

RICARDO FERREIRA MONTEIRO

REGULAÇÃO POPULACIONAL EM ITHOMIINAE (LEP.: NYMPHALIDAE):
ECOLOGIA DA INTERAÇÃO PARASITÓIDE X HOSPEDEIRO.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para obtenção
do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

CAMPINAS
1981

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

RICARDO FERREIRA MONTEIRO

REGULAÇÃO POPULACIONAL EM ITHOMIINAE (LEP.: NYMPHALIDAE):
ECOLOGIA DA INTERAÇÃO PARASITÓIDE X HOSPEDEIRO

Orientador:

Dr. Keith Spalding Brown Junior

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para a obtenção do Títu-
lo de mestre em Biologia (Ecologia).

Campinas - SP

1981

À minha família
em especial a Michelle

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dr. Keith Spalding Brown Jr. pela orientação e estímulo.

Ao João Vasconcellos Neto pela preciosa ajuda durante todo o trabalho de campo e laboratório e, pela leitura minuciosa e discussões do texto.

Aos Drs. Luis De Santis pela identificação de espécies de Chalcidoidea; Robert W. Carlson, Ichneumonidae; José Henrique Guimarães, Tachinidae; e Paul Marsh e Max Fischer, Braconidae.

Ao Thomas M. Lewinsohn pela grande ajuda na elaboração das fotografias.

À Helena, Rogério, Fred, Paulo, Flávio e todos os colegas da pós-graduação de Ecologia e de Botânica, pelo convívio fecundo dentro e fora da Universidade.

Ao Thadeu e a Ana pela ajuda e amizade, estreitada ainda mais com o nascimento de Pedrinho.

Ao Ricardo Iglesias e Woodruff pelo apoio e incentivo recebido desde a graduação.

Ao Sr. Pedro Levanteze, administrador do Horto Florestal de Sumaré, pela colaboração.

Ao Ivan Sazima, Johann Becker e Mohamed E. M. Habib pelas sugestões no exame prévio da tese.

À Elzi Conceição Rabelo pela Datilografia.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos durante parte desse trabalho.

Í N D I C E

	PÁGINA
INTRODUÇÃO	
1. ASPECTOS GERAIS DE REGULAÇÃO POPULACIONAL	1
2. A SUB-FAMÍLIA ITHOMIINAE	5
3. OBJETIVOS	7
MATERIAL E MÉTODOS	
1. ÁREA DE ESTUDO	8
2. SUB-COMUNIDADE DE INSETOS ESTUDADA	9
3. PLANTAS HOSPEDEIRAS	13
4. PROCEDIMENTO	13
4.a. No campo	13
4.b. No laboratório	15
RESULTADOS	
1. LEVANTAMENTO DE PARASITÓIDES	17
2. ASPECTOS BIOLÓGICOS DOS PARASITÓIDES	17
3. INTERAÇÃO SOLANACEAE X ITHOMIINAE X PARASITÓIDE.	34
3.1. <u>Ithomiinae X Solanáceas</u>	34
3.2. <u>Ithomiinae X Parasitóide</u>	36
DISCUSSÃO	
1. COMPOSIÇÃO DE PARASITÓIDES DOS ITHOMIÍNEOS.....	53
2. BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS PARASITÓIDES	54
3. REGULAÇÃO NAS POPULAÇÕES DOS ITHOMIÍNEOS	60

4. OVOS AGRUPADOS X OVOS ISOLADOS	70
5. MONOFAGIA X OLIGOFAGIA	71
CONCLUSÕES	73
RESUMO	75
SUMMARY	77
BIBLIOGRAFIA	79

LISTA DE FIGURAS

FIGURAS		PÁGINA
Nºs		
1	- Área densa em <u>Eucalyptus</u>	10
2	- Área do bolsão	10
3	- Diagrama climático	11
4	- Padrões gerais de ovo, larva, pupa e adulto das espécies estudadas de Ithomiinae	12
5	- Plantas hospedeiras e locais de coleta de espécies de Ithomiinae	18
6	- Diagrama da freqüência de parasitóides de ovo em seus respectivos hospedeiros	21
7	- Diagrama do número de adultos de <u>T. semifumatum</u>	22
8	- Variação na porcentagem de fêmeas em <u>T. semifumatum</u>	23
9	- Variação do número de machos/nº de adultos de <u>T. semifumatum</u>	24
10	- Avaliação do hospedeiro por <u>Telenomus</u> sp. ..	26
11	- Oviposição de <u>Telenomus</u> sp.	26
12	- Doova parasitada de <u>Mechanitis polymnia</u> ...	27
13	- <u>Telenomus</u> sp. saindo de ovo parasitado de <u>M. lysimnia</u>	27
14	- Freqüências relativas de parasitóides de larva em seus hospedeiros	29
15	- Adulto de <u>Apanteles concinnus</u>	30
16	- Larva de <u>Mcclunqia salonina</u> com casulos de <u>A. concinnus</u>	30
17	- Diagrama do nº de casulos e variação na porcentagem de fêmeas de <u>A. concinnus</u>	31
18	- <u>Hyposoter</u> sp. (Hym. Ichneumonidae)	33

FIGURAS		PÁGINA
Nºs		
19	- <u>Charops</u> sp. (Hym. Ichneumonidae)	33
20	- Ocorrência das espécies de Ithomiinae nas plantas hospedeiras	37
21	- Fenologia das plantas hospedeiras de <u>Mcclungia salonina</u> e <u>Mechanitis lysimnia</u>	38
22	- Fenologia das plantas hospedeiras de <u>Mechanitis polymnia</u> e <u>Hypothyris ninonia</u>	39
23	- Número de ovos(A) e larvas(B) coletados e parasitados de <u>Mcclungia salonina</u>	41
24	- Variação na taxa de parasitismo de ovo e larva de <u>Mcclungia salonina</u>	42
25	- Número de ovos(A) e larvas(B) coletados e parasitados de <u>Mechanitis lysimnia</u>	45
26	- Variação nas taxas de parasitismo de ovo e larva de <u>M. lysimnia</u>	46
27	- Número de ovos(A) e larvas(B) coletados e parasitados de <u>Mechanitis polymnia</u>	49
28	- Variação nas taxas de parasitismo de ovo e larva de <u>M. polymnia</u>	50
29	- Número de ovos(A) e larvas(B) coletados e parasitados de <u>Hypothyris ninonia</u>	51
30	- Variação nas taxas de parasitismo de ovo e larva de <u>H. ninonia</u>	52
TABELA I - Parasitóides obtidos em ithomiíneos		19

INTRODUÇÃO

1 - ASPECTOS GERAIS DE REGULAÇÃO POPULACIONAL

A necessidade de melhor conhecimento sobre a natureza cresce na medida em que aumenta enormemente a ação do homem, mudando radicalmente a composição florística e faunística de nossos ecossistemas naturais. Essa intervenção humana tem produzido efeitos drásticos sobre características de populações e comunidades, que sabidamente são ainda mais frágeis nos trópicos (Farnworth & Golley, 1974), acarretando o empobrecimento praticamente irreversível desses sistemas, muitas vezes ainda totalmente desconhecidos.

O aprimoramento de técnicas de manejo, ou mesmo de reconstrução de ecossistemas, necessita basicamente de estudos mais detalhados sobre estrutura e dinâmica de populações e comunidades. O desenvolvimento da ecologia populacional tem sido importante pela sua possibilidade de fornecer informações valiosas sobre as conseqüências esperadas de atividades e interferências humanas e indicar maneiras de minimizar os efeitos indesejáveis de nossa modificação na natureza, através da aplicação sensata de princípios e conhecimentos ecológicos (Orians, 1974).

Estudos de dinâmica populacional de insetos têm historicamente enfatizado espécies de importância econômica (Clark et al., 1967; Boer & Gradwell, 1971). Segundo Gilbert & Singer (1973) esta ênfase tem resultado em modelos de populações

de insetos que não são suficientemente gerais para afirmações seguras ou predições em insetos selecionados ao acaso na natureza.

Uma das questões fundamentais em ecologia populacional refere-se aos mecanismos que controlam os limites superiores e inferiores do tamanho das populações. Para a compreensão da maneira como as populações na natureza estão reguladas e como as comunidades naturais estão estruturadas, é necessário um estudo detalhado da interação nos três níveis tróficos: produtor, herbívoro e carnívoro (Price et al. 1980).

Segundo Hairston et al. (1960), populações em diferentes níveis tróficos diferem em seus métodos de controle. Ainda, segundo estes autores, herbívoros não são limitados por seu próprio alimento, ou mesmo pelo efeito do tempo, restando assim a predação, incluindo parasitismo, como o método de controle nessas populações. Produtores, predadores e parasitos seriam limitados por seus próprios recursos. Ehrlich & Birch (1967) e Pianka (1978) acreditam, no entanto, que o papel dos fatores reguladores difere entre espécies, populações da mesma espécie, bem como através do tempo. Existem várias propostas para explicar esses mecanismos reguladores, como competição (Nicholson, 1933; Smith, 1935), erraticidade ambiental (Thompson, 1939; Andrewartha & Birch, 1954; Lack, 1954; Milne, 1957) ou mudanças genéticas (Chitty, 1957; Pimentel, 1961).

O papel que o parasitismo desempenha na estabilização de populações é reconhecido pela maioria dos autores. A verdade, contudo, é que carecem estudos de campo que mostrem de maneira inequívoca o nível de atuação desse fator.

Diversos autores acreditam que as semelhanças entre

predadores e parasitos são mais importantes que as diferenças, e tratam quase sempre da predação dando menos importâncias as relações parasíticas (Elton, 1927; Andrewartha & Birch, 1954; Odum, 1971; Krebs, 1972; Colinvaux, 1973).

Price (1977) fez uma síntese sobre ecologia parasítica, fornecendo algumas diferenças básicas sobre a ecologia e evolução de espécies parasitas e predadoras. As características ecoevolutivas dos parasitos, segundo o autor, é que fazem com que mais da metade das espécies de animais hoje existentes sejam parasitos (incluindo os fitófagos). O elevado número de espécies irmãs, subespécies e raças hospedeiras observado em organismos parasitos evidencia essas altas taxas evolutivas (Bush, 1975 a, b; Price, 1977). A abundância de espécies em muitas famílias de insetos parasitóides como Tachinidae (Diptera), Ichneumonidae e Braconidae (Hymenoptera), parece apoiar essa idéia.

Cabe aqui esclarecer que o termo parasito(a) é usado neste trabalho, "sensu lato". Quando o parasito mata seu hospedeiro ao final de seu desenvolvimento (como ocorre nas três famílias citadas acima), esse é referido no presente trabalho como sendo um parasitóide. Apesar do termo parasitóide ser usado por muitos autores para designar aqueles insetos que parasitam outros insetos, seu uso pode ser estendido a insetos cujas larvas se alimentam de sementes ou plântulas, destruindo-as no final de seu desenvolvimento (Janzen, 1975). A importância do estudo dos parasitóides como agentes de seleção natural é inegável, pois a sua atuação produz impactos consideráveis tanto na ecologia das espécies hospedeiras, co-

mo também na organização comunitária e em sua biogeografia. (Cornell, 1974; Force, 1974; Price, 1975a).

Estudos em ecologia comunitária têm esbarrado muitas vezes na complexidade das interações existentes na natureza dificultando uma análise conclusiva desses sistemas. Assim, ecologistas têm procurado investigar, nos últimos anos, porções ou unidades sub-comunitárias que possam fornecer informações úteis sobre estrutura e dinâmica de populações. A investigação dessas unidades menores poderá definir de maneira mais útil e testável os processos evolutivos na natureza. Com essa idéia, Root (1967) propôs o conceito de guilda ("guild"), como uma unidade formada por espécies que exploram de maneira semelhante uma mesma classe de recursos ambientais.

O estudo de guildas tem trazido informações valiosas, principalmente no que concerne à estruturação de comunidades naturais através da competição e divisão de recursos entre populações de várias espécies (Cody, 1968; Price, 1971, 1972a; MacArthur, 1972; Schoener, 1974; Drummond, 1976; Benson, 1978; Haber, 1978; Lewinsohn, 1980; Martins, 1980; Moraes, 1980; e Vasconcellos Neto, 1980). Estudos dessa natureza são muito importantes, principalmente quando estão envolvidas relações co-evoluídas entre as guildas de plantas, fitófagos e carnívoros.

A interação dos dois primeiros níveis tróficos, representados por borboletas da sub-família Ithomiinae de um lado e plantas da família Solanaceae, foram muito bem estudadas por Drummond (1976), no Equador; Haber (1978), na Costa Rica; e Vasconcellos Neto (1980), no Brasil, no mesmo local onde foi desenvolvido o presente trabalho.

2 - A SUB-FAMÍLIA ITHOMIINAE

Ithomiíneos são quase que inteiramente neotropicais, distribuindo-se desde o nível do mar até 3.000 metros de altitude, em áreas tropicais e sub-tropicais principalmente da América Central e do Sul (Fox, 1963). Esses insetos habitam principalmente locais de sombra no interior de matas úmidas, ocorrendo muitas vezes em número superior a 20 espécies numa área restrita (Gilbert, 1969; Brown, 1972).

Este grupo de lepidópteros aposemáticos forma, juntamente com outros grupos, anéis de mimetismo Batesiano e Müllleriano (Bates, 1862; Müller, 1879; Wickler, 1968; Poole, 1970; Brown & Benson, 1974; Papageorgis, 1974 e 1975).

A maior parte dos trabalhos realizados até hoje trata principalmente de taxonomia e sistemática do grupo (D'Almeida (ver bibliografia completa em Brown, F.M., 1975), D'Almeida, 1976, 1978; Fox (ver bibliografia completa em Brown F.M., 1968), Fox & Real, 1971; Lamas, 1973, 1979; Mielke & Brown, 1979). Estudos recentes sobre a biologia de algumas espécies de ithomiíneos foram realizados por Young (1972, 1973, 1974a, b, c, 1977, 1978a, b), Young & Moffett (1979), Drummond (1976) e Haber (1978).

Este grupo de borboletas apresenta muitas vantagens como material de estudo em ecologia comparada, pois fornece um horizonte amplo de opções de pesquisas pelas várias facetas adaptativas que apresenta. A escolha das quatro espécies para este estudo, Mcclungia salonina salonina, Hypothyris nionia daeta, Mechanitis polymnia casabranca foi primordialmente devido a um trabalho que vinha sendo desenvolvido por J.

Vasconcellos Neto, com as mesmas espécies, sobre dinâmica populacional, durante um período de quatro anos.

Segundo Vasconcellos Neto (1980) Mcclungia salonina vive e se reproduz em áreas de "bolsões". "Bolsões" são locais como nascentes e riachos, cabeceiras de rios no interior de matas, que permanecem úmidos durante períodos de baixa precipitação, e onde se concentram populações de várias espécies de Ithomiinae (Brown & D'Almeida, 1970). A população de Mcclungia salonina cresce durante o verão, atingindo o pico populacional no outono e passando o inverno e primavera com pequeno número de indivíduos. As outras três espécies estudadas de ithomiíneos iniciam o crescimento populacional com as primeiras chuvas ainda na primavera, crescendo bastante no verão e reduzindo ou interrompendo totalmente a reprodução no inverno seco, quando ficam concentradas nos bolsões, para se dispersarem novamente na primavera (Vasconcellos Neto, 1980).

Estudos recentes sobre regulação de populações naturais de Ithomiinae sugerem a importância do parasitismo no controle de algumas populações desse grupo (Drummond, 1976; Brown & Vasconcellos Neto, 1976; Haber, 1978; Young, 1979 e Vasconcellos Neto, 1980), sendo escassos, contudo, os dados principalmente quantitativos sobre o parasitismo, motivo pelo qual iniciei esses estudos.

A subcomunidade em questão permite também comparações interessantes entre as diferentes estratégias alimentares (oligófaga e monófaga) e reprodutivas (ovos isolados e agrupados) apresentadas pelas quatro espécies citadas, que são os ithomiíneos mais abundantes no local de estudo (Brown & Vasconcellos Neto, 1976).

3 - OBJETIVOS

O presente trabalho teve os seguintes objetivos:

- Relacionar as espécies parasitóides encontradas em espécies de Ithomiinae.
- Investigar a dinâmica desse parasitismo e o seu papel na regulação populacional desses ithomiíneos, contribuindo assim para um melhor conhecimento das interações entre espécies na natureza.
- Estudar as variações das taxas de parasitismo, procurando correlacioná-las com diversos parâmetros ambientais.
- Analisar as estratégias adaptativas de parasitóide e fitófago.

MATERIAL E MÉTODOS

1 - ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido no Horto Florestal de Sumaré, município de Sumaré, Estado de São Paulo (22º 51' Sul e 47º 16' Oeste) com uma altitude de cerca de 600 metros. Foram feitas coletas esporádicas de estágios imaturos de Ithomiinae, para efeitos comparativos, na mata da Pedra em Mogi-Guaçu e na mata pequena de Santa Genebra, próxima a UNICAMP, Campinas, SP.

O Horto compreende uma área de 856 hectares, ocupada em grande parte com plantações de várias espécies de Eucalyptus. Atualmente a área está dividida entre campos abandonados que são usados como pastagens, brejos, uma parcela maior representada por plantações densas de Eucalyptus onde o estrato herbáceo é ralo (Fig. 1), e uma parcela menor formada por Eucalyptus de grande porte, mais esparsos, entremeados com vegetação densa de árvores, arbustos e ervas nativas. Parte dessa última área é cortada por um pequeno córrego, formando um sub-bosque relativamente úmido e sombrio (Fig. 2).

O solo característico é o Latossolo Vermelho-Amarelo Fase Arenosa onde, provavelmente, ocorria uma vegetação de campo cerrado com algumas manchas de Terra Roxa que suportavam, ao que parece, uma mata semicaducifólia (Informações Gerais sobre vegetação do Estado de São Paulo em Serra Filho et al., 1974 e Alonso, 1977).

O clima da região é tropical subquente e úmido com

1 a 2 meses secos (Nimer, 1979) e é classificado, segundo o sistema de Koppen, como do tipo Cwa (Carta climática do Estado de São Paulo, período de 1945-1962, Instituto Agronômico da Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo (s.d.)). Os dados sobre precipitação foram obtidos de uma estação de coleta existente dentro da área de estudo. As medidas de temperaturas foram baseadas em dados fornecidos pela seção de climatologia do Instituto Agronômico de Campinas, obtidos na cidade de Nova Odessa, S.P., que dista cerca de 10 Kms. da área de estudo. Estes dados são apresentados em forma de diagrama climático adotando o método de Walter & Lieth (1960) (Fig.3). O diagrama mostra, em linhas gerais, a existência de um período mais frio e seco no outono-inverno (abril-agosto) e um segundo período mais quente e chuvoso, na primavera-verão (setembro-março). O total de chuvas, bem como a sua distribuição mostraram uma variação nesses 3 anos. O período de seca, por exemplo, foi de 4 meses em 1977, 2 meses em 1978 e apenas um mês em 1979.

2 - SUB-COMUNIDADE DE INSETOS ESTUDADA

Estudou-se a dinâmica de parasitóides em populações de quatro espécies da sub-família Ithomiinae (Lepidoptera-Nymphalidae): Mcclungia salonina salonina (Hew., 1855), Hypothyris ninonia daeta (Bdvl., 1836), Mechanitis lysimnia lysimnia (Fabr., 1793), e Mechanitis polymnia casabranca Haensch, 1905. A figura 4 ilustra os padrões principais de ovo, larva (existem cinco estádios), pupa e adulto das espécies estudadas de Ithomiinae.



FIGURA 1

Área densa em Eucalyptus, com vegetação subarbustiva e arbustiva bastante escassa.



FIGURA 2

Área do bolsão, com vegetação nativa densa crescendo junto a Eucalyptus esparsos e de grande porte, cortada por um pequeno córrego, formando um ambiente úmido e sombrio.

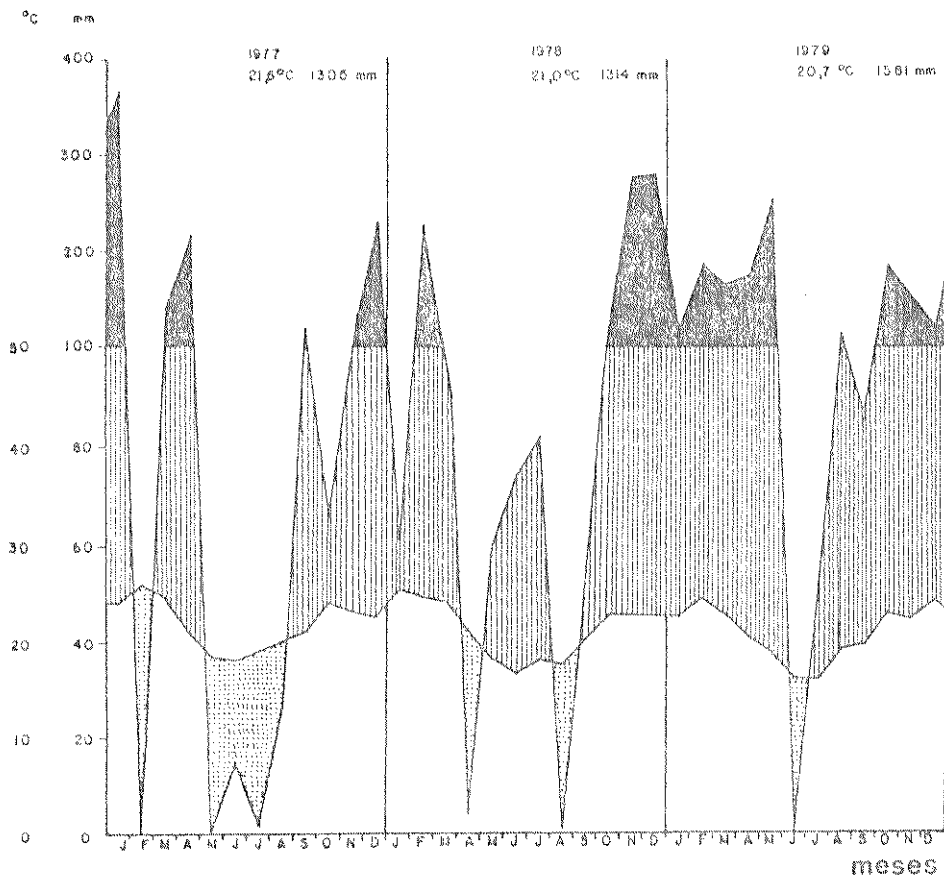
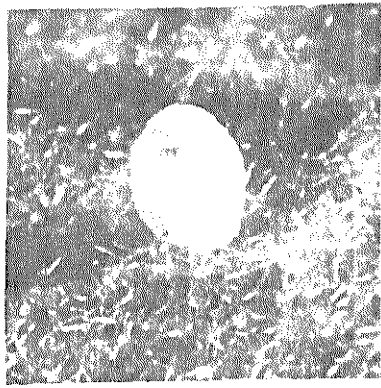


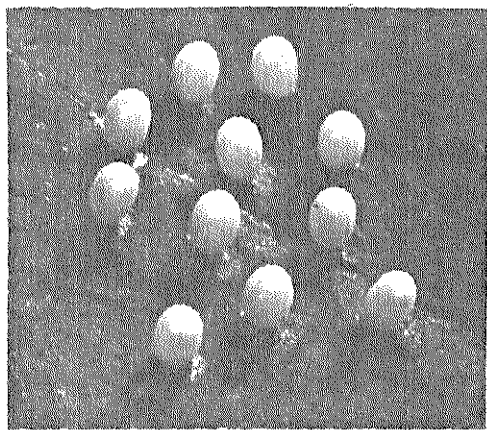
FIGURA 3

Diagrama climático do Horto Florestal de Sumaré Estado de São Paulo, durante os anos de 1977, 1978 e 1979, de acordo com o método de Walter & Lieth (1960). As áreas pontilhadas representam períodos de seca, as tracejadas, períodos úmidos, e as cheias, períodos super-úmidos.

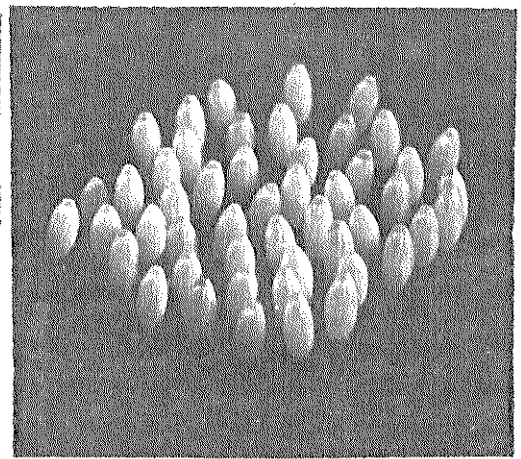
d) 10 X



b) 5 X

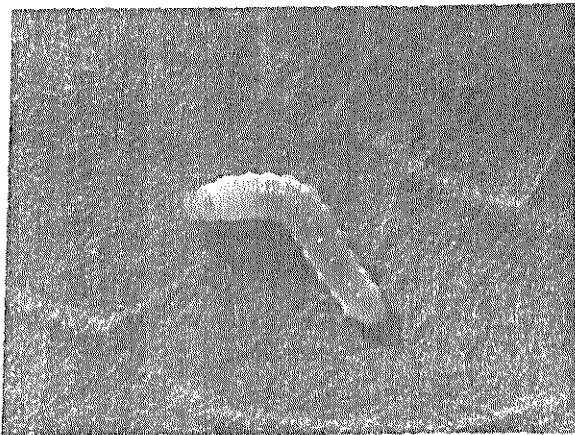


e) 5 X

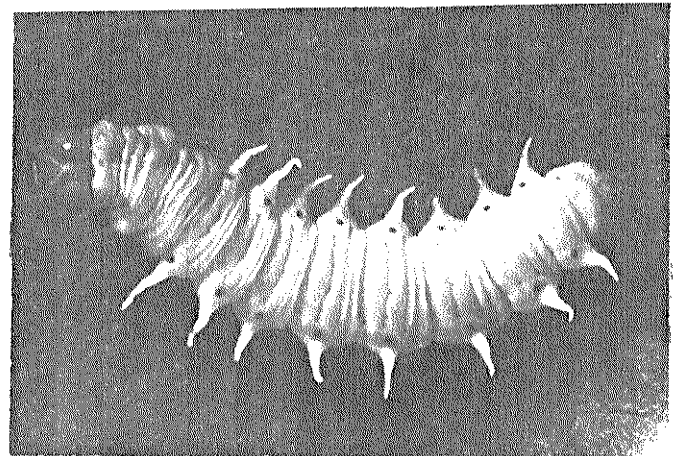


d) 5 X

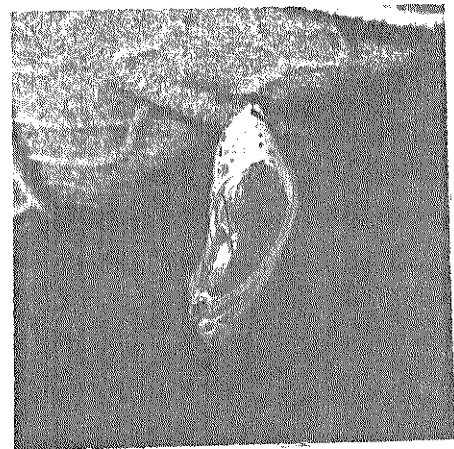
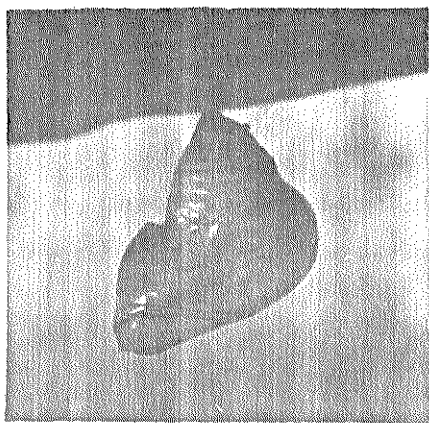
e) 4 X



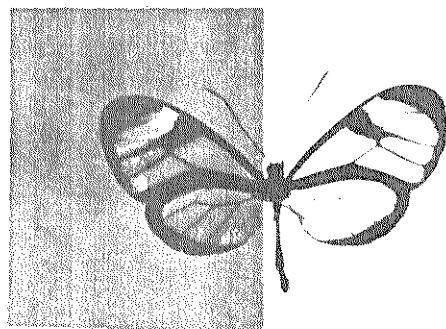
f) 3 X



g) 1,5 X

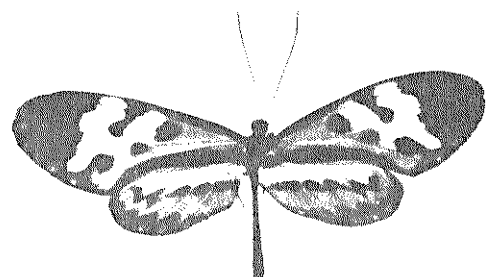


h) 1 X



i) 1 X

j) 1 X



A identificação dessas espécies foi feita pelo Dr. Keith Spalding Brown Jr. do Departamento de Zoologia, UNICAMP, e a nomenclatura está de acordo com o "Suplemento ao Catálogo dos Ithomiidae Americanos" (Mielke e Brown, 1979).

3 - PLANTAS HOSPEDEIRAS

Os ithomiíneos, em Sumaré, usam como plantas hospedeiras espécies das famílias Solanaceae e Apocynaceae. As solanáceas, contudo, são de longe as mais usadas pelo grupo. Esta família possui 80 gêneros (D'Arcy, 1973) e 2300 espécies (Cronquist, 1968) e está distribuída, principalmente, na América tropical, existindo alguns gêneros na África e Austrália.

Em Sumaré, Vasconcellos Neto (1980) encontrou as seguintes espécies de plantas hospedeiras (em ordem decrescente de preferência) das quatro espécies estudadas de ithomiíneos: Mcclungia salonina (Cestrum sendtnerianum), Mechanitis lysimnia (Solanum jatrophiifolium, S. brusquense, S. ciliatum, S. viarum e S. aculeatissimum), Mechanitis polymania (Solanum robustum, S. erianthum, S. variabile e S. paniculatum), e Hypothyris ninonia (Solanum robustum, S. erianthum, S. paniculatum, S. megalochiton e S. variabile).

A identificação das solanáceas da área foi feita pelo Dr. Condorcet Aranha, do Instituto Agrônomo de Campinas.

4 - PROCEDIMENTO

a. No campo

Para avaliação da dinâmica do parasitismo, foram feitas coletas mensais dos estágios imaturos das espécies estuda

das. As coletas foram feitas geralmente entre os dias 15 e 20 de cada mês, ao longo de um período de, aproximadamente, dois anos. No período de dezembro de 1977 a setembro de 1978, o número total de plantas hospedeiras examinadas mensalmente para cada espécie de Ithomiinae foi variável, padronizando-se a partir de outubro de 1978 a setembro de 1979.

De cada planta examinada anotava-se a sua espécie, estágio de desenvolvimento (folhas novas, maduras, velhas, flor ou fruto), número de ovos e número e estágio das larvas coletadas. Os ovos e larvas eram acondicionados, respectivamente, em tubos e caixas plásticas e levados para o laboratório.

As plantas eram examinadas à medida que eram encontradas na área, sendo o seu número estabelecido empiricamente, onde se considerou: taxas de infestações obtidas em coletas anteriores, número de imaturos suficientes para avaliação da dinâmica de parasitismo e tempo gasto na coleta (máximo de três dias).

O procedimento de coleta pode ser assim resumido, para cada uma das espécies de borboletas:

Meclungia salonina - eram vistoriadas 200 plantas de Cestrum sendtnerianum localizadas no bolsão, e coletados todos os ovos e larvas dessa espécie de borboleta, encontrados nessas plantas.

Mechanitis lysimnia - das 150 plantas vistoriadas, procurava-se amostrar, primeiramente, os exemplares na espécies preferidas para desova, como Solanum jatrophiifolium (40-60 plantas) e S. brusquense (20-30 plantas). As espécies So-

lanum ciliatum e S. viarum, na maior parte do período de estudo, não possuíam mais do que 20 indivíduos, que eram amostrados em sua totalidade. A amostra era completada com espécimes encontrados em Solanum aculeatissimum, planta menos preferida e a mais abundante na área estudada.

Mechanitis polymnia e Hypothesis ninonia - a coleta de imaturos dessas duas espécies foi feita simultaneamente, uma vez que ambas usam praticamente as mesmas espécies de plantas hospedeiras em Sumaré. Foram examinadas cerca de 50 plantas de Solanum robustum, 50 plantas de S. paniculatum, 40 plantas de S. variable e 10 plantas de S. erianthum (espécie pouco abundante na área, durante a época do estudo). Não foram examinadas plantas da espécie Solanum megalochiton, por ser muito pouco utilizada pelos ithomiíneos.

O reconhecimento inicial no campo, dos ithomiíneos (imaturos e adultos) e suas plantas hospedeiras, contou com a ajuda de J. Vasconcellos Neto.

Os dados sobre predação foram obtidos por observações diretas de ovos sugados, bem como de larvas e adultos encontrados mortos no campo. A existência de sinais típicos de início de alimentação larval na folha da planta hospedeira, sem a presença dessa larva, foi considerada como uma evidência indireta de sua morte por predação. Embora não se tenha determinado taxas absolutas de predação em cada espécie de borboleta, pode-se avaliar a intensidade de predação em ovos e larvas, através de anotações feitas durante as coletas.

b. No laboratório

Os ovos e larvas coletados no campo foram mantidos

em laboratório até a obtenção das larvas ou adultos de borboletas, ou dos parasitóides. As larvas provenientes dos ovos não parasitados, e as borboletas provenientes das larvas não parasitadas, eram soltas no local onde tinham sido coletados.

Determinou-se as taxas de parasitismo de ovo e de larva, identificação das espécies de parasitóides, número de parasitóides emergidos em cada ovo ou larva e a sua razão sexual, estágio da larva parasitada no dia da coleta, espécie de planta hospedeira da larva e, ainda, tempo de emergência nas borboletas e parasitóides. As taxas de parasitismo foram calculadas dividindo-se o número de ovos e larvas parasitados de cada espécie de ithomíneo pelo total coletado. Excluíram-se no denominador os ovos e larvas que morriam sem que se pudesse detectar a existência ou não de parasitismo.

Os parasitóides obtidos eram guardados em vidro com álcool 70% e/ou montados em alfinetes entomológicos. Esses parasitóides eram identificados até o nível de família pelo autor, e posteriormente eram remetidos exemplares de cada espécie para os especialistas em cada grupo. Os Chalcidoidea foram enviados para o Dr. Luis De Santis, Chefe da Divisão de Entomologia e Diretor do Museu da Universidade Nacional de La Plata, Argentina. Alguns exemplares da família Braconidae foram enviados para o Dr. Max Fischer do Departamento de Zoologia (Entomologia) do Museu de História Natural de Viena, Austria. Os restantes da família Braconidae e as espécies de Ichneumonidae foram remetidos para o Laboratório de Entomologia Sistemática do Centro de Pesquisas Agrícolas de Beltsville, Maryland, EUA, para identificação pelos Drs. R.W. Carlson (Ichneumonidae) e Paul Marsh (Braconidae). Os parasitóides pertencentes a família Tachinidae foram identificados pelo Dr. José Henrique Guimarães, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brasil.

RESULTADOS

1 - LEVANTAMENTOS DE PARASITÓIDES

A Figura 5 mostra as espécies de Ithomiinae, as plantas hospedeiras e os respectivos locais onde foram coletados ovos e larvas dessas borboletas.

As nove espécies coletadas de Ithomiinae apresentaram 13 espécies de parasitóides e duas espécies de hiperparasitóides, distribuídas em oito famílias e duas ordens de insetos. Ocorreram apenas duas espécies de parasitóides de ovo, pertencentes as famílias Trichogrammatidae (Hym. Chalcidoidea) e Scelionidae (Hym. Proctotrupoidea); cinco espécies de parasitóides de larva, das famílias Braconidae (3) e Ichneumonidae (2) (Hym. Ichneumonoidea); três espécies de parasitóides larvo-pupal da família Tachinidae (Dipt. Muscoidea) e três espécies de parasitóides de pupa, das famílias Chalcididae (2) e Eulophidae (Hym. Chalcidoidea) (Tabela I).

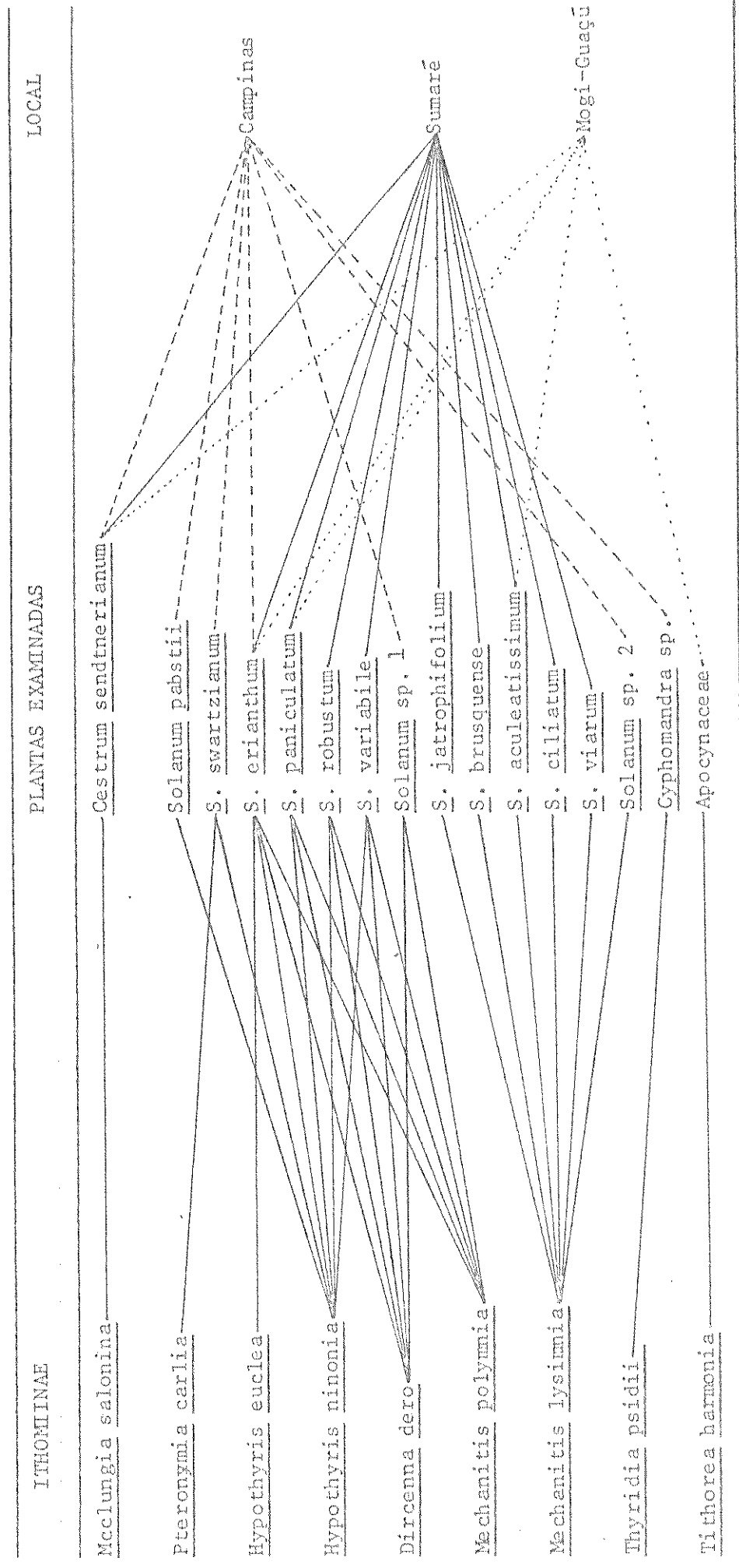
A análise dos aspectos biológicos dos parasitóides bem como da dinâmica das taxas de parasitismo considera apenas as quatro espécies de borboletas coletadas regularmente.

2 - ASPECTOS BIOLÓGICOS DOS PARASITÓIDES

Parasitóides de ovo

Trichogramma semifumatum Perkins, 1910 (Hym. Trichogrammatidae) e Telenomus sp. (Hym. Scelionidae), desenvolvem-se inteiramente no interior do ovo do hospedeiro, saindo

FIGURA 5 - Espécies de plantas hospedeiras e os locais onde foram coletados ovos e larvas de itomíneos com parasitismo.



Campinas - Mata pequena Sta. Genebra, B. Geraldo, Campinas, S.P. (22º 50'S, 47º 04' W).

Sumaré - Horto Florestal de Sumaré, Sumaré, S.P. (22º 51' S, 47º 16' W).

Mogi-Guaçu - Mata da Pedra, Fazenda da Campininha, Mogi-Guaçu, S.P. (22º 15' S, 47º 09' W).

TABELA I - Parasitóides obtidos de imaturos de espécies de itroníneos durante 1978 e 1979 .

Espécie	Local	Está- glo	Ordem	Parasitóide		Espécie	Ocorrên- cia
				Família	Família		
<u>Mcclungia salonina</u>	S, M	O	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum	Perkins	C
"	S	L	Hym.	Braconidae	Apanteles concinnus	Muesebeck +	C
"	S	L	Hym.	"	Meteorus sp. 1		O
"	S	L	Hym.	Ichneumonidae	Charops sp. n. ++		O
"	S	L	Hym.	"	Hypoater sp.		O
"	S	P	Hym.	Eulophidae	Tetrastichus minasensis	De Santis	?
"	S	P	Hym.	Chalcididae	Xanthomelanus sp. 1 n.		?
"	S	P	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum		C
<u>Hypothesis nironia</u>	S, M	O	Hym.	Braconidae	Apanteles concinnus		O
"	S	L	Hym.	"	Meteorus sp. 1		O
"	M	L	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum		O
<u>Mechanitis lysimnia</u>	S, M	O	Hym.	Scelionidae	Telenomus sp. n.		C
"	S, M	O	Hym.	"	Euexorista brasiliensis	Moreira	C
"	S	L	Dipt.	Tachinidae	Iespesia capitata	Townsend	C
"	S	L	Dipt.	"	Iespesia concinnus		C
"	S	L	Hym.	Braconidae	Xanthomelanus sp. 2 n.		?
"	S	L	Hym.	Chalcididae	Telenomus sp. n.		C
<u>Mechanitis polymnia</u>	S, M	O	Hym.	Scelionidae	Euexorista brasiliensis		C
"	S	L	Dipt.	Tachinidae	Iespesia capitata		C
"	S	L	Dipt.	"	Ieschenaultia cf. leucophrys		?
"	M	L	Dipt.	"	Apanteles concinnus		O
"	S	L	Hym.	Braconidae	Trichogramma semifumatum		C
<u>Dircenna dero</u>	S, C	O	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum		C
"	C	O	Hym.	Scelionidae	Telenomus sp. n.		O
"	C	L	Hym.	Braconidae	Microgaster sp.		?
"	S	L	Hym.	"	Apanteles concinnus		O
"	S	L	Hym.	"	Meteorus sp. 1		C
<u>Hypothesis euclea</u>	M	L	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum		?
<u>Pteronymia carlia</u>	C	O	Hym.	Braconidae	Meteorus sp. 1		?
"	C	L	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum		?
<u>Thyridia psidii</u>	C	O	Hym.	Scelionidae	Telenomus sp. n.		?
"	C	O	Hym.	"	Trichogramma semifumatum		?
<u>Tithorea harmonia</u>	M	O	Hym.	Trichogrammatidae	Trichogramma semifumatum		?

Local: S - Sumaré, M - Mogi-Guaçu, C - Campinas; veja coordenadas no Esquema I.

Estágio: O - Ovo, L - Larva, P - Pupa.

+ Larvas sofreram hiperparasitismo por Mesochorus mirandae Dasch (Hym. Ichneumonidae).

++ Um casulo hiperparasitado por Spilochalcis sp. n. (Hym. Chalcididae).

C - Comum- ocorreu em várias coletas; O - Ocasional - somente em 1 ou 2 de uma série de coletas;

? - nº de coletas insuficiente para uma avaliação.

deste já como vespa adulta. A porcentagem de ocorrência das duas espécies de parasitóides nas quatro espécies de itomíneos estudadas é mostrada na Fig. 6.

Trichogramma semifumatum, com cerca de 0,40mm de comprimento, deposita em geral vários ovos em cada ovo do hospedeiro. Há uma diferença significativa entre o número de vespas que emergem dos ovos de Mcclungia salonina e de Mechanitis lysimnia, estando relacionada com o tamanho do ovo destes hospedeiros ($t = 2,36, 0,02(P < 0,05)$). O número médio de vespas que emergiram de ovos de Mcclungia salonina foi 3,8 (N = 22), enquanto que em Mechanitis lysimnia, que possui um ovo cerca de duas a três vezes maior que a espécie anterior, emergiram em média 4,8 vespas/ovo (N = 30) (Fig. 7a,b).

A razão sexual em T. semifumatum foi fortemente favorável às fêmeas. A porcentagem de fêmeas que emergiram de ovos parasitados de M. salonina foi semelhante a de M. lysimnia, ficando em torno de 80% (Fig. 8a,b). Não foi observado nenhum caso em que somente machos emergissem de ovos parasitados, no entanto, em 10% desses emergiram somente fêmeas. Em todos os ovos parasitados de Mcclungia salonina, saiu apenas um macho do parasitóide, por ovo do hospedeiro, com uma única exceção quando emergiram somente fêmeas.

Em dois ovos parasitados de Mechanitis lysimnia verificou-se a emergência de dois machos de T. semifumatum por ovo do hospedeiro. O número de machos tende a aumentar com o número de adultos que emergem de cada ovo do hospedeiro, mantendo dessa maneira a proporção dos sexos constante na espécie (Fig. 9).

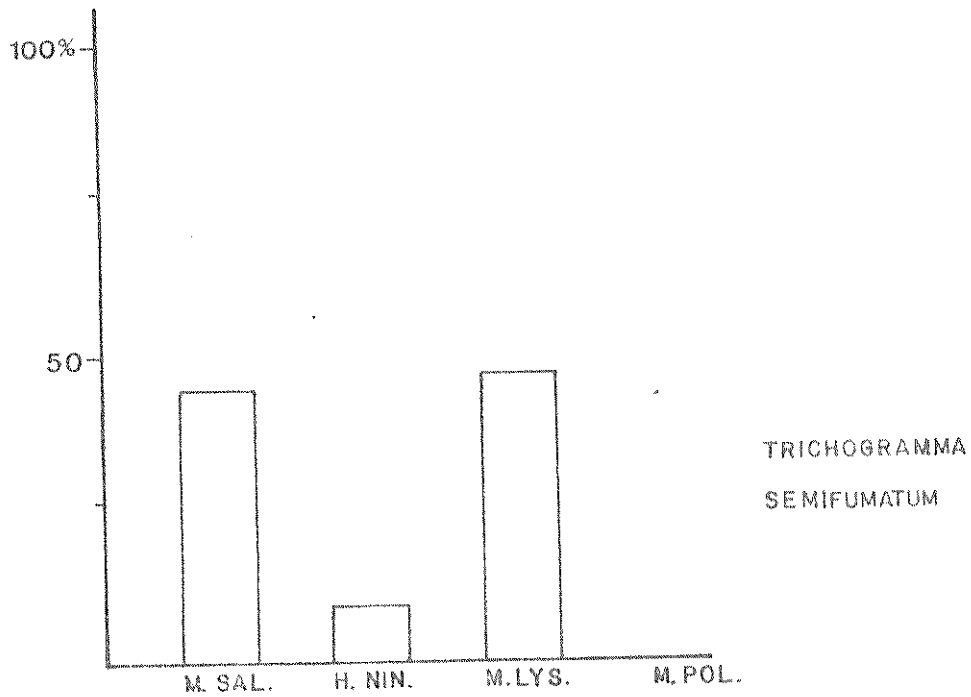
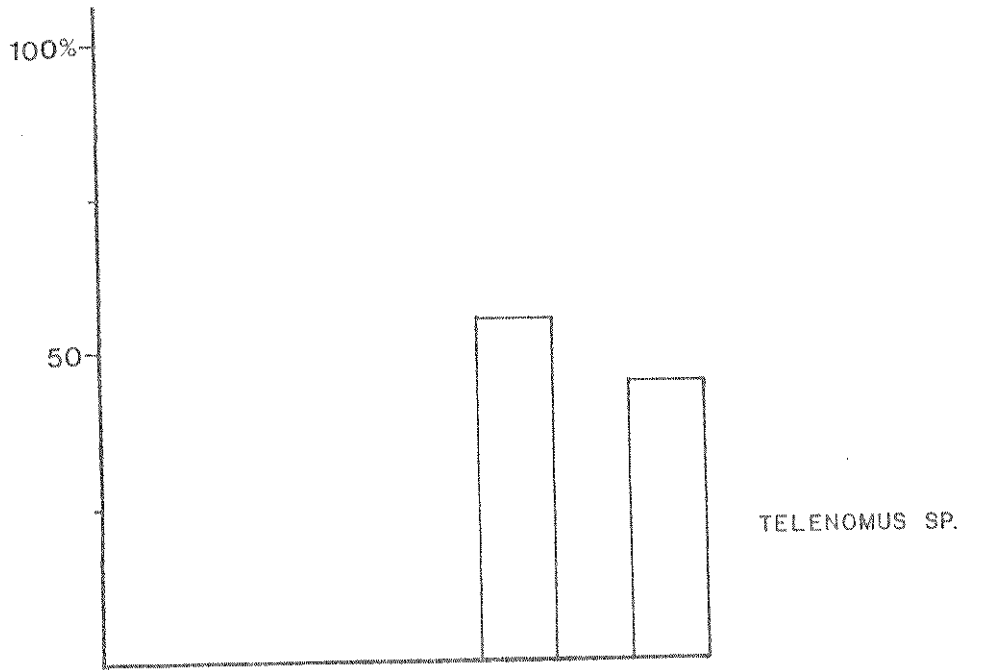


FIGURA 6

Diagramas das freqüências relativas das duas espécies de parasitóides de ovo, distribuídas nas quatro espécies de ithomiíneos estudadas em Sumaré. Em cada gráfico as barras totalizam 100%.

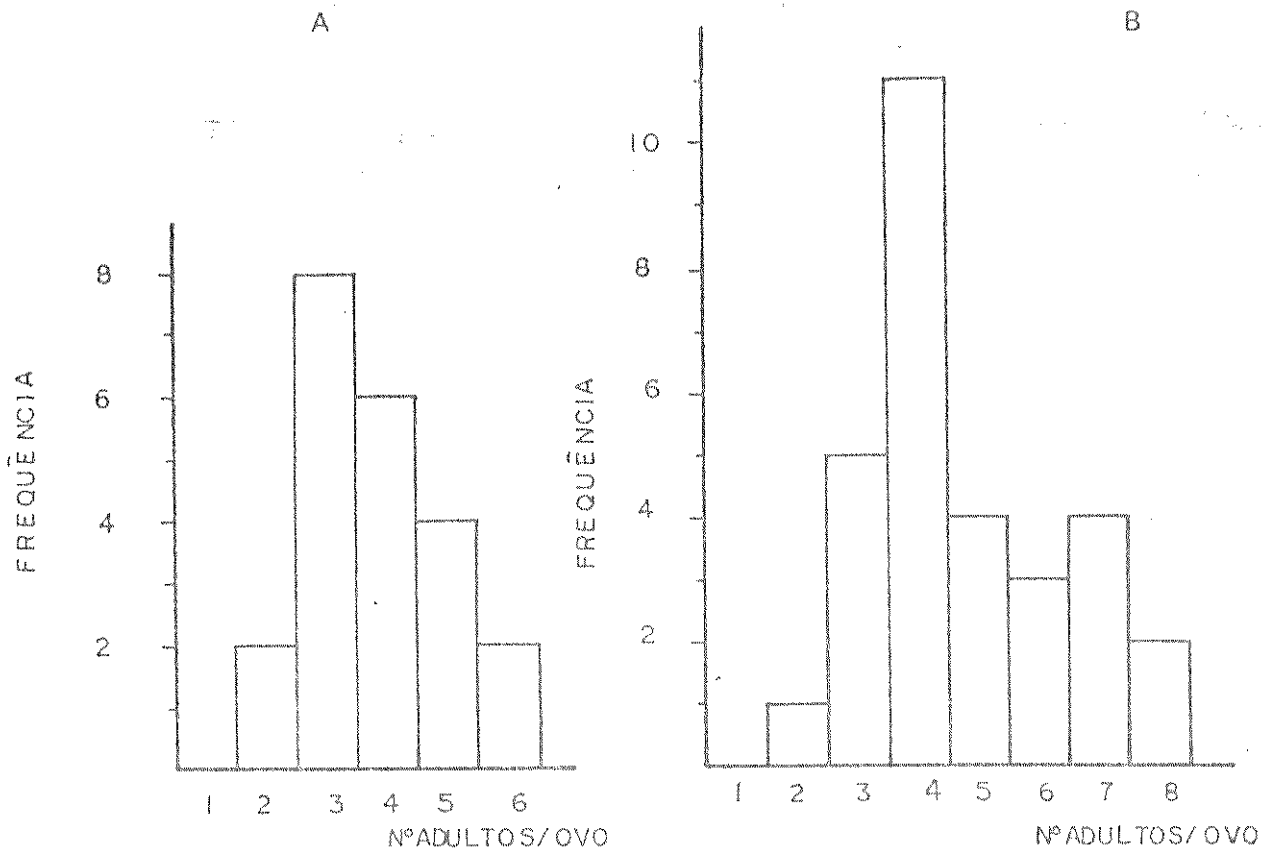


FIGURA 7

Diagramas do número de adultos de *Trichogramma semifumatum* que emergiam em cada ovo de *McClungia salonina* (A) e de *Mechanitis lysimnia* (B), em Sumaré, S.P.

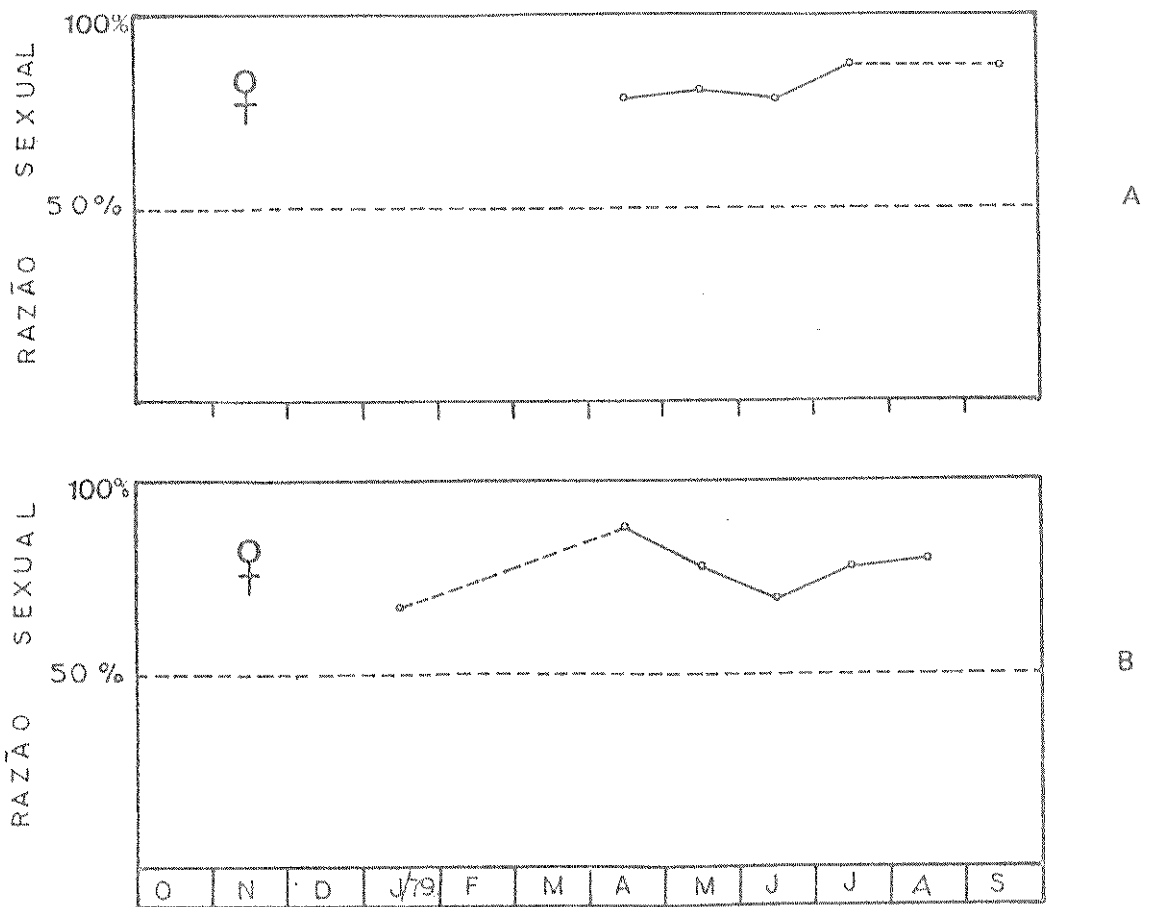


FIGURA 8

Variação na porcentagem de fêmeas do parasitóide de ovo, *Trichogramma semifumatum*, emergidas a partir de ovos de *Mechanitis lysimnia* (A) e de *Mcclungia salonina* (B).

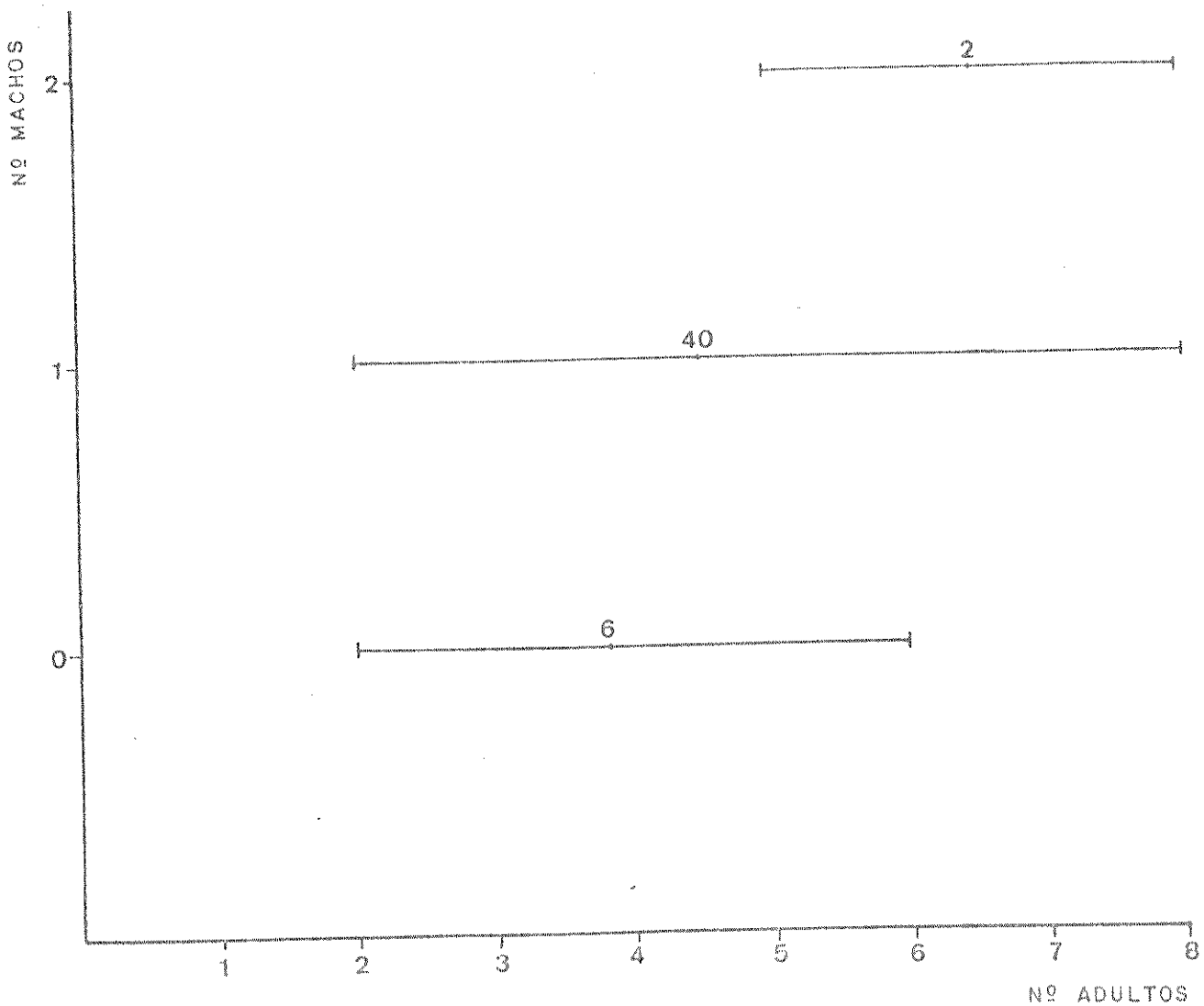


FIGURA 9

Variação do número total de adultos e o número de machos de Trichogramma semifumatum que emergiram de cada ovo de Mcclungia salonina e Mechanitis lysimnia. Os valores colocados sobre as linhas indicam o número de ovos parasitados contendo zero, um ou dois machos.

Telenomus sp. tem aproximadamente 1 mm de comprimento e parasita normalmente todos os ovos numa desova de Mechanitis, depositando sempre um único ovo em cada ovo do hospedeiro.

Ao chegar na desova da borboleta, a vespa caminha sobre um ovo, tocando-o várias vezes com as antenas (comportamento de "avaliação", Fig. 10). Caso o ovo não tenha sido parasitado anteriormente, a vespa desce até a superfície da folha e com o auxílio dos dois pares de patas posteriores, segura-se no ovo do hospedeiro e ovipõe, no seu interior (Fig. 11). Caso o ovo já esteja parasitado a vespa abandona-o, e inicia a "avaliação" de outro ovo na desova. O tempo total gasto na avaliação do ovo do hospedeiro, e na desova propriamente dita do parasitóide, foi de 2 a 3 minutos.

Depois de quatro a cinco dias, os ovos parasitados escurecem (Fig. 12) e nove a dez dias depois, num total de 13 a 15 dias de desenvolvimento, emergem os adultos, perfurando lateralmente o ovo (Fig. 13).

Em sete desovas de Mechanitis lysimnia, parasitadas por Telenomus sp., a porcentagem de fêmeas obtida foi de 74%, (89 fêmeas num total de 117 indivíduos).

Em cada desova parasitada saíram indivíduos de ambos os sexos, com exceção de uma desova com seis ovos, onde emergiram cinco fêmeas apenas (um ovo havia sido predado).

Parasitóides de larva

Os parasitóides encontrados, das famílias Braconi-

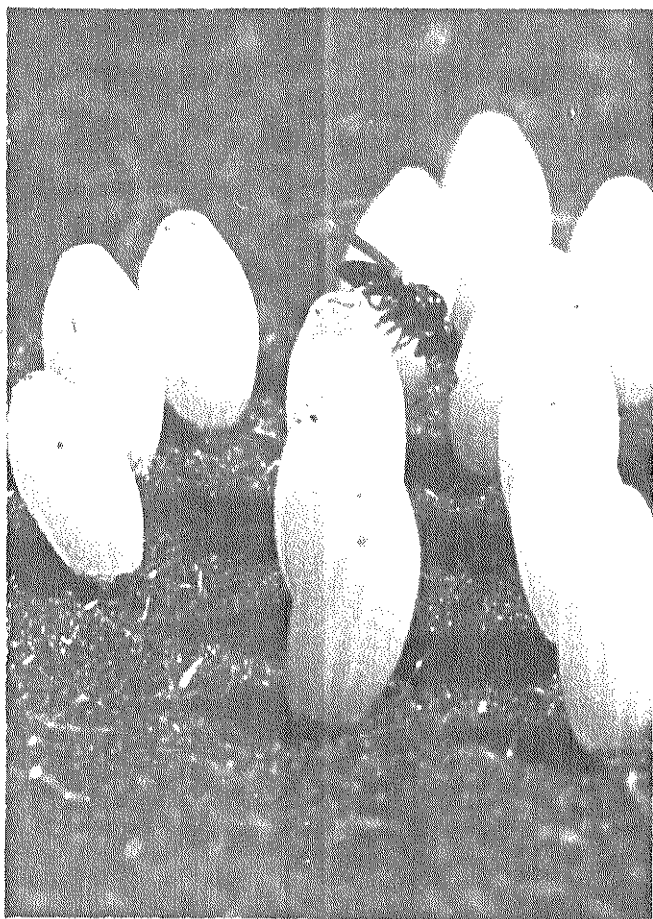


FIGURA 10

Comportamento de "avaliação",
por uma fêmea de Telenomus sp.,
em um ovo da desova de Mecha-
nitis polymnia. 18 X

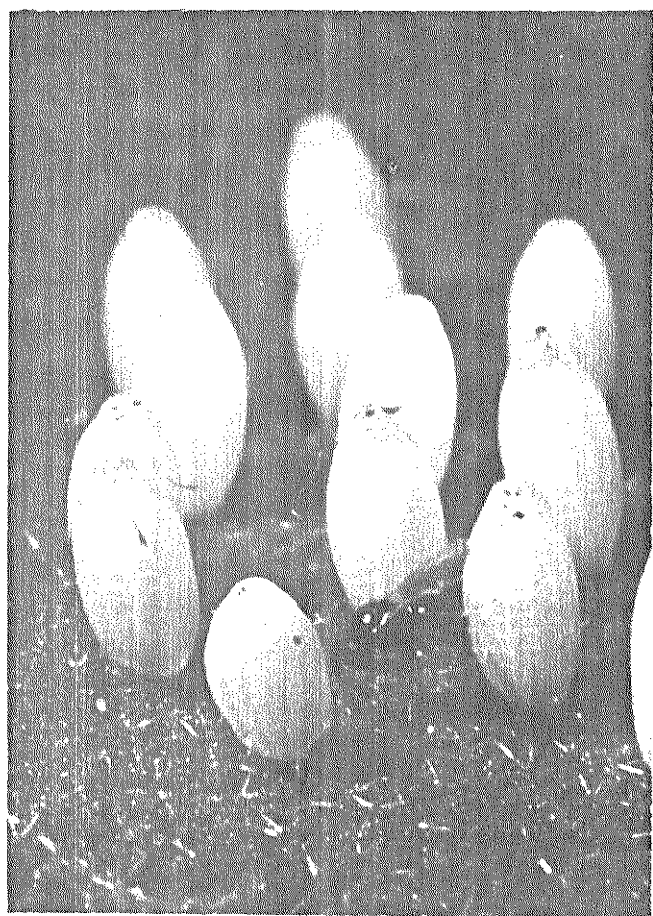


FIGURA 11

A mesma fêmea de Telenomus
sp., depositando seu ovo
no interior do ovo de M.
polymnia. 18 X



FIGURA 12

Aspecto da desova de Mechanitis polymnia totalmente parasitada pela vespa Telenomus sp. . Alguns ovos parasitados foram posteriormente sugados (setas). 10 X

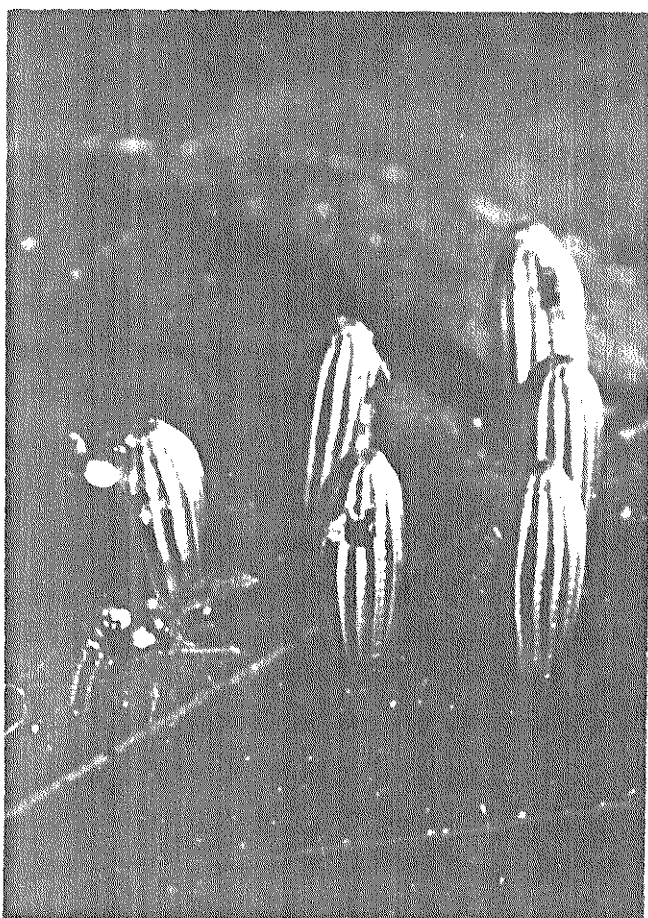


FIGURA 13

Desova de Mechanitis lysimnia parasitada por Telenomus sp., mostrando o adulto recém-emergido, após abandonar o ovo hospedeiro através de uma abertura lateral. 18 X

dae e Ichneumonidae, desenvolvem-se inteiramente dentro do estágio larval do hospedeiro, enquanto que os da família Tachinidae continuam sua alimentação pelo estágio de pupa do hospedeiro. A distribuição das três espécies mais comuns de parasitóides de larva, em seus respectivos hospedeiros é mostrada na Fig. 14.

Apanteles concinnus Muesebeck (Hym. Braconidae) é um parasitóide gregário, isto é, desenvolvem-se várias larvas no interior da larva hospedeira (Fig. 15). As fêmeas deste himenóptero parasitam as larvas de Mcclungia salonina geralmente no segundo estágio, ou mais raramente no primeiro estágio, e completam seu desenvolvimento no final do quinto estágio do hospedeiro. As larvas do parasitóide perfuram então o tegumento do hospedeiro e encasulam, ficando os casulos pendurados na larva hospedeira durante várias horas, (Fig. 16) caindo posteriormente no solo. A larva de M. salonina morre um ou dois dias após a formação dos casulos pelos parasitóides.

O número de casulos de A. concinnus por larva hospedeira foi bastante variável, com uma média de 14,5 casulos/larva (Fig. 17a). Num total de 382 adultos de A. concinnus obtidos de larvas de M. salonina, 65% foram fêmeas. A variação mensal na porcentagem de fêmeas de A. concinnus é mostrada na Fig. 17b.

O tempo total de desenvolvimento de A. concinnus foi de cerca de 24 dias, sendo 15 dias do estágio de ovo até a formação do casulo, e cerca de nove dias da formação do casulo até a emergência do adulto. Durante os meses mais frios,

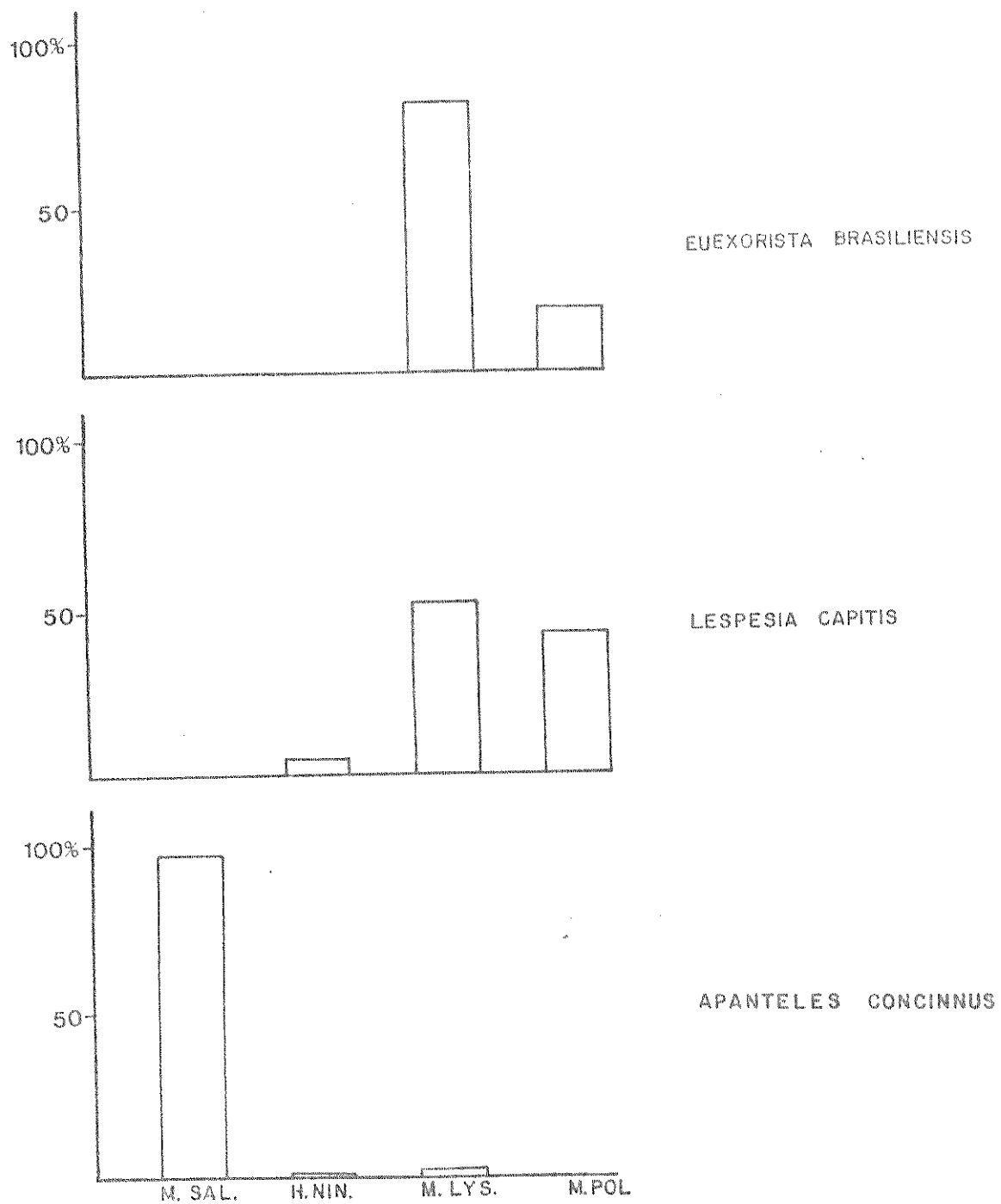


FIGURA 14

Diagramas das freqüências relativas das principais espécies de parasitóides de larva, distribuídas nas quatro espécies de ithomiíneos estudadas em Sumaré. Em cada gráfico a soma das barras totalizam 100%.

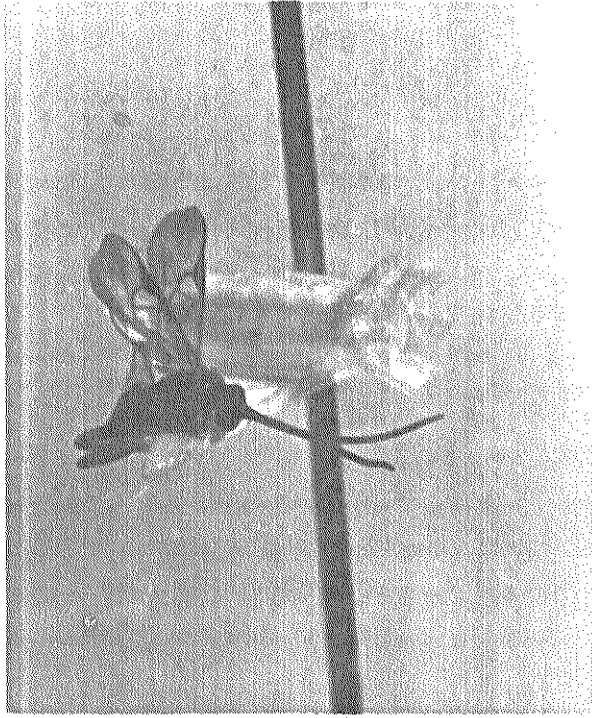


FIGURA 15

Adulto de Apanteles concinnus (Hym.: Braconidae) ao lado de seu casulo. 5 x

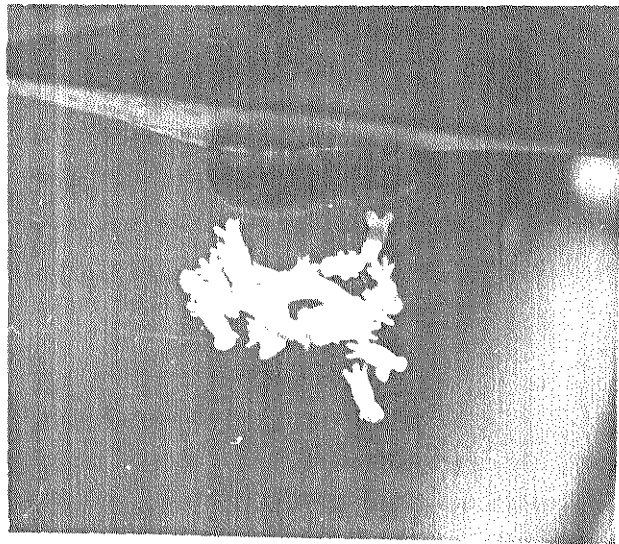


FIGURA 16

Larva de McClungia salonina parasitada, com vários casulos recém-formados de Apanteles concinnus 2 X

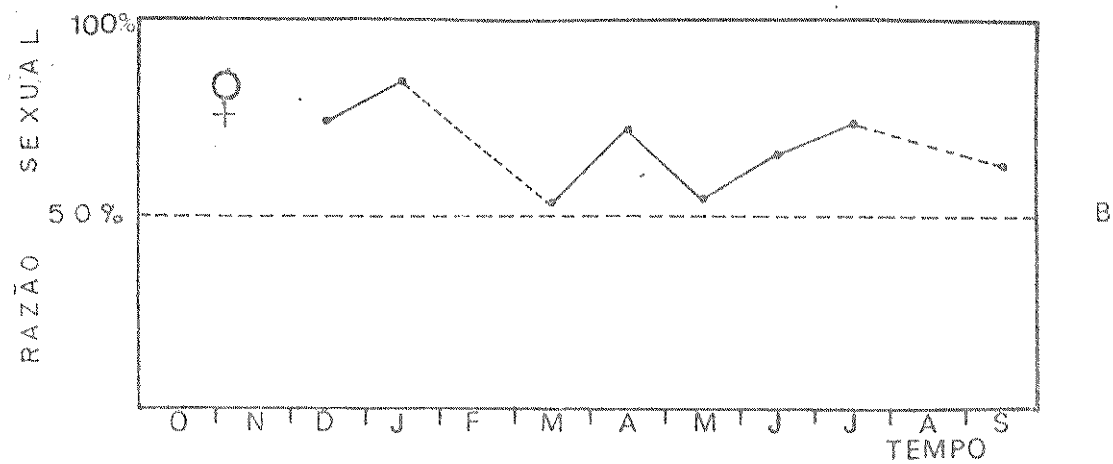
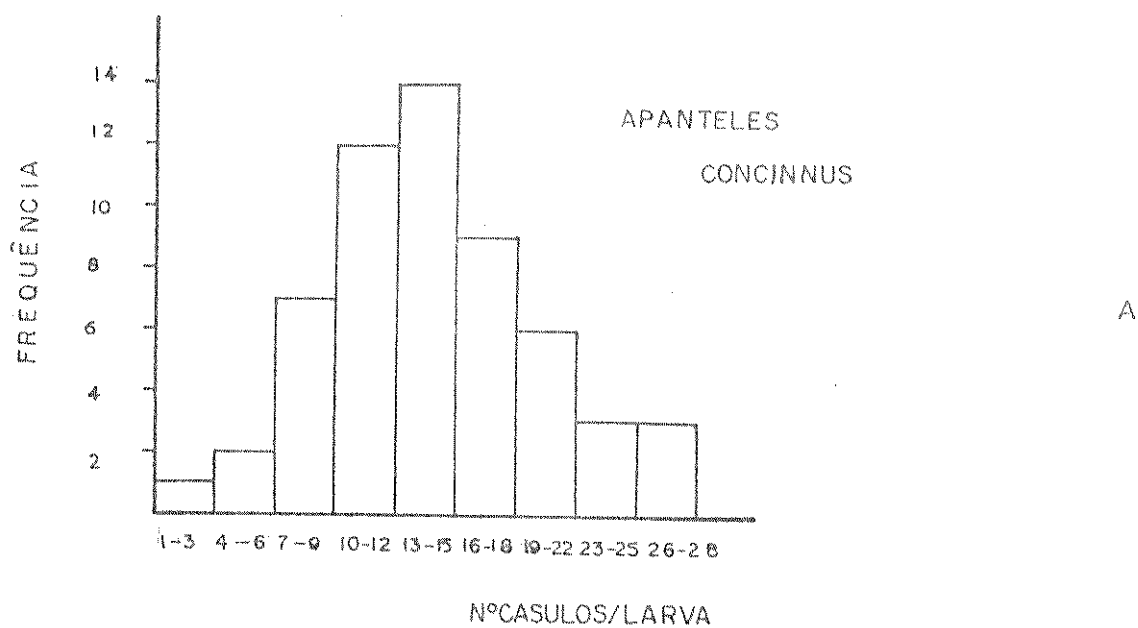


FIGURA 17

Histograma do número de casulos de Apanteles concinnus obtidos em cada larva de Mcclungia salonina (A) e gráfico da variação na porcentagem de fêmeas desse parasitóide em M. salonina (B).

o tempo gasto da formação do casulo até a emergência do adulto estendia-se até a faixa de 13 a 17 dias.

As outras duas espécies de braconídeos, Meteorus sp. e Microgaster sp., são parasitóides solitários, que ocorreram raramente em ithomiíneos em Sumaré.

Hyposoter sp. e Charops sp. (Hym. Ichneumonidae), ambos parasitóides solitários, foram obtidos de larvas de Mcclungia salonina. Hyposoter sp. constrói seu casulo dentro da própria larva hospedeira, consumindo todo o seu conteúdo (Fig. 18). Charops sp. consome também todo o conteúdo de seu hospedeiro, porém constrói seu casulo fora deste, pendurando-o através de um fio de seda preso a superfície inferior da folha (Fig. 19).

Euexorista brasiliensis Moreira e Lespesia capitis Townsend (Dipt. Tachinidae) foram obtidos em Sumaré, a partir de larvas de Mechanitis lysimnia, M. polymnia e, mais raramente, de larvas de Hypothyris ninonia (Fig. 14). As larvas desses parasitóides desenvolvem-se dentro das larvas e posteriormente, das pupas do hospedeiro, saindo uma única larva de cada hospedeiro, que em poucas horas empupa no chão.

Parasitóides de pupa

Xanthomelanus sp.1(*) e Xanthomelanus sp.2(*) (Hym. Chalcididae) ocorreram parasitando pupas, respectivamente, de Mcclungia salonina e Mechanitis lysimnia, emergindo uma vespa de cada pupa do hospedeiro.

(*) Essas duas espécies de calcidídeos foram identificadas e deverão ser descritas pelo Dr. Luis De Santis.

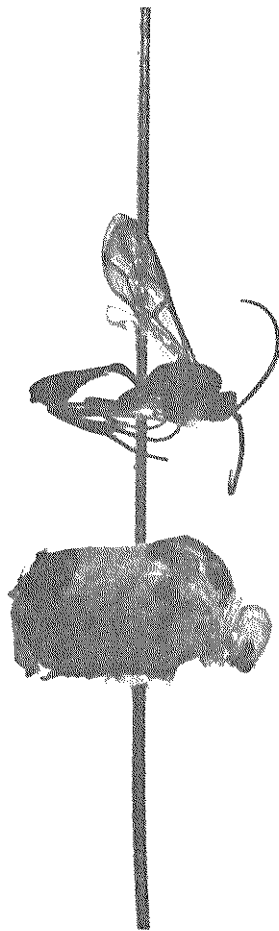


FIGURA 18

Hyposoter sp. (Hym.: Ichneumonidae). Note que a larva hos pedeira (embaixo) é totalmente ocupada pelo seu casulo. 5 x

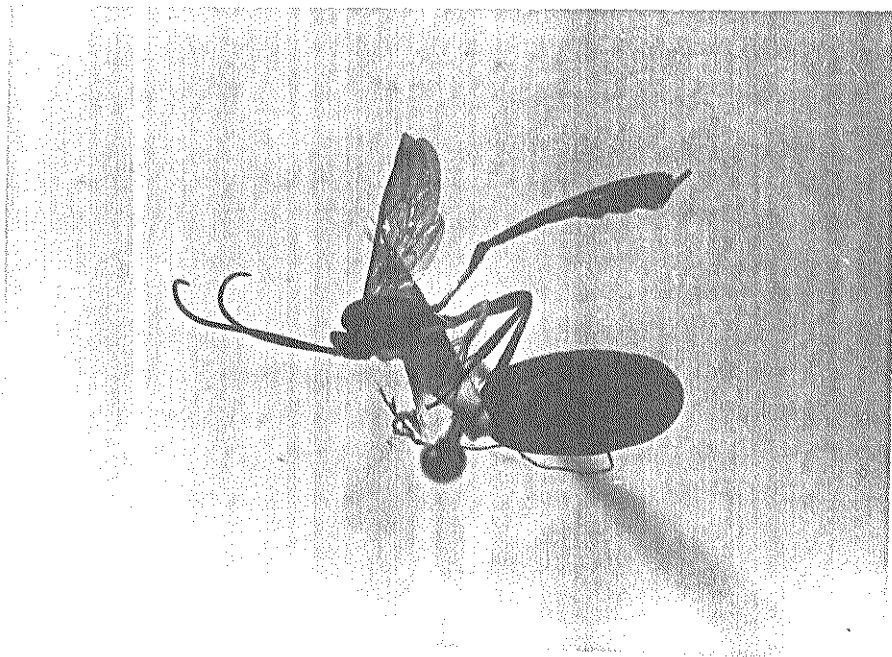


FIGURA 19

Charops sp. (Hym.: Ichneumonidae). Embora na figura o casulo esteja destacado, habitualmente fica pendurado na vegetação através do fio. 5 x

Tetrastichus minasensis De Santis (Hym. Eulophidae) foi encontrado numa única oportunidade, proveniente de uma pupa de Mcclunqia salonina. Foram obtidas 65 vespas nessa pupa, com provavelmente apenas um indivíduo macho.

Hiperparasitóides

Mesochorus mirandae Dasch (Hym. Ichneumonidae) foi obtido a partir de larvas de M. salonina parasitadas por Apanteles concinnus. Esse ichneumonídeo deposita seus ovos no interior de larvas de M. salonina. Se a larva da borboleta estiver parasitada por A. concinnus, as larvas dos hiperparasitóides irão penetrar nas larvas do braconídeo e seguir seu desenvolvimento, caso contrário, foi observado que o hiperparasitóide morre dentro da larva da borboleta. As larvas do braconídeo formam o casulo e empupam com a larva do hiperparasitóide no seu interior. Depois de alguns dias, emerge então uma vespa do ichneumonídeo de cada casulo hiperparasitado. A porcentagem de fêmeas de M. mirandae em cinco larvas hiperparasitadas de M. salonina, foi de 63% (41/62), sendo semelhante à razão sexual de seu hospedeiro (braconídeo).

A outra espécie de hiperparasitóide, Spilochalcis sp., foi obtida de um casulo de Charops sp. coletado no campo.

3 - INTERAÇÃO SOLANACEAE X ITHOMIINAE X PARASITÓIDE.

3.1 - Ithomiinae X Solanáceas

As larvas das espécies estudadas de ithomiíneos u-

sam, como plantas hospedeiras, apenas espécies da família Solanaceae. A figura 20 mostra a porcentagem de ovos e larvas dos ithomiíneos encontrados em cada uma das suas espécies hospedeiras, durante o período de outubro/78 a setembro/79.

Meclungia salonina deposita ovos isolados na face inferior das folhas de Cestrum sendtnerianum. Essa espécie de planta hospedeira apresentou grande disponibilidade de folhas novas no verão e outono, florescendo e frutificando principalmente na primavera (Fig. 21A).

Mechanitis lysimnia deposita ovos agrupados na face superior da folha de cinco espécies de solanáceas anuais e bianuais, em Sumaré. M. lysimnia mostrou uma preferência marcada por Solanum jatrophiifolium, cuja população teve, no decorrer no trabalho, em média 80% de seus indivíduos atacados por esse ithomiíneo. Solanum brusquense ocorreu numa densidade um pouco menor que a espécie anterior, sendo também muito utilizado por M. lysimnia. Solanum aculeatissimum, embora espécie dominante na área, apresentou uma baixa porcentagem de plantas atacadas por esse ithomiíneo. Plantas das espécies Solanum ciliatum e S. viarum foram também utilizadas por M. lysimnia, porém essas duas espécies de plantas eram relativamente raras no local. As espécies de plantas hospedeiras de M. lysimnia produzem folhas novas na primavera e verão e reproduzem-se nesta última estação (Fig. 21B). A distribuição dessas plantas se dá geralmente em áreas abertas ou pouco sombreadas e são bastantes sensíveis a períodos curtos de chuva e seca.

Mechanitis polymnia deposita ovos agrupados sobre

folhas de quatro espécies perenes de Solanum, e Hypoathyris ninonia deposita ovos isolados na face inferior da folha das mesmas espécies utilizadas por M. polymnia. Mechanitis polymnia e Hypoathyris ninonia desovaram preferencialmente em Solanum robustum. Solanum erianthum, embora seja regularmente atacado por M. polymnia e H. ninonia, foi relativamente raro no período estudado. As espécies de plantas hospedeiras desses dois ithomiíneos apresentaram fenologias um pouco distintas das plantas utilizadas por Mechanitis lysimnia (Fig. 22). As larvas de Mechanitis lysimnia e M. polymnia apresentaram uma tendência para um desenvolvimento mais rápido em Solanum jatrophiifolium e S. robustum respectivamente, que são as espécies hospedeiras de maior ocorrência para estas larvas.

3.2 - Ithomiinae x parasitóide

As dinâmicas do número de ovos e larvas coletadas e parasitadas, das quatro espécies de ithomiíneos, são apresentadas em números absolutos no período de outubro/78 a setembro/79, quando as coletas foram padronizadas (vide material e métodos) e em termos de taxas de parasitismo, no período total de dezembro de 1977 a setembro de 1979. As taxas obtidas de parasitismo são sempre medidas instantâneas, havendo uma tendência para serem sub-avaliadas, por causa da remoção de ovos e larvas, os quais ainda poderiam ser parasitados, caso tivessem permanecido no campo.

Durante o mês de janeiro de 1978 todos os ovos e larvas coletados da espécie Mcclungia salonina, morreram

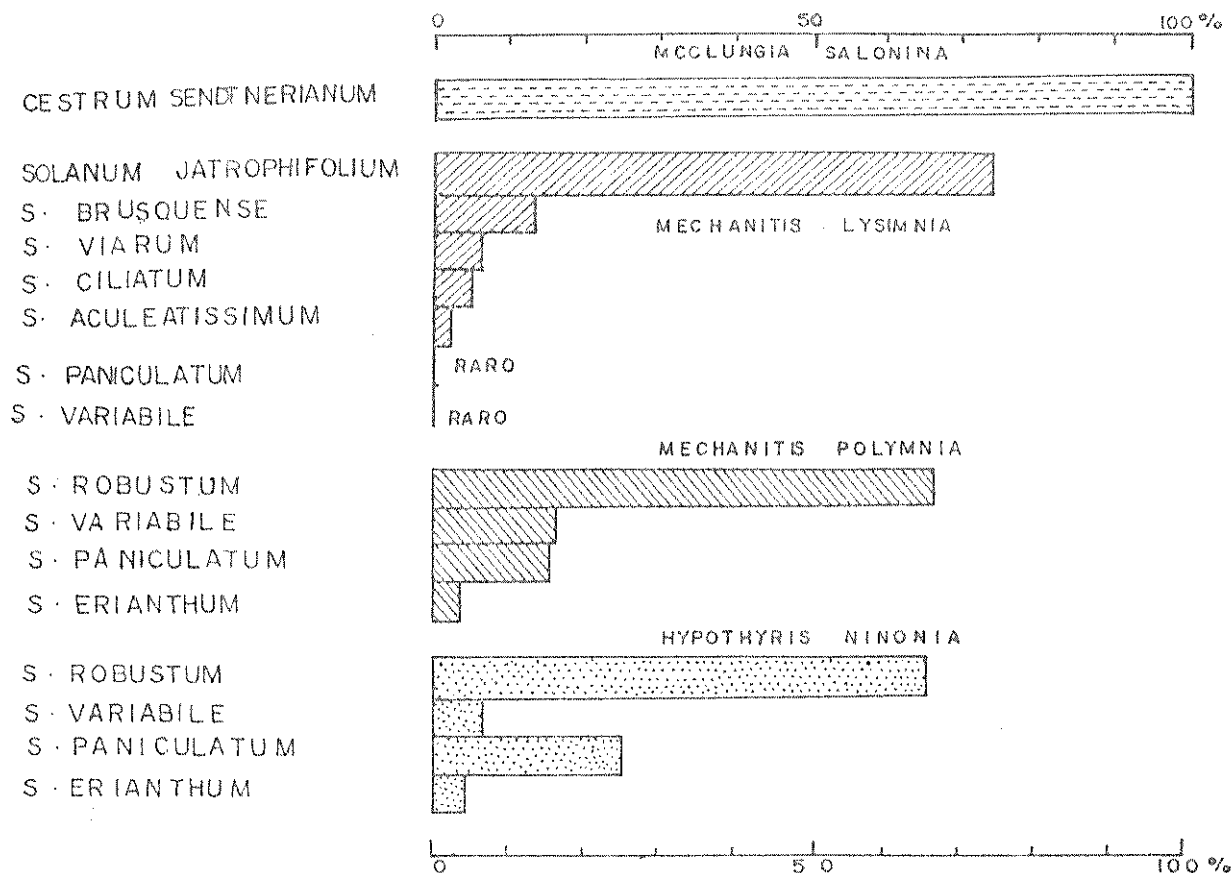
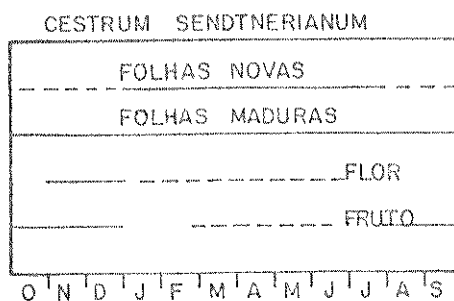


FIGURA 20

Porcentagem de ocorrência de ovos e larvas das quatro espécies de itomiíneos, nas espécies de plantas hospedeiras examinadas durante o período de outubro de 1978 a setembro de 1979, no Horto Florestal de Sumaré.

MCCLUNGIA SALONINA



B

MECHANITIS LYSIMNIA

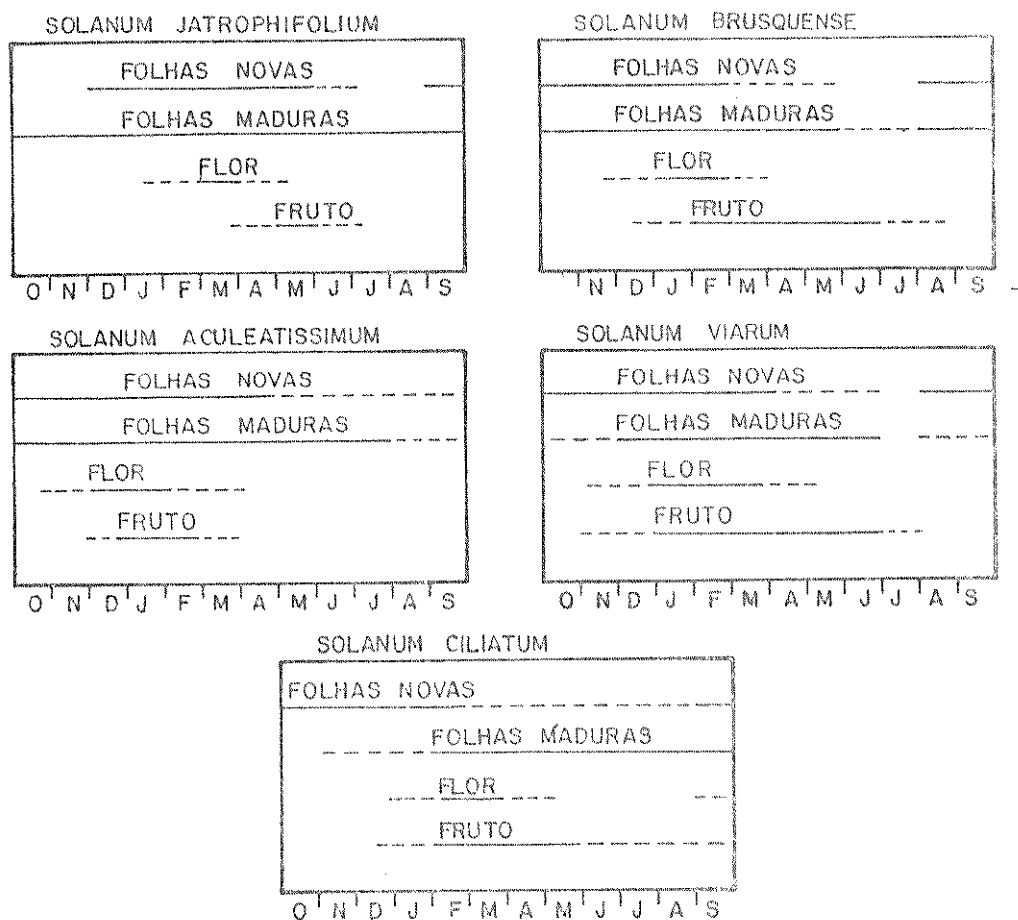


FIGURA 21

Fenologia das espécies de plantas hospedeiras de *Mcclungia salonina* (A) e de *Mechanitis lysimnia* (B), durante o período de outubro/78 a setembro/79, no Horto Florestal de Sumaré. A abundância relativa de cada estágio da planta foi classificada em duas categorias: comum (linha cheia) e rara (linha tracejada).

MECHANITIS POLYMNIA E HYPOTHYRIS NINONIA

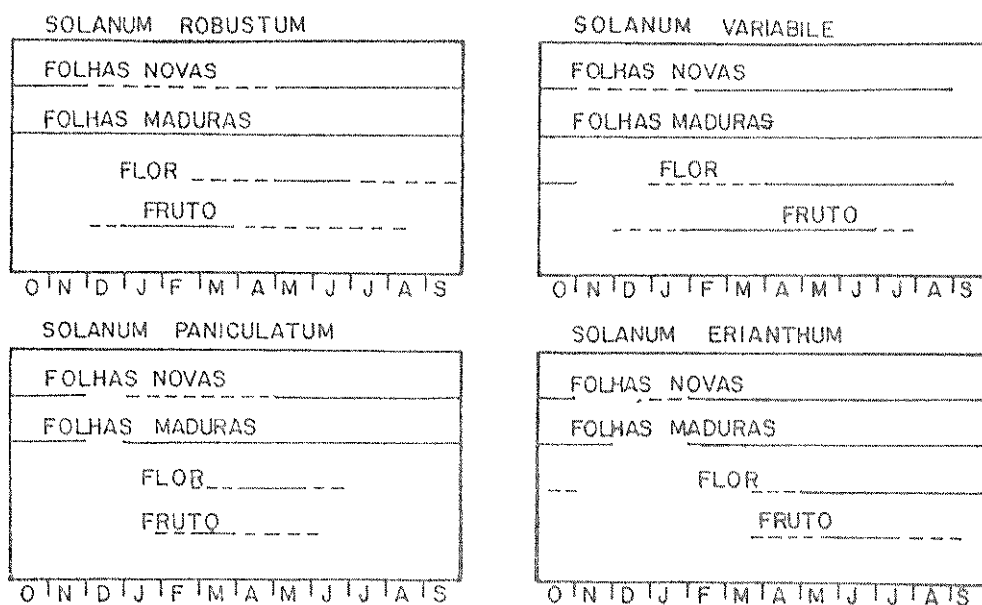


FIGURA 22

Fenologia das espécies de plantas hospedeiras usadas por *Mechanitis polymnia*/*Hypothyris ninonia* durante o período de outubro de 1978 a setembro de 1979, no Horto Florestal de Sumaré. A abundância relativa de cada estágio da planta foi classificada em duas categorias: comum (linha cheia) e rara (linha tracejada).

sem que fosse possível determinar a existência ou não de parasitismo e no mês de fevereiro de 1978 não houve coleta de campo dos estágios imaturos dos ithomiíneos.

Mcclungia salonina iniciou seu crescimento populacional nos meses de novembro e dezembro, aumentou bastante no verão e outono, atingindo o pico da população de estágios imaturos em maio e junho, decrescendo então até atingir os níveis mais baixos durante o fim do inverno e início da primavera (Fig. 23). O parasitismo no estágio de ovo de M. salonina foi baixo, atingindo a taxa máxima de 30% no mês de agosto. Trichogramma semifumatum foi o único parasitóide encontrado nessa espécie de ithomiíneo. O parasitismo de larva nesse ithomiíneo foi no entanto bastante alto durante todo o ano, chegando até a taxa de 100%. O braconídeo Apanteles concinnus foi o responsável pela quase totalidade do parasitismo de larva de M. salonina.

As taxas de parasitismo de ovo e de larva, em M. salonina, atingiram os maiores valores nos meses de julho e agosto, tanto em 1978 como em 1979 (Fig. 24). A porcentagem total de parasitismo de ovo foi maior em 1978, com 12% contra 6% em 1979. O parasitismo de larva, contudo, foi maior em 1979, apresentando uma porcentagem total de 78% de larvas parasitadas, enquanto que em 1978 a porcentagem foi de 63%.

Durante os meses de maior taxa de parasitismo larval, Apanteles concinnus foi hiperparasitado pelo ichneumonídeo, Mesochorus mirandae. No mês de julho/79, duas das três larvas parasitadas por A. concinnus estavam hiperparasitadas pelo ichneumonídeo.

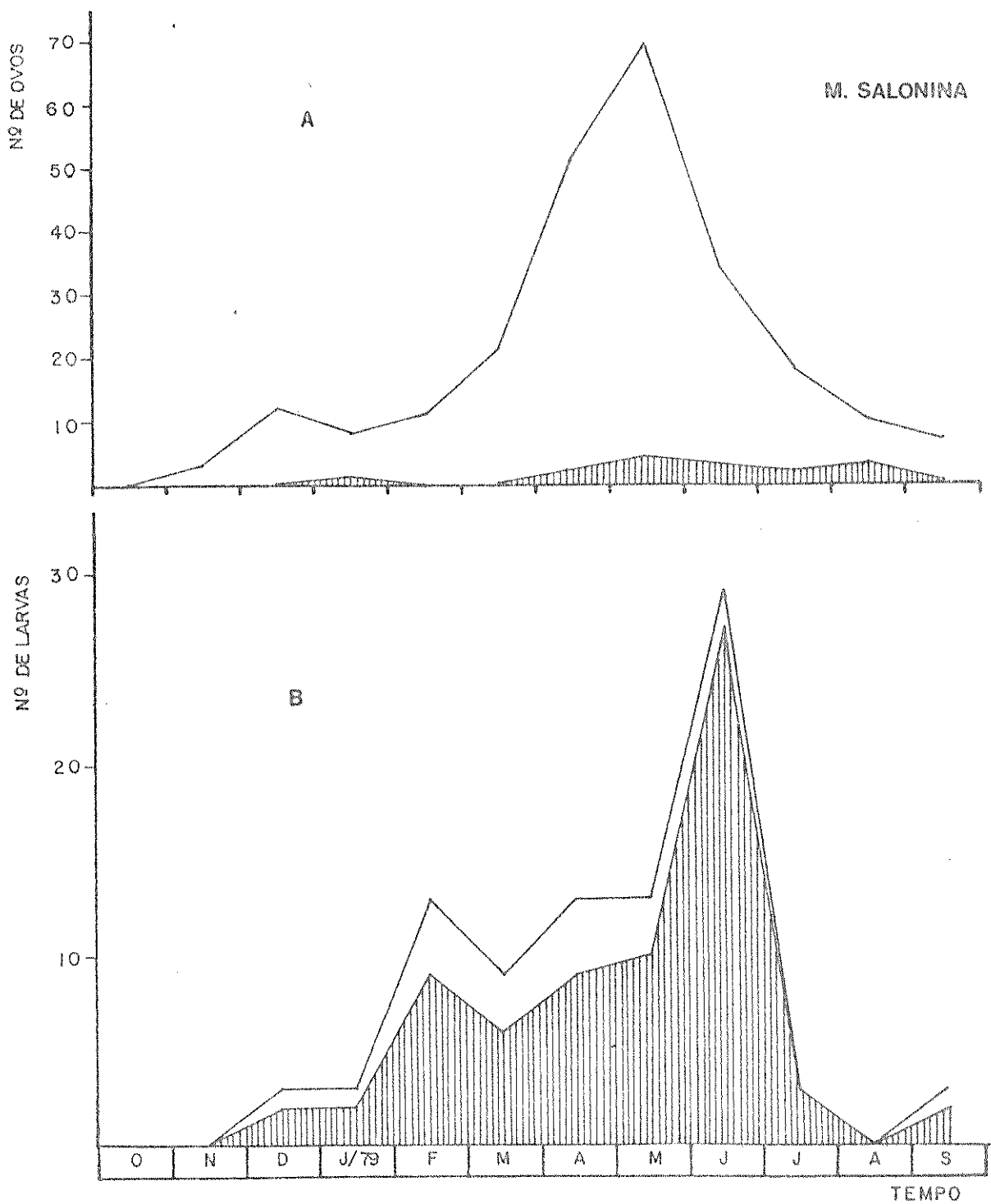


FIGURA 23

(A) - Número de ovos coletados (área total) e parasitados (área hachurada) de McClungia salonina, em 200 plantas de Cestrum sendtnerianum examinadas no período de outubro de 1978 a setembro de 1979, no Horto Florestal de Sumaré.

(B) - Idem para larvas.

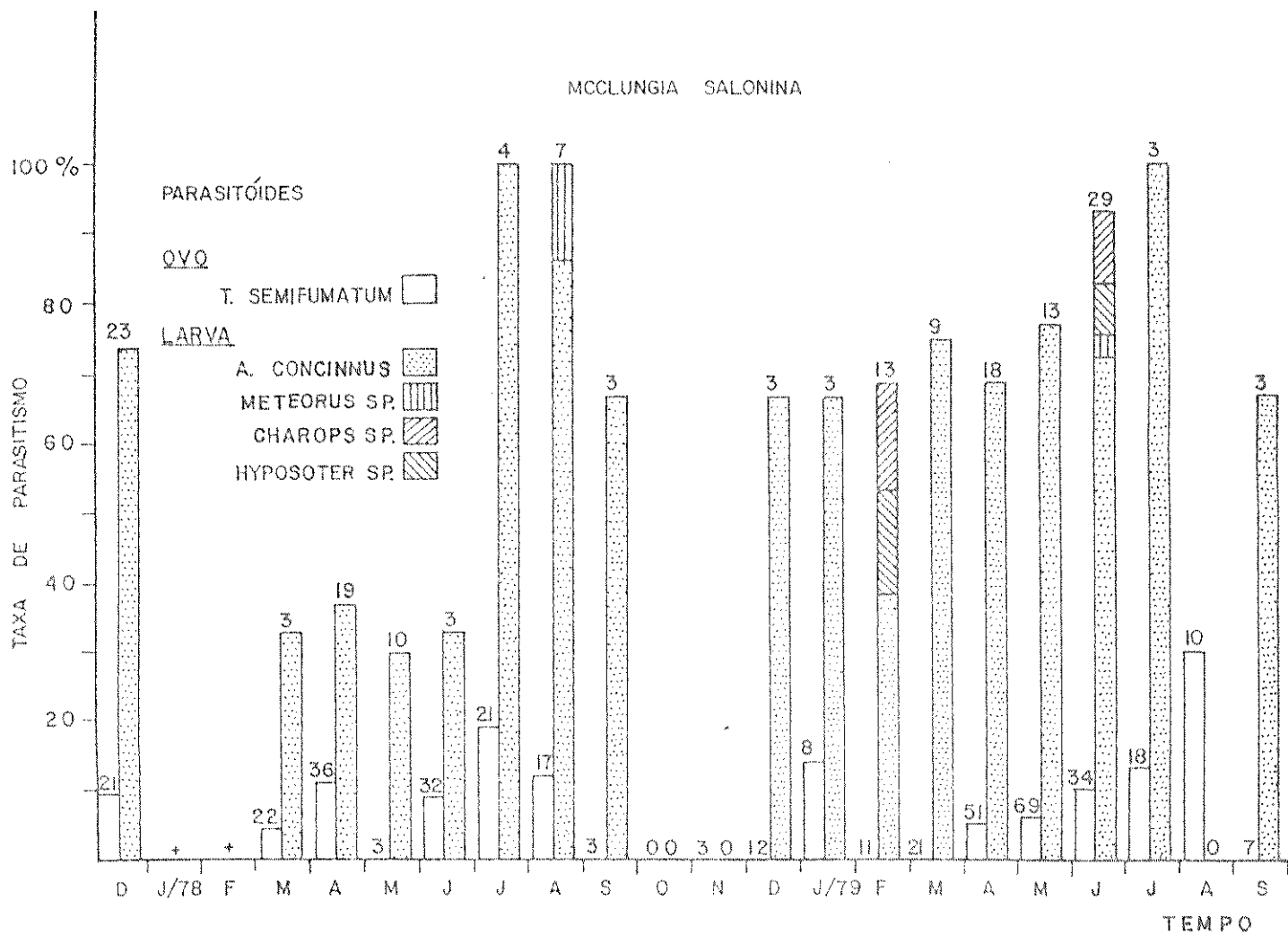


FIGURA 24

Diagrama da variação das taxas de parasitismo de ovo e larva de Mcclungia salonina no período de dezembro/77 a setembro/79 no Horto Florestal de Sumaré. Os números sobre as barras indicam o total de indivíduos coletados.

+ No mês de janeiro/78, ovos e larvas morreram, sem que fosse possível avaliar o parasitismo, e no mês de fevereiro/78 não houve coleta.

Os outros parasitóides de larva de M. salonina, como as espécies, Charops sp., Hyposoter sp. e Meteorus sp. contribuíram com uma pequena parcela na mortalidade das larvas, e ocorreram num pequeno número de amostras.

As larvas dos ithomiíneos, quando atingem o final do 5º estágio, abandonam a planta hospedeira e vão empupar dependurando-se em folhas ou ramos de outras plantas no local. Esse comportamento de evasão da planta hospedeira pela larva dificultou bastante a coleta de pupas no campo. Apesar de terem sido coletadas apenas quatro pupas de M. salonina durante todo o trabalho no campo, duas delas estavam parasitadas, uma por Tetrastichus minasensis (Eulophidae) e a outra por Xanthomelanus sp. 1 (Chalcididae).

Durante o mês de fevereiro de 1979, cinco larvas de M. salonina morreram infestadas com bactérias. O exame dessas larvas mostrou também que todas estavam parasitadas por Apanteles concinnus. Algumas larvas do braconídeo chegaram a sair do hospedeiro, porém morreram sem conseguir encasular. De outras quatro larvas de M. salonina parasitadas pelos ichneumonídeos Charops sp. (duas larvas) e Hyposoter sp. (duas larvas), emergiu apenas um adulto de Charops sp. Os outros três parasitóides não conseguiram sequer encasular, morrendo junto com o hospedeiro. As quatro larvas restantes de M. salonina, desta coleta, que não estavam parasitadas, empuparam, emergindo adultos normais.

Evidência de predação em ovos e larvas de M. salonina foi raramente observada.

O período reprodutivo de Mechanitis lysimnia iniciou-se no fim da primavera, logo após as primeiras chuvas, alcançando o máximo de densidade de ovos e larvas em torno do mês de maio, decrescendo no início do inverno. Nesta época as chuvas são mais raras e a seca causa o murchamento e a interrupção no crescimento nas folhas das plantas hospedeiras, ocorrendo praticamente uma interrupção também do período reprodutivo da população do ithomiíneo (Fig.25).

A dinâmica do parasitismo de ovos e larvas de M. lysimnia mostrou um pequeno aumento no número de ovos e larvas parasitadas, no final do período reprodutivo deste ithomiíneo (Fig. 25). Podemos verificar na Fig. 26, que a taxa de parasitismo foi pequena nos anos de 1978 e 1979. Em 1978 o parasitóide de ovo de Mechanitis lysimnia foi Telenomus sp., ao passo que em 1979 esse parasitóide praticamente não apareceu nessa espécie, sendo substituído por Trichogramma semifumatum. A porcentagem de ovos parasitados no período total de estudo, pelas duas espécies de parasitóides, foi de somente 3,6% (N = 2625).

A porcentagem de larvas parasitadas foi de 2,8% (N = 649), sendo os principais parasitóides os tachinídeos, Euexorista brasiliensis e Lespesia capitis.

Embora tenham sido coletadas apenas três pupas no campo, todas estavam parasitadas por Xanthomelanus sp.2 (Hym. Chalcididae). As três pupas estavam suspensas em folhas de sua própria planta hospedeira.

Verificou-se, no decorrer das coletas efetuadas, u

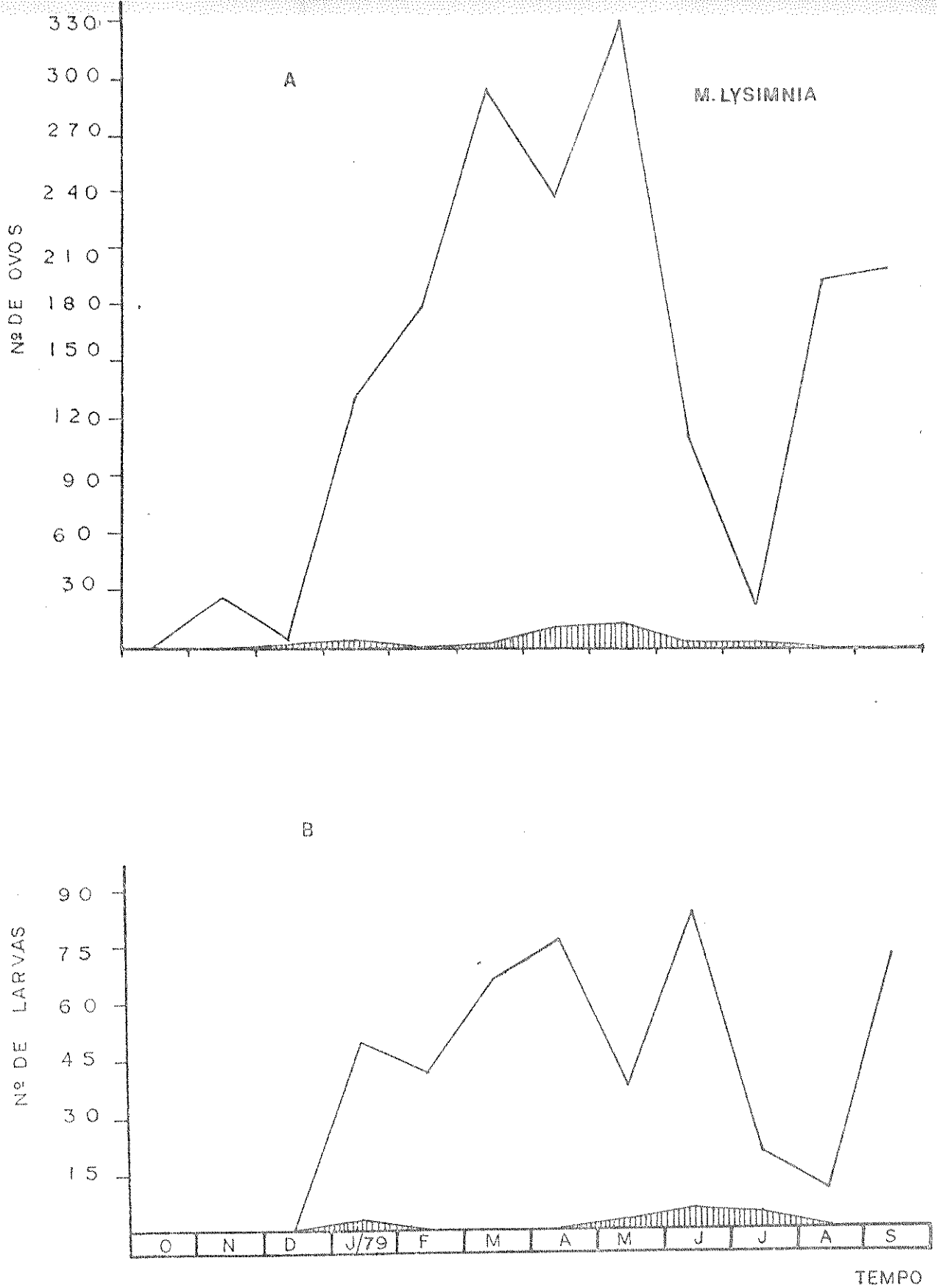


FIGURA 25

(A) Número de ovos coletados (área total) e parasitados (área hachurada) de *Mechanitis lysimnia*, em 150 plantas hospedeiras examinadas, no período de outubro/78 a setembro/79, no Horto Florestal de Sumaré.

(B) Idem para larva.

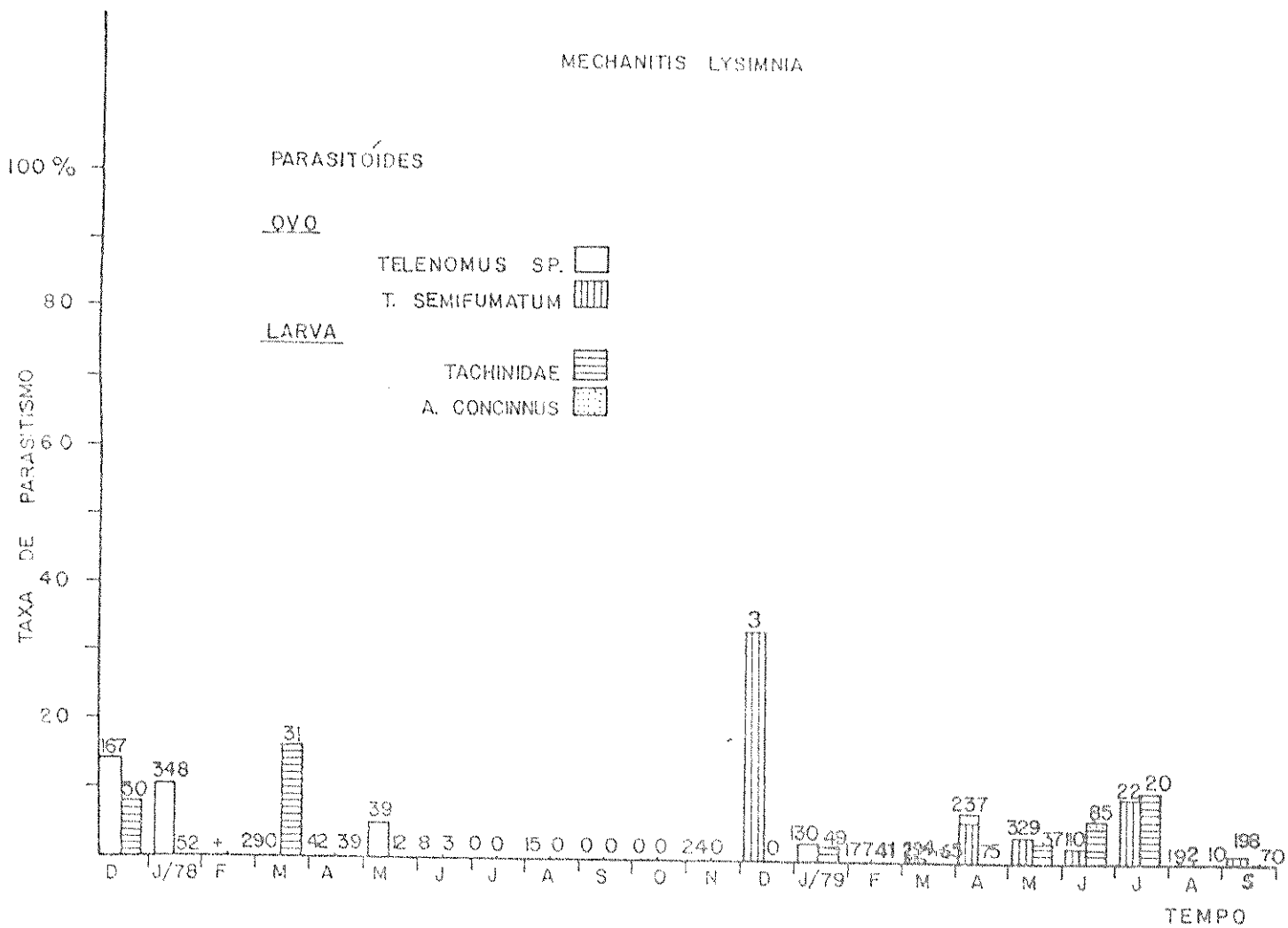


FIGURA 26

Diagrama da variação das taxas de parasitismo de ovo e larva de Mechanitis lysimnia, no período de dezembro/77 a setembro/79 no Horto Florestal de Sumaré. Os números sobre as barras indicam o total de indivíduos coletados. + no mês de fevereiro/78 não houve coleta.

ma alta taxa de predação de ovos e larvas de M. lysimnia. Os principais predadores de ovos, encontrados neste estudo, foram hemípteros e larvas de Chrysopa sp. ("bicho lixeiro") (Neuroptera: Chrysopidae). Como predadores de larvas foram encontradas aranhas como, Theridion sp. (Theridiidae) e Peuce-tia flava Keiyslerling (Oxyopidae); formigas dos gêneros Pseudomyrmex e Pachycondyla, e uma vespa da sub-família Polybiinae. Essa vespa foi várias vezes observada capturando larvas jovens de M. lysimnia e levando-as para outro local.

A dinâmica da população de imaturos de Mechanitis polymnia comportou-se de maneira semelhante à de M. lysimnia (Fig. 27). O número de desovas encontradas em cada amostra oscilou bastante, mostrando uma resposta imediata deste inseto às condições climáticas. Na semana anterior às coletas de abril e junho/79, por exemplo, não houve precipitação, determinando praticamente a ausência de ovos dessa espécie no campo. A dinâmica de larvas é um pouco menos irregular, uma vez que é maior a duração desse estágio, não refletindo assim de imediato às condições ambientais.

O parasitismo em M. polymnia durante os anos de 1978 e 1979 foi extremamente baixo (Figs. 27 e 28). Apenas 2,9% dos ovos estavam parasitados, num total de 1793 ovos coletados. Os parasitóides de larva foram praticamente os mesmos encontrados em M. lysimnia, sendo responsáveis pela mortalidade de apenas 2,6% das 680 larvas coletadas. Não foi encontrada nenhuma pupa de M. polymnia no campo.

A predação nas desovas de M. polymnia foi bastante alta. Apesar de não ter sido feita nenhuma análise quantitativa

tiva, foi observado em várias ocasiões que a maioria das desovas deste ithomiíneo estavam predadas. Os ovos apresentavam-se ligeiramente enegrecidos e com suas paredes laterais coladas. Diversas espécies de hemípteros e neurópteras foram provavelmente os predadores de ovos de M. polymnia, ao passo que as larvas eram predadas por vespas solitárias (Polychiidae), formigas, aranhas e alguns hemípteros.

A dinâmica da população de ovos e larvas de Hypothyris ninonia foi semelhante às duas espécies precedentes. O parasitismo em H. ninonia foi de apenas 1,9% em ovos e de 1,2% em larvas (Figs. 29 e 30).

A predação nas larvas jovens de H. ninonia pareceu ser bastante alta. Este fato foi constatado indiretamente, pela presença, na folha, de sinais característicos de início de alimentação, sem contudo apresentar larvas dessa espécie. O número extremamente reduzido de larvas a partir do 3º estágio também indica a existência de uma alta mortalidade nos primeiros estádios larvais deste ithomiíneo. Os predadores de imaturos desta espécie foram em geral os mesmos da espécie anterior.

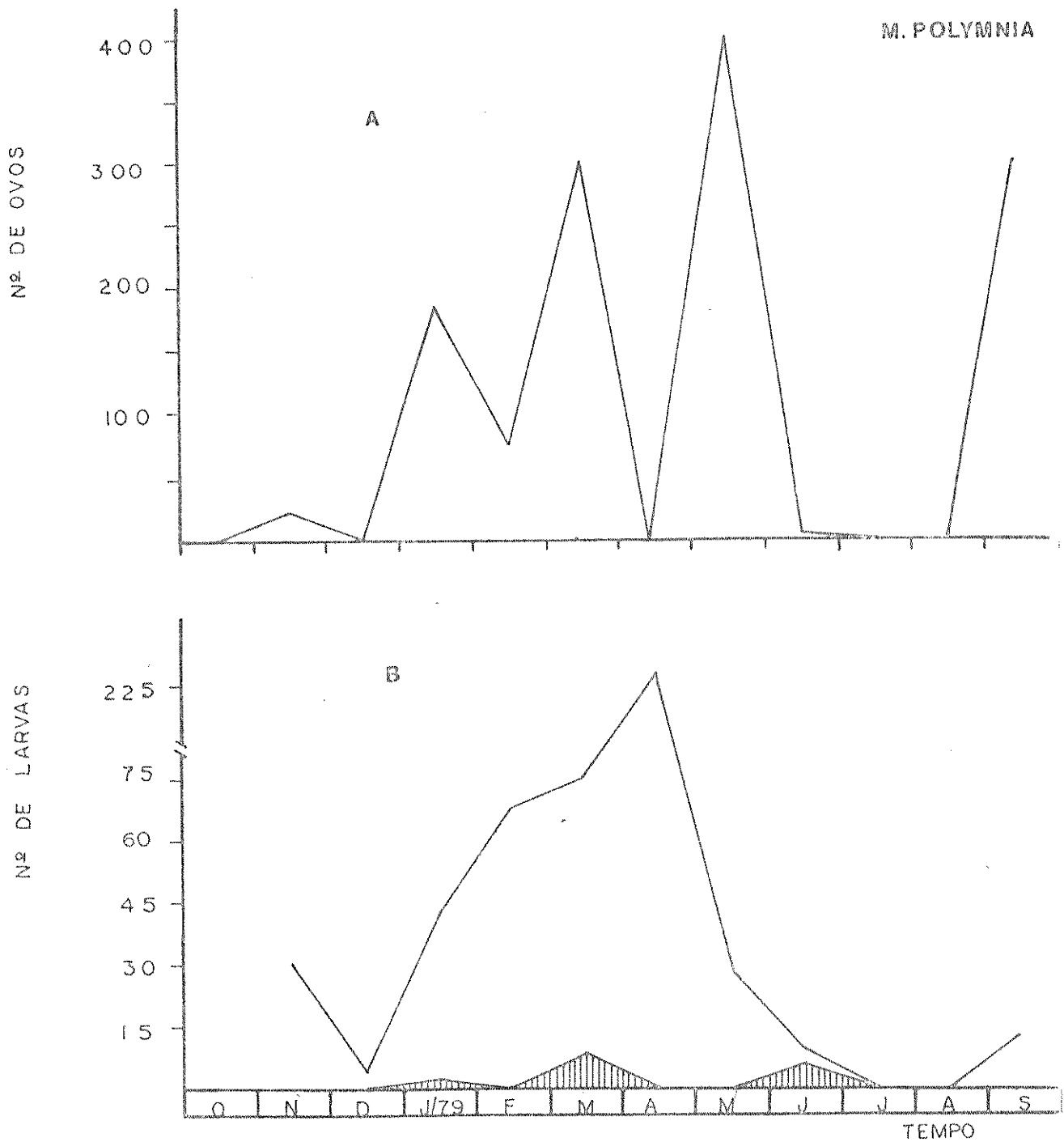


FIGURA 27

(A) Número de ovos coletados (área total) e parasitados (área hachurada) de *Mechanitis polynnia*, em 150 plantas hospedeiras examinadas no período de outubro/78 a setembro/79, no Horto Florestal de Sumaré.

(B) Idem para larva.

4177/BC

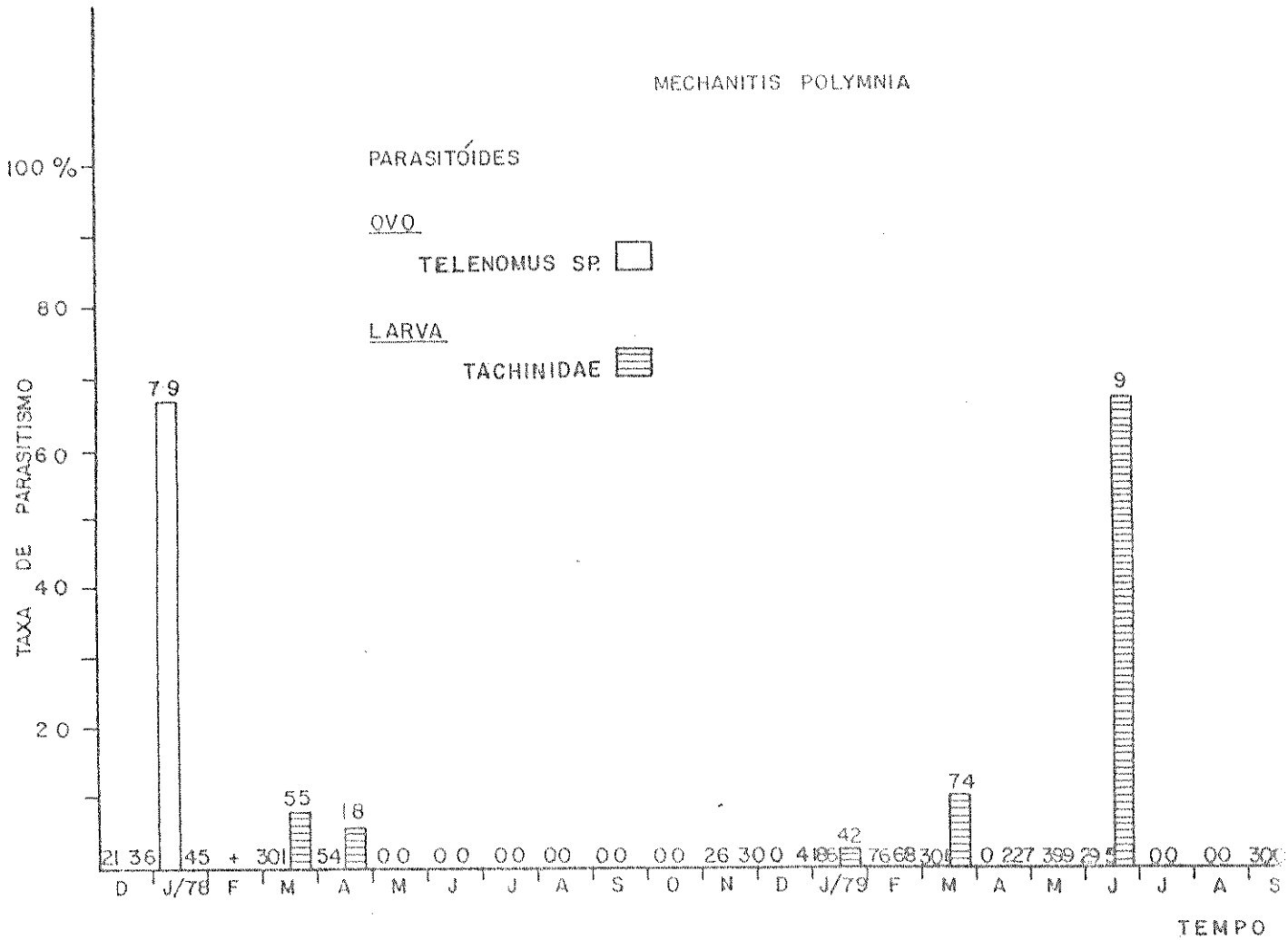


FIGURA 28

Diagrama da variação das taxas de parasitismo de ovo e larva de Mechanitis polymnia no período de dezembro/77 a setembro/79, no Horto Florestal de Sumaré. Os números sobre as barras indicam o total de indivíduos coletados.

+ no mês de fevereiro/78 não houve coleta.

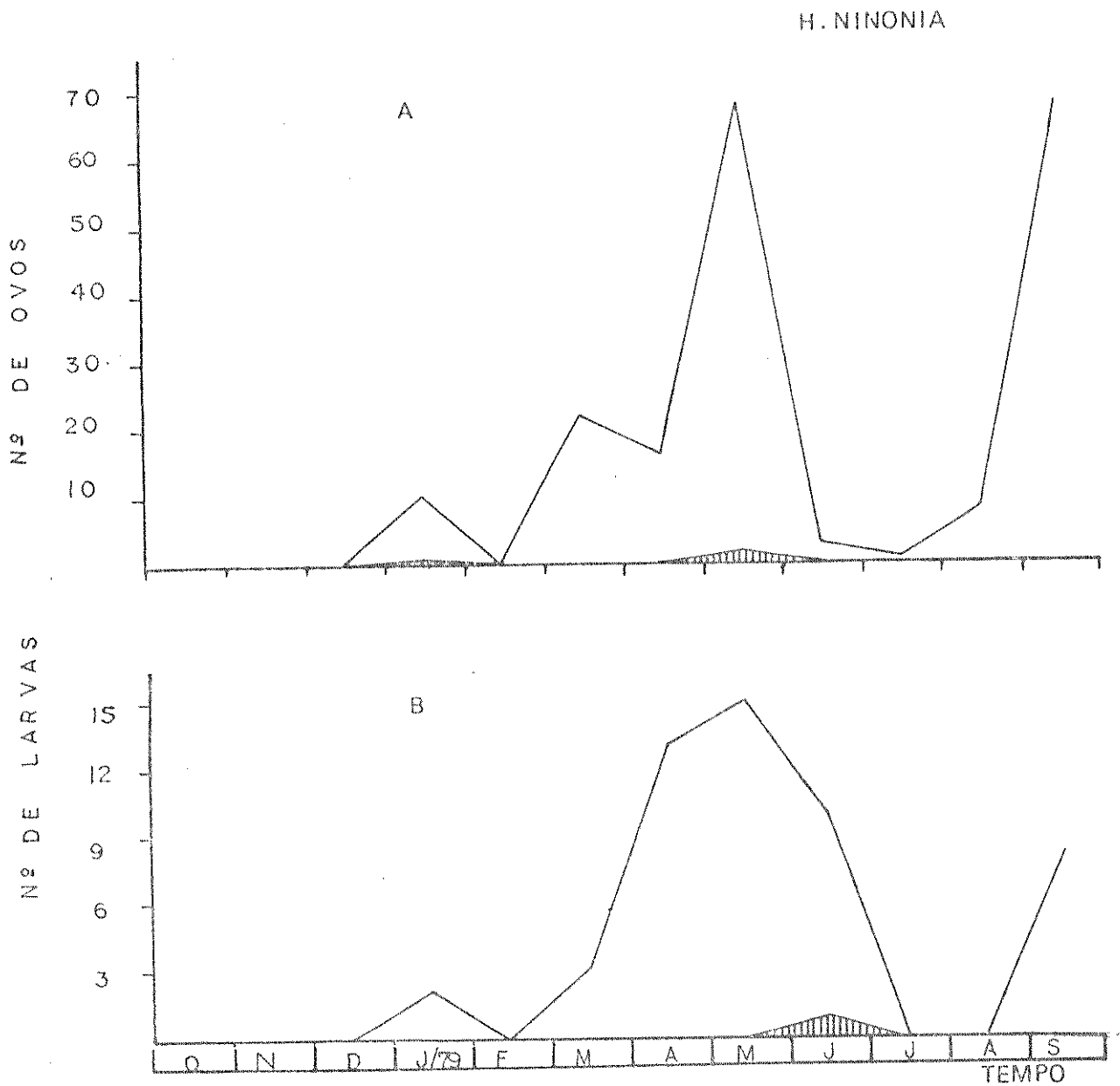


FIGURA 29

(A) Número de ovos coletados (área total) e parasitados (área hachurada) de *Hypothyris ninonia*, em 150 plantas hospedeiras examinadas no período de outubro/78 a setembro/79, no Horto Florestal de Sumaré.

(B) Idem para larva.

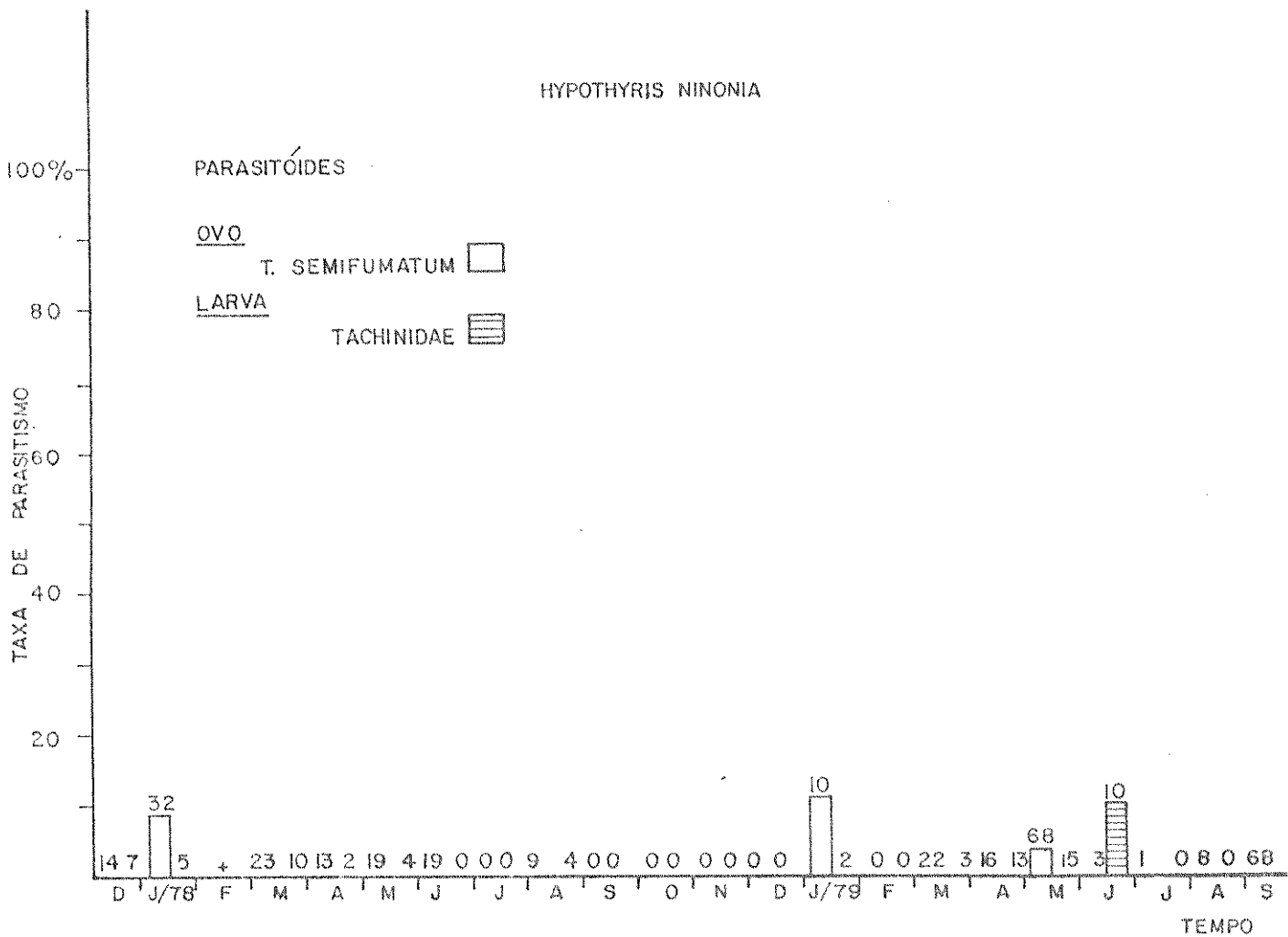


FIGURA 30

Diagrama de variação das taxas de parasitismo de ovo e larva de Hypothyris ninonia no período de dezembro/77 a setembro/79, no Horto Florestal de Sumaré. Os números sobre as barras indicam o total de indivíduos coletados.

+ no mês de fevereiro/78 não houve coleta.

DISCUSSÃO

1 - COMPOSIÇÃO DE PARASITÓIDES DOS ITHOMIÍNEOS

O levantamento em imaturos de espécies de ithomiíneos indicou um maior número de espécies parasitóides de larva que de ovo (Tab. I). Esses resultados representam o contrário do esperado por Morrison et al. (1979). Segundo esses autores a escassez de recursos, em cada população, nos trópicos (Janzen & Pond, 1975) resultaria em maior proporção de espécies parasitóides no estágio de maior abundância, que seria o estágio de ovo do hospedeiro.

As duas espécies de parasitóides de ovo, Trichogramma semifumatum e Telenomus sp., ocorreram nas três localidades de coleta e parecem largamente distribuídos em ithomiíneos nesses locais. Haber (1978) encontrou esses mesmos dois gêneros de parasitóides em várias espécies de ithomiíneos investigadas na Costa Rica.

Os parasitóides de larva mostraram-se mais restritos tanto em relação ao habitat quanto ao hospedeiro. O maior número de espécies de parasitóides de larva pode estar relacionado a maior quantidade de alimento disponível por indivíduo nesse estágio, em detrimento de sua menor densidade, ou a maior complexidade na interação parasitóide x larva hospedeira. O ovo como hospedeiro parece possuir menor variação, principalmente em termos de defesa ou resistência a instalação e desenvolvimento do parasitóide, exigindo assim menor especificidade (Askew, 1968). Por outro lado, as larvas são

móveis, alimentam-se de folhas e incorporam muitas vezes substâncias tóxicas presentes nessas folhas, sendo capazes de reagir mais ativamente ao parasitóide, tornando a interação nesse caso mais complexa e, em consequência, restringindo o número de espécies parasitóides bem sucedidas.

Portanto, as larvas representariam um recurso mais rico e heterogêneo, propiciando, assim, maior riqueza e especificidade de espécies parasitóides.

2 - BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS PARASITÓIDES

Trichogramma semifumatum

Essa espécie, como a maioria das espécies desse gênero, é considerada na literatura como sendo generalista, com ampla distribuição geográfica (Flanders, 1935; Flanders & Quednau, 1960; Stern & Bowen, 1963; Nagarkatti & Nagaraja, 1971). Em Sumaré, T. semifumatum foi encontrado em 3 das 4 espécies de ithomiíneos estudadas (Fig. 6).

O número de vespas que emergiram de cada ovo parasitado apresentou uma relação positiva com o tamanho do ovo do hospedeiro (Fig. 7). A mesma relação foi encontrada por Haber (1978) para cinco espécies de ithomiíneos, na Costa Rica, também parasitadas por Trichogramma. Essa variação do número de vespas emergentes pode ocorrer a nível de larva ou ovo do parasitóide. No primeiro caso pode existir sobrevivência de um número maior de larvas em ovos de maior volume, devido a competição menos intensa por alimento. A grande variação observada no tamanho das vespas adultas, independen-

te do sexo, pode ser uma indicação dessa competição por alimento. No segundo caso, poder-se-ia explicar a variação por um mecanismo de avaliação do hospedeiro pela vespa, levando-a a depositar maior número de ovos em hospedeiros de maior volume (Flanders, 1939). Salt (1934) mostrou através de experimentos de laboratório que fêmeas de Trichogramma preferiam ovos maiores, além de deixarem maior número de ovos nesse hospedeiro, mesmo sendo este inadequado para o desenvolvimento das larvas do parasitóide.

A razão sexual em T. semifumatum foi fortemente favorável às fêmeas, ficando na faixa de 80%, tanto em ovos de Mcclunqia salonina como de Mechanitis lysimnia (Fig. 8). Essa razão sexual foi resultado da emergência, em geral, de um único macho para em média quatro fêmeas em cada ovo parasitado. Stern & Bowen (1963) encontraram para T. semifumatum sobre Colias eurytheme (Lepid. Pieridae), praga de alfafa no sul da Califórnia, a emergência de três adultos por ovo com uma razão sexual de duas fêmeas para um macho.

Houve uma tendência para aumento do número de machos com o número total de vespas emergentes, mantendo assim a mesma razão sexual (Fig. 9). De dois ovos de Mechanitis lysimnia saíram duas vespas machos de cada ovo, num total de 13 vespas de ambos os sexos. Os dados de Haber (1978) mostram essa mesma tendência em algumas espécies de ithomiíneos examinadas pelo autor.

Segundo Flanders (1939) Trichogramma sp. deposita três ovos durante uma inserção de seu ovipositor, o 1º e o 2º fertilizados (produzindo fêmeas) e o 3º não fertilizado

(produzindo um macho) dando uma razão sexual de 2:1. Se o último ovo depositado por T. semifumatum produz sempre machos, qualquer interferência sofrida pela fêmea durante a desova poderá acarretar a ausência de machos. Essa hipótese foi verificada, interrompendo, no campo, uma oviposição de T. semifumatum num ovo de M. lysimnia. O ovo foi recolhido e posteriormente verificou-se a emergência somente de fêmeas.

O fato de em todos os ovos parasitados terem emergido pelo menos uma fêmea, sugere que todas as fêmeas que parasitaram esses ovos estavam fecundadas. Isso talvez ocorra, uma vez que foi observado, algumas vezes, no laboratório, o acasalamento de T. semifumatum entre irmãos (eclodidos de um mesmo ovo parasitado) imediatamente após a emergência.

Hamilton (1967) cita a existência de várias espécies de himenópteros parasitóides, com reprodução arrenótoca onde o acasalamento ocorre inclusive dentro do próprio hospedeiro, sendo comum nesses casos o aparecimento de machos ápteros. Esse comportamento explica assim o sucesso no acasalamento, bem como a elevada proporção de fêmeas existentes, ambos os fatores permitindo a sobrevivência da população de parasitóides mesmo em períodos de baixa densidade do hospedeiro. A facilidade de dispersão e o sistema reprodutivo desses parasitóides, conferem-lhes uma maior capacidade de colonização e estabelecimento em novas áreas (Askew, 1968; Price, 1977).

Teleniumus sp. n.

Esse parasitóide de ovos de Mechanitis, em Sumaré,

parasita normalmente todos os ovos dessa desova numa única visita. O grande número de ovos em cada desova de Mechanitis faz com que esse parasitóide necessite de um comportamento eficiente de avaliação e marcação do ovo do hospedeiro. Essa marcação é muito importante para evitar o superparasitismo, que comprometeria a sobrevivência da prole deixada e, também, para evitar que algum ovo da desova escape de ser parasitado (Salt, 1937, 1961; Doutt, 1959, 1964; Price, 1972b; Vinson, 1976; Vinson & Guillot, 1972). Larvas de Mechanitis, logo após sua eclosão, comem o invólucro do seu ovo, antes de migrarem para a parte inferior da folha. Se uma vespa parasitar apenas alguns ovos numa desova, sua prole correrá o risco de ser predada, pois a eclosão das larvas da borboleta ocorrerá antes da emergência das vespas parasitóides. Esse fato foi observado algumas vezes onde desovas de M. lysimnia parasitadas parcialmente por T. semifumatum, apresentava alguns ovos parasitados totalmente predados pelas larvas recém-eclodidas do ithomiíneo.

Telenomus sp. foi obtido também de ovos pequenos e isolados de Dircenna dero e Thyridia psidii em Campinas. As vespas que emergiram desses ovos tinham aproximadamente a metade do tamanho daquelas que saíam de ovos de Mechanitis, que têm o volume pelo menos duas vezes maior do que o das duas espécies de ithomiíneo citadas.

Rabinovich (1971) encontrou que a intensidade de competição entre as larvas de Telenomus fariai Lima, em ovos de Triatoma (Hem. Reduviidae), determinava o tamanho e não o número das vespas emergentes. Essa mesma espécie de parasiti-

tóide, segundo Lima (1928), colocava quatro ovos em cada ovo de Triatoma sordida e cerca de seis a oito ovos em cada ovo, de maior volume, da espécie Triatoma megista.

A razão sexual em Telenomus sp. foi de 74% de fêmeas, portanto um pouco menor que no outro parasitóide de ovo, T. semifumatum, onde, no entanto, emergiram os dois sexos a partir de um único ovo. O acasalamento parece bastante eficiente também nessa espécie uma vez que, em todas as desovas parasitadas, emergiu pelo menos uma fêmea, indicando que todas as fêmeas que parasitaram os ovos haviam sido fecundadas.

Apanteles concinnus

Esse braconídeo desempenhou um papel importante na regulação populacional em Mcclunqia salonina, ocorrendo apenas ocasionalmente em Mechanitis lysimnia, M. polymnia, Hypothyris ninonia e Dircenna dero (Tab. I). Todas as larvas dessas quatro espécies de Ithomiinae, que foram parasitadas por A. concinnus, estavam sobre plantas do gênero Solanum localizadas na área de distribuição de Cestrum sendtnerianum, planta hospedeira de Mcclunqia salonina.

O número de casulos desse parasitóide, obtidos por larva parasitada de M. salonina, variou bastante e não mostrou qualquer relação com a densidade de larvas hospedeiras coletadas ou parasitadas.

A porcentagem de fêmeas emergentes de A. concinnus foi bem menor do que no parasitóide de ovo de M. salonina. (Figs. 8 e 17). A razão sexual não mostrou nenhuma relação

aparente com densidade de hospedeiro ou parasitóide. Essa razão sexual mais próxima de 1:1 pode ser um ajuste da espécie em função da maior distância entre os adultos emergentes. Aumentando a área de busca dos adultos para o acasalamento, devido a dispersão dos casulos, é necessária uma proporção mais equilibrada entre os sexos, para otimizar a reprodução nessa espécie. Em pelo menos duas larvas de M. salonina parasitadas, emergiram somente machos de A. concinnus, sugerindo que algumas fêmeas desses parasitóides não conseguem acasalar-se, fato que não parece ter ocorrido com os parasitóides de ovo.

As moscas, Euexorista brasiliensis e Lespesia capitata, ocorreram principalmente em larvas de Mechanitis (Fig. 14). A maioria das espécies de tachinídeos é considerada pouco específica quanto ao hospedeiro, no entanto é comum ocorrer preferências por determinados tipos de habitats (José Henrique Guimarães, comunicação pessoal). Guimarães (1977) relaciona entre as espécies hospedeiras de Euexorista (=Masicera) brasiliensis, os lepidópteros, Danaus erippus (Cramer) (Danaiidae) e Lonomia falcata submaculata Walker (Hemileucidae). Dias (1978) encontrou larvas de Danaus plexippus erippus parasitadas por E. brasiliensis. Esse mesmo autor observou que de cada pupa do hospedeiro saíram em média 3 a 4 larvas do tachinídeo. É importante ressaltar, contudo, que a pupa de Danaus é cerca de 3 vezes maior que as de Mechanitis, das quais emergiu apenas uma larva deste tachinídeo, por pupa do hospedeiro. Esse mesmo autor verificou, ainda, que quando 10 ou mais larvas do tachinídeo se desenvolviam na larva do hospedeiro, a maioria delas não conseguia completar seu desenvolvimento, pela competição intensa entre as larvas por alimento.

As outras espécies de parasitóides de larva, de pupa e os hiperparasitóides, foram pouco frequentes, não permitindo assim uma análise de sua biologia.

3 - REGULAÇÃO NAS POPULAÇÕES DOS ITHOMIÍNEOS

Das quatro espécies de ithomiíneos estudadas, duas ocupam espécies de plantas hospedeiras distintas e duas utilizam em comum um terceiro grupo de espécies de plantas (Fig. 20). As duas últimas, Mechanitis polymnia e Hypothyris nionia, possuem, contudo, pequena dissociação temporal na reprodução, além de ocuparem microhabitats diferentes, o que reduz a competição entre esses dois ithomiíneos (Vasconcellos Neto, 1980).

Os fatores regulatórios parecem atuar de maneira diferente nas populações estudadas.

Meclungia salonina mostrou, por exemplo, uma preferência marcante para desova nos locais mais úmidos de "bolção". Plantas localizadas bem próximas ao córrego e de pequeno porte eram mais frequentemente usadas do que plantas maiores ou ramos altos de plantas afastadas do córrego.

O comportamento de vôo de M. salonina, no estrato inferior da vegetação, está de acordo com as observações acima e parece estar associado a grande susceptibilidade de seus ovos a dessecação.

A seca, bem como a planta hospedeira, não aparentam ser os fatores limitantes mais importantes nessa popula-

ção, uma vez que grande parte da área de distribuição de Cestrum sendtnerianum mantém-se úmida durante quase todo o ano.

Observou-se que o grau de utilização das plantas hospedeiras foi bastante baixo, pois apenas 25% das plantas estavam atacadas durante o pico da população de imaturos de M. salonina. Essa sub-utilização é ainda maior, considerando que cada planta é apenas parcialmente consumida, nunca se tendo constatado indivíduos totalmente ou mesmo muito defoliadas por larvas de Mcclungia salonina. A hipótese de regulação populacional por insuficiência de tempo com condições físicas favoráveis ao crescimento, sugerida por Andrewartha & Birch (1954), parece não ser aplicável para a espécie em questão. Mcclungia salonina completa seu desenvolvimento de ovo a adulto em torno de 23 dias. Considerando que seu período de crescimento populacional é de cerca de seis a sete meses (novembro a maio) teríamos pelo menos seis gerações nesse período. Mesmo considerando uma população inicialmente pequena e com baixo potencial reprodutivo diário, como refere Drummond (1976), seus recursos alimentares seriam rapidamente esgotados muito antes de iniciar o período desfavorável para crescimento, caso não houvesse a intervenção de fatores dependentes da densidade.

A competição intraespecífica, possivelmente não desempenha papel importante na regulação imediata dessa população, tendo em vista a baixa utilização de suas plantas hospedeiras. A hipótese de Nicholson (1933, 1957), de que esse fator seria o responsável principal pela regulação de populações naturais, parece não ser verdadeira para M. salonina no local estudado.

O fator mais importante na regulação da população dessa espécie, verificado nesse trabalho, foi sem dúvida o parasitismo. As taxas de parasitismo de ovo e larva aumentaram no decorrer do período reprodutivo de M. salonina, atingindo os maiores valores no fim desse período, quando as densidades de ovo e larva já começavam a decair (Figs. 23 e 24). A variação no número de larvas coletadas x larvas parasitadas seguiu o modelo teórico de dinâmica de presa x predador de Lotka-Volterra (Solomon, 1976).

O parasitóide de ovo, Trichogramma semifumatum, é uma espécie generalista, ocorrendo em pelo menos quatro espécies de itomiíneos na área estudada. Seu papel na regulação dessa população foi pouco relevante se considerarmos que a taxa máxima de parasitismo foi de apenas 30%, ficando abaixo de 20% nos outros meses (Fig. 24). O parasitóide larval Apanteles concinnus que ocorreu quase exclusivamente em M. salonina foi no entanto bastante efetivo, parasitando nos meses de julho e agosto de 1978 e julho de 1979, 100% das larvas coletadas. A alta mortalidade juvenil, devido ao parasitismo de A. concinnus, pode ser um dos principais fatores responsáveis pela baixa porcentagem de adultos novos de M. salonina verificada por Vasconcellos Neto (1980) no fim do outono e início do inverno.

A atividade dos parasitóides, pelo menos em termos de taxas de parasitismo, parece mais diretamente relacionada com a densidade dos hospedeiros (fator dependente da densidade), do que com a chuva, pois ao contrário do que sugerem Brown & Vasconcellos Neto (1976) as taxas mais elevadas de parasitismo ocorreram no período mais seco, no inverno. Um a

no chuvoso pode, no entanto, determinar indiretamente uma alta taxa de parasitismo, pelo aumento da densidade da população dos hospedeiros.

A alta eficiência de Apanteles concinnus pode estar associada ao fato desse parasitóide ser praticamente especializado em M. salonina e ao fato deste ithomiíneo, por sua vez, ocorrer somente numa espécie de planta hospedeira, num habitat restrito em Sumaré. Esse parasitóide mostrou ser eficiente na procura de larvas de M. salonina mesmo em densidades baixas desse hospedeiro.

O complexo Mcclungia salonina, Apanteles concinnus e Cestrum sendtnerianum, possivelmente constitui um sistema coevoluído que mantêm, por realimentação, em equilíbrio essas populações.

Muitos autores discutem a relação entre eficiência de um parasitóide e seu hábito alimentar, a maioria deles concordando que espécies generalistas são menos eficientes como reguladoras (Huffaker et al., 1971). Dean & Ricklefs (1979) encontraram, no entanto, que a taxa de parasitismo aumentou com a diversidade de hospedeiros, sugerindo que generalistas não sofrem perda de efetividade como parasitóides. Acredito que essas conclusões controvertidas devam provavelmente a um erro de interpretação, pois a competição por larvas hospedeiras justamente é maior quando a taxa de parasitismo é máxima, o que leva o parasitóide a utilizar outras espécies hospedeiras mais abundantes no local e aumentando, assim, a diversidade de hospedeiros parasitados. O aumento da diversidade de hospedeiros parasitados não seria portanto a

causa e sim a consequência do aumento da taxa de parasitismo.

Dean & Ricklefs (1979) sugerem, ainda, de maneira pouco convincente, que parasitóides não competem por hospedeiros ou que o padrão de partilha de recursos na comunidade de parasitóides não é produto da competição. Admitem, no entanto, que seus métodos de análise podem ser impróprios ou insensíveis o bastante para identificar os resultados da competição. Force (1980) concorda que tanto os dados apresentados pelos autores citados, quanto seus métodos de análise empregados, não são adequados para aceitar ou refutar a existência de competição.

A regulação da população do parasitóide, Apanteles concinnus, possivelmente é feita por seu próprio recurso alimentar. O seu hiperparasitóide, Mesochorus mirandae, também deve ser importante nessa regulação.

Os outros parasitóides, Meteorus sp., Hyposoter sp. e Charops sp., provavelmente usam larvas de M. salonina como hospedeiro alternativo ou ocasional, sendo pouco importantes como reguladores dessa espécie de lepidóptero.

A importância do parasitismo de pupa foi difícil de avaliar, uma vez que o número de pupas encontradas no campo foi bastante reduzido. Foi surpreendente, contudo, o fato de, em quatro pupas coletadas, duas estarem parasitadas e por duas espécies diferentes de parasitóides. A pequena disponibilidade de pupas no campo, devida principalmente à elevada taxa de parasitismo na larva, provavelmente reduz as possibilidades de existência de um parasitóide de pupa especializado em M. salonina.

É possível, então, que a competição seja importante não só entre parasitóides de um mesmo estágio mas de estágios diferentes. Essa competição pode permitir a existência de apenas uma espécie de parasitóide (de ovo, larva ou pupa) realmente efetiva, ou levar a um deslocamento temporal nos picos de atividade dos parasitóides de cada estágio.

Estudos de longa duração sobre guildas de parasitóides de ovo, larva e pupa, dentro de um taxon com relações estreitas com um grupo de plantas hospedeiras, podem fornecer informações bastante úteis sobre a teoria de competição e sua importância na estruturação de comunidades.

O clima parece desempenhar também um papel importante, atuando tanto na população hospedeira quanto na do parasitóide, regulando direta e indiretamente a atividade reprodutiva desses organismos. O inverno pouco frio de 1977 permitiu que M. salonina estendesse sua reprodução, iniciando o novo período de crescimento em dezembro/77 com uma população de ovos e larvas relativamente alta. O parasitismo nesse período, no entanto, já estava bastante alto, compensando plenamente a ausência do frio como fator regulatório (Fig. 24). O inverno mais frio em 1978 praticamente interrompeu a reprodução de M. salonina, fazendo com que essa população iniciasse o período de crescimento em dezembro/78 com um número baixo de imaturos e com uma taxa de parasitismo de ovo e larva um pouco menor do que no ano anterior (Fig. 24).

Outros fatores de mortalidade, como bacteriose e predação, tiveram pouca importância na regulação das populações desse ithomiíneo.

As três espécies de padrão mais colorido nas asas, Mechanitis lysimnia, Mechanitis polymnia e Hypothyris ninonia, vivem em geral em locais abertos (H. ninonia ocorre também em locais sombreados de M. salonina) e apresentam o fenômeno de concentração em bolsões no inverno, dispersando logo após as primeiras chuvas da primavera, para iniciarem o novo período reprodutivo (Brown & Vasconcellos Neto, 1976; Vasconcellos Neto, 1980).

O regime de chuvas exerce uma influência marcante sobre a fenologia das plantas hospedeiras de Mechanitis e Hypothyris e, por extensão, no comportamento reprodutivo desses ithomiíneos em Sumaré. Um curto período de seca é às vezes suficiente para provocar o murchamento nas folhas das plantas hospedeiras, tornando-as inadequadas para a desova, ou causando o ressecamento das desovas já existentes.

O parasitismo de ovo e larva nessas três espécies foi bem menor que o verificado em Mcclungia salonina.

Mechanitis lysimnia apresentou, durante os anos de 1978 e 1979, pequena parcela de ovos e larvas parasitados (Figs. 25 e 26). O número pequeno de ovos de Mechanitis, encontrados no campo a partir do mês de abril até dezembro de 1978, pode ter sido um dos fatores importantes na quase extinção local do parasitóide Telenomus sp. (Fig. 26). O desaparecimento temporário de Telenomus sp. possivelmente propiciou a utilização, do recurso oferecido por M. lysimnia, por um outro parasitóide, Trichogramma semifunatum, que possui provavelmente maior tolerância, ou amplitude de hospedeiros e habitats, sobrevivendo melhor aos períodos de baixa densida-

de de seus hospedeiros. T. semifumatum mostrou assim ser mais adaptado a ambientes alterados e instáveis, que Telenomus sp. .

O fato de ter sido encontradas, em pelo menos dois locais, desovas parasitadas de M. lysimnia, das quais emergiram as duas espécies de parasitóides, indica a existência de competição direta entre essas espécies, que favorecerá uma ou outra, dependendo das condições ambientais.

O parasitismo larval em M. lysimnia, principalmente por espécies de tachinídeos, foi também pouco importante no período de estudo (Fig. 26). Segundo observações pessoais de J. Vasconcellos Neto, em 1976 a mortalidade de larvas de Mechanitis lysimnia e M. polymnia por esses tachinídeos foi expressiva. A precipitação pode ser um dos fatores mais importantes nessa variação de atividades desses parasitóides, pois o ano de 1976 foi bastante chuvoso. Esses dados estão, em parte, de acordo com as afirmações de Young (1979) de que populações de borboletas tropicais, sujeitas a regulação por agentes bióticos, dependeriam da regularidade de chuvas para a eficiência desses agentes.

Embora o parasitismo em grande parte pareça realmente depender de condições adequadas de umidade, a ação de predadores não sofreu perda aparente de intensidade nos períodos de escassez de chuva. A predação em ovos e larvas de M. lysimnia compensou plenamente a baixa taxa de parasitismo. A predação parecia ser maior em áreas mais abertas, o que possivelmente está ligado a maior facilidade de encontro dos imaturos pelos predadores generalistas.

A mortalidade de imaturos sobre Solanum aculeatissimum pareceu bastante alta, sendo raro o encontro de larvas acima do terceiro estágio nessa planta. Essa espécie de planta hospedeira ocupa principalmente áreas ensolaradas, sendo uma das espécies menos utilizadas por M. lysimnia, apesar de ser uma das mais abundantes solanáceas no local de estudo.

A predação e o parasitismo diferencial de imaturos, defesas químicas e mecânicas e distribuição espacial plantas hospedeiras, podem ser os fatores mais importantes na evolução da preferência alimentar de espécies de borboletas.

Mechanitis polymnia e Hypothesis ninonia, que compartilham as mesmas espécies de plantas hospedeiras, são parasitadas no entanto por diferentes espécies de parasitóides (Tab. I).

Mechanitis polymnia apresentou uma variação bastante irregular no número de ovos (Fig. 27). Essa variação parece ser uma resposta direta da abundância de chuvas no período precedente ao da coleta. Esse ithomiíneo foi totalmente isento de parasitismo de ovo em 1979, enquanto em 1978 algumas desovas foram parasitadas por Telenomus sp. (Fig. 28). Os parasitóides de larva de M. polymnia foram os mesmos encontrados em M. lysimnia, e como nesta última espécie, tiveram um papel pouco importante na regulação populacional.

A predação foi um dos fatores mais importantes na regulação populacional de M. polymnia. Em algumas coletas quase todas as desovas apresentavam-se parcial ou totalmente sugadas, provavelmente por hemípteros. Do mesmo modo que em

M. lysimnia, a predação em grupos jovens de larvas era intensa, decrescendo bastante em larvas agregadas dos últimos estádios. Embora esses ithomiíneos sejam aposemáticos, Brown & Vasconcellos Neto (1976) observaram em Sumaré uma predação considerável em adultos, principalmente de Mechanitis polymnia, pelo pássaro Pipraidea melanonota, durante a época de concentração no bolsão.

Hypothyris ninonia, como a espécie anterior, apresentou uma dinâmica irregular no número de ovos (Fig. 29) e, foi a espécie que teve as menores taxas de parasitismo de imaturos (Fig. 30). A dinâmica de ovos e larvas de H. ninonia foi semelhante a de M. polymnia mostrando um reflexo de ambas as espécies à precipitação.

A predação, principalmente em larvas, foi aparentemente grande em H. ninonia. A maior predação no estágio larval, ao contrário de M. polymnia que teve nas desovas a maior predação, pode ser devido ao fato das larvas isoladas serem mais susceptíveis a predação que as larvas agrupadas de M. polymnia (Young & Moffett, 1979). Ovos isolados, por sua vez, atrairiam menos os predadores do que ovos agrupados de Mechanitis, levando a uma maior mortalidade nesse último caso.

O papel dos predadores pode ser importante como um dos fatores que permitem a coexistência entre essas duas espécies, pela redução da competição interespecífica entre as larvas. Outras características já citadas, como ocorrência em alguns microhabitats distintos e período de reprodução levemente diferentes dessas espécies, são também importantes,

reduzindo os efeitos da competição (Vasconcellos Neto, 1980). A seca e a predação parecem, assim, os principais fatores regulatórios em Hypothyris ninonia.

4 - OVOS AGRUPADOS X OVOS ISOLADOS

O padrão de desova de uma espécie de borboleta pode ser uma resposta a vários fatores ambientais, tais como: características ecológicas e estruturais das plantas hospedeiras das larvas (Stamp, 1980), pressão de parasitóides (Ha^uber, 1978), predação (Young & Moffett, 1979) ou ainda a combinação desses fatores (Vasconcellos Neto, 1980).

As duas espécies de Mechanitis, que depositam ovos agrupados, sofreram grande predação nesse estágio. Esse padrão de desova pode ser resultado do padrão de distribuição das plantas hospedeiras (em clareiras) e/ou do parasitismo. Desovas agrupadas podem ser importantes, no entanto, na sobrevivência posterior das larvas, como parece ser o caso em Mechanitis polymnia. Young & Moffett (1979) observaram que larvas jovens de Mechanitis polymnia (= isthmia), quando se isolam, são mais facilmente predadas por vespas e aranhas. Segundo estes autores, larvas mais velhas, em grupo, encostam seus tubérculos laterais provendo algum tipo de comunicação que parece conferir maior proteção às mesmas.

A estratégia de depositar ovos agrupados pode reduzir a sobrevivência média das larvas em locais alterados, onde ocorre alta densidade das plantas hospedeiras. Vasconcellos Neto (1980) constatou que isolando larvas agrupadas de Hypothyris euclea em ambientes ruderais, onde a planta

hospedeira Solanum asperum ocorre densamente, essas larvas tinham uma maior sobrevivência do que as que ficavam agrupadas.

Ovos isolados devem ter vantagem sobre ovos agrupados em relação a predação, em locais abertos ou onde as plantas hospedeiras são densas.

Ovos agrupados sobre a folha são importantes também como sinalizadores para as próprias fêmeas de Mechanitis, evitando a super-exploração de seu recurso alimentar, fato que poderia comprometer a sobrevivência de todas as larvas (Vasconcellos Neto & Monteiro, 1980).

5 - MONOFAGIA x OLIGOFAGIA

Mcclunghia salonina, espécie monófaga em Sumaré, foi a que apresentou as maiores taxas de parasitismo. A monofagia de um fitófago pode ser um fator importante na especialização e eficiência de um parasitóide, como parece ser o caso de Apanteles concinnus. A especialização e a coevolução de fitófago e parasitóide são possíveis e vantajosas em ambientes mais estáveis, garantindo a sobrevivência, pela regulação recíproca, dessas espécies. Haber (1978) propõe que fitófagos poderiam evoluir para o hábito polífago para escapar do parasitismo. Essa possibilidade parece-me contudo remota, tendo em vista as desvantagens pela redução da eficiência alimentar e risco na competição com outras espécies. A alta taxa de parasitismo, apesar de desfavorável em termos de indivíduo, pode ser necessária e fundamental para a sobrevivência do fitófago.

As outras três espécies oligófagas, apesar de apre

sentarem pequenas taxas de parasitismo, tiveram grande mortalidade por predação.

A baixa porcentagem de utilização das plantas hospedeiras, verificada em todas as espécies estudadas é resultado, assim, da ação de diferentes fatores em diferentes espécies estudadas de ithomiinae. Para Hairston et al. (1960) cada nível trófico seria regulado de uma maneira. Herbívoros não seriam limitados por seu alimento e sim, por predadores e parasitos. Drummond (1976) acrescenta, a esses dois fatores, a baixa taxa reprodutiva diária da maioria dos ithomiíneos como responsável pela extrema sub-utilização das plantas hospedeiras. A inadequação de uma parcela considerável das plantas hospedeiras, principalmente devido a seca, reduzindo assim a quantidade de plantas realmente disponíveis para a desova, pode ser o principal responsável pela baixa taxa reprodutiva diária em algumas espécies de ithomiíneos em Sumaré.

Os estudos com essas quatro populações de ithomiíneos concordam, no geral, com a opinião de Ehrlich & Birch (1967) os quais propõem que o papel dos fatores de regulação varia entre espécies, entre populações da mesma espécie e através do tempo. Mechanitis polynnica, por exemplo, foi grandemente controlada pelo parasitóide de ovo Telenomus sp. na mata úmida em Mogi-Guaçu, enquanto que em Sumaré, esse ithomiíneo apresentou taxas bem baixas de parasitismo, pelo mesmo parasitóide, sendo limitado por predadores e pela seca.

CONCLUSÕES

O presente estudo, da ecologia de parasitóides de uma sub-comunidade de Ithomiinae, em Sumaré, levou às seguintes conclusões:

A riqueza de espécies parasitóides de larva foi maior que a de espécies de parasitóides de ovo. A maior complexidade da interação larva hospedeira x parasitóide pode ser uma das causas principais da diversidade de espécies parasitóides desse estágio.

A maior estabilidade dos fatores físicos do ambiente onde ocorre M. salonina pode ter permitido, direta ou indiretamente, um maior número de espécies de parasitóides coexistindo nesse recurso.

A espécie Trichogramma semifumatum Perkins utiliza em geral ovos isolados, enquanto que Telenomus sp. parece mais adaptado ao parasitismo de ovos agrupados de Mechanitis.

O número de adultos de T. semifumatum emergidos por hospedeiro mostrou uma relação direta com o tamanho do ovo do hospedeiro parasitado.

Apanteles concinnus ocorreu quase que exclusivamente em larvas de M. salonina, sendo responsável pela maior parte da mortalidade nesse ithomíneo. A especificidade desse parasitóide, aliado à distribuição restrita e ao hábito monófago de seu hospedeiro, podem ser as principais razões de sua efetividade. As taxas de parasitismo, principalmente por A. concinnus, aumentaram com a densidade do hospedeiro, atingindo o pico logo após o ponto de inflexão da curva de abundância de larvas do hospedeiro.

Os fatores regulatórios de populações de Ithomiinae parecem variar de espécie para espécie, entre populações da mesma espécie e através do tempo; contudo, pelo menos um fator dependente da densidade como predação, parasitismo ou competição, foi importante em todas as espécies analisadas.

Fatores físicos determinam os períodos de crescimento das populações estudadas, e ainda restringem a utilização de suas plantas hospedeiras àquelas encontradas em locais propícios ao desenvolvimento de ovos e larvas. Fatores bióticos, principalmente predação e parasitismo, são contudo os mais importantes na limitação numérica dessas populações de ithomíneos, impedindo que haja uma super-exploração dos seus recursos alimentares adequados.

A competição, principalmente por sítio de desova, pode ser outro fator importante na regulação, determinando uma baixa taxa reprodutiva diária na população.

Fatores físicos controlariam assim a natalidade, ao passo que os fatores bióticos seriam os mais importantes na mortalidade dessas populações.

R E S U M O

Este trabalho procurou analisar a influência do parasitismo na regulação de populações de quatro espécies da subfamília Ithomiinae (Lepidoptera - Nymphalidae) no Horto Florestal de Sumaré, São Paulo.

Foram feitas coletas mensais de imaturos de Mcclungia salonina, Mechanitis lysimnia, Mechanitis polymnia e Hypothyris ninonia, e verificadas as taxas de parasitismo, o número de adultos por hospedeiro, razão sexual e tempo de desenvolvimento dos parasitóides.

O parasitismo de ovo exerceu pouca influência na regulação das espécies estudadas. Os parasitóides de ovo, Trichogramma semifumatum e Telenomus sp. n., apresentaram estratégias reprodutivas e alimentares distintas. O número de adultos de T. semifumatum emergidos por ovo parasitado de Mechanitis lysimnia foi significativamente maior do que nos ovos menores de Mcclungia salonina. A razão sexual nessas duas espécies de parasitóides foi semelhante, com cerca de 80% de fêmeas.

O parasitismo larval foi também pequeno nos ithomíneos, com exceção de Mcclungia salonina, espécie monófaga, que apresentou uma porcentagem de cerca de 73% de suas larvas parasitadas, quase exclusivamente pelo braconídeo Apanteles concinnus. É discutido a efetividade deste parasitóide em função de sua especialização e o hábito monófago de seu hospedeiro. A porcentagem de fêmeas nesse parasitóide foi de 63% e, como nos parasitóides de ovo, não mostrou nenhuma relação aparente com densidade de hospedeiros.

As taxas de parasitismo em geral aumentaram com a densidade do hospedeiro, atingindo valores máximos em seguida ao pico de abundância do hospedeiro, exatamente como no modelo de dinâmica de presa x predador formulado por Lotka - Volterra.

As espécies, Mechanitis lysimnia, Mechanitis polymnia e Hypothesis ninonia, tiveram taxas elevadas de predação em imaturos e foram mais susceptíveis às variações dos fatores físicos, principalmente a seca, atuando diretamente sobre as borboletas ou indiretamente através de suas plantas hospedeiras.

São discutidos aspectos comparativos das estratégias reprodutiva e alimentar das borboletas estudadas, relacionados com diversos fatores regulatórios.

SUMMARY

An analysis was undertaken, of the importance of parasitism in population regulation of four species in the subfamily Ithomiinae (Lepidoptera-Nymphalidae) in the Horto Florestal of Sumaré, São Paulo.

Intensity of parasitism, number of adult parasitoids per host, sex ratio and length of development time of the parasitoids were verified through monthly collections of immatures of Mcclungia salonina, Mechanitis lysimnia, Mechanitis polymnia, and Hypothyris ninonia.

Egg parasitism was of limited importance in the regulation of the populations studied. The two egg parasites, Trichogramma semifumatum and Telenomus n. sp., showed different reproductive and feeding strategies. The number of adults of T. semifumatum emerging from each parasitized egg of Mechanitis lysimnia was significantly greater than from the smaller eggs of Mcclungia salonina. The sex ratio was similar in both parasitoid species, with about 80% females.

Larval parasitism was also small in the ithomiines, with the exception of Mcclungia salonina, a monophagous species, which showed about 73% of its larvae parasitized, almost exclusively by the braconid Apanteles concinnus. The effectiveness of this parasitoid is discussed with relation to its specialization and the monophagy of its host. Females made up 63% of the emerged Apanteles parasitoids, and as in the egg parasites this percentage showed no clear relationship to host density.

In general, parasitism intensity increased with host density, attaining maximum values immediately after the peak abundance of the host, exactly as in the predator - prey model formulated by Lotka and Volterra.

Immatures of Mechanitis lysimnia, Mechanitis polymnia and Hipothyris ninonia showed high rates of predation. These three species were also more susceptible than Mcclungia salo-
nina to variations in physical factors of the environment, principally drought which acted directly on the adult butterflies or indirectly through their host plants.

Comparative aspects of reproductive and feeding strategies of the butterflies are discussed with relationship to the various factors of population regulation.

BIBLIOGRAFIA

- ALONSO, M. T. A. 1977. Vegetação. In: Geografia do Brasil, Região Sudeste, IBGE, vol. 3 pp. 91-118.
- ANDREWARTHA, H. G. & L. C. BIRCH 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago. 782 p. .
- ASKEW, R. R. 1968. Considerations on speciation in Chalcidoidea (Hymenoptera). Evolution, 22: 642-645.
- BATES, H. N. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley, Lepidoptera: Heliconiidae. Trans. Linnean Soc. London, 23: 495-566.
- BENSON, W. W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution, 32: 493-518.
- BOER, P. J. den G. R. GRADWELL (eds.) 1971. The dynamics of populations. Proc. Adv. Study Inst. on Dynamics of numbers in populations. Oosterbeek, Netherlands, Wageningen, Pudoc. 611 p. .
- BROWN, F. M. 1968. Richard Middleton Fox. J. Lep. Soc., 22: 192-195.
- BROWN, F. M. 1975. An annotated entomological bibliography of Romualdo Ferreira D'Almeida (1891-1969). J. Lep. Soc. 29: 40-51.

- BROWN, Jr., K. S. 1972. Maximizing daily butterfly counts. J. Lep. Soc., 26: 183-196.
- BROWN, Jr., K. S. and D'ALMEIDA, R. F. 1970. The Ithomiinae of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). II. A new genus and species of Ithomiinae with comments on the tribe Dirceiniini D'Almeida. Trans. Amer. Ent. Soc., 96: 1-17.
- BROWN Jr., K. S. and W.W. BENSON 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in Heliconius numata (Lep. Nymph.). Biotropica, 6: 205-228.
- BROWN Jr., K. S. and J. VASCONCELLOS NETO 1976. Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers (Pipraeidea melanonota). Biotropica, 8: 136-141.
- BUSH, G. L. 1975a. Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. In: P. W. Price (ed.), Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York, pp. 187-206.
- BUSH, G. L. 1975b. Modes of animal speciation. Ann. Rev. Ecol. Syst., 6: 339-364.
- CHITTY, D. 1957. Self-regulation of numbers through changes in viability. C.S.H.S.Q.B., vol. XXII, pp. 277-280.
- CLARK, L. R.; P.W. GEIER; R.D. HUGHES; and R. F. MORRIS 1967. Population and environment. In: The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen, London, pp. 1-25.

- CODY, M. L. 1968. On the methods of resource division in grass land bird communities. Amer. Nat., 102: 107-147.
- COLINVAUX, P.A. 1973. Introduction to ecology. Wiley, New York 621 p. .
- CORNELL, H. 1974. Parasitism and distributional gaps between allopatric species. Amer. Nat., 108: 880-883.
- CRONQUIST, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin Co., Boston. 396 p. .
- D'ALMEIDA, R. F. 1976, por O.H.H. Mielke. Observações sobre Rophalocera do Brasil das famílias Ithomiidae e Hesperiiida (Lepidoptera). Dusenía, 9: 47-51.
- D'ALMEIDA, R.F. 1978, por O.H.H. Mielke. Catálogo dos Ithomiidae Americanos (Lepidoptera). Centro de recursos audiovisuais da UFPr., Curitiba, Paraná, 405 p. .
- D'ARCY, N.G. 1973. Family 170. Solanaceae. Annals of Missouri Bot. Garden, 60: 573-780.
- DEAN, J.M. and R.E. RICKLEFS 1979. Do parasites of Lepidoptera larvae compete for hosts? No. Amer. Nat. 113: 302-306.
- DIAS FILHO, M.M. 1978. Parasitismo de Danaus plexippus erippus (Lep. Danaidae) por "Masicera" brasiliensis (Diptera - Tachinidae) e descrição da larva e pupário do parasita. Rev. Bras. Entom. 22: 5-10.

- DOUTT, R.L. 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. Ann. Rev. Ent. 4: 161-182.
- DOUTT, R.L. 1964. Biological characteristics of entomophagous adults. In: P. De Bach (ed.) Biological control of insect pests and weeds. Reinhold, New York. pp. 147-167.
- DRUMMOND, B.A. 1976. Comparative ecology and mimetic relationships of ithomiine butterflies in eastern Ecuador. Ph.D. Thesis, The University of Florida, Gainesville, XVI + 361p.
- EHRlich, P.R. and L.C. BIRCH 1967. The balance of nature and population control. Amer. Nat., 101: 97-107.
- ELTON, C. 1927. Animal ecology. Assoc. Book Publishers, London, 207 p.
- FARNWORTH, E.D. and F.B. GOLLEY (eds.) 1974. Fragile ecosystems. Spr. Verlag, New York. 285 p.
- FLANDERS, S.E. 1935. Host influence on the prolificacy and size of Trichogramma. Pan Pacific Ent. 11:175-177.
- FLANDERS, S.E. 1939. Environmental control of sex in Hymenopterous insects. Ann. Ent. Soc. Amer., 32: 11-26.
- FLANDERS, S.E. and W. QUEDNAU 1960. Taxonomy of the Trichogramma (Hymenoptera-Chalcidoidea-Trichogrammatidae). Entomophaga, 5: 285-294.

- FORCE, D.C. 1974. Ecology of insect host-parasitoid communities. Competition may be the most vital factor in structure and function of these systems. Science, 184: 624-632.
- FORCE, D.C. 1980. Do parasitoids of Lepidoptera larvae compete for hosts? Probably! Amer. Nat., 116: 873-875.
- FOX, R.M. 1963. Affinities and distributions of Antillean Ithomiidae. J. Res. Lep., 2: 173-184.
- FOX, R.M. and H.G. REAL 1971. A monograph of Ithomiidae (Lepidoptera) Part IV. The tribe Napeogenini Fox. Mem. Amer. Entomol. Inst., 15: 1-368.
- GILBERT, L.E. 1969. Some aspects of the ecology and community structure of ithomiid butterflies in Costa Rica. Advanced population biology, individual research reports, July-August. Organization for Tropical Studies, Ciudad Universitária, São José, Costa Rica, pp. 69-93.
- GILBERT, L.E. and M.C. SINGER 1973. Dispersal and gene flow in a butterfly species. Amer. Nat., 107: 58-72.
- GRIFFITHS, D. 1977. Models for avoidance of superparasitism. J. Anim. Ecol. 46: 59-62.
- GUIMARÃES, J.H. 1977. Host-parasite and parasite-host catalogue of South American Tachinidae (Diptera). Arg. Zool. São Paulo, 28: 1-131.
- HABER, W.A. 1978. Evolutionary ecology of tropical mimetic butterflies (Lepid. Ithomiinae). Ph. D. Thesis University of Minnesota, Minneapolis, xii + 227 p..

- HAIRSTON, N.G.; F.E. SMITH and L.B. SLOBODKIN, 1960. Community structure, population control and competition. Amer. Nat., 94: 421-425.
- HAMILTON, W.D. 1967. Extraordinary sex ratio. Science, 156: 477-488.
- HUFFAKER, C.B.; P.S. MESSENGER and P. De BACH 1971. The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. In: C.B. Huffaker (ed.) Biological control. Plenum Press, New York, pp. 16-67.
- JANZEN, D.H. 1975. Interactions of seeds and their insect predators and parasitoids in a tropical deciduous forest. In: P.W. Price (ed.) Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York, pp. 154-186.
- JANZEN, D.H. and C.M. POND, 1975. A comparison by sweep sampling of the arthropods fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. Trans. R. Entomol. Soc. London, 127: 33-50.
- KREBS, C.J. 1972. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Roe, New York, 694p..
- LACK, D.L. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford, 343 p..
- LAMAS, G. 1973. Taxonomia e evolução dos gêneros Ithuna Doubleday (Danainae) e Paititia gen. n., Thyridia Hubner e Methona Doubleday (Ithomiinae) (Lep. Nymphalidae). Tese de doutorado, Inst. Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 225 p..

- LAMAS, G. 1979. Notes on Peruvian butterflies (Lepidoptera) IV. New Ithomiinae (Nymphalidae). Rev. Ciências U.N.M. S.N., 71: 117-120.
- LEWINSOHN, T.M. 1980. Predação de sementes em Hymenaea (Leguminosae: Caesalpinoideae): Aspectos ecológicos e evolutivos. Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, S.P., 193 p. .
- LIMA, A.C. 1928. Notas sobre a biologia de Telenomus fariai Lima, parasito dos ovos de Triatoma. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, tomo XXI pp. 201-209. .
- MACARTHUR, R.H. 1972. Geographical ecology. Harper and Row, New York, 269 p. .
- MARTINS, R.P. 1980. Aspectos ecológicos de insetos parasitos de botões florais de Kielmeyera e outras plantas de cerrado. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, S.P. 106 p. .
- MIELKE, O.H.H. and K.S. BROWN Jr. 1979. Suplemento ao catálogo dos Ithomiidae Americanos (Lepidoptera) de Romualdo Ferreira D'Almeida (Nymphalidae: Ithomiinae). Impresso no Centro de Recursos Audiovisuais da UFPr., Curitiba, Paraná, 216 p. .
- MILNE, A. 1957. Theories of natural control of insect populations. C.S.H.S.Q.B., vol. XXII, pp. 253-267.

- MORAIS, H.C. 1980. Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de campo cerrado. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, S.P., 123 p. .
- MORRISON, G.; M. AUERBACH; and E.D.MCCOY, 1979. Anomalous diversity of tropical parasitoids: A general phenomenon? Amer. Nat., 114: 303-307.
- MULLER, F. 1879 (Translation by R. Meldola). Ithuna and Thyridia, a remarkable case of mimicry in butterflies. Proc. Roy. Soc. London, XX-XXIX.
- NAGARKATTI, S. and H. NAGARAJA, 1971. Redescription of some known species of Trichogramma (Hym. Trichogrammatidae), showing the importance of the male genitalia as a diagnostic character. Bull. Ent. Res., 61: 13-31.
- NICHOLSON, A.J. 1933. The balance of animal populations. J. Anim. Ecol., 2: 132-178.
- NICHOLSON, A.J. 1957. The self - adjustment of populations to change. C.S.H.S.Q.B., Vol. XXII, pp. 153-172.
- NIMER, E. 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, Vol. 4, 422 p. .
- ODUM, E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia, 574 p. .
- ORIANI, G. 1975. Tropical population ecology. In: E.G. Farnworth and F.B. Golley (eds) Fragile ecosystems. Spr. Verlag, New York, 285 p.

- PAPAGEORGIS, C. 1974. The adaptive significance of wing coloration in neotropical butterflies. Ph. D. Thesis, Princeton University, 196 p .
- PAPAGEORGIS, C. 1975. Mimicry in neotropical butterflies. Amer. Sci., 63: 522-532.
- PIANKA, E. 1978. Evolutionary ecology. Harper and Row, New York, xii + 397 p. .
- PIMENTEL, D. 1961. Animal population regulation by feed-back mechanism. Amer. Nat., 95: 65-79.
- POOLE, R. W. 1970. Habitat preference of some species of a Müllerian mimicry complex in northern Venezuela, and their effects on evolution of mimic-wing-pattern. J. New York Ent. Soc., 78: 121-129.
- PRICE, P.W. 1971. Niche breadth and dominance of parasitic insects sharing the same host species. Ecology, 52: 587-596.
- PRICE, P.W. 1972a. Parasitoids utilizing the same host: adaptive nature of differences in size and form. Ecology, 53: 190-196.
- PRICE, P.W. 1972b. Behaviour of the parasitoid Pleolophus basizonus in response to change in host and parasitoid density. Can. Entom., 104: 129-140.
- PRICE, P.W. 1975a. The parasitic way of life and its consequences. In: P.W. Price (ed.), Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum Press, New York, pp. 1-13.

- PRICE, P.W. 1975b. Insect ecology. John Wiley & Sons, Inc. 514 p. .
- PRICE, P.W. 1977. General concepts of the evolutionary biology of parasites. Evolution, 31: 405-420.
- PRICE, P.W.; C.E. BOUTON; R. GROSS; B.A. MACPHERON; J.N. THOMPSON & A.E. WIS, 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect, herbivores and natural enemies. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11: 41-65.
- RABINOVICH, J.E. 1971. Population dynamic of Telenomus fariai (hym. Scelionidae), a parasite of Chagas' disease vectors. III - Preferences for and progeny from different age classes of host eggs. Ann. Ent. Soc. Amer., 64: 29-32.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr., 37: 317-350.
- SALT, G. 1934. Experimental studies in parasitism. II. Superparasitism. Proc. Roy. Soc. London, 114: 455-476.
- SALT, G. 1937. The sense used by Trichogramma to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. Roy. Soc. London, 122: 57-75.
- SALT, G. 1961. Competition among insect parasitoids. Exp. Biol. Soc. Symp., 15: 96-119.

- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science, 185: 27-39.
- SERRA FILHO, R.; A.C. CAVALLI; J.R. GUILLAURON; J.V. CHIARINI; F. de P. NOGUEIRA; C.M. de M. IVANCKO; J.L. BARBIERI; P. L. DONZELI; A.G. de S. COELHO; e I. BITTENCOURT, 1974. Levantamento da cobertura vegetal natural e do reflorestamento no Estado de São Paulo. Boletim Técnico do Instituto Florestal, 11.
- SOLOMON, M.E. 1976. Population dynamics. Edward Arnold Publ.
- SMITH, H.S. 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities. J. Econ. Ent., 28: 873-898.
- STAMP, N.E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? Amer. Nat., 115: 367-380.
- STERN, V.M. and W. BOWEN, 1963. Ecological studies of Trichogramma semifumatum, with notes on Apanteles medicaginis, and their suppression of Colias eurytheme in southern California, Ann. Ent. Soc. Amer., 56: 358-372.
- THOMPSON, W.R. 1939. Biological control and theories of the interactions of populations. Parasitology, 31: 299-388.
- VASCONCELLOS NETO, J. 1980. Dinâmica de populações de Ithomiinae (Lep. - Nymphalidae) em Sumaré, S.P. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, S.P., 206 p. .

- VASCONCELLOS NETO, J. e R.F. MONTEIRO, 1980. Comportamento de investigação e avaliação da planta hospedeira por Mechanitis lysimnia (Lep. Nymphalidae) antes da desova: um mecanismo para redução de competição intraespecífica. Ciência e Cultura (supl.) 32:487.
- VINSON, S.B. 1976. Host-selection by insect parasitoids. Ann. Rev. Entomol., 21: 109-133.
- VINSON, S.B. and F.S. GUILLOT, 1972. Host marking: Source of a substance that results in host discrimination in insect parasitoids. Entomophaga, 17: 241-245.
- WALTER, H. and H. LIETH, 1960. Klimadiagram. In: Weltatlas, Jena, VEB, Gustav Fischer Verlag, 80 p. .
- WICKLER, W. 1968. Mimicry in plants and animals. McGraw, New York, 255 p. .
- YOUNG, A.M. 1972. On the life cycle and natural history of Hymenitis nero (Lepidoptera-Ithomiinae) in Costa Rica. Psyche, 79: 284-294.
- YOUNG, A.M. 1973. The life cycle of Dircenna relata (Ithomiidae) in Costa Rica. J. Lep. Soc., 27: 258-267.
- YOUNG, A.M. 1974a. Notes on the biology of Pteronymia notilla (Ithomiidae) in a Costa Rica mountain Forest. J.Lep.Soc., 28: 257-268.