



Biologia e ecologia de Eunica bechina (Lepidoptera: Nymphalidae) e sua interação com formigas em Carvocar brasiliense (Caryocaraceae)

nt
André Victor Lucci Freitas

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

Orientador: Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a)
André Victor Lucci
Freitas
aprovada pela Comissão Julgadora

Paulo Sérgio Oliveira 25/10/94

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Freitas, André Victor Lucci

Biologia e ecologia de Eunica bechina (Lepidoptera: Nymphalidae), e sua interação com formigas em Carvocar brasiliense (Caryocaraceae).

Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, 1994. v + 60pp.

Palavras Chave: Carvocar brasiliense, Cerrado, Eunica bechina, Eurytelinae, Interação borboletas/formigas, Nectários extra-florais, Nymphalidae, Pontes de fezes.

Título abreviado: Biologia e ecologia de Eunica bechina

.....
Mas se Deus é as árvores e as flores
E os montes e o luar e o sol,
Para que lhe chamo eu Deus?
Chamo-lhe flores e árvores e montes e sol e luar;
Porque, se ele se fez, para eu ver,
Sol e luar e flores e árvores e montes,
Se ele me aparece como sendo árvores e montes
E luar e sol e flores,
É que ele quer que eu o conheça
Como árvores e montes e flores e luar e sol.

.....

Fernando Pessoa (Alberto Caeiro)

Ficções do Interlúdio

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Paulo Sérgio Oliveira, pela orientação, amizade, ajuda, por me ensinar a fazer ecologia experimental e comportamental, e por ter me introduzido no mundo das formigas. Agradeço também pelos diversos almoços e jantas em sua companhia, e pelas longas conversas que me ajudaram a suportar as longas noites de Itirapina.

Ao Dr. Keith S. Brown Jr., pela orientação, pelas sugestões em diversos pontos da Tese, pela amizade, pelos pernoites em sua casa e, principalmente, por me mostrar o mundo das borboletas, me ensinando ecologia, sistemática e identificação destes insetos.

Ao meu primeiro e grande mestre, Dr. Ronaldo B. Francini, pela orientação, amizade, acompanhamento no violão, e por me ensinar o que é fazer ciência.

A Isaura, Ronaldo e Léo, por me aguentarem diversas noites trabalhando em sua casa me dando de comer e de beber sem nunca terem me mandado embora.

A L. E. Gilbert, P. W. Price, K. S. Brown, R. B. Francini, J. R. Trigo, I Sazima e A. Ruszczuk, pelas críticas e sugestões feitas as versões iniciais deste trabalho.

Ao meu pai, minha mãe, meus avós e minha bisavó, pela compreensão, incentivo psicológico e financeiro em tempos de vacas gordas e vacas magras.

Aos amigos Marco Aurélio, Isaac Simão, Cláudio José, Alex, Roberta, Eduardo Ramires, Ariovaldo Giaretta, Rudi Laps,

Luciana Passos, Sirayama e Inara, pelas sugestões e discussões que ajudaram a melhorar a tese e outros trabalhos.

Aos companheiros de campo e laboratório Marco Aurélio, Eduardo Ramires, Zé Trigo, Clécio Klitzke, Sirayama, Inara, Kleber del Claro, Junecca e Neguinho, que me ajudaram durante toda a tese.

A Estação Experimental de Itirapina, do Instituto Florestal do Estado de São Paulo, pela hospedagem e pela permissão de realizar esta pesquisa em suas dependências.

À Capes e à Faep, pelo auxílio financeiro concedido ao longo da elaboração da Tese.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	1
1 - Plantas vs. herbívoros.....	1
2 - Nectários extraflorais.....	2
3 - O pequi do Cerrado.....	3
4 - O gênero <u>Eunica</u>	4
5 - Borboletas vs. formigas.....	6
6 - Objetivos.....	7
MATERIAL E MÉTODOS	8
1 - Área de estudo.....	8
2 - Biologia de <u>Eunica bechina</u>	8
3 - Interações entre <u>E. bechina</u> e formigas.....	10
3.1 - Montagem dos pares experimentais.....	10
3.2 - Censos de formigas.....	12
3.3 - Remoção de ovos por formigas.....	13
3.4 - Influência das formigas na oviposição.....	13
3.5 - Efeito das formigas na mortalidade das larvas.....	14
3.6 - Comportamento das larvas de <u>Eunica</u>	14
3.7 - Eficiência das pontes contra predação.....	16
RESULTADOS	16
1 - Biologia de <u>Eunica bechina</u>	16
2 - História natural.....	21

3 - Influência das formigas na biologia de <u>Eunica</u>	23
3.1 - Comportamento das larvas de <u>Eunica</u>	23
3.2 - Resultados experimentais.....	29
DISCUSSÃO.	33
1 - Biologia de <u>E. bechina</u>	33
2 - Interações com formigas.	34
RESUMO.....	40
SUMMARY	42
BIBLIOGRAFIA.....	44

INTRODUÇÃO

1 - Plantas vs. herbívoros

A sobrevivência e a fecundidade das plantas são influenciadas de diversos modos por diferentes herbívoros, desde o nível individual até o nível da comunidade, influenciando na abundância e a diversidade vegetal em um determinado local (Strong et al., 1984). Plantas e herbívoros influenciam-se reciprocamente, muitas vezes numa interação do tipo coevolução (Ehrlich & Raven, 1964), embora a maioria destas adaptações recíprocas caiam no conceito de coevolução difusa (Janzen, 1980; Fox, 1981). A coevolução difusa pode ser uma importante força seletiva, gerando as defesas das plantas, e aumentando a diversidade de insetos e plantas (Strong et al., 1984).

Os mecanismos anti-herbivoria desenvolvidos pelas plantas compreendem as seguintes categorias: defesas mecânicas ou morfológicas (dureza da folha, tricomas), defesas químicas (compostos secundários) ou defesas bióticas (associação com outros organismos) (Coley & Aide, 1991). Uma das defesas bióticas mais conhecidas e estudadas é a associação com formigas (Beattie, 1985).

Em geral, formigas apresentam comportamento agressivo em relação a intrusos em uma área monopolizada por uma colônia ("comportamento de posse", Way, 1963). Este comportamento é claramente mais pronunciado nas proximidades do ninho e em fontes alimentares fixas. Assim, mutualismos com formigas devem ter evoluído com mais facilidade em plantas que ofereciam refúgios para nidificação, néctar extrafloral e corpúsculos alimentares,

bem como em insetos que secretam substâncias açucaradas, como alguns Homoptera e larvas de Lepidoptera (Janzen, 1966; Bentley, 1977a,b; O'Dowd, 1979; Atsatt, 1981b; Beckmann & Stucky, 1981; Messina, 1981; Fritz, 1983; Koptur, 1984; Heads & Lawton, 1985; Oliveira et al., 1987).

2 - Nectários extraflorais

Nectários são órgãos ou tecidos vegetais especializados, que secretam uma substância conhecida como néctar, composta por açúcares, aminoácidos, proteínas e outros compostos em pequenas quantidades (Elias, 1983). Nectários florais e extraflorais podem ser diferenciados tanto pela posição que ocupam na planta, quanto pela função que desempenham. Caspari (1848) distinguiu-os pela posição, qualificando como florais os nectários localizados em qualquer parte da flor, e extraflorais os localizados em estruturas vegetativas das plantas. Utilizando um critério funcional, Delpino (1875) chamou de nectários florais apenas aqueles diretamente envolvidos na polinização, sendo todos os outros denominados nectários extraflorais (NEFs), estando ou não localizados nas flores. O critério de Delpino é seguido neste estudo, devido a sua maior aceitação na literatura atual.

Embora seja amplamente aceito que himenópteros sejam os principais visitantes de NEFs, a função ecológica destas glândulas é controversa; duas correntes principais de idéias dominam esta controvérsia (ver Bentley, 1977a). Os "protecionistas" apoiam a idéia de que formigas visitantes de NEFs protegem a planta contra herbívoros. Os "exploracionistas", por outro lado, afirmam que as

formigas não exercem nenhuma influência sobre as plantas, e que os NEFs têm uma função puramente fisiológica. Diversas evidências suportam a hipótese "protecionista", (Bentley, 1976, 1977b; Keeler, 1977; Tilman, 1978; Inouye & Taylor, 1979), embora alguns estudos tenham também mostrado que a proteção por formigas pode não ocorrer (O'Dowd & Catchpole, 1983; Heads & Lawton, 1984; Heads, 1986; Rashbrook et al., 1992).

Dentre as formações vegetais estudadas, a abundância de plantas com NEFs varia de 0 a 80% dos indivíduos lenhosos em ambientes tropicais (Bentley, 1976; Keeler, 1979a; Morellato & Oliveira, 1991) e de 0 a 14% nas regiões temperadas (Keeler, 1979b, 1980). O cerrado apresenta uma alta proporção de plantas com nectários extraflorais, e sua abundância pode ultrapassar a 30% dos indivíduos lenhosos em algumas áreas (Oliveira & Leitão-Filho, 1987; Oliveira & Oliveira-Filho, 1991).

3 - O pequí do cerrado - Caryocar brasiliense.

O pequí, Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae), é uma das espécies mais típicas dos cerrados brasileiros, ocorrendo desde o Paraná até o sul do Pará (Prance & Freitas da Silva, 1973). Geralmente, os indivíduos do pequizeiro são maiores nos cerrados do planalto central que no Estado de São Paulo, onde a planta é geralmente de porte arbustivo (Barradas, 1972).

O pequí possui NEFs na face externa das sépalas de seus botões florais, e também nos bordos do limbo dos primórdios

foliares e folhas jovens. Em folhas adultas e velhas os NEFs não são funcionais e deixam de ser visitados por formigas (Oliveira, 1988). Os NEFs do pequi atraem mais de trinta espécies de formigas (Oliveira & Brandão, 1991). As formigas reduzem o nível de infestação de quatro das cinco espécies de herbívoros mais comuns do pequi (Oliveira, 1988), sendo uma destas espécies a borboleta Eunica bechina magnipunctata Talbot 1928 (Nymphalidae).

4 - O Gênero Eunica

O gênero Eunica Hübner, 1819, possui 45 espécies e 24 subespécies distribuídas por toda a região Neotropical, a vasta maioria ocorrendo na bacia amazônica e nos Andes (Jenkins 1990). Os machos são pretos ou marrons, geralmente com manchas ou áreas azul iridescente na superfície superior das asas (algumas vezes também com manchas brancas) e ocelos na superfície ventral das asas posteriores. As fêmeas são geralmente marrons com pintas brancas, e algumas poucas espécies possuem áreas com azul ou verde iridescente. Em algumas espécies, os machos possuem áreas com escamas androconiais nas asas (Barcant 1970, DeVries 1987, Jenkins 1990). Os adultos de algumas espécies são de difícil captura. As fêmeas são raras nas coleções, em algumas espécies até desconhecidas (como E. violetta, Jenkins, 1990).

O gênero Eunica pertence à subfamília Eurytelinae, tribo Epicaliini e subtribo Eunicina, junto com os gêneros Cybdelis e Sallya (Jenkins 1990, Otero 1990). O gênero africano Sallya é muito próximo à Eunica, considerado como gênero irmão deste último, mas algumas diferenças fundamentais de genitálias e

plantas hospedeiras mantêm os dois gêneros distintos (Jenkins 1990).

As plantas hospedeiras são conhecidas apenas para oito espécies do gênero. Larvas de Eunica foram encontradas em plantas da família Euphorbiaceae (4 gêneros), Burseraceae (2 gêneros), Rutaceae (1 gênero) e Caryocaraceae (1 gênero) (Müller 1886, Dyar 1912, Biezanko 1949, d'Araújo e Silva et al. 1968, Barcant 1970, DeVries 1986, 1987, Ackery 1988, Jenkins 1990, Oliveira & Freitas 1991).

As larvas conhecidas das oito espécies de Eunica possuem escolos em todos os segmentos do corpo, além de um par de escolos cefálicos (ausentes em E. monima) (Jenkins 1990). O comportamento e biologia das larvas são muito pouco conhecidos. Eunica monima possui larvas gregárias (Jenkins 1990), e E. margarita dobra folhas de Sebastiana formando um local provavelmente protegido de predadores (Biezanko 1949). Eunica mira e E. malvina se alimentam em inflorescências de Mabea occidentalis, e E. mira tece uma teia ao redor da flor em que se alimenta (DeVries, 1987).

Eunica bechina magnipunctata Talbot, ocorre no sudeste do Brasil (Jenkins 1990), onde é comum nos cerrados do Estado de São Paulo (Oliveira 1988). As larvas se alimentam de folhas do pequi (Caryocar brasiliense), e são habitualmente atacadas pelas formigas que visitam os nectários da planta (Oliveira, 1988). O estudo da biologia de E. bechina (Freitas & Oliveira, 1994), revelou pistas importantes sobre a evolução das interações entre formigas e larvas de Lepidoptera, como estratégias de escape de predadores e função de estruturas construídas pelas larvas.

5 - Borboletas vs. formigas

De maneira geral, pode-se reconhecer dois tipos de interações entre formigas e larvas de lepidópteros, aqui denominadas "positivas" e "negativas".

As interações "positivas", englobam os casos onde as larvas convivem com as formigas, protegidas ou não por estas. As larvas possuem órgãos que secretam substâncias adocicadas, recolhidas pelas formigas. Existem duas hipóteses para explicar a presença destes órgãos: a "mutualística", sugerindo que as formigas protegem as larvas contra predadores e parasitóides em troca da secreção adocicada, e a da "conciliação", frisando que as substâncias são produzidas apenas com objetivo de evitar a predação das larvas pelas formigas (DeVries, 1991). Estas interações "positivas" com formigas são encontradas principalmente em larvas das famílias Lycaenidae e Riodinidae (Callaghan, 1977, 1982, 1986; Atsatt, 1981a; Pierce & Mead, 1981; Cottrel, 1984; DeVries, 1984; Pierce, 1984; Pierce & Elgar, 1985; Pierce & Easteal, 1986; DeVries, 1991; Robbins, 1991).

Interações "negativas" incluem os casos onde as larvas são atacadas pelas formigas que visitam os NEFs de plantas (Laine & Niemelä, 1980; Heads & Lawton, 1985; Costa et al. 1992; Oliveira, 1988). Como resultado destas interações, larvas de lepidópteros apresentam diversos mecanismos para se manterem nas plantas, a despeito da presença de formigas. Algumas das estratégias de proteção mais comumente empregadas por estas larvas estão discutidas em Heads & Lawton (1985), Oliveira (1988), Oliveira & Freitas (1991), Freitas (1993) e Freitas & Oliveira

(1994). Algumas larvas de borboletas constroem uma estrutura muito particular com as fezes unidas por seda em forma de uma fina nervura na borda das folhas onde se alimentam. Estas estruturas são conhecidas na literatura lepidopterológica como "frass chains" (ver em DeVries, 1984) e aqui chamadas de "pontes de fezes". Ainda que a função destas pontes não tenha sido testada experimentalmente até o momento, sua utilidade já foi relacionada ao escape de predadores, especialmente formigas (DeVries, 1984; Freitas & Oliveira, 1994).

Objetivos

O presente estudo teve como objetivos descrever a biologia de Eunica bechina e investigar as relações biológicas entre adultos e larvas desta borboleta e as formigas presentes na sua planta hospedeira, Carvocar brasiliense.

As seguintes questões foram investigadas:

- (1) Larvas de E. bechina possuem mecanismos de defesa contra ataques de formigas que forrageiam no pequí?
- (2) Formigas destróem ou removem os ovos da borboleta?
- (3) Borboletas adultas evitam visualmente as plantas com formigas?
A visitação das formigas na planta afeta este comportamento?
- (4) A ocupação por formigas influencia a sobrevivência das larvas na planta hospedeira? A sobrevivência das larvas está relacionada com a visitação das formigas?
- (5) A vulnerabilidade à predação por formigas está relacionada ao tamanho larval?

(6) As pontes de fezes construídas pelas larvas são um refúgio eficiente contra a predação por formigas na planta hospedeira?

A primeira questão foi respondida com a investigação da biologia de E. bechina. As demais questões foram respondidas através de experimentos controlados no campo (ver Apêndice 1).

MATERIAL E MÉTODOS

1 - Área de estudo

O estudo foi realizado em vegetação de cerrado, no município de Itirapina, interior de São Paulo (22°15'S, 47°49'W). A precipitação média anual da região é de 1425mm e a temperatura média anual é 21°C (Setzer, 1949). Segundo a classificação de Köppen, a região de Itirapina apresenta clima tipo Cwa, do tipo mesotérmico de inverno seco. A estação seca é pronunciada (Figura 1), resultando em forte sazonalidade nos ciclos de vida dos insetos da região. A vegetação enquadra-se na categoria de cerrado sensu stricto de Goodland (1971). Arbustos de pequi são abundantes em toda a área de estudo, ocorrendo isolados ou em grupos, formando moitas densas (Oliveira, 1988).

2 - Biologia de Eunica bechina

Os ovos foram coletados no campo, sobre arbustos de Caryocar brasiliense, e trazidos para o laboratório para o acompanhamento do desenvolvimento larval. As larvas foram mantidas separadamente em copos plásticos cobertos com tela, sendo as observações e a troca de alimento feitas diariamente na parte

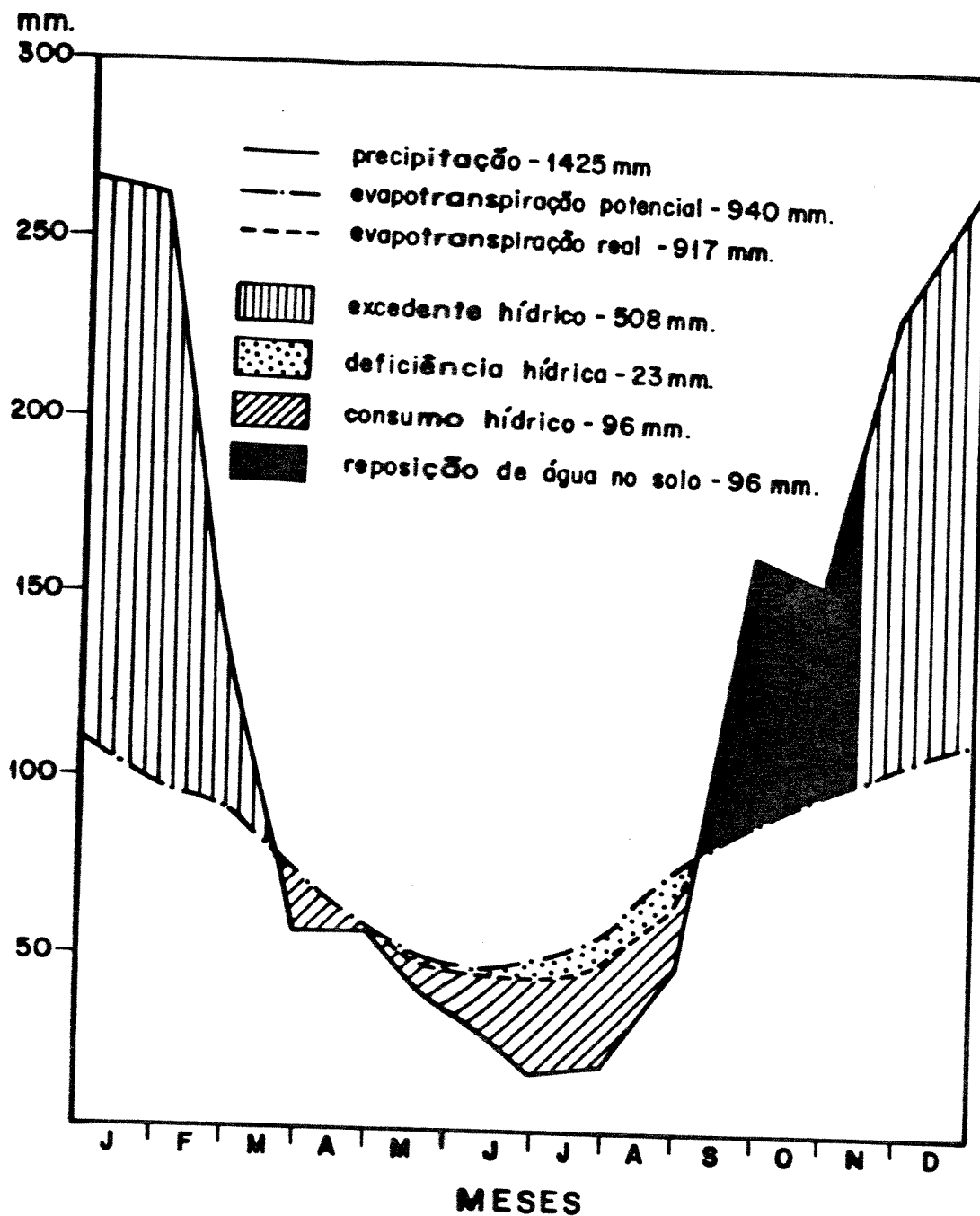


Figura 1 - Diagrama climático da Estação Experimental de Itirapina, baseado em médias mensais de temperatura e precipitação referentes ao período de 1958 a 1968 (extraído de Giannotti, 1988).

da manhã. As larvas foram alimentadas com folhas frescas de C. brasiliense. Os ovos e as cápsulas cefálicas das larvas foram medidos em microscópio óptico, com ocular micrométrica calibrada para cada objetiva. As medidas dos ovos correspondem à altura e diâmetro, e as medidas das cápsulas cefálicas correspondem à distância entre os dois grupos de ocelos (como em Freitas 1991, 1993). O comprimento dos escolos cefálicos também foi medido. O comportamento das larvas em cada estadio foi observado e registrado. Todos os estadios foram descritos e fotografados. As cápsulas cefálicas foram coletadas e estão depositadas na coleção do autor. Observações adicionais do comportamento das larvas e desenvolvimento foram feitas no campo.

Para investigar a preferência por locais de oviposição de E. bechina, 27 arbustos de Carvocar (altura 35-150 cm; \bar{x} =62,33 cm; s =22,8 cm; cv =36,6%) foram vistoriados durante 8 horas ao longo de um transecto de 700m, para censos do número de ovos. Para cada ovo encontrado foram anotados a altura e o local na planta em que este estava situado. Na montagem dos experimentos seguintes, os mesmos dados foram tomados sempre que um ovo foi encontrado.

3 - Interação entre Eunica bechina e formigas

3.1 - Montagem dos pares experimentais

As plantas para os experimentos foram marcadas no campo (a altura variava de 20 a 130 cm.), e um par de ramos em cada planta foi selecionado para a preparação dos pares experimentais.

Todos os pares foram montados entre 0730 e 0900 h, horário em que as formigas diurnas ainda não estavam muito ativamente patrulhando os ramos de pequí, e a manipulação não afetava a visitação das mesmas entre as 0900 e 1600 h.

Todos os experimentos foram pareados, e as características dos ramos de um mesmo par foram igualadas o máximo possível. Cada par experimental foi formado por dois ramos da mesma planta, de semelhante tamanho, semelhante número de folhas e estado fenológico semelhante. Somente as folhas novas foram deixadas nos ramos, uma vez que estas são preferidas pelas larvas de Eunica como alimento (cf. Oliveira & Freitas, 1991). Algumas vezes, o número de folhas de um dos ramos foi igualado ao do outro pela retirada de folhas. Ramos da planta hospedeira também foram cortados para igualar os pares.

Os ramos "tratamento" receberam um "anel" completo de Tanglefoot (Tanglefoot Co., Michigan, USA), uma resina que impede o acesso de formigas à planta. A resina foi aplicada a aproximadamente 10 cm da base do ramo, formando um anel completo em torno do ramo da planta. Nos ramos "controle", a resina foi aplicada em apenas um lado do ramo, de modo que as formigas tivessem livre acesso aos ramos. A decisão sobre qual seria o ramo controle e o ramo tratamento de cada par foi feita através de sorteio. Em geral, cada par de ramos de pequí foi usado apenas uma vez, devido a rápida mudança de estado fenológico destes de uma semana para outra.

3.2 - Censos de formigas

A visitação das formigas nos ramos controle de C. brasiliense foi avaliada em seis censos, todos feitos entre as 1000 e 1430 h do mesmo dia (período que compreendia o pico de oviposição de fêmeas de E. bechina) em cada sessão experimental. Cada censo de todos pares experimentais durava entre 20 e 30 min (tempo necessário para percorrer todas os pares experimentais em um dado dia). Um ramo foi considerado como tendo baixa visitação de formigas quando o valor médio foi menor ou igual a 0,5 formigas/planta, e foi considerada como tendo alta visitação de formigas quando este valor foi maior que 0,5 formigas/planta. Devido ao fato de que geralmente havia uma e raramente duas formigas por ramo em cada censo, valores maiores que 0,5 indicam que existiam formigas na planta mais de 50% das vezes em que o ramo foi vistoriado. O valor escolhido para discriminar alta e baixa visitação de formigas (0,5 formigas/planta) coincide com o valor escolhido por Smiley (1986) em seu estudo com Heliconius (Nymphalidae) e formigas, em Passiflora.

Como muitas vezes o número de formigas patrulhando as folhas de C. brasiliense foi baixo, alta visitação por formigas (nos ramos controle) foram provocadas adicionando-se 2-3 gotas de mel diluído a 1:1 (veja Rashbrook et al., 1992). O mesmo foi feito nos ramos tratamento para cancelar os efeitos de atração desigual de vespas parasitas e predadoras (Leius, 1960), bem como de fêmeas das borboletas. Testes preliminares mostraram que ramos com esta solução acucarada tinham significativamente mais formigas do que ramos sem esta solução ($\bar{x} = 0,92$ formigas, $SD = 0,99$, $n=41$

em ramos com mel contra $\bar{x} = 0,49$ formigas, SD = 0,86, n=41 em ramos sem mel; P=0,007) Um levantamento detalhado da fauna de formigas que visita C. brasiliense foi feito por Oliveira & Brandão (1991).

3.3 - Remoção de ovos por formigas

Para este experimento, foram escolhidos pares de ramos que já contivessem ovos de E. bechina. O número de ovos em cada ramo do par foi igualado removendo-se ovos de qualquer um dos ramos. A posição da cada ovo foi marcada com uma caneta de retroprojeter (insolúvel em água), para que se pudesse diferenciar os ovos pré-existentes daqueles postos durante o experimento. Os ramos foram deixados sem manipulação por um período de 24 h, após o qual foram revistados para recontagem dos ovos. Este experimento foi realizado em alta visitação de formigas, provocada por adição de mel em ambos os ramos de cada par.

3.4 - Influência de formigas no comportamento de oviposição de Eunica bechina

O comportamento de oviposição de E. bechina em C. brasiliense foi testado em alta e baixa visitação de formigas. Antes da montagem dos pares, os ramos foram cuidadosamente vistoriados e todos os imaturos (ovos e larvas) foram retirados das folhas. Os pares foram deixados sem manipulação por um período de 24h, após o qual foi anotado o número de ovos que havia em cada ramo. Para testar se as fêmeas percebem visualmente e evitam ramos infestados por formigas, foram usados objetos de

borracha preta semelhantes a formigas (tratamento) e em forma de círculos (controle) (Figura 2). Os objetos eram de tamanho semelhante (1 cm) e foram colados com esmalte incolor (insolúvel em água) em número de dois em cada ramo de pequi. Somente neste caso, ambos os ramos de cada par experimental possuíam uma barreira de Tanglefoot impossibilitando a subida de formigas aos ramos.

3.5 - Efeito das formigas na mortalidade das larvas

Este experimento também foi feito em alta e baixa visitação de formigas. Os pares de ramos foram montados com igual número de larvas (1° e 2° estádios). Só foram escolhidos aqueles que já possuíam larvas bem estabelecidas em suas pontes como ramos controle. A recontagem das larvas em ambos os ramos experimentais foi efetuada após um período de 24 h.

3.6 - Comportamento das larvas de Eunica bechina e interação com formigas

O comportamento das larvas de Eunica frente a formigas foi investigado através de encontros naturais e provocados nos próprios arbustos de C. brasiliense. Os encontros foram provocados removendo as lagartas das suas pontes de fezes e colocando-as próximas a diferentes espécies de formigas que patrulhavam os ramos de Carvocar. Larvas de diferentes tamanhos foram colocadas em folhas e botões de arbustos ocupados por formigas. A reação das lagartas e das formigas foram observadas e registradas em sessões intermitentes de 15 a 30 minutos. As

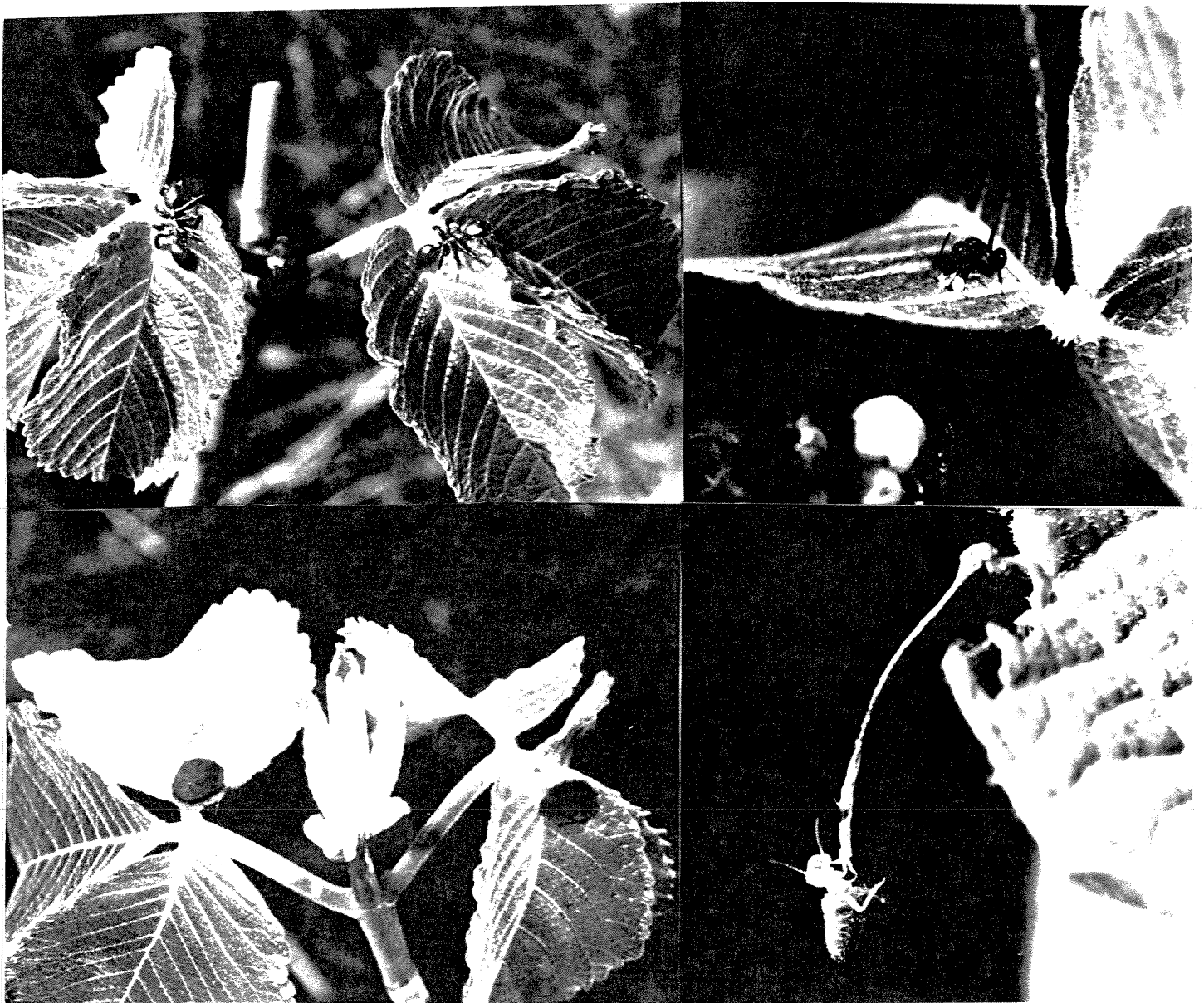


Figura 2 - Ramos com formigas pretas de borracha (esquerda acima) e com círculos pretos de borracha (esquerda abaixo), usados no experimento de discriminação visual por fêmeas de *E. bechina*. Cupim colado na folha de *C. brasiliense* (direita acima) e cupim colado em uma ponte abandonada de larva de *E. bechina*. (5° estágio) (direita abaixo)

larvas foram separadas em três categorias de tamanho: (1) menos de 6 mm (1° e 2° estádios); (2) de 6 a 20 mm (3° e 4° estádios); e (3) mais de 20 mm

3.7 - Eficiência das pontes de fezes como refúgio contra predação

A eficiência das pontes de fezes construídas pelas larvas de E. bechina como refúgio contra predação por formigas, foi avaliada utilizando operários do cupim Armitermes euamignatus Silvestri como iscas vivas para formigas (Jeanne, 1979; Oliveira et al. 1987; Bentley & Benson, 1988). Os cupins foram colados, pelo dorso, com uma gota de esmalte de unha, na ponta das pontes abandonadas e sobre folhas de pequí (Figura 2). Em cada planta, apenas um cupim foi colocado em cada local (ponte abandonada e folhas), sempre em folhas diferentes. A remoção das iscas pelas formigas, em ambos os locais da planta, foi monitorada simultaneamente durante 10 min. Algumas plantas foram revistoriadas algumas horas depois de concluídos os experimentos.

RESULTADOS

1 - Biologia de Eunica bechina

Descrição dos estágios imaturos.

-Ovo (Figura 3A): amarelado, cônico e achatado no ápice; com 12 a 14 estrias longitudinais e 10 a 12 estrias transversais. Altura média de 0,76 mm (sd=0,03 mm; n=15) e diâmetro médio de 0,72 mm (sd=0,06 mm; n=15). As larvas eclodem cinco dias após a oviposição (n=5).

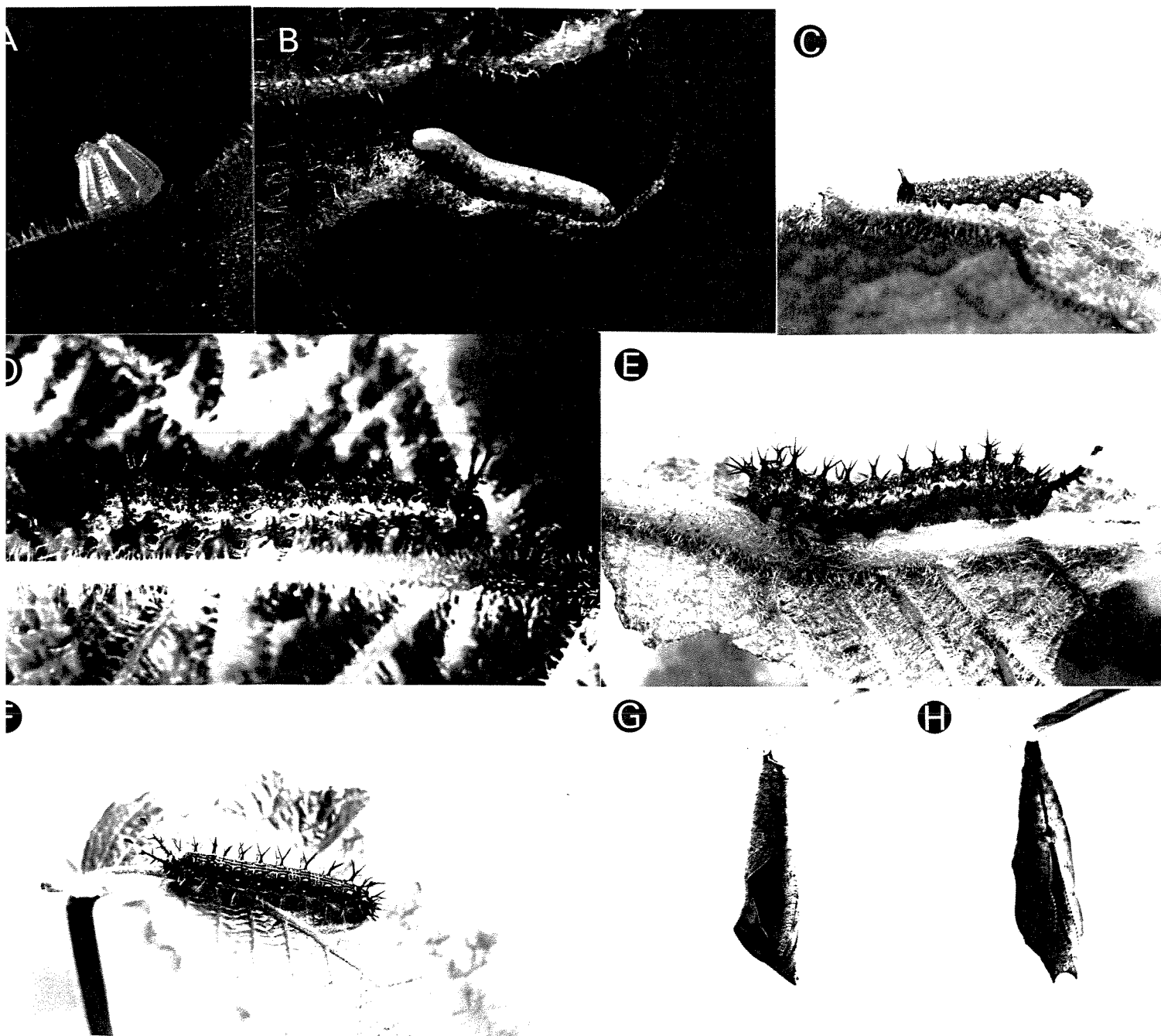


Figura 3 - Estágios imaturos de Eunica bechina. ovo (A), larva de primeiro estágio (B), larva de segundo estágio (C), larva de terceiro estágio (D), larva de quarto estágio (E), larva de quinto estágio (F), pupa (lateral, G e ventral, F).

-Larva de primeiro estágio (Figura 3B): cabeça marrom transparente, corpo amarelo translúcido, mudando para vermelho claro (cor das folhas novas do Pequi) após se alimentar (devido ao conteúdo intestinal evidenciado sob a cutícula), pernas e propernas amarelo translúcidas; tamanho máximo de 3 mm; largura média da cápsula cefálica 0,42 mm (sd=0,02 mm; n=16), duração média de 2,6 dias (sd=0,54 dias; n=47). A distribuição das setas na larva de primeiro estágio é ilustrada na Figura 4A.

-Larva de segundo estágio (Figura 3C): cabeça preta com dois escolos curtos e rombos (um em cada epicrânio); corpo marrom claro com curtos espinhos cônicos; comprimento máximo de 6 mm, largura média da cápsula cefálica 0,67 mm (sd=0,06 mm; n=30); comprimento médio dos escolos cefálicos 0,33 mm (sd=0,05 mm; n=30), duração média de 1,5 dias (sd=0,59 dias; n=46).

-Larva de terceiro estágio (Figura 3D): Cabeça preta com manchas brancas e dois longos escolos cefálicos divergentes armados com espinhos acessórios na região mediana e terminando distalmente em uma clava coroada por espinhos curtos; corpo marrom escuro com diversos espinhos; comprimento máximo de 12 mm; largura média da cápsula cefálica 1,26 mm (sd=0,06 mm; n=43); comprimento médio dos escolos cefálicos 2,36 mm (sd=0,20 mm; n=43); duração média de 2,4 dias (sd=0,75 dias; n=44).

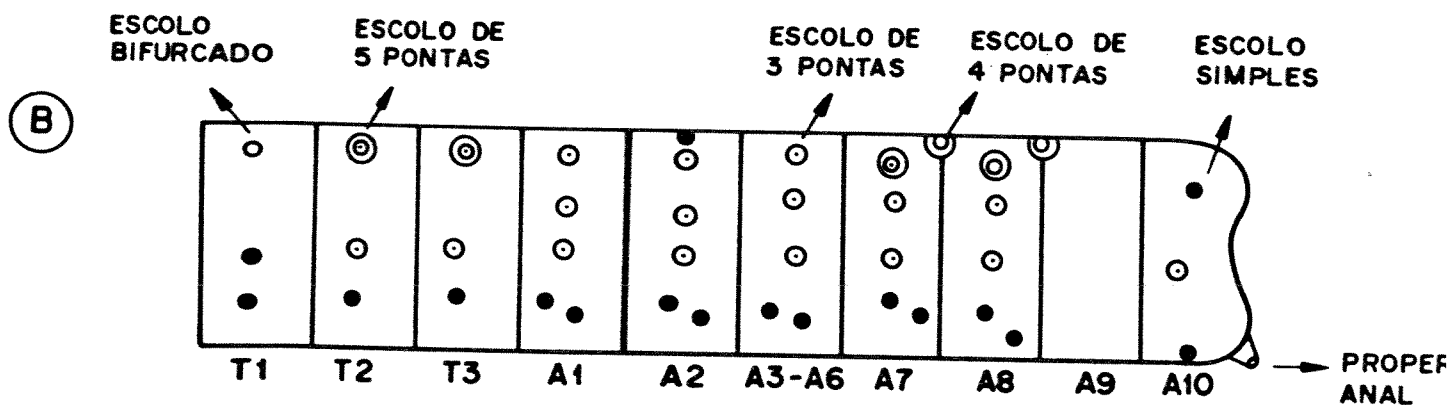
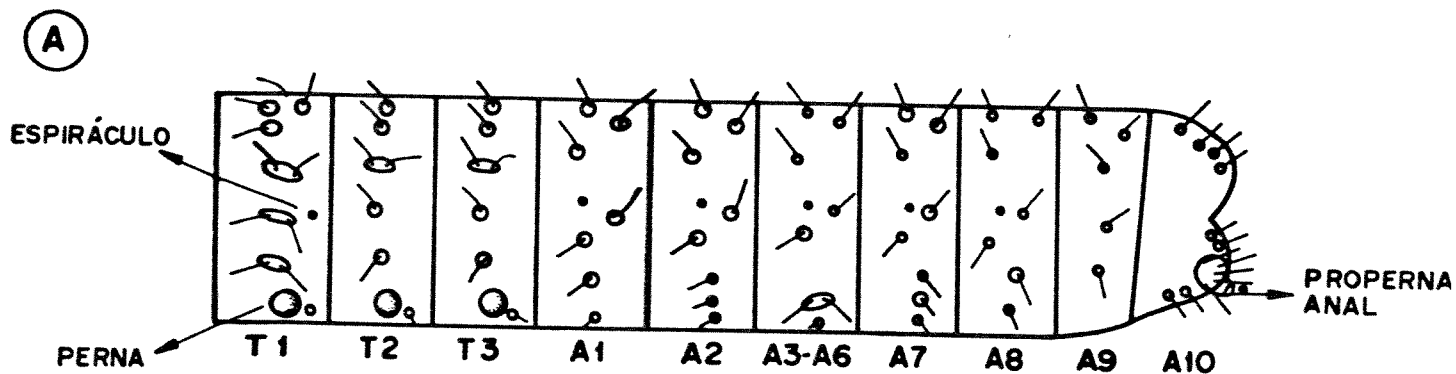


Figura 4 - Quetotaxia da larva de primeiro estágio de *Eunica bechina* (A). Distribuição dos escolos na larva de quinto estágio (B). O escolo subdorsal no segmento T3 é pouco maior que no T2. O escolo simples dorsal no segmento A2 é geralmente ausente. Muitas larvas apresentam os escolos dorsais dos segmentos A7 e A8 com cinco pontas.

-Larva de quarto estágio (Figura 3E): cabeça como no terceiro estágio, corpo marrom escuro com duas estrias laterais marrom claras; comprimento máximo de 20 mm; largura média da cápsula cefálica 1,95 mm (sd=0,06 mm; n=36); comprimento médio dos escolos cefálicos 4,36 mm (sd=0,09 mm; n=36); duração média de 3,7 dias (sd=1,47 dias; n=33).

-Larva de quinto estágio (Figura 3F): cabeça como no quarto estágio; corpo marrom, dorso marrom escuro com linhas e faixas brancas, região ventral variando de amarelo para laranja ou vermelho, pernas marrom escuras e propernas vermelhas (exceto o par anal, que é preto brilhante), espinhos do corpo pretos com pontos vermelhos e amarelos. A distribuição dos escolos no corpo da larva de quinto estágio é ilustrada na Figura 4B. Comprimento máximo de 40 mm; largura média da cápsula cefálica 3,28 mm (sd=0,10 mm; n=9); comprimento médio dos escolos cefálicos 6,62 mm (sd=0,30 mm; n=9); duração média de 6,33 dias (sd=1,77 dias; n=12). A prepupa adota postura curvada em forma de "J", fixada ao substrato pelo par de pernas anais e abundante seda. Não se percebe grande modificação no padrão geral de coloração.

-Duração total do período larval: \bar{x} =18,45 dias; SD=4,98; n=11.

-Pupa (Figuras 3G, H): verde, arroxeadas ou amareladas, na maioria das vezes mudando para marrom ou cinza depois de um ou dois dias (algumas permanecem verdes durante todo o período); espiráculos

marrom claros e pouco conspícuos; uma indentação dorsal separa o tórax do abdome. Segmentos abdominais móveis; comprimento médio (cremáster até ponta da região cefálica) de 22 mm (sd=1,5 mm, n=11), duração média de 8,7 dias (sd=1,35 dias, n=18).

A razão sexual dos adultos obtidos em laboratório (13 machos e 9 fêmeas), pode ser considerada de 1:1 (teste Qui quadrado; $\chi^2=0,72$; $p > 0,20$; $df=1$).

2 - História natural

As fêmeas de Eunica bechina põem ovos isolados em arbustos de Carvocar brasiliense entre as 1000 e 1400 h. As fêmeas em geral circundavam em vôo a planta durante alguns minutos, muitas vezes pousando em plantas adjacentes antes de efetuar a oviposição na planta escolhida. O tempo gasto por uma fêmea ovipositando é de pouco mais de 3 segundos, e nunca foi observado formigas perseguindo as fêmeas durante a oviposição. De um total de 141 ovos coletados em Carvocar em dois dias de novembro de 1991, a grande maioria foi encontrada em folhas jovens, e menos frequentemente em brotos apicais, pecíolos, folhas maduras e ramos (Tabela 1). Esta tendência foi observada ao longo de todos os três anos de estudo. A distribuição vertical dos ovos nas plantas variou de 3 a 150 cm acima do solo ($\bar{x}=60,5$ cm; $sd=44,8$ cm; $n=141$). A altura dos ovos foi positivamente correlacionada com a altura da planta em que este se encontrava ($r=0,6528$). Das 27 plantas vistoriadas, 22 (81%) estavam no sol direto, e 5 (19%) estavam em local um pouco sombreado. Dadas as condições da vegetação na área de estudo, não é possível avaliar se existe uma preferência por sol ou sombra, pois a grande maioria

Tabela 1 - Porcentagens de ovos de Eunica bechina encontrados em diferentes partes de Caryocar brasiliense.

locais	folha jovem	gemas	peciolo	ramos	folhas maduras
N	123	14	2	1	1
%	87,2	9,9	1,4	0,7	0,7

das plantas estava sob sol direto.

As lagartas comem parte do córion após a eclosão e alimentam-se preferencialmente de folhas novas de Carvocar. Ainda que larvas de Eunica sejam vistas em Carvocar de setembro a janeiro (estação chuvosa), o maior nível de infestação ocorreu de setembro a outubro, quando a maioria das folhas ainda eram jovens, macias e de coloração vermelha. Larvas de primeiro a quarto estádios constroem pontes de fezes, nas quais repousam grande parte do tempo (Figura 5). Apenas uma pupa foi encontrada em C. brasiliense, indicando que as larvas abandonam a planta hospedeira antes de empuparem. Nas criações em laboratório foi notado que as larvas de quinto estágio deslocam-se muito pelos frascos antes de se fixarem ao substrato. Os adultos de E. bechina são facilmente vistos no campo, voando a 2 ou 3 metros de altura. Foram observadas diversas interações agonísticas entre machos de Eunica, indicando algum tipo de territorialidade. Estas interações consistiam em curtas perseguições em vôo quando um macho passava a menos de 5 m de um outro macho pousado em um ramo qualquer. Após a perseguição, o perseguidor voltava à posição original, no mesmo ramo em que se encontrava antes do confronto. Os machos foram observados alimentando-se de seiva fermentada em caules de árvores, e provavelmente são atraídos por frutas podres e areia úmida (K. S. Brown, com. pess.), como no caso de outras espécies de Nymphalidae (DeVries 1988).

3 - Influência de formigas na biologia de Eunica bechina

3.1 - Comportamento defensivo das larvas de E. bechina

O comportamento das larvas de Eunica revela alguns padrões interessantes, diversos deles aparentemente relacionados com estratégias de escape ao ataque dos predadores (principalmente formigas). Observações preliminares no campo mostraram que alguns destes comportamentos foram desencadeados após encontros entre larvas de E. bechina e formigas. Nestes casos, observações adicionais foram feitas para se constatar havia relação entre a apresentação de um dado comportamento e o ataque por formigas.

Construção da ponte de fezes

Larvas de 1° ao 4° estágio constróem pontes de fezes a partir da margem das folhas de C. brasiliense (Fig. 5). Esta estrutura é construída pela larva recém eclodida assim que esta começa a se alimentar, consistindo de pelotas fecais sucessivas unidas por seda produzida pela larva. Esta estrutura avança para fora da folha da planta; a larva repousa nela, saindo apenas para se alimentar na base da folha (Figura 5). A larva permanece imóvel na ponta desta estrutura quando percebe a aproximação de uma formiga (Figura 5). A formiga desiste de escalar a ponte após algumas tentativas para alcançar a larva (veja também Figura 6). Esta sequência de buscar refúgio na ponta das pontes de fezes foi observada principalmente em larvas de 1° e 2° estágio de Eunica bechina. Larvas de 1° e 2° estádios foram encontradas mesmo em plantas que possuíam formigas Azteca sp. nidificando em seus ramos

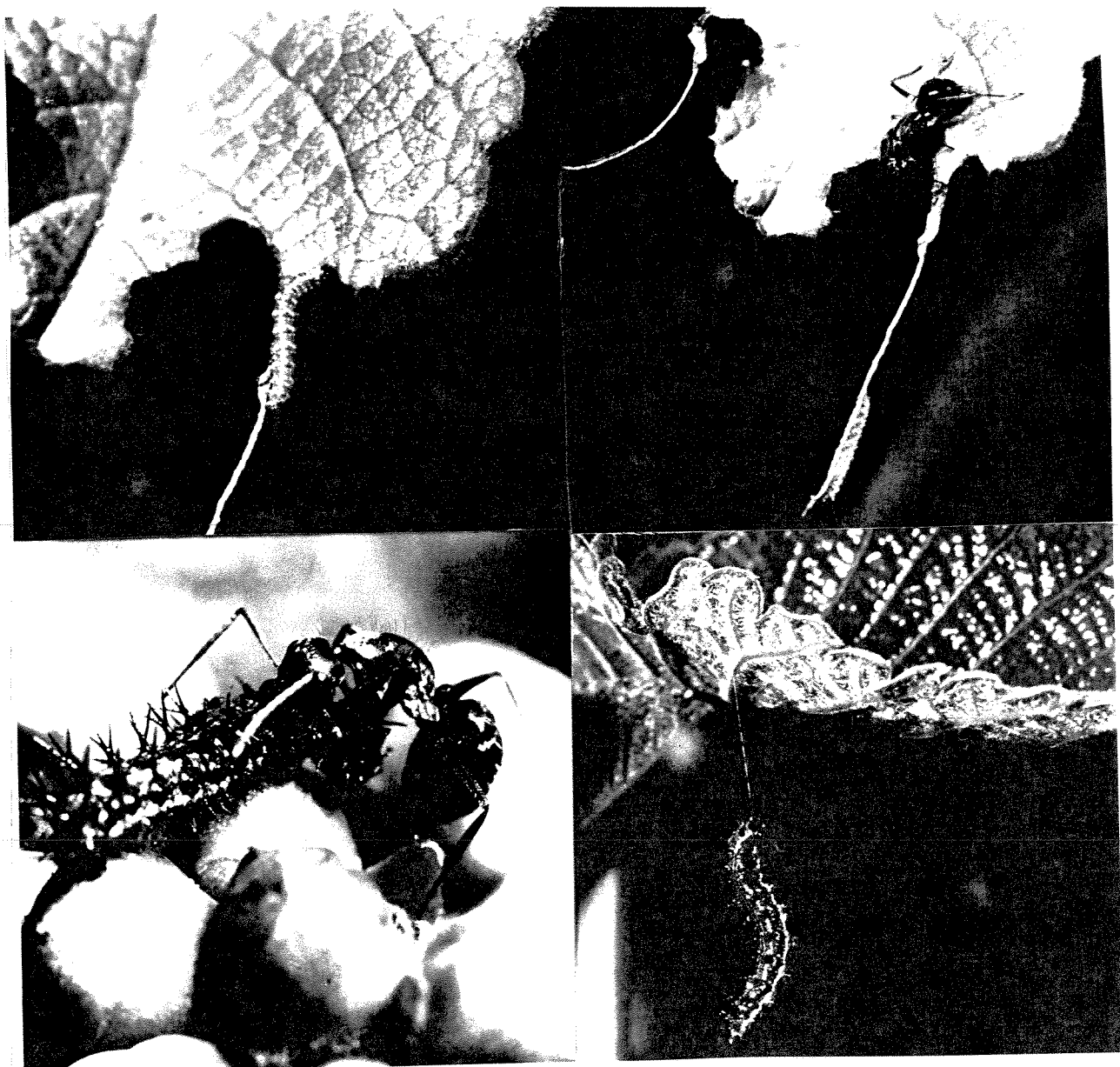


Figura 5 - Lagarta de segundo estágio de *E. bechina* antes (acima a esquerda) e depois (acima a direita) da aproximação de uma formiga na folha na qual está estabelecida. Operária de *Camponotus* aff. *blandus* predando uma larva de terceiro estágio (abaixo a esquerda). Larva de terceiro estágio de *E. bechina* pendurada por um fio de seda (abaixo a direita).

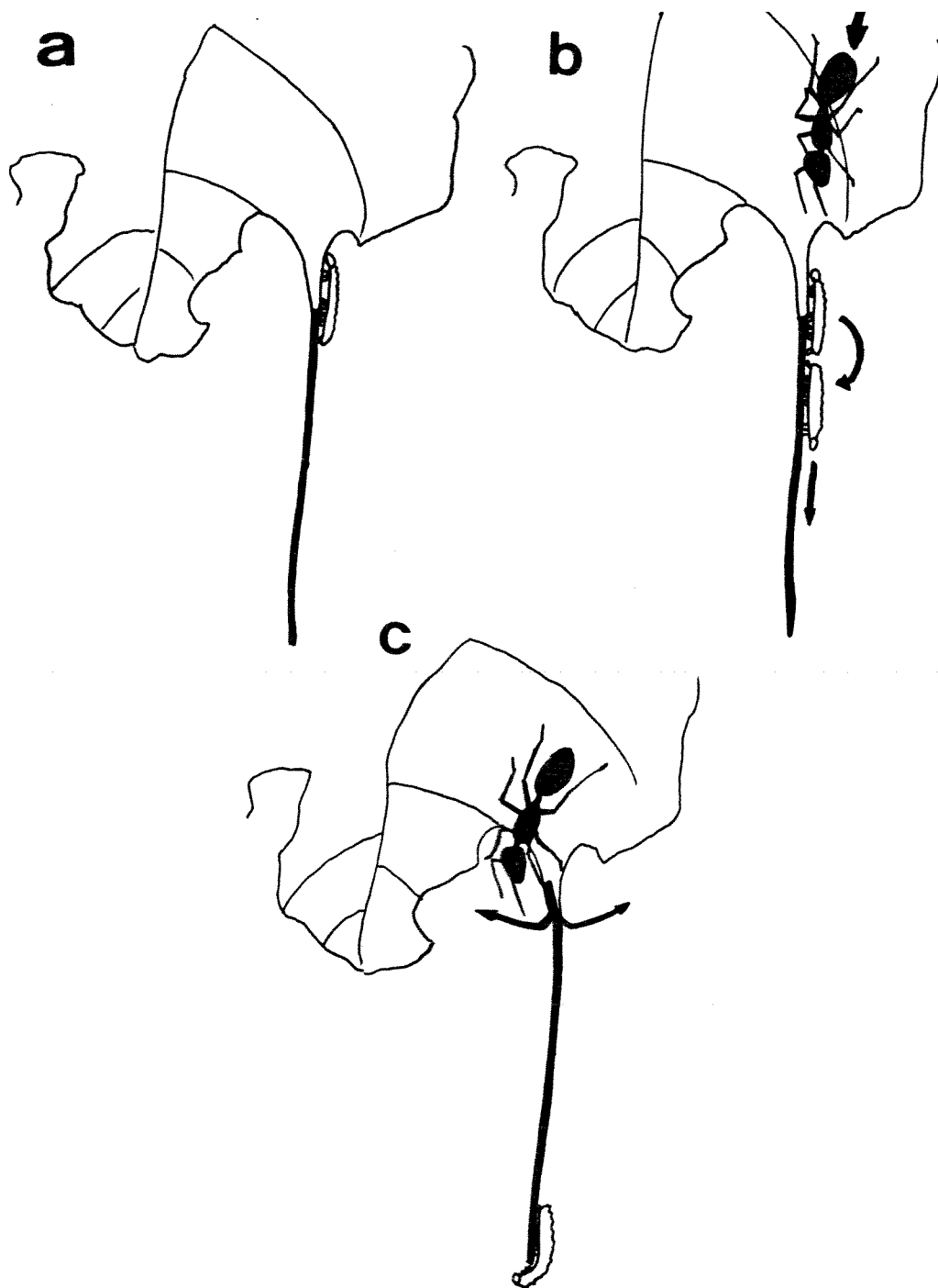


Figura 6 - Esquema mostrando a seqüência comportamental de fuga para a ponte de fezes após a aproximação de uma formiga. Larva se alimentando na borda de uma folha (a). Após a aproximação de uma formiga, a larva vira 180° apoiada nas pernas anais e foge para a extremidade da ponte (b), onde fica imóvel até que esta vá embora (c). A formiga ainda tenta, sem sucesso, subir pela ponte.

ocos, mostrando que estas estruturas podem ser efetivas como refúgio contra predação mesmo no caso de formigas agressivas e nas proximidades de seus ninhos. No entanto, aparentemente as larvas não conseguiam permanecer nestas plantas após o 3º estágio.

Pendurar-se por um fio.

Observações no campo revelaram que as larvas podem se jogar da planta quando molestadas por formigas (mordidas ou perseguidas repetidamente), ficando penduradas por um fino fio de seda (Figura 5). A larva só volta a subir na folha alguns minutos (até 20 min, Oliveira, 1988) após o ataque pela formiga. Enquanto suspensas, as larvas ficam presas pela região oral, voltando à folha com aparente reingestão do fio de seda secretado.

Rolar com o corpo.

Do mesmo modo que na situação anterior, larvas molestadas por formigas podem rolar vigorosamente o corpo até saírem da folha, caindo no chão ou pendurando-se por um fio. Muitas vezes, as larvas caem com formigas ainda presas em seu corpo. Nestes casos, a larva acaba caindo no chão mesmo se a princípio estivesse suspensa por um fio. Em geral, no chão as larvas conseguiam se livrar das formigas. O comportamento de rolar até cair da planta é mais comum em larvas de últimos estágios em relação às dos primeiros estágios (Tabela 2).

Tabela 2 - Resposta comportamental de "rolar da planta" em larvas de diferentes estádios de *E. bechina*.

estádio	total de encontros	total pulando	%
1° e 2°	26	1	4
3° e 4°	47	7	14
5°	26	10	38

Agitar a região frontal do corpo.

Larvas de Eunica agitam vigorosamente a porção anterior do corpo quando molestadas por formigas. Em algumas situações, este comportamento pode causar o lançamento da formiga para fora da planta, ou a desistência temporária de predação ou remoção da larva. Em geral este comportamento elicitata ataques adicionais por parte das formigas, principalmente as que recrutam muitas operárias, como formigas do gênero Azteca.

Regurgitar.

Grande parte das lagartas de E. bechina regurgita após poucos investidas ou mordidas de formigas. Em geral a lagarta volta-se em direção à formiga e regurgita sobre o corpo desta. Logo após receberem o regurgitado no corpo, as formigas molhadas pelo fluido mostram uma perturbação intensa (andando erraticamente e tremendo o corpo), e limpam conspicuamente as mandíbulas. Em lagartas maiores este comportamento mostrou-se mais eficiente, e algumas formigas morreram minutos após serem embebidas com este fluido.

3.2 - Resultados experimentais

A presença de formigas não influenciou a taxa de remoção de ovos de E. bechina das plantas. A remoção tanto nos ramos controle (n=2 ovos removidos) como nos ramos tratamento (n=3 ovos removidos) foi negligível. Os resultados deste experimento confirmaram observações preliminares que indicavam que as formigas não mostravam interesse nos ovos de E. bechina. De fato, várias

vezes foram observadas formigas de várias espécies andando ao lado ou sobre os ovos sem nenhuma resposta em relação a estes.

A oviposição por fêmeas de *E. bechina* foi influenciada negativamente pela presença de formigas, mas somente em plantas com alta visitaçãõ de formigas (Tabela 3); em plantas com baixa visitaçãõ de formigas as diferenças não foram significativas.

Os experimentos com formigas de borracha mostraram que as borboletas evitam ovipor em plantas com duas formigas (alta visitaçãõ) (Tabela 3), provavelmente por detecçãõ visual.

A mortalidade larval foi fortemente influenciada pela visitaçãõ de formigas nas plantas, sendo significativa apenas em alta visitaçãõ por formigas (Tabela 3).

A eficiência das formigas em remover ou matar as larvas de *E. bechina* diminuiu com o aumento do tamanho das larvas (Figura 7), sendo que larvas de último estágio não foram mortas por formigas. Duas espécies de *Camponotus* (*C. crassus* e *C. aff. blandus*) e uma espécie de *Azteca* foram as mais agressivas. As formigas do gênero *Camponotus*, de grande porte, subjagam e carregam sozinhas as lagartas (Figura 5), ao passo que as pequenas *Azteca* recrutam várias operárias para ajudar na remoçãõ da presa.

As pontes construídas pelas lagartas são um refúgio efetivo contra a predaçãõ por formigas (Figura 5, 6). A proporçãõ de cupins removidos das folhas (20 de 30 iscas) ultrapassou em muito a daqueles colocados nas pontas das pontes de fezes construídas pelas larvas (3 de 30 iscas) ($P < 0,001$; $DF = 1$; teste G). Alguns cupins foram observados ainda vivos colados na ponta das pontes de fezes após 2 a 3 horas de concluídos o experimento.

Tabela 3 - Experimentos de campo relativos à interação entre Eunica bechina e formigas em Caryocar brasiliense.

Condição do ramo	Média do n° de ovos \pm 1 SD		
	Controle (N=24)	Tratamento (N=24)	Significância da diferença *
Baixa visitaçã de formigas	0,96 \pm 0,96	1,46 \pm 1,53	P=0,3213 NS
Alta visitaçã de formigas	0,58 \pm 0,88	1,67 \pm 1,09	P=0,0002

	Formigas (N=15)	Círculos (N=15)	Significância da diferença *
Objetos de borracha	0,73 \pm 0,80	1,60 \pm 1,18	P=0,0248

Condição do ramo	N° de larvas desaparecendo		
	Controle	Tratamento	Significância da diferença **
Baixa visitaçã de formigas (N=32)	12	6	P=0,1645 NS
Alta visitaçã de formigas (N=33)	20	8	P=0,0062

* Teste Mann-Whitney U ; ** teste G ; NS=não significativo.

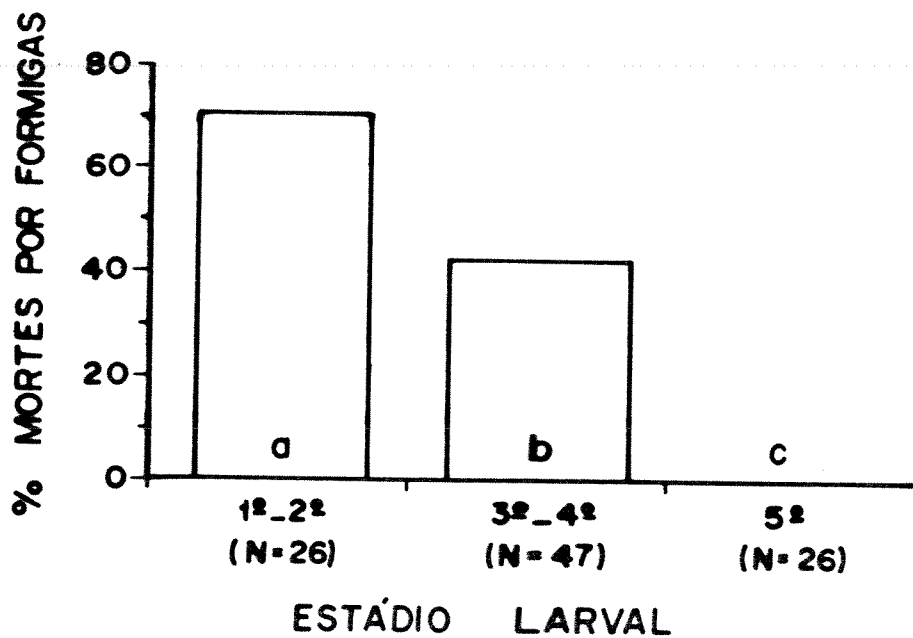


Figura 7 - Mortalidade de larvas em encontros provocados entre formigas e larvas de diferentes tamanhos de *E. hechina*. Valores percentuais com letras diferentes são significativamente diferentes (Teste G).

DISCUSSÃO

1 - Biologia de Eunica bechina

A distribuição das setas primárias na larva de primeiro estágio de Eunica bechina é muito similar ao padrão "primitivo" em Nymphalidae (Nakanishi, 1988). A distribuição dos escolos na larva de quinto estágio é semelhante à observada em Temenis, Nica e Hamadryas; a pupa é mais próxima em forma à de Temenis, Nica e Cybdelis. A pupa de Eunica indica que o gênero esteja entre os Callicorini, conforme proposto por Otero (1990), que coloca o gênero Eunica no ramo mais avançado desta tribo, irmão a Temenis e Nica. Entretanto, os resultados de Otero são baseados em apenas oito caracteres de morfologia de adultos (aparentemente com alta consistência). Por outro lado, Harvey (1991) propõe que Eunica esteja relacionada com Myscelia, Catonephele, Nessaea, Cybdelis e Libythina (este último incluído em Eunica por Jenkins, 1990) e ao gênero paleotropical Sallya (ver também Jenkins, 1990 e Otero, 1990).

A descoberta recente de imaturos de Cybdelis phaesila na Serra do Japi (Jundiaí, SP) mostrou que estes tem um padrão de distribuição de escolos muito próximo ao de outros Callicorini. A forma dos escolos cefálicos é mais próxima a de Eunica, indicando uma possível transição entre os dois grupos de Eurytelinae (Freitas, em preparação). Estudos adicionais dos imaturos de outros gêneros de Eurytelinae podem ajudar a resolver várias questões sobre a sistemática deste grupo, como foi possível para Ithomiinae (Brown & Freitas, 1994).

O uso de Caryocar brasiliense por Eunica bechina magnipunctata explica em grande parte a sua total preferência por ambientes de cerrado em todo o Brasil (Jenkins, 1990). A subespécie nominal, E. bechina bechina, é encontrada em outros tipos de vegetação, principalmente em ambientes florestados da bacia amazônica, mas também em algumas áreas mais secas do centro oeste do Brasil. A planta hospedeira desta subespécie de E. bechina ainda não é conhecida, mas pode ser uma Caryocaraceae de florestas (alguma espécie de Caryocar ou de Anthodiscus). O registro de Caryocaraceae como planta hospedeira de Nymphalidae é inédito, bem como da Ordem Guttiferales para uma espécie de Eunica.

2 - Interações com formigas

O efeito inibidor de formigas em relação a herbívoros resulta do comportamento agressivo das formigas contra fêmeas que estão ovipositando (Janzen, 1967; Inouye & Taylor, 1979; Schemske, 1980), ou da remoção dos ovos pelas formigas (Letourneau, 1983), o que não foi constatado para os ovos de E. bechina. Como no presente estudo foi observada ausência de qualquer efeito de interferência de formigas na oviposição de E. bechina (perseguindo fêmeas ovipositando, por exemplo), a diferença nas taxas de oviposição de fêmeas de Eunica bechina nos ramos experimentais deve ser resultante das habilidades discriminatórias das fêmeas. É conhecido que algumas borboletas usam indicações visuais para avaliar a forma e a "qualidade" da planta antes de ovipor, incluindo a presença de outros ovos nas folhas destas (Rausher,

1978; Williams & Gilbert, 1981; Shapiro, 1981). Ainda que a influência de formigas na decisão de algumas borboletas para ovipositar esteja bem documentada em espécies mirmecófilas de Riodinidae e Lycaenidae (e.g., Atsatt, 1981; Pierce & Elgar, 1985), os fatores que eliciam a resposta para oviposição não foram determinados. O experimento com objetos de borracha mostrou que a "forma" de formiga foi suficiente para diminuir a taxa de oviposição por fêmeas de *E. bechina* em ramos onde estes estavam presentes em relação aos ramos com círculos pretos. Ainda que o movimento das formigas na planta e as substâncias químicas não possam ser descartadas como influenciando a escolha pelas fêmeas de *E. bechina*, os dados indicam que a presença de formigas per se é suficiente para provocar a rejeição do ramo por parte da borboleta. O presente estudo é possivelmente a primeira demonstração de que a presença de formigas na planta hospedeira influencia a oviposição de uma borboleta não mirmecófila. É interessante notar que o fator que influencia a decisão da fêmea é um componente ambiental (as formigas) dissociado (não uma característica) da planta hospedeira ou do herbívoro (veja Williams & Gilbert, 1981, Shapiro, 1981).

A predação por formigas na planta hospedeira muitas vezes é o principal fator de mortalidade de larvas de borboletas em plantas patrulhadas por formigas, especialmente durante o período de estabelecimento das larvas na planta (Smiley, 1985). Conforme foi demonstrado no presente estudo, a pressão de predação depende da visitação de formigas na planta hospedeira, bem como do tamanho da larva (veja também Tilman, 1978; Smiley, 1986). Todos

os gêneros de formigas observados atacando larvas de E. bechina (Freitas & Oliveira, 1994), são conhecidos como atendendo também larvas de Riodinidae e Lycaenidae, Homoptera, e visitando NEFs (ver em DeVries, 1991; Oliveira & Brandão, 1991) (Formigas do gênero Azteca também foram observadas predando larvas de Thisbe irenea (Riodinidae) (DeVries, 1991)). Apesar dos ataques, algumas lagartas são capazes de sobrepujar a predação ou injúria por formigas com uma série de mecanismos comportamentais (veja também Heads & Lawton, 1985; Costa et al., 1992).

O comportamento de se pendurar por fios de seda é comum em larvas de E. bechina, e parece ser bastante comum em muitos Lepidoptera (DeVries, 1987 e citações incluídas). Jogar-se da planta e pendurar-se por um fio de seda é uma técnica amplamente empregada por diversos artrópodos que vivem nas proximidades de formigas agressivas (Robinson & Valerio, 1977; Oliveira & Sazima, 1984, 1985; Heads & Lawton, 1985).

O comportamento de regurgitar após sucessivos ataques de predadores também é comum em borboletas e mariposas (ver em Brower, 1984), e muitas vezes está associado a presença de substâncias disuasivas no fluido regurgitado, o que pode ser verdadeiro para larvas de E. bechina, uma vez que formigas molhadas por este líquido mostravam grande perturbação, podendo até morrer. Outros insetos também apresentam o chamado sangramento reflexivo, como foi observado por Heads & Lawton (1985) para alguns herbívoros da samambaia Pteridium aquilinum. No entanto, em larvas de E. bechina o sangramento só ocorria como resultado do rompimento da cutícula por injúria nos ataques por

formigas. Agitar vigorosamente a porção anterior do corpo ("beat reflex") pode intimidar ou repelir temporariamente alguns predadores. Entretanto, para a maioria das formigas este reflexo pode estimular ataques adicionais (Malicky, 1970), como foi observado para larvas de E. bechina. Este comportamento é bastante comum entre larvas de borboletas, exceto entre os Lycaenidae e Riodinidae (Malicky, 1970), e parece ser mais efetivo para lagartas de maior tamanho em relação às formigas (Heads & Lawton, 1985). De fato, os resultados experimentais de encontros provocados entre formigas e lagartas no presente estudo, mostram que larvas maiores são atacadas e predadas numa proporção menor que larvas menores.

As pontes de fezes construídas pelas larvas são um refúgio efetivo contra ataques por formigas, uma vez que estas últimas nunca foram observadas andando nestas estruturas. O fato da lagarta permanecer imóvel na extremidade distal desta ponte parece ser importante, e deve ter sido crucial na sobrevivência de larvas até 2º estágio em plantas ocupadas por Azteca sp. A movimentação dos cupins vivos elicitou tentativas de ataque pelas formigas e em três vezes resultou na destruição da ponte e na predação dessa isca (uma vez por esforço coletivo de operárias de formigas do gênero Azteca), mas mesmo com esta agitação, alguns cupins continuaram não predados nas pontes de fezes por várias horas, ressaltando a eficiência das pontes de fezes como refúgio contra predação.

Em E. bechina, o comportamento de se refugiar nas pontes pode ser considerado como análogo àquele exibido por larvas de

Heliconiini, que repousam na ponta de gavinhas ou em partes do limbo foliar isoladas do resto da folha apenas por uma nervura (Alexander, 1961; Benson et al., 1976; Brown, 1981; Bentley & Benson, 1988). Pontes de fezes são construídas por dezenas de espécies de Nymphalidae, se alimentando em diversas famílias de plantas (Muyshondt, 1973a, b, c, 1974, 1976; Muyshondt & Muyshondt, 1976; Casagrande & Mielke, 1985; DeVries, 1987; Aiello, 1991; K. S. Brown, com. pess.). Este comportamento é especialmente comum entre Charaxinae e Limenitidinae (sensu Harvey, 1991). Esta característica deveria ser melhor estudada em outros gêneros de Nymphalidae como Hamadryas, Anaea, Colobura e Historis, cujas larvas muitas vezes se alimentam em plantas visitadas por formigas. A utilização de plantas como Cecropia sp. deve ser problemática para qualquer espécie de fitófago, e qualquer mecanismo de defesa apresentado por um fitófago trará vantagens a longo prazo, mesmo que este use plantas pequenas que ainda não contém colônias de Azteca estabelecidas (como é o caso de Colobura dirce, obs. pess.).

De acordo com Schemske (1980), formigas constituem um eficiente sistema de defesa para plantas, relativamente imune a mudanças evolutivas apresentadas pelos herbívoros. Por outro lado, Heads & Lawton (1985) sugerem que herbívoros que se alimentam de plantas ocupadas por formigas devem desenvolver mecanismos que diminuam o risco de serem predados pelas formigas. Eunica bechina possui vários destes mecanismos, tanto nas larvas quanto nos adultos (ver em Freitas & Oliveira, 1994). Deste modo, sugere-se que a capacidade discriminatória das fêmeas de E.

bechina esteja intimamente relacionada ao risco das larvas de serem predadas por formigas. Ainda que as pontes de fezes não tenham evoluído necessariamente como uma resposta à pressão seletiva representada pelo risco de predação por formigas (ocorrem amplamente em Nymphalidae), muito provavelmente estão relacionadas à defesa contra predadores que "caminham", mais do que em relação aos que "voam" (vespas por exemplo). A construção destas pontes foi um dos fatores que permitiu que E. bechina pudesse colonizar C. brasiliense, uma planta portadora de NEFs e formigas associadas.

RESUMO

Eunica bechina (Nymphalidae) põe ovos isolados em Caryocar brasiliense (Caryocaraceae), uma planta portadora de nectários extraflorais. Grande parte dos ovos é encontrada nas folhas novas, preferidas pelas larvas. As larvas empupam fora da planta hospedeira. A larva de quinto estágio é parecida com a de Nica flavilla e Temenis laothoe, indicando que Eunica esteja relacionada a Callicorini. Lagartas de primeiro a quarto estádios constroem pontes de fezes ("frass chains"), onde permanecem a salvo dos ataques das formigas que sobem em Caryocar em busca de néctar extrafloral. Enquanto se alimentam, as lagartas podem ser predadas e removidas por formigas. Quando atacadas pelas formigas, as lagartas podem evitar a predação regurgitando ou/e sangrando. As formigas que recebem estes fluidos ficam perturbadas e limpam conspicuamente as antenas e as mandíbulas. Algumas larvas de Eunica também foram observadas jogando-se da planta quando atacadas, ficando penduradas por um fio de seda. As formigas que visitam Caryocar brasiliense influenciam grandemente o comportamento e a sobrevivência das larvas de Eunica bechina, bem como o comportamento de oviposição das fêmeas adultas. Os ovos são postos preferencialmente em plantas sem formigas, ou com baixa visitação de formigas. Os ovos não são removidos pelas formigas, mas a predação das larvas (principalmente nos primeiros estádios) é comum. As fêmeas de E. bechina evitam ovipor em plantas altamente visitadas por formigas. Ramos com formigas artificiais de borracha receberam menos ovos do

que ramos com círculos de borracha. As pontes construídas pelas larvas mostraram-se eficientes como refúgio contra a predação por formigas. A biologia comportamental de larvas e adultos de E. bechina está estreitamente relacionada com a utilização de uma planta hospedeira patrulhada por formigas, que influenciam grandemente as possibilidades de sobrevivência das larvas.

SUMMARY

Eunica bechina (Nymphalidae) lays eggs singly on Caryocar brasiliense (Caryocaraceae), a plant that bears extrafloral nectaries. Most of the eggs are laid on young leaves, on which the caterpillars preferably feed. Pupation occurs off the host plant. The fifth instar larvae and pupae are like those of Nica flavilla and Temenis laothoe, suggesting that the genus is among the Callicorini. First to fourth instar larvae construct frass chains, where they rest immune from attacks by foraging ants that climb on Caryocar for its nectary secretions. While feeding on leaves, however, caterpillars may be killed and removed by foraging ants. When attacked by ants, Eunica caterpillars may repel their aggressors by regurgitating and/or bleeding. Ants receiving these fluids exhibited strong disturbance and conspicuously cleaned their mandibles and head. Dropping off the plant and hanging on the end of a silk thread was also observed in Eunica larvae after successive bites from the ants. Ant foraging on Caryocar strongly influences the behaviour and survival of Eunica larvae, as well as the oviposition behaviour of adult females. Eggs are preferentially laid on plants without ants, or with low ant visitation rates. Eggs are not removed by ants, but predation on larvae (particularly early instars) is very common. Eunica females were shown to visually avoid ovipositing on plants with high ant visitation; plant branches with artificial rubber ants were less infested than control branches with rubber circles. Frass chains constructed by the larvae at leaf margins

were demonstrated to be a safe refuge against ant attacks. It is concluded that the behavioral biology of both immature and adult Eunica bechina is finely linked to the utilization of a host plant where ant visitation patterns strongly affects the larval survival.

BIBLIOGRAFIA

- Ackery, P. R. 1988. Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, 33: 95-203.
- Aiello, A. 1991. Adelpha ixia leucas immature stages and position within Adelpha (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.* 45: 181-87
- Alexander, A. J. 1961. A study of the biology and behavior of the caterpillars of the subfamily Heliconiinae in Trinidad, West Indies. Part I. Some aspects of larval behavior. *Zoologica*, 46: 1-25.
- Atsatt, P. R. 1981a. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly Ogyris amaryllis (Lycaenidae). *Oecologia*, 48: 60-63.
- Atsatt, P. R. 1981b. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *Am. Nat.*, 118: 638-654.
- Barcant, M. 1970. Butterflies of Trinidad and Tobago. Collins, London.
- Barradas, M. M. 1972. Informações sobre floração, frutificação e dispersão do piqui Caryocar brasiliense (Caryocaraceae). *Ci. Cult.*, 24: 1063-1068.

- Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beckmann, R. L. & J. M. Stucky. 1981. Extrafloral nectaries and plant guarding in Ipomoea pandurata (L.) G. F. W. Mey. (Convolvulaceae). Amer. J. Bot., 68: 72-79.
- Benson, W. W., K. S. Brown jr. & L. E. Gilbert. 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. Evolution, 29: 659-680.
-
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. Ecology. 54: 815-820.
- Bentley, B. L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 407-428.
- Bentley, B. L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of Bixa orellana (Bixaceae). J. Ecol. 65: 27-38.
- Bentley, B. L. & W. W. Benson. 1988. The influence of ant foraging patterns on the behaviour of herbivores. In: Trager, J. C. (ed.): Advances in Myrmecology. E. J. Brill, New York. 297-306.

- Biezanko, C. M. 1949. *Acraeidae, Heliconiidae et Nymphalidae de Pelotas e seus arredores*. Pelotas, Livraria Globo, 16pp.
- Brower, L. P. 1984. Chemical defence in butterflies. In: R. I. Vane-Wright and P. R. Ackery (eds.), *The Biology of butterflies*. Academic Press, pp. 109-134.
- Brown, K. S. Jr. 1981. The biology of Heliconius and related genera. *Ann. Rev. Entomol.* 26: 427-56.
- Brown, K. S. Jr. & A. V. L. Freitas. 1994. Juvenile stages of Ithomiinae: Overview and systematics. *Tropical Lepidoptera*, 5: 9-20.
- Callaghan, C. J. 1977. Studies on restinga butterflies I. Life cycle and immature biology of Menander felsina (Riodinidae) a myrmecophilous metalmark. *J. Lepid. Soc.* 31: 173-182.
- Callaghan, C. J. 1982. Notes on the immature biology of two myrmecophilous Lycaenidae: Juditha molpe (Riodininae) and Panthiades bitias (Lycaeninae). *J. Res. Lepid.* 20: 36-42.
- Callaghan, C. J. 1986. Restinga butterflies: Biology of Synargis brennus (Stichel) (Riodinidae). *J. Lepid. Soc.* 40: 93-96.

- Casagrande, M. M. & O. H. H. Mielke. 1985. Estágios imaturos de Agrias claudina claudianus Staudinger (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Revta. bras. Ent.*, 29: 139-142.
- Caspari, R. 1848. *De nectariis*. Everfeld, Bonn.
- Coley, P. D. & M. A. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Price, P. W. et al. (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, pp. 25-49. John Wiley & Sons, New York.
- Costa, F. M. C. B., A. T. Oliveira-Filho & P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in Qualea grandiflora (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecol. Entomol.*, 17: 363-365
- Cottrell, C. B. 1984. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zool. Journ. Linn. Soc.* 79: 1-57
- D'Araújo e Silva, A. G., C. R. Gonçalves, D. M. Galvão, A. J. L. Gomes, M. N. Silva & L. Simoni. 1968. Quarto catálogo de insetos que vivem em plantas do Brasil. Parte II. Primeiro tomo. Ministério de Agricultura, Rio de Janeiro, Brasil. 622 pp.

- Delpino F. 1875. Rapporti tra insetti e tra nettari estraneuziali in alcune piante. Boll. della Soc. Entomol. (Firenze), 7: 69-90.
- DeVries, P. J. 1984. Of crazy-ants and Curetinae: are Curetis butterflies tended by ants?. Zool. J. Linn. Soc. 79: 59-66
- DeVries, P. J. 1986. Hostplant records and natural history notes on Costa Rican butterflies (Papilionidae, Pieridae & Nymphalidae). J. Res. Lepid., 24: 290-333.
-
- DeVries, P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. J. Res. Lepid., 26: 98-108.
- DeVries, P. J. 1991. Mutualism between Thisbe irenea butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. Bio. J. Linn. Soc., 43: 179-195.
- Dyar, H. G. 1912. Descriptions of the larvae of some Lepidoptera from Mexico. Proc. Ent. Soc. Wash., 14: 54-58.

Ehrlich, P. R. & P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.

Elias, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. in: *The biology of nectaries*. eds. B. L. Bentley & T. S. Elias. Columbia University Press, New York. 174-203.

Fox, L. P. 1981. Defense and dynamics in plant-herbivores systems. *Amer. Zool.*, 21: 853-864.

Freitas, A. V. L. 1991. Variação morfológica, ciclo de vida e sistemática de Tegosa claudina (ESCHSCHOLTZ) (Lepidoptera, Nymphalidae, Melitaeinae) no estado de São Paulo, Brasil. *Revta. bras. Ent.*, 35: 301-306.

Freitas, A. V. L. 1993. Biology and population dynamics of Placidula eurvanassa (Felder), a relict ithomiine butterfly (Lepidoptera: Ithomiinae). *J. Lepid. Soc.*, 47: 87-105.

Freitas, A. V. L. & P. S. Oliveira. 1994. Biology and behavior of the neotropical butterfly Eunica bechina (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation. *J. Res. Lepid.*, 31 (no prelo).

- Fritz, R. S. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism. *Ecology*, 64: 789-797.
- Gianotti, E. 1988. Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J. Ecol.*, 59: 411-419.
- Harvey, D. J. 1991. Higher classification of the Nymphalidae (Appendix B). In H. F. Nijhout, *The development and evolution of butterfly wing patterns*, Smithsonian Press. pp. 255-273.
- Hedges, P. A. 1986. Bracken, ants and extrafloral nectaries. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? *J. Anim. Ecol.*, 55: 795-809.
- Hedges, P. H. & J. H. Lawton. 1984. Bracken, ants and extrafloral nectaries. II. The effect of ants on the insect herbivores of bracken. *J. Anim. Ecol.*, 53: 1015-1031.
- Hedges, P. A. & J. H. Lawton. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid predation. *Ecol. Entomol.*, 10: 29-42.

- Inouye, D. W. & O. R. Taylor. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: Consequences of extrafloral nectar secretion by Helianthella quinquenervis. Ecology, 60: 1-7.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution, 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (Acacia cornigera L.) with an ant inhabitant (Pseudomyrmex ferruginea F. Smith) in Eastern Mexico. Univ. Kans. Sci. Bull., 47: 315-558.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution? Evolution, 18: 586-608
- Jeanne, R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. Ecology, 60: 1211-1224.
- Jenkins, D. W. 1990. Neotropical Nymphalidae VIII. Revision of Eunica. Bull. Allyn Mus., 131: 1-177.
- Keeler, K. H. 1977. The extrafloral nectaries of Ipomoea carnea (Convolvulaceae). Amer. J. Bot., 64: 1182-1188.
- Keeler, K. H. 1979a. Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at two elevations in Jamaica. Biotropica. 11: 152-154.

- Keeler, K. H. 1979b. Species with extrafloral nectaries in a temperate flora (Nebraska). *Prairie Nat.*, 11: 33-38.
- Keeler, K. H. 1980. Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. *Am. Midl. Nat.* 104: 274-280.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defence of Inga (Mimosoideae) saplings by ants. *Ecology*, 65: 1787-1793.
- Laine, K. J. & P. Niemelä. 1980. The influence of ants on the survival of mountain birches during an Oporinia autumnata (Lep., Geometridae) outbreak. *Oecologia*. 47: 39-42.
- Leius, K. 1960. Attractiveness of different foods and flowers to the adults of some hymenopterous parasites. *Can. Ent.*, 92: 369-376.
- Letourneau, D. K. 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for thr Piper-Pheidole association. *Oecologia*, 60: 122-126.
- Malicky, H. 1970. New aspects of the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae, Hymenoptera). *J. Lepid. Soc.*, 24: 109-202.

- Messina, F. J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: Interactions on goldenrod (Solidago sp.). Ecology, 62: 1433-1440.
- Morellato, L. P. & P. S. Oliveira. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. Flora. 185: 33-38.
- Müller, W. 1886. Südamerikanische Nymphalidenraupen, Versuch einer natürlichen systems der Nymphaliden, Zool. Jb., 1: 417-678.
- Muyshondt, A. 1973a. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. II A.-Epiphile adrasta adrasta (Nymphalidae-Catonephelinae). J. N. Y. Entomol. Soc., 81: 214-223.
- Muyshondt, A. 1973b. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III A.-Temenis laothoe liberia (Nymphalidae-Catonephelinae). J. N. Y. Entomol. Soc., 81: 224-233.
- Muyshondt, A. 1973c. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. IV A.-Pseudonica flavilla canthara (Nymphalidae-Catonephelinae). J. N. Y. Entomol. Soc., 81: 234-242.

- Muyshondt, A. 1974. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III.- Anaea (Consul) fabius (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 28: 81-89.
- Muyshondt, A. 1976. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VII. Archaeoprepona demophon centralis (Nymphalidae). J. Lepid.Soc., 30: 23-32.
- Muyshondt Jr. A. & A. Muyshondt. 1976. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I C.-Colobura dirce L. (Nymphalidae-Coloburinae). J. N. Y. Entomol. Soc. 84: 23-33.
- Nakanishi, A. 1988. Study on the first instar larvae of the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera, Nymphalidae). Spec. Bull. Lep. Soc. Jap., 6: 83-99.
- O'Dowd, D. J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, Ochroma pyramidale. Oecologia, 43: 233-248.
- O'Dowd, D. J. & E. A. Catchpole. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in Helichrysum spp. - ant interactions. Oecologia, 59: 191-200.

- Oliveira, P. S. 1988. Sobre a interação de formigas com o pequi do cerrado, Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae): o significado ecológico de nectários extraflorais. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Oliveira, P. S. & C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. in: Ant-plant interactions. eds. C. R. Huxley & D. F. Cutler. Oxford University Press, Oxford. 198-212.
-
- Oliveira, P. S. & A. V. L. Freitas. 1991. Hostplant record for Eunica bechina magnipunctata (Nymphalidae) and observations on oviposition sites and immature biology. J. Lepid. Soc. 30: 140-141
- Oliveira, P. S. & H. F. Leitão-Filho. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. Biotropica. 19(2): 140-148.
- Oliveira, P. S. & A. T. Oliveira-Filho. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. eds. P. W Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson. John Wiley & Sons, Inc. 163-175.

- Oliveira, P. S. & I. Sazima. 1984. The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Aranae: Aphantochilidae). Biol. J. Linn. Soc., 22: 145-155.
- Oliveira, P. S. & I. Sazima. 1985. Ant-hunting behaviour in spiders with emphasis on Strophius nigricans (Thomisidae). Bull. Brit. Arachnol. Soc., 6: 309-312.
- Oliveira, P. S., A. F. da Silva & A. B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of Qualea grandiflora (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. Oecologia. 74: 228-230.
- Otero, L. D. 1990. Estudio de algunos caracteres para su uso en la clasificación de Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Bol. Ent. Venezuelano, 5: 123-138.
- Pierce, N. E. 1984. Butterfly-ant mutualisms. In: Grubb, P. J. & J. Whittaker (eds). Towards a more exact ecology. Blackwell, Oxford, pp. 299-324.
- Pierce, N. E. & P. S. Mead. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. Science, 211: 1185-1187.

- Pierce, N. E. & S. Easteal. 1986. The selective advantage of attendant ants for the larvae of lycaenid butterfly Glaucopsyche lygdamus. *J. Anim. Ecol.*, 55: 451-462.
- Pierce, N. E. & M. A. Elgar. 1985. The influence of ants on host plant selection by Jalmenus evagoras, a myrmecophilous lycaenid butterfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 209-222.
- Prance, G. T. & M. F. Freitas da Silva. 1973. Caryocaraceae. *Flora Neotropica*, 12: 1-75.
-
- Rashbrook, V., S. G. Compton & J. H. Lawton. 1992. Ant-herbivore interactions: Reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology*, 73: 2167-2174.
- Rausher, M. D. 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science*, 200: 1071-1073.
- Robbins, R. K. 1991. Cost and evolution of a facultative mutualism between ants and lycaenid larvae. *Oikos*. 62: 363-369
- Robinson, M. H. & C. E. Valerio. 1977. Attacks on large or heavily defended prey by tropical salticid spiders. *Psyche*, 84: 1-10. 10.

- Schemske, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by Costus woodsonii (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.*, 68: 959-967.
- Setzer, J. 1949. Contribuição para o estudo do clima do estado de São Paulo. Editora das Escolas Profissionais Salesianas. São Paulo.
- Shapiro, A. M. 1981. The pierid red-egg syndrome. *Am. Nat.*, 117: 276-294.
- Smiley, J. T. 1985. Heliconius caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology*, 66: 845-849.
- Smiley, J. T. 1986. Ant constancy at Passiflora extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology*, 67: 516-521.
- Strong, D. R., J. H. Lawton & R. Southwood. 1984. *Insects on plants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology*, 59: 686-692.

Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. Ann. Rev. Entomol., 8: 307-344.

Williams, K.S. & L. E. Gilbert. 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: Egg mimicry reduces egg laying by butterflies. Science. 212: 467-469.

Apêndice 1 - Cronograma geral do trabalho de campo realizado em Itirapina no desenrolar da tese. As letras correspondem as atividades listadas no final da tabela. Um X indica que a atividade foi desenvolvida em um dado mês.

atividade	mês/ano										
	1991		1992					1993			
	Nov	Dez	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Ago	Set	Out	Nov
A	X	X		X	X			X	X		
B1		X	X								
B2										X	
C			X	X							
D	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
E				X	X	X		X	X		
F						X	X		X	X	
G										X	
H											X
I											X

- Coleta de imaturos para ciclo de vida e preferência por locais de oviposição- A
- Remoção de ovos - B1 (testes preliminares), B2 (definitivo)
- Testes preliminares no aumento da visitação de formigas - C
- Estudo do comportamento das larvas de *E. bechina* - D
- Experimentos do comportamento de oviposição de *E. bechina* - E
- Experimentos com mortalidade larval - F
- Experimentos preliminares com objetos de borracha - G
- Experimentos definitivos com objetos de borracha - H
- Experimento de eficiência das pontes de fezes - I