19 (31 - 229)	

evidenciam com clareza a partir de março, encontrem-se os estímulos responsáveis pela indução da diapausa em *B. sedecimpustulata*. Alterações como essas em plantas hospedeiras durante períodos de diapausa foram relatadas para outras espécies tropicais (Denlinger, 1986; Hsiao, 1973; Paleari, 1994; Tauber & Tauber, 1976, 1981; Vasconcellos-Neto, 1987), reforçando a idéia de que a secura ambiental deve exercer um papel fundamental em tal comportamento dos insetos. Sua ação poderia ser direta, provocando dessecação dos fitófagos e/ou indireta, alterando a qualidade da planta hospedeira.

Estando Marajó aproximadamente entre 0° e 2° S, não é esperada uma influência do fotoperíodo na indução e/ou manutenção desse estado, de acordo com o que foi verificado para *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera, Chrysomelidae), que se torna mais insensível a esse fator, quanto menores as latitudes (Hare, 1990).

Mas, se por um lado, frente às adversidades sazonais detectadas em Marajó,

Tabela 1.2: Fertilidade para *Botanochara sedecimpustulata*, criada em laboratório, em Salvaterra, Ilha de Marajó.

Tempo (mês/ano)	Idade (dias)	Fêmeas	Sobreviventes idade específica	Mortalidade idade específica	Taxa de mortalidade	Total ovos na fase	Taxa reprodutiva (ovos/fêmeas)	Expectativa de reprodução	$x \cdot l_x \cdot m_x$
	x		l_x	d_x	$q_x = d_x/l_x$	F_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$x \cdot l_x \cdot m_x$
vi/91	0	21	1,00	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00
vii/91	30	21	1,00	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00
viii/91	60	21	1,00	0,00	0,00	259	12,33	12,33	740,00
ix/91	90	21	1,00	0,00	0,00	6339	301,86	301,86	27167,14
x/91	120	21	1,00	0,19	0,19	4226	201,24	201,24	24148,57
xi/91	150	17	0,81	0,14	0,18	3268	192,21	155,60	23339,29
xii/91	180	14	0,67	0,00	0,00	2488	177,68	118,45	21321,43
i/92	210	14	0,67	0,10	0,14	4301	307,21	204,81	43010,00
ii/92	240	12	0,57	0,00	0,00	1752	145,96	83,40	20017,14
iii/92	270	12	0,57	0,24	0,42	652	54,33	31,05	8382,86
iv/92	300	7	0,33	0,14	0,43	19	2,71	0,90	271,43
v/92	330	4	0,19	0,10	0,50	0	0,00	0,00	0,00
vi/92	360	2	0,10	0,05	0,50	0	0,00	0,00	0,00
vii/92	390	1	0,05	0,05	1,00	0	0,00	0,00	0,00
viii/92	420	0	0,00						
Total						23303	1395,53	1109,64	168397,86
$R_0 = 1109,64$	$T = 151,76$			$r = 0,046$					

Tabela 1.3: Fertilidade para *Zatrephina lineata*, criada em laboratório, em Salvaterra, Ilha de Marajó.

Tempo (mês/ano)	Idade (dias)	Fêmeas	Sobreviventes idade específica	Mortalidade idade específica	Taxa de mortalidade	Total ovos na fase (filhas)	Taxa reprodutiva (ovos/fêmeas)	Expectativa de reprodução	$x \cdot l_x \cdot m_x$
	x		l_x	d_x	$q_x = d_x/l_x$	F_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$x \cdot l_x \cdot m_x$
vi/91	0	21	1,00	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0,00
vii/91	30	21	1,00	0,05	0,05	6568	312,76	312,76	9382,86
viii/91	60	20	0,95	0,10	0,10	6642	332,10	316,29	18977,14
ix/91	90	18	0,86	0,19	0,22	5027	279,25	239,36	21542,14
x/91	120	14	0,67	0,43	0,64	1113	79,50	53,00	6360,00
xi/91	150	5	0,24	0,19	0,80	35	6,90	1,64	246,43
xii/91	180	1	0,05	0,05	1,00	0	0,00	0,00	0,00
i/92	210	0	0,00	0,00	0,00				0,00
Total						19384	1010,51	923,05	56508,57
$R_0 = 923,05$	$T = 61,22$			$r = 0,11$					

$$R_0 \text{ (Taxa líquida de reprodução)} = l_x \cdot m_x$$

$$T \text{ (Tempo médio de geração)} = x \cdot l_x \cdot m_x / l_x \cdot m_x$$

$$r \text{ (taxa intrínseca de crescimento per capita/dia)} = \ln R_0 / T$$

B. sedecimpustulata apresenta um comportamento de diapausa, comum em espécies de regiões temperadas, por outro é *Z. lineata* que, sem tal comportamento, entra no período tropical seco investindo na reprodução.

Diapausa deve ter sido a resposta adaptativa

mais vantajosa para *B. sedecimpustulata* como resultado de uma maior sensibilidade à dessecação, não possível de ser compensada, por exemplo, através da planta hospedeira, devido às alterações que ela sofre com a seca. Ainda que deficiência hídrica possa implicar

em aumento da qualidade nutricional das plantas, como sugere White (1974, 1976, 1984) e não em inadequação como contra argumentam McQuate & Connor (1990), o balanço entre a sua contribuição para o aumento do valor adaptativo de *B. sedecimpustulata* versus as possíveis mortes provocadas por dessecação, não justificaria que essa espécie se mantivesse em atividades alimentar e reprodutiva durante o período seco, como acontece com *Z. lineata*. É preciso

lembrar que, no campo, outros fatores participantes do sistema, como os bióticos, devem interferir e, por isso, precisarão ser acrescidos às análises futuras.

Portanto, que características reprodutivas e de crescimento populacional apresentam *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* como resultado desses diferentes comportamentos, que também determinam diferentes longevidades?

Analisando os dados das tabelas 1.2 e 1.3, verifica-se que o tempo de uma geração de *B. sedecimpustulata* ($T = 151,76$) foi de quase dobro daquele registrado para *Z. lineata* em laboratório ($T = 61,22$ dias). O número médio de ovos por fêmea (Tabela 1.4) foi um pouco maior para *B. sedecimpustulata* do que para *Z. lineata* ($2219,29 \pm 248,05$ e de $1846,90 \pm 161,31$, respectivamente), diferenças estatisticamente não significativas ($t = 1,27$; $GL = 40$; $P > 0,05$), e que se encontram bem acima dos valores médios citados para outros crisomelídeos (Albuquerque & Becker, 1986; Habib & Vasconcellos-Neto, 1979;

Tabela 1.4: Biologia da reprodução de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*, criadas no laboratório, em Salvaterra, Ilha de Marajó ($\bar{X} \pm EP$; intervalo).

		<i>B. sedecimpustulata</i> N=21	<i>Z. lineata</i> N=21
Dias de oviposição		$134,00 \pm 14,85$ (31 - 219)	$78,71 \pm 6,23$ (16 - 125)
	total	$2219,29 \pm 248,05$ (505 - 4414)	$1846,90 \pm 161,31$ (271 - 2677)
Ovos/fêmeas	viáveis	$1717,86 \pm 222,18$ (261 - 3555)	$1542,76 \pm 152,00$ (154 - 2505)
	dia	$16,57 \pm 0,34$ (0 - 87)	$23,48 \pm 0,57$ (6 - 111)
Ovos/desova		$27,10 \pm 0,37$ (1 - 118)	$40,81 \pm 0,49$ (3 - 111)

Nakamura *et al.* 1989; 1994). Apenas Ward & Pienkowski (1978) obtiveram em laboratório 1977 ovos de uma fêmea de *Cassida rubiginosa*, com um número médio de 815 ovos. A taxa líquida de reprodução (R_0) para *B. sedecimpustulata* foi de 1109,64 (Tabela 1.2) e para *Z. lineata* foi de 923,05 (Tabela 1.3). Sendo a taxa de crescimento *per capita* dia relativa ao tempo de uma geração, era esperado um menor valor, como foi encontrado para *B. sedecimpustulata* ($r = 0,05$) em relação a *Z. lineata* ($r = 0,11$). Segundo Smith (1954, *apud* Price, 1984) alta taxa de crescimento populacional pode significar que sob condições naturais a população sofra uma alta mortalidade. Sendo assim, esperar-se-ia para a população de *B. sedecimpustulata*, menor mortalidade sob condições naturais do que para a de *Z. lineata*. Dessa forma, o comportamento de diapausa identificado em *B. sedecimpustulata*, pode ser ressaltado como capaz de conferir-lhe certo grau de adaptação, à medida em que permite evitar condições

climáticas que poderiam agir favorecendo a dessecação dos indivíduos e a maior rigidez dos tecidos da planta hospedeira, com provável redução do seu conteúdo de água. Enquanto todo o período reprodutivo de *Z. lineata* esteve restrito aos meses de junho a novembro, logo após a emergência dos adultos, o de *B. sedecimpustulata*, que retardou em média 96 dias devido à diapausa, estendeu-se do final de julho a março do ano seguinte. Os maiores números de progênie por proporção de sobreviventes de *Z. lineata* aconteceram entre julho e agosto, enquanto que *B. sedecimpustulata* apresentou dois picos reprodutivos, que aconteceram do final de agosto para setembro e entre dezembro-91 a janeiro-92 (Figura 1.12). O tempo médio, em dias, de oviposição no laboratório (Tabela 1.4), foi de $134,00 \pm 14,85$ para *B. sedecimpustulata* e de $78,71 \pm 6,23$ para *Z. lineata*. As diferenças entre esses valores revelaram-se estatisticamente significativas ($t = 3,43$; $GL = 40$; $P < 0,01$). No caso de *B. sedecimpustulata*, a diapausa confere uma

condição particularmente favorável: a) pode adiar o início da reprodução para épocas em que o recurso alimentar e os fatores climáticos estejam mais adequados, o que daria maiores chances de sobrevivência aos descendentes e, b) provavelmente é responsável pela maior longevidade dos adultos e, conseqüentemente, pela maior média de dias de oviposição. As curvas de sobrevivência, combinadas ao número médio de ovos/fêmea/dia, para as duas espécies (Figuras 1.13) reforçam essas constatações. Verifica-se nessas representações que em dezembro, quando ocorre o grande aumento no volume de chuvas (Figura 1.11) e *I. asarifolia* apresenta folhas com maior área e mais tenras, a população de *B. sedecimpustulata* tinha 67% de fêmeas sobreviventes, atingindo o 2º maior pico de número médio de ovos/fêmea, apenas uma fêmea senescente de *Z. lineata*, 5% do total inicial, sobrevivia e sem contribuir com produção de ovos. A maior mortalidade, em ambas as espécies (Figura 1.13), correspondeu ao período mais árido do ano que acontece,

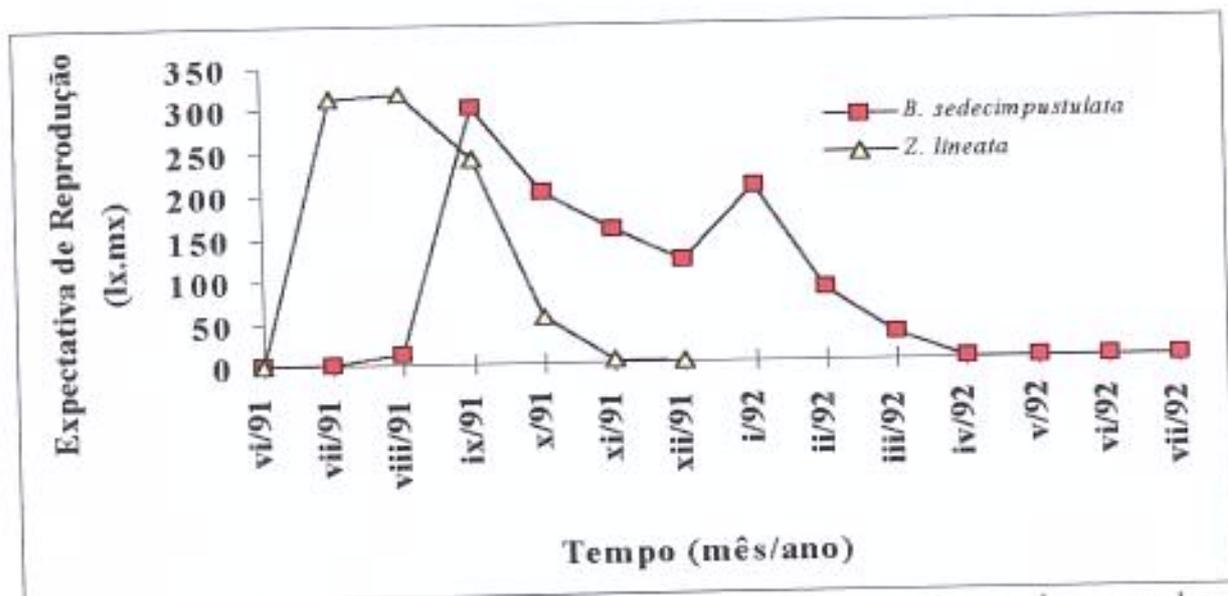


Figura 1.12: Variação, no tempo, da expectativa reprodutiva de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*.

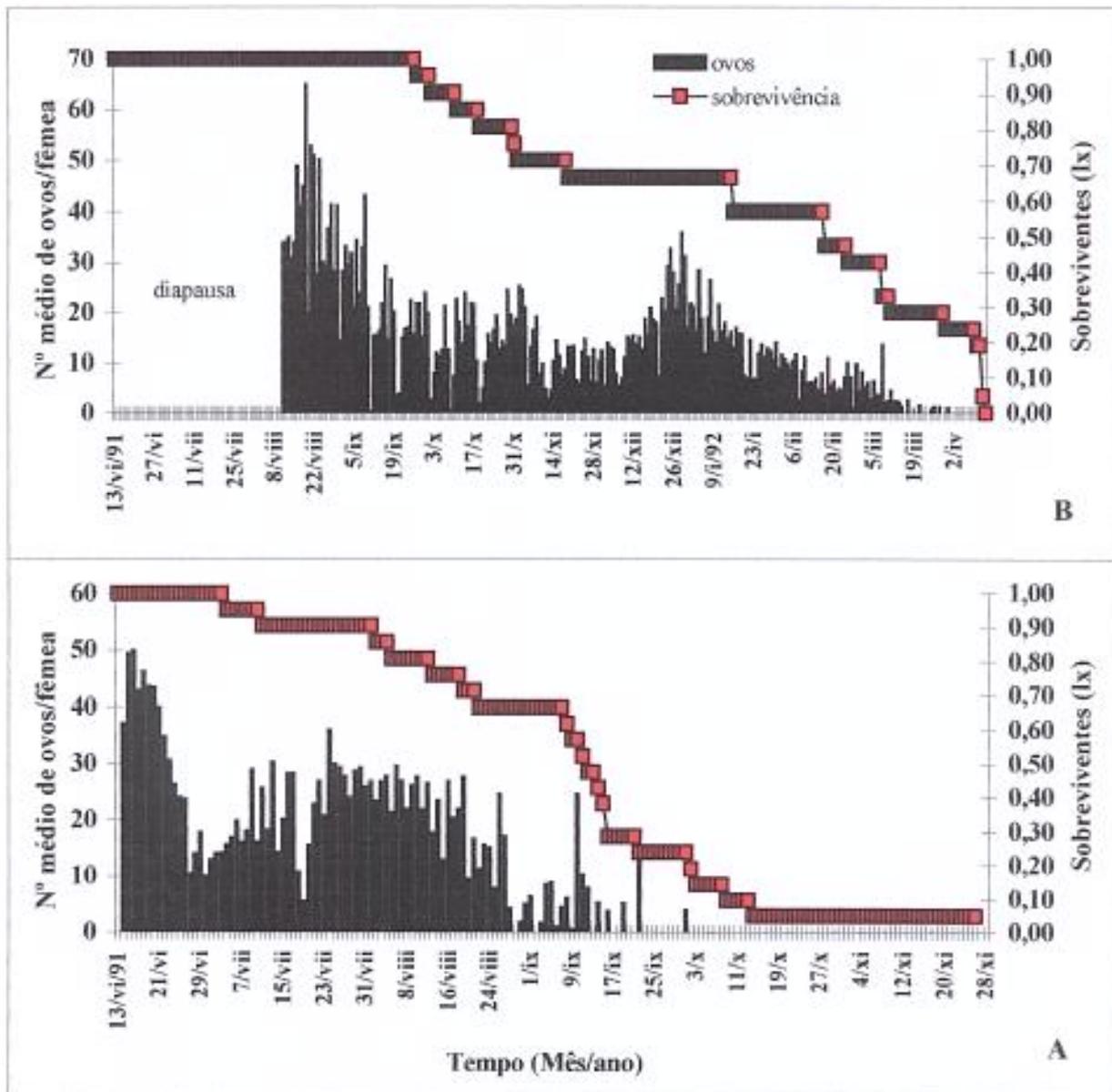


Figura 1.13: Curvas de sobrevivência e fecundidade de *Zatrephina lineata* (A) e *Botanochara sedecimpustulata* (B).

geralmente, de setembro a novembro (Figura 1.11). Assim como no laboratório, onde os indivíduos voltaram às atividades alimentar e reprodutiva em agosto, com o período de diapausa variando de 80 a 111 dias, no campo a maioria da população só iniciou a reprodução em meados de dezembro, após o início das chuvas. Essas observações levam a supor, que há diferentes comportamentos reprodutivos e em função de possíveis variações genéticas, como acontece

com o díptero *Wyeomyia smithii* (Istock, 1981). Segundo Sterns (1976), genótipos que conferem aos indivíduos resistência à diapausa, adapta-los-ia a estações mais longas, que teriam plenitude de alimento. Já aqueles propensos à diapausa estariam mais adaptados às estações curtas, que se caracterizariam por escassez de alimento, ficando os indivíduos de genótipo misto melhor adaptados a condições intermediárias que, se presume, sejam as mais encontradas. O que se verifica é que, embora

tal variação genética possa existir no caso de *B. sedecimpustulata*, os indivíduos resistentes à diapausa e os intermediários, devem estar melhor adaptados a se utilizar de um alimento que, embora não seja escasso, passa por uma fase fenológica de floração, com aumento da rigidez dos tecidos e possivelmente, diminuição do conteúdo de água e alterações na concentração e/ou distribuição de nitrogênio. O mesmo deve se dar com *Z. lineata*, cujo pico reprodutivo acontece no início desse período. Já os indivíduos que permanecem em diapausa até dezembro, se adaptados a uma época mais úmida e folhas tenras do alimento, dispõem de um curto período de tempo, o que poderia explicar o desenvolvimento mais rápido dessa espécie durante as fases jovens e tendência ao univoltinismo. Nakamura *et al.* (1989) acreditam que os ciclos longos tenderiam a aumentar o valor adaptativo das espécies tropicais sujeitas a áreas altamente perturbadas, visão que precisa abarcar também as relações com as grandes alterações climáticas periódicas e que se verificam em diversas partes dos trópicos, de acordo com o que se discutiu anteriormente.

Cody (1965) atribui às catástrofes das regiões temperadas uma diminuição das populações abaixo das respectivas capacidades suporte, o que tenderia a maximizar a taxa de reprodução. Landahl & Root (1969), estudando hemípteros de mesmo gênero, oriundos de região tropical e temperada, encontraram uma mais alta fecundidade idade específica para espécie de região temperada, com alta produção e precoce de ovos. Disseram ser esse padrão esperado para espécies daquela região,

uma vez que é limitado o tempo que a espécie tem para se reproduzir com condições favoráveis, portanto, em ambientes sazonais, altos valores de r seriam adaptativos. De acordo com o que foi obtido para *Z. lineata*, alta e precoce produção de ovos, pode não associar-se a tempo limitado de condições favoráveis ou necessidade de recolonização, uma vez que esta espécie se reproduz o ano todo.

Z. lineata mesmo em condição ambiental árida, tem intenso investimento em reprodução no início da fase adulta, enquanto que *B. sedecimpustulata* retarda a recomposição da população, passando primeiro por um período de diapausa. De acordo com a teoria de Lack (1954, *apud* Begon, *et al.* 1988), reforçada com resultados de estudos posteriores (Cody, 1965; Dingle, 1978; Itô, 1959, *apud* Price, 1984; Peschken, 1972), esperar-se-ia para as regiões tropicais, pequeno número de ovos, sendo a energia canalizada para cuidados com a progênie, evitar predação e competição intra e interespecífica. No entanto, os dados registrados para *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, não se enquadram nesse padrão.

Os resultados obtidos neste estudo da biologia de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* mostram que espécies tropicais, vivendo em um mesmo habitat, utilizando-se de um mesmo recurso alimentar e com alta fecundidade, diferem substancialmente quanto à estratégia reprodutiva e evidencia quão relativo é o conceito de estrategista r e K o que torna inadequadas amplas generalizações a esse respeito.

Capítulo 2

Interação de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae) com *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae): Sítio de alimentação.

Resumo. Levantamentos de campo revelaram que larvas e adultos de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* alimentam-se preferencialmente da folha aberta mais jovem dos ramos de *I. asarifolia*. Experimentos realizados no campo e no laboratório confirmaram esses registros. Quanto à área foliar consumida pelos adultos, em laboratório, verificou-se que: a) indivíduos das duas espécies consomem quantidades semelhantes de áreas foliares; b) fêmeas consomem significativamente mais do que os machos e as fêmeas de *B. sedecimpustulata* mais do que fêmeas de *Z. lineata*; c) folhas mais jovens dos ramos são significativamente mais consumidas do que as mais maduras, e d) porções das folhas mais jovens e mais maduras são encontradas por adultos das duas espécies com igual frequência para alimentação. Experimentos com larvas em ramos de *I. asarifolia*, com folhas jovens e maduras especialmente manipuladas, indicam que a busca e encontro da folha mais jovem dá-se através de exploração tátil com o uso das peças bucais, provavelmente combinada a uma fototaxia. Durante o período seco do ano esse comportamento revela-se mais vantajoso e passa a ser facilitado devido à intensificação de bases muricadas nos pecíolos mais velhos.

1. Introdução

Ipomoea asarifolia (Convolvulaceae) é uma invasora muito comum na região Norte do Brasil onde é encontrada em áreas abertas e em especial de solos arenosos e úmidos. Os maiores problemas verificados com essa planta, no Pará, acontecem devido à invasão e diminuição da área útil de pastagens, provocando intoxicação de animais de criação quando ingerida; invasão de culturas no estágio inicial, prejudicando o desenvolvimento das plântulas e, ainda, espalhando-se por ruas, calçadas e terrenos urbanos, exigindo capinas constantes.

Planta herbácea reptante, perene, pouco latescente, reproduz-se por sementes, mas apresenta alastramento e enraizamento progressivos (Kissmann & Groth, 1992), que permitem a cobertura de extensas áreas em curto espaço de tempo, quando a estação é chuvosa. De fevereiro a novembro floresce (Maia & Figueiredo, 1992), mas não há perfeito sincronismo entre as plantas de diferentes manchas, provavelmente devido à capina realizada em diferentes momentos e às variações de luminosidade e umidade dos terrenos.

Em Salvaterra, à semelhança do que registram Nakamura & Abbas (1989a) para Padang, Sumatra, cinco espécies de coleópteros têm *I. asarifolia* como hospedeira, alimentando-se das folhas. Menos comuns são as larvas de duas espécies de pequenos lepidópteros habitando cartuchos construídos com as folhas apicais das quais alimentam-se, um bruquídeo predador de sementes e dois pentatomídeos. Os maiores danos registrados a essa invasora são causados por *Botanochara*

sedecimpustulata e *Zatrephina lineata*, que em épocas de ataque intenso chegam a deixá-la com ramos completamente depauperados. Uma espécie de fungo pode infectar o ápice dos ramos que, deformados e com o crescimento reduzido, não mais são procurados pelos insetos herbívoros.

Observações pessoais por algumas regiões do Pará e os escassos registros bibliográficos (Bondar, 1953; Buzzi, 1994) indicam que *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* são espécies oligófagas que têm em *I. asarifolia* e *I. batatas* as principais fontes de recurso alimentar. Em Salvaterra *I. asarifolia* destaca-se como hospedeira desses cassidíneos o que pode ser tanto devido a uma real preferência por essa espécie como à raridade de *I. batatas*.

As primeiras evidências sugeriam afinidades estreitas na forma de exploração dessa planta hospedeira tanto por larvas como por adultos de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, que, com grande frequência, eram encontrados alimentando-se da folha mais jovem dos ramos de *I. asarifolia*. Seria esse um sítio preferencial de alimentação e das duas espécies? Em o sendo, de que forma seria selecionado? Haveria também semelhança na quantidade do alimento ingerido?

Tais indagações orientaram as investigações sobre alguns aspectos das interações alimentares de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* com *I. asarifolia* que, compondo o quadro das semelhanças e diferenças que se buscava para essas duas espécies, poderiam levar à compreensão de facetas ecológicas e evolutivas envolvidas na coexistência desses cassidíneos.

2. Material e métodos

2.1. Sítio de alimentação de adultos e larvas de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*, em ramos de *Ipomoea asarifolia*

A área urbana de Salvaterra foi percorrida e as manchas de *I. asarifolia* foram examinadas. Registrou-se, para cada espécie de Cassidinae, o número de larvas de cada estágio, os adultos e as respectivas folhas de *I. asarifolia* que estavam utilizando para alimentação. Ponteiros com ataque intenso e folhas completamente destruídas não fizeram parte das contagens. A folha aberta mais apical dos ramos denominou-se de folha jovem e a partir da 3ª todas foram consideradas como folhas velhas para efeito de somatório e análises.

Esses levantamentos aconteceram em agosto e em dezembro de 1993.

2.2. Orientação das larvas na busca do recurso alimentar

Folhas de *I. asarifolia*, com grupos de larvas dos Cassidinae, foram coletadas na cidade de Salvaterra e levadas a uma área experimental plantada com a Convolvulaceae. Nesse local, cada ramo da planta hospedeira recebeu, na sua base, um recipiente de plástico de 15cm de diâmetro e numerado (Figura 2.1). Os ramos foram introduzidos, até o ponto central de cada recipiente, através da abertura de um raio, que foi posteriormente fechado com fita adesiva.

Cada grupo de larvas, coletado no campo, foi retirado da folha de alimentação e colocado no centro de um dos recipientes, que se



Figura 2.1: Larvas de *Zatrephina lineata*, em teste de busca e reconhecimento de sítio especial de alimentação.

encontrava na base do respectivo ramo de *I. asarifolia*. As características dos movimentos das larvas foram observadas e, após, aproximadamente, 1 hora, os ramos de *I. asarifolia* foram examinados, registrando-se o número de larvas de cada estágio e as respectivas folhas em que se alojaram para alimentação. Esses testes foram realizados em agosto e em dezembro de 1993.

Para estudo do comportamento de larvas na distinção entre folha jovem e madura, ramos de *I. asarifolia* envasada, nos quais se manteve apenas a folha mais jovem (1ª mais apical) e a mais madura (3ª ou 4ª do ápice para a base), foram manipulados de duas maneiras: 1) retirados os limbos dos dois tipos de folhas, estes foram transplantados nos pecíolos recíprocos, remanescentes no ramo (Figura 2.2A) e, 2) retiradas as folhas, junto com seus respectivos pecíolos, estas foram

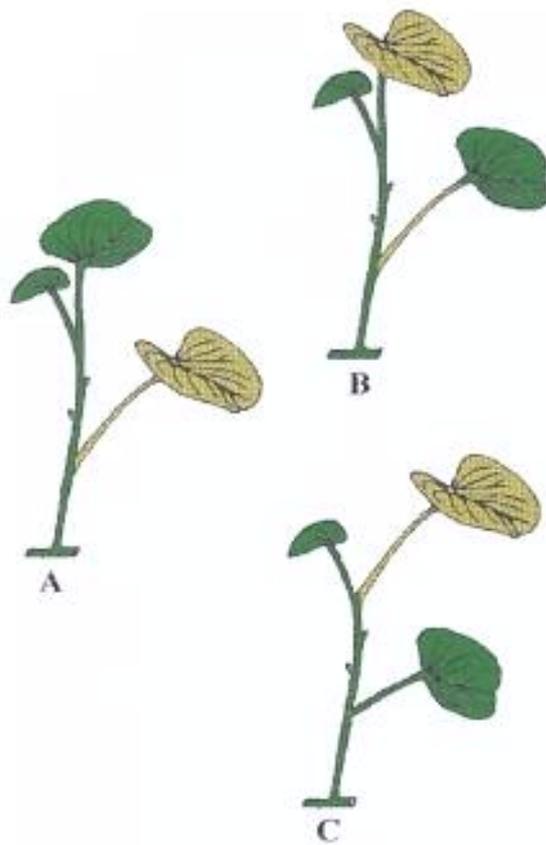


Figura 2.2: Esquema de ramo de *Ipomoea asarifolia* representando a planta normal (A), com inversão de limbos maduro x jovem (B) e com inversão das folhas madura e jovem (C).

transplantadas nas posições recíprocas em que se encontravam no ramo (Figura 2.2B). Os transplantes foram feitos com a introdução de uma pequena lasca de madeira nas partes contactantes, cuidando-se para que ficassem perfeitamente ajustadas. Um total de 40 larvas, 20 para cada tratamento, foram observadas uma a uma, sendo descrito todo o comportamento de procura, encontro, alimentação e/ou abandono das folhas. Esses testes foram realizados em setembro de 1993 e apenas com larvas de *Z. lineata* por não haver, naquele período, larvas de *B. sedecimpustulata* disponíveis, devido à diapausa dos adultos.

2.3. Quantidade de folha consumida e preferência alimentar de adultos de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*

Quarenta recipientes de plástico com 20 cm de diâmetro e 3 cm de altura receberam no fundo, de forma a não se tocarem, quatro pedaços triangulares de papel de filtro umedecido (Figura 2.3). Em cada um deles, colocou-se uma porção de folha de *I. asarifolia* de 3,6 cm de diâmetro. As porções foram arranjadas de forma a intercalar, em círculo, folha jovem (1ª do ápice) com folha madura (3ª do ápice), próximas à lateral do recipiente. Cada um deles recebeu 2 porções de folha jovem e 2 porções de folha madura e, no centro um cassidíneo adulto, resultando ao final num total de 10 machos e 10 fêmeas de cada espécie. Cada montagem dessa foi devidamente etiquetada e coberta com uma peneira de plástico cuja malha era de 1mm² (Figura 2.3). Registrou-se, para cada indivíduo, a 1ª folha usada para alimentação. Após 12 horas, compreendidas entre 7h e 19h, os adultos foram retirados dos recipientes e as respectivas porções restantes das folhas foram desenhadas. Posteriormente, as áreas de cada tipo de folha, consumidas pelos indivíduos de cada espécie, foram determinadas com o auxílio de programa para morfometria (Sigma Scan Measurement, versão 1988).

3. Resultados e discussão

Os resultados dos dois censos e testes realizados no campo (Figura 2.4), com *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina*

lineata, deram reforço às observações iniciais, que indicavam haver uma preferência dessas espécies pelo mesmo sítio de alimentação, isto é, pela folha apical recém aberta (mais jovem). O número médio de larvas em folhas jovens por ponteiro é, sem dúvida, maior do que em folhas maduras, tanto no período de seca (agosto) como no de chuva (dezembro).

Nessas duas épocas são marcantes as diferenças, tanto na velocidade de crescimento como na textura das folhas. Em agosto a distensão das lâminas foliares é mais lenta e

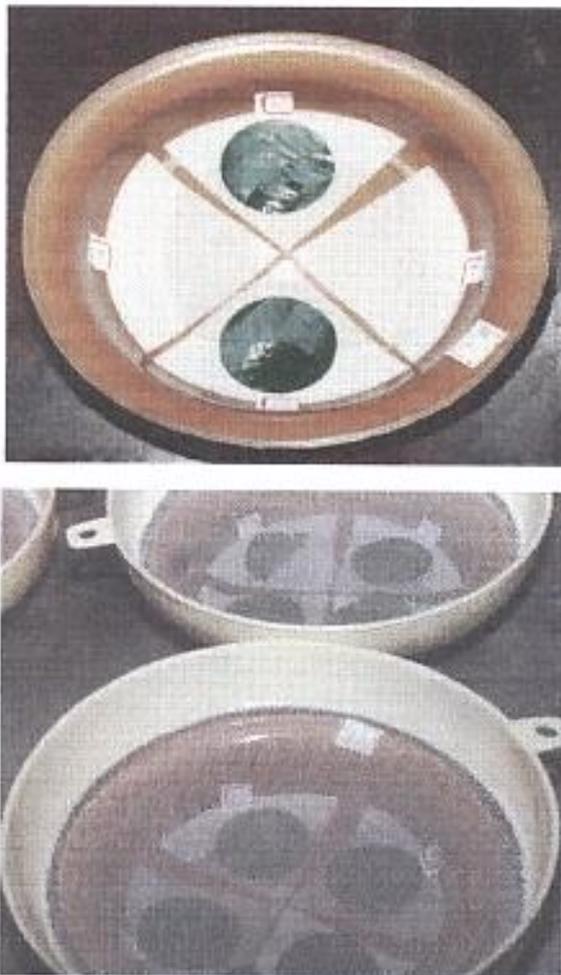


Figura 2.3: Montagens dos testes para avaliação do consumo de *Ipomoea asarifolia*, por *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*

as folhas bem mais enrijecidas, exibindo pecíolos muricados à medida em que se tornam maduras. No campo, observa-se que as larvas, mesmo alimentando-se das folhas jovens, retiram apenas a camada superficial da face ventral, evitando até as pequenas nervuras. Em dezembro isso não ocorre e até mesmo as folhas maduras são completamente utilizadas, principalmente por *B. sedecimpustulata*, quando sai da diapausa. Diante desses fatos, esperava-se que *Z. lineata*, ativa também nos meses secos dos anos, fosse encontrada nas folhas jovens de agosto em número proporcionalmente maior do que nas de dezembro, o que não se verificou para as larvas, apenas para os adultos (Figura 2.4A e C, respectivamente). A proporção de larvas em folhas jovens e maduras, mostrou-se a mesma para agosto e dezembro. Porém, os resultados dos testes realizados com elas, no campo, mostraram um número médio maior de larvas que se desviaram para folhas maduras em dezembro (Figura 2.4E). Houve um estabelecimento de 10,37% mais larvas em folhas maduras nos testes de dezembro, do que nos de agosto. Como as folhas maduras de dezembro, em geral, possuem pecíolos lisos e são relativamente mais tenras deixam, muitas vezes, de sinalizar para as larvas, que acabam por chegar às lâminas dessas folhas, das quais até se alimentam, principalmente, se houver ataque intenso.

As observações feitas durante o tempo em que as larvas exploravam os ramos, desde a base onde haviam sido deixadas, até a folha onde se estabeleciam, revelaram toques feitos com a região bucal e alterações subseqüentes no sentido de deslocamento, quando eram

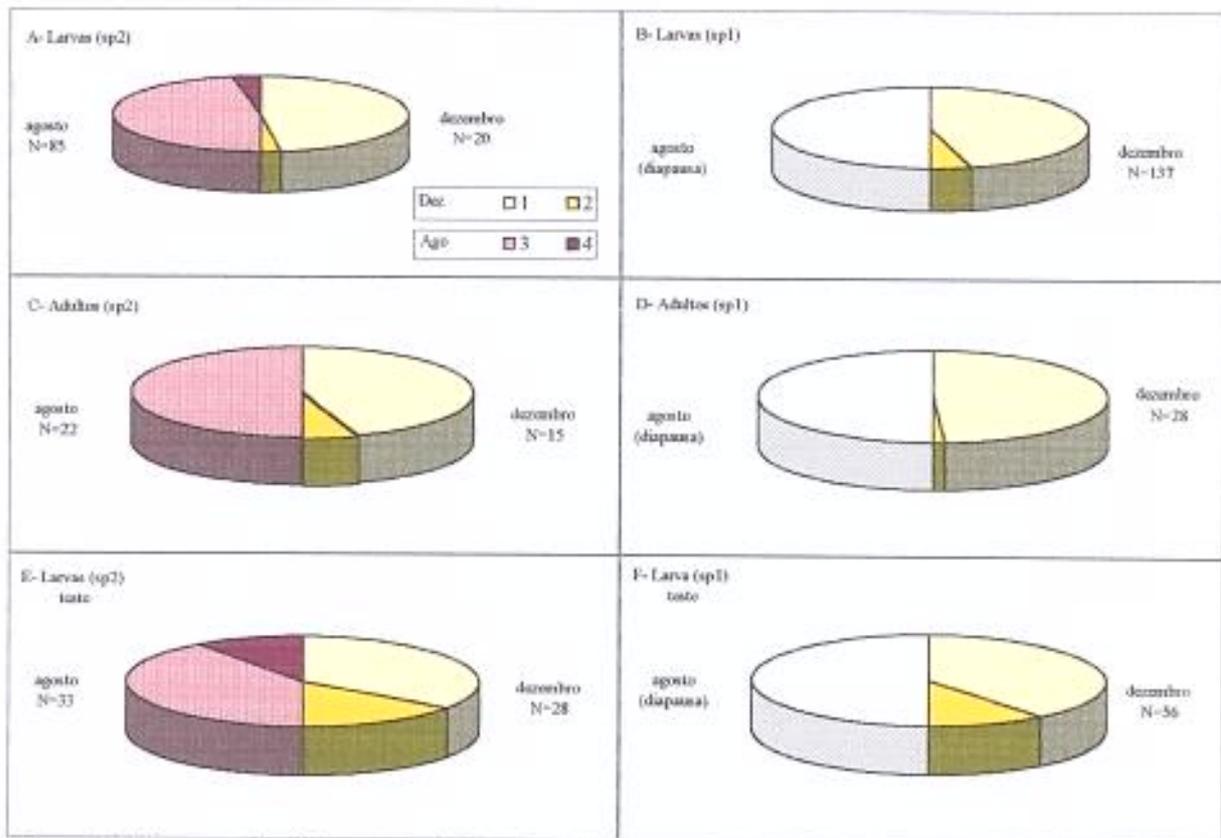


Figura 2.4: Proporção de larvas e adultos de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e de *Zatrephina lineata* (sp2) alimentando-se de folhas jovens (1 e 3) e folhas maduras (2 e 4) nos ponteiros amostrados (N) de *Ipomoea asarifolia*.

encontradas as vilosidades das bases dos pecíolos e a própria lâmina, mais rígida, das folhas maduras. A desenvoltura com que esses indivíduos reconheciam os sinais, percorriam o ramo e ganhavam, quase sempre, a folha mais jovem faz crer que, em casos de desovas colocadas distantes desse sítio, ou em casos de esgotamento do recurso em certas partes das manchas, acometidas de ataques intensos, seja evitado longo tempo de privação em exposição ao forte calor.

Investigando um pouco mais detalhadamente esse comportamento de orientação ao sítio principal de alimentação, manipulando-se a folha jovem e a madura quanto à posição (Figura 2.2), obteve-se resultados (Tabelas 2.1 e 2.2) bastante interessantes e que reforçam as suposições

anteriores à respeito da orientação para as folhas jovens e reconhecimento das folhas maduras. A pronta movimentação das larvas no sentido do ápice dos ramos, sugere uma orientação fototática que, acrescida da exploração tátil primeiro dos pecíolos, e em seguida das lâminas foliares, conduz ao encontro e utilização daquelas folhas mais jovens e, provavelmente, mais adequada ao consumo. As respostas aos pecíolos muricados, das folhas maduras, incluíram desde imobilização inicial após o toque, até a retomada do ramo. Essas respostas foram imediatas durante a época seca, quando as estruturas sinalizadoras eram mais evidentes nos pecíolos e as folhas maduras eram bem mais coriáceas. Tal comportamento parece ser de grande valor, especialmente na estação

Tabela 2.1: Comportamento de larvas de *Zatrephina lineata* à procura do sitio de alimentação, em experimentos de laboratório realizados com ramos de plantas envasadas de *Ipomoea asarifolia*, que tiveram as áreas foliares mais jovem e mais madura de cada ramo, transplantadas nos pecíolos recíprocos remanescentes.

Comportamento das larvas	Número de larvas			
	3º estágio	4º estágio	5º estágio	Total
Toca pecíolo maduro e vai para o jovem, alimentando-se da folha madura nele implantada	4* ¹	5	3	12
Não toca pecíolo maduro e vai para o jovem alimentando-se da folha madura nele implantada	3	2	2	7
Toca pecíolo maduro e vai alimentar-se da folha jovem nele implantada	–	–	1* ²	1
Total	7	7	6	20

*¹- após tocar o pecíolo maduro uma larva foi ao jovem, mas não comeu da folha madura nele implantada; voltou ao ramo, por onde desceu e, sem tocar o pecíolo maduro, abandonou a planta.

*²- após tocar o pecíolo maduro foi ao jovem, começou a comer da folha madura nele implantada, mas a abandonou e após descer pelo ramo, tocou o pecíolo maduro, foi até a folha jovem nele implantada, da qual se alimentou.

seca, uma vez que conduz as larvas com eficiência à porção adequada do recurso, evitando longos períodos de exploração de cada folha que se interpõe no caminho. Isto implicaria em maiores gastos de energia e maior tempo de exposição à dessecação.

A folha jovem pode também ser prontamente atingida, nas situações em a larva não toca em pecíolos de folhas mais maduras, quando casualmente inicia a subida do ramo e faz rotas que não coincidem com os seus pontos de inserção.

Larson & Ohmart (1988) relataram também discriminação tátil de folhas de diferentes idades de eucalipto, por *Paropsis atomaria* (Coleoptera, Chrysomelidae). Acreditam que a rejeição das folhas maduras, que se segue ao toque, seja devido principalmente à maior dureza, que elas apresentam com relação às folhas jovens.

A dureza seria responsável também pela preferência do crisomelídeo por folhas jovens, visto que a concentração de nitrogênio encontrada nos dois tipos de folhas mantém-se acima do nível em que passa a ser limitante para o crescimento larval (Ohmart *et al.*, 1985).

Os valores médios de áreas foliares, correspondendo às quantidades ingeridas por machos e fêmeas de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, de folhas jovens e maduras (Tabela 2.3), sugerem que as espécies ingerem quantidades semelhantes de alimento, com fêmeas comendo proporcionalmente mais do que os machos. Nota-se que em média folhas jovens foram mais consumidas por machos e fêmeas do que folhas maduras. De fato, após a extração da raiz quadrada dos valores correspondentes às áreas foliares e da análise dos dados através de uma análise de variância, comprovou-se que tais diferenças são

estatisticamente significativas ao nível de 5% (Tabela 2.4). Foi possível verificar, com as análises entre os subgrupos (Tabela 2.5), que fêmeas de *B. sedecimpustulata* ingerem também mais alimento do que as fêmeas de *Z. lineata* ($F = 72,2006$, $P < 0,001$), inclusive de folhas jovens ($F = 71,7704$, $P < 0,001$), que foram as mais consumidas.

Tais resultados podem ter relação com o fato de fêmeas de *B. sedecimpustulata* serem um pouco mais fecundas do que as fêmeas de

nitrogênio, como se verificou em outros casos (Blais, 1952 e 1953; Kimmins, 1971). Também as larvas alimentadas com folhas mais jovens e/ou mais ricas em nitrogênio tenderiam a sobreviver e crescer mais, assim como as pupas, resultando em adultos mais fecundos como nos casos apresentados por Blais (1952 e 1953), Durzan & Lopushanski (1968), Larson & Ohmart (1988). No entanto, a forma de nitrogênio disponível, a taxa de consumo e a eficiência de assimilação, precisam ser

Tabela 2.2: Comportamento de larvas de *Zatrephina lineata* à procura do sítio de alimentação, em experimentos de laboratório realizados com ramos de plantas envasadas de *Ipomoea asarifolia*, que tiveram as folhas mais jovem e mais madura de cada ramo, transplantadas com os respectivos, pecíolos nas posições recíprocas.

Comportamento das larvas	Número de larvas		
	4º estágio	5º estágio	Total
Toca pecíolo jovem, e vai para a sua folha	4	4	8
Não toca pecíolo jovem e vai à folha madura	—	3	3
Não toca pecíolo jovem, vai à folha madura e volta à folha jovem após tocar-lhe o pecíolo	5	4	9
Total	7	7	20

Z. lineata (Tabela 1.4) e bem mais ativas, voando entre manchas e caminhando sobre um determinado ramo da planta hospedeira. As necessidades em termos de qualidade e quantidade de alimento na produção de ovos, para as fêmeas das duas espécies, talvez sejam melhor satisfeitas com o consumo de folhas jovens, simplesmente pelo fato de serem mais macias e poderem ser consumidas, ou por apresentarem maior concentração de

analisados conjuntamente. Slansky & Feeny (1977) verificaram que em hospedeiros com pequena quantidade de nitrogênio, larvas de *Pieris rapae* aumentam a taxa de consumo, que resulta em assimilação suficiente desse componente. Portanto, larvas podem se alimentar de hospedeiros com intervalos amplos de níveis de nitrogênio e conseguir manter o tamanho e a taxa de crescimento, alterando a quantidade de matéria seca ingerida

Tabela 2.3: Valores médios das áreas foliares, correspondentes ao consumo de machos e fêmeas de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* durante 12 horas, em experimento de laboratório, realizado em Salvaterra (28,4°C e 75,20% de UR do ar).

Espécie	Sexo	N	Área Foliar mm ²		
			Folha Jovem	Folha Madura	Total
			(x ± EP)		
<i>B. sedecimpustulata</i>	♀	10	283,38 ± 43,05	86,45 ± 31,13	369,83 ± 6,86
	♂	10	53,94 ± 16,64	21,49 ± 9,00	75,43 ± 17,52
<i>Z. lineata</i>	♀	10	171,27 ± 44,85	58,82 ± 21,17	230,09 ± 1,90
	♂	10	49,16 ± 15,46	29,53 ± 8,66	78,69 ± 1,82

ou tendo uma maior eficiência de assimilação. Quanto aos machos, não responsáveis por produção de ovos ou cuidados à prole, alimentação adequada na fase de larva deve garantir, com menor consumo na fase adulta, o desempenho de suas atividades, principalmente a de procura por fêmeas para o acasalamento.

Esse mesmo experimento que comprovou a preferência dos adultos de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* por folhas jovens de *I. asarifolia*, revelou que os dois tipos de folhas foram encontrados com a mesma frequência (Tabela 2.6), como atesta o resultado do teste exato de Fisher ($p = 0,3009$), corroborado por $\chi^2 = 1,071$, $P = 0,3008$. Portanto, esses encontros podem ter ocorrido sem que algum atrativo químico, sinalizador para a

espécie e uma das formas de discriminação Rausher (1983), fosse especialmente detectado nas folhas mais jovens. Quanto ao reconhecimento posterior da porção a ser consumida, é provável que se tenha dado através de estímulos táteis, toques com as peças bucais, levando à distinção entre as folhas jovens e maduras, como foi verificado para *Paropsis atomaria* (Chrysomelidae), por Larson & Ohmart (1988).

Os resultados apresentados e discutidos

Tabela 2.4: Análise de variância do consumo de folhas jovens e maduras de *Ipomoea asarifolia*, representado por valores de áreas foliares, registradas para machos e fêmeas de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*. [Transformação: Raiz Quadrada; não significativo (ns), significativo (*) a 5%]

Causa de variação	GL	SQ	QM	F	
espécies	1	35,1258	35,1258	1,5029	ns
sexos	1	577,8663	577,8663	24,7253	**
folhas	1	406,3962	406,3962	17,3886	**
espécies vs. sexos	1	42,2387	42,2387	1,8073	ns
espécies vs. folhas	1	36,6528	36,6528	1,5683	ns
sexos vs. folhas	1	151,7730	151,7730	6,4939	*
espécies vs. sexos vs. folhas	1	2,2145	2,2145	0,0948	ns
Resíduo	72	1682,74655	23,3715		
Total	79	2935,0136			

Tabela 2.5: Variações nas quantidades totais de folhas, jovens e maduras, consumidas por machos e fêmeas de *B. sedecimpustulata* (sp1) e *Z. lineata* (sp2), representadas por valores de área foliar.

Fatores	Fatores					
	Folhas		Espécies		sexo	
	Jovem	Madura	sp1	sp2	macho	fêmea
macho vs. fêmea	660,9690**	68,6702**	466,2841**	153,8208**		
folha Jovem vs. Velha			343,5718**	99,477**	30,730**	527,439**
sp1 vs. sp2	71,7704**	0,0081 ns			0,1638 ns	72,2006**

não significativo (ns), significativo (*) a 5%

Tabela 2.6: Frequência dos primeiros encontros de adultos de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* com folhas jovens e maduras de *Ipomoea asarifolia* para alimentação, em experimento de laboratório realizado em Salvaterra (28,4°C e 75% de UR do ar).

Espécie	Tipo de Folha		Total
	Jovem	Madura	
<i>B. sedecimpustulata</i>	16	4	20
<i>Z. lineata</i>	12	8	20
Total	28	12	40

neste capítulo demonstram que *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* têm a mesma preferência alimentar e exploram o mesmo sítio de alimentação que, a princípio, as colocaria como fortes competidoras especialmente se co-ocorrendo em mesmas manchas de *I. asarifolia*. No entanto, esses dados necessitam de análise dentro de um contexto maior, onde as demais características das espécies, como o comportamento de

diapausa só exibido por *B. sedecimpustulata* e dos ambientes biótico e abiótico interagindo, poderão levar a deslocamentos com caracterizações particulares de nichos realizados (Hutchinson, 1957), de tal forma que competição não seria relevante.

Capítulo 3

Aspectos da biologia do parasitóide de ovos *Emersonella* sp. (Eulophidae) e seu impacto sobre as populações de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae).

Resumo. Experimentos de laboratório revelaram que fêmeas de *Emersonella* sp. tendem a abordar e atacar desovas de *B. sedecimpustulata* com maior frequência do que as de *Z. lineata*. Durante as atividades de parasitismo elas podem alimentar-se de parte do teor líquido de ovos, que não deixam de ser parasitados. O tempo médio de desenvolvimento, na estação chuvosa, desde a oviposição à emergência dos adultos foi de $11,24 \pm 0,08$ dias resultando, na maioria das proles, em número de fêmeas maior do que o de machos. Tempo de desenvolvimento de até 16 dias foi registrado durante a época de seca do ano. *Emersonella* sp. apresenta comportamento de forésia associando-se, por ordem decrescente de preferência, a *B. sedecimpustulata* machos, seguidos das fêmeas e a fêmeas de *Z. lineata*. Resultados expressivos de um experimento de campo, com casais desses dois cassidíneos em reprodução, e de levantamentos em manchas naturais de *I. asarifolia* onde eles co-ocorriam, apontaram para o controle efetivo que o parasitóide exerce sobre as populações de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, que podem ser drasticamente reduzidas. Fêmeas expostas ao parasitóide diminuem o número total de ovos depositados. Deslocamento do sítio de oviposição, para local mais protegido de *Emersonella* sp. indica ser esse um comportamento que confere maior valor adaptativo a *Z. lineata*.

1. Introdução

Diferentes abordagens e pressupostos têm levado pesquisadores a assumir distintos fatores como de primordial importância na estruturação dos nichos de espécies coexistentes (Connell, 1980; Denno *et al.* 1995; Hairston, *et al.* 1960; Price, 1984; Schoener, 1974, 1982; Strong *et al.* 1984a; Wiens, 1977), tendo sido competição interespecífica a idéia mais difundida e debatida entre eles.

Enquanto atribuem importância fundamental às diferenças entre hospedeiros para a redução das interações competitivas, Freeland (1983) interpreta tais diferenças como causa de maior especificidade dos parasitas, os quais produziram o efeito principal sobre a estrutura e composição das comunidades. A seu ver, competição pode ser de importância secundária na determinação de padrões de coexistência de espécies semelhantes, se for possível demonstrar que, para isso, são necessários baixos níveis de partilha de parasitas.

Em comunidades de insetos fitófagos a busca de espaço livre de inimigo (Jeffries & Lawton, 1984), também denominada de competição aparente (Holt, 1977), e atribuída à ação de inimigos naturais generalistas, é que estaria deslocando os nichos, e mais intensamente quanto maiores fossem as semelhanças dos hospedeiros (Lawton, 1986; Strong *et al.*, 1984a). Sendo assim, ocupação de diferentes habitats ou estações, e adoção de comportamentos que dificultam o reconhecimento, foram destacados como caminhos para reduzir a vulnerabilidade dos

hospedeiros (Lawton, 1986).

Evidências sobre esse processo têm sido acumuladas (Holt & Lawton, 1994) e uma recente demonstração experimental com espécies de ácaros (Karban *et al.*, 1994) destaca a importância de competição aparente também no manejo de pragas em agroecossistemas.

As estreitas semelhanças, quanto à forma e tamanho de corpo, potencial reprodutivo, planta hospedeira e sítio de alimentação, existentes entre *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* são, portanto, características que justificariam, segundo as idéias de Feeland (1983), a susceptibilidade de ambas a *Emersonella* sp., microhimenóptero parasitóide de ovos e *Stiretrus decemguttatus* pentatomídeo predador de indivíduos nos vários estágios de desenvolvimento.

No Brasil o gênero *Emersonella* está representado por *E. niveipes* obtida de *Stolas* sp. em Manaus (Carroll, 1978) e *Emersonella* sp. encontrada no Rio Grande do Sul parasitando ovos de *Gratiana spadicea* (Frieiro-Costa, 1984).

Como registrado para outros cassidíneos e seus respectivos parasitóides (Nakamura & Abbas, 1987, 1988; Carroll, 1978; Becker & Frieiro-Costa, 1987, 1989) uma grande mortalidade de ovos de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* pode ser verificada no campo em decorrência do ataque de *Emersonella* sp., cuja família engloba inúmeras espécies, registradas como agentes efetivamente estabelecidos em programas de controle biológico clássico (Geathead, 1986). O aparente sucesso deste microhimenóptero poderia estar associado também à forésia junto aos cassidíneos adultos, que lhe facilitaria o transporte e acesso ao

microhabitat de oviposição.

Portanto, investigar aspectos das interações de *Emersonella* sp. com *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, através dos graus relativos de vulnerabilidade desses cassidíneos ao parasitóide é de grande importância, para permitir que se analise a pressão exercida por esse inimigo natural num possível deslocamento dos nichos dos seus hospedeiros, em complemento às outras abordagens que compõem este estudo.

2. Material e métodos

Parasitóides obtidos de desovas de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* foram identificados como *Emersonella* sp. (Eulophidae) pelo Dr. M.E. Schauff do United States Department of Agriculture (USDA). Segundo ele o grupo está necessitando de revisão, só assim será possível definir esta espécie. Exemplos de *Emersonella* sp. foram depositados no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas.

2.1. Número total de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* ocorrendo em três manchas de *Ipomoea asarifolia* e de adultos em associações foréticas com *Emersonella* sp.

Três manchas de *I. asarifolia* de 20 e 32m², tendo em torno de 200 a 350 ponteiros, foram examinadas 12 vezes de março a junho de 1993. Para cada um desses locais, onde coexistiam *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, registrou-se o número de machos e fêmeas dessas espécies e todos aqueles, de cada sexo e espécie, observados com *Emersonella* sp. no

dorso. De abril a junho foram contados também os ovos parasitados e não, através da identificação do orifício de saída do parasitóide (Figura 1.6), as larvas e as pupas de cada espécie de cassidíneo.

2.2. Frequência de abordagem e acompanhamento de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*, por *Emersonella* sp.

Machos e fêmeas de *B. sedecimpustulata* (sp1) e *Z. lineata* (sp2), coletados em cópula no campo, foram organizados em placas de petri, posteriormente fechadas com filme de PVC. Os tratamentos, com 10 repetições cada, constaram das seguintes composições por placa: a) 3♂(sp1) x 3♀(sp2); b) 3♀(sp1) x 3♀(sp2); c) 3♂(sp1) x 3♀(sp2); d) 3♀(sp1) x 3♂(sp2); e) 3♂(sp1) x 3♀(sp1) e f) 3♂(sp2) x 3♀(sp2). Em cada uma das 60 placas foram introduzidas três fêmeas de *Emersonella* sp. Após 1 hora as placas foram examinadas registrando-se a espécie e sexo dos cassidíneos acompanhados de *Emersonella* sp, bem como a quantidade de parasitóides por adulto.

2.3. Comportamento reprodutivo e aspectos da biologia do desenvolvimento de *Emersonella* sp. em desovas de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*

Em placa de Petri de 9 cm de diâmetro foram colocadas 4 desovas de um dia sendo duas de *B. sedecimpustulata* e duas *Z. lineata*. Dois eixos imaginários perpendiculares, passando pelo centro da placa, recebiam uma desova em cada extremidade, ficando as duas desovas de uma espécie em um mesmo eixo. Na área central, equidistante de cada desova



Figura 3.1: Touceiras de *Ipomoea asarifolia*, de experimento com casais de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*, expostos e protegidos de *Emersonella* sp (A) em ensacamentos com tule e organza (B), respectivamente.

em torno de 3 cm, era introduzida uma fêmea do microhimenóptero parasitóide sem experiência anterior, seguindo-se o fechamento da placa. Durante 30 min, a contar do momento do encontro da desova, a fêmea foi observada, registrando-se: 1) desova procurada para o parasitismo; 2) aspectos gerais do comportamento e 3) número de vezes em que a fêmea introduziu o ovipositor nos ovos. Terminado o tempo, o parasitóide foi retirado da placa e a desova parasitada foi acondicionada em frasco transparente de 4 cm de altura e 2,5 cm de diâmetro, devidamente rotulado, até que emergissem os microhimenópteros descendentes. Estes foram separados por sexo, registrando-se o número de machos e fêmeas surgidos em cada frasco. Foram contadas também as larvas que emergiram e os ovos que na aparência continuaram intactos. Tal procedimento foi o mesmo para as 29 repetições realizadas de dezembro a fevereiro, entre as 8 h e 30 min e 11 h, sob condições naturais de luminosidade, temperatura e umidade do ar.

2.4. Avaliação do impacto de *Emersonella* sp. sobre as proles de casais de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*, em experimento de campo

Em área experimental de 35 m² foram plantadas, em dezembro de 1993, 40 mudas de *I. asarifolia*, com 4 ou 5 ponteiros, de forma a ficarem aproximadamente equidistantes. Em janeiro, um saco de 60 cm de largura, por 70 cm de altura, confeccionado em tecido e sustentado por uma cruzeta central de madeira fincada no solo, foi colocado envolvendo cada muda (Figura 3.1A e B). Um casal de cada espécie de cassidíneo foi introduzido em cada saco, que teve a abertura (60 cm) mantida na base das mudas da planta e fechada com um fio de arame. Dois tratamentos, com dez repetições de cada um, foram compostos de: 1) sacos de organza (O), que impedem a passagem de *Emersonella* sp. e 2) sacos de tule (T), que barram os predadores, mas permitem a entrada do parasitóide.

Depois de uma semana, cada um dos sacos foi aberto para a contagem e registro dos

respectivos números de ovos e retirada dos casais. Em seguida, foi fechado permanecendo assim por mais dez dias, quando se iniciou a abertura, com as respectivas contagens e registros do número de larvas de cada estágio e das desovas parasitadas.

3. Resultados e discussão

De março a junho de 1993 foram detectadas, na área urbana de Salvaterra, 3 manchas de *Ipomoea asarifolia* em 3 locais diferentes (Figura 4 - M1, M2 e M3), com ocorrência de populações de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*. A mancha 1 tinha 20 m² e, aproximadamente, 200 ponteiros da convolvulácea (10 ponteiros por m²), enquanto que em cada uma das outras duas, medindo 32 m², encontravam-se de 300 a 350 ponteiros (10,16 ponteiros por m²).

Ventos fortes e constantes vindos do nordeste, e que não encontravam obstáculos de casas ou de vegetação, constantemente atingiam a mancha da área 1. Apenas dois pequenos indivíduos de *Crotalaria* sp. cresciam em meio à densa folhagem de *I. asarifolia*. Nas outras duas manchas a composição vegetal era semelhante, porém, por se localizarem em área com um maior número de construções a

barlavento, elas ficavam mais protegidas do que a mancha 1. Os censos, distribuídos entre o início, meados e final dos meses, terminaram quando parte das manchas foram cortadas, fato comum no mês de junho, quando áreas mais centrais eram preparadas para receber os veranistas.

Os resultados obtidos (Tabela 3.1) mostram com clareza populações *B. sedecimpustulata* com um número total de indivíduos semelhante nas 3 manchas, enquanto que a população de *Z. lineata* da mancha 1 apresentou-se com um número muito maior, tanto de adultos como de jovens. Em todos os censos realizados, esta foi a única área que não apresentou adultos cassidíneos acompanhados por *Emersonella* sp. em forésia (Tabela 3.1). É provável que os intensos e constantes ventos, que sopravam no local, estivessem interferindo acentuadamente no vôo

Tabela 3.1: Total de indivíduos de 12 censos realizados em 3 manchas de *Ipomoea asarifolia*, com *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2) coexistentes.

Local	Fase de desenvolvimento	Espécie de Cassidíneo	
		sp1	sp2
1 (T4Q1)	♂	58	183
	♀	56	171
	ovo	0	165 1pr
	larva	2	533 5pr
	pupa	1 1pa	5 2pa, 1pr
2 (T4Q4)	♂	64	15
	♀	41	52
	ovo	39 16pa	44 3pr
	larva	0	36
	pupa	0	0
3 (T2Q4)	♂	45	51
	♀	45	70
	ovo	35 35pr	0
	larva	7 1pr	64 1pr
	pupa	0	1

T = Travessa; Q = Quadra (ver figura 4)
pa = parasitado; pr = predado

do microhimenóptero, impedindo-o de ali estabelecer-se efetivamente. De acordo com os resultados de Lewis (1969), em relação à ação do vento sobre diversas espécies, acredita-se que se houvesse nessa área plantas mais altas funcionando como barreira, poderia ser esperada uma certa concentração de *Emersonella* sp. a sotavento desses pontos. Vento moderado reduzindo a capacidade de procura foi citado por Juillete (1964), mas de que maneira o vento, a luz, a umidade e outros fatores físicos interferem no comportamento de procura dos parasitóides é um assunto que carece de contribuições de estudos mais aprofundados (Vinson, 1976).

Dos 383 adultos registrados nos locais 2 e 3 (Tabela 3.1), havia 22,72% de *B. sedecimpustulata* e 6,27% de fêmeas *Z. lineata* associados ao parasitóide (Tabela 3.2), que fica sobre os élitros e em grande parte das vezes no pronoto (Figura 1.7A e B). Considerando esse resultado mais o número médio e o número total de fêmeas *Emersonella* sp associadas a

cada adulto (Tabela 3.2), fica impossível pensar em associações casuais. De fato, verificou-se que há preferência do parasitóide por adultos *B. sedecimpustulata* ($\chi^2 = 19,4423$; GL = 1; $P < 0,001$). Dentre estes, encontrou-se 12,79% de machos associados contra 9,92% de fêmeas. Ambos os valores estão acima dos 6,27% obtidos para fêmeas *Z. lineata*. Machos desta espécie nunca terem sido observados com *Emersonella* sp. em forésia é outro dado interessante e que atesta a existência de um processo de discriminação do hospedeiro, talvez mediado por um caimônio. Em diferentes áreas onde se encontravam dezenas de cassidíneos, um único deles tendo 12 fêmeas desse parasitóide no dorso pôde ser observado algumas vezes, embora o mais comum fossem associações com 2-4 parasitóides por adulto. Uma constatação semelhante a esta foi feita por Carroll (1978), em uma breve investigação de *Stolas* sp. (Cassidinae) e *Emersonella niveipes*, em manchas de *I. asarifolia* existentes nos arredores de Manaus, no Amazonas.

Apenas as fêmeas dessa espécie estavam acompanhadas do parasitóide, que chegava a 4 por cassidíneo. O coeficiente de dispersão encontrado nesse caso indicou que, provavelmente, as associações dependessem de algum tipo de discriminação que as fêmeas do parasitóide seriam capazes de fazer, como deve acontecer com

Tabela 3.2: *Emersonella* sp. em forésia sobre adultos de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2), em 12 amostras realizadas em duas manchas de *Ipomoea asarifolia*, em Salvaterra, Ilha de Marajó.

espécie	Cassidinae		<i>Emersonella</i>	
	sexo	associações	por adulto ($\bar{X} \pm EP$; intervalo)	Total
sp1	♀	38	1,84 ± 0,21 (1 - 6)	70
	♂	49	1,61 ± 0,15 (1 - 6)	79
sp2	♀	24	1,54 ± 0,17 (1 - 5)	37
	♂	0	0	0

Coeficiente de dispersão (S^2/\bar{X}) = 1,94

Emersonella sp em relação a *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, cujo coeficiente de dispersão foi de $S^2/\bar{X} = 1,94$.

As observações de campo indicaram desde o início que indivíduos acasalados, machos *B. sedecimpustulata* muito ativos à procura de parceira e fêmeas prestes a ovipor, não só eram acompanhados com mais frequência por fêmeas de *Emersonella* sp, como havia maior concentração de parasitóides por cassidíneo adulto. Essas constatações não só determinaram a escolha de adultos que estavam acasalados para os testes de preferência realizados no laboratório, como sugerem que um feromônio e/ou algum outro volátil, com maior concentração durante essas etapas reprodutivas, desempenhem o papel de caimônio junto à *Emersonella* sp. Diversos estudos têm identificado substâncias voláteis utilizadas por microhimenópteros parasitóides para o encontro e parasitismo de hospedeiros, cuja fase de vida e sexo responsáveis pela produção variam entre as diferentes espécies, resultando em adaptações específicas (van

Alphen & Vet, 1986).

Os experimentos conduzidos em laboratório com adultos *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* junto à *Emersonella* sp, com todas as combinações possíveis, dois a dois, levando-se em conta a espécie e o sexo, resultaram em associações, apresentadas na tabela 3.3. Essas associações mostram uma preferência de *Emersonella* sp. por adultos *B. sedecimpustulata* ($\chi^2 = 18,7833$; GL = 1; $P < 0,001$) e correspondem àquelas registradas nos levantamentos de campo (Tabela 3.2). Como se pode observar, em todas as composições em que machos de *B. sedecimpustulata* estiveram presentes (Tabela 3.3, tratamentos 1, 3 e 5), sobre eles se estabeleceu a maioria das fêmeas de *Emersonella* sp., como aconteceu no campo (Tabela 3.2). Ainda assim, só se revelaram significativas as diferenças entre eles e as fêmeas de *Z. lineata* ($\chi^2 = 6,000$; GL = 1; $P < 0,05$) e entre eles e os machos daquela espécie ($\chi^2 = 17,4797$; GL = 1; $P < 0,001$). Embora se pudesse pensar que, do ponto de

Tabela 3.3: Número de fêmeas de *Emersonella* sp estabelecidas sobre machos e fêmeas de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2), em teste de laboratório, realizado em Salvaterra.

Repetições	Tratamentos												Total
	1		2		3		4		5		6		
	♂sp1	♀sp2	♂sp1	♀sp2	♂sp1	♀sp2	♂sp1	♀sp2	♂sp1	♀sp1	♂sp2	♀sp2	
1	3	0	2	0	2	0	3	0	1	0	0	1	12
2	2	0	0	0	2	0	3	0	2	0	1	0	10
3	1	0	2	1	2	1	3	0	0	0	0	1	11
4	3	0	1	0	2	0	1	0	1	0	0	0	8
5	3	0	0	0	0	0	2	0	1	2	1	1	10
6	3	0	1	1	1	0	2	0	1	1	1	1	12
7	0	0	2	0	0	1	1	0	3	0	0	1	8
8	2	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	6
9	0	0	1	1	2	0	1	0	0	1	0	0	6
10	0	0	1	2	2	0	1	0	1	1	0	1	9
Total	17	0	10	5	13	3	19	0	10	5	3	7	92

vista do parasitóide, acompanhar fêmeas poderia resultar maior valor adaptativo, é preciso levar em consideração que, durante o período reprodutivo, pode-se ver machos de *B. sedecimpustulata* voando e movimentam-se muito mais do que as fêmeas, tanto entre manchas de *I. asarifolia*, como através de ramos de uma mesma mancha, em acentuado comportamento de procura para o acasalamento. Sendo assim, talvez seja mais fácil para o parasitóide localizá-los e, mantendo-se junto a eles, aumentar as chances de encontrar uma fêmea prestes a ovipor. Outra vantagem que pode existir, e serve para as associações com os demais adultos também, relaciona-se à possibilidade de poderem contornar dificuldades como as chuvas intensas entre dezembro e março e os ventos distribuídos por todo o ano, na procura por desovas.

Nos tratamentos de 1 a 5, registrou-se casos de 2 ou 3 parasitóide sobre um mesmo cassidíneo. Visto que todos os adultos que compuseram o experimento estavam em período reprodutivo e haviam sido coletados em cópula pouco tempo antes da montagem do experimento, acredita-se que a reunião de parasitóides sobre um mesmo indivíduo hospedeiro possa estar relacionada com diferenças individuais, quanto à concentração da substância que estaria funcionando como atrativo para o parasitóide.

O tratamento 6 desse experimento (Tabela 3.3), onde 3 machos de *Z. lineata* estiveram acompanhados do parasitóide, a princípio parece destoar do que se obteve no campo. No entanto, é provável que isso tenha ocorrido devido ao fato deles terem se

acasalado. Durante os 3 anos de estudo, em apenas duas ocasiões presenciou-se o mesmo acontecimento, no campo, e, em ambas, os machos também estavam em cópula. Portanto, tal tipo de associação deve depender de atrativo liberado pelas fêmeas e talvez não pelos machos.

Os resultados dos 12 censos (Tabela 3.1), mostram ainda que nas manchas 2 e 3, onde o parasitóide esteve presente, o número de adultos de *Z. lineata*, embora expressivo, foi sensivelmente menor (67 e 121, respectivamente) do que o da mancha 1 (354). Levando-se em conta as considerações de Lawton (1986), pensa-se na possibilidade de haver algum tipo de deslocamento de *Z. lineata* para manchas onde *Emersonella* sp. não ocorra. Isso implicaria em uma tendência a não ocorrência de *Z. lineata* com *B. sedecimpustulata*. Ainda que *Emersonella* sp. possa usar como deixa para a localização dos hospedeiros características do ambiente (Vison, 1976), o seu estabelecimento dependeria de encontrá-los, o que, neste caso, tenderia a acontecer principalmente quando houvesse adultos de *B. sedecimpustulata*. Portanto, para *Z. lineata*, a presença de adultos dessa espécie poderia representar uma ameaça e um estímulo para procurar outro local onde ovipor. Observou-se também que, diferente de *B. sedecimpustulata*, *Z. lineata* poucas vezes ovipunha sobre as folhas e principalmente mais jovens, nas quais os ovos ficavam totalmente expostos. Com freqüência eram as superfícies inferiores das folhas mais maduras de *I. asarifolia* e, algumas vezes, de outras espécies de invasoras, que recebiam os ovos. Tal comportamento sugere deslocamento do sítio

de oviposição para locais que dificultam o encontro das desovas pelo parasitóide.

Outro fato a ser analisado é a relação entre número de ovos e de fêmeas *Z. lineata* (Tabela 3.1), entre a população sem adultos associados a *Emersonella* sp. (mancha 1) e as duas outras com

adultos associados ao parasitóide (manchas 2 e 3). Entre as 171 fêmeas, onde nenhuma associação com *Emersonella* sp. foi detectada nos 12 censos, foram encontrados 165 ovos (0,96 ovos / ♀), contra os 44 ovos para 122 fêmeas (0,36 ovos / ♀), das 2 populações que apresentaram associações com fêmeas do parasitóide. Ao contrário do que supôs Carroll (1978) para *Stolas* sp., acredita-se que a presença de *Emersonella* sp. iniba ou a frequência de oviposições, ou mais provavelmente, como sugeriram algumas observações feitas no decorrer deste estudo, para as duas espécies de cassidíneos e ainda não devidamente quantificadas, o número de ovos por desova. Como o número de ovos de *B. sedecimpustulata*, encontrados nas três manchas, foi muito baixo, não é possível tecer qualquer consideração sobre esse assunto. Seria preciso investigações semelhantes, inclusive, em uma outra época do ano (dezembro-fevereiro), quando a atividade de oviposição desta espécie é intensa.

A hipótese de que a presença de *Emersonella* sp. estaria agindo de forma a inibir a atividade de oviposição de *Z. lineata*, e talvez

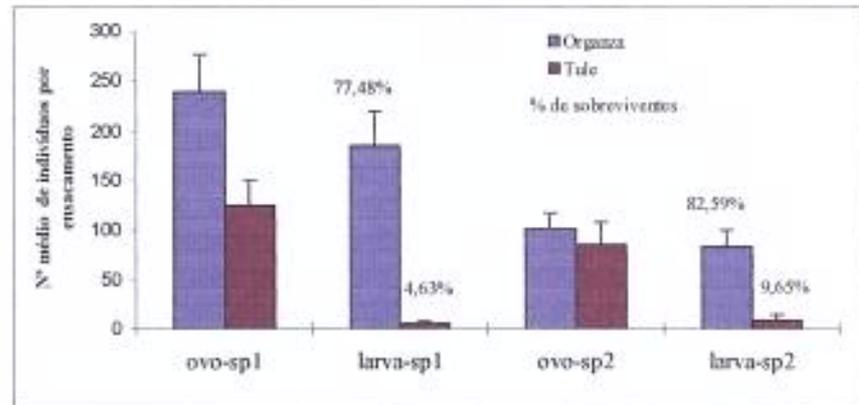


Figura 3.2: Prole (valor médio) de dez casais/tratamento e individualizados, de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e de *Zatrephina lineata* (sp2), expostos a *Emersonella* sp. (tule) e protegidos desse parasitóide (organza).

até de *B. sedecimpustulata*, encontrou mais um suporte nos resultados dos experimentos de campo onde se avaliou a prole de casais protegidos e expostos ao parasitóide (Figura 3.2 e 3.3). Como se pode observar houve uma grande redução no número médio de ovos colocados pelos casais das duas espécies ensacados com tule, com relação aqueles ensacados com organza (Figura 3.2). Esses dois conjuntos de casais receberam as mesmas condições para procriação, menos no que se refere à proteção contra *Emersonella* sp., razão de considerar-se que a presença do parasitóide junto aos casais mantidos sob tule deve ser o estímulo negativo à oviposição. Waage (1979) verificou que o tempo de duração de *Nemeritis canescens* (Ichneumonidae) em uma mancha é maior quanto mais alta a quantidade de secreção das larvas do hospedeiro e também quanto maior a taxa de oviposição que consegue. Em manchas contendo drosófilas, Van Lenteren (1976) registrou uma relação entre o abandono da área pelo parasitóide *Pseudocoila bochei* (Cinipidae) e a sua taxa de parasitismo. Se houver uma tendência como essa em *Emersonella* sp., uma redução na



Figura 3.3: Detalhe dos ensacamentos (A): com tule, evidenciando *Ipomoea asarifolia* integra (B) em razão do ataque de *Emersonella* sp. às desovas de *Botanochara sedecimpustulata* (C) e a planta completamente danificada sob organza (D), que impede a entrada do parasitóide.

frequência de oviposições e/ou no número de ovos por desova poderia ser uma resposta de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, que garantiria maior viabilidade de ovos. A imagem apresentada na figura 1.7D presta-se bem para ilustrar o que ocorre quando uma fêmea, seja ela de *B. sedecimpustulata* ou de *Z. lineata*, acompanhada por *Emersonella* sp., inicia a oviposição. Imediatamente, quantas fêmeas do parasitóide existirem sobre o seu corpo passarão para os primeiros ovos colocados. Quando isso acontecer, haverá a possibilidade da fêmea do cassidíneo interromper aquela oviposição e, em novo local, depositar outro grupo de ovos, que terá maiores chances de escapar do parasitismo. Por certo, diversas questões estão envolvidas e precisarão ser investigadas em novos estudos, para que se possam esclarecer aspectos da relação hospedeiro/parasitóide. Entre elas: Quando *Emersonella* sp. não está em forésia com fêmea dos cassidíneos, como orienta-se para os ovos? Ela mantém-se na desova até parasitá-la integralmente? Com que idade os ovos deixam de ser aceitos para o parasitismo? Qual a tolerância, em termos de número de fêmeas *Emersonella*, num superparasitismo, que é fenômeno relativamente comum? Qual a relação entre taxa de parasitismo e abandono de uma mancha de *I. asarifolia*? Como essa taxa varia entre os períodos antes e após diapausa de *B. sedecimpustulata*?

Quanto à ação eficaz de *Emersonella* sp. sobre os ovos, basta analisar comparativamente o estado de *I. asarifolia* sob tule e sob organza (Figura 3.3) e, em seguida, o número de larvas sobreviventes em cada um desses tratamentos (Figura 3.2). Plantas mais íntegras sob tule

(Figura 3.3B) associam-se com menor número de larvas (Figura 3.2) e acesso de *Emersonella* sp. às desovas (Figura 3.3C). Por outro lado, plantas destruídas sob organza (Figura 3.3D) resultaram de um número relativamente maior de larvas (Figura 3.2), cujos ovos estiveram protegidos do parasitóide. Merece também destaque, o maior número de larvas por total de ovos colocados por *Z. lineata*, com relação ao número de larvas por total de ovos de *B. sedecimpustulata*, no tratamento com tule (Figura 3.2). Esse número proporcionalmente maior de larvas de *Z. lineata* deveu-se basicamente a duas desovas que, depositadas sob folhas mais velhas e amarelecidas, livraram-se completamente do parasitismo. Tais resultados sugerem que a adoção desse sítio de oviposição, somada à menor atratividade que esta espécie exerce sobre *Emersonella* sp. (Tabela 3.3), aumentem as chances de eclosões de larvas. No geral as desovas das duas espécies, dos tratamentos com tule, que puderam ser recuperadas quando da abertura dos sacos, apresentavam a maioria dos ovos com a abertura característica de saída do parasitóide, que indica ter sido ele o agente potencializador na redução das proles originadas dos casais deste tratamento. Usou-se o termo potencializador uma vez que a diferença entre total de ovos e larvas nos tratamentos com organza, devem ter sido resultado de mortes naturais advindas de disfunções próprias de cada indivíduo e também das intensas e volumosas chuvas que aconteciam na época do experimento.

Recordando que, em condições de laboratório, a fecundidade das fêmeas das duas espécies de cassidíneos era semelhante (Tabela

Tabela 3.4: Análise de variância do número de ovos e larvas sobreviventes de casais *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* expostos a *Emersonella* sp. [não significativo (ns); 5% (*)].

Causa de Variação	GL	SQ	QM	F	
espécies	1	96049,8	97790,1	21,7479	**
fases	1	89512,2	91192,5	20,2806	**
tratamentos	1	184704,2	187114,5	41,6131	**
espécies vs. fases	1	7761,8	7277,1	1,6184	ns
espécies vs. tratamentos	1	50803,2	49551,0	11,0198	**
fases vs. tratamentos	1	19468,8	20256,6	4,5049	*
espécie vs. fase vs. tratamentos	1	78085,0	77103,8	17,1474	**
resíduo	72	323750,2	4496,5		
Total	79	850135,2			

Tabela 3.5: Comparações entre número de ovos e larvas sobreviventes de casais *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2), ensacados com tule e organza.

Fatores	Fatores					
	Espécies		Tratamentos		Fase de desenvolvimento	
	sp1	sp2	organza	Tule	ovo	larva
organza vs. tule	214622,50**	20884,90**			42120,10**	165251,03**
ovos vs. larvas	74995,60**	22278,40**	1274,90**	96236,10**		
sp1 vs. sp2			143280,90**	3572,10**	79210,00**	24606,60**

1.4), chama a atenção o fato de *Z. lineata* ter depositado menos da metade do total de ovos que colocou *B. sedecimpustulata*. Como estes experimentos foram realizados em janeiro, cujas condições da planta hospedeira e do ambiente físico são favoráveis ao crescimento e desenvolvimento das espécies, o pensamento volta-se para a possibilidade de algum tipo de pressão do ambiente biológico. Sendo que não houve limitação do recurso alimentar, cada casal permaneceu isolado e a uma certa distância dos demais, e todos foram expostos aos mesmos agentes, a pressão exercida pela presença de *Emersonella* sp. é a explicação plausível que se encontra, para a redução no número de ovos dos cassidíneos.

Nas tabelas 3.4 e 3.5 são apresentados

os resultados das análises comparativas que atestam a significância das diferenças discutidas anteriormente sobre o desempenho

reprodutivo de casais de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* protegidos e sujeitos à ação de *Emersonella* sp (Figura 3.2). Portanto, fica patente: a) a eficácia desse parasitóide na redução das populações dos cassidíneos, com destaque para *B. sedecimpustulata* cujos adultos são preferidos para associações com o parasitóide, que dessa forma pode mais facilmente encontrar os seus ovos, ainda durante a oviposição; b) redução do número de ovos colocados pelos cassidíneos, quando sujeitos à presença de *Emersonella* sp.; c) menor fecundidade de *Z. lineata*, quando comparada a *B. sedecimpustulata* em condições de campo e d) proporcionalmente ao número de ovos inicial, maior sucesso de *Z. lineata* em escapar da ação do parasitóide,

Tabela 3.6: Características do parasitismo e tempo de desenvolvimento ($\bar{X} \pm EP$) de *Emersonella* sp frente a desovas de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2), em laboratório na cidade de Salvaterra (26,93 °C e 77,8 %UR do ar).

espécie	Cassidíneo			<i>Emersonella</i> sp						
	desovas	nº de ovos por desova	larvas eclosidas	insucessos	parasitóides emergidos		nº de perfurações			tempo de desenvolvimento
					machos	fêmeas	com marcação	sem marcação	para se alimentar	
sp1	18	29,44 ± 1,89	8,83 ± 1,87	3,22 ± 1,11	2,50 ± 0,47	5,72 ± 0,73	30,28 ± 1,20	1,22 ± 0,36	5,83 ± 1,46	11,38 ± 0,11
intervalo		(9-34)	(0-28)	(0-15)	(1-9)	(0-11)	(3-17)	(0-3)	(0-27)	(11-12)
N		350	159	58	45	333	185	23	105	
sp2	11	31,55 ± 3,72	13,00 ± 3,95	3,38 ± 1,59	5,73 ± 2,74	9,64 ± 3,31	32,55 ± 1,38	4,55 ± 2,52	3,09 ± 2,23	11,09 ± 0,09
intervalo		(26-38)	(2-43)	(0-38)	(0-32)	(0-16)	(4-21)	(0-27)	(0-25)	(11-12)
N		347	345	35	63	336	138	50	34	
sp1+sp2	29	28,03 ± 2,11	10,41 ± 1,88	3,21 ± 0,90	3,72 ± 1,09	7,21 ± 0,75	11,14 ± 0,92	2,48 ± 1,00	4,79 ± 1,24	11,24 ± 0,08
intervalo		(9-38)	(0-45)	(0-18)	(0-32)	(0-16)	(1-21)	(0-27)	(0-25)	(11-12)
N		697	302	93	108	209	125	72	139	226

Tempo de cada fêmea contra respectiva desova = 30 min

devido ao deslocamento do sítio de oviposição para locais menos expostos, como sob as folhas mais velhas.

Os resultados dos experimentos com *Emersonella* sp. frente as desovas (N = 29) das duas espécies de cassidíneos (Tabela 3.6), mostram que elas abordaram e parasitaram com maior frequência as desovas de *B. sedecimpustulata* (N = 18) do que as de *Z. lineata* (N = 11), o que resultou em 62,07% contra 37,93%, respectivamente. No entanto, diante dos ovos das duas espécies, que eram em quantidades totais semelhantes, só que dispondo de 540 min para os de *B. sedecimpustulata* e 330 min para os de *Z. lineata* (18 versus 11 desovas com 30 min por desova), 148 e 169 ovos, respectivamente, foram parasitados. Essa relação pode ser expressa como um índice de aproveitamento (IA), dado pela razão entre o tempo utilizado na atividade e o número de ovos parasitados. Em desovas de *B. sedecimpustulata* o IA foi de 0,27 e em *Z. lineata* foi de 0,51. No geral, após o ataque de *Emersonella* sp., larvas dos cassidíneos que eclodiram e ovos aparentemente intactos após o período para

emergência dos parasitóides (insucessos), foram em média os mesmos para as desovas das duas espécies (Tabela 3.6), o que reafirma maior IA de *Emersonella* sp. em parasitar desovas de *Z. lineata*. Acredita-se que esses resultados se devam aos comportamentos específicos do parasitóide, frente às desovas dos dois cassidíneos. Cada ovo antes de ser parasitado é percorrido por diversas vezes pela fêmea *Emersonella* sp., no sentido longitudinal, com tamborilar das antenas, semelhante ao que foi descrito por van Alphen (1980) para *Tetrastichus aspargi* e *T. sp.* (Eulophidae). Em seguida o ovipositor é introduzido e, após a sua retirada, a fêmea faz geralmente 3 ou 4 traços nessa região, provavelmente uma marcação com feromônio que poderá ser reconhecida por ela própria e por outras fêmeas, como acontece com outras espécies (Strand, 1986). Um indicativo importante desse reconhecimento está na observação que os ovos de cada desova previamente parasitados, na sua quase totalidade, não mais eram penetrados mesmo que revisitados pela fêmea. Embora van Alphen (1980) não tenha feito qualquer

referência a um comportamento específico de marcação de ovos por *Tetrastichus* spp., registrou a rejeição de ovos já parasitados após o reconhecimento com as antenas. Com a diferença que existe na arquitetura das desovas das duas espécies (Figuras 1.3 e 1.6), as fêmeas do parasitóide encontram espaços entre os ovos de *B. sedecimpustulata* para desenvolver esse ritual por completo, o que não acontece nas desovas de *Z. lineata*, onde há marcante redução no número de toques feitos com as antenas, ou total ausência do comportamento de reconhecimento. Nestes ovos registrou-se 18,15 % de parasitóides machos contra 12,86 % nascidos dos ovos de *B. sedecimpustulata* (Tabela 3.6). Essa diferença favorecendo *Z. lineata* pode estar relacionada ao menor tamanho dos seus ovos. Se, de acordo com Charnov (1979), o maior tamanho dos ovos trazer ganho adicional, em valor adaptativo por unidade de recurso, para as fêmeas, estas deveriam ser deixadas em número proporcionalmente maior nos ovos maiores, que neste estudo trata-se dos de *B. sedecimpustulata* (Figura 1.3). Analisando as proles de todas as desovas parasitadas em laboratório, dos dois cassidineos, obteve-se uma proporção sexual de 1,94 fêmeas para 1,00 macho (Tabela 3.6). Resultado semelhante ao que foi obtido por Frieiro-Costa (1984) para *Emersonella* sp., parasitóide de *Gratiana spadicea* (Chrysomelidae), no Rio Grande do Sul.

Observações de fêmeas *Emersonella* sp. feitas em dias ensolarados, mas com muitas nuvens em rápidos movimentos, mostraram que a atividade de parasitismo sofre alterações em função de grandes variações na intensidade

de luz, provocadas pelo deslocamentos das nuvens. Várias vezes, em plena atividade de reconhecimento e oviposição, as fêmeas deixaram as desovas e ficaram imóveis ao lado delas até que a nuvem se fosse e a luminosidade voltasse a ser forte. Não foi quantificada essa variação na luminosidade, mas pode-se dizer que foi grande, uma vez que as nuvens eram bastante densas e cinzas. Ruberson *et al.* (1991) sugere queda na temperatura como possível fator responsável pela redução no tempo de procura e número de oviposições de *Edovium putleri*, também um eulofídeo. Em Marajó durante os meses de dezembro a março-abril as chuvas, que são muito intensas, certamente devem promover alterações no comportamento do parasitóide, mas esse aspecto não pôde ainda ser avaliado.

O tempo de desenvolvimento do parasitóide durante este estudo que foi de $11,24 \pm 0,08$ dias (Tabela 3.6), embora em época de seca tenha-se obtido microhimenópteros adultos, de desova de *Z. lineata*, após 16 dias da oviposição, o que pode estar relacionado a variações no tempo de desenvolvimento do hospedeiro devido às condições ambientais desfavoráveis e modificações sofridas pela planta hospedeira.

A eficiência geral das fêmeas de *Emersonella* sp. é determinada também pelo seu comportamento de alimentação, que não exige a sua ausência do local onde se encontram os hospedeiros. Quando necessitadas de alimento as fêmeas perfuram um dos ovos dos cassidineos e com movimentos vigorosos do abdome empurram e puxam o ovipositor, que quando é retirado permite que extravase parte do teor líquido.

Rapidamente, as fêmeas levam a boca sobre a gota que sai e absorvem o líquido. Essa característica certamente deve contribuir muito para o sucesso reprodutivo de *Emersonella* sp., uma vez que ela não precisaria despende tempo na busca de alimento fora das manchas de *L. asarifolia*. Além disso, ovos usados para obter alimento podem também ser usados para o parasitismo, diferente do que foi registrado para *Tetrastichus asparagi* por van Alphen (1980). Sendo assim, esse autor discute a preferência das fêmeas dos parasitóides por se alimentar dos ovos jovens (0-2 dias) e parasitar os mais velhos (≥ 3 dias), como forma de evitar competição com os descendentes pelo recurso alimentar. Segundo o que se obteve para *Emersonella* sp. parece que a fêmea deste parasitóide é capaz de dosar a quantidade de recurso desviada para a sua alimentação, para não comprometer a viabilidade do seu descendente. Um ponto em comum entre *Emersonella* sp. e de *Tetrastichus* spp (van Alphen, 1980) que deve ser importante, não só por permitir maior eficiência na atividade de parasitismo, como também por evitar a perda de jovens das respectivas espécies, é o reconhecimento antecipado dos ovos parasitados.

Além do tamborilar dos ovos com as antenas, certos movimentos do ovipositor no interior dos ovos têm sido identificados como responsáveis pelo reconhecimento daqueles parasitados (van Alphen, 1980 e Klomp *et al.*, 1980). Comportamentos semelhantes foram observados em *Emersonella* sp. e puderam ser relacionados à rejeição de ovos parasitados, mas experimentos específicos para estudo desse aspecto não foram feitos ainda.

O sucesso no parasitismo de ovos, resultado da capacidade de *Emersonella* sp. localizar e manter-se em forésia com adultos em atividade reprodutiva, aumentando as chances de encontrar suas desovas em condições de serem parasitadas; bom desempenho na atividade de oviposição, através do reconhecimento de ovos previamente parasitados; e a utilização de apenas parte do teor líquido de alguns ovos como recurso alimentar, evitando ausentar-se do ambiente do hospedeiro, fazem desse parasitóide um agente potencialmente aproveitável em programas de controle biológico.

Quanto aos machos de *Emersonella* sp., nenhuma só vez encontrados no campo, não foi possível verificar se eles se aproveitam do líquido extravasado dos ovos, por ação da fêmea, e/ou utilizam-se de recursos de espécies vegetais, como acontece com outros microhimenópteros (Jervis & Kidd, 1986). Mesmo as fêmeas deste eulofídeo, que em laboratório foram mantidas apenas com ovos dos hospedeiros, poderiam apresentar dieta mista quando em situação de campo, à semelhança de outros parasitóides, como relataram Jervis & Kidd (1986) e Jervis *et al.*, (1992).

Em resumo, as diferenças existentes entre *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* parecem ser insuficientes para determinar a existência de parasitóides específicos, de acordo com Feeland (1983), o que resulta em um parasitóide de ovos, *Emersonella* sp., para as duas espécies e bastante adaptado a localizar e acompanhar adultos desses cassidíneos, garantindo, dessa forma, maiores chances de

encontrar e parasitar ovos, que também lhe oferecem recurso alimentar. A sua preferência por acompanhar *B. sedecimpustulata*, como mostram claramente os resultados, torna esta espécie de cassidíneo uma ameaça para *Z. lineata*, especialmente, quando co-ocorrendo nas manchas de *Ipomoea asarifolia*.

Revelando menor mobilidade, através do vôo e do caminhar sobre a planta hospedeira, e menor fecundidade do que *Botanochara sedecimpustulata*, em condições de campo, *Zatrephina lineata* parece estar sendo pressionada por *Emersonella* sp. a deslocar-se no espaço tanto para manchas onde *B. sedecimpustulata* não tenha se estabelecido, como para folhas mais velhas dos ramos, sítios supostamente mais seguros para a oviposição, como prevê a hipótese da competição aparente (Lawton, 1986; Strong *et al.* 1984a), acarretando diferenciação parcial dos nichos desses cassidíneos.

Capítulo 4

Biologia, policromismo e considerações sobre a interação do predador *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae, Asopinae), com as presas *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae).

Resumo. *S. decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae) é importante predador de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* (Colcoptera, Cassidinae), na Ilha de Marajó, alimentando-se de ovos, larvas, pupas e menos freqüentemente de adultos. O estágio larval das duas presas é o mais atacado registrando-se certa tendência a larvas de *Z. lineata* serem mais predadas pelos machos do asopíneos. O consumo médio durante o estágio ninfa foi de $11,43 \pm 0,29$ (8-16) larvas de 5º estágio e o consumo médio/dia por adulto, do mesmo tipo de presa, atingiu $2,7 \pm 0,27$ (0-7) larvas. Os ovos de *S. decemguttatus* tiveram um período de incubação de 6,00 dias, enquanto a fase ninfa e a longevidade dos adultos atingiram médias de $16,31 \pm 0,11$ e $22,10 \pm 1,67$ dias, respectivamente. Registrou-se uma taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia de 0,25, sendo de 12,65 dias o período médio em que a progênie foi produzida em laboratório. Esse rápido desenvolvimento ajusta-se às características dos ciclos de vida dos cassidíneos presa, cujas fases de ovo e larva, preferidas pelo asopíneo, também são relativamente curtas. Características específicas do comportamento e da fenologia de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, sugerem um impacto maior do predador sobre esta última espécie. Adultos de *S. decemguttatus* maculados e lisos formam 3 padrões básicos, que resultam em até 17 diferentes combinações de cores, algumas das quais assemelham-se fortemente aos padrões de crisomelídeos associados a *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae), tratando-se, possivelmente, de polimorfismo mimético. Há diferença na fecundidade apresentada por fêmeas dos diversos padrões de cor e na freqüência com que esses tipos surgem nas proles. As ninfas podem apresentar 3 fenótipos, não tendo sido registrado qualquer um deles originando um único padrão de cor de adulto.

1. Introdução

Stiretrus decemguttatus (Hemiptera, Pentatomidae) é um asopíneo sul-americano e policromático (Thomas, 1992). Referido por Bondar (1953) como predador de larvas e adultos de *Zatrephina lineata* na Ilha de São Luiz, no Maranhão, a espécie foi detectada e estudada pela presente autora em Salvaterra, onde foi observada atacando ovos, larvas, pupas e muito raramente adultos de *Botanochara sedecimpustulata*, *Z. lineata* e *Chelymorpha* aff. *alternans*. É provável que *B. impressa*, incomum nesta localidade, também seja presa do asopíneo, que no Suriname foi registrado por Van Doesburg (1970) predando larvas e pupas de *Paraselemus flava* (Chrysomelidae). Dados de história natural desse predador são desconhecidos e é provável que isso esteja relacionado também aos poucos estudos existentes sobre os cassidíneos presas (Buzzi, 1988).

As informações disponíveis até o momento indicam que *S. decemguttatus* restringe-se a predação de crisomelídeos, em especial nas fases de ovo a pupa, o que o aponta como um agente em potencial para o controle dessas populações. Havendo na cidade de Salvaterra uma clara predominância de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* é esperado que *S. decemguttatus* desempenhe um papel fundamental no padrão de coexistência desses cassidíneos, de acordo com o grau específico de vulnerabilidade de cada uma dessas presas (Freeland, 1983; Lawton, 1986).

Sendo assim, investigações sobre o ciclo de vida e aspectos da capacidade de predação de *S. decemguttatus* frente a ovos, larvas e

pupas de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, são fundamentais para que se possa analisar a importância da pressão exercida por esse predador sobre cada uma das populações de cassidíneos e as possíveis consequências para a estruturação da comunidade de insetos herbívoros de *Ipomoea asarifolia*.

Em se tratando de espécie policromática (Thomas, 1992; Van Doesburg, 1970) destaca-se a necessidade de reunir-se conhecimentos sobre a genética ecológica de *S. decemguttatus*, visto que diferenças na fecundidade, na viabilidade, nas formas de acasalamento, nas frequências sazonais e relações miméticas de indivíduos dos diferentes padrões, como tem sido detectado para diversas espécies (Ford, 1975; Bourdouxhe & Jolivet, 1981; Palcari, 1994; Vasconcellos-Neto, 1987), podem estar determinando ajustes particulares do predador com cada um dos cassidíneos presa. Por essa razão, ao lado do fenótipo e da fecundidade de cada casal e sua respectiva prole, procedeu-se a um levantamento dos diferentes padrões da espécie, que apresenta adultos com cores e/ou manchas bastante semelhantes às de diversos coleópteros que se alimentam de *I. asarifolia*, sugerindo a existência de polimorfismo mimético.

2. Material e Métodos

Após observações preliminares de campo, em áreas ruderais de Salvaterra, Ilha de Marajó, Pará, quatro fêmeas de *Stiretrus decemguttatus* foram coletadas em Dezembro de 1993 e acondicionadas em caixas plásticas de 10 cm de comprimento por 7 cm de largura e 4 cm de altura, forradas no fundo com papel

absorvente levemente umedecido. Nas tampas, uma área de 12,5 cm² foi substituída por tecido organza, para aeração. Diariamente, junto a uma pequena folha fresca de *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae) eram oferecidas, a cada uma das fêmeas, 5 larvas de 5º estágio de *Botanochara sedecimpustulata*, coletadas no campo. As desovas deixadas eram individualizadas em frascos transparentes de 4 cm de altura por 2,5 cm de diâmetro, devidamente etiquetados, até totalizarem 60 ovos. Como houve sincronismo entre as eclosões das ninfas de mesma desova, elas foram mantidas junto aos córions por um dia sem qualquer presa, uma vez que não as utilizam nesse estágio. Após a primeira muda foram sendo individualizadas em recipientes semelhantes àqueles usados para as fêmeas e com o mesmo tipo de alimentação, que constava de 4 larvas. O final dos dias foi estabelecido para as observações e registros de eclosões, mudas e número de larvas consumidas, que foram acompanhados da limpeza dos recipientes e oferta de nova alimentação, junto a uma folha fresca de *I. asarifolia*. Adultos que emergiam, após a identificação de sexo e respectivo padrão de cor, eram organizados em casais e cada casal colocado em um recipiente semelhante ao das ninfas, mantendo-se também a mesma rotina de alimentação, que foi acrescida de pupas entre o 9º e o 12º dia. Após esse tempo, não havendo mais pupas e nem larvas disponíveis no campo, um casal do cassidíneo foi mantido com cada casal do predador. Os registros diários para cada um dos 24 casais de *S. decemguttatus* constava do número de desovas, seus respectivos números de ovos, eclosões, sexo e padrão de cor dos filhos bem como o

número de larvas consumidas durante quatro dias após o acasalamento.

Nos experimentos para verificar a predação aos indivíduos dos diferentes estágios, cada placa de Petri de 10 cm de diâmetro, forrada com papel de filtro umedecido, recebia no centro uma porção de folha de *I. asarifolia* com 3,5 cm de diâmetro e sobre ela uma desova, uma pupa e uma larva de cada estágio de *B. sedecimpustulata*, seguidos de um adulto de *S. decemguttatus* (Figura 4.1). No total foram organizadas 20 placas sendo metade com machos e metade com fêmeas do predador. Toda essa montagem era renovada a cada uma das 7 repetições que foram realizadas. Adultos de *B. sedecimpustulata* foram excluídos dos testes devido às observações preliminares de campo, que indicaram raridade no ataque do asopíneo a cassidíneos dessa fase. Os registros referiam-se a aspectos comportamentais e à fase do primeiro cassidíneo apreendido por *S. decemguttatus* em até 4 h.

Para investigar sobre uma possível preferência do predador por uma das espécies



Figura 4.1: *Botanochara sedecimpustulata* nas diferentes fases de desenvolvimento e *Stiretus decemguttatus*, em experimento de predação.

presa, cada placa de Petri recebeu papel de filtro umedecido e uma porção de *I. asarifolia*, da mesma forma que no experimento anteriormente descrito. Sobre a porção da planta foram deixadas uma larva de 5º estágio de *B. sedecimpustulata* e uma de *Z. lineata*., seguidas do adulto predador. Também aqui foram renovadas essas montagens a cada uma das 7 repetições, registrando-se a espécie da primeira larva predada durante o período de 4 h.

Os padrões de cor observados durante três anos, no campo e no laboratório, foram descritos e uma coleção de referência foi organizada e depositada no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas.

3. Resultados e discussão

3.1. Predação e desenvolvimento

Zatrephina lineata e *Botanochara sedecimpustulata* foram as presas de *Stiretrus decemguttatus* mais abundantes em Salvaterra e Belém, dado que *B. impressa* e *Chelymorpha aff. alternans*, que são as outras espécies atacadas pelo asopínco naquelas localidades, só foram observadas no campo em ocasiões esporádicas e em geral eram adultos. O maior e único grupo detectado em Salvaterra era composto de uma fêmea de *C. aff. alternans* próxima a 15 larvas.

Todas as ninfas e adultos de *S. decemguttatus* observados no campo durante 3 anos, foram encontrados em manchas de *I. asarifolia* junto a populações de *B. sedecimpustulata* e/ou de *Z. lineata*. Somente desovas desse predador (Figura 4.2) foram

detectados em cálices secos de *Sida* sp. (Malvaceae), onde permaneciam bem camuflados. Ainda assim, as malváceas faziam parte de uma mancha de *I. asarifolia*.

Nas observações realizadas durante os dois primeiros anos de estudo, tanto em Belém como em Salvaterra, ninfas e adultos de *S. decemguttatus* eram encontrados, na maioria das vezes, predando larvas de últimos estádios dos cassidíneos. Essas observações

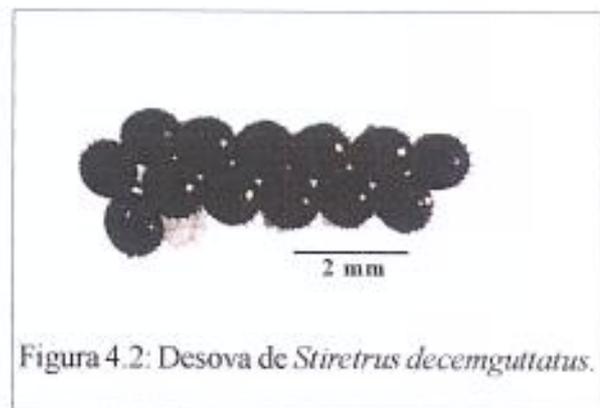


Figura 4.2: Desova de *Stiretrus decemguttatus*.

confirmaram-se com os resultados dos experimentos realizados no laboratório (Tabela 4.1). Do total de larvas predadas, 75,44% corresponderam a indivíduos de 4º e 5º estádios. Fato semelhante foi registrado por Drummond *et al.* (1987), para adultos e ninfas do predador *Oplomus dichrous* (Pentatomidae) sobre *Leptinotarsa decemlineata* (Chrysomelidae). Acredita-se que nessa fase da presa *S. decemguttatus* consiga maior quantidade de alimento por ataque e tenha maior facilidade para penetrar o tegumento mais delicado se comparado ao córion dos ovos. Além disso, as larvas não apresentam um escudo protetor tão abrangente como o corpo dos adultos que, devido à capacidade de vôo e à maior mobilidade sobre a planta, são também

desvantajosos na hora da captura. Durante 3 anos apenas um adulto de *B. sedecimpustulata* foi registrado no campo sendo sugado e por duas fêmeas de *S. decemguttatus*, uma das quais em cópula (Figura 1.5E). Quanto às larvas, apesar das possíveis vantagens citadas acima, podem dificultar as investidas do predador com o anexo, como o que foi mostrado para outros crisomelídeos por Eisner *et al.* (1967) e Noerdjito *et al.* (1992), com comportamento de cicloalexia (Jolivet *et al.*

respectivas placas, fato que foi presenciado também durante o acompanhamento do desenvolvimento no laboratório. *I. asarifolia* como uma fonte complementar de recurso para o asopineo será discutida posteriormente.

Com base nesses resultados é que se estabeleceu larvas de 5º estágio para compor a alimentação de ninfas e adultos durante o estudo da biologia do desenvolvimento.

Os experimentos de predação, com

Tabela 4.1: Número de indivíduos de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) predados por *S. decemguttatus* em testes de laboratório.

<i>S. decemguttatus</i>	Estágios de desenvolvimento (sp1)				Total
	Ovo	Larva		Pupa	
		1º a 3º	4º a 5º		
Macho	1	3	9	1	14
Fêmea	5	11	34	3	53
Total	6	14	43	4	67

1990; Vasconcellos-Neto & Jolivet, 1988, 1994). Esse comportamento é bastante acentuado nos indivíduos de 1º a 3º estádios, atenuando-se no 4º e no 5º estádios com a dispersão natural dos adultos e perda do conjunto das exúvias ou das que restaram presas à fúrcula anal até o 5º estágio.

Nesses experimentos em que se atestou a preferência de *S. decemguttatus* por larvas, registrou-se que 55 machos e 24 fêmeas não atacaram qualquer presa durante o período máximo de 4 h de observação. No entanto, nesse intervalo de tempo muitos deles foram observados sugando a porção de folha colocada nas

machos e fêmeas de *S. decemguttatus* frente a larvas de *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* (Tabela 4.2), indicam que o asopineo não tem preferência por qualquer desses dois cassidíneos ($\chi^2 = 1,8346$; GL = 1; $P > 0,05$). Nem

mesmo a maior predação de larvas de *Z. lineata* pelos machos (Tabela 4.2) foi estatisticamente significativa ($\chi^2 = 1,0362$; GL = 1; $P > 0,05$), no entanto, esse resultado merece algumas considerações, quando a ele se acrescentam outras observações, que vêm a seguir. Comparados com as fêmeas os machos são de

Tabela 4.2: Predação de larvas de 5º estágio, de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*, por machos e por fêmeas de *Stiretrus decemguttatus*, em testes de preferência.

Predador	Cassidíneos Presas		Total
	<i>B. sedecimpustulata</i>	<i>Z. lineata</i>	
<i>S. decemguttatus</i>			
Macho	29	41	70
Fêmea	37	33	70
Total	66	74	140

3 mm a 4 mm de comprimento menores, sendo também mais curto o seu aparelho bucal, que exige maior aproximação do corpo da larva para penetrá-lo e sugar do seu conteúdo. Observou-se que os apêndices laterais que contornam os corpos delas, na altura do ponto em que acontecem as investidas do predador, e que são maiores em *B. sedecimpustulata* do que em *Z. lineata* (Figura 1.3), dificultam a aproximação, em especial, dos machos. Além disso, as larvas de *B. sedecimpustulata*, quando abordadas, movimentavam o corpo mais vigorosamente do que as de *Z. lineata*, afugentando o predador que, as vezes, acabava por atacar a outra espécie. Embora esses aspectos do comportamento sejam interessantes, o papel dos machos de *S. decemguttatus*, no que diz respeito a uma predação diferencial das larvas dos dois cassidíneos, com consequências marcantes para as dinâmicas das populações, parece ser menos relevante do que o das fêmeas, devido ao seu menor consumo, quando comparados com elas.

Durante a criação de *S. decemguttatus* no laboratório, observou-se que as ninfas iniciam a predação das larvas só a partir do 2º estágio, quando foram observadas sugando também as folhas de *I. asarifolia*. Quatro delas durante esse estágio não predaram larvas e alimentaram-se apenas da seiva das folhas, sem morte subsequente ou aumento no tempo de desenvolvimento. Outros hemípteros predadores também se beneficiam da planta hospedeira de suas presas (Naranjo & Stimac, 1985, Salas-Aguilar & Ehler, 1977). Segundo Ruberson *et al* (1986), *Podisus maculiventris* (Pentatomidae) tem a sobrevivência

aumentada, o tempo de desenvolvimento e o período de pré-oviposição diminuídos, quando se utiliza também das folhas de batata. Porém, se a dieta inicial é composta exclusivamente do vegetal, não sobrevive ao 2º estágio, diferindo do que aconteceu com as 4 ninfas de *S. decemguttatus*. *I. asarifolia* pode ter papel importante na manutenção do asopíneo em períodos de escassez de presas, durante a estiagem, que em Marajó começa a se fazer notar em março, e atinge o auge entre setembro e novembro (ver Figura 1.11).

A criação de *S. decemguttatus* em laboratório teve início no final de dezembro. Nessa época *B. sedecimpustulata* encaminha-se para um pico reprodutivo, apresentando altas densidades até janeiro (Figura 1.12). Conseqüentemente, é esse também o tempo em que se verifica crescente aumento da população do predador no campo, que passa a ser encontrado com muito mais facilidade nas manchas atacadas pelo cassidíneo.

O período de incubação dos ovos no laboratório foi de 6,0 dias (Tabela 4.3). Embora entre os indivíduos acompanhados nesta fase tenha havido uniformidade, foram constatados casos de eclosão em 5 dias. Do 1º ao 4º estágio o tempo de desenvolvimento é crescente, variando de $2,36 \pm 0,06$ a $3,31 \pm 0,06$ (Tabela 4.3), que foram aumentos relativamente pequenos, quando comparados ao do 5º estágio, $5,95 \pm 0,08$, esperado em função das maiores modificações que se processam. Proporcionalmente, verificou-se um aumento no consumo de larvas, que passou de $1,58 \pm 0,09$ no 2º estágio, para $5,20 \pm 0,21$ no 5º estágio (Tabela 4.3). O índice de mortalidade durante as fases jovens foi de 8,33% de

Tabela 4.3: Tempo de desenvolvimento (dias) de *Stiretrus decemguttatus* e seu consumo de larvas de 5º estágio de *Botanochara sedecimpustulata* ($\bar{X} \pm EP$ e intervalo), sob condições de laboratório (27,26 °C e 75,97% de umidade relativa do ar.)

Fases do desenvolvimento		N	Desenvolvimento	Consumo de larvas
Ovo		59	6,00 \pm 0,00 (6-6)	-
Nífa	1º	59	2,36 \pm 0,06 (2-3)	0,00
	2º	58	2,62 \pm 0,07 (2-4)	1,58 \pm 0,09 (0-2)*
	3º	57	2,67 \pm 0,35 (2-4)	1,95 \pm 0,11 (0-4)*
	4º	55	3,31 \pm 0,06 (2-4)	2,61 \pm 0,14 (0-4)*
	5º	55	5,95 \pm 0,08 (5-8)	5,20 \pm 0,21 (0-9)*
	Geral	55	16,31 \pm 0,11 (15-19)	11,43 \pm 0,29 (8-16)
Adulto	Macho	28	20,29 \pm 1,53 (6-9)	1,70 \pm 0,22 (0-3)**
	Fêmea	25	23,91 \pm 1,75 (2-40)	3,70 \pm 0,39 (1-7)**
	Geral	53	22,10 \pm 1,67 (2-40)	-
Ciclo total	Macho	28	42,50 \pm 1,32 (28-51)	-
	Fêmea	25	45,04 \pm 1,78 (24-62)	-
	Geral	53	43,70 \pm 1,09 (24-62)	-

* em todo o período; ** nº médio do consumo nos 4 primeiros dias de vida

mortalidade acumulada, com o maior número de mortos tendo corrido no 5º estágio (Tabela 4.3). Ao término da fase jovem, que aconteceu por volta de 20 de janeiro, a população de larvas de *B. sedecimpustulata* atingia níveis muito baixos no campo, devido à diapausa dos adultos (ver capítulo 1). Por essa razão, os asopíneos adultos tiveram suas dietas modificadas, inicialmente com pupas, ovos e depois com cassidíneos adultos que ainda se encontravam em atividade alimentar e/ou reprodutiva. Observações de campo diárias, durante o final de janeiro, revelaram concentrações de alguns adultos e raras ninfas desse predador em determinadas manchas de *I. asarifolia* onde também se concentravam algumas presas. Nesses locais, além do ato flagrante de

predação dos ovos, todas as desovas examinadas, ou tinham sinais de saída do microhimenóptero *Emersonella* sp., ou estavam murchas, indicando terem sido predadas. No entanto, alguns ovos predados podem ter resultado da ação de *Solenopsis* sp. (Formicidae), que age individualmente retirando alguns embriões e deixando ovos intactos na aparência.

Nessa época, final de janeiro, nos recipientes de criação dos casais de *S. decemguttatus*, algumas fêmeas de *B. sedecimpustulata* ovipuseram e em tais condições, assim como no campo, os seus ovos é que foram atacados. No geral, poucos cassidíneos adultos foram predados, restringindo-se a alimentação dos asopíneos à

I. asarifolia. Após a oferta desses adultos presa, no início de fevereiro, não se registrou qualquer alteração marcante na sobrevivência de *S. decemguttatus* (Figura 4.3). As oviposições continuaram por mais cinco dias, sendo que no 11º dia foram deixados os últimos 3 ovos e inviáveis (Figura 4.3). A maioria dos casais asopíneos morreu de 8 a 13 dias após início da dieta composta apenas de cassidíneos adultos. Os dois indivíduos mais longevos viveram ainda 21 e 23 dias após essa data, isto é, até o

sedecimpustulata (Figura 1.13), verifica-se que o crescimento populacional desse cassidíneo, que teve seu começo em dezembro e declínio entre fevereiro e março, está bastante sincronizado com o de *S. decemguttatus* (Figura 4.3).

A proporção sexual do asopíneo foi de $1,0\text{♀} : 1,1\text{♂}$, estatisticamente não significativa ($\chi^2 = 0,0849$; GL = 1; $P > 0,05$), com uma contribuição líquida de ovos de $R_0 = 26,21$ filhas por fêmea (Tabela 4.4), o que revela

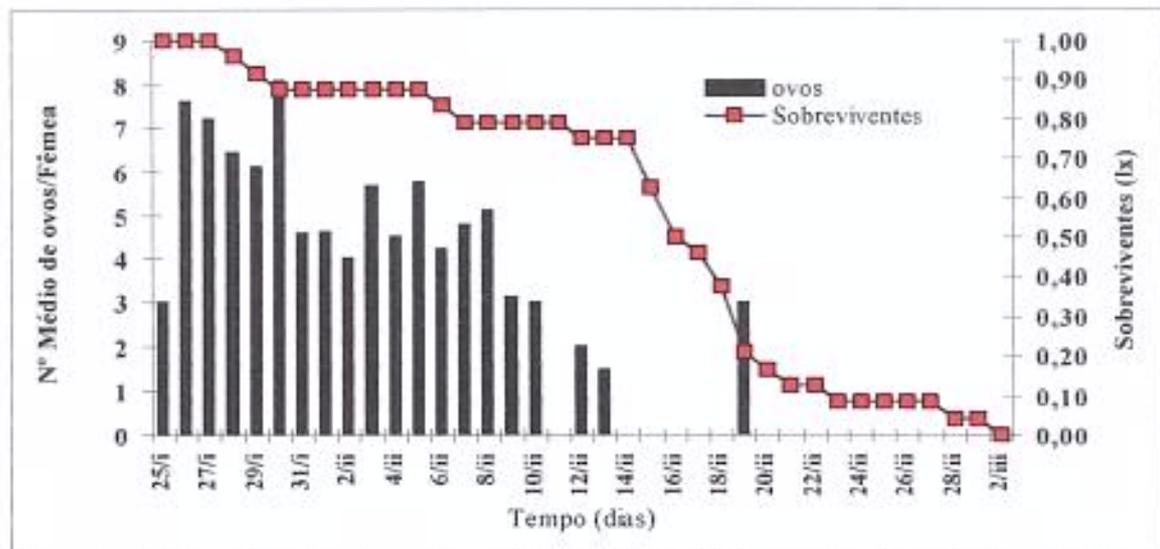


Figura 4.3: Curva de sobrevivência e número médio diário de ovos depositados por fêmea de *Stiretrus decemguttatus*, em laboratório, na cidade de Salvaterra, Ilha de Marajó.

final de fevereiro e início de março/94, quando a quase totalidade de adultos *B. sedecimpustulata* já se encontrava em diapausa.

O período de pré-oviposição está por volta de três dias e meio e a média de ovos/fêmea $52,42 \pm 5,85$, sendo $41,25 \pm 5,60$ o número de ovos viáveis. O pico reprodutivo da população aconteceu logo no início da fase adulta (Tabela 4.4 e Figura 4.3), sendo que os maiores números médios de ovos por fêmea foram depositados entre o 10º e o 15º dias. Examinando-se a curva de sobrevivência de *B.*

potencial bastante alto de crescimento em laboratório, ao final de uma geração ($T = 12,65$), com uma taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia de 0,26.

É fácil perceber que esse valor de r , maior do que o de *B. sedecimpustulata* ($r = 0,05$) e de *Z. lineata* ($r = 0,11$), deve-se em especial à brevidade do seu estágio ninfal, que também é menor do que a soma das fases de ovo e larva das espécies-presas. Portanto, deve ser grande o impacto desse predador sobre as populações dos cassidíneos e em especial de *Z. lineata*.

Tabela 4.4: Fertilidade para *Stiretrus decemguttatus*, criado em laboratório, na Ilha de Marajó.

Idade (dias)	Fêmeas	Sobreviventes idade específica	Mortalidade idade específica	Taxa de mortalidade	Total ovos na fase	Taxa reprodutiva (ovos/fêmeas)	Expectativa de reprodução	
x		l_x	d_x	$q_x = d_x/l_x$	F_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$x \cdot l_x \cdot m_x$
0	24	1,00	0,00	0,00	0	0	0	0
5	24	1,00	0,13	0,13	73	3,04	3,04	15,21
10	21	0,88	0,00	0,00	263	12,52	10,96	109,58
15	21	0,88	0,08	0,10	186	8,86	7,75	116,25
20	19	0,79	0,04	0,05	102	5,37	4,25	85,00
25	18	0,75	0,54	0,72	4	0,19	0,15	3,65
30	5	0,21	0,13	0,60	2	0,30	0,06	1,88
35	2	0,08	0,04	0,50	0	0	0	0
40	1	0,04	0,04	1,00	0	0	0	0
45	0	0,00	0,00		0	0	0	0
					629	30,29	26,21	331,56

$$R_0 = 26,21 \quad T = 12,65 \quad r = 0,26$$

$$R_0 \text{ (Taxa líquida de reprodução)} = l_x \cdot m_x$$

$$T \text{ (Tempo médio de geração)} = \sum x \cdot l_x \cdot m_x / l_x \cdot m_x$$

$$r \text{ (Taxa intrínseca de crescimento per capita/dia)} = \ln R_0 / T$$

Esta espécie, como o seu predador, começa a reprodução, mantendo-a por toda a fase adulta, e passa a ser o alvo principal de ataque de *S. decemguttatus*, no momento em que *B. sedecimpustulata* inicia a diapausa sob condições ambientais desfavoráveis. Por outro lado, no reinício da reprodução de *B. sedecimpustulata*, após a diapausa, é esperado que a espécie proporcione um expressivo crescimento populacional ao predador, devido ao grande número de adultos e à grande fertilidade (Tabela 1.4) que apresentou em laboratório.

Essa situação assemelha-se àquela discutida anteriormente para *Emersonella* sp., em que as duas presas com alto grau de semelhanças encontram-se à mercê de um mesmo inimigo natural (Freeeland, 1983), propiciando o estabelecimento de competição aparente (Holt, 1977 e Jeffries & Lawton, 1984) entre elas. Embora *S. decemguttatus* não tenha apresentado preferência por qualquer das espécies de presa nos testes de laboratório, o

fato de adultos *B. sedecimpustulata* em grande densidade exporem-se e aos seus ovos, muito mais do que se verificou para *Z. lineata*, torna-os mais fáceis de serem detectados pelo predador e, portanto, uma ameaça para *Z. lineata* quando ela co-ocorrer na mesma mancha.

O ritual de corte do predador, observado



Figura 4.4: Detalhe do espinho ventral de machos e fêmeas de *Stiretrus decemguttatus*.

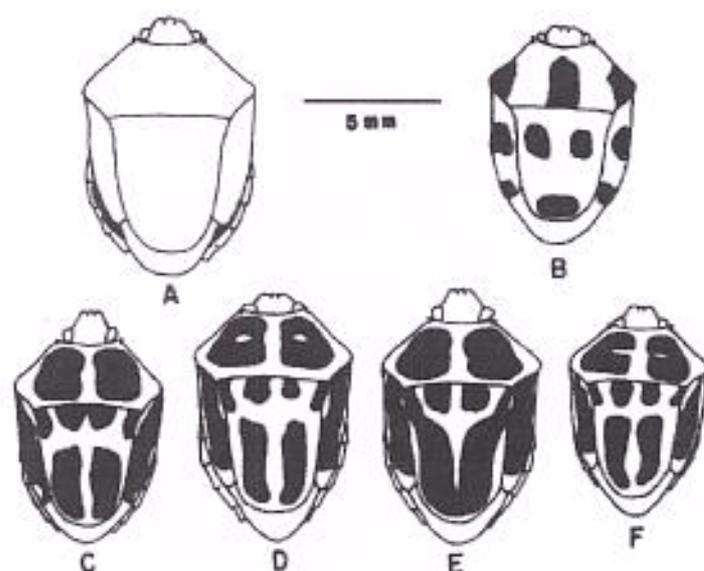


Figura 4.5: Padrões de *Stiretrus decemguttatus*, na Ilha de Marajó.

em laboratório, acontece, em geral, no final da tarde logo após uma oviposição, quando então, o macho, sexualmente maduro, aborda a fêmea pela frente. Ele a estimula com espinho ventral (detalhe da estrutura nos adultos da Figura 4.4), que indivíduos dos sexos possuem, introduzindo-o na região cervical da fêmea várias vezes antes da cópula.

Nas caixas de criação os ovos foram depositados no papel de fundo e, em algumas poucas vezes, nas paredes dos recipiente, variando de 1 a 14 por desova (Figura 4.2).

3.2. Aspectos do policromismo

Durante 3 anos de levantamentos registrou-se adultos com padrões de cores lisos (sem manchas) e com manchas (Figura 4.5). Os indivíduos lisos (Figura 4.5A) subdividem-se em metálicos e não metálicos (Tabela 4.5, padrões de 10 a 17), enquanto que os pintados podem exibir pintas alongadas (Figura 4.5C a F) ou circulares (Figura 4.5B), na região dorsal (Tabela 4.5, padrões de 1 a 9). Dependendo do grau de junção das pintas alongadas,

especialmente no hemiélitro, elas podem ser em número de 8 ou 10; já os indivíduos com pintas circulares têm sempre 10 delas. Na tabela 4.5 são apresentadas as combinações de cores observadas, que determinam 17 variações, não ligadas ao sexo. Tanto no campo como no laboratório, os padrões 1, 2, 4, 10 e 11 foram os mais comuns. Os mais raros, 8 e 9, foram observados apenas em 1994 e em 1991, respectivamente, e parecem ser fenótipos mais comuns aos machos.

Em estudo realizado no Suriname, Van Doesburg (1970) encontrou *S. decemguttatus* predando larvas e pupas de *Paraselenus flava* (Chrysomelidae) e registrou apenas dois padrões, os quais assemelham-se aos representados nas figuras 4.5A (metálico e não metálico) e 4.5 B. Este padrão, com manchas circulares, ele aponta como sendo único e exclusivo dos machos. Se tal constatação não for resultado do tipo e brevidade dos levantamentos é possível que haja uma diferença na composição genética daquela população, uma vez que em Salvaterra os machos não são monomórficos e os padrões mais comuns são os da Figura 4.5A (não metálico) e 4.5 C a F, que Van Doesburg (1970) só observou em fêmeas.

A presença de um escutelo bastante desenvolvido somado aos padrões de cor registrados, tornam essa espécie muito semelhante a cassidíneos que se alimentam de *I. asarifolia* (Figura 4.6) e sugere a possibilidade da existência de mimetismo entre esses grupos, de acordo com hipótese aventada por Van Doesburg (1970) após constatar as

Tabela 4.5: Descrição dos padrões de adultos de *Stiretrus decemguttatus*, registrados em Salvaterra, Ilha de Marajó.

Padrão	Mancha		Cor da base	N° do padrão
	Formato	Cor		
Com mancha	Alongado	Preta	Creme	1
			Creme com pouco ou muito ocre	2
			Vermelha	3
		Vermelha escura	Creme	4
			Ocre	5
			Creme-às vezes com traços vermelhos	6
	Circular	Creme-às vezes com traços vermelhos	Vinho	7
			Vermelha escura	8
			Preto	9
Sem mancha	Não metálico		Preto	10
			Ocre	11
			Verde	12
			Verde	13
			Azul	14
	Metálico		Azul	15
			Azul	16
		Violeta	17	
		Violeta	17	

estreitas semelhanças entre *S. decemguttatus* e crisomelídeos, especialmente *Doryphora aestuans*, que coexistiam no Suriname.

Embora essa idéia seja estimulante diversos pontos importantes são ainda

desconhecidos para que se compreenda a natureza desse mimetismo. Até agora sabe-se que certos padrões (Tabela 4.5 n°s 3, 4, 6, 7, 8 e 9) possuem cores que, em geral, acompanham insetos aposemáticos (Brower & Brower, 1964;

Tabela 4.6: Número de indivíduos dos diferentes padrões de *Stiretrus decemguttatus* da geração F1 de laboratório.

Fenótipo parental da fêmea	Sexo	Fenótipos Geração F1										
		1	2	3	4	6	10	11	12	13	14	16
2	♂	6**	0	0	3**	1***	0	1***	0	0	1**	0
	♀	0	0	0	0	0	0	2****	1**	0	2**	0
2	♂	0	0	0	2**	0	0	0	0	0	0	0
	♀	0	3***	0	0	0	1*	2**	2*	0	0	1**
13	♂	0	0	1*	5***	1**	0	0	0	0	0	0
	♀	0	0	0	0	0	0	0	1*	3***	0	0
5	♂	3***	0	0	6***	0	0	0	0	0	0	0
	♀	0	0	1*	0	0	4**	1*	0	0	0	1*

* / ** / *** - diferentes desovas Fenótipos F1 - descrição na Tabela 4.5

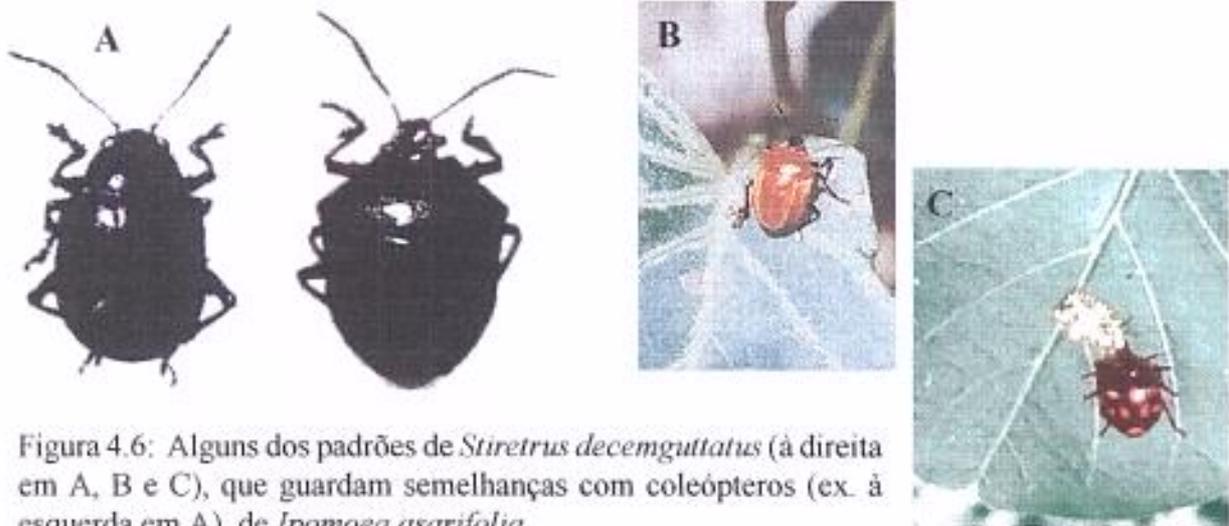


Figura 4.6: Alguns dos padrões de *Stiretrus decemguttatus* (à direita em A, B e C), que guardam semelhanças com coleópteros (ex. à esquerda em A), de *Ipomoea asarifolia*.

Rotschild, 1972 a, b). Como já foi apresentado anteriormente, verificou-se que este asopíneo complementa sua alimentação sugando *I. asarifolia*, conhecida dos fazendeiros da região por seus efeitos tóxicos, quando ingerida pelo gado. Dessa forma poderia estar adquirindo defesa contra predadores, através do armazenamento em seus corpos dos produtos secundários tóxicos (Duffey, 1980), ou da síntese de suas próprias defesas (Pasteels *et al* 1983). Por outro lado, padrões como os descritos nos nº 10 e 11 da Tabela 4.5 são similares a adultos de *Z. lineata* no período seco do ano, quando estes, ganham uma cor marrom-avermelhada (Figura 4.6B) assim como a vegetação, que permite certa camuflagem. Algumas fêmeas do escutelerídeo *Agonosoma flavolineatum* de padrão vermelho (Paleari, 1994), que durante a seca em Salvaterra permanece em diapausa, também se assemelham aos padrões 10 e 11 (Tabela 4.5; Figura 4.6B) de *S. decemguttatus*. Em laboratório esse padrão ocre do asopíneo foi bastante comum havendo indícios de que pode ser originado com frequência relativamente maior na prole de casais de diferentes fenótipos

(Tabela 4.6). No entanto, as 9 fêmeas desse padrão foram as que deixaram o número mais elevado de ovos inviáveis. Para cada 2,1 ovos viáveis, deixaram 1,0 ovo inviável, enquanto essa proporção para as demais 15 fêmeas foi de 5,16 : 1,0, respectivamente.

Nessa época de seca e de diapausa de *B. sedecimpustulata* registrou-se o surgimento de um grande número de adultos metálicos do crisomelídeo, que se assemelham aos padrões 14 a 17 de *S. decemguttatus* (Figura 4.6A e Tabela 4.5, respectivamente), alimentando-se também das folhas mais jovens de *I. asarifolia*. Não se tem dados sobre a biologia desta espécie, que em outras épocas do ano é rara.

Padrões com combinações de vermelho e preto (nº 3 e nº 9) lembram muito adultos de *B. sedecimpustulata*, mas o mais semelhante deles, o de nº 9 (Figura 4.6C), só foi registrado uma vez durante os três anos de estudo.

Esses resultados mostram que se trata de um sistema complexo que envolve muito mais do que simples vantagens relacionadas ao aposematismo e/ou mimetismo de *S. decemguttatus*. Formas de acasalamento, tipo de herança genética, viabilidade, fecundidade

e frequência, no decorrer do ano, dos diferentes padrões, são aspectos interrelacionados e que devem ser estudados e analisados como um todo para que se possa compreender o significado ecológico desse policromismo. Exemplos apresentados por Ford (1975) mostram que sob certas circunstâncias a seleção pode operar de maneira a favorecer ou a desfavorecer certos padrões de cor, ao agir sobre outros efeitos determinados pelos mesmos genes responsáveis também pelos padrões de cor.

Não foram conhecidos os inimigos naturais dos adultos de *S. decemguttatus* durante este estudo. É possível que entre eles se encontre uma espécie de reduvídeo predador de adultos de *B. sedecimpustulata*, répteis e aves, que são bastante comuns na região.

Encontrou-se três fenótipos entre as ninfas de 5º estágio do asopíneo (Figura 4.7), sendo os tipos A e B os mais comuns e dotados de cores de advertência. O primeiro apresenta cabeça, tórax, pteroteca, pernas e manchas abdominais pretas, com o restante do abdome vermelho ou laranja avermelhado. O segundo, difere do anterior apenas pela presença de duas manchas avermelhadas no tórax. As ninfas com

o fenótipo C, mais raras, são completamente alaranjadas. A partir de indivíduos com este padrão, coletados no campo, obteve-se os adultos do padrão de cor 8. Jovens com diferentes fenótipos no 5º estágio podem originar adultos de padrão semelhante, bem como casal de um determinado padrão, pode ter na prole diferentes padrões de cor, surgidos até de uma mesma desova (Tabela 4.6), de acordo com o que foi verificado também por Van Doesburg (1970).

As investigações realizadas até o momento levam às seguintes constatações: a) *S. decemguttatus* tem um alto potencial de crescimento em laboratório, que pode ser de 25 vezes ao final de aproximadamente 13 dias; b) esse alto potencial de crescimento somado ao ataque concentrado em *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata*, detectados em Marajó colocam-no como agente importante de controle das populações desses cassidíneos; c) durante o período em que *B. sedecimpustulata* entra em diapausa esse predador pode manter a sua população no campo uma vez que, além de complementar a dieta sugando *I. asarifolia*, preda igualmente larvas de *Z. lineata*, que não entra em repouso alimentar e reprodutivo

durante a estiagem; d) indivíduos dos vários padrões de cor de *S. decemguttatus* parecem diferir em viabilidade e fecundidade, e e) polimorfismo mimético, com várias espécies de coleópteros, pode estar ocorrendo e conferindo algum tipo de vantagem.

Ainda que não tenha sido alvo deste estudo, a natureza da

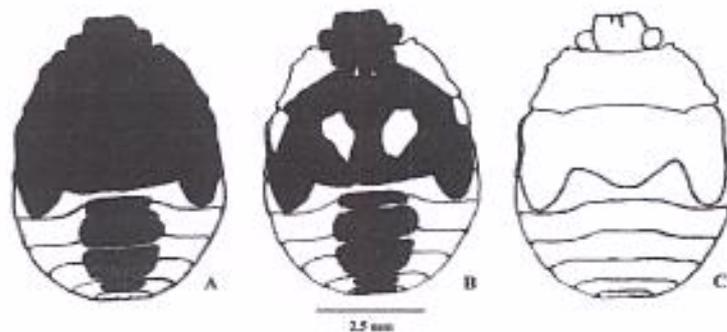


Figura 4.7: Padrões das ninfas de *Stiretrus decemguttatus*, em Marajó.

interação de *Stiretrus decemguttatus* e *Emersonella* sp. é um aspecto importante em futuras investigações para que se possa esclarecer questões como: Esses dois inimigos naturais concorrem nas mesmas manchas de *I. asarifolia* atacadas pelos cassidíneos? Qual o impacto de um inimigo natural sobre o outro ao buscarem pelos ovos dos cassidíneos, sabendo-se que *Emersonella* sp. é específico dessa fase e que *S. decemguttatus*, embora prede muito os ovos, ataca com preferência as larvas? Ovos parasitados são posteriormente predados? Se o são, isso acontece até em que fase do desenvolvimento do parasitóide? Qual o impacto de um acontecimento como esse para a população de *Emersonella* sp.?

Capítulo 5

Dinâmica das populações e mecanismo de coexistência de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* (Chrysomelidae, Cassidinae).

Resumo. Apesar das estreitas semelhanças entre *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* caracterizarem-nas como espécies potencialmente competidoras, respostas adaptativas específicas ao ambiente tropical sazonal de Salvaterra, Ilha de Marajó, determinam deslocamentos temporal e espacial de suas populações. *B. sedecimpustulata* revela uma mais alta eficiência de manutenção adotando o comportamento de diapausa, que lhe permite escapar da alta densidade de inimigos naturais, em especial do parasitóide de ovos *Emersonella* sp. e dos rigores da seca. *Z. lineata*, com maior eficiência de forrageamento, experimenta um modesto crescimento populacional na estação seca, apesar da carga inicial de inimigos naturais que recebe, dos riscos de dessecação e da inadequação de uma planta hospedeira com folhas mais coriáceas e em fase de floração. Através de explosões populacionais intermitentes, ao início das chuvas, adultos pós-diapausa de *B. sedecimpustulata*, quase sempre em forésia com *Emersonella* sp., recolonizam as manchas de *I. asarifolia* em rebrota e determinam o deslocamento da espécie residente *Z. lineata*, que apresenta redução no tamanho da sua população. Dessa forma as duas espécies de cassidíneos coexistem no mesmo ambiente tropical e marcadamente sazonal, explorando o mesmo sítio de alimentação nos ramos de *I. asarifolia*.

1. Introdução

A variação sazonal que caracteriza os trópicos, negligenciada por muito tempo em razão dos poucos conhecimentos que levaram à consolidação da idéia de estabilidade e abundância de recursos, tem sido relatada em diversos estudos (Davis, 1945; Denlinger, 1980; Janzen & Schoener, 1968; OEA, 1974; Smythe, 1990; Tanaka & Tanaka, 1982; Windsor, 1990; Young, 1982).

Ao lado dessas investigações, ainda que pouco exploradas nos seus aspectos adaptativos, diapausa e migração têm sido detectadas como parte da fenologia de diversas espécies de insetos e responsáveis por grandes variações na abundância sazonal desses organismos (Braby, 1995; Danilevsky *et al.*, 1970; Denlinger, 1986; Jones, 1987; Jones & Pienks, 1987; Masaki, 1980; Medeiros & Vasconcellos-Neto, 1994; Vasconcellos-Neto, 1980; Paleari, 1994; Wolda, 1988; Young, 1972).

Em se tratando de fenômenos que se manifestam, em geral, no período frio de dias curtos nas regiões temperadas, porém sob um regime de altas temperaturas e seca nas regiões tropicais (Danilevsky, *et al.*, 1970; Beck, 1980), estudos comparativos dessas adaptações acenam com a possibilidade de compreensão das forças seletivas que as moldam e, conseqüentemente, de como se processam as interações entre os organismos e a organização das comunidades.

Nesse contexto, *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* constituem-se em excelentes objetos de estudo. Além de coexistirem em um ambiente

marcadamente sazonal, que é Salvaterra (OEA, 1974), com fecundidade bastante acima do que tem sido registrado para crisomelídeos (Frieiro-Costa, 1984; Garcia & Paleari, 1993; Habib & Vasconcellos-Neto, 1979; Nakamura, 1983; Nakamura *et al.*, 1989), explorando de forma muito semelhante o mesmo recurso alimentar e partilhando os inimigos naturais (capítulos 2, 3 e 4), apresentam estratégias de vida distintas (capítulo 1). Por um lado *B. sedecimpustulata* mantendo-se em diapausa durante o período adverso e por outro *Z. lineata* investindo em atividades alimentar e reprodutiva por todo o ano.

Dessa forma, ainda que exercendo uma pressão fundamental sobre esses cassidíneos os fatores climáticos devem ser parte de um conjunto de forças seletivas às quais eles têm se submetido e especificamente se adaptado de forma a poderem coexistir. Destacam-se os inimigos naturais pela capacidade de provocar sensíveis reduções nas populações de insetos (Strong *et al.* 1984a; Murdoch *et al.* 1985) e em especial os parasitóides de ovos que, entre crisomelídeos tropicais, têm sido responsáveis por altas taxas de ataque (Carroll, 1978; Frieiro-Costa, 1984; Nakamura & Abbas, 1987; Nakamura *et al.* 1988, 1990, 1992b; ver também capítulo 3). Junto deles as plantas hospedeiras, devido às alterações químicas e mecânicas, tem merecido destaque entre espécies com diapausa estival (Masaki, 1980).

Portanto, conhecer a dinâmica das populações de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* é imprescindível para que esse conhecimento, aliado aos resultados dos demais aspectos do desenvolvimento, interações com os inimigos naturais e planta

hospedeira, que foram investigados nas outras etapas deste estudo, permita analisar as estruturas dos nichos e o mecanismo de coexistência desses cassidíneos naquele ambiente tropical sazonal.

2. Material e métodos

2.1. Registros de coleta de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* depositados na coleção do Departamento de Entomologia do Museu Paraense Emílio Goeldi

Os exemplares de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata* existentes na coleção do Departamento de Entomologia do MPEG foram examinados, registrando-se os locais e anos de coleta e o número de machos e fêmeas, que foram amostrados por varredura, em cada localidade. Essas informações iniciais foram reunidas a fim de se ter uma noção da distribuição geográfica das espécies e indicações das épocas de maior ocorrência.

2.2. Dinâmica das populações dos cassidíneos

Levantamentos preliminares de *Ipomoea asarifolia* e das duas espécies de cassidíneos, a serem estudados em Salvaterra, feitos entre janeiro e março de 1991, revelaram que: a) a convolvulácea distribuía-se em manchas por toda a cidade, cobrindo inclusive calçadas e ruas, que careciam de pavimentação (Introdução, item 3), b) a folha mais jovem dos ponteiros era em geral atacada pelos cassidíneos de interesse; c) tanto na área de pastagem (Figura 4, nº 9) quanto na área urbana (Figura 4) essa invasora sofria cortes esporádicos; d) parte da população de *B.*

sedecimpustulata encontrava-se em diapausa abrigada em *Dracaena* sp. e *Aloe* sp. (Agavaceae e Liliaceae, respectivamente) em março de 1991; e) desovas de *Z. lineata* muitas vezes eram colocadas sob as folhas mais velhas da planta hospedeira ou de alguma outra planta próxima, enquanto que *B. sedecimpustulata* deixava as suas quase sempre sobre as folhas apicais de *I. asarifolia*; f) ovos parasitados poderiam ser detectados no campo apenas através do orifício de saída do microhimenóptero adulto; g) predação para ser detectada dependia do ato flagrante ou de sintomas como murchidão (larvas e ovos) e partes comidas (ovos, larvas e pupas); h) especialmente em janeiro o número de cassidíneos/mancha de *I. asarifolia* chegava a números muito elevados.

Sendo assim, estava claro que, em um levantamento sistemático das populações de *Z. lineata* e *B. sedecimpustulata*, parasitismo e predação seriam subestimados e que na área urbana, de onde se poderia obter um conjunto de dados mais abrangente para uma boa representação da flutuação das populações, as manchas de *I. asarifolia* não poderiam ser pré-estabelecidas e acompanhadas durante todo o estudo. O grande número de cassidíneos que se verificara em janeiro exigiria grande esforço podendo dificultar sobremaneira os levantamentos, dependendo do tipo e espaçamento das amostragens que se planejasse fazer, inclusive porque estar-se-ia coletando também dados sobre o tempo de desenvolvimento das duas espécies, que no caso de coleópteros costuma ser longo. Além disso, a carência de materiais de laboratório e de uma sala acondicionada tornavam inviável

a coleta de desovas para avaliação de parasitismo, especialmente de dezembro a março, tanto pelo grande número, como também pelo excesso de umidade que favorecia a proliferação de fungos e destruição do material. Por essas razões optou-se por dois tipos de levantamento: a) na área urbana uma amostragem mensal ao acaso de 30 manchas de *I. asarifolia*, determinadas através do sorteio de 3 ruas, 3 travessas e 5 quadras em cada um desses locais, com contagem do número de ponteiros e registro da fase fenológica da planta, além da contagem dos adultos em diapausa nas plantas-abrigo no mês de maio, e b) na área de 100 m², dentro da fazenda do John (Figura 4, nº 9), que servia de pasto para gado, um censo das populações com marcação/recaptura de ovos (pequena marca na face dorsal da folha, com esmalte), larvas, pupas e adultos em dois dias consecutivos, que poderia revelar com mais clareza a intensidade de remoção de ovos, larvas e pupas, permitindo verificar também o que se passaria com as duas populações ao longo dos anos, quando em uma mesma mancha da planta hospedeira.

Os dados referentes aos fatores climáticos da região, de 1991 a março de 1994, tomados no Posto Meteorológico de Soure (0° 40'S e 48° 33'W), foram adquiridos da Superintendência do Desenvolvimento da Amazônia de Belém (SUDAM).

2.2.1. Amostragens ao acaso das populações dos cassidíneos na área urbana de Salvaterra

O panorama da cidade de Salvaterra, descrito no item 3 da introdução, manteve-se inalterado até meados de 1991, quando algumas quadras das ruas perpendiculares à

travessa 4, no sentido da praia (Figura 4), foram margeadas com paralelepípedos e as áreas de calçadas revestidas de placas de cimento (exceção completa das quadras da travessa 1, beira da praia). Com isso, houve uma diminuição no número de manchas de *I. asarifolia* disponíveis para o levantamento de cassidíneos e que se acentuou no ano seguinte. Mas o calçamento nem sempre impedia o surgimento de ramos da convolvulácea e o seu ataque, por isso eles eram amostrados como os demais quando sorteados.

Através da contagem de ovos, larvas, pupas e adultos as populações dos dois cassidíneos, foram amostradas uma vez ao mês em 30 manchas de *I. asarifolia* durante 2 anos consecutivos. Por sorteio foram determinados: a) 5 ruas e 5 travessas; b) 3 quarteirões em cada um desses caminhos; c) lado direito ou esquerdo a ser amostrado e, d) posição da mancha (início, meio, ou final da quadra). Não havendo a planta na quadra sorteada, amostrou-se a quadra seguinte ou a precedente.

Em um metro de largura da mancha de *I. asarifolia*, em linha paralela à do caminho, foram contados os ponteiros existentes e o número de indivíduos das duas espécies de cassidíneos nos diferentes estágios de vida, além da fase fenológica da planta (nº de ponteiros em flor/frutificação ou em estado vegetativo). Para a representação desses dados, avaliou-se a porcentagem de ramos em cada fase, a partir da contagem total. Registrou-se para os cassidíneos de cada fase os casos de predação e parasitismo que eram presenciados ou que podiam ser detectados através de sintomas característicos (item 2.2). Em apenas uma ocasião foi detectado parasitismo em



Figura 5.1: Larvas de *Botanochara sedecimpustulata* com ovo de Diptera (Tachinidae).

larvas, e de *B. sedecimpustulata*, que apresentavam dois ovos de díptero na região póstero-lateral (Figura 5.1).

2.2.2. Levantamento dos adultos de *Botanochara sedecimpustulata* em diapausa

No mês de maio foi feito um levantamento dos adultos de *B. sedecimpustulata* em diapausa, em todos os indivíduos de *Dracaena* sp. e *Aloe* sp. nos anos de 1991, 1992 e 1993. Em 1991 foram examinados 84 ponteiros daquelas plantas, em 14 locais da área urbana de Salvaterra (Figura 4, D1 a D14). Machos e fêmeas foram marcados com pequena incisão na parte anterior do élitro direito e deixados nos locais onde se encontravam e acompanhados por 15min, para verificar se com a interferência não haveria evasão, fato que não aconteceu. Em 1992 e 1993, o levantamento dos adultos em diapausa, apenas com contagem dos indivíduos, foi feito através do exame de 62 e 217 ponteiros das plantas abrigo em 8 e 12 locais, respectivamente (Figura 4, D1 a D8 e D1 a D12). Tais variações, no número de locais e plantas examinadas, aconteceram em razão de podas realizadas pelos moradores e do

crescimento de novas plantas nas touceiras, que eram incluídas nos levantamentos.

2.2.3. Amostragem das populações de cassidíneos através de marcação-recaptura, em área de pastagem de gado

Na área de 100 m² (Figura 4, nº 9), previamente delimitada e que foi constante durante os dois anos de levantamentos (de 1991 a 1993), ovos, larvas, pré-pupas, pupas e adultos, foram amostrados em toda a sua extensão através de marcação/recaptura.

Os adultos receberam pequenas incisões em forma de “v” nos élitros e/ou pronotos, cujo código numérico é o mesmo que foi apresentado por Southwood (1991). As larvas, nos seus respectivos estádios, foram marcadas no anex com esmalte, de acordo com metodologia desenvolvida por Garcia & Palcari (1990). A marcação de desovas, pré-pupas e pupas era indireta, deixando-se um número feito com esmalte, face inferior das respectivas folhas, onde estavam fixados.

Tais procedimentos foram realizados em dois dias consecutivos, uma vez a cada mês. Os dados obtidos com a marcação do 1º dia serviram para organizar os gráficos da flutuação das populações e posterior comparação com o comportamento das populações nas manchas de *I. asarifolia* da área urbana. Para avaliar a porcentagem de remoção diária de indivíduos dos diferentes estágios subtraiu-se do número de indivíduos aparentemente viáveis do primeiro dia, os valores obtidos no segundo dia, dos indivíduos também aparentemente viáveis. No caso de parasitismo de ovos era examinada a presença do orifício de emergência do parasitóide ou a presença do mesmo em

atividade, considerando-se esta desova como parasitada, devido a alta eficiência desse inimigo natural (Capítulo 3). Já no caso de predação, a quase totalidade dos casos foi de ato flagrante. Em raras ocasiões foram detectadas larvas murchas sobre a folha, sintoma característico de predação por *Stiretrus decemguttatus*. Em geral, esse predador movimenta-se com a larva presa à tromba abrigoando-se muitas vezes sob a folha, de onde a deixa cair, após a alimentação ou diante de certas perturbações no ambiente. As larvas que apresentavam uma coloração mais escura, geralmente marrom, com o corpo mais cilíndrico, eram capturadas e acompanhadas até o surgimento do díptero parasitóide, ou da

sua transformação em pupa. Os registros das fases fenológicas da planta desse local limitaram-se ao início e término de cada uma delas, com base no surgimento de botões florais e final de floração ao invés da contagem de ramos com e sem flores.

3. Resultados e discussão

Os levantamentos mensais das populações na área urbana de Salvaterra (Tabelas 5.1 e 5.2), permitem visualizar padrões específicos de crescimento de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata* na ocupação das manchas de *Ipomoea*

Tabela 5.1: Número de *Botanochara sedecimpustulata*, em trinta manchas de *Ipomoea asarifolia*, amostradas uma vez ao mês, de junho de 1991 a maio de 1993, em Salvaterra, Ilha de Marajó.

mês/ano	total ponteiros	ovo	larvas						pupas	adultos		total indivíduos
			1°	2°	3°	4°	5°	Total		macho	fêmea	
VI/91	3259	247	0	0	1	0	0	1	0	8	15	271
VII/91	1293	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3
VIII/91	1266	81	0	0	0	0	0	0	0	9	6	96
IX/91	1245	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
X/91	695	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XI/91	1118	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
XII/91	1695	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I/92	2058	2047	30	31	39	90	157	347	7	10	10	2421
II/92	839	2680	1	23	58	33	50	165	0	34	30	2909
III/92	906	361	0	0	0	2	0	2	2	29	29	423
IV/92	892	959	30	0	4	15	17	66	1	17	16	1059
V/92	785	61	0	0	0	0	0	0	0	2	0	63
VI/92	898	157	0	0	0	0	0	0	0	0	2	159
VII/92	780	129	0	0	1	1	0	2	0	1	2	134
VIII/92	1982	1360	0	0	0	0	7	7	0	7	7	1381
IX/92	797	550	0	0	0	0	0	0	0	0	1	551
X/92	650	29	0	0	0	0	0	0	0	1	0	30
XI/92	994	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XII/92	457	605	0	0	0	0	0	0	0	34	36	675
I/93	674	1298	0	0	1	12	32	45	1	165	171	1680
II/93	621	1623	0	0	0	1	0	1	1	27	30	1682
III/93	1994	608	0	1	0	6	0	7	1	31	25	672
IV/93	1162	134	0	0	0	2	1	3	0	0	0	137
V/93	1105	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Totais	28165	12929	61	55	104	162	264	646	13	379	382	14349

Tabela 5.2: Número de indivíduos *Zatrephina lineata* em trinta manchas de *Ipomoea asarifolia* amostradas uma vez ao mês, durante 1991 e 1993, em Salvaterra, Ilha de Marajó.

mês/ano	total ponteiros	ovo	larvas					pupas	adultos		total indivíduos	
			1°	2°	3°	4°	5°		Total	macho		fêmea
VI/91	3259	31	0	54	34	5	25	118	0	5	8	162
VII/91	1293	41	0	0	15	0	0	15	0	0	1	57
VIII/91	1266	0	2	33	0	6	15	56	0	2	1	59
IX/91	1245	6	14	0	0	0	0	14	2	1	2	23
X/91	695	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	3
XI/91	1118	159	12	0	28	14	11	65	2	0	1	225
XII/91	1695	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I/92	2058	180	0	19	0	22	4	45	0	0	3	228
II/92	839	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
III/92	906	0	0	0	0	0	0	0	0	12	9	21
IV/92	892	0	0	0	1	13	16	30	0	10	9	49
V/92	785	0	0	0	0	0	0	0	1	7	7	14
VI/92	898	52	0	16	3	6	3	28	0	8	3	91
VII/92	780	99	0	0	3	2	0	5	0	6	3	113
VIII/92	1982	96	0	47	2	13	1	63	2	3	1	163
IX/92	797	232	0	0	2	1	0	3	0	7	2	244
X/92	650	74	0	0	0	0	0	0	1	2	3	79
XI/92	994	206	0	0	0	0	3	3	0	0	0	209
XII/92	457	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I/93	674	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
II/93	621	0	0	0	31	0	0	31	0	5	6	42
III/93	1994	90	2	24	7	9	0	42	2	42	52	226
IV/93	1162	0	37	58	67	39	0	201	0	13	8	222
V/93	1105	0	0	0	5	0	0	5	0	8	10	23
Total	28165	1444	67	251	198	130	78	724	11	133	132	2433

asarifolia ao longo dos anos (Figuras 5.2A e B e 5.3). Esse padrão geral encontrado é caracterizado pelo crescimento populacional de uma das espécies com o concomitante declínio da outra, determinando períodos de maiores e menores abundâncias, que se alternam durante o ano e se repetem nos mesmos intervalos de tempo ao longo dos diferentes anos.

De maio a dezembro, que corresponde ao período mais seco (Figura 5.2C), enquanto *Z. lineata* alcança as suas maiores abundâncias (Figura 5.2A), indivíduos de *B. sedecimpustulata* tornam-se raros em atividades alimentar e reprodutiva devido à diapausa dos adultos (Figura 5.2B). Essa fase de repouso, passam abrigados na face ventral

da base das folhas apicais de *Dracaena* sp. (Figura 1.9) e de *Aloe* sp.. Em geral mantêm-se em grupos e ficam justapostos, reduzindo a superfície exposta com relação ao volume do corpo, que deve conferir proteção contra a dessecação (Willmer, 1982; Lockwood & Story, 1986), ou contra inimigos naturais, o que estaria relacionado a um gosto desagradável (Wolda & Denlinger, 1984).

Não há sincronismo entre os adultos *B. sedecimpustulata* para o início da diapausa tendo-se registrado chegadas nas plantas-abrigo desde o início de fevereiro, provavelmente adultos da 1ª geração, até o final de março e início de abril, quando já se pode ter a 3ª e 4ª gerações de campo. O intervalo de tempo em

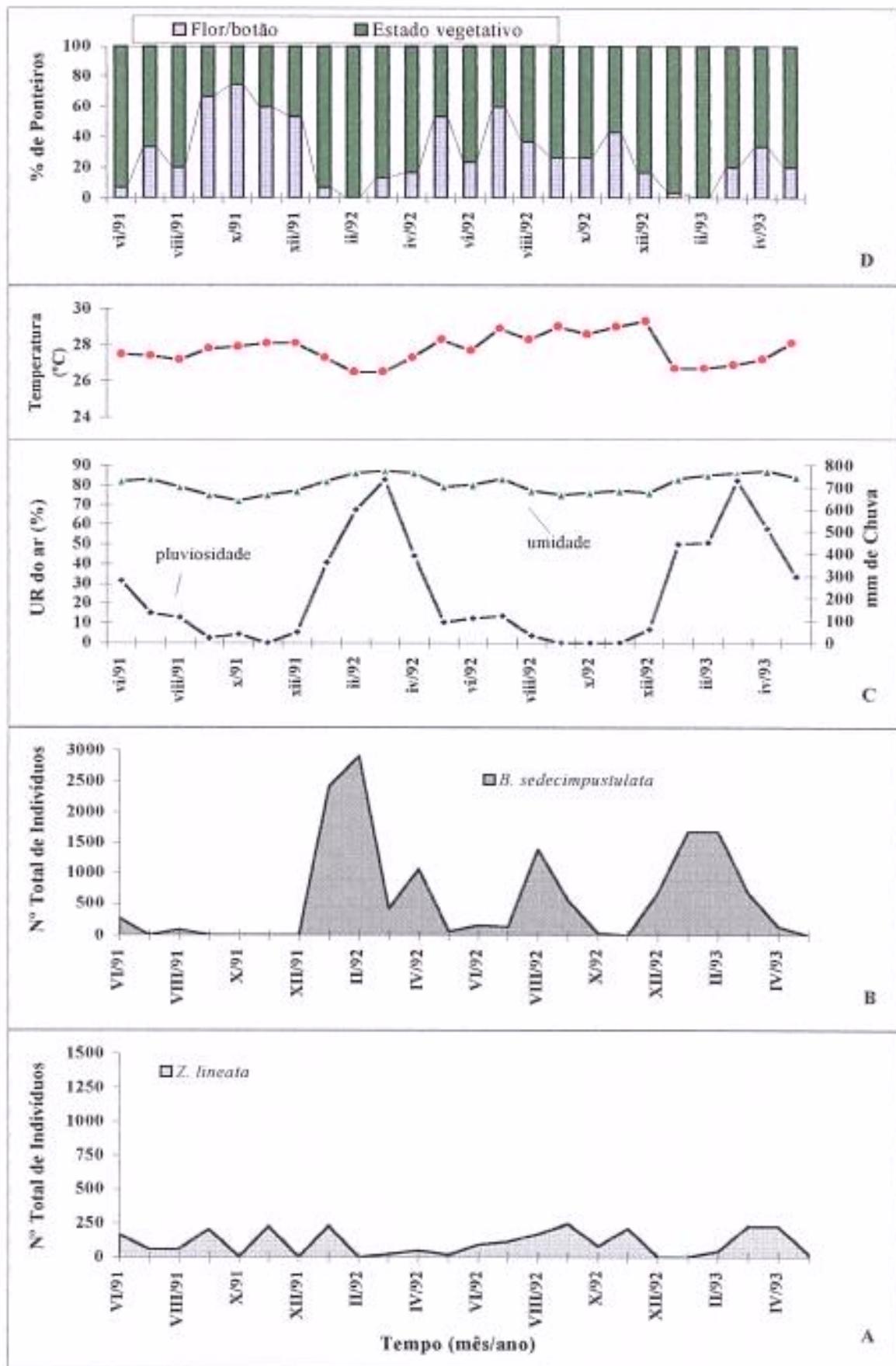


Figura 5.2: Flutuação das populações de *Zatrephina lineata* e *Botanochara sedecimpustulata* sob as variações climáticas e as variações fenológicas de *Ipomoea asarifolia*, em Salvaterra, Ilha de Marajó.

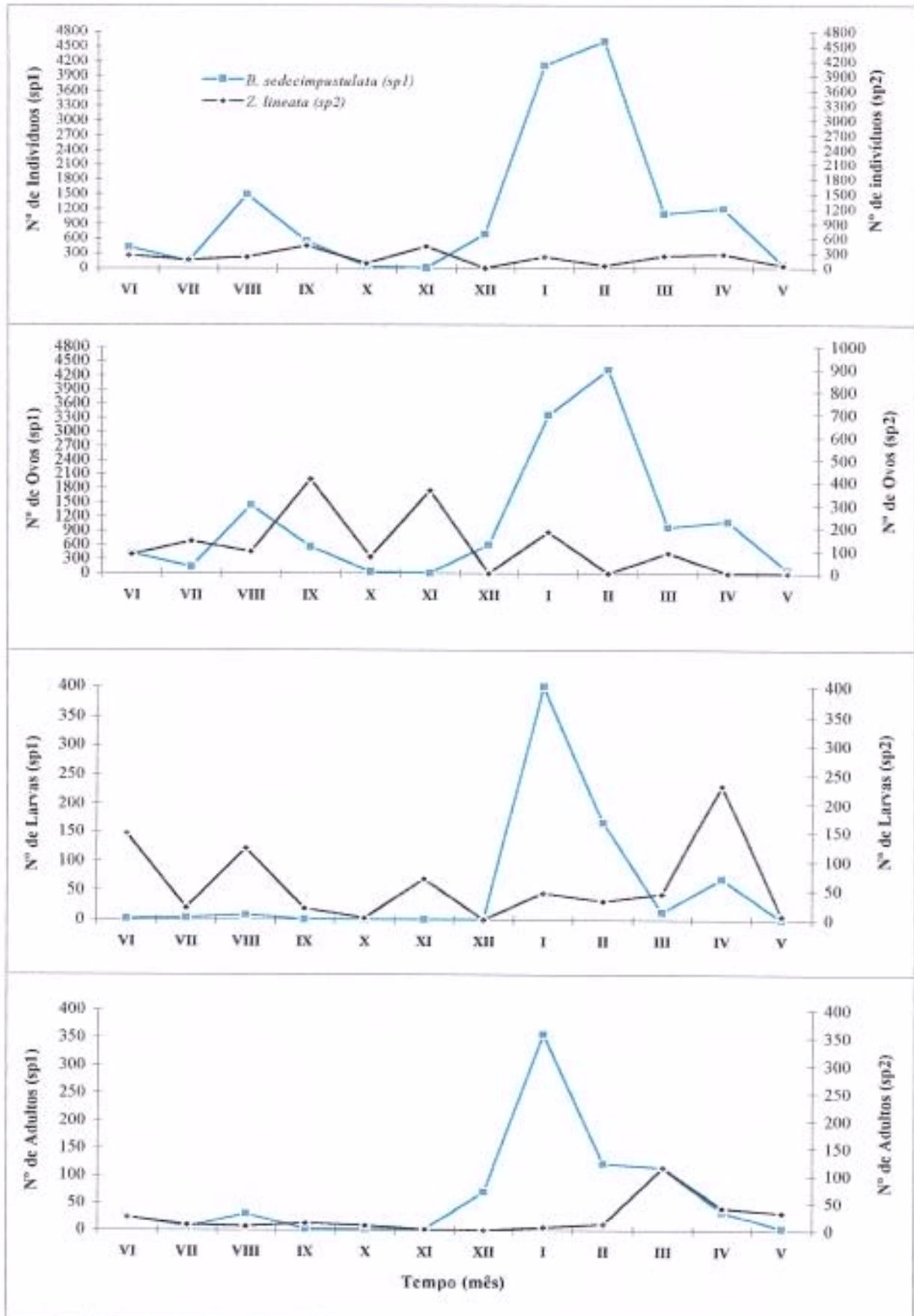


Figura 5.3: Variações nos números de ovos, larvas-pupas e adultos de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2) na cidade de Salvaterra, Ilha de Marajó (1991 a 1993).

que permanecem nesse estado também é variável, como se pôde verificar durante as amostragens das populações dos cassidíneos pela área urbana. Em meados de junho de 1991, detectaram-se 3 indivíduos em atividades alimentar e reprodutiva, com as incisões que haviam sido feitas no élitro durante a diapausa. Embora a grande maioria da população tivesse permanecido nesse estado até meados de dezembro, uma parte dela, marcadamente em 1992, reiniciou a alimentação e reprodução logo após algumas chuvas, que acontecem em alguns dias seguidos no mês de agosto (Figura 5.2.B), a partir de quando tornam-se escassas inexistindo por seguidos meses entre setembro e meados de dezembro. Esse fato pôde ser verificado também durante os estudos de laboratório em 1991 (capítulo 1), quando se constatou que logo após chuvas breves, que aconteceram entre os 4 primeiros dias de agosto, os adultos que estavam sendo acompanhados no desenvolvimento iniciaram a saída da diapausa após aproximadamente 4 meses e meio.

Portanto, esse comportamento de diapausa é um componente característico da população de *B. sedecimpustulata* e pode ser interrompido em agosto, quando um pequeno número de indivíduos sai das plantas-abrigo, ou em dezembro, época característica da grande maioria da população. Como já foi discutido no capítulo 1, a espécie poderia ser composta de indivíduos geneticamente diferentes para esse caráter resultando nas expressões detectadas. Nota-se, que aqueles cujo período de dormência é quebrado em agosto, não são tão bem sucedidos no processo de recolonização (Figura 5.2B), provavelmente,

em função das condições adversas do ambiente, que a partir desse mês apresenta aumento da seca e floração de *I. asarifolia* (Figura 5.2C e D) que também se encontra com folhas mais enrijecidas. Com base nesse fato, acredita-se que a quebra precoce da diapausa deve ser uma expressão de caráter de menor valor adaptativo para *B. sedecimpustulata*, do que a saída em massa desse estado em dezembro, haja vista o grande crescimento subsequente da população (Figura 5.2B).

Tais variações intraespecíficas para esse caráter têm sido pensadas como forma de adaptação a ambientes instáveis (Masaki, 1980). Porém, é vago o que se designa por instabilidade em função do pouco e restrito conhecimento que se tem sobre os padrões climáticos de regiões tropicais (Huntley & Walker, 1982; Ioune & Nakamura, 1990; Nakamura *et al.* 1992a; OEA, 1974; Windsor, 1990) suficientes, no entanto, para que se percebam as enormes diferenças existentes. Esse fato, somado à também pouco conhecida fenologia das espécies, evidencia a necessidade de estudos em maior número e a cada vez mais aprofundados, para embasar análises consistentes sobre as adaptações dos organismos ao ambiente tropical e, conseqüentemente, permitir a elaboração de padrões gerais.

Masaki (1980), revisando as contribuições existentes sobre diapausa estival, já levantava a questão das variações ambientais existentes nos trópicos e em razão disso sugere que não seja usado, como tem acontecido no caso de dormência em estações secas, o termo diapausa estival ("aestivation"). Os resultados obtidos com este estudo mostram que o período

seco de regiões tropicais pode abranger o outono, inverno, a maior parte da primavera e não o verão como indica o termo latino "aestivale" (relativo ao verão, calor), diferente de estivação, derivado de "stiva" (fazer pavimento gradeado, carga de navio).

Sem variações no fotoperíodo, que nas regiões temperadas é o fator primordial na indução do início do repouso dos insetos (Beck, 1980) é provável que em Marajó as dicas para a diapausa de *B. sedecimpustulata*, que se antecipa ao período desfavorável de secura ambiental, sejam fornecidas pela queda mais acentuada da temperatura (Figura 2 e 5.2C), e alterações da planta hospedeira, que ao final de fevereiro já apresenta os primeiros botões florais (Figura 5.2 D). Nesse período o termoperiodismo chega a 7,3 °C, contra variações de até 12,9 °C em novembro (OEA, 1974). Mas são poucas as informações que se tem tanto sobre o efeito

da dieta como o dos ciclos diários na indução e/ou término da diapausa em insetos (Beck, 1980; Danilevsky *et al.*, 1970; Masaki, 1980). Sabe-se que plantas hospedeiras senescentes intensificam a tendência à diapausa, assim como plantas com mudanças na composição química e no conteúdo de água (Danilevsky *et al.*, 1980; Masaki, 1980).

É evidente que o crescimento da população de *B. sedecimpustulata* está associado à época das chuvas, com a planta hospedeira em estado vegetativo, enquanto *Z. lineata* investe em reprodução principalmente nos meses secos do ano, quando acontece a fase de floração e frutificação de *I. asarifolia* (Figura 5.2). Registros da coleção do Departamento de Entomologia do Museu Emilio Goeldi, sobre material coletado em fevereiro de 1979 na cidade de Soure, Marajó,

Tabela 5.3: Registros de coleta de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e de *Zatrephina lineata* (sp2), depositados no Museu Paraense Emílio Goeldi, PA, 1991-1994.

Espécie	Estado	Coleta		Número de indivíduos					
		Cidade	Ano	Macho	Fêmea	Total			
SP1	Pará	Óbidos	1906	6	2	8			
			Soure	1979	245	251	496		
			Azari	1978	1	0	1		
			Ananindeua	1960	2	1	3		
			Bacabal	1988-1989	1	5	6		
			Belém	1960-1979	242	208	450		
			Beneditos	1980-1988	32	23	55		
			Bragança	1956	4	5	9		
			Bujaru	1978	5	4	9		
			Capitão Poço	1978	25	12	35		
			Icoaraci	1978	2	0	2		
		SP2	Pará	Peixe Boi	1961-1980	366	243	609	
					S. Caetano de Oliveira	1970	3	3	6
					Salinópolis	1962-1964	4	0	4
					Santa Isabel	1973	4	1	5
	São Francisco			1978	1	0	1		
	Serra do Navio			1961	22	17	39		
	Soure			1979	11	13	24		
	Utinga			1961-1977	37	24	61		
	Vigia, C.de			1974-1978	7	4	11		
	Vizcu			1978	1	1	2		
	Pará			Porto Santana	1961	2	5	7	
				S. Joaquim do Pará	1980	0	1	1	
Maranhão				Presidente Dutra	1978	2	4	6	
				Santa Luzia	1978	0	1	1	

indicam a existência de uma grande população de adultos de *B. sedecimpustulata* e pequena de *Z. lineata* (Tabela 5.3), como acontece nessa época, que é parte do período das chuvas.

Esse tipo de ciclo de vida, com um período de diapausa que compreende o final do verão, outono, inverno e a maior parte da primavera, totalizando um pouco mais de nove

meses, poderia ser representado como uma variação do padrão de diapausa de inverno apresentado por Masaki (1980), mas são inegáveis as diferenças entre os fatores ambientais das regiões tropicais e temperadas envolvidos com esse comportamento. A análise de alguns casos de diapausa tropical em latitudes maiores do que a de Salvaterra, por exemplo, (Medeiros & Vasconcellos-Neto, 1994; Paleari, 1994; Vasconcellos-Neto, 1987) já é suficiente para que se verifique que o período em que ela acontece é aproximadamente o mesmo e que, em geral, os insetos agrupam-se ou mantêm-se em locais úmidos. Porém, as condições climáticas das localidades do sudeste com relação àquela do norte, são bastante diferentes. A maior semelhança parece estar na sequidão que marca o inverno. Portanto, ainda que consideradas, de maneira geral, como diapausa tropical de inverno, precisam ser melhor investigadas e caracterizadas, inclusive para que se consiga elaborar uma classificação apropriada e abrangente.

O papel negativo da seca sobre *B.*

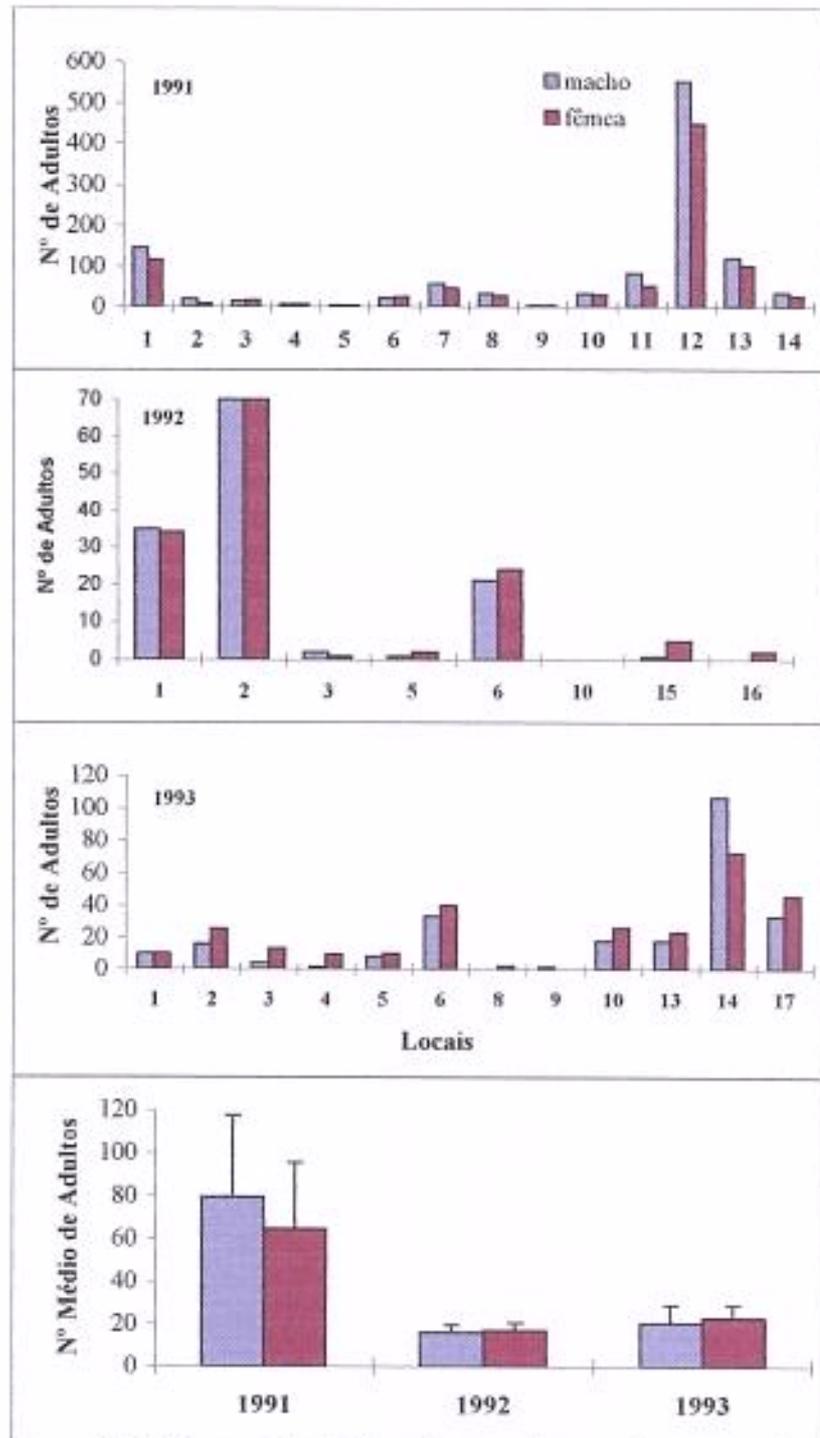


Figura 5.4: Número de adultos *Botanochara sedecimpustulata* em diapausa nos ponteiros de *Dracena* sp. e *Aloe* sp., na área urbana de Salvaterra, Ilha de Marajó.

sedecimpustulata é reforçado, quando se somam às análises a redução das populações de adultos em diapausa nos anos de 1992 e 1993 (Figura 5.4), que tiveram menores volumes de chuvas e umidades relativas do ar

do que 1991 (Figura 1.11). Também o momento em que se deu a saída do estado de dormência, que foi mais tardio com o atraso das chuvas de dezembro de 1991 e mais precoce com a antecipação das chuvas em alguns dias em 1992, reforçam a associação bastante sincronizada da espécie com maiores umidades. Como os levantamentos deste estudo eram feitos em meados dos meses, o crescimento da população de *B. sedecimpustulata* de 1991 só foi acusado em janeiro, enquanto que em 1992 registrou-se o início das atividades dos adultos já em dezembro (Figura 5.2B e Tabela 5.1).

A população em diapausa de 1991, com um número médio de $144,07 \pm 68,99$ adultos por local amostrado (Figura 5.4), é subsequente a um período de chuvas mais abundantes (ver Figura 1.11) do que as de 1992 e 1993, que apresentaram-se bastante diminuídas com $33,5 \pm 17,66$ e $43,75 \pm 14,32$ adultos por local de plantas-abrigo, respectivamente (Figura 5.4). Esses dados sugerem ter havido menor sobrevivência dos indivíduos nas fases jovens de ovo a pupa, que estiveram expostos a períodos menos chuvosos do que aconteceu até junho de 1991.

Exames constantes dos ponteiros de *Dracaena* sp. (0,60m a 2,50m de altura) e de *Aloe* sp. (0,35m a 0,40m de altura) a partir de agosto/91 até novembro revelaram falta do costumeiro acúmulo de água, que pode ser atribuído à falta de chuvas esporádicas somada ao aumento da temperatura (Figura 2 e 5.2C). Sob essa condição, a morte por dessecação pode também ter acometido adultos responsáveis pelas próximas gerações.

Outro fato que pode contribuir para

com a redução de adultos é a predação durante esse período de repouso. Detectou-se e acompanhou-se as investidas de *Piaya caiana* (Ave, Cuculidae) que, entre outubro e novembro/91, por volta de 10h e 11h visitava, quase que diariamente, as plantas-abrigo do local 1 (Figura 4, D1), deixando inúmeros élitros sobre o chão. O local onde ela foi registrada, predando *B. sedecimpustulata* em diapausa, encontrava-se ao lado de uma árvore de onde o pássaro pousado podia ver sobre os ponteiros de *Dracaena*, que tinham em média 2,10m, e investir depois na captura. Esses foram os únicos registros de predação de adultos em diapausa. Embora não se tenha observado qualquer outro caso de predação de *B. sedecimpustulata* nessa fase, acredita-se que lagartos e anfíbios, animais comuns na região, poderiam estar atuando como predadores, principalmente no caso de adultos abrigados em *Aloe* sp., cuja altura não ultrapassava 50cm.

Interpretando que as alterações fenológicas por que passa *I. asarifolia* (Figura 5.2D) transformam-na em um tipo de recurso com produtividade sazonal, explorá-la em fase de crescimento vegetativo e entrar em diapausa durante o período em que floresce e se torna inadequada, enquadra *B. sedecimpustulata* na categoria de espécie com alta eficiência de manutenção, como define Brown (1989). Para tal, ele pressupõe que os indivíduos podem alocar tempo para forragear e ficar dormentes e que dormência é menos custoso. Dessa forma, o ganho energético líquido da espécie quando forrageia, isto é, a taxa de coleta menos o custo com forrageamento e com estar viva, ficaria igual ao custo de estar viva durante a diapausa, uma vez que a taxa de coleta e o custo com

forrageamento seriam igual a zero. Com isso, se houvesse uma outra espécie explorando o mesmo recurso, porém com alta eficiência de forrageamento, investindo o seu tempo em obter alimento e não em permanecer dormente durante o período de inadequação, a coexistência entre elas poderia estabelecer-se como prevê o modelo (Brown, 1989).

Ainda que esse comportamento de diapausa promova um deslocamento temporal de *B. sedecimpustulata*, não poderia por si só evitar que de dezembro a meados de fevereiro, quando *I. asarifolia* rebrota e apresenta folhas tenras, as espécies entrassem em confronto, uma vez que ambas são altamente fecundas (Tabelas 1.2 e 1.3) e o recurso alimentar ocorre em manchas distribuídas pela cidade. Além disso, toda a população de *B. sedecimpustulata* em diapausa sai desse estado para iniciar a recolonização das manchas de *I. asarifolia* numa grande explosão, isto é, praticamente a um só tempo. Pressupondo-se que nesse período para o desenvolvimento dos cassidíneos os fatores climáticos sejam os mais favoráveis, assim como o valor nutricional da planta hospedeira que entra em fase vegetativa (Figuras 5.2C e D), as duas populações tenderiam a crescer muito visto a alta taxa de crescimento *per capita*/dia (Tabelas 1.2 e 1.3) e a provável redução das populações dos inimigos naturais, principalmente *Emersonella* sp e *Stiretrus decemguttatus*, devido tanto à drástica redução no número de ovos e larvas de *B. sedecimpustulata* a partir de março (Tabela 5.1) por causa da diapausa, quanto ao ambiente seco, marcadamente de setembro a meados de dezembro (Figura 5.2C).

No entanto, ainda que se tenha confirmado um investimento inicial dos

cassidíneos em reprodução (Figura 5.3), verificou-se que *Z. lineata* ficou muito aquém daquele registrado para *B. sedecimpustulata* e daquilo que se poderia esperar, visto a alta taxa de reprodução apresentada em laboratório (Tabelas 1.2 e 1.3). De maio a dezembro (Figura 5.3) a população de *Z. lineata* existente no campo também ficou longe de lembrar uma espécie altamente fecunda e que estava se reproduzindo em tempo de um número bem reduzido do seu maior concorrente na disputa pelos sítios de alimentação. Dois fatores podem

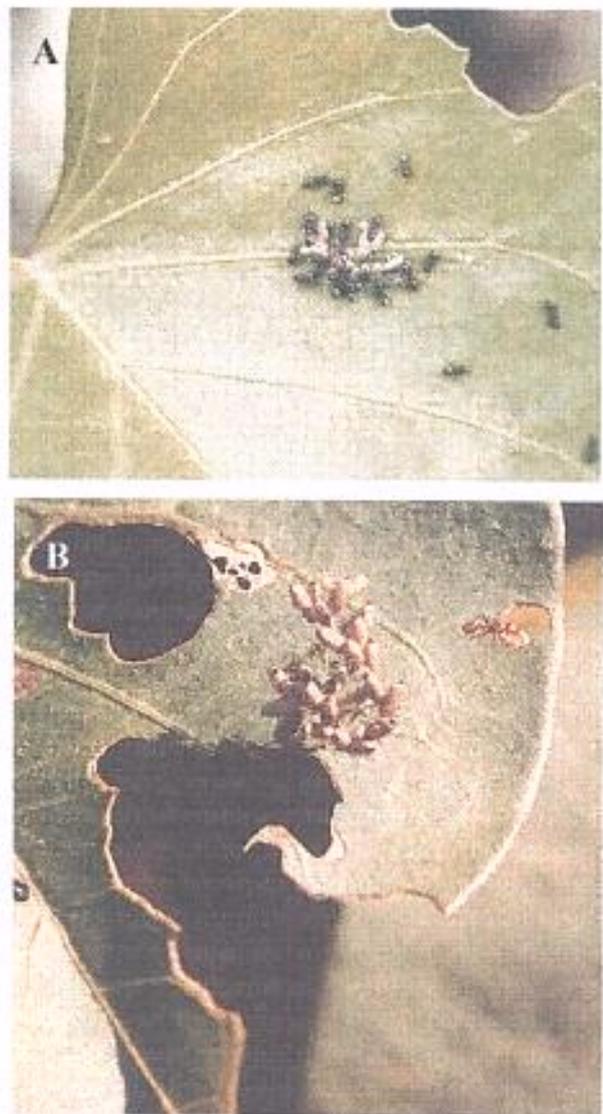


Figura 5.5: Predação de ovos de *Botanochara sedecimpustulata*, por *Crematogaster* sp. e *Solenopsis* sp. (Formicidae), em A e B, respectivamente.



Figura 5.6: Predação de ovos de *Botanochara sedecimpustulata* por *Polistes* sp. (A); ataque desse mesmo himenóptero a uma fêmea do cassidíneo, que aproximou-se durante a predação (B).



ser primordiais para o estabelecimento desse quadro. Por um lado destacam-se os fatores climáticos imprimindo uma marcante seca, refletida também em *I. asarifolia* cujas folhas novas surgem menores e mais coriáceas e por outro os inimigos naturais, em especial *Emersonella* sp., *S. decemguttatus* e *Crematogaster* sp. (Formicidae) que é visitante dos nectários extraflorais de *I. asarifolia*. Esta espécie de formiga foi observada predando larvas, pupas e ovos dos cassidíneos, cujos córions eram também destruídos (Figura 5.5A). Detectou-se uma outra espécie de formiga em *I. asarifolia*, *Solenopsis* sp., porém cortando os córions e retirando os embriões apenas de *B.*

sedecimpustulata (Figura 5.5B), no entanto, não está descartada a possibilidade de fazerem o mesmo com ovos de *Z. lineata*. Comportamento predatório e muito agressivo à aproximação de cassidíneos adultos foi registrado para um Vespidae, *Polistes* sp. (Figura 5.6), também visitante comum dos nectários extraflorais de *I. asarifolia*. Pelas características de vôo e exploração apenas das partes mais apicais dos ramos da convovulácea, acredita-se que

Polistes sp. deva predar maior quantidade de ovos de *B. sedecimpustulata* do que de *Z. lineata*.

Sob essas condições, com os indivíduos expostos à dessecação e contando com um recurso alimentar mecanicamente desfavorável e, provavelmente, inadequado em termos de valor nutricional, uma vez que a planta passa por um período de investimento em reprodução, é de esperar-se que haja redução na fecundidade de *Z. lineata*, o que ajudaria explicar o número relativamente pequeno de ovos encontrados. Essa suposição, de redução da fecundidade pode ser reforçada com a observação de certa letargia apresentada pelos

adultos durante os períodos mais secos, especialmente de setembro a meados de dezembro. Da mesma forma que no período chuvoso, as atividades de alimentação, acasalamento e oviposição eram concentradas pela manhã de, aproximadamente, 8:30h a 11h, com reinício após as 16h, horários de menor intensidade do sol. Menor fecundidade durante a seca foi registrada para *Epilachina* sp. (Coccinelidae), que tem sua população reduzida (Nakamura *et al.*, 1992b). Também lepidópteros, que não

entraram em diapausa em áreas da Austrália, reduziram o crescimento das suas populações, tendo sido registrada uma drástica queda na qualidade das folhas das plantas hospedeiras (Braby, 1995; Braby & Jones, 1995).

Potencializando esses efeitos, do ambiente físico e planta hospedeira, há os inimigos naturais que,

em vista de contarem praticamente só com *Z. lineata*, estariam atacando os indivíduos desta espécie com maior frequência. Os dados da tabela 5.4 confirmam que os mais altos índices de parasitismo 71,62% e 55,34% dos ovos de *Z. lineata*, aconteceram em outubro e novembro, respectivamente, na quase total ausência de *B. sedecimpustulata* (Figuras 5.2B, 5.3 e Tabela 5.1). Uma maior investida de *Emersonella* sp. pode também ser responsável

pela tendência a uma redução no número de ovos colocados pelos cassidíneos, como sugeriram os resultados dos experimentos com casais das duas espécies que foram expostos e protegidos desse parasitóide (Figura 3.2). Uma comparação entre o tamanho das desovas obtidas em laboratório e das desovas detectadas no campo mostra que neste local quantidade daquelas com um número de ovos acima de 40 era menor e havia um aumento das que continham entre 20 e 30 ovos (Figura 5.7).

Tabela 5.4: Porcentagem de predação e parasitismo de ovos de *Botanochara sedecimpustulata* e de *Zatrephina lineata*, em trinta manchas de *Ipomoea asarifolia* amostradas uma vez ao mês, durante 1991 a 1993, na cidade de Salvaterra, Ilha de Marajó.

mês	<i>B. sedecimpustulata</i>			<i>Z. lineata</i>		
	porcentagem		total indivíduos	porcentagem		total indivíduos
	predação	parasitismo		predação	parasitismo	
VI	48,51	22,03	404	0,00	0,00	83
VII	23,26	58,91	129	58,57	0,00	140
VIII	23,80	14,57	1441	11,46	0,00	96
IX	26,91	54,91	550	0,00	22,60	416
X	0,00	100,00	29	28,38	71,62	74
XI	0,00	0,00	0	0,00	55,34	365
XII	0,00	4,46	605	0,00	0,00	0
I	5,53	14,47	3345	0,00	0,00	180
II	15,92	16,90	4303	0,00	0,00	0
III	13,11	33,33	969	15,56	0,00	90
IV	33,58	6,68	1093	0,00	0,00	0
V	37,70	62,30	61	0,00	0,00	0

Como as fêmeas do parasitóide em geral acompanham fêmeas adultas dos cassidíneos que estão prestes a ovipor, colocar uma desova menor a tempo de abandoná-la e diminuindo o risco de ser novamente acompanhada pelo parasitóide, poderia aumentar as chances de livrar do parasitismo uma nova desova colocada a seguir. Um outro aspecto dessa interação que se acredita ser importante está relacionado ao tempo de oviposição das fêmeas

acompanhadas de *Emersonella* sp. e o conseqüente tempo de permanência do parasitóide nas manchas de *I. asarifolia*. Waage (1979), estudando parasitismo de *Nemeritis canescens* (Ichneumonidae) encontrou que além das informações químicas capturadas pelo parasitóide, sua permanência em uma mancha dependia também da sua taxa de oviposição. Parasitóide de drosófila apresentou a mesma

ser reduzido como também a porcentagem geral de parasitismo.

Os menores tamanhos das populações ativas dos cassidíneos no campo aconteceram de novembro ao início das chuvas de dezembro, o que indica ser a secura ambiental um fator importante no desempenho de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*. Nos dois anos apenas um adulto de *B. sedecimpustulata* foi

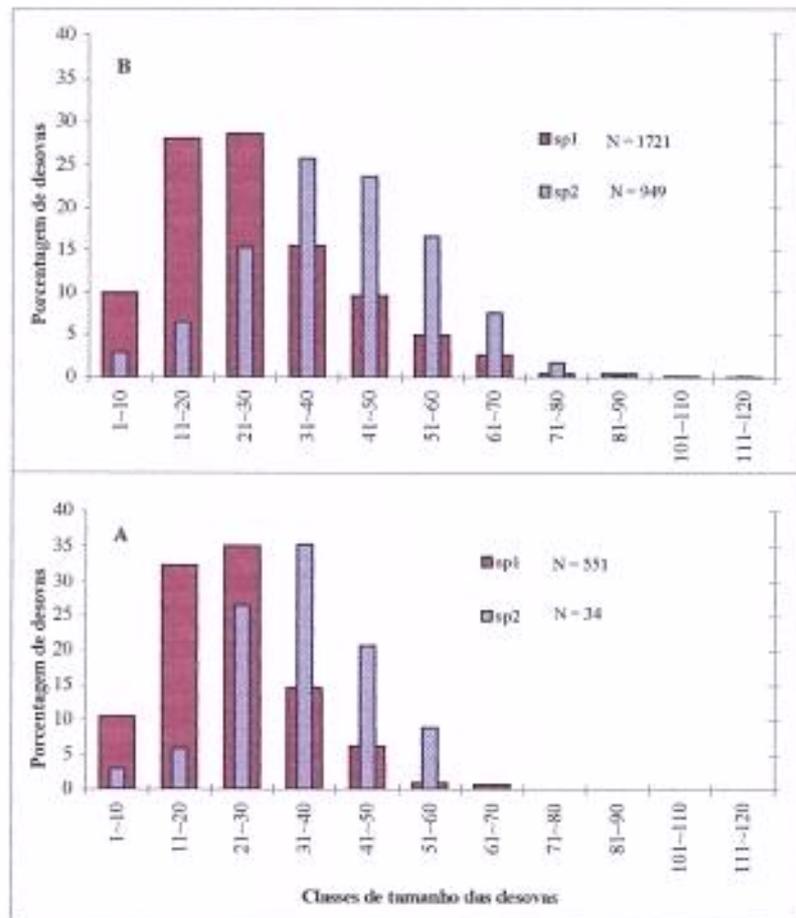


Figura 5.7: Classes de frequência das desovas, por número de ovos, de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e de *Zatrephina lineata* (sp2) obtidas no campo (A) e no laboratório (B).

tendência de abandonar a área contendo hospedeiros, quando se registrava diminuição na taxa de oviposição (Van Lenteren, 1976). Diminuindo a frequência das oviposições não só o número total de ovos parasitados poderia

profundamente *I. asarifolia*, em contínuo estado de floração e frutificação, dificilmente larvas dos cassidíneos conseguiriam sobreviver e à mercê dos predadores como *S. decemguttatus*. Os adultos remanescentes e

encontrado em meados de novembro (Tabela 5.1). Para *Z. lineata* registrou-se nessa mesma época dos dois anos 365 ovos com 55,34% de parasitismo (Tabela 5.4), 68 larvas, com 2 atos flagrantes de predação e 2 pupas estando uma delas parasitada.

Desse momento, até o início das chuvas em meados de dezembro, não se via qualquer indivíduo cassidíneos nas manchas de *I. asarifolia* que cobriam muitas áreas por toda a cidade. Toda a vegetação, em especial as gramíneas, estava ressequida o que dava um tom paleaceo à paisagem, destacando-se as áreas de pastagens. Com essas condições ambientais de estiagem prolongada (Figura 5.2 C), que alterava

letárgicos de *Z. lineata*, provavelmente se mantinham abrigados sob as folhagens, enquanto que os de *B. sedecimpustulata* ficavam reunidos em *Dracaena* sp. e *Aloe* sp., que ofereciam condições mais propícias à uma maior sobrevivência.

Sendo assim, era esperado que *B. sedecimpustulata* ao sair da diapausa tivesse maior sucesso do que *Z. lineata* na recolonização da área, com rápido crescimento populacional devido a um conjunto de fatores. Destacam-se: a) maior número de adultos sobreviventes em função da diapausa (Tabela 5.1); b) alta fecundidade com reprodução concentrada após a diapausa (Tabela 1.2); c) *I. asarifolia* nutricionalmente mais adequada, rebrotando, com folhas grandes e tenras e com plantas distribuídas por toda a área ao redor dos locais de diapausa; d) populações dos inimigos naturais reduzidas, que se traduzem pelos menores índices de parasitismo de ovos e maior sobrevivência de larvas de 4º-5º estádios e pupas na 1ª geração do cassidíneo (Tabelas 5.1 e 5.2) e) adultos com maior mobilidade e agressividade, destacando-se os machos em busca das fêmeas para acasalar, encontro que, por vezes, acontecia com fêmeas de *Z. lineata* (Figura 1.10A).

Esse quadro apresentado conforma-se ao que Holt & Lawton (1994) sugerem diante uma situação de competição aparente (Holt, 1977). Segundo as previsões teóricas, *B. sedecimpustulata* (espécie focal) para invadir a comunidade com *Z. lineata* residente (espécie alternativa) sem ser excluída, precisaria ter uma taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia (r) maior do que o produto da taxa média de ataque (a) pela abundância do inimigo

natural (P). Em dezembro/janeiro, quando da recolonização das manchas, o sucesso de *B. sedecimpustulata*, visto o crescimento que a população alcança (Figuras 5.2 e 5.3), só pode resultar de $r > aP$, trate-se de *Emersonella* sp. ou de *S. decemguttatus*, os principais agentes de controle das populações dos cassidíneos. No entanto, dada a alta eficiência dos inimigos naturais (ver capítulos 3 e 4), no prazo aproximado de uma geração dos cassidíneos, são capazes de tornarem-se tão abundantes ao ponto de alterarem aquela relação e ameaçarem de exclusão em especial *B. sedecimpustulata*, que se apresenta em todas as suas fases de desenvolvimento bem mais conspícua do que *Z. lineata* (ver capítulo 1). Na tabela 5.1 verifica-se o número de larvas proporcionalmente bastante menor do que o de ovos e o número de larvas, em especial de 4º e 5º estádios, decrescendo bastante a partir de janeiro. Esses fatos indicam a ação eficaz e crescente de *Emersonella* sp. e *S. decemguttatus* e podem ser apoiados pelos dados da tabela 5.4. Diante de uma pressão tão forte quanto essa, somada a uma planta hospedeira com folhas rígidas e provavelmente menos nutritiva, diapausa parece ser a saída mais econômica e vantajosa para *B. sedecimpustulata*, que evitaria também maiores problemas com dessecação com o avançar dos meses. Para *Z. lineata* esse momento é de ocupação das manchas deixadas pela outra espécie que a ameaçava por atrair com mais intensidade *Emersonella* sp. (ver capítulo 3). Mesmo recebendo toda a carga de inimigos, que sem dúvida devem acarretar grandes perdas (Tabela 5.2) e estando sujeita a todas as adversidades desse período seco, manter-se

em atividade proporciona-lhe um crescimento populacional não alcançado quando o espaço é dividido com *B. sedecimpustulata* (Figuras 5.2A, B e 5.3). Portanto, *Z. lineata* apresenta-se nesse contexto como uma espécie que tende a ter uma maior eficiência de forrageamento (Brown, 1989), compensando uma provável

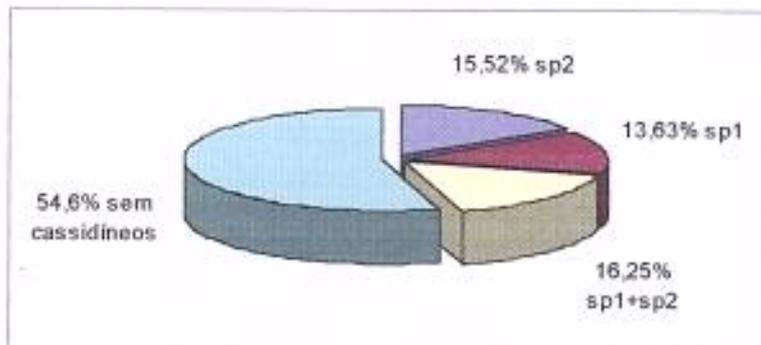


Figura 5.8: Porcentagem de ponteiros das manchas de *Ipomoea asarifolia* ocupados e não ocupados por *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e por *Zatrephina lineata* (sp2).

inadequação da planta hospedeira (dureza e queda nutricional) e severidade do ambiente físico (seca e calor) e biológico (inimigos naturais) com um comportamento discreto e às vezes letárgico, menor conspicuidade em meio a uma vegetação que tende a ter uma cor semelhante à dos adultos e ovos, oviposição em locais menos expostos e redução das atividades de reprodução.

Embora a taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia encontrada para *B. sedecimpustulata* tenha sido menor (Tabelas 1.2 e 1.3), em razão do período inicial de diapausa na vida dos adultos, o conjunto das suas características ajustam-se às de um estrategista do tipo r (Pianka, 1982) com mais propriedade do que *Z. lineata*.

A expectativa de uma possível escassez da planta hospedeira imposta, em especial, por

B. sedecimpustulata durante a recolonização do ambiente não se confirmou. Os resultados dos dois anos de levantamentos apontaram para 54,60%, do total de ponteiros amostrados presentes em manchas não ocupadas por qualquer das duas espécies de cassidíneo, contra 45,40% dos ponteiros em manchas com

cassidíneos (Figura 5.8). Embora esse quadro geral permita constatar que na cidade como um todo havia recurso alimentar excedente, verificou-se que várias das manchas de *I. asarifolia* atacadas, principalmente entre dezembro e fevereiro, eram dizimadas por *B. sedecimpustulata* (Figura 5.9). Nessas circunstâncias uma enorme quantidade de

desovas são depositadas por ramo e podem ser vistas não só sobre a folha mais jovem, mas também sobre as demais folhas, nos pecíolos e nos ramos. Em raras ocasiões encontrou-se desovas de *Z. lineata* colocadas em ramos já utilizados para oviposição por *B. sedecimpustulata*, indicando que aquela espécie deve evitar sítios ocupados, fenômeno citado também por Seifert e Seifert (1979a,b).

Já a co-ocorrência dos dois cassidíneos em uma mesma mancha não é assim um caso tão incomum. Porém, devido à raridade do evento ele foi interpretado como sendo resultado da atração exercida por *B. sedecimpustulata* sobre *Emersonella* sp., que estimularia *Z. lineata* a deslocar-se, evitando o parasitismo dos seus ovos.

Na área de 100 m² acompanhada durante os dois anos, observou-se que as



Figura 5.9: Aspectos de manchas de *Ipomoea asarifolia*, muito destruídas devido ao ataque de larvas e adultos de *Botanochara sedecimpustulata*.

chegadas de *B. sedecimpustulata* (agosto e janeiro) foram acompanhadas por uma diminuição da população de *Z. lineata* que ali estava estabelecida (Tabelas 5.5 e 5.6 e Figura 5.10). No entanto, apesar do grande número inicial de ovos de *B. sedecimpustulata*, em fevereiro/92 e em janeiro/93, ela não se estabeleceu no local. Como os levantamentos eram realizados em dois dias seguidos, através de marcação-

recaptura, foi possível verificar que parasitismo e predação de ovos e desaparecimentos de larvas e pupas, provavelmente devido à predação por *S. decemguttatus*, foram intensos o bastante para impedir o crescimento da população (Figura 5.11). Como já se discutiu no capítulo 3, a co-ocorrência é uma situação que desfavorece *Z. lineata* porque a deixa mais vulnerável à *Emersonella* sp. No entanto, o hábito de colocar as desovas em locais menos evidentes e até mesmo em outras espécies de plantas presentes na área, deve ser responsável por *Z. lineata* conseguir um número relativamente maior de larvas (Figura 5.11, tabelas 5.5 e 5.6). Essa mancha, diferente das duas que foram descritas dos locais 2 e 3 (capítulo 3) onde *B. sedecimpustulata* também co-ocorria com *Z. lineata* entre março e junho de 1992,

apresentava diversos indivíduos de *Hyptis* sp. (Labiatae), *Waltheria indica* (Sterculiaceae) e gramíneas, que podem servir de abrigo e sítios de oviposição para *Z. lineata*, aumentando suas chances de um maior número de ovos escaparem ao parasitismo e predação.

Verifica-se também que, nessa área da fazenda, a população de *Z. lineata*, especialmente no ano de 1991 (meses secos), apresentava um número alto de indivíduos

Tabela 5.5: Número de *Botanochara sedecimpustulata* amostrados uma vez por mês, de 1991 a 1993, em área de pastagem de 100m², em Salvaterra, Ilha de Marajó.

mês/ano	ovos	n° de larvas por estágio					total	pupas	adultos	
		1°	2°	3°	4°	5°			macho	fêmea
V/91	131	0	2	0	0	0	2	0	8	8
VI/91	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
VII/91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VIII/91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
IX/91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
X/91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XI/91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XII/91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
II/92	849	2	18	3	0	0	0	0	0	0
III/92	69	0	0	0	0	0	0	0	8	4
IV/92	0	3	0	0	0	0	3	0	3	1
V/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V/93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V/94	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VIII/92	182	0	0	0	0	0	0	0	1	0
IX/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
X/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XI/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XII/92	19	0	0	0	0	0	0	0	3	3
I/93	300	0	0	0	0	0	0	0	13	11
II/93	27	0	0	0	0	0	0	0	1	0
III/93	31	0	0	0	0	0	0	0	0	1
IV/93	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0
V/93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Totais	1632	5	20	4	0	0	6	0	30	28

Tabela 5.6: Número de *Zatrephina lineata* amostrados uma vez por mês, de 1991 a 1993, em área de pastagem de 100m², Salvaterra, Ilha de Marajó.

mês/ano	ovo	n° de larvas por estágio					total	pupas	adultos	
		1°	2°	3°	4°	5°			macho	fêmea
V/91	0	95	86	94	42	58	375	0	8	6
VI/91	204	171	217	209	136	144	877	2	32	30
VII/91	144	4	1	2	4	4	15	0	41	38
VIII/91	162	49	0	0	0	0	0	4	17	15
IX/91	139	66	0	2	0	1	69	0	12	4
X/91	81	0	0	0	0	4	4	0	3	5
XI/91	193	51	0	0	0	0	51	0	6	4
XII/91	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
I/92	88	27	13	45	6	0	91	0	4	2
II/92	0	0	4	0	0	0	4	0	3	2
III/92	0	0	19	0	0	8	27	1	13	11
IV/92	0	0	0	1	0	0	1	0	9	5
V/92	83	0	35	8	1	0	44	0	4	2
VI/92	55	0	43	0	17	15	75	0	1	3
VII/92	25	0	0	0	0	0	0	0	1	2
VIII/92	151	0	0	0	0	0	0	0	4	2
IX/92	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0
X/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XI/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XII/92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I/93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
II/93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
III/93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
IV/93	172	0	0	0	0	0	0	0	1	1
V/93	0	0	0	0	0	0	0	0	9	7
Total	1528	463	418	361	206	234	1633	7	169	139

(Figura 5.11, Tabela 5.6), relativamente maior do que o encontrado nas manchas semelhantes a esta, dentro da área urbana. Acredita-se que, além do abrigo que *Z. lineata* encontrava nas outras invasoras presentes na área, um maior vigor de *I. asarifolia*, provavelmente, devido às fezes e urina dos cavalos e bois que pastavam no local, poderia resultar em maior valor nutritivo e, conseqüentemente, em melhor desempenho de *Z. lineata*. A folha usada para alimentação pelos cassidíneos é a mais jovem do ramo e em expansão (capítulo 2). As folhas mais jovens que em geral são as mais ricas em nitrogênio, nessa condição, de solo adubado, provavelmente estariam em um bom estado nutricional (Mattson, 1980) melhor do que aquelas de manchas situadas nos terrenos arenosos da área urbana. Esse autor apresenta resultados de estudos que mostram que na fase de expansão o carbono e nitrogênio alocados para a folha mais jovem estão participando dos processos metabólicos de crescimento e, portanto, ainda não estão acumulados como produtos nitrogenados, geralmente tóxicos, ou de fenóis e terpenos, conhecidos pelos feitos negativos quantitativos sobre herbívoros (Coley, 1987; Levin, 1973 e 1976; Whittaker & Feeny, 1971). Sendo assim, voar para uma nova folha em expansão quando adultos, ou migrar quase que diariamente para elas como fazem as larvas, seria uma forma de escapar aos efeitos prejudiciais de produtos nitrogenados acumulados.

Com o fim da diapausa de *B. sedecimpustulata*, as larvas que se alimentam com preferência da folha mais jovem e aberta de cada ramo (Capítulo 2) migrando a cada dia para a nova folha que se abre, na condição de

superpopulação atacam e consomem de todas as folhas. As folhas maduras sequer mostram bases muricadas, marcantes em agosto, e são bem mais tenras do que as de mesma idade do período seco, características que facilitariam o encontro e consumo delas pelas larvas (ver capítulo 2).

Até o momento não se tem informações que permitam esclarecer a razão do ataque diferencial às manchas de *I. asarifolia*, que leva ao esgotamento do recurso em certos locais, enquanto que em outros ele permanece intocado ou com poucos sinais de consumo. No caso de *B. sedecimpustulata*, essa colonização mais intensa de determinadas manchas nos diferentes anos, parece estar relacionada principalmente com a proximidade das plantas-abrigo. Verificou-se que as distâncias entre essas plantas-abrigo e as manchas mais atacadas eram, em geral, de 100 m. No entanto, essas mesmas manchas eram também as que sofriam os ataques mais intensos de *Z. lineata* no período de seca. É possível que qualidade nutricional das plantas seja um fator que também esteja envolvido no processo de escolha.

Explosões populacionais intermitentes, como acontece com *B. sedecimpustulata*, caracterizam também a espécie tropical *Danaus plexippus* na parte central do sul da Flórida (Brower 1961 e 1962), para onde ela volta no início da primavera após migrar para o norte no verão. Essa volta é marcada por um grande aumento populacional com oviposições feitas em *Asclepias rolfsii*, normalmente utilizada por *Danaus gilippus berenice*, que reside na área e com quem *D. plexippus* guarda estreitas semelhanças. A população da

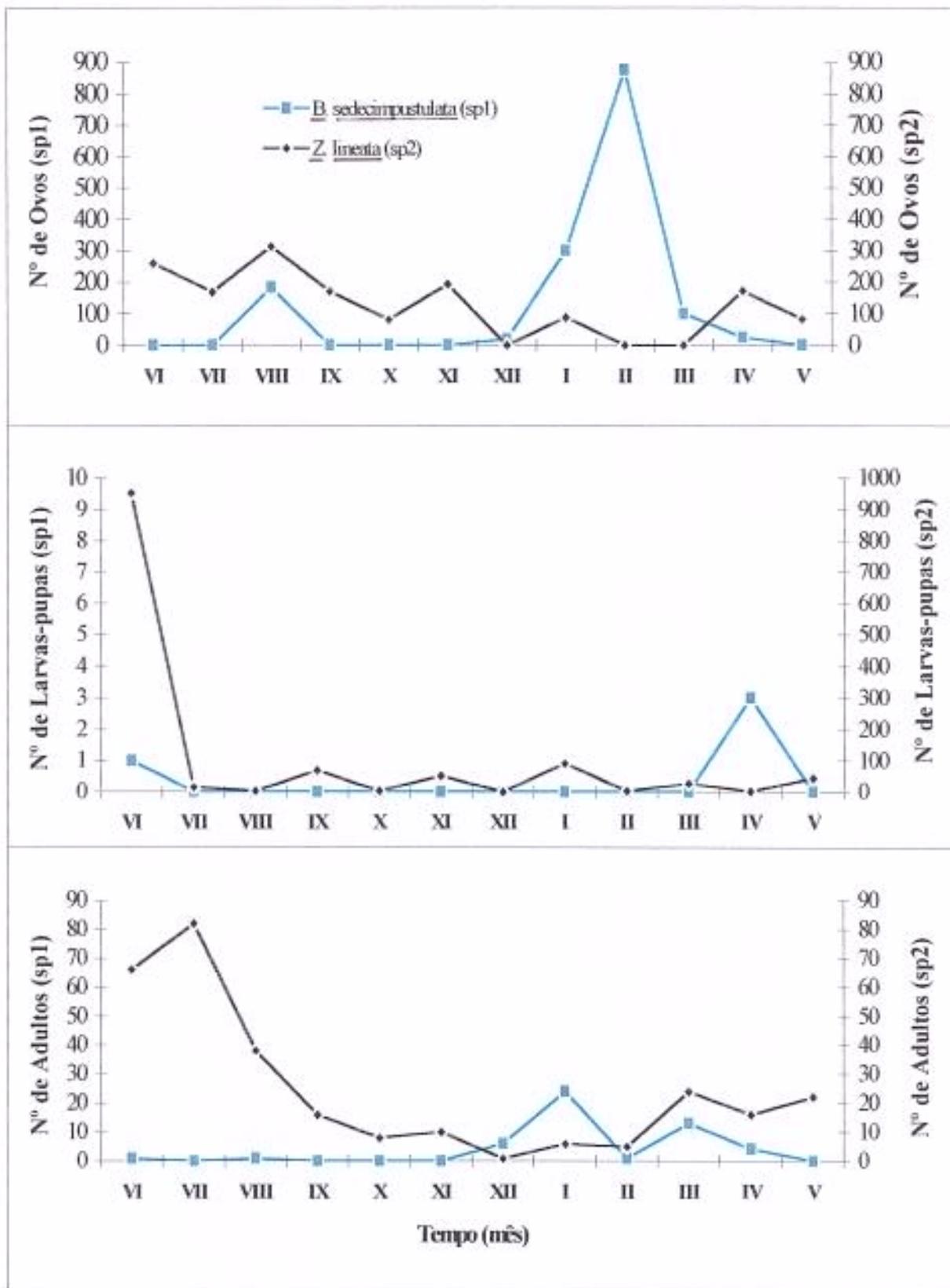


Figura 5.10: Variações no número de ovos, larvas-pupas e adultos de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e de *Zatrephina lineata* (sp2) em uma área de pastagem de 100m² (junho de 1991 a maio de 1993).

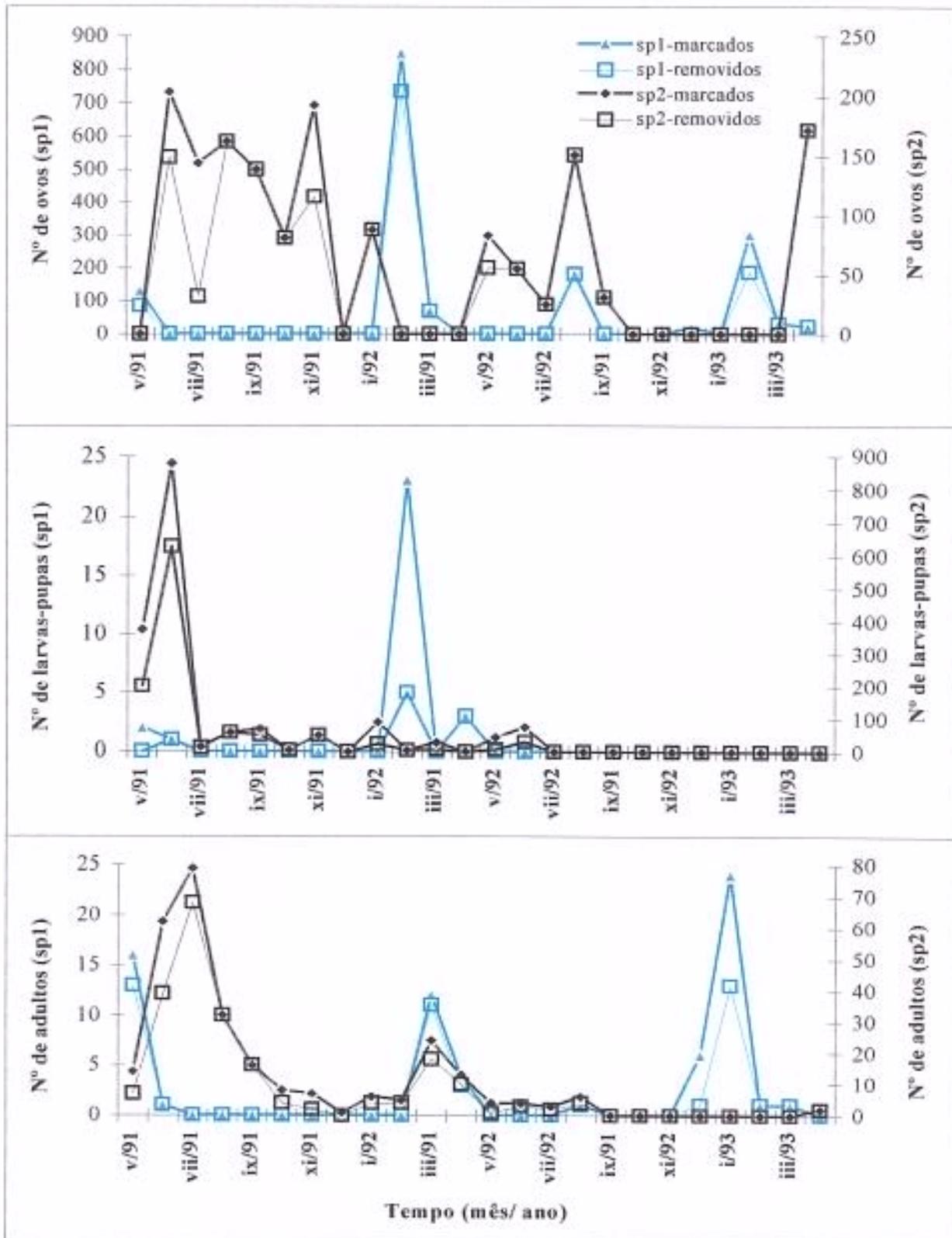


Figura 5.11: Número de indivíduos marcados e desaparecidos (removidos), em 24h, de *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e de *Zatrephina lineata* (sp2), em 100m² de área de pastagem em Salvaterra, Ilha de Marajó.

espécie residente diminui enquanto é deslocada para *Asclepias humistrata*, que não é a sua planta preferida, embora seja conveniente para o desenvolvimento das larvas. Quando os adultos de *D. plexippus* deixam a área no verão, a população de *D. gilippus berenice* volta a crescer e com os adultos ovipondo outra vez na planta hospedeira preferencial. Assim como a diapausa de *Botanochara sedecimpustulata* esse comportamento migratório seria fundamental no deslocamento dos nichos e persistência das espécies interagentes na região.

Diante dos resultados apresentados e

discutidos acredita-se que o mecanismo de coexistência de *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata*, no ambiente marcadamente sazonal de Salvaterra, tendo como base uma combinação das idéias teóricas apresentadas por Brown (1989), Holt (1977) e Jeffries & Lawton (1984) possa ser representado através do balanço entre a maior eficiência de forrageamento de *B. sedecimpustulata* e a maior eficiência de manutenção de *Z. lineata*, intimamente dependentes da ação dos inimigos naturais e da planta hospedeira, o que dá a condição para a exploração do mesmo sítio de alimentação em *Ipomoea asarifolia* (Figura 5.12).

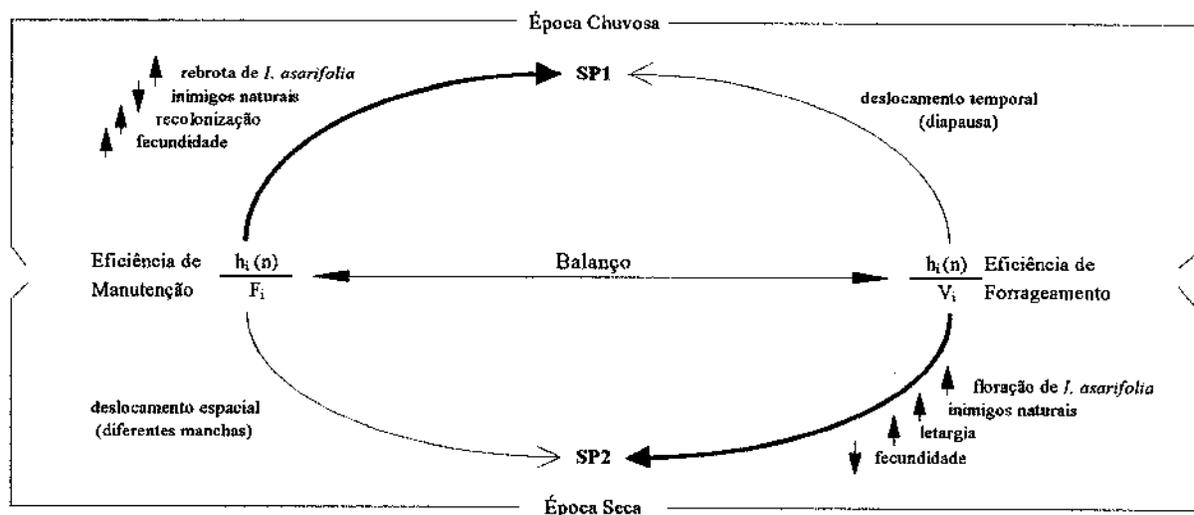


Figura 5.12: Mecanismo de coexistência para *Botanochara sedecimpustulata* (sp1) e *Zatrephina lineata* (sp2), em Salvaterra, Ilha de Marajó, de acordo com os suportes teóricos de competição aparente (Holt, 1977; Jeffries & Lawton, 1984) e balanço entre as eficiências de manutenção e forrageamento (Brown, 1989), onde $h_i(n)$ representa a taxa de coleta, V_i o custo variável de forrageamento e F_i o custo de estar vivo.

CONCLUSÕES

1. *Botanochara sedecimpustulata* e *Zatrephina lineata* são espécies ecologicamente muito semelhantes, quanto ao sítio de alimentação em *Ipomoea asarifolia* e vulnerabilidade aos mesmos inimigos naturais, *Emersonella* sp. (Hymenoptera, Eulophidae) e *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae), espécie polimórfica, que controlam com eficiência suas populações.
2. São altamente fecundas e longevas, mas *Z. lineata* apresenta a mais alta taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia, devido ao período de diapausa por que passa *B. sedecimpustulata*, durante os meses secos do ano.
3. Diferenças no comportamento de *Emersonella* sp., durante o parasitismo, são responsáveis pelo maior índice de aproveitamento (número de ovos parasitados/intervalo de tempo) em desovas de *Z. lineata*.
4. As relações foréticas de *Emersonella* sp. estabelecem-se com maior freqüência com adultos machos e fêmeas de *B. sedecimpustulata*, seguidos das fêmeas de *Z. lineata*, induzindo esta última a um deslocamento espacial, com relação às manchas da planta hospedeira, que estejam sendo exploradas por *B. sedecimpustulata*.
5. Explosões populacionais intermitentes de *B. sedecimpustulata* acontecem no início do período chuvoso, caracterizando-a como estrategista r, com maior capacidade de manutenção, devido ao período de diapausa.
6. Ativa o ano todo *Z. lineata* caracteriza-se por maior capacidade de forrageamento.
7. O comportamento de diapausa de *B. sedecimpustulata* permite-lhe escapar à alta densidade de inimigos naturais e secura ambiental, em detrimento de *Z. lineata*.
8. Os dois cassidíneos coexistem no mesmo ambiente e explorando o mesmo sítio de alimentação, devido a um balanço entre as suas diferenças nas capacidades de manutenção e forrageamento em resposta às variações climáticas e pressão exercida pelos inimigos naturais, que promovem deslocamentos temporal e espacial entre as espécies.

RESUMO

Botanochara sedecimpustulata e *Zatrephina lineata* (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) coexistem em Salvaterra (45' 12" 0° S e 48° 31' 0" W), Ilha de Marajó (0° e 2° S/48° 20' e 51° W), em manchas de *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae), invasora de áreas ruderais e de pastagens, que inicia a rebrota em meados de dezembro com o advento do período de intensas chuvas (meados de dezembro a maio), recomeçando em março a floração, que persiste pelo restante dos meses, quando as chuvas diminuem progressivamente até registrar-se forte seca de setembro a novembro. Semelhantes no tamanho, na parte do recurso alimentar que exploram como larvas e adultos e na alta fertilidade das fêmeas, esses cassidíneos diferem na taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia (r). Enquanto *Z. lineata* investe na reprodução desde o início da fase adulta, colocando um número de ovos/dia significativamente maior, *B. sedecimpustulata* entra em diapausa e pode começar a reprodução em Agosto, mas a maior parte da população de campo o faz em dezembro, assim permanecendo durante os meses chuvosos. Experimentos realizados no campo e no laboratório com os dois cassidíneos revelaram que os indivíduos preferem a folha mais jovem do ramo e que quando adultos consomem quantidades semelhantes de alimento, com as fêmeas consumindo significativamente mais do que os machos e as fêmeas de *B. sedecimpustulata* mais do que fêmeas de *Z. lineata*. Larvas em ramos de *I. asarifolia*, com folhas jovens e maduras especialmente manipuladas, indicaram que a busca e encontro da folha mais jovem se dá através de exploração tátil com o uso das peças bucais, provavelmente combinada a uma fototaxia. Durante o período seco do ano esse comportamento revela-se mais vantajoso e passa a ser facilitado devido à maior evidência de bases muricadas nos pecíolos mais velhos. *Emersonella* sp. (Hymenoptera, Eulophidae), parasitóide de ovos e *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae), predador de indivíduos em todas as fases, mas com preferência por larvas, são os principais inimigos naturais dos cassidíneos, seguidos de *Crematogaster* sp. e *Solenopsis* sp. (Formicidae), predadores

de ovos a pupas e ovos, respectivamente. *Emersonella* sp. apresenta comportamento de forésia associando-se, por ordem decrescente de preferência, a *B. sedecimpustulata* machos seguidos das fêmeas e a fêmeas de *Z. lineata*, ambas geralmente em período de pré-oviposição e diminuindo o número total de ovos depositados quando expostas ao parasitóide. *Z. lineata* evita manchas ocupadas por *B. sedecimpustulata* por tornar-se mais vulnerável a *Emersonella* sp. Em manchas naturais da planta hospedeira e em experimentos de campo com casais dos cassidíneos em reprodução os resultados apontaram para o controle efetivo que o parasitóide exerce sobre as populações de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, que podem ser drasticamente reduzidas. *S. decemguttatus* apresenta rápido desenvolvimento e alta taxa intrínseca de crescimento *per capita*/dia, ajustando-se às características dos ciclos de vida dos cassidíneos presa, cujas fases de larva e ovo, preferidas pelo asopíneo, também são relativamente curtas. Características específicas do comportamento e da fenologia de *B. sedecimpustulata* e de *Z. lineata*, sugerem um impacto maior do predador sobre esta última espécie. Adultos maculados e lisos de *S. decemguttatus* formam 3 padrões básicos, que resultam em até dezessete diferentes combinações de cores, algumas das quais assemelham-se muito aos padrões de crisomelídeos associados a *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae), com a possibilidade de estarem compondo polimorfismo mimético. Há diferença na fecundidade apresentada por fêmeas dos diversos padrões de cor e na frequência com

que esses tipos surgem nas proles. As ninfas podem apresentar 3 fenótipos, não tendo sido registrado qualquer um deles originando um único padrão de cor de adulto. Apesar das estreitas semelhanças entre *B. sedecimpustulata* e *Z. lineata* caracterizarem-nas como espécies potencialmente competidoras, respostas adaptativas específicas ao ambiente tropical sazonal de Salvaterra, determinam deslocamentos temporal e espacial de suas populações. *B. sedecimpustulata* revela uma eficiência mais alta de manutenção adotando o comportamento de diapausa, que lhe permite escapar da alta densidade de inimigos naturais, em especial do parasitóide de ovos *Emersonella* sp. e dos rigores da seca. *Z. lineata*, com maior eficiência de forrageamento, experimenta um modesto crescimento populacional na estação seca, apesar da carga inicial de inimigos naturais que recebe, dos riscos de dessecação e da inadequação de uma planta hospedeira com folhas mais coriáceas e em fase de floração. Através de explosões populacionais intermitentes, ao início das chuvas, adultos pós-diapausa de *B. sedecimpustulata*, quase sempre em forésia com *Emersonella* sp., recolonizam as manchas de *I. asarifolia* em rebrota e determinam o deslocamento da espécie residente *Z. lineata*, que apresenta redução no tamanho da sua população. Dessa forma as duas espécies de cassidíneos podem coexistir no mesmo ambiente tropical e marcadamente sazonal, explorando o mesmo sítio de alimentação nos ramos de *I. asarifolia*.

SUMMARY

The two chrysomelid beetles *Botanochara sedecimpustulata* and *Zatrephina lineata* were found coexisting on Marajó Island (0° and 2° S / 48° 20' and 51° W), feeding on *Ipomoea asarifolia* (Convolvulaceae) leaves, in vacant lots and grazing areas. The vegetative growth of such a host plant begins with the raining season outset (middle December) and extends up to may. The flowering stage can be initiated in march and continues during the dry season (May-December), which is very hard between September and November. Laboratory as well as field experiments demonstrated that larvae and adults of both species prefer to feed on new and tender *I. asarifolia* leaves. Adult males of both species showed to have the same food consumption capacity. On the other hand, *B. sedecimpustulata* females consumed significantly more than *Z. lineata* ones and more than males of both species. Feeding preference experiments showed that larvae are capable to recognize and to localize new and tender leaves, avoiding feeding on old and dry ones. The mechanisms responsible for such recognition may be behavioral (negative geotaxis; positive fototaxis) and physiological (sensory mouth parts organs). Although both species showed to be similar in body size and high fertility, the intrinsic rate of population increase (r) was observed to be higher among *Z. lineata*, whose females deposit eggs directly after adult emergence. *B. sedecimpustulata* females, on the other hand, begin reproduction after coming out from the adult diapause period, which extend during the dry season. During the present study, some natural enemies of these two chrysomelid species were observed and identified. While *Emersonella* sp. (Hymenoptera, Eulophidae) was found to be an egg parasitoid, *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Asopinae), is preferably larval predator. Two predatory ants, *Crematogaster* sp. and *Solenopsis* sp. (Formicidae), were observed attacking imature stages of both chrysomelid species. *Emersonella* sp. females showed a phoretic association, in decreasing degree, *B. sedecimpustulata* males, females and *Z. lineata* females. The associations with the host females occurred generally during the pre-oviposition period and result in egg number reductions among Cassidin populations exposed to *Emersonella* sp.. *Z. lineata* avoids *I.*

asarifolia patches occupied by *B. sedecimpustulata* where increases its vulnerability to *Emersonella* sp. Field experiments have demonstrated effective reduction in cassidin populations due to egg parasitism. The *S. decemguttatus* short developmental time and its high intrinsic rate of population growth are adjusted perfectly to leaf beetles life cycles, whose larval and egg stage, preferred by asopiniae, are also brief. Due to some behavioral and phenological characteristics the asopin predator showed to be more effective against *Z. lineata*. Spotted and spotless *S. decemguttatus* bugs constitute three basic phenotypes which can originate seventeen color patterns. Some of these patterns are quite similar to Cassidin beetles that feed on *I. asarifolia*, making it possible to form a mimetic polymorphism. Females of different color patterns showed to have distinct reproductive capacities and generally do not arise in the same frequency among the subsequent generations. Three phenotypes were detected in immature stages and no one of them was observed among adults. The high similarities between *B. sedecimpustulata* and *Z. lineata* suggest an apparent competitive interaction in addition to some specific adaptations to tropical seasonality and natural enemies, resulting in temporal and spacial population displacements. *B. sedecimpustulata* showed to be well adapted to survive during the dry season utilizing diapause strategy. Adult diapause also allowed such a species to avoid a significant natural enemy impact, specially *Emersonella* sp. On the other hand, the higher foraging efficiency of *Z. lineata* resulted in a slight increment in its population size during

the dry season. High populations of *B. sedecimpustulata* were observed frequently to occur at the beginning of each raining season, recolonizing the vegetative host plant patches and causing a spacial displacement and reduction of the resident population of *Z. lineata*. By this way, the coexistence between *B. sedecimpustulata* and *Z. lineata* was found to be possible in that tropical and undoubtedly seasonal environment, exploiting the same host plant, *Ipomoea asarifolia*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBUQUERQUE, G.L. & BECKER, M. 1986. Fecundidade e longevidade de *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em condições de laboratório. Revista Brasileira de Entomologia 30: 105-113.

van ALPHEN, J.J. 1980 Aspects of the foraging behaviour of *Tetrastichus asparagi* Crawford and *Tetrastichus* spec. (Eulophidae), gregarious egg parasitoids of the Asparagus beetles *Crioceris asparagi* L. and *C. duodecimpunctata* L. (Chrysomelidae). I. Host-species selection, host-stage selection and host discrimination. Netherlands Journal of Zoology 30: 307-325.

van ALPHEN, J.J. & VET, L.E.M. 1986. An evolutionary approach to finding and selection. In: J. Waage e D. Greathead (eds.), Insects Parasitoids. Academic Press, London.

ANTOLIN, M.F. & ADDICOTT, J.E. 1988. Habitat selection and colony survival of *Marosiphum valeriani* Clarke (Homoptera: Aphididae). Annals of the Entomological Society of America 81: 245-251.

ATKINSON, W.D. & SHORROCKS, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. Journal Animal Ecology 50: 461-471.

BECK, S.D. 1980. Insect Photoperiodism. Academic Press, New York.

BECKER, M. & FRIEIRO-COSTA, F.A. 1987. An analysis of the fate of eggs of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in relation to the position in the ootheca. Revista Brasileira de Zoologia 4(3):195-205.

_____. 1988. Natalidade na fase de ovo em *Gratiana spadicea* (Klug, 1929) (Coleoptera: Chrysomelidae), uma monófaga cassidinae beetle de uma sucessional Solanaceae. Revista Brasileira de Biologia 48: 467-475.

BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. 1988. Ecología, Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.

BENSON, W.W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies.

Evolution 32: 493-518.

BIGGER, M. 1976. Oscillations of tropical insects population. Nature 259: 207-209.

BLAIS, J.R. 1952. The relationship of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) (Clem.) to the flowering condition of balsam fir (*Abies balsamiae*) (L.) Mill.). The Canadian Journal of Zoology 30: 1-29.

BLAIS, J.R. 1953. Effects of the destruction of the current year's foliage of balsam fir on the fecundity and habits of flight of the spruce budworm. Canadian Entomologist 85: 446-448.

BONDAR, G. 1953. Pragas novas nas plantas do Brasil, II. Boletim do Campo, Rio de Janeiro, ago., 9: 20-24.

BOURDOUXHE, L. & JOLIVET, P. 1981. Nouvelles observations sur le complexe mimétique de *Mesoplatis cincta* Olivier (Coleptère Chrysomelidae) au Senegal. Société Linnéenne de Lyon 2: 46-48.

BRABY, M.F. 1995. Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: strategies for the dry season. Ecological Entomology 20: 5-17.

BRABY, M.F. & JONES, R.E. 1995. Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity and egg size. Oikos 72: 189-204.

BROWER, L.P. 1961. Studies on the migration of the Monarch butterfly. 1. Breeding populations of *Danaus plexippus* and *D. gilippus berenice* in south central Florida. Ecology 42: 76-83.

BROWER, L.P. 1962. Evidence for interspecific competition in natural populations of the Monarch and Queen butterflies, *Danaus plexippus* and *Danaus gilippus berenice* in south central Florida. Ecology 43: 549-552.

BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry. Zoologica 46: 137-159.

BROWN, J.H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: Toward a general theory of diversity. American Zoologist 21: 877-888.

BROWN, J.S. 1989. Coexistence on a seasonal resource. The American Naturalist 133: 168-182.

BUZZI, Z.J. 1975. Redescription and bionomics of *Anacassis cribrum* (Klug, 1829) (Coleoptera:Chrysomelidae). Acta Biologica Paranaense. 4: 59-89.

BUZZI, Z.J. 1988. Biology of neotropical Cassidinae. In: P.H. Jolivet, E. Petitpierre & T.H. Hsiao (eds), Biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publishers.

BUZZI, Z. J. 1994. Host plants of Neotropical Cassidinae. In: P.H. Jolivet, M.L. Cox & E. Petitpierre (eds), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publishers.

CARROLL, C.R. 1978. Beetles, parasitoids and tropical morning glories: a study in host discrimination. Ecological Entomology 3: 79-85.

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.

CHARNOV, E.L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. American Naturalist 113: 465-480.

CODY, M.L. 1965. A general theory of clutch size. Evolution 20: 175-184.

COLEY, P.D. 1987. Interspecific variation in

- plant anti-herbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. New Phytologist 106 (suppl.): 251-263.
- COLWELL, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. The American Naturalist 107: 737-760.
- CONNELL, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42: 710-723.
- CONNELL, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131-138.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. The American Naturalist 122: 661-696.
- COPLAND, R.S. & G.B. CRAIG, JR. 1992. Interspecific competition, parasitism, and predation affect development of *Aedes hendersoni* and *A. triseriatus* (Diptera: Culicidae) in artificial treeholes. Annals of the Entomological Society of America 85: 154-163.
- COX, G.W. 1968. The role of competition in the evolution of migration. Evolution 22: 180-192.
- CRAWLEY, M.J. & PATTRASUDHI, R. 1988. Interspecific competition between insect herbivores: asymmetric competition between cinnibar moth and the ragwort seed-head fly. Ecological Entomology 13: 243-249.
- CUMMINS, K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. Bioscience 24: 631-641.
- DANILEVSKY, A.S.; GORYSHIN, N.I. & TYSHCHENKO, V.P. 1970. Biological rhythms in terrestrial arthropods. Annual Review of Entomology 15: 201-244.
- DAVIS, D.E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds, and mammals in two Brazilian forests. Ecological Monographs 15: 245-295.
- DEBACH, P. 1974. Biological control by natural enemies. Cambridge University Press, New York.
- DENLINGER, D. 1978. The developmental response of flesh flies (Diptera: Sarcophagidae) to tropical season. Oecologia 35: 105-107.
- DENLINGER, D. 1980. Seasonal and annual variation of insect abundance in the Nairobi National Park, Kenya. Biotropica 12: 100-106.
- DENLINGER, D. 1986. Dormancy in tropical insects. Annual Review of Entomology 31: 239-264.
- DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S. & OTT, J.R.. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: Competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology 40: 297-331.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: M.L. Cody e J.M. Diamond (eds), Ecology and evolution of communities. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- DINGLE, H. 1978. Migration and diapause in tropical, temperate, and island milkweed bugs. In: H. Dingle (ed.), Evolution of insect migration and diapause. Springer, N.Y.
- DRUMMOND, F.A.; CASAGRANDE, R.A. & GRODEN, E.. 1987. Biology of *Oplomus dichrous* (Heteroptera: Pentatomidae) and its potential to control colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). Environmental Entomology 16: 633-638.
- DUFFEY, S.S. 1980. Sequestration of plant natural products by insects. Annual Review of Entomology 25: 447-477.
- DURZAN, D. & LOPUSHANSKI, S.M. 1968.

- Free and bound amino acids of spruce budworm larvae feeding on balsam fir and red and white spruce. Journal Insect Physiology 14: 1485-1497.
- EDSON, J.L. 1985. The influence of predation and resource subdivision on the coexistence of goldenrod aphids. Ecology 66: 1736-1743.
- EHRlich, P.R. & BIRCH, L.C.. 1967. The "balance of nature" and "population control". The American Naturalist 101: 97-107.
- EISNER, T.; TASSEL, E. & CARREL, J.E. 1967. Defensive use of a fecal shield by a beetle larva. Science 158: 1471-1473.
- ELLIS, P.E.; CARLISHE, D.B. & OSBORN, D.J. 1965. Desert locusts: sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. Science 149: 546-547.
- FAETH, S.H. 1981. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities. Ecology 62: 620-624.
- FORD, E.B. 1975. Ecological Genetics. Chapman and Hall, London.
- FREELAND, W.J. 1983. Parasite and the coexistence of animal host species. The American Naturalist 121: 223-236.
- FRIEIRO-COSTA, F.A. 1984. Natalidade e Mortalidade no estágio de ovo em uma população natural de *Gratiana spadicea* (Klung, 1929) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- GARCIA, M.A. & PALEARI, L.M. 1990. Marking Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae in the field for population dynamics studies. Entomological News 101: 216-218.
- GARCIA, M.A. & PALEARI, L.M.. 1993. Ciclo de vida e potencial de crescimento populacional de *Charidotis punctatostrigata* (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) em laboratório. Revista Brasileira de Entomologia 37: 329-334.
- GREATHEAD, D.J. 1986. Parasitoids in classical biological control. In J. Waage and D. Greathead (eds.), Insect Parasitoids. Academic Press, London.
- HABIB, M.E.M. & VASCONCELLOS-NETO, J. 1979. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1789 (Coleoptera; Chrysomelidae). Revista de Biologia Tropical 27: 103-110.
- HAIRSTON, N.G. 1980. The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. Ecology 61: 817-826.
- HAIRSTON, N.G.; SMITH, F.E. & SLOBODKIN, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. The American Naturalist 44: 421-425.
- HANSKY, I. & KUUSELA, S. 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. Annales Entomologici Fennici 43: 108-115.
- HARE, J.D. 1990. Ecology and management of the colorado potato beetle. Annual Review of Entomology 35: 81-100.
- HAWKINS, C.P. 1989. Guilds: The multiple meanings of a concept. Annual Review of Entomology 34: 423-451.
- HOLT, R.D. 1977. Predation apparent competition, and the structure of prey communities. Theoretical Population Biology 12: 197-229.
- HOLT, R.D. & LAWTON, J.H. 1994. The

- ecological consequences of shared natural enemies. Annual Review Ecology and Systematics 25: 495-520.
- HSIAO, I.C. 1973. Plant response to water stress. Annual Review of Physiology 24: 519-570.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? The American Naturalist 93: 145-159.
- HUNTLEY, B.J. & WALKER, B.H. (eds.). 1982. Ecology of tropical savannas. Spring Verlag, New York.
- IBGE. 1991. Censo demográfico: Resultados relativos às características das populações e domicílios n°7. Departamento de Documentação e Biblioteca, Rio de Janeiro.
- IBGE. 1995. Listagem das cidades e vilas do Brasil. Departamento de Geociências, Rio de Janeiro.
- INOUE, T. & NAKAMURA, K. 1989. Physical and biological background for insect studies in Sumatra. In: Sh.F. Sakagami; R. Ohgushi e D.W. Roubik (eds) Natural History of social wasps and bees in Equatorial Sumatra. Hokkaido University Press, Sapporo.
- ISTOK, C.A. 1981. Natural selection and life history variation: Theory plus lessons from a mosquito. In: R.F. Denno and H. Dingle (eds.), Insect life history patterns: Habitat and geographic variation. Spring Verlag, New York.
- JANZEN, D.H. & SCHOENER, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology 49: 96-110.
- JEFFRIES, M.J. & LAWTON, J.H. 1984. Enemy-free space and the structure of ecological communities. Biological Journal of the Linnean Society 23: 269-286.
- JERVIS, M.A. & KIDD, N.A.C. 1986. Host strategies in hymenopteran parasitoids. Biological Review 61: 395-435.
- JERVIS, M.A.; KIDD, N.A.C. & WALTON, M. 1992. Entomophaga 37: 565-574.
- JOLIVET, P.; VASCONCELLOS-NETO, J. & WEINSTEIN, P. 1990. A new concept in the larval defense of insects. Insecta Mundi 4 (1-4): 133-142.
- JONES, R.E. 1987. Reproductive strategies for the seasonal tropics. Insect Science and its Application 8: 515-521.
- JONES, R.E. & PIENKS, J. 1987. Reproductive seasonality in the tropical genus *Eurema* (Lepidoptera: Pieridae). Biotropica 19: 7-16.
- JUILLET, J.A. 1964. Influences of weather on flight activity of parasitic hymenoptera. The Canadian Journal of Zoology 42: 1133-1141.
- KARBAN, R. 1986. Interspecific competition between folivorous insects on *Erigeron glaucus*. Ecology 67: 1063-1072.
- KARBAN, R. 1989. Community organization of *Erigeron glaucus* folivores: effects of competition, predation, and host plant. Ecology 70: 1028-1039.
- KARBAN, R.; HOUGEN-EITZMANN, D. & ENGLISH-LOEB, G. 1994. Predator-mediated apparent competition between two herbivores that feed on grapevines. Oecologia 97: 508-511.
- KIMMINS, J.P. 1971. Variations in the foliar amino acid composition of flowering and non flowering balsam for (*Abies balsamea* (L.) Mill) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) in relation to outbreaks of the spruce

- budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)). The Canadian Journal of Zoology 49: 1005-1011.
- KISSMAN, K.J. & GROTH, D. 1992. Plantas infestantes e nocivas. Tomo II. BASF Brasileira S.A. ed., São Paulo, 798 pp.
- KLOMB, H. TEERINK, B.J. & WEI CHUN, M. A. 1980. Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae): a matter of learning and forgetting. Netherlands Journal of Zoology 30: 254-277.
- LANDAHL, J.T. & ROOT, R.B. 1969. Differences in the life tables of tropical and temperate milkweed bugs, genus *Oncopeltus* (Hemiptera: Lygaeidae). Ecology 50: 734-737.
- LARSON, S. & OMARTH, C.P. 1988. Leaf and larval performance of leaf beetle *Paropsis atomaria*. Ecological Entomology 13: 19-24.
- LAWTON, J.H. 1986. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. In: J. Waage e D. Greathed (eds), Insect Parasitoids. Academic Press, London.
- LAWTON, J.H. & HASSEL, M.P. 1981. Asymmetrical competition in insects. Nature 289: 793-795.
- LAWTON, J.H. & STRONG, D.R. JR. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. The American Naturalist 118: 317-338.
- LEIGH-JR., E.G.; RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds.). 1990. Ecología de um bosque tropical: Ciclos estacionales cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá.
- LEVIN, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. The Quarterly Review of Biology 48: 3-15.
- LEVIN, D.A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Annual Review of Systematic 71: 121-159.
- LEWIS, T. 1969. The distribution of flying insects near a low hedgerow. Journal of Applied Ecology 6: 443-452.
- LISBOA, P.L.B.; LISBOA, R.C.L.; ROSA, N. & DOS SANTOS, M.R. 1993. Padrões de diversidade florística na reserva ecológica do Bacurizal. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, sér. Bot. 9: 233-248.
- LOKWOOD, J.A. & STORY, R.N.. 1986. Adaptive functions of nymphal aggregation in the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). Environmental Entomology 15: 739-749.
- MACARTHUR, R.H. 1972. Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Harper and Row, New York.
- MACARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. 1966. On optimal use patchy environment. American Naturalist 100: 603-609.
- MAIA, D.C. & FIGUEIREDO, N. de. 1992. O gênero Ipomoeae (Convolvulaceae) na Ilha de São Luís - MA. Universidade Federal do Maranhão, São Luís.
- MAIJA-LIISA, P. & HANSKI, I. 1995. Complex competitive interactions in four species of *Lucilia* blowflies. Ecological Entomology 20: 261-272.
- MASAKI, S. 1980. Summer diapause. Annual Review of Ecology and Systematics 25: 1-25.
- MATTSON, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 119-161.
- MAY, R.M. 1974. On the theory of niche overlap. Theoretical Population Biology 5: 297-332.

- MAW, M.G. 1976. Biology of the tortoise beetle, *Cassida hemisphaerica* (Coleoptera:Chrysomelidae) a possible biological control agent for bladder champion, *Silene cucubalus* (Cariophyllaceae) in Canada. Canadian Entomologist 108: 945-954.
- McCLURE, M.S. 1980. Competition between exotic species: scale insects on hemlock. Ecology 61: 1391-1401.
- McCLURE, M.S. 1981. Effects of voltinism, interspecific competition and parasitism on the population dynamics of the hemlock scales, *Fiorina externa* and *Tsugaspidotus tsugae* (Homaoptera: Diaspididae). Ecological Entomology 6: 47-54.
- McCLURE, M.S. 1986. Population dynamics of Japanese hemlock scales: a comparison of endemic and exotic communities. Ecology 67: 1411-1421.
- McQUATE, G.T. & CONNOR, E.F. 1990. Insect responses to plant water deficits. II. Effect of plant water deficits in soybean plants on the growth and survival of mexican bean beetle larvae. Ecological Entomology 15: 433-445
- MEDEIROS, L. & VASCONCELLOS-NETO, J. 1994. Host plants and seasonal abundance patterns of some Chrysomelidae, In: P.H. Jolivet, M.L. Cox and E. Petitpierre (eds.), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Entomological Kluwer Academic Publishers
- MILLER, R.S. 1967. Pattern and process in competition. Advance Ecology Research 4:1-74.
- MURDOCH, W.W. 1966. Community structure, population control, and competition a critique. The American Naturalist 100: 219-226.
- MURDOCH, W.W., CHESSON J., & CHESSON, P.L. 1985. Biological control in theory and practice. The American Naturalist 125: 344-366.
- NAKAMURA, K. 1983. Comparative studies on population dynamics of closely related phytofagous lady beetles in Japan. Research Population Ecology (Suppl.) 3: 46-60.
- NAKAMURA, K. & ABBAS, I. 1987. Preliminary life table of the spotted tortoise beetle, *Aspidomorpha miliaris* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Sumatra. Research Population Ecology 29: 229-236.
- NAKAMURA, K & ABBAS, I. 1989a. Seasonal change in abundance and egg mortality of two tortoise beetles (Coleoptera; Cassidinae) under a humid-equatorial climate in Sumatra. Entomograph 6: 487-495.
- NAKAMURA, K & ABBAS, I. 1989b. Seasonal change in abundance and egg mortality of two tortoise beetles under a humid-equatorial climate in Sumatra. Second International Symposium on the Chrysomelidae 6: 487-495.
- NAKAMURA, K; ABBAS, I. & HASYIM, A. 1988. Population dynamics of the phytophagous lady beetle, *Epilachna vigintioctopunctata*, in an eggplant field in Sumatra. Research Population Ecology 30: 25-41.
- NAKAMURA, K; ABBAS, I. & HASYIM, A. 1989. Survivorship and fertility schedules of two Sumatran tortoise beetles, *Aspidomorpha miliaris* and *A. sanctaecrucis* (Coleoptera: Chrysomelidae) under laboratory condicions. Research Population Ecology 31: 25-34.
- NAKAMURA, K; ABBAS, I. & HASYIM, A. 1990. Seasonal fluctuation of the lady beetle *Epilachna vigintioctopunctata* (Coccinelidae; Epilachinae) in Sumatra and comparisons to the other tropical insect population cycles. In: Sh.F. Sakagami, R. Ogushi and D.W. Roubik (eds.), Natural history of Social wasps and bees

- in Equatorial Sumatra. Hokkaido University Press, Sapporo.
- NAKAMURA, K; NOERDJITO, W.O. & HASYIM A. 1992a. Regional difference and seasonality of rainfall in Java, with special reference to Borgor. In: K. Nakamura and H. Katakura (eds.), Evolutionary biology and Population dynamics of herbivorous ladybeetles in Indonesia. Sapporo.
- NAKAMURA, K; NOERDJITO, W.O. & ASWARI, P. 1992b. Survivorship and fertility schedules of two cassidine species (Chrysomelidae) under laboratory conditions in borgor, West Java. In: K. Nakamura and H. Katakura (eds.), Evolutionary biology and Population dynamics of herbivorous ladybeetles in Indonesia. Sapporo.
- NAKAMURA, K; NOERDJITO, W.O. & ASWARI, P. 1994. Life table parameters of Indonesian tortoise beetles under laboratory conditions. In: P.H. Jolivet, M.L. Cox and E. Petitpierre (eds.), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Entomological Kluwer Academic Publishers.
- NARANJO, S.E. & STIMAC, J.L. 1985. Development, survival, and reproduction of *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae): effects of plant feeding on soybean and associated weeds. Environmental Entomology 14: 523-530.
- NOERDJITO, W.O.; ITO, F. & NAKAMURA, K. 1992. Effects of ants on larvae of the tortoise beetle *Aspidomorpha santaecrucis* (Chrysomelidae) on a shrubby morning glory. In: K. Nakamura and H. Katakura (eds.), Evolutionary biology and Population dynamics of herbivorous ladybeetles in Indonesia. Sapporo.
- ODUM, E. P. 1985. Ecologia. CBS Industria e comércio LTDA. Rio de Janeiro.
- OEA. 1974. Marajó. Um estudo para o seu desenvolvimento. Secretaria geral da organização dos estados americanos. Washington.
- OHMART, C.P., STWART, L.G. & THOMAS, J.R. 1985. Effects of food quality, particularly nitrogen concentrations, of *Eucalyptus blakelyi* foliage on the growth of *Paropsis atomaria* larvae. Oecologia 65: 543-549.
- PALEARI, L.M. 1994. Variação sazonal de frequência e abordagem genética dos padrões de cor de *Agonosoma flavolineatum* Laporte, 1832 (Hemiptera, Scutelleridae). Revista Brasileira de Entomologia 38: 47-56.
- PARK, T. 1962. Beetles, competition and populations. Science 138: 1369-1375.
- PASTEELS, J.M.; GREGOIRE, J.C. & ROWELL-RAHIER, M. 1983. The chemical ecology of defense in arthropods. Annual Review of Entomology 28: 263-289.
- PESCHEKEN, D.P. 1972. *Chrysolina quadrigemina* (Coleoptera: Chrysomelidae) introduced from California to British Columbia against the weed *Hypericum perforatum*: Comparison of behavior, physiology, and colour in association with pos-colonization adaptation. Canadian Entomology 104: 1689-16-98.
- PHILLIPS, D.S.; LEGGETT, M.; WILCOCKSON, R.; DAY, T.H. & ARTUR, W. 1995. Coexistence of competing species of seaweed flies: The role of temperature. Ecological Entomology 20: 65-74.
- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 53-74.
- PIANKA, E. R. 1982. Ecología Evolutiva. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- PRICE, W.P. 1974. Strategies for egg production. Evolution 28: 76-84.

- PRICE, W.P. 1984. Insect Ecology. John Wiley & Sons. New York.
- PRICE, W.P.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J.N., & WEIS, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 41-65.
- PRICE, W.P.; WESTOBY, M.; RICE, B.; ATTSAT, P.R.; FRITZ, R.S.; THOMPSON, J.N. & MOBLEY, C. 1986. Parasite mediation in ecological interactions. Annual Review Ecology and Systematics 17: 487-505.
- RATHCKE, B.J. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. Ecology 57: 76-87.
- RAUSHER, M.D. 1983. Ecology of host-selection behavior in phytophagous insects. In: R.F. Denno and M.S. McClure, Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. New York.
- RICKLEFS, R.E.; COCHRAN, D. & PIANKA, E.R. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. Ecology 62: 1474-1483.
- ROADES, D.F. 1983. Population dynamics and plant chemistry. In: R.F., Denno and M.S. McClure, Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press. New York.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37: 317-350.
- ROTHSCHILD, M. 1971. The biology and ecology of rice-stem borers in Sarawak (Malaysian Borneo). The Journal of Applied Ecology 8: 287-322.
- ROTHSCHILD, M. 1972a. Colour and poisons in insect protection. New Scientist 11: 318-320.
- _____ 1972b. Some observations on the relationship between plants, toxic insects and birds. In: J.B. Harborne (ed.), Phytochemical Ecology. Academic Press, London.
- RUBERSON, J.R.; TAUBER, M.J. & C. TAUBER, A. 1986. Plant feeding by *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae): Effect on survival, development, and preoviposition period. Environmental Entomology 15: 894-897.
- RUBERSON, J.R.; TAUBER, M.J.; TAUBER, C.A. & GOLLANDS, B. 1991. Parasitization by *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulophidae) in relation to host density in the field. Ecological Entomology 16: 81-89.
- SALAS-AGUILAR, J. & EHLER, L.E. 1977. Feeding habits of *Orius tristicolor*. Journal of New York Entomology Society 70: 60-62.
- SCHLYTER, F. & ANDERBRANT, O. 1993. Competition and niche separation between two bark beetles: existence and mechanisms. Oikos 68: 437-447.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.
- SCHOENER, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. American Scientist 70: 586-595.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. The American Naturalist 122: 240-285.
- SEIFERT, R.P. & SEIFERT, F.H. 1979a. Utilization of *Heliconia* (Musaceae) by the beetle *Xenarsecus monocerus* (Oliver) (Chrysomelidae: Hispinae) in a Venezuelan forest.

Biotropica 11: 51-59.

SEIFERT, R.P. & SEIFERT, F.H. 1979b. A *Heliconia* insect community in a Venezuelan cloud forest. ecology 60: 462-467. Biotropica 11: 51-59.

SHORROCKS, B.; ROSEWELL, J. & EDWARDS, K. 1984. Interspecific competition is not a major structuring force in many insect communities. Nature 310: 310-311.

SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. Annual Review of Ecological and Systematics 22: 115-43.

SMYTHE, N. 1990. Abundancia estacional de insectos nocturnos en un bosque neotropical. In: E.G. Leigh-Jr; A.S. Rand e D.M. Windsor (eds.), Ecología de un Bosque Neotropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Institute Press. Panamá.

SLANSKY, F. & FEENY, P. 1977. Stabilization of rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. Ecological Monographs 47: 209-228.

SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. Ecological Methods. Chapman and Hall. London.

STERNS, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. Quantitative Review of Biology 51: 3-47.

STRAND, M.R. 1986. The fisiological Interactions of parasitoids with their host and their hosts and their influence on reproductive strategies. In: J. Waage and D. Greathead (eds.), Insect parasitoids. Academic Press, London.

STRONG, D.R. JR. 1982a. Harmonious coexistence of hispine beetles on *Heliconia* in experimental and natural communities. Ecology 63: 1039-1040.

STRONG, D.R. JR. 1982b. Potential interspecific competition and host specificity: hispine beetles on *Heliconia*. Ecological Entomology 7: 217-220.

STRONG JR, D.R.; LAWTON, H. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1984a. Insects on plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

STRONG JR, D.R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L.G. & THISTLE, A.B. (eds.). 1984b. Ecological communities: Conceptual issues and evidence. Princeton Press. New Jersey.

TANAKA, L.K. & TANAKA, S.K. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. Biotropica 14: 114-123.

TAUBER, M.J. & TAUBER, C.A. 1976. Insect seasonality: diapause maintenance, termination and post-diapause development. Annual Review of Entomology 21: 81-107.

TAUBER, C.A. & TAUBER, M.J. 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. Annual Review of Ecology and Systematic 12: 281-308.

THOMAS, D.B. 1992. Taxonomics synopsis of the Asopinae Pentatomidae (Heteroptera) of the Western Hemisphere. Thomas Say Foundation Monographs vol. IV, published by the Society of America.

THOMPSON, J.N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. Entomologia Experimentalis Applicata 47: 3-14.

THOMPSON, J.N. 1988. Coevolution and alternative hypoteses on insect/plant interactions. Ecology 69: 893-895.

VAN DOESBURG JR, P.H. 1970.

- Polymorphism in some neotropical Asopinae (Heteroptera: Pentatomidae). In: Actas del Cuarto Congreso Latinoamericano de Zoología, vol. I: 235-
- VAN LENTENREN, J.C. 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasitic wasp *Pseudeucoila bochei* Weld. (Hymenoptera: Cynipidae). Netherlands Journal of Zoology 26: 1-83.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lepidoptera-Ninfalidae) em Sumaré, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, SP.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1987. Genética Ecológica de *Chelymorpha cribraria*, F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, SP.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & JOLIVET, P. 1988. Une nouvelle stratégie de défense: la stratégie de défense annulaire (cicloalexie) chez quelques larves de Chrysomelidae bresiliens. (Col.). Bulletin de la Société Entomologique de France 92: 291-299.
- _____. 1994. Cycloalexie among chrysomelid larvae. In: P.Jolivet, M.L. Cox & E. Petitpierre (eds.); Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Entomological Kluwer Academic Publishers.
- VINSON, S.B. 1976 Host selection by insect parasitoids. Annual Review of Entomology 21: 109-133.
- WARD, R.H. & PIENKOWSKI, R.L. 1978. Biology of *Cassida rubiginosa*, a thistle feeding shield beetle. Annals of the entomological society of america 71: 585-591.
- WARREN, P.H. & LAWTON, J.H. 1987. Invertebrate predator-prey body size relations: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? Oecologia 74:231-235.
- WAAGE, J.K. 1979. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. Journal of Animal Ecology 48: 353-371.
- WHITE, T.C.R. 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars with special reference to population of *Selidosema suavis* in New Zealand. Oecologia 16: 270-310.
- WHITE, T.C.R. 1976. Weather, food and plagues of locusts. Oecologia 22: 119-134.
- WHITE, T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stress food plants. Oecologia 63: 90-105.
- WHITTAKER, R.H. & FEENY, P.P. 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. Science 171: 757-770.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. American Scientist 65: 590-597.
- WILLMER, P.G. 1982. Microclimate and the environmental physiology of insects. Advances in Insect Physiology 16: 1-57.
- WINDSOR, D. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest. Long-term records from Barro Colorado Island, Panama. Smithsonian Contribution to the Earth Sciences n.9. Smithsonian Institution Press. Washington.
- WISE, D.H. 1981. A removal experiment with darkling beetles: lack of evidence for interspecific competition. Ecology 62: 727-738.
- WOLDA, H. 1978a. seasonal fluctuations in rainfall, food abundance of tropical insects. Journal of Animal Ecology 47: 369-381.

WOLDA, H. 1978b. Flutuations in abundance of tropical insects. American Naturalist 112: 1017-1045.

WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why? Annual Review of Ecology and Systematics 19: 1-18.

WOLDA, H. & DENLINGER, D.L. 1984. Diapause in a large aggregation of a Tropical beetle. Ecological Entomology 9: 217-230.

YOUNG, A.M. 1972. Cicada ecology in a Costa Rica tropical rain forest. Biotropica 4: 152-159.

YOUNG, A.M. 1982. Population Biology of Tropical Insects. Plenum Press. New York.