

Universidade Estadual de Campinas  
Instituto de Biologia  
Departamento de Zoologia

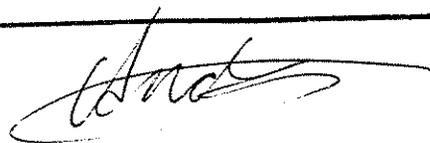
**Seleção de planta hospedeira por *HELICONIUS*  
*ERATO PHYLLIS* (Fabricius, 1775) (LEPIDOPTERA,  
NYMPHALIDAE, HELICONIINI), no SE do Brasil.  
Uso, preferência e desempenho larval.**

Renato Rogner Ramos

Orientador: Prof. Dr. André Victor L. Freitas.

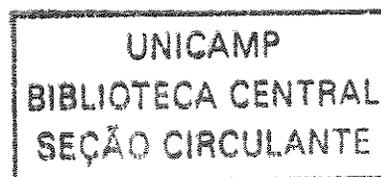
Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
Renato Rogner Ramos  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

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



- Campinas -

2003



UNIDADE	CB
Nº CHAMADA	
	T1 Unicamp
	R 147s
V	EX
TOMBO DCI	55122
PROC.	16.124103
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	07/08/03
Nº CPD	

CM00187293-1  
 Rubrod 297798

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

**Ramos, Renato Rogner**

**R147s**

Seleção de planta hospedeira por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiini), no SE do Brasil. Uso, preferência e desempenho larval / Renato Rogner Ramos. – Campinas, SP:[s.n.], 2003.

Orientador: André Victor L. Freitas  
 Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.  
 Instituto de Biologia

1. Lepidoptera. 2. Planta. 3. Inseto. I. Freitas, André Victor L. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

## BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. André Victor L. Freitas

Departamento de Zoologia, IB, Unicamp



---

Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini

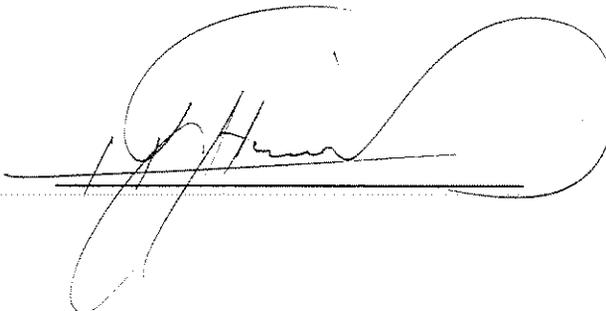
Departamento de Ciências Químicas e  
Biológicas -FFCLS- UNISANTOS



---

Prof. Dr. Mohamed Ezz El Din Mostafa Habib

Departamento de Zoologia, IB, Unicamp



---

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Departamento de Zoologia, IB, Unicamp

---

**Local e data:** Campinas, 07 de maio de 2003.

2003.05.07

*“Era um misto de proximidade com os meus avós e com o final da semana, o clima era favorável. A partir de setembro, com a chegada da primavera, todo sábado pela manhã bem cedo, ainda com o orvalho sobre a grama eu passava horas e horas observando o comportamento das galinhas e dos pássaros que ali freqüentavam, capturava insetos e catava frutos. Aquele cheiro de “mato”, o canto das aves, o zunido dos “bichos” voando ao redor, terrenos baldios, canal, mangue, praia e rios, simplesmente faziam sentido para mim.”*

## AGRADECIMENTOS

---

Agradeço especialmente ao Prof. Mohamed Habib, que em um momento muito duro de minha vida, cedeu seu tempo e atenção para que meus objetivos não se perdessem. Grato pelas orientações além da tese, ajuda nas horas mais difíceis durante o curso, conversas de apoio e reflexão e por alimentar minha esperança.

, Ao curso de Pós Graduação em Ecologia da UNICAMP, que me proporcionou um novo aprendizado e me abriu portas e janelas jamais imaginadas.

A todos os Professores deste curso pelos conhecimentos transmitidos a minha formação.

A CAPES, pelo auxílio financeiro concedido sob forma de uma bolsa de Mestrado.

Ao Dr. Keith S. Brown Jr. pelas sugestões na construção do insetário e por tantas outras idéias.

Ao Dr. José Roberto Trigo, pelo estágio e primeiros contatos com a área de ecologia química.

À Dr<sup>a</sup>. Jocélia Grazia e ao Dr. José Antônio Marin Fernandes da UFRGS, pela identificação das espécies de Pentatomidae Pentatominae, que apareceram em meu caminho.

Ao Dr. Vitor Becker pela identificação da mariposinha generalista *Scea auriflamma* (Notodontidae, Dioprinae) que ocorreu em todas as passifloras da região de estudo.

Ao meu grande amigo e orientador Dr. André Victor Lucci Freitas, pelas críticas e sugestões durante a fase de projeto, pela idealização dos testes com as borboletas, por me passar o seu “know how” na criação de larvas, pelas caronas e por muitas vezes ter cedido sua casa como hospedagem.

Ao meu primeiro orientador e amigo Dr. Ronaldo Bastos Francini pela minha iniciação científica, por ceder seu tempo e atenção no trabalho ou em sua casa para conversar, criticar e dar sugestões em muitos pontos da dissertação.

A UNIVERSIDADE CATÓLICA DE SANTOS, na figura da Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Luíza Domingues Villar, por ceder o laboratório e permitir o uso da balança analítica durante os meses que se seguiram meus experimentos.

Aos funcionários da UNISANTOS, Adriana, Luciana e Mário pela assistência no laboratório.

Ao Horto Florestal de São Vicente, por permitir minha entrada na área do Parque Ecológico do Morro do Voturuá.

À estação da SABESP de São Vicente, por permitir meu acesso e ceder parte de sua área para realização de testes no campo.

Ao amigo Dr. Arlindo Gomes Filho, por me dar estadia em sua casa, pela hospitalidade, pelas sugestões no projeto, pela companhia e pelas longas e tranquilizadoras conversas durante os dias difíceis.

Ao amigo Prof. Me. Felipe Augusto de Mesquita Comelli pelas sessões de fotografias.

À Tati Lú pela companhia e ajuda no campo durante coletas de ovos.

Ao meu pai, pelo incentivo psicológico e companheirismo, pela idealização de uma estrutura que transformei em insetário e pela ajuda na construção do mesmo.

Aos meus avós, Armando e Rosa, Paulo e Elsa, por permitirem durante a minha infância “explorar” os quintais de suas casas possibilitando meus primeiros contatos com o mundo natural e por contribuírem muito na minha formação.

Aos amigos de curso pela companhia e ajuda durante todos os momentos.

A todos aqueles que um dia passaram por minha vida e me fizeram aprender.

## ÍNDICE

---

RESUMO .....	01.
ABSTRACT .....	02.
1. INTRODUÇÃO .....	03.
1.1. O gênero <i>Heliconius</i> .....	03.
1.2. <i>Heliconius</i> e <i>Passiflora</i> .....	04.
2. FATORES QUE INFLUENCIAM NA SELEÇÃO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS .....	05.
2.1. Abundância e distribuição de hospedeiras .....	05.
2.2. Influências Genéticas e Geográficas .....	06.
2.3. Papel do comportamento e influência química .....	08.
2.4. Fatores Ecológicos .....	10.
2.5. Variações Sazonais .....	11.
2.6. Fenologia .....	12.
2.7. Estado físico da planta .....	13.
3. OBJETIVOS .....	14.
 <b>CAPÍTULO 1: As comunidades de Heliconiini e de Passifloraceae do Horto Florestal...</b>	 15.
<hr style="border-top: 1px dotted #000;"/>	
1. INTRODUÇÃO .....	15.
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	16.
2.1. Espécies estudadas .....	16.
2.2. Área de estudos .....	16.
2.3. Inspeções .....	18.
3. RESULTADOS .....	19.
3.1. Distribuição das passifloras .....	19.
3.2. Relação Heliconiini x <i>Passiflora</i> no Horto Florestal .....	21.
3.3. O uso de plantas hospedeiras por <i>Scea auriflamma</i> .....	29.
4. DISCUSSÃO .....	30.
4.1. Distribuição das passifloras .....	30.
4.2. As relações com o gênero <i>Passiflora</i> no Horto Florestal .....	32.
4.3. A comunidade local de Heliconiini e <i>Passiflora</i> .....	35.

<b>CAPÍTULO 2: Uso, Preferência e Desempenho</b>	39.
1. INTRODUÇÃO	39.
2. MATERIAL E MÉTODOS	41.
2.1. Espécies estudadas	41.
2.2. Uso	41.
2.2.1. Área de estudos	41.
2.2.2. Acompanhamento das populações no campo	41.
2.3. Preferência	42.
2.3.1. Coleta dos indivíduos no campo	42.
2.3.2. Manutenção das borboletas adultas	42.
2.3.3. Cultivo das passifloras	44.
2.3.4. Controle da área foliar disponível	45.
2.3.5. Cuidado com os meristemas	45.
2.3.6. Seleção de fêmeas	45.
2.3.7. Experimento com <i>Passiflora amethystina</i>	46.
2.3.8. Testes de oviposição	46.
2.4. Desempenho	49.
2.4.1. Experimento com as larvas e biometria dos adultos	49.
2.4.2. Morfometria das cápsulas cefálicas	51.
3. RESULTADOS	51.
3.1. Uso	51.
3.2. Preferência	53.
3.3. Desempenho	56.
3.3.1. Duração do estágio larval	57.
3.3.2. Duração do estágio de pupa	58.
3.3.3. Duração até a emergência	59.
3.3.4. Massa das pupas	60.
3.3.5. Variações no comprimento das asas anteriores	61.
3.3.6. Correlação ente CAA (mm) x massa (g)	62.
3.3.7. Cápsulas cefálicas e o desempenho larval por estágio	62.
3.3.8. Desempenho larval sobre <i>Passiflora alata</i>	64.
3.3.9. Desempenho larval sobre <i>Passiflora jileki</i>	64.
3.3.10. Desempenho larval sobre <i>Passiflora capsularis</i>	64.

3.3.11. Desempenho larval sobre <i>Passiflora edulis</i> .....	65.
4. DISCUSSÃO .....	65.
4.1. <i>Heliconius erato phyllis</i> e os padrões de uso no Morro do Voturuá .....	65.
4.2. Os padrões de preferência .....	69.
4.3. Desempenho larval em diferentes Passifloraceae .....	70.
5. DISCUSSÃO GERAL .....	76.
6. BIBLIOGRAFIA .....	78.

---

## RESUMO

Uma comunidade de Heliconiini foi estudada no Parque Ecológico do Morro do Voturuá, no município de São Vicente, SP. Cinco espécies de plantas potencialmente hospedeiras (passifloras) estão disponíveis para a borboleta *Heliconius erato phyllis*. A relação Heliconiini-*Passiflora*, sobretudo defesas químicas, somadas a fatores ecológicos, genéticos, comportamentais, sazonais e fenológicos parecem governar a preferência desta borboleta sobre suas hospedeiras.

Observações de campo e testes em condições seminaturais compararam os padrões de uso (no campo) e preferência (em insetário) das fêmeas, podendo envolver atração química. O desempenho larval sobre as passifloras, enfocou possíveis influências destas plantas sobre o desenvolvimento da larva.

O uso das hospedeiras no campo parece estar correlacionado com suas respectivas disponibilidades de acordo com a estação do ano. Nos testes em cativeiro, ocorre uma tendência de generalização na escolha das plantas à medida que se aproxima a primavera e uma rápida recuperação da preferência por *Passiflora capsularis* durante os meses de verão e outono. Os testes de desempenho larval apontaram uma coerência entre a planta mais usada com um bom desempenho larval. *Passiflora capsularis* e *P. edulis* dividem os resultados de melhor desempenho apesar da segunda ser escassa no campo e pouco utilizada. *Passiflora jileki*, a mais abundante no campo, apresenta o segundo maior percentual de uso, provavelmente devido a sua grande disponibilidade, mas o desempenho das larvas sobre ela é inferior as duas primeiras. O balanço entre seus percentuais de emergência (baixas) e o número de *P. jileki* parece compensar seu uso no campo. *Passiflora alata* apresentou-se tóxica para as larvas e poucas plantas foram usadas no campo e no cativeiro. *Passiflora amethystina* não foi usada por nenhuma fêmea tanto no campo como no cativeiro e, portanto não se apresentou como uma hospedeira potencial. Os períodos sazonais e a interação destes com as espécies de hospedeiras, tiveram grande influência sobre o desempenho larval.

## ABSTRACT

A community of Heliconiini butterflies was studied in the Parque Ecológico do Morro do Voturuá, municipality of São Vicente, SP. Five species of host plant are potentially available for the butterfly *Heliconius erato phyllis*. The relation between Heliconiini and *Passiflora*, especially chemical defenses, combined with local ecological, genetic, behavioral, seasonal, and phenology factors, seem to control the preference of this butterfly for these hosts.

Field observations and tests under semi-natural conditions compared the patterns of female host plant choice, use (in the field) and preference (in the insectary), which may also involve chemical attraction. The larval performance on the *Passiflora* species shows possible influence of different chemical compounds in these plants on larval development.

The use of hosts in the field seems to be correlated with the availability of plants in each season. In tests in captivity, there was a tendency towards generalization in the choice of host-plants as spring arrived, with a rapid return to preference for *P. capsularis* during the summer and autumn months.

The tests of larval performance show correlation of the most used plants with better larval performance. *Passiflora capsularis* together with *P. edulis* show the best performance, though the latter is scanty in the field and thus little used. A third host, *P. jileki*, the most plentiful in the field, shows the second largest use, probably due its great availability, but larval performance on this species is inferior that on the first two. The combination of the rates of emergence (low) and the large number of *P. jileki* seems to balance in the use of this plant. *Passiflora alata* proved toxic to the larval and few plants were used in the field or in captivity. *Passiflora amethystina* was not used by any female, in the field or in captivity, and thus was not a potential host. The season cycle and its interaction with host species had a great influence on larval performance.

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. O Gênero *Heliconius*

Borboletas Heliconiini (Nymphalidae, Heliconiinae), estão entre os grupos mais bem estudados de organismos, com os mais diversos aspectos de sua biologia, ecologia e sistemática já conhecidos (Brown 1981). Os aspectos estudados envolvem, biologia de populações (Ramos & Freitas 1999), comportamento (Crane 1955, Emsley 1963), estágios imaturos (Alexander 1961), criação em insetários (Crane & Fleming 1960), seleção de planta hospedeira (Benson 1978, Mugrabi-Oliveira & Moreira 1996), defesa química (Spencer 1988, Nahrstedt & Davis 1981), mimetismo (Benson 1972), zonas híbridas (Mallet & Barton 1989), biogeografia (Emsley 1964, Brown 1975), alimentação e reprodução (Gilbert 1972), genética (Araújo 1980, Saalfeld & Araújo 1981, Pansera & Araújo 1983, Romanowsky *et al.* 1985, Mallet 1986, Oliveira e Araújo 1992), evolução (Turner 1981) e conservação (Brown 1973).

As espécies de Heliconiini alimentam-se de várias espécies de plantas da família Passifloraceae, particularmente espécies do gênero *Passiflora* e algumas Turneraceae (o uso de Flacourtiaceae provavelmente é um erro; Cavin & Bradley 1988). Plantas destas famílias produzem uma grande variedade de componentes tóxicos, incluindo flavonóides, taninos, glicosídeos cianogênicos e alcalóides (Cavin & Bradley 1988). Muitas dessas borboletas tornaram-se aptas a explorar estas plantas, através da capacidade de tolerar e processar estes componentes (principalmente glicosídeos) deterrentes (Nahrstedt & Davis 1981, Turner 1981, Brower 1984). Larvas de *Heliconius* acabam utilizando os compostos químicos de suas plantas hospedeiras para a proteção contra predadores (Brown *et al.* 1991).

*Heliconius erato* é uma espécie aposemática, impalatável (Benson 1972) com 28 subespécies encontrada nos neotrópicos (Brown 1975, 1979). As subespécies participam de diferentes anéis miméticos e servem de modelo ou co-mímico para outras borboletas (Turner 1981, Mallet & Barton 1989). *H. erato* é encontrada em florestas secundárias, jardins, matas ciliares e savanas, desde o norte do México até o nordeste do Peru e a Argentina central. Seu padrão de coloração na região Sudeste do Brasil é preto com uma larga banda vermelha nas asas anteriores e uma lista transversal amarela nas asas posteriores. Suas larvas alimentam-se em cerca de 20 espécies de

Passifloraceae (K. S. Brown e W. W. Benson, comunicação pessoal). Os adultos alimentam-se principalmente de néctar e pólen (Gilbert 1975, Brown 1981, Turner 1981, Murawski & Gilbert 1986), dos quais retiram proteínas que contribuem para o aumento da longevidade e da fecundidade da borboleta (Gilbert 1972, Gilbert 1975, Boggs & Gilbert 1979).

Pelo fato de *Heliconius erato phyllis* explorar ambientes muito diversos, suas diferentes populações podem empregar estratégias adaptativas apropriadas para cada ambiente (Araújo 1980), incluindo a utilização de diferentes espécies de *Passiflora* pelas larvas. As plantas envolvidas provavelmente apresentam variações químicas e nutritivas entre si, o que pode influenciar no desenvolvimento da larva e no vigor e porte do indivíduo adulto (Smiley 1985). Normalmente, borboletas especialistas são mais eficientes em sua planta hospedeira normal, quando comparados a generalistas (Howe & Westley 1988, Janz & Nylin 1997, Janz 1998).

## **1.2 *Heliconius* e *Passiflora***

As espécies de Passifloraceae apresentam uma grande diversidade e complexidade de estruturas tanto nas partes vegetativas como florais. Podem variar de lianas herbáceas com gavinhas a formas arbustivas (eventualmente modificadas em espinhos). Normalmente estas plantas apresentam folhas alternas e pecioladas, simples ou compostas, subdividida em 12 gêneros (Sacco 1980). O número total de espécies de Passifloraceae chega a 600, sendo que dentro destas estão incluídas mais de 500 espécies tropicais (Turner 1981).

Por serem plantas largamente utilizadas por fitófagos, as passifloras desenvolveram estratégias variadas de defesa (Benson 1978). Estas incluem nectários extraflorais que atraem formigas predadoras (Benson *et al.* 1976, Benson 1978), tricomas que dificultam a mastigação (Gilbert 1971), mímicos de ovos que desestimulam as oviposições pelas fêmeas de borboletas (Williams & Gilbert 1981), odores que afastam as fêmeas (Benson *et al.* 1976) e até mimetismo foliar (Gilbert 1975).

As borboletas Heliconiini parecem ter se irradiado por diversas espécies de Passifloras, mantendo uma correlação entre determinados taxa de *Heliconius* com determinados taxa de *Passiflora*, sugeriu-se inicialmente uma filogenia paralela entre

estes dois grupos (Benson *et al.* 1976; Smiley 1985). O mapeamento de compostos cianogênicos dentro de grupos de passifloras (subgêneros *Granadilla*, *Plectostemma*, *Distephana* e *Astrophea*) apontou uma correlação taxonômica significativa entre os grupos e os compostos cianogênicos produzidos (Spencer 1988).

Embora os Heliconiini tenham uma larga utilização de espécies de Passifloraceae, diferentes espécies de *Heliconius* tendem a preferir grupos taxonômicos particulares de passifloras (Benson 1978). Características químicas das plantas devem estar entre os fatores mais importantes definindo preferências (Smiley 1985, Spencer 1988), mas fatores ecológicos também podem ser importantes em diversas espécies de ambos *taxa* (Gilbert 1975). A baixa tolerância de determinadas espécies de Heliconiini a muitos compostos cianogênicos (ou classes desses compostos) sugere que existe um bom grau de especialização sobre os componentes químicos da planta (Spencer 1988).

Os ancestrais de passifloras provavelmente desenvolveram glicosídeos cianogênicos e outros compostos para diminuir o ataque por insetos fitófagos. Por sua vez, os ancestrais de *Heliconius* provavelmente iniciaram a exploração de *Passiflora* desenvolvendo a capacidade de melhor tolerar e processar os glicosídeos de suas plantas hospedeiras. O processo posterior de generalização da exploração sobre diferentes hospedeiras, pode ter sido um resultado da competição interespecífica ou da imprevisibilidade de recursos (hospedeiras efêmeras). Uma defesa química muito eficiente contra os especialistas poderia levar estes últimos à extinção (Spencer 1988).

## **2. FATORES QUE INFLUENCIAM NA SELEÇÃO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS**

### **2.1. Abundância e distribuição de hospedeiras**

De forma geral plantas mais abundantes são vistas como uma grande oportunidade para oviposição. Segundo Kuussaari *et al.* (2000), os padrões de uso, não somente se aplicam a abundância e distribuição, mas a qualidade e oferta da planta hospedeira e adaptações locais dos insetos (Wiklund 1984).

As hospedeiras mais abundantes não são necessariamente as mais utilizadas. Fatores como presença de competidores ou escassez de plantas mais utilizadas as quais dão suporte para um bom crescimento larval, podem pressionar a fêmea a ponto da oviposição ocorrer na planta mais comum. Deste modo a fêmea garante, em parte, o

sucesso de sua prole, e isto pode levar a evolução da preferência pela planta localmente mais abundante (Kuussaari *et al.* 2000).

A distribuição ou agrupamento das plantas também afeta as taxas de oviposição por fêmeas. Plantas isoladas ou em grupos isolados tendem a receber uma carga maior de ovos. Provavelmente isso ocorre não somente em função do isolamento, mas também devido a um balanço entre quantidade de sol e sombra e a oferta de outras hospedeiras no entorno (Webb & Pullin 2000).

## 2.2. Influências Genéticas e Geográficas

Os padrões espaciais de distribuição e abundância de plantas hospedeiras podem influenciar fortemente na seleção por fitófagos. Entretanto diferenças genéticas entre fêmeas podem resultar em variações nas preferências por determinados conjuntos de plantas.

Estudos indicam uma ligação entre cromossomos sexuais e preferência por plantas hospedeiras, com uma forte tendência de preferir plantas usadas pelo lado paterno nas zonas híbridas. Entre as borboletas o sexo heterogamético é a fêmea e sua preferência é fortemente influenciada, no mínimo, por um locus localizado no cromossomo X (Janz 1998). Em *Papilio glaucus* (Lepidoptera, Papilionidae) filhas têm respostas similares às expressas por suas mães em relação à preferência entre duas plantas hospedeiras larvais, *Liriodendron tulipifera* L. e *Magnolia virginiana* L. (ambas Magnoliaceae), sugerindo um componente genético na escolha de planta hospedeira (Bossart & Scriber 1999).

Muitos estudos demonstram que diversificações genéticas significativas dentro de uma população criam diferentes associações entre grupos de indivíduos e novas plantas hospedeiras, havendo uma tendência generalista para seleção por plantas hospedeiras (Bernays & Chapman 1994). Para Bernays & Chapman (1994) isto pode ser universal, sugerindo que a especiação simpátrica, associada com o uso de diferentes plantas hospedeiras, pode ter sido bastante comum e talvez um dos elementos que levaram ao grande número de espécies de insetos fitófagos nos dias de hoje.

Em fêmeas de *Euphydryas editha* (Lepidoptera, Nymphalidae), podem existir três diferentes padrões de preferência em uma mesma população. Em Serra Nevada na

Califórnia (EUA) algumas fêmeas ovipõem em *Collinsia sp.* (Scrophulariaceae), outras utilizam *Plantago sp.* (Plantaginaceae), enquanto que em um terceiro grupo a escolha era igual para ambas. Isto sugere que a diversificação do uso de plantas hospedeiras dentro de populações pode ser produzida por polimorfismo genético (Bernays & Chapman 1994). Diferenças entre populações na mesma região também podem ocorrer: *Euphydryas editha* (Lepidoptera, Nymphalidae) ovipositam em 5 espécies diferentes de plantas hospedeiras na Califórnia. Algumas populações são comumente monófagas, mas ocasionalmente incluem uma segunda espécie pertencendo a um outro gênero (Schoonhoven *et al.* 1998).

*Junonia coenia* (Lepidoptera, Nymphalidae) de uma área do Vale Central da Califórnia, também diferem na preferência de oviposição entre duas plantas, *Plantago lanceolata* LINNE (Plantaginaceae) e *Kickxia elatina* (L.) DUM (Scrophulariaceae). Cada população prefere hospedeira dominante encontrada na área de cobertura das fêmeas. Três tipos de preferência são visíveis em cada população. Um grupo maior preferindo a planta mais abundante, um menor preferindo a espécie menos abundante e um grupo ainda menor sem preferência (Camara 1997).

Sword & Chapman (1994) também ressaltam que em gafanhotos existem diferenças na alimentação entre populações que provavelmente se devem a diferenças genéticas.

Vários casos existem, nos quais os insetos em diferentes partes de sua distribuição geográfica diferem na preferência e utilização de plantas hospedeiras (Dethier & Fuller 1961, Breedlove & Ehrlich 1968, Singer 1971, Rodrigues & Moreira 2002).

O *Papilio glaucus* (Lepidoptera, Papilionidae), uma espécie polífaga, se alimenta de no mínimo 13 famílias de plantas. Muito embora em macroescala uma espécie possa ser polífaga ao longo de sua variação geográfica, em microescala, larvas de diferentes populações da mesma espécie podem ser verdadeiramente especialistas, desenvolvendo preferências locais diferentes de outras populações da mesma espécie (Schoonhoven *et al.* 1998).

Populações separadas comumente sofrem pressões seletivas diferentes. Espécies de insetos que ocorrem ao longo de uma larga faixa geográfica não são necessariamente polífagas, mas podem utilizar diferentes plantas hospedeiras. Estudos com fêmeas de *Papilio zelicaon* (Lepidoptera, Papilionidae) demonstram

preferências diferenciadas por plantas hospedeiras em 3 localizações: no primeiro sítio a fêmea usa *Lomatium grayi* J.M. Coult. & Rose e *Cymopterus terebinthinus* (Hook.) M.E. Jones var. (ambas Apiaceae); no segundo sítio *Angelica lucida* e *Foeniculum vulgare* (ambas Apiaceae); no terceiro sítio *Citrus spp.* (Rutaceae) (Bernays & Chapman 1994).

Este “amplo” espectro de preferência alimentar pode provocar algumas alterações nos insetos. Ritland (1994) demonstrou variações na palatabilidade de borboletas *Danaus gilippus* (Lepidoptera, Nymphalidae), cujas larvas se alimentaram sobre diferentes plantas hospedeiras. Esta variação ocorre naturalmente devido à geografia e mudanças sazonais na disponibilidade de plantas hospedeiras.

### 2.3. Papel do Comportamento e influência química

O comportamento de muitos insetos fitófagos no aceite de uma planta como alimento ou como local de oviposição, é principalmente baseado em informações sensoriais de compostos químicos não voláteis da superfície foliar (Baur *et al.* 1998, van Loon & Schoonhoven 1999), com muitas etapas envolvendo visão, odor, sabor e tato. O tato pode ajudar no reconhecimento de certas partes da planta, como presença e ausência de tricomas, rugosidade ou superfície lisa (Jolivet 1998), mas o reconhecimento da hospedeira é governado por estímulos nos quimiorreceptores de contato de vários apêndices corpóreos (antenas, região do ovipositor, cerdas sensitivas do tarso) (Brooks *et al.* 1996), e de movimentos específicos da fêmea (alternância de movimentos com o tarso, palpação, tamborilamento com as antenas e raspagem da cutícula foliar) para a amostragem das informações químicas disponíveis na superfície da planta. Diversas plantas produzem compostos que podem apresentar características deterrentes (inibidores de alimentação e oviposição) ou estimulantes (Baur *et al.* 1998, Jolivet 1998, Schoonhoven *et al.* 1998, van Loon & Schoonhoven 1999). Dependendo da associação que as plantas e os compostos tem com o fitófago e a concentração em que estes compostos se encontram, a borboleta (tanto na fase larval como adulta) pode apresentar respostas diferentes (Chew & Renwick 1995). Fatores externos como temperatura, podem alterar a percepção química e conseqüentemente o comportamento da fêmea. É provável que plantas e borboletas, quando expostas a diferentes temperaturas, tenham suas fisiologias afetadas: as plantas a ponto alterar a

produção, concentração ou combinação de seus compostos voláteis (deterrentes e/ou estimulantes) e as borboletas de diminuir ou perderem a percepção para cada um destes compostos. Conseqüentemente as etapas de aproximação para oviposição ou refugio de uma hospedeira podem se comprometer e causar desvios na aceitação da fêmea.

Plantas hospedeiras, bem como o espectro de plantas tidas como aceitáveis, variam dentro e entre as populações e os conceitos sobre insetos que possuem preferências fixas por hospedeiras são errados. Diferença na propensão para descobrir ou aceitar certas plantas hospedeiras pode ser genotipicamente determinado ou pode resultar de experiências prévias (Schoonhoven *et al.* 1998).

Bernays (1995) sugere que o aprendizado pode mudar a direção da evolução. Fêmeas de borboletas que encontram e aceitam plantas alternativas para a oviposição podem reaprender (baseado no formato, cor, brilho, química e local) e passar a ovipor sempre nesta nova espécie. Ao persistir a oviposição sobre a planta alternativa, cresce a probabilidade dos indivíduos da prole aceitarem as novas hospedeiras.

Fêmeas com ovos podem ganhar experiência quando ovipõem em uma espécie de planta hospedeira pela primeira vez. Estas experiências podem influenciar escolhas subseqüentes de plantas hospedeiras, baseadas no formato, no tamanho e na química da planta utilizada anteriormente (Bernays & Chapman 1994).

Em Papilionidae, a abundancia relativa das duas espécies de plantas hospedeiras encontradas no campo, faz com que a borboleta concentre a suas oviposições na espécie mais freqüente (Rausher 1978). O mesmo ocorre com *Melitaea cinxia* sobre suas plantas hospedeiras *Plantago lanceolata* LINNE (Plantaginaceae) e *Veronica spicata* L. (Scrophulariaceae). De acordo com a distribuição e disponibilidade local de cada uma, a população de fêmeas tem preferência desviada para mais abundante região (Kuussaari *et al.* 2000).

Fêmeas de *Pieris rapae* (Pieridae) tendem a preferir locais de oviposição e folhas com a mesma aparência daqueles aceitos anteriormente. Com isso cresce a tendência de oviposição em locais com padrões similares (aprendizado associativo). Borboletas como *Battus philenor* (Papilionidae) utilizam o odor e a visão (formato da folha) para selecionar os locais de oviposição, mas o contato químico reforça o reconhecimento (Tyler *et al.* 1994; Schoonhoven *et al.* 1998). Para Turner (1981), *Heliconius erato* responde somente por visualização quando busca suas plantas hospedeiras, mas para

Gilbert (1975) as fêmeas, ao seu primeiro encontro com uma hospedeira, associam o formato de suas folhas a sua química e depois procuram a mesma folha pelo formato.

A neurofisiologia também pode limitar o inseto (adulto, ninfa e larva) durante a escolha de plantas hospedeiras, levando-os a especialização. Diferenças no sistema nervoso central e receptores químicos das fêmeas podem levar a diferentes aceitações por plantas hospedeiras. Insetos com quimiorreceptores removidos, ovipõem e sobrevivem em uma grande variedade de plantas, sugerindo que a habilidade fisiológica básica é limitada pelos quimiorreceptores (Bernays & Chapman 1994).

## 2.4. Fatores Ecológicos

Em certas situações algumas plantas podem receber um maior número de ovos especialmente quando isoladas ou quando estão em densos conjuntos, em ambientes com diferentes intensidades de sol. Muitas vezes estas características atuam como fatores determinantes para que um hospedeira seja selecionada para oviposição (Ohsaki & Sato 1999; Webb & Pullin 2000).

Os efeitos mediados pelo hábitat foram classificados por Webb & Pullin (2000) como um dos maiores determinantes para o uso de hospedeiras por *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera, Lycaenidae). A estrutura física e arquitetura da vegetação são mais importantes do que o tipo de hábitat por si só, pois criam uma mistura de sol e sombra e conseqüentemente um tipo de refúgio com microclima adequado de acordo com a época do ano.

Schoonhoven e co-autores (1998), propuseram algumas hipóteses para diversificação do uso de plantas hospedeiras alternativas em um mesmo sítio: 1- Falta de sincronismo entre inseto-planta; 2- Mudanças súbitas no ambiente que contém as plantas hospedeiras ideais; 3- Plantas hospedeiras sub-ótimas muito mais abundantes do que as plantas hospedeiras ótimas (a grande quantidade de uma espécie de planta pode levar a especialização por abundância de recursos ao passo que pequenas quantidades, mas com grande variabilidade de plantas tendem a levar as fêmeas à generalização); 4- Fontes de néctar das fêmeas distantes da planta hospedeira larval mais adequada.

Além dessas hipóteses devem ser levadas em consideração a abundância relativa e a qualidade intrínseca das plantas ao longo do espaço e tempo e o período

em que os fitófagos ficaram expostos a diferentes plantas por diferentes períodos de tempo. Plantas hospedeiras de baixa qualidade nutricional também podem ser favorecidas se as plantas adequadas forem tão pequenas a ponto de não suportar o completo desenvolvimento larval (Bernays & Chapman 1994, Kuussaari *et al.* 2000).

O aparecimento de mais ou menos ovos em uma hospedeira pode também ter relação com susceptibilidade de predação ou parasitismo entre diferentes plantas. Trabalhos feitos com a borboleta *Eunica bechina* (Lepidoptera, Nymphalidae) apontam uma interferência negativa quando formigas estão presentes sobre *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae) fazendo com que as fêmeas desta borboleta evitem estas plantas (Freitas & Oliveira 1996). A evolução da preferência por um tipo de hábitat é dirigida por uma variedade de fatores incluindo estratégias para escape de parasitismo (Ohsaki & Sato 1999), neste caso favorecendo plantas de alta qualidade e aquelas com baixas taxas de ataques por parasitóides.

A região do Mediterrâneo, centro das espécies de plantas crucíferas, possui algumas de suas espécies muito abundantes o ano todo enquanto que outras são abundantes apenas em alguns anos. Estas crucíferas são utilizadas por várias espécies de pierídeos, e borboletas que utilizam espécies de plantas uniformemente abundantes em diferentes anos, tendem a ser mais especialistas (estreita variação de hospedeiras). Nos locais onde as plantas são mais variáveis em disponibilidade e de ano para ano, as borboletas tem uma dieta diversificada (generalistas) (Schoonhoven *et al.* 1998). A heterogeneidade espacial segundo Pianka (1994) oferece uma grande variedade de diferentes micro-habitats que conseqüentemente dá suporte a um maior número de espécies do que locais homogêneos.

A habilidade de a fêmea desenvolver imagem de procura é um importante fator. Fêmeas tendem a pousar na mesma planta hospedeira sempre que plantas alternativas são igualmente abundantes (Bernays & Chapman 1994). Outras selecionam plantas hospedeiras que são menos nutritivas, mas que não são visitadas por inimigos naturais (Schoonhoven *et al.* 1998), muitas vezes visualizados pela fêmea.

## **2.5. Variações Sazonais**

Fatores ambientais causam mudanças na preferência de plantas hospedeiras. Às vezes muitos insetos tem alterações em sua preferência por plantas hospedeiras,

devido a mudanças na temperatura, que podem afetar a sensibilidade (percepção química) do indivíduo adulto (Schoonhoven *et al.* 1998). Muitos são obrigados a concentrar o seu esforço de forrageamento em um item específico. A presença de indivíduos anormais, entretanto, refletem provavelmente a construção da flexibilidade, que permite a espécie adaptar-se às mudanças das condições em seus ambientes (Schoonhoven 1998).

Outros fatores ainda podem causar alterações no comportamento da fêmea adulta devido a sazonalidade: a) drásticas modificações na composição das espécies de plantas, e b) mudanças sucessionais provocadas por sucessão secundária, recolonização e desenvolvimento posterior de comunidades de plantas. Isto geralmente ocorre em sítios que perdem a vegetação devido a distúrbios e são seguidos naturalmente por colonização de insetos fitófagos.

As modificações sazonais podem alterar inclusive as taxas de parasitismo e/ou predação sobre larvas e ovos de acordo com o tipo de hábitat (Ohsaki & Sato 1999).

## **2.6. Fenologia**

Poucas regiões mantêm as condições locais estáveis e previsíveis para o desenvolvimento de organismos. Normalmente as estações do ano provocam alterações climáticas significativas, alternando períodos de altas e baixas de temperatura, assim como de umidade, insolação, inclinação dos raios de sol, pluviosidade, vento, evapotranspiração e outros. Todos estes fatores causam implicações no ciclo de vida e na distribuição de diversos vegetais (Ricklefs 1996). Deste modo, sementes dormentes de diferentes espécies de passifloráceas podem germinar ou apresentar taxa de crescimento diferenciadas em épocas do ano distintas, assim como plantas adultas podem se tornar mais ou menos desenvolvidas. Durante o desenvolvimento da planta hospedeira (ciclo vital), sua disponibilidade, distribuição e qualidade podem variar devido às alterações nas condições ambientais ao longo dos períodos sazonais (Ricklefs 1996). Talvez estes fatores possam levar as fêmeas a se tornarem menos seletivas, quando as opções forem muito restritas, obrigando-as a colocarem seus ovos nas primeiras plantas hospedeiras que encontrarem.

## 2.7. Estado físico da planta

*Heliconius erato phyllis* tende a depositar seus ovos nas porções meristemáticas apicais das passifloras, onde as folhas são jovens e tenras (Benson, 1978). Mas a competição intra ou interespecífica e a sazonalidade, nem sempre permitem as plantas de manterem suas porções meristemáticas intactas, seja por motivos de herbivoria, seca ou geada.

A idade das folhas parece estar muito ligada ao seu conteúdo nutritivo e ao tipo de defesa contra herbivoria. As classes de idade das hospedeiras têm um importante efeito na sobrevivência das lagartas, sendo as plantas velhas menos palatáveis (Porter 1997). Geralmente folhas maduras apresentam compostos redutores de digestibilidade, como celulose, lignina, pectina, hemicelulose, cutina, sílica e taninos. Já as folhas mais jovens, brotos e frutos não maduros acumulam toxinas (terpenóides, alcalóides, compostos cianogênicos, proteínas inibidoras, glicosinatos, aminoácidos tóxicos) em seus tecidos (Howe & Westley 1988). Espera-se que a escolha da fêmea tenha uma correlação positiva com o desempenho larval neste caso escolhendo as folhas mais novas. Mas nem sempre isto ocorre, pois outros fatores estão ligados a escolha da hospedeira, como a presença de parasitóides (discutida anteriormente) e a ausência de porções da planta (meristema apical) (Kerpel 1999), ambos os casos desestimulantes para oviposição.

Mesmo dentro de uma planta preferencial, alguns fatores como o estado geral das folhas, idade das folhas e ramos, presença ou ausência das mesmas podem alterar os locais de oviposição. Neste caso o estado geral da planta altera não só o comportamento de postura da fêmea como o desenvolvimento larval. Experimentos envolvendo a idade das folhas foram feitos por Rodrigues e Moreira (1999). Os resultados apontaram uma preferência de todos os estádios larvais pelo tecido de folhas jovens (mais palatável para as larvas de primeiro estágio) e a taxa de sobrevivência das larvas de primeiro estágio, alimentadas sobre folhas maduras, é de apenas 30% (Rodrigues & Moreira 1999). Isto parece ligar a preferência da fêmea ao bom desempenho larval.

### 3. OBJETIVOS

O presente trabalho tem como objetivo comparar os diferentes graus de aceitação dos Heliconiini do Morro do Voturuá, sobre diferentes plantas hospedeiras ao longo dos períodos sazonais, apontando possíveis generalizações ou especializações em relação as suas potenciais plantas hospedeiras tanto para adultos como para o desempenho larval, de acordo com a época do ano e como se comportam as espécies sobre o mesmo recurso e quanto às mudanças de hospedeiras pode custar para o desenvolvimento larval e para as populações.

#### Objetivos específicos:

1. Verificar o uso de *Passiflora* por espécies de *Heliconius* ao longo dos períodos sazonais.
2. Quantificar o desenvolvimento dos imaturos e o porte do adulto, de acordo com a espécie de planta hospedeira consumida (desempenho), levando-se em consideração a massa e morfometria.
3. Verificar se há coerência entre preferência em cativoiro, seu uso no campo e seu desempenho.

## CAPÍTULO 1

### AS COMUNIDADES DE HELICONIINI E DE PASSIFLORACEAE DO HORTO FLORESTAL

#### 1. INTRODUÇÃO

O estudo do uso de plantas hospedeiras por insetos fitófagos ajuda no entendimento e na formulação de modelos de comunidades, processos coevolutivos e fenômenos de competição. A maior parte dos estudos que envolvem partilha de recursos ocorre com os grupos de animais vertebrados; entre invertebrados poucos englobam os efeitos da dinâmica temporal (Benson 1978).

Entre os fitófagos, os lepidópteros formam o maior grupo, com aproximadamente 120 mil espécies sendo a maioria exclusivamente fitófagas, porém algumas são carnívoras e outras detritívoras durante a fase larval (Ricklefs & Miller 2000). Porém poucos estudos envolvem comunidades de lepidópteros.

Investigações sobre comunidades de Heliconiini abordam principalmente história natural e comportamento envolvendo a partilha de recursos, como o estudo feito por Benson (1978) que comparou algumas comunidades de regiões tropicais e equatoriais. Os padrões de seleção em plantas hospedeiras apresentados pelos Heliconiini das zonas tropicais e equatoriais, tendem a especialização à medida que as comunidades se aproximam do equador. Por outro lado estudos feitos especialmente com *H. erato* na região Sul do Brasil (Rio Grande do Sul), abordando genética, ecologia (Araújo 1980, Oliveira & Araújo 1992) e relações dos adultos e larvas com suas plantas hospedeiras (Rodrigues & Moreira 1999 e 2002) dão idéia da plasticidade da espécie, que apesar de ocupar predominantemente os trópicos, tem populações que se assemelham com as de borboletas de regiões temperadas. Porém pouca informação se tem a respeito das interações Heliconiini-*Passiflora* e suas relações com os efeitos da sazonalidade nas regiões subtropicais. Além disso, pouco se sabe sobre as comunidades de Heliconiini da costa SE do estado de São Paulo, região onde as flutuações sazonais não são extremas como no Rio Grande do Sul e nem estáveis como no equador.

Provavelmente as comunidades de Heliconiini das diferentes regiões climáticas apresentem padrões distintos quando se trata de relações com suas hospedeiras e com outros Heliconiini. É necessário um estudo visando determinar se tais flutuações sazonais afetam a disponibilidade de hospedeiras, a pouca disponibilidade de espécies (baixa diversidade local de passifloras) e o que isto pode causar nos ciclos de vida e nas relações entre as espécies locais de Heliconiini e Passifloraceae.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Espécies estudadas

Uma comunidade de Heliconiini (*Philaethria wernickei*, *Heliconius numata robigus*, *Heliconius ethilla narcaea*, *Heliconius besckei*, *Heliconius sara apseudes*, *Heliconius erato phyllis*, *Eueides aliphera aliphera*, *Eueides isabella dianasa*, *Dryas iulia alcionea*, *Agraulis vanillae maculosa*, *Dione juno juno* e *Dryadula phaetusa*) e 5 diferentes espécies de plantas hospedeiras do gênero *Passiflora*: *Passiflora edulis* Sims, *P. alata* Dryand, *P. capsularis* L., *P. jileki* Wawra e *Passiflora amethystina* Mikan, todas pertencentes à região, foram utilizadas em estudos de uso, preferência ou desempenho.

Neste estudo foram considerados como residentes apenas os Heliconiini que usaram as hospedeiras locais (apresentaram ovos ou imaturos) durante o período de estudos. Aqueles anteriormente registrados como freqüentadores do parque ou mesmo aqueles anteriormente considerados como residentes, mas sem registro de oviposição durante o período de estudos, foram considerados visitantes.

### 2.2. Área de estudos

O estudo foi realizado no Morro do Voturuá, São Vicente, SP. A área possui aproximadamente 100 ha de floresta secundária e ambientes ruderais, dos quais 85 ha fazem parte do Parque Ecológico do Morro do Voturuá (46°27'W e 23°57'S) (ver mapa local Figura 1.1). A vegetação original era de contato entre restinga e floresta ombrófila

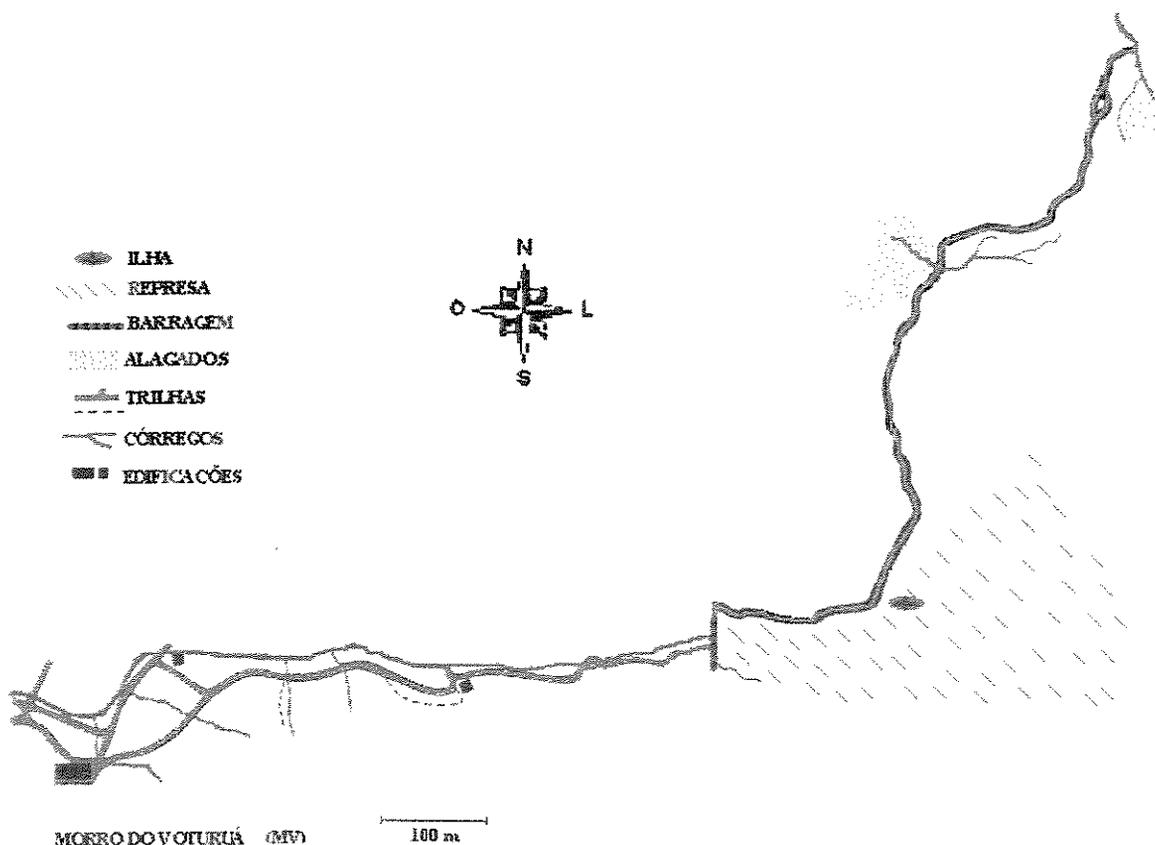


Figura 1.1. Mapa das trilhas, corredeiras e charcos do Morro do Voturuá, das partes baixas próximas às construções ao alto às margens da represa e alagados.

A pluviosidade média anual é de cerca de 2500 mm, e a média anual de temperatura é de 21°C (Setzer 1949, Prodesan 1969, Nimer 1972), com a média do mês mais frio em torno dos 18,2°C e a do mês mais quente, atingindo 25,3°C (Santos 1965). O diagrama climático da região para o período de estudos está representado pela Figura 1.2.

A região é bastante úmida, coberta por floresta secundária de baixa altitude e formas arbustivas de borda, onde predominam de plantas das famílias Asteraceae, Solanaceae e Melastomataceae (Francini 1989 e Freitas 1993). O sítio possui ainda uma represa (cota 60 m) e proveniente desta, um riacho de vazão inferior que chega às partes mais baixas do Horto Florestal de São Vicente.

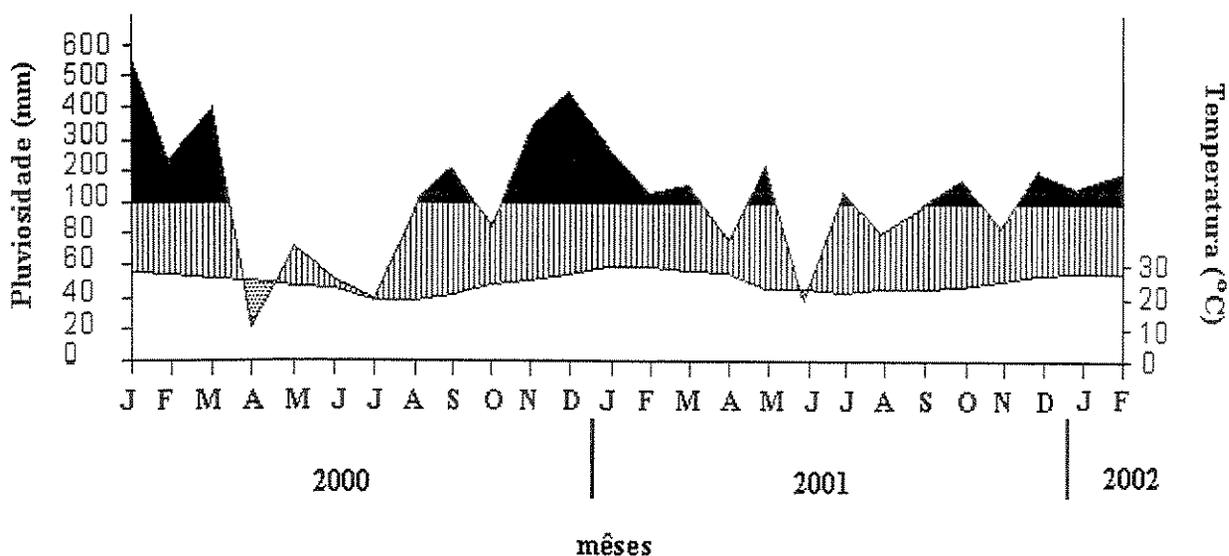


Figura 1.2. Diagrama climático da região de Santos/São Vicente durante o período de estudos de janeiro de 2000 a fevereiro de 2002 (formato baseado em Walter 1985). Listas = período úmido; cor negra = período super úmido; pontilhado = período de seca.

### 2.3. Inspeções

Todos os indivíduos de *Passiflora* encontrados no campo foram inspecionados periodicamente (de uma a três vezes por semana) para o registro de larvas ou de ovos sobre as mesmas.

Os ovos quando presentes foram identificados no campo e retirados cuidadosamente e transportados em pequenos frascos plásticos forrados com papel umedecido. Na impossibilidade ou dúvida sobre a identificação dos ovos no local de coleta, esta era feita em laboratório com o auxílio de uma lupa manual seguindo Alexander (1961). A retirada dos ovos teve como objetivo evitar que as fêmeas deixassem de utilizar a planta, já que alguns Heliconiini, particularmente *Heliconius erato* evitam hospedeiras contendo ovos (Benson 1978; Turner 1981), liberando desta forma a hospedeira e permitindo uma nova postura antes de uma inspeção posterior. As larvas provenientes destes ovos foram criadas em cativeiro alimentadas com folhas da espécie sobre as quais eram encontradas no campo (veja resultados).

As larvas quando presentes também foram retiradas, identificadas e transportadas em frascos plásticos para o laboratório, onde foram criadas até a fase adulta antes de serem liberadas novamente no campo. A retirada das larvas assim como a dos ovos (descrita anteriormente), também teve como objetivo evitar alta

concentração de larvas na planta, reduzindo a competição e escassez de recursos por desfolhamento das hospedeiras, ou mesmo canibalismo.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Distribuição das passifloras

As cinco espécies de plantas hospedeiras foram encontradas em diferentes frequências na área de estudo: *Passiflora capsularis* – 22 plantas, *Passiflora jileki* – 23 plantas, *Passiflora alata* – 13 plantas, *Passiflora amethystina* – 11 plantas e *Passiflora edulis* subespontânea com apenas 6 indivíduos encontrados. No campo, durante o período de estudos, a disponibilidade de folhas variou ao longo dos períodos sazonais e entre as espécies de plantas.

As plantas em geral foram encontradas em grupos de indivíduos da mesma espécie, com exceção de *Passiflora edulis* que geralmente ocorria isolada.

O maior adensamento ocorreu principalmente com *P. capsularis*, sendo encontrada em maior número nas partes altas as margens da trilha (Figura 1.3) em locais rodeados por mata e predominantemente sombreados, próximos a cursos d'água. As fêmeas em vôo de busca por hospedeiras eram vistas principalmente nestes locais.

Um segundo grupo de *P. capsularis* foi encontrado em uma concentração no entorno do alojamento da SABESP, local mais rico em número de espécies de *Passifloras* na área de estudo.

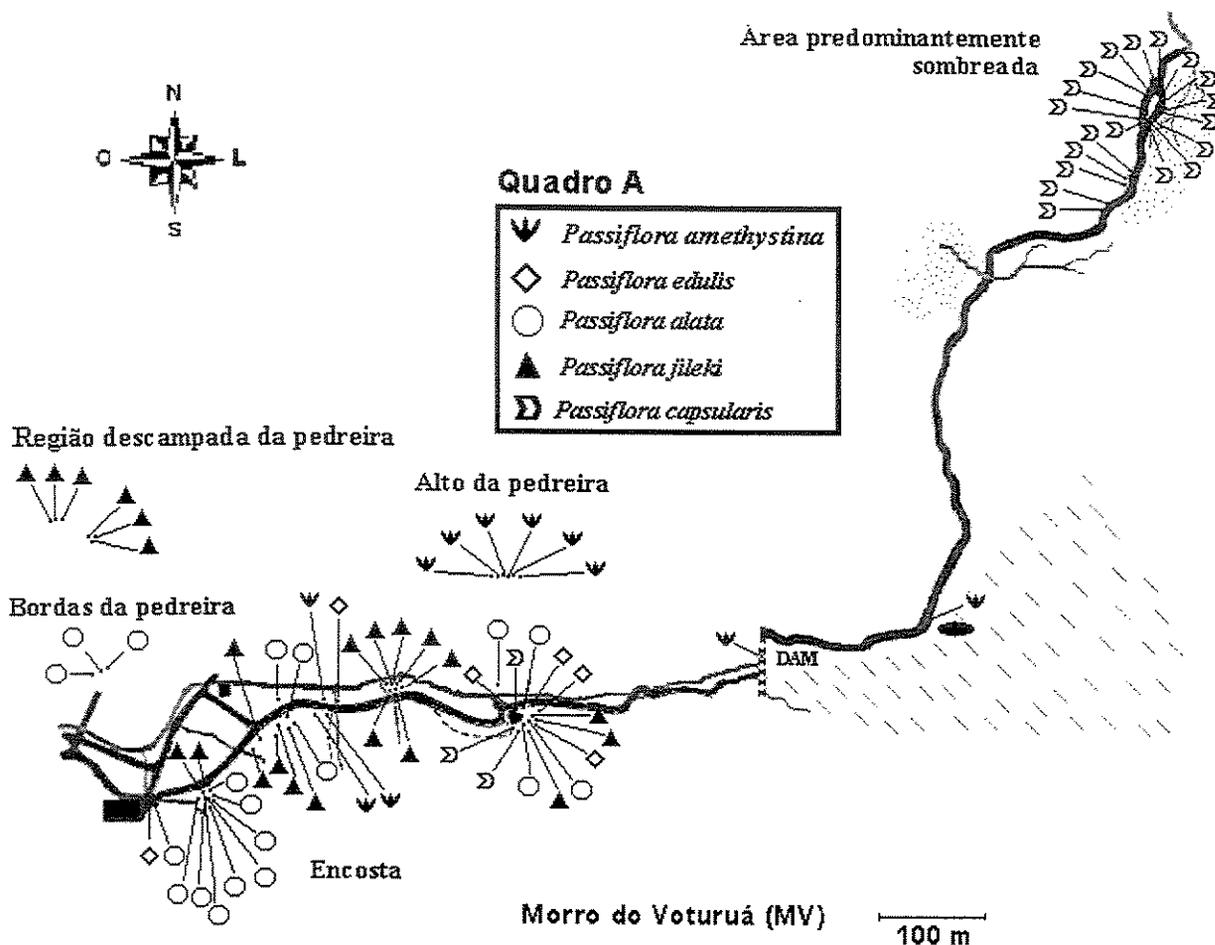


Figura 1.3. Distribuição das 5 espécies de *Passiflora*, encontrados ao longo das trilhas e em pontos isolados do Morro do Voturuá, (São Vicente/Santos, SP). As plantas de cada espécie estão representadas pelos símbolos do quadro A. Trilhas = cor verde, represa = traços azuis, riacho = cor azul, charcos = pontilhados azuis.

*Passiflora jileki* apareceu em grupos quase sempre associados às encostas pedregosas tanto próximas a locais descampados como em ambientes de sol e sombra. Esta espécie foi mais encontrada em solos arenosos e pedregosos, próximos a locais de antigos deslizamentos naturais ou provocados pela ação da pedra, mas outros indivíduos apareciam em solo coberto por serapilheira.

A distribuição de *P. alata* praticamente acompanhou a de *P. jileki*, desde locais bastante pedregosos e iluminados, chegando a aparecer até em fendas nas rochas nuas, ou em locais bastante úmidos e sombreados com solo forrado por serapilheira, mas os números de plantas expostas são menores do que os encontrados em *P. jileki*.

Apenas 6 indivíduos de maracujá comum (*P. edulis*) foram encontrados no campo. Quatro foram encontrados próximo aos alojamentos e construções, 2 em locais de sol e sombra. Além destes outros dois exemplares foram encontrados, um próximo

ao museu na parte baixa do morro (local sombreado e úmido próximo ao riacho e a mata) e o outro ao longo da trilha em meio a arbustos com sol e sombra (Figura 1.3).

*Passiflora amethystina* ocorreu principalmente nas bordas da mata em locais planos e com muita sombra (Figura 1.3). Nenhum indivíduo foi encontrado em ambiente muito iluminado mesmo no alto da pedreira. Neste local as plantas estavam sempre associadas às manchas de vegetação, sempre muito próximas ao solo e posicionadas de forma a não receberem luz direta do sol.

### 3.2. A relação Heliconiini x *Passiflora* no Horto Florestal

Três espécies de *Passiflora* parecem estar sendo mais utilizadas pela maior parte das espécies de Heliconiini no parque (Figura 1.4) sendo que o percentual de uso sobre cada uma delas varia de acordo com a estação do ano, tanto em números absolutos como percentuais (Figura 1.5).

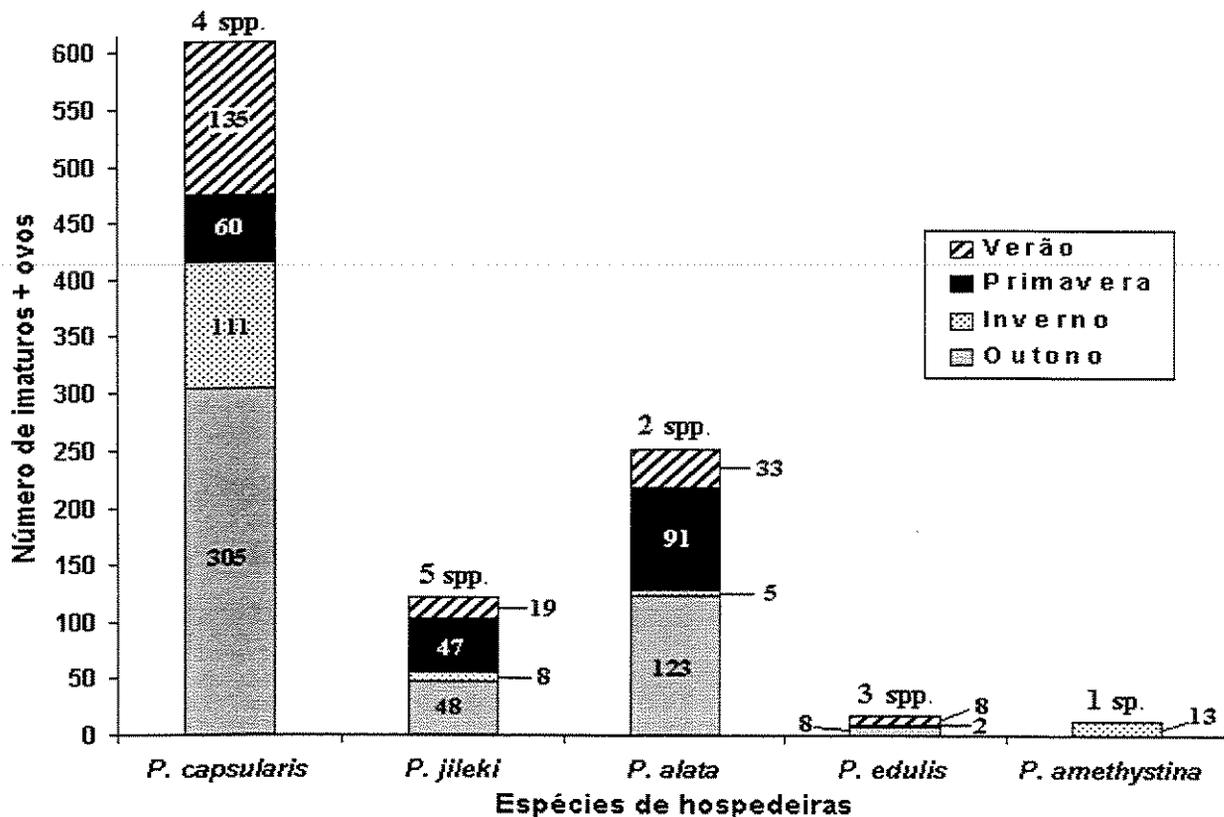


Figura 1.4. Utilização de cinco espécies de passifloras por 6 espécies de Heliconiini ao longo das estações do ano (outono de 2000 ao verão de 2001). Os números dentro de cada seção das colunas correspondem ao número de imaturos + ovos em uma determinada estação do ano. O número de espécies de *Heliconius* que utilizam cada hospedeira está no topo de cada coluna. Obs. *A. vanillae* não está incluída nesta comparação, pois apareceu utilizando *P. capsularis* apenas no verão de 2000.

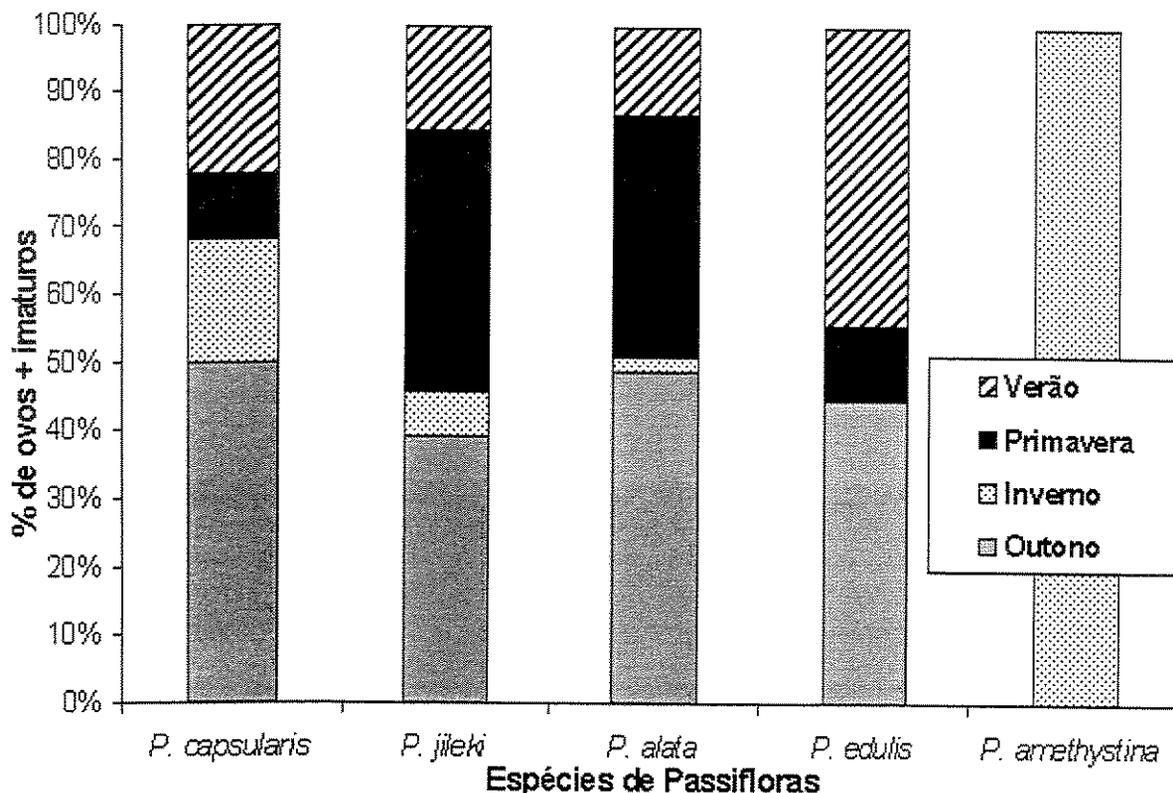


Figura 1.5. Percentagem e uso (ovos + imaturos) sobre cinco espécies de passifloras ao longo das estações do ano. Obs. *A. vanillae* não está incluída nesta comparação, pois apareceu utilizando *P. capsularis* apenas em uma amostragem no verão de 2000.

Incluindo os resultados do final do verão de 2000 pode-se observar 4 espécies de Heliconiini usando *P. alata* (Figura 1.6). Isto não se repetiu no verão de 2001 e *Heliconius ethilla* manteve sua supremacia e uma quase exclusividade na utilização desta hospedeira principalmente durante o outono de 2000 e a primavera 2000 (Figura 1.4).

Pode-se observar a oviposição de outras espécies como *H. erato*, *A. vanillae* e *D. iulia* sobre *Passiflora alata* (Figura 1.6), mas todas sempre apresentando uma baixa utilização desta hospedeira comparada a outras espécies de plantas (Figura 1.6).

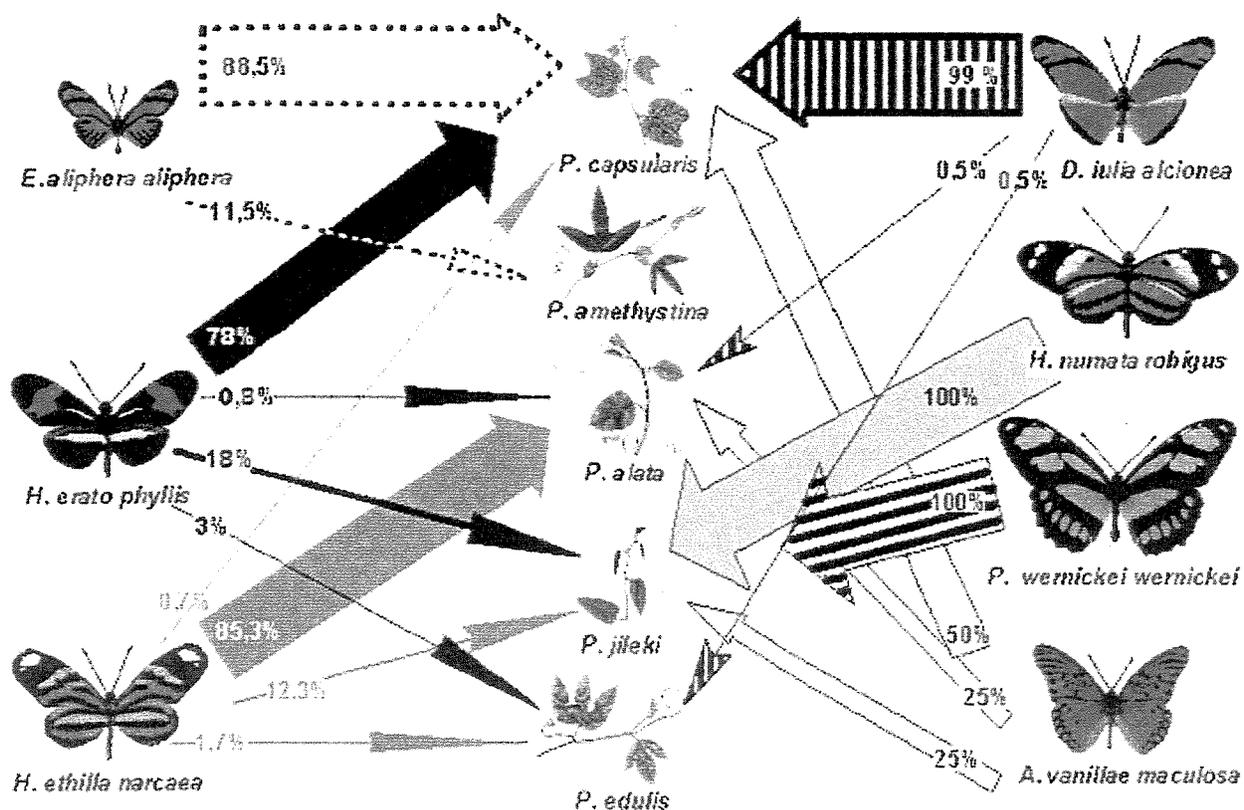


Figura 1.6. Percentual e distribuição do uso das espécies de Heliconiini sobre as espécies de passiflora encontradas no Horto Florestal, do outono de 2000 ao verão de 2001.

Obs. Apenas em *A. vanillae maculosa* e *D. iulia iulia* estão incluídas amostragens a partir do verão de 2000.

Em relação ao número de ovos depositados, *P. capsularis* foi a hospedeira que recebeu a maior carga ao longo das estações (Figura 1.4), principalmente de *H. erato*, *D. iulia* e *E. aliphera* (Figura 1.6). O mesmo ocorre no uso destas três espécies ao longo das estações, que tende a diminuir de forma acentuada no inverno, mantém uma queda na primavera e recupera-se ao final da estação com o início do verão. Somente uma espécie, *H. ethilla*, utiliza esporadicamente *P. capsularis* (Figura 1.7) porém *H. erato* nesta mesma hospedeira, mantém sempre o domínio das oviposições em três estações do ano com exceção do outono. Quando comparado a *D. iulia* e *E. aliphera*. *Heliconius erato* apresenta declínios menos acentuados e sua recuperação é mais rápida na entrada do verão (Figuras 1.6 e 1.7).

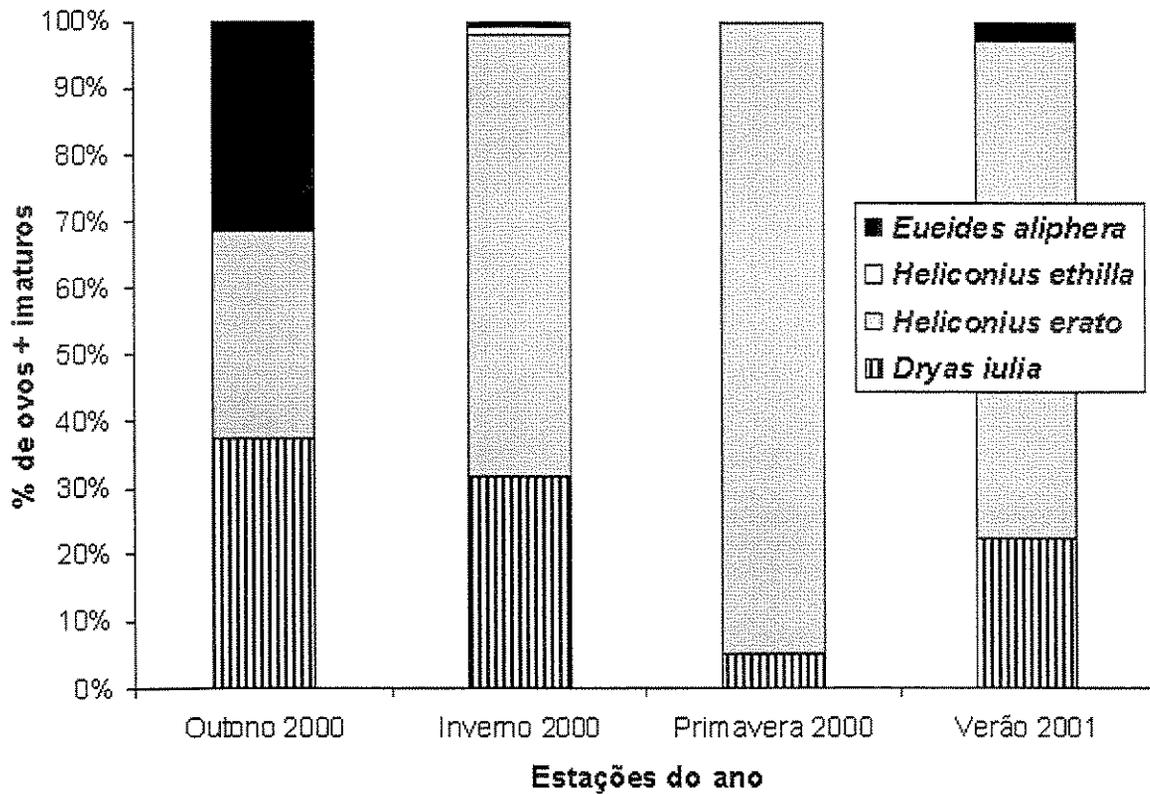


Figura 1.7. Utilização (ovos + imaturos encontrados na planta) de *Passiflora capsularis* por 4 espécies de Heliconiini, ao longo de quatro estações do ano.

*Passiflora jileki* por sua vez apresenta a retomada da sua utilização durante o inverno e uma queda durante o verão, ao contrário do que ocorre com *Passiflora capsularis*, isso para *H. erato* e *H. ethilla* (Figuras 1.5 e 1.8).

*Philaethria wernickei* e *H. numata* utilizam esta planta apenas durante o outono, estação de pico populacional para a maioria das espécies de borboletas nesta região; ambas ovipositaram exclusivamente em *Passiflora jileki* (Figuras 1.5, 1.6 e 1.8).

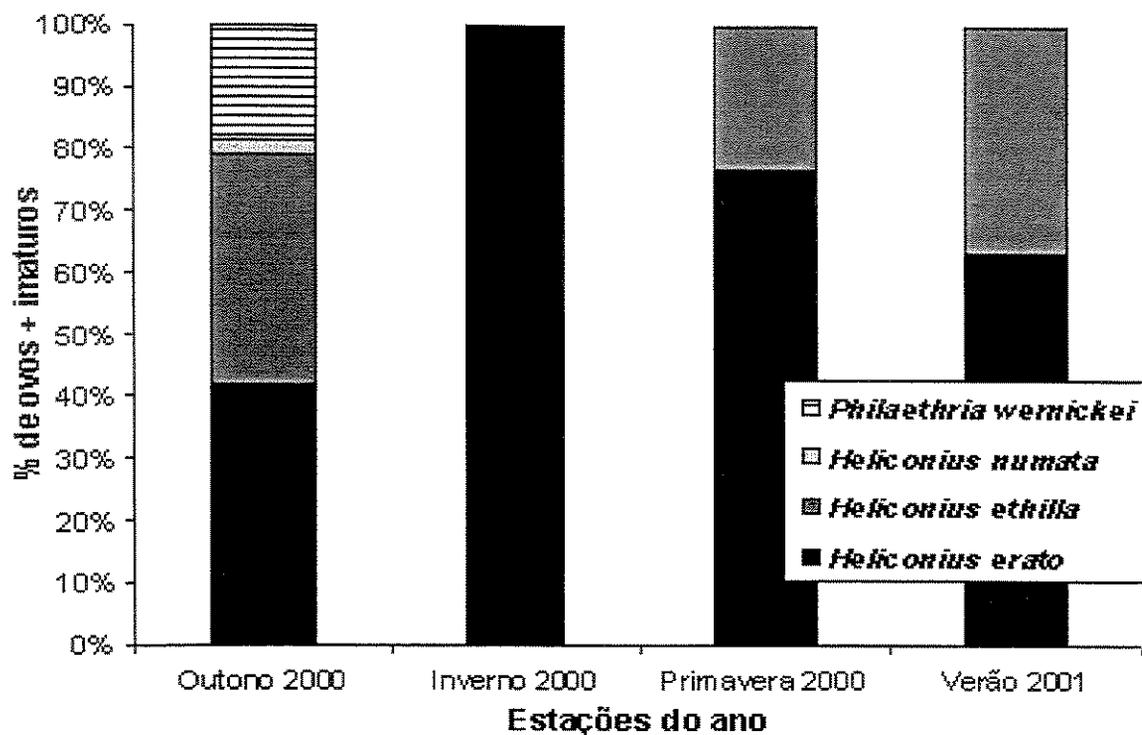
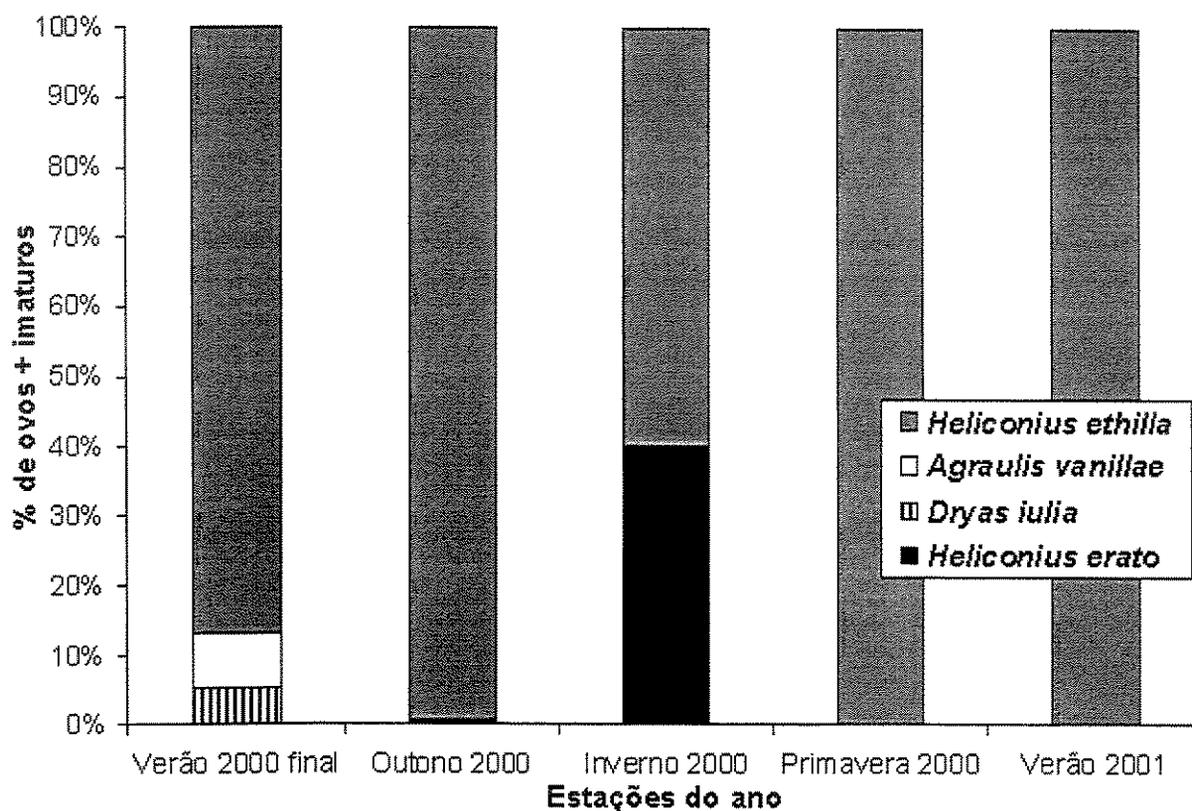


Figura 1.8. Utilização (ovos + imaturos encontrados na planta) de *Passiflora jileki* por 4 espécies de Heliconiini ao longo de quatro estações do ano.

*Agraulis vanillae* apareceu representada nos períodos verão/outono de 2000 e 2001, mas só foram encontrados ovos durante o verão de 2000. *P. jileki* com 2 ovos, *P. alata* também com 2 ovos e *P. capsularis* com 4 ovos foram as únicas a receberem oviposições (Figura 1.6).

*Passiflora alata* foi quase que exclusivamente utilizada por *H. ethilla* e apresentou dois picos de utilização bem distintos, um no outono e outro na primavera, com declínios acentuados no inverno e no verão (Figura 1.9).

Durante a primavera e o verão não há registro de posturas para *H. erato* em *P. alata*, mas durante o outono e o inverno foram encontrados 1 e 2 ovos respectivamente (Figuras 1.9 e 1.11A).



**Figura 1.9. Utilização (ovos + imaturos encontrados na planta) de *Passiflora alata* por 4 espécies de Heliconiini ao longo de quatro estações do ano.**

Sobre *P. edulis*, tanto *H. erato* como *H. ethilla* apresentam padrões semelhantes de uso, com picos no outono e no verão. *Heliconius erato* possui um padrão mais regular nesta espécie, com declínio apenas em direção ao inverno. Suas oviposições aumentam à medida que a temperatura se eleva sendo o inverno a estação menos apropriada para ambos usuários (Figuras 1.10, 1.11A e 1.11C).

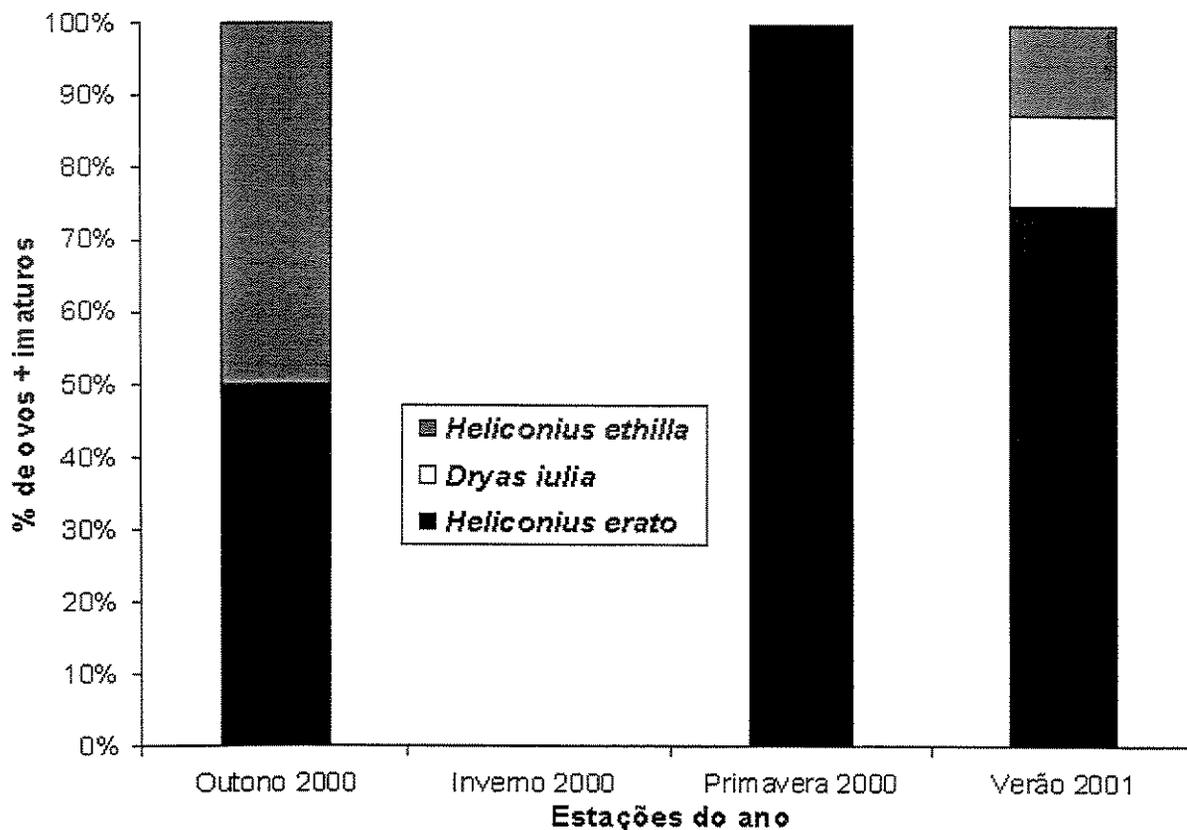


Figura 1.10. Utilização de *Passiflora edulis* por 3 espécies de Heliconiini, ao longo das estações do ano.

A única vez que foi encontrado um ovo de *D. iulia* em *Passiflora edulis* foi no período de verão de 2001 (Figuras 1.10 e 1.11B).

Os padrões de utilização de planta hospedeira pelos Heliconiini na área de estudo foram semelhantes (Figura 1.11). De forma geral houve um declínio no uso de *P. capsularis* no outono, inverno e primavera e um aumento do número de imaturos de *E. aliphera* no verão. Esta possui recuperação muito lenta em direção a esta estação do ano (Figura 1.11D), enquanto *H. erato* retoma o crescimento populacional com maior velocidade (Figura 1.11B). Apesar de terem comportamentos semelhantes, os gráficos apresentam formas mais ou menos acentuadas de acordo com a espécie. *H. erato* sobre *P. capsularis*, em relação as suas competidoras, apresenta alterações mais discretas do que *D. iulia* e *E. aliphera* (Figuras 1.11B e 1.11D), pois mantém um número de indivíduos na população sempre igual ou superior aos demais ao longo das estações do ano. As oviposições de *H. erato* e *H. ethilla* sobre *P. jileki* também são muito semelhantes. Diferem apenas em relação aos números absolutos, mas as proporções se mantêm. Ao longo das estações as duas espécies possuem o mesmo padrão de

alterações, declinando do outono para o inverno, recuperando-se na primavera e declinando novamente com a chegada do verão (Figuras 1.11A e 1.11C).

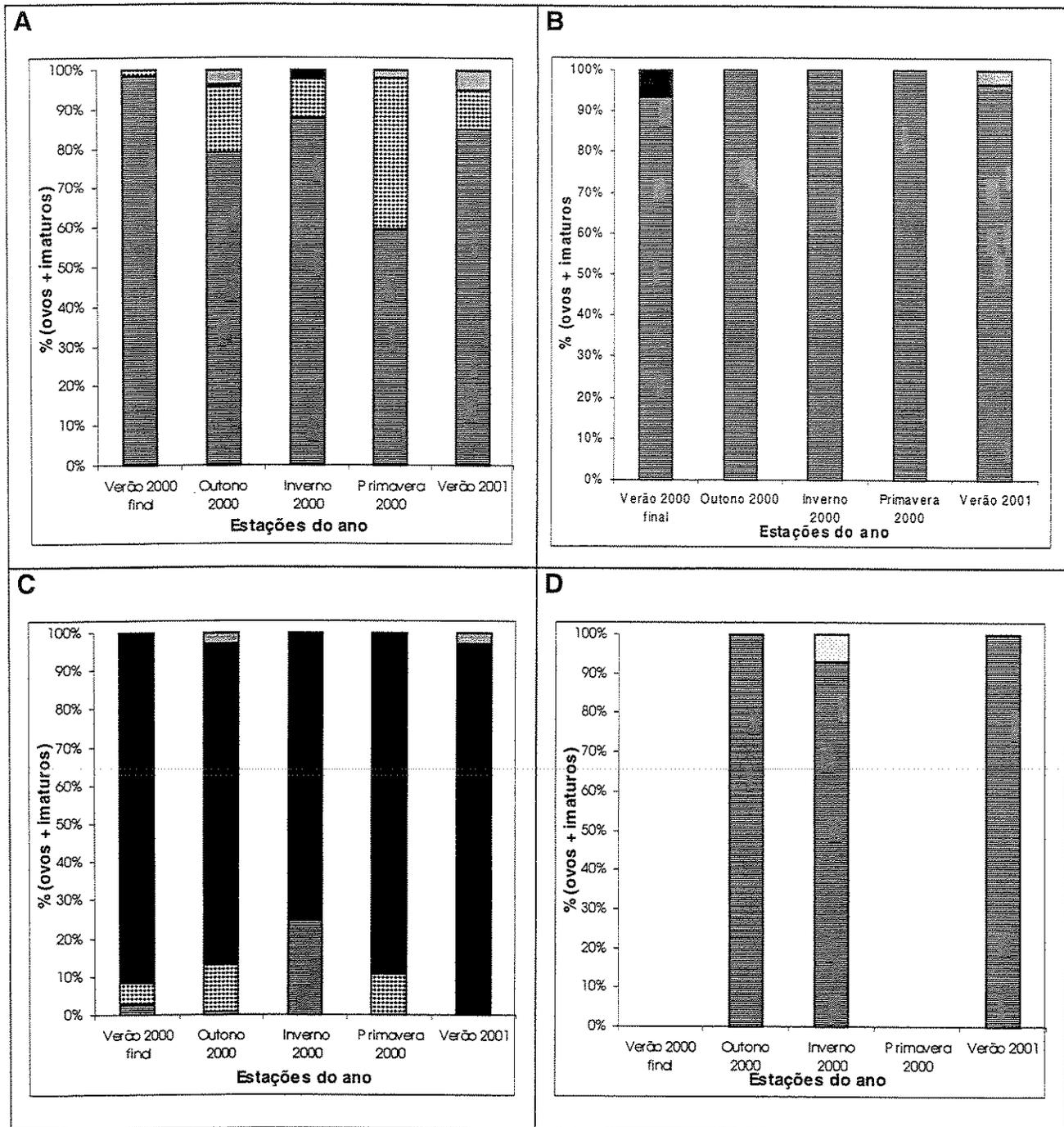


Figura 1.11. Percentual de uso de 4 espécies de Heliconiini do Horto Florestal longo das estações do ano (V = verão, O = outono, I = inverno, P = primavera). Quadros: A) *H. erato*; B) *D. iulia*; C) *H. ethilla*; D) *E. alipha*.

■ *P. edulis*    ■ *P. jileki*    ■ *P. capsularis*    ■ *P. alata*    ■ *P. amethystina*

### 3.3. O uso de plantas hospedeiras por *Scea auriflamma*

A mariposa *Scea auriflamma* Geyer, [1827] (Notodontidae, Dioprinae) utilizou todas as espécies de passifloras encontradas na região estudada ao longo dos períodos sazonais, mas nem todas foram usadas em uma mesma estação. Assim como para a maioria dos Heliconiini, a primavera apresentou-se como uma estação pouco adequada para a utilização de hospedeiras; não foram encontrados imaturos em qualquer *Passiflora* (Figura 1.13).

*Scea auriflamma* parece depositar seus ovos principalmente durante o inverno, usando *P. amethystina* (mais utilizada), *P. capsularis*, *P. edulis* e *P. jileki*. Porém durante o verão a suas oviposições concentram-se apenas sobre *P. capsularis* e no outono um quarto do total de ovos e imaturos estavam sobre *P. alata* (Figura 1.12) (exclusiva no outono, Figura 1.13).

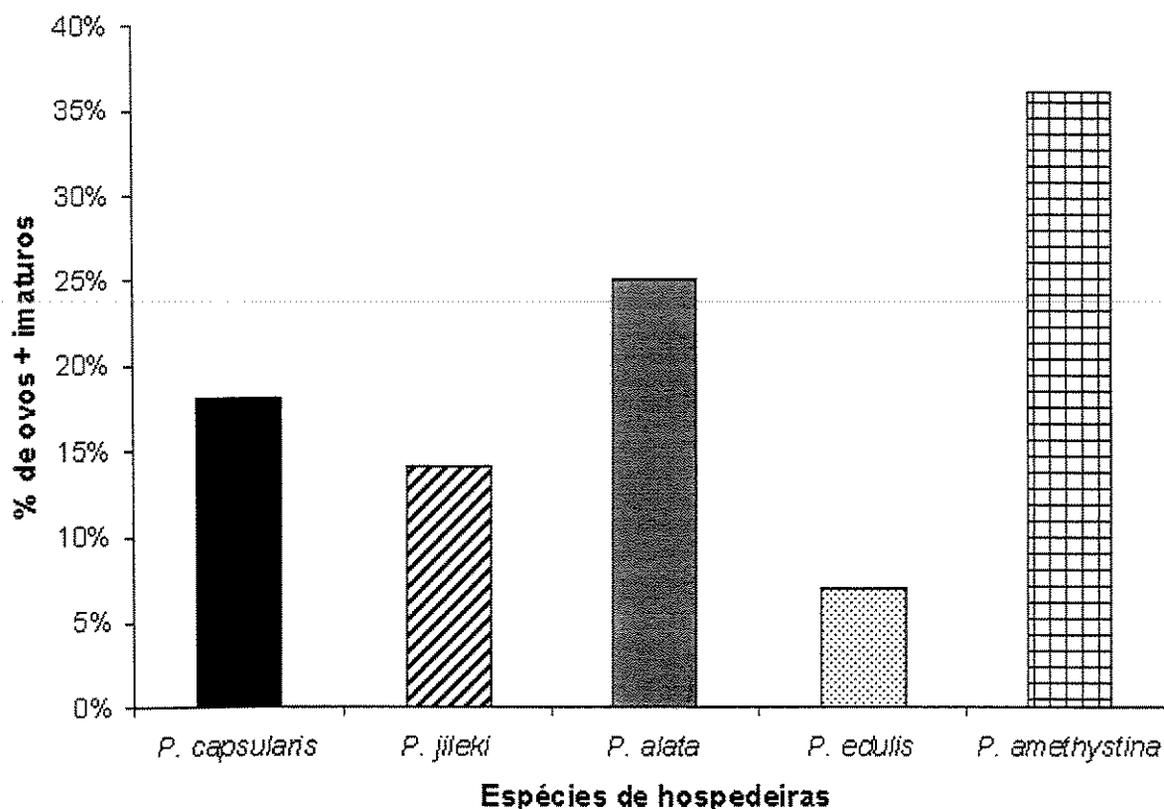


Figura 1.12. Percentagem de ovos e imaturos de *Scea auriflamma* encontrados sobre as diferentes espécies de passifloras da região do Horto Florestal durante o período de estudos.

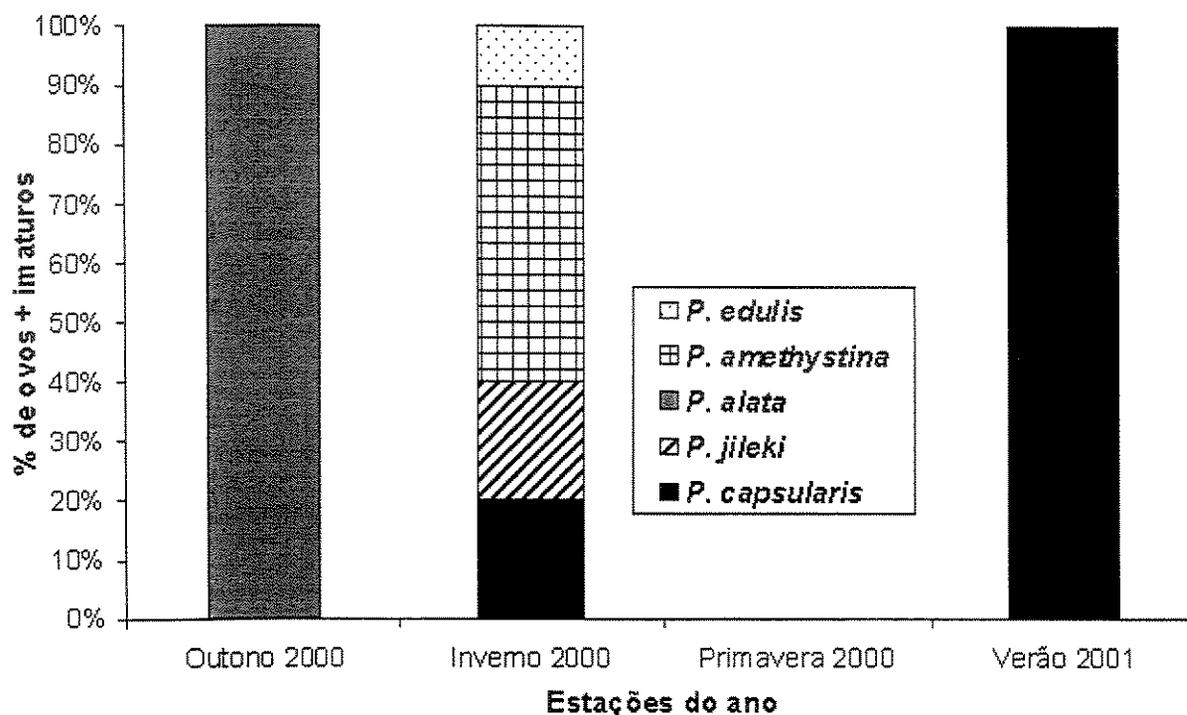


Figura 1.13. Uso de *Scea auriflamma* sobre 5 espécies de *Passiflora* ao longo das estações do ano.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Distribuição das passifloras

Durante o período de estudo, ocorreram variações no número de plantas hospedeiras em todas as espécies. Fatores como presença ou ausência de hospedeiras, disponibilidade de folhas (dependente de fatores como o desfolhamento), efeitos antrópicos causados pela intensa visitação das trilhas do parque, sazonalidade, temperatura e luminosidade, provavelmente afetaram o desenvolvimento destas plantas e o uso das mesmas. Muitas plantas perderam folhas, meristemas e ramos ao final do inverno voltando a crescer na primavera.

*Passiflora capsularis* ocorre em locais com o solo bem úmido, estando sempre próximas a cursos de água e charcos, associadas a ambientes de sombra e a presença de mata secundária. *Passiflora capsularis* possui o maior adensamento entre as hospedeiras do Horto e esta forma de distribuição facilita seu encontro.

Os pontos de ocorrência de *P. capsularis* e *P. amethystina* são muito semelhantes (ambiente de sol e sombra). *P. amethystina* se distancia mais dos cursos de água e dos charcos, em solo com menor umidade.

Em *Passiflora alata* os frutos maduros só se desprendem da planta quando apodrecem ou quando algumas partes se soltam devido a predação por besouros ou pássaros. Sendo frutos maiores, associados sempre ao nível da copa e de coloração mais forte (amarelo) do que os demais, sua forma parece contribuir para dispersão por pássaros. Provavelmente isto explique o seu aparecimento tanto em grupos como solitárias. Durante a época de frutificação podem ser observadas grandes quantidades de frutos secos e podres sobre o solo no entorno das plantas mães.

Nos locais mais “ensolarados” ocupados por *P. alata*, como na pedreira e na rocha, nenhum registro de oviposição de qualquer Heliconiini foi constatado. As plantas que receberam a maior carga de ovos se concentravam nas partes baixas, muito próximas umas das outras (aproximadamente 2 m) em uma encosta úmida, num ambiente sombreado e com pouca insolação (Figura 1.3).

O aparecimento de *P. edulis* no Horto Florestal provavelmente se deve ao plantio feito pelos funcionários do próprio local ou da estação da SABESP. Sua distribuição esparsa e irregular e a dispersão sofrem muita influência das pessoas que frequentam o Parque. Diferente do que ocorre com as demais espécies, os frutos de *P. edulis* se desprendem quando maduros e chegam ao chão quase totalmente intactos. Mas pelo fato das plantas desta espécie estarem em um local de passagem e na estação SABESP, provavelmente seus frutos eram recolhidos pelos funcionários. Sanhaços foram observados se alimentando de frutos de *P. edulis* tanto no Morro do Voturuá quanto em ambiente urbano (local dos testes em cativeiro).

A riqueza no entorno do alojamento da SABESP se deve a introdução de espécies de maracujá comum (*P. edulis*) e de maracujá doce (*P. alata*) por parte dos funcionários da estação. O aparecimento de *P. capsularis* neste ponto talvez seja explicado pela presença de poças de água formadas a partir de veios d’água provenientes do morro, que foram represadas pelos funcionários da SABESP para criar peixes. O acúmulo de água no solo promove o aumento local da umidade que somado aos efeitos de sol e sombra com as proximidades da mata de encosta, cria um microhabitat muito semelhante àquele encontrado no alto do Morro do Voturuá onde a concentração desta espécie é grande (Figura 1.3).

*Passiflora jileki*, provavelmente uma espécie que ocorre em restingas, deve possuir mecanismos fisiológicos de tolerância a dessecação, e possivelmente por esse motivo é a única espécie presente nas partes baixas e abertas da pedreira (o local possui um alto grau de insolação, o solo é arenoso e com muitas pedras). Além de ter seus frutos atacados por formigas, aves também parecem estar se alimentando deles. Sua forma de distribuição se assemelha à de *Passiflora alata*, pelas contribuições de diversos dispersores. Vivem de locais sombreados a ensolarados, onde aparecem em grupos e solitárias.

A tolerância de cada espécie pelos locais de sol e/ou sombra, condições do solo, proximidades aos cursos de água e as diferentes condições oferecidas pelas estações do ano, provavelmente têm influência nas distribuições das espécies na área de estudos. Com exceção do maracujá comum, que é sub-espontânea, parece haver duas tendências: uma para locais mais úmidos e sombreados, adotada por *P. capsularis* e *P. amethystina*, e outra para locais mais secos e ensolarados, utilizadas por *P. alata* e *P. jileki*. Dentro de cada tendência existe uma espécie de planta preferida por *H. erato*. Ao longo do ano as alterações climáticas (insolação, umidade local, fisiologia das hospedeiras) fazem com que as borboletas adotem estratégias de uso diferentes de acordo com o microclima presente (dominante).

---

#### **4.2. As relações com o gênero *Passiflora* no Horto Florestal:**

A generalização no uso de planta apresentada por *Scea auriflamma* ao longo das estações do ano pode ser vista como uma fuga de competição, o que pareceu mais evidente durante o inverno. Neste mesmo período, Heliconiini apresentaram uma queda no uso, possibilitando exclusividade ao dioptídeo sobre todas as plantas. Na primavera o dioptídeo cessa a oviposição, assim como fazem a maioria dos Heliconiini. A desfolha total de quase todas as plantas disponíveis é causada principalmente pela pressão da herbivoria no outono e pelo clima mais seco e frio do inverno. *S. auriflamma* usa *P. alata* durante o outono e este padrão coincide com o de *H. ethilla*. Nesta estação esta hospedeira está no auge da produtividade e com recursos largamente disponíveis, existindo apenas os limites impostos pela competição exercida por outros lepidópteros. O declínio da disponibilidade do recurso durante o inverno explica a queda do uso de *P. alata* tanto pela mariposa como por *H. ethilla*. Deveria se esperar

uma recuperação de ambos durante a primavera, mas apenas *H. ethilla* passa a ter uso exclusivo. A oviposição do dióptídeo sofre uma pausa na primavera ao passo que *H. ethilla*, espécie bivoltina para o Horto florestal, fica com o “caminho livre de competição” sobre o seu principal recurso larval, podendo retomar o crescimento populacional, compensando as condições negativas do inverno.

Por outro lado *Passiflora jileki* desempenha um papel alternativo durante os meses de primavera. Para *H. ethilla*, que tem um aumento na população nesta estação, ela funciona como fonte extra de recursos larvais, sendo que a grande carga de ovos está sobre *P. alata* (Figura 1.6). Para *H. erato*, que tem *P. capsularis* como sua principal espécie hospedeira, apresentando poucas folhas e meristemas na primavera, *P. jileki* torna-se um recurso alternativo emergencial (Figura 1.5). Nas 6 plantas presentes na pedreira nenhum ovo de *H. erato* foi encontrado, apenas *H. ethilla* utilizavam no verão. Em todas as plantas usadas por *H. erato* a oviposição ocorreu apenas naquelas protegidas dos efeitos diretos dos raios de sol (Figura 1.3).

O baixo número de *P. edulis* encontrados no campo (6 indivíduos) talvez explique a pouca utilização desta planta pelas duas principais espécies de Heliconiini residentes do Horto Florestal. A pequena oferta obriga as borboletas a utilizarem novas hospedeiras, talvez influenciadas pela imagem de procura facilitada pela maior disponibilidade de outras plantas e menor concorrência. Mas com a aproximação da primavera e estendendo-se até o verão, os poucos pés de maracujá comum apresentam diversos meristemas primários e folhagem farta, recurso raro até então para o início da estação, quando comparados aos de outras plantas. Provavelmente este seja um dos motivos da utilização desta espécie, visto que em meio urbano, junto aos locais de teste em cativeiro, às plantas responderam da mesma forma as elevações de temperatura assim como os *H. erato*. O uso desta planta só não se estendeu ao longo do verão e outono, devido a sua pouca disponibilidade e por *P. capsularis* (a mais usada) atingir o crescimento máximo e passar a dominar em número de indivíduos e meristemas.

Nenhuma concentração ou planta solitária de *P. amethystina*, recebeu ovos de *H. erato*, das partes baixas ao alto do Horto. Mesmo em diferentes estações, em plantas posicionadas na sombra ou em regiões de sol e sombra (ambientes preferidos para oviposição) isto não ocorreu. Provavelmente esta hospedeira não possui compostos químicos de atração para a borboleta. Testes em cativeiro, livres de

competidores e predadores, não apontaram sequer um comportamento envolvendo palpação com os tarsos ou ovipositor. Por outro lado, outros Heliconiini utilizaram esta planta, como *Eueides aliphera* no campo, *Dione juno* e *Agraulis vanillae* em jardins na cidade (local dos testes).

Com a chegada do inverno, *P. capsularis* encontra-se completamente desfolhada e sem meristemas primários, sendo ambos os estados causados principalmente pela herbivoria. Quase que a totalidade destas plantas apresenta folhas e ramos secos durante o inverno, o que parece estar ligado ao seu próprio ciclo fenológico. A união dos dois fatores (herbivoria e fenologia) coloca *P. capsularis* em uma posição de recuperação ao longo da primavera, justamente quando as populações de *H. erato*, *D. iulia* e *E. aliphera* encontram-se bem reduzidas, o que explica a pouca quantidade de ovos encontrados nesta hospedeira. Ao final da primavera as plantas já estão recuperadas e com uma grande quantidade de meristemas disponíveis. Com a entrada do verão, a população de *H. erato* se recupera atingindo seu pico máximo no outono. *Dryas iulia* se recupera mais lentamente, devido à ocupação dominante de *H. erato* sobre a hospedeira. Seu pico populacional ocorre somente no outono com mais atraso e de forma mais acentuada do que de *H. erato*; o número de ovos encontrados passa a ser maior para *D. iulia*. *Eueides aliphera* também aumenta seu percentual de uso no outono e apresenta uma queda abrupta no inverno.

De todos os Heliconiini que usam *P. capsularis* encontrados no Horto Florestal, *H. erato* parece manter sua população mais estável, quando comparado a *D. iulia* e *E. aliphera*. Sua capacidade de usar outras hospedeiras favorece a manutenção de sua população até mesmo nas estações mais adversas, o que não ocorre com os outros Heliconiini da região.

As diferenças na utilização entre os Heliconiini se devem a uma diversidade de fatores: Ao comportamento de postura que pode variar do mais ao menos exigente (ver Capítulo 2, secção 3.2.); Ao desempenho larval envolvendo a capacidade de tolerar diferentes espécies de hospedeiras e provavelmente diferentes compostos de defesa (ver Capítulo 2, secção 3.3.); A falta de recursos em relação a fenologia (Capítulo 1, ver secção 3.2.) também são muito importantes. As três bases dos diferentes fatores envolvem comportamento, fisiologia e fenologia, todas provavelmente contribuam para moldar as estratégias de vida dos Heliconiini no Horto Florestal (Figura 1.7).

### 4.3. A comunidade local de Heliconiini e *Passiflora*

A comunidade de Heliconiini pertencente à área do Horto Florestal, quando comparada a outras comunidades, como a da Floresta da Tijuca (Rio de Janeiro) com 14 espécies, Rincón na Península de Osa (Costa Rica) com 17 espécies e Arima Valley (Trinidad) com 15 espécies (Benson, 1978), apresenta uma composição muito pobre. Apenas 7 espécies (*H. erato*, *H. ethilla*, *H. numata*, *Philaethria wernickei*, *Dryas iulia*, *Agraulis vanillae*, *Eueides aliphera*) possuem registro de oviposição no local durante o período de estudos. Outros Heliconiini “visitantes” (sem registro de oviposição na região do Horto) foram vistos no local (*H. sara*, *E. isabella*, e *H. beskei*). Segundo a listagem feita por R. B. Francini e A. V. L. Freitas (Francini & Freitas 1999), *Dione juno juno* e *Dryadula phaetusa* também freqüentam o Parque. Comunicação pessoal de A. V. L. Freitas revela *E. isabella* também como uma residente do parque, se alimentando sobre *P. edulis*, o que não foi visto durante o período deste estudo.

O gênero *Heliconius* é tido como generalista em relação às espécies de *Passiflora*, mas geralmente este costuma se especializar localmente sobre as espécies disponíveis (Gilbert 1975). Um exemplo é a utilização de *Passiflora alata* por *H. erato phyllis* lado a lado com *H. ethilla narcaea* na região de Valinhos, SP (Brown 1979). *Passiflora alata* normalmente é rejeitada por *H. erato* em outros locais como em Barão Geraldo (Campinas, SP) e no estado do Rio Grande do Sul. Na Baixada Santista, em cativeiro, em épocas do ano quando as temperaturas são mais baixas, oviposições de *H. erato phyllis* sobre *P. alata* ocorreram diversas vezes, ao passo que no campo ocorreu raramente (ver Capítulo 2). Provavelmente a disponibilidade, a exclusividade no uso envolvendo competição e as alterações climáticas (modificando a química das hospedeiras) sejam os principais fatores nos padrões locais de oviposição.

Comparando a riqueza de espécies de Heliconiini entre as comunidades de Arima Valley, Rincón, Rio de Janeiro e do Morro do Voturuá, estas parecem estar sendo influenciadas principalmente pelo número de espécies de plantas hospedeiras disponíveis em cada região (Tabela 1.1), que parece limitar o número de espécies residentes. Apesar de apresentar uma menor quantidade de espécies residentes quando comparado a outras regiões, o Morro do Voturuá ainda possui um número de espécies visitantes equivalente a das outros três sítios.

**Tabela 1.1. Dados comparativos entre quatro localidades, envolvendo número de espécies de passifloras e número de espécies de Heliconiini.**

Localidade	Espécies de Heliconiini			Espécies de passifloras
	Residentes	Visitantes	Total	Residentes
Rincón*	15	2	17	12
Arima Valley*	14	0	14	8
Floresta da Tijuca**	9	3	12	11
Morro do Voturuá***	7	5	12	5

\*Clima equatorial e \*\* Clima tropical (Benson 1978); \*\*\*Clima subtropical.

Os dados do Morro do Voturuá confirmam a hipótese de Benson (1978), sobre ao grau de especialização das borboletas em relação ao uso de hospedeiras, que tende a aumentar à medida que se aproxima do equador. Neste sítio localizado em uma região subtropical e com baixo número de plantas disponíveis, os Heliconiini residentes são relativamente mais generalistas do que os de regiões tropicais e equatoriais, com duas exceções: *P. wernickei* e *H. numata* (Tabela 1.2). Provavelmente a reduzida riqueza de passifloras no local e o baixo número de ovos encontrados, são fatores que estejam alterando o padrão da diversificação do uso de diferentes espécies de hospedeiras em direção ao subtropical (Tabela 1.2).

Se compararmos as percentuais de uso relativo do gênero *Philaethria* entre os quatro sítios, nota-se um aumento da percentagem de uso sobre as espécies de *Passiflora* disponíveis à medida que se aproxima do sub trópico (*P. dido* no Rincón = 16,7%, latitude: 8° 42' N; *P. dido* no Arima Valley = 25%, latitude: 10° 41' N; *P. wernickei* da Tijuca = 27,3%, latitude: 22° 57' S), com exceção de *P. wernickei* do Morro do Voturuá (latitude: 23° 57' S) que usa apenas 20% das espécies do campo. O mesmo acontece com *H. numata* do Morro do Voturuá, que usam apenas 20% das espécies de hospedeiras disponíveis, ao passo que *Heliconius numata* pertencentes às comunidades da Floresta da Tijuca usam 36,36% das espécies (Tabela 1.2).

A generalização ocorrida neste sítio se deve a alguns fatores:

1. Oscilações de temperatura – As reduções da temperatura a níveis não letais para borboletas adultas, não chegam a ser extremas como ocorre com as populações do Rio Grande do Sul, levando os adultos a morte. Entretanto são suficientes para promover alterações nos padrões e disponibilidade de recursos para adultos e larvas, ao longo das estações.

2. Disponibilidade de flores durante os períodos mais frios e secos - Apesar da redução destes recursos para os adultos nestes períodos, ainda sim isso permite a permanência de indivíduos adultos mesmo nestas estações e a manutenção de visitantes em períodos mais favoráveis.

3. Oscilações na disponibilidade de folhas das hospedeiras de acordo com a estação - Estas modificações ao longo dos períodos sazonais se devem às altas taxas de herbivoria sobre uma planta preferencial em uma determinada estação de pico, aliado a alterações climáticas que favorecem ou prejudicam o desenvolvimento desta ou de outra planta; ex.: *P. capsularis*, muito usada no outono e pouco disponível ao final do inverno.

Além dos fatores que promovem a generalização, a comunidade de borboletas Heliconiini do Morro do Voturuá parece ter desenvolvido algumas estratégias na questão do uso:

1- Mudança de hospedeira com a estação do ano.

2- Mudança de hospedeira de acordo com a disponibilidade.

3- Coexistência de duas ou mais espécies de Heliconiini sobre a mesma hospedeira na mesma estação, devido ao uso de porções diferenciadas da planta, por exemplo: *P. jileki*, usada por *H. erato* (porção meristemática), *H. ethilla* (porções tenras abaixo dos meristemas) e *P. wernickei* (folhas velhas).

Estas alterações climáticas que geram modificações na composição das comunidades de Heliconiini e Passifloraceae à medida que se afasta do Equador, dão origem a novas estratégias de sobrevivência, principalmente nas espécies mais plásticas como *H. erato phyllis*. Espera-se que para os sítios localizados no Rio Grande do Sul ocorra um declínio da riqueza de espécies de passifloras e conseqüentemente um maior aproveitamento sobre as poucas espécies de hospedeiras por parte da comunidade de Heliconiini destes locais. Entretanto há custos por utilizar plantas hospedeiras alternativas como alterações no porte dos indivíduos, demonstrados por Rodrigues & Moreira (2002), e provavelmente custos fisiológicos que ainda estão para serem testados.

**Tabela 1.2. Dados comparativos, envolvendo uso relativo (número de espécies de plantas usadas sobre o número total de espécies disponíveis e seus percentuais) de sete espécies de Heliconiini em 4 sítios com climas diferenciados.**

Sítios	<i>H. erato</i>	<i>H. ethilla</i>	<i>D. iulia</i>	<i>E. aliphera</i>	<i>H. numata</i>	<i>P. wernickei</i>	<i>A. vanillae</i>
<b>R.*</b>	2/12 <b>16,67%</b>	<b>ausente</b>	1/12 <b>8,33%</b>	3/12 <b>25%</b>	<b>ausente</b>	<b>ausente</b>	2/12 <b>16,67%</b>
<b>A. V.*</b>	2/8 <b>25%</b>	1/8 <b>12,5%</b>	1/8 <b>12,5%</b>	2/8 <b>25%</b>	<b>ausente</b>	<b>ausente</b>	2/8 <b>25%</b>
<b>F.T.*</b>	6/11 <b>54,6%</b>	6/11 <b>54,6%</b>	4/11 <b>36,36%</b>	3/11 <b>27,27%</b>	4/11 <b>36,36%</b>	3/11 <b>27,27%</b>	6/11 <b>54,6%</b>
<b>M. V.</b>	4/5 <b>80%</b>	4/5 <b>80%</b>	3/5 <b>60%</b>	2/5 <b>40%</b>	1/5 <b>20%</b>	1/5 <b>20%</b>	3/5 <b>60%</b>

R. = Rincón (Clima equatorial), A.V. = Arima Valley (Clima equatorial) e F.T = Floresta da Tijuca (Clima tropical), \* dados extraídos de Benson (1978) ; M.V. = Morro do Voturuá (Clima subtropical). Os valores de cada célula correspondem ao uso relativo (número de plantas usadas / número total de plantas locais) sob forma de frações e seu percentual de uso.

## CAPÍTULO 2

### USO, PREFERÊNCIA E DESEMPENHO

#### 1. INTRODUÇÃO

A utilização de plantas no campo pressupõe que a fêmea “não tem poder total de escolha” sobre as hospedeiras mais convenientes para as suas larvas. Isto significa que outras questões estão envolvidas neste processo e por isso não se pode afirmar que a planta usada é sua preferida. Fatores como competição por recursos alimentares, presença de predadores, fenologia das hospedeiras, proporção das plantas no campo, efeitos antrópicos, sazonalidade e outros, podem alterar aquilo que chamamos de preferência. As influências destes fatores obrigariam as fêmeas a ovipositarem em plantas alternativas ou até mesmo em plantas não convenientes (tóxicas) desviando o seu comportamento “normal” pela falta de possibilidades de escolha. Portanto o uso de plantas hospedeiras descreve os padrões de ataque dos insetos da mesma espécie, em diferentes plantas hospedeiras no campo (Singer 1986). Este padrão de utilização de hospedeiras é estimado pela proporção de ovos distribuídos em diferentes plantas dentro da mesma população de borboletas.

A preferência normalmente é confundida com o uso, mas esta é medida como uma probabilidade relativa de aceitar plantas que são encontradas, em relação a outras da mesma ou de diferentes espécies ou ainda em relação as diferentes partes do vegetal (Singer 1986). Esta probabilidade de oviposição varia de acordo com o estado de motivação do inseto além do fenótipo da planta, revelando desvios do comportamento randômico na essência (Singer 1986). Se as probabilidades forem iguais, os insetos não demonstram nenhuma preferência, mas no campo não é possível controlar a distribuição, suas posições, os competidores, predadores, o número de hospedeiras e nem as qualidades físicas e químicas das plantas. Às vezes a planta aparentemente preferida no campo podem estar recebendo ovos simplesmente por um motivo “emergencial”, onde a fêmea parte para um tudo ou nada na obtenção de uma prole. Portanto somente em ambientes controlados é possível estimar este fator.

O desempenho dos indivíduos envolve percentuais de sobrevivência larval (dentro de uma mesma espécie de hospedeira ou entre diferentes espécies), ritmos de crescimento larval, diferenças na eficiência de digestão da larva, conversão de biomassa para larva (Singer 1986), percentagem de emergência, e até mesmo fecundidade e fertilidade do adulto (Zucoloto 1988). Estes fatores envolvendo principalmente o desempenho larval e a preferência são muito usados e a presença ou a ausência de correlação entre eles pode revelar importantes características das relações evolutivas entre inseto e planta (Nylin *et al.* 1996). Correlações positivas sugerem que as características internas da planta atuam de forma a modelar a hierarquia preferencial das fêmeas (Nylin *et al.* 1996) e não são apenas determinadas pelos compostos do metabolismo secundário, mas também pelos conteúdos de nutrientes (nitrogênio) (Barros & Zucoloto 1998). Por outro lado a falta de correlação entre desempenho larval e preferência, pode refletir um balanço negativo entre a quantidade e a qualidade das hospedeiras, assim como a predação e o parasitismo também podem desviar a preferência do desempenho, necessitando de maiores investigações.

A presença ou ausência de correlação entre preferência da fêmea por uma planta e o desempenho larval sobre esta, revela importantes características da relação e evolução entre insetos e plantas. Os estudos procuram sempre uma correlação entre a planta mais utilizada e o melhor desempenho larval, mas a ação de parasitas no campo pode desviar qualquer preferência. Questões como sobrevivência larval, duração do desenvolvimento, massa final, e balanço entre quantidade e qualidade da prole também devem ser considerados (Janz *et al.* 1994). No entanto, os aspectos do desempenho larval analisados neste estudo envolvem apenas crescimento, massa e sobrevivência.

Geralmente os estudos envolvendo populações de borboletas e plantas hospedeiras não abordam ao mesmo tempo as questões de desempenho larval, do uso no campo e da preferência ao longo do ano. Este estudo experimental tenta demonstrar como se comportam estas três questões ao longo dos períodos sazonais e quanto isto influencia na população destas borboletas.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Espécies estudadas

Nos experimentos em cativeiro, em insetário ou em laboratório, e nas observações de campo, foram utilizados como objetos de estudo uma população da borboleta *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae) (ovos, adultos e imaturos) e cinco espécies do gênero *Passiflora*, *Passiflora edulis* Sims, *P. capsularis* L., *P. jileki* Wawra, *P. alata* Dryand e *Passiflora amethystina* Mikan.

### 2.2. Uso

#### 2.2.1. Área de estudos

A área de estudo abrange os mesmos pontos e trilhas do Horto Florestal onde foram realizados os estudos com a comunidade de Heliconiini. Sua descrição detalhada se encontra no Capítulo 1.

#### 2.2.2. Acompanhamento das populações no campo

As plantas foram inspecionadas periodicamente (uma ou duas vezes por semana) para o registro do número de larvas e de oviposições. Quando presentes, os ovos eram retirados cuidadosamente e transportados em pequenos frascos plásticos forrados com papel umedecido. As larvas provenientes destes ovos foram criadas em cativeiro sobre uma das 4 espécies de hospedeiras (*P. alata*, *P. edulis*, *P. jileki* e *P. capsularis*), mas sempre alimentadas com a mesma espécie sobre a qual foram encontradas no campo.

A retirada dos ovos teve como objetivo evitar que as fêmeas deixassem de utilizar a planta, já que fêmeas de *Heliconius erato* costumam evitar plantas que já tenham ovos (Benson 1978; Turner 1981). Todas as larvas também foram retiradas, identificadas e transportadas (em frascos plásticos) para o laboratório, onde foram criadas até a fase adulta antes de serem liberadas novamente no campo. A retirada das larvas do campo teve como objetivo não deixar que as plantas hospedeiras se tornassem carregadas, assim evitando, alta competição, escassez de recursos e até canibalismo por desfolhamento da planta.

## 2.3. Preferência

### 2.3.1. Coleta dos indivíduos no campo

As coletas das borboletas adultas foram realizadas ao longo das estradas e trilhas de acesso do sítio, com a utilização de redes entomológicas.

Todas as fêmeas capturadas receberam marcas (numeração na superfície ventral da asa anterior, sobre a mancha central vermelha) com uma caneta de retro projetor e tiveram suas asas anteriores medidas antes de serem utilizadas nos testes em cativeiro. Para estas borboletas de vida relativamente longa a marcação é muito importante. Após serem usadas nos testes e liberadas no campo, correm o risco de serem recapturadas e repetirem os testes.

Quatro espécies de plantas residentes da família das Passifloraceae foram utilizadas como hospedeiras da larva de *H. erato phyllis*, *Passiflora edulis* Sims, *P. alata* Dryand, *P. jileki* Wawra e *P. capsularis* L. registradas anteriormente como hospedeiras por Ramos & Freitas (1999) na região do Morro do Voturuá. Uma quinta espécie de passiflora foi encontrada no local, mas nenhum registro de oviposição foi constatado no campo durante o período de estudos. Testes prévios em cativeiro utilizando esta hospedeira foram realizados, mas nenhum registro de oviposição ocorreu. Aparentemente por não apresentarem nenhum tipo de estímulo às fêmeas, estas plantas foram excluídas dos testes de desempenho e preferência realizados em conjunto com as outras espécies.

As mudas de plantas hospedeiras das diferentes espécies foram obtidas por remoção de ramos com o auxílio de uma tesoura de poda. Imediatamente após o corte os ramos foram acondicionados em sacos plásticos (contendo uma solução de água + enraizador) e posteriormente levados para os canteiros, onde ocorriam os cultivos.

### 2.3.2. Manutenção das borboletas adultas

Duas casas de vegetação (viveiros) serviram de abrigo para borboletas. Uma delas serviu exclusivamente como local dos testes de oviposição com as quatro espécies de plantas hospedeiras, incluindo algumas flores fontes de néctar para os adultos. Apenas uma fêmea grávida por vez foi libertada neste viveiro em cada teste.

O viveiro de aclimação tem medidas de 1,70m de altura x 2,80m de largura x 4m de comprimento e sua estrutura é constituída de barras de alumínio (em Figura de “U”).

O viveiro de testes possui armação constituída de tubos de PVC com  $\frac{3}{4}$  de polegadas com medidas de 1,8 de altura x 2,10m de largura x 2,85m de comprimento. Este tipo de estrutura é de fácil deslocamento (leve) e pode ser desmontada mais facilmente (encaixe e desencaixe) do que viveiros de madeira ou alumínio, além de não serem necessários cuidados especiais em relação a cupins, formigas e fungos, organismos que atacaram freqüentemente a estrutura do insetário construído por Crane & Fleming (1960).

As duas estruturas receberam revestimento de tela tipo “sombrit” com capacidade de 18% de sombreamento. Não foram necessários telas com maiores poderes de sombreamento, pois o local apresenta diversas áreas de sol e sombra, provenientes de árvores e arbustos locais, que incidem sobre o viveiro.

Os recursos alimentares nos insetários, oferecidos aos adultos, foram obtidos utilizando mudas com as espécies de flores encontradas no campo. Observações feitas por Ramos e Freitas em 1995 no Morro do Voturuá e Vale no Rio Quilombo registraram visitas de indivíduos adultos a flores de *Lantana camara* L. (Verbenaceae), *Rubus rosaefolius* Smith (Rosaceae), *Asclepias curassavica* L. (Asclepiadaceae), *Epidendrum fulgens* Brongn. (Orchidaceae), *Gurania* sp. (Cucurbitaceae), *Impatiens walleriana* Hook f. (Balsaminaceae), *Mikania lundiana* D.C. (Asteraceae), *Emilia sonchifolia* D.C. (Asteraceae), *Trixis antimenorrhoea* Mart. ex. Baker (Asteraceae), *Eupatorium laevigatum* D.C. (Asteraceae) , *Bidens pilosa* L. (Asteraceae), *Tithonia speciosa* Hook ex Gris (Asteraceae), *Zinnia elegans* C.V. (Asteraceae) e *Stachytarpheta polyura* (L.) (Verbenaceae). Mudas dessas espécies foram obtidas do ambiente natural e cultivadas em vasos.

O viveiro de aclimação recebeu flores como recursos alimentares para adultos e plantas não hospedeiras para simular o hábitat. Galhos secos foram acrescentados para servirem como dormitórios, pois estas borboletas costumam se agrupar em poleiros comunais antes do anoitecer (Crane 1955; Crane & Fleming 1960; Turner 1971; Benson 1972). Este viveiro de aclimação teve como principal função manter as borboletas abrigadas até que se iniciassem os testes de oviposição. Foi neste insetário

que ocorreram as cópulas, isso para garantir que fêmeas não fecundadas trazidas do campo, pudessem ser utilizadas no teste de preferência.

### **2.3.3. Cultivo das passifloras**

Mudas de passifloras com raiz foram plantadas em sacos plásticos contendo terra devidamente adubada. Guias de madeira (sarrafo 1cm largura e 1,5m de comprimento) e barbantes foram usados nos vasos para tutorarem o crescimento das mudas. De acordo com as necessidades as passifloras receberam água e poda ao longo do período de teste.

As mudas de algumas espécies foram obtidas através do método de estacas (ramos), retiradas da planta mãe e prontamente imersas em solução contendo enraizador (Max Vigor®), com **Fe** 4% e **Zn** 4%. Após 6 horas com a extremidade inferior mergulhada na solução, as estacas foram transferidas para sacos plásticos contendo terra adubada e húmus de minhoca, muito bem umedecidos. As estacas foram regadas com a solução durante três dias e do quarto dia em diante com água até a aparição dos brotos. Este processo antecedeu em 11 meses o início dos testes de preferência, com a finalidade de excluir qualquer influência dos hormônios durante os testes.

Espécies com caules muito finos (com baixa viabilidade para o método de estaca) foram obtidas a partir de sementes coletadas no campo. As sementes foram extraídas do fruto maduro e espalhadas sobre uma superfície contendo papel absorvente. Após perderem a umidade externa, as sementes foram inseridas em pequenos vasilhinhos contendo húmus de minhoca bem umedecido até a germinação. Após o enraizamento as plântulas foram transferidas para os sacos de cultivo contendo terra local e adubo orgânico.

### **2.3.4. Controle da área foliar disponível**

Durante as duas primeiras fases experimentais com fêmeas, as plantas hospedeiras sofreram poda em sua folhagem. Isto foi feito para que as áreas foliares disponíveis se tornassem aproximadamente iguais, eliminando deste modo a possibilidade de desvios na escolha da fêmea por plantas com “maior ou menor disponibilidade de recursos” para as larvas (Cates 1981).

As áreas foliares de cada planta foram estimadas utilizando-se moldes de papel quadriculado (com escala de 0,5 cm) sobrepostos as folhas. Esta sobreposição permitiu uma estimativa aproximada da superfície foliar disponível para cada planta, através de seus contornos impressos a lápis sobre o papel. O excesso de área foliar disponível foi removido de forma que nenhuma folha permanecesse injuriada nos testes (foram retiradas totalmente ou deixadas intactas). Não ocorreram recortes nas folhas.

### **2.3.5. Cuidado com os meristemas**

Em *Heliconiini*, a preferência das fêmeas por meristemas é muito conhecida. Fêmeas de muitas espécies de *Heliconius* procuram meristemas para oviposição. À disponibilidade de folhas e gavinhas tenras, tecidos convenientes correspondentes à alimentação larval (Rodrigues e Moreira 1999), e o fato de ser uma região da planta pouco freqüentada por formigas (predadoras de ovos e larvas; Benson *et al.* 1976, Benson 1978, Turner 1981) estimulam a oviposição e oferece mais condições para o crescimento das larvas.

Durante o teste, para manter as formigas definitivamente afastadas dos meristemas e da planta, foram aplicadas ao redor dos vasos, camadas de vaselina neutra para impedir a subida de formigas e outros possíveis predadores. Este método de barreira demonstrou eficácia, mas as inspeções e reposição das camadas de vaselina tiveram que ser constantes. Com o passar do tempo a camada de vaselina resseca e endurece, permitindo a passagem das formigas sobre esta, sendo necessário uma reposição regular das camadas.

Plantas com mais de dois meristemas tiveram os excedentes cortados. Cada planta utilizada no teste apresentou o mesmo número disponível para oviposição da fêmea. Diferenças no número de meristemas podem causar desvios na preferência de uma planta para oviposição.

### **2.3.6. Seleção de fêmeas**

As fêmeas foram selecionadas para os testes de acordo com sua idade aparente. Para a determinação das classes de idade de *Heliconius erato phyllis*, foi utilizada a mesma metodologia adotada por Ramos e Freitas (1999) estimando-se o padrão do desgaste das asas (brilho, fissuras, falta de escamas). As borboletas foram reorganizadas em 3 classes (Freitas 1993; Ramos & Freitas 1999): Classe 1 - novos –

inclui recém emergidos e novos; Classe 2 - intermediários – inclui intermediários e mais ou menos velhos; Classe 3 - velhos – inclui muito velhos e esfarrapados.

Fêmeas muito novas ou muito velhas foram descartadas sendo apenas usadas as de idade intermediária (2).

### **2.3.7. Experimentos com *Passiflora amethystina***

Somente *P. amethystina* não foi incluída nos testes de preferência com plantas sortidas, por não apresentar uso no campo e nem no cativeiro em testes prévios.

Em todas as buscas no campo, nenhuma larva ou ovo de *Heliconius erato* foram encontrados em *P. amethystina*. Apenas ovos e larvas de *Eueides aliphera* (13 ao todo) e de *Scea auriflamma* (Geyer, 1827) (Notodontidae, Dioprinae), foram encontradas no campo sobre esta Passifloraceae.

Os experimentos em cativeiro confirmaram a não aceitação de *P. amethystina* como hospedeira durante os testes na casa de vegetação número 1. Em oito plantas de *P. amethystina*, duas em cada canto do viveiro, possuindo 2 meristemas cada, não houve registros de oviposição. Ao todo utilizei 9 fêmeas, uma de cada vez, mas nenhuma depositou ovos nas hospedeiras hipotéticas. Os testes se desenvolveram em nov/dez de 1999 (6 fêmeas) e entre janeiro e julho de 2000 (3 fêmeas). Posteriormente uma nova tentativa foi feita com 10 plantas de *P. amethystina*, cada uma com muitos meristemas e distribuídas aleatoriamente dentro do viveiro de aclimação. Quatro das 6 fêmeas que passaram pelos testes de preferência no verão de 2000/2001 foram usadas neste teste. À medida que uma fêmea passava pelos testes de preferência no viveiro de testes, elas iam sendo alojadas no de aclimação de forma que ao final do verão em 2001 as quatro dividiam o mesmo recinto. Mesmo desta forma nenhuma oviposição ocorreu em *P. amethystina* no cativeiro.

### **3.3.8. Testes de oviposição**

Individualmente, cada fêmea foi testada no viveiro de testes por um período mínimo de quatro dias.

Antes do início dos testes e após a transferência do viveiro de aclimação, cada fêmea recebeu um dia extra para que sentisse os limites e a presença das plantas nos quatro cantos do “novo ambiente” (sugestão de K. S. Brown).

O insetário de testes, de forma retangular, possui quatro grupos de plantas hospedeiras, constituídos de quatro espécies de *Passifloras* (*Passiflora edulis*, *P. capsularis*, *P. jileki* e *P. alata*) cada um. Cada planta do conjunto possui 1 ramo de uma das espécies de passiflora, com dois meristemas apicais cada ramo. Os quatro exemplares de cada uma das 4 espécies ficaram disponíveis, totalizando 16 indivíduos e 32 meristemas. O número elevado de meristemas disponíveis teve como finalidade manter os níveis de oviposição das fêmeas. As plantas se dispõem em grupos com posições internas fixas que não se repetem em outros grupos (Figura 2.1).

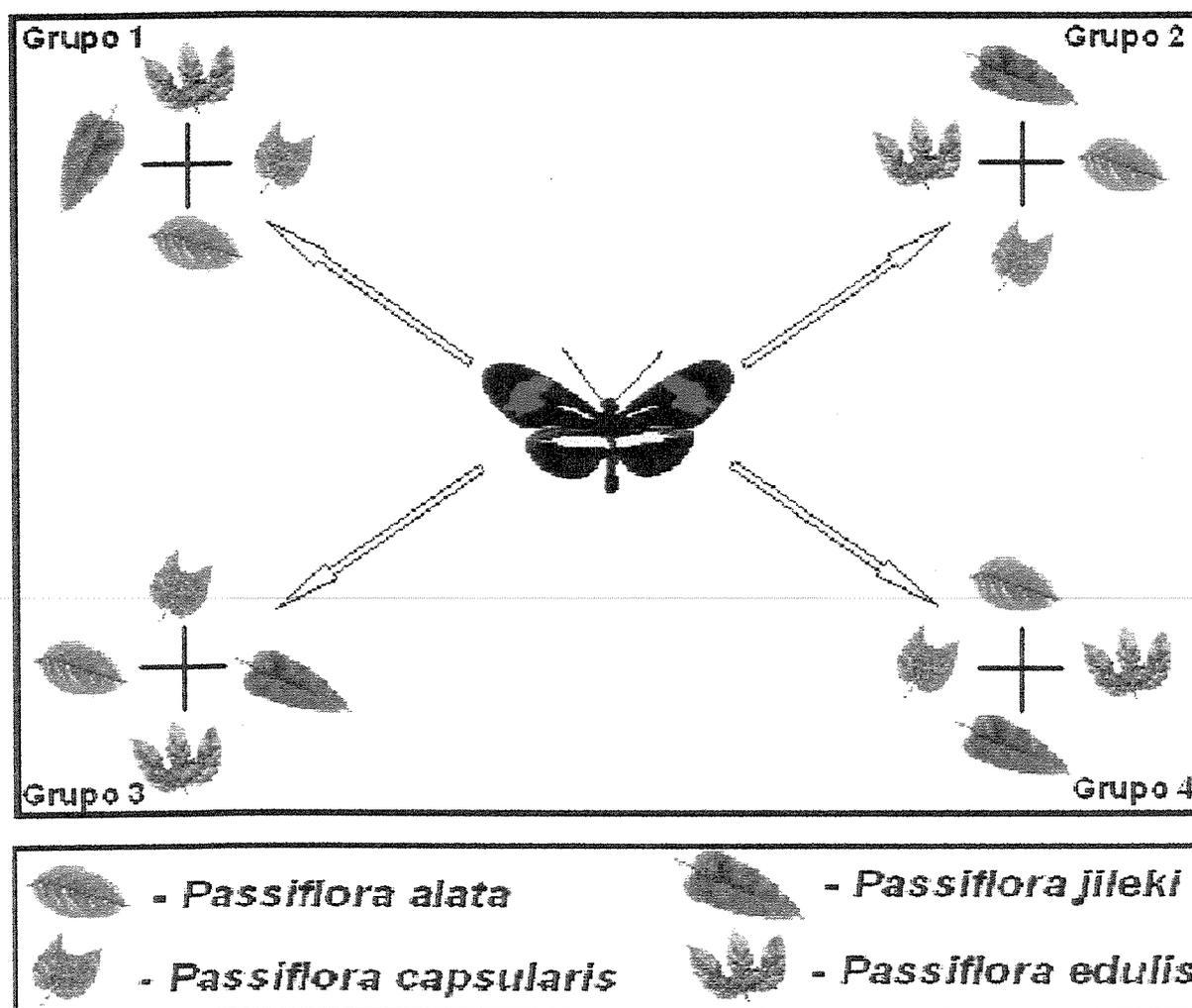


Figura 2.1.: Disposição dos grupos de plantas hospedeiras pelos 4 cantos do viveiro de oviposição (insetário de testes) e o posicionamento relativo das espécies de cada grupo variando entre os cantos.

Os grupos foram dispostos um em cada canto do retângulo de testes no primeiro dia. Do segundo dia em diante, os quatro grupos sofreram uma alteração de posicionamento (mudança de canto). Dentro de seus grupos as quatro espécies

permanecem na mesma posição entre si, mas os grupos sofreram alternâncias constantes entre os cantos com sol e sombra ao longo dos quatro dias. Desta forma as fêmeas tiveram quatro dias para cobrir todos os cantos do viveiro de testes.

A rotação dos grupos de plantas e suas diferentes distribuições dentro de cada um tiveram como objetivo evitar que a borboleta aprendesse a posição relativa de uma espécie qualquer através dos cantos do retângulo de testes. Este efeito, chamado “efeito posição”, foi sugerido por Singer (1986) e envolve a preferência da borboleta por uma determinada região ou canto do insetário, causando desvios na aceitação ou rejeição por uma planta hospedeira em detrimento da posição que esta se encontra. Além disso, *Heliconius erato phyllis* tem grande capacidade de memorização e comportamento de *home range* e podem usar freqüentemente as mesmas plantas (Brown 1992).

Quando chuvas ou ventanias ocorreram durante os testes, nenhum resultado foi considerado nestes dias. Os testes eram repetidos por mais um dia (dia extra) toda vez que se davam estas alterações climáticas. Normalmente nestas situações a borboleta não depositava nenhum ovo.

Durante as quatro etapas, os ovos que as plantas receberam foram removidos com pincel umedecido ao final do dia. A remoção ao final do teste diário, permite a planta ter a mesma chance de outras, podendo ser escolhida novamente e receber um novo ovo no dia seguinte. Este procedimento tentou eliminar a possibilidade das fêmeas deixarem de utilizar a planta, já que *Heliconius erato* evita plantas que já contenham ovos (Benson 1978; Turner 1981), embora muitas plantas tenham recebido mais de uma oviposição na região meristemática no mesmo dia. Todas as plantas hospedeiras escolhidas pela fêmea durante o processo de oviposição, foram registradas e ordenadas de acordo com a preferência.

Ao final do quarto dia, a borboleta foi substituída por outra e em seguida transferida para o viveiro de aclimatação ou liberada em seu ambiente natural.

A preferência foi analisada de duas diferentes maneiras: número absoluto de ovos depositados por planta e número de plantas de cada espécie escolhidas pela fêmea (independente do número de ovos que ela recebeu). Uma planta foi considerada escolhida quando recebeu pelo menos um ovo.

Os números da oviposição (preferência) entre as estações foram comparados e analisados utilizando-se teste de “G”.

## 2.4. Desempenho

### 2.4.1. Experimento com as larvas e biometria dos adultos

Neste estudo foram analisados apenas os aspectos relacionados ao crescimento, massa e sobrevivência. Os ovos foram obtidos no campo. Após a eclosão as larvas foram transferidas para copos de plástico transparente de 400mL, contendo um ramo com uma das quatro espécies de Passifloraceae (Figura 2.2) sobre o qual foram alimentadas até se tornarem pupas. A rápida transferência assim como a colocação das larvas em ramos separados se devem aos hábitos canibais desta espécie e pela agressividade entre larvas que ocupam a mesma folha (Alexander 1961; Brower 1997). Os ramos contendo a região meristemática apical foram obtidos a partir da planta mãe logo após a eclosão das larvas.

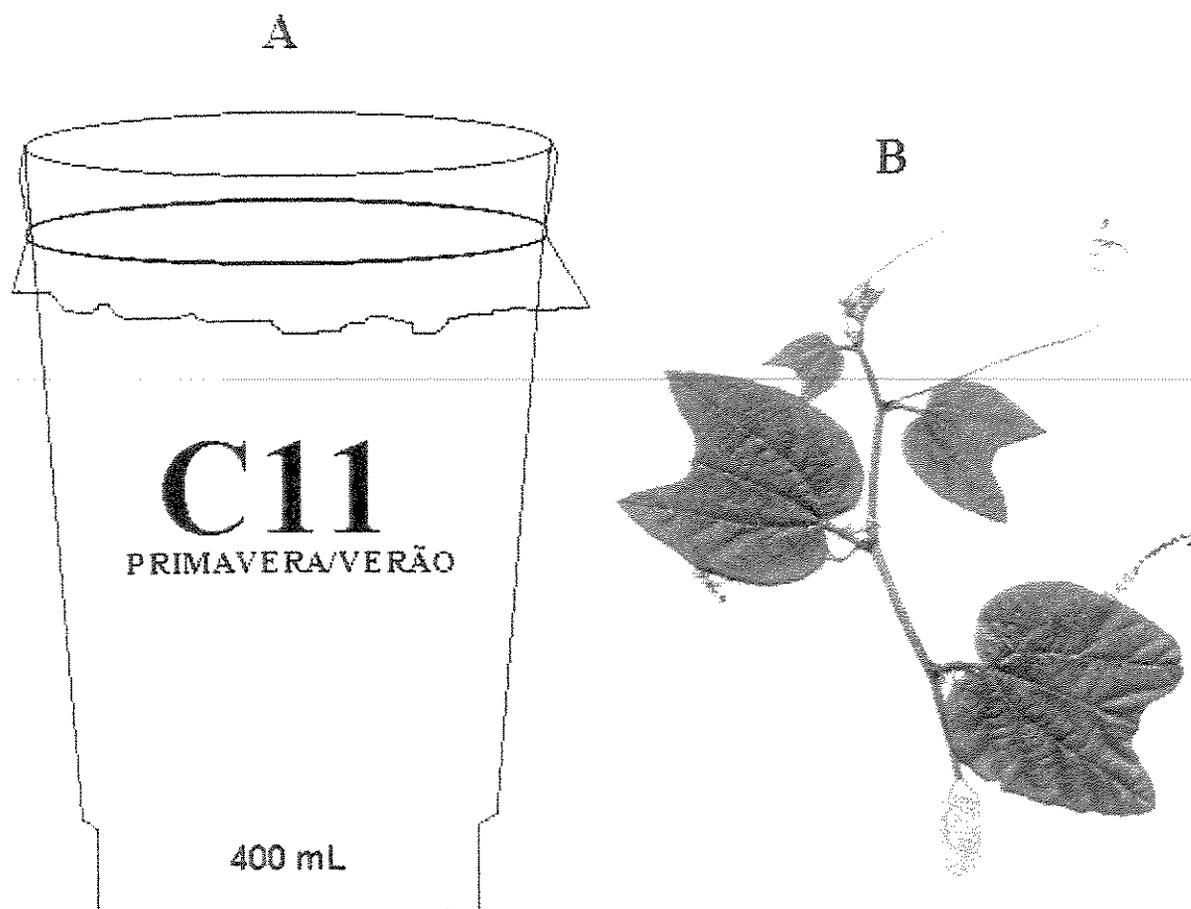


Figura 2.2. A - Copo de plástico transparente com a boca coberta por retalho de tela de nylon preso com elástico. Traz a inicial da espécie de *Passiflora* (C), o número da amostra (11) e o lote (primavera/verão). B – ramo seccionado de *P. capsularis*, com a região do corte protegida por algodão umedecido.

Como normalmente ocorre em condições naturais, cada larva foi alimentada apenas uma vez com as folhas tenras da região do meristema primário. Tecidos meristemáticos (tenros) são preferidos por todos os estádios larvais e esta preferência está correlacionada a sobrevivência larval e performance. Estes tecidos são mais convenientes para o desenvolvimento larval nos primeiros estádios (Rodrigues e Moreira, 1999), mas à medida que as larvas cresciam, folhas maiores foram oferecidas.

Cada ramo recém seccionado recebeu um algodão na região do corte e foi periodicamente umedecido com água para manter as folhas e gavinhas túrgidas. Os copos foram cobertos por telas de náilon para evitar a fuga das larvas assim como a entrada de predadores. Ao mesmo tempo em que a porosidade do material permite a entrada de oxigênio e luz, ela permite a saída do excesso de umidade e evita uma elevação da temperatura interna. A elevação da umidade local e da temperatura podem contribuir para a ativação de uma virose latente, causada pelo baculovírus, que mata as larvas em poucos dias (ver detalhes em Andrade & Habib 1984).

Para os testes de desempenho foi utilizada uma pequena câmara de criação (montada com isopor e um termômetro acoplado) para abrigar os copos contendo meristemas + larvas. A câmara ficou protegida da luz direta do sol e do vento, no interior de uma sala com ar condicionado. Estes procedimentos tiveram a finalidade de diminuir as oscilações de temperatura ao longo do ano. As leituras de temperatura durante o experimento foram registradas e uma análise de variância foi aplicada entre os valores diários obtidos em dois períodos do ano, um quente (primavera/verão) e outro frio (outono/inverno).

A mortalidade e o desenvolvimento durante os estádios larvais (massa X tempo) foram monitorados até o empupamento. Todas as larvas e pupas foram pesadas em uma balança analítica em intervalos de tempo que variaram de acordo com o ritmo de desenvolvimento.

Após emergirem da pupa, os adultos foram medidos (comprimento das asas anteriores), avaliados em relação à má formações ou mortalidade no processo de emersão.

O desempenho foi testado em cinco categorias: 1- duração do estágio larval, 2- duração do estágio de pupa, 3- duração até a emergência, 4- massa das pupas 5- comprimento das asas anteriores. A análise dentro de cada categoria foi feita utilizando-se "TWO WAY ANOVA" (Statsoft 1995) que testa o efeito de dois fatores

(tempo e espécie de hospedeira). Os dados foram transformados utilizando-se raiz quadrada.

Uma análise de variância foi aplicada entre as leituras de temperatura em cativeiro (câmara de criação), durante os períodos quentes e frios do ano.

A correlação entre comprimento das asas anteriores e o peso da pupa foi testada para os dois sexos, usando-se o teste de correlação de Pearson.

#### **2.4.2. Morfometria das cápsulas cefálicas**

As cápsulas cefálicas de todos os estádios foram guardadas e posteriormente medidas com auxílio de uma lupa com graduação. As cápsulas foram agrupadas por categorias, de acordo com a planta hospedeira consumida e seguindo os estádios larvais. Os tamanhos das cápsulas foram usados como indicativo do crescimento larval dentro de cada estágio. As comparações foram feitas entre as larvas criadas em diferentes plantas, mas sempre pertencendo ao mesmo estágio de desenvolvimento; para isso foi utilizado um teste não paramétrico (Kruskal-Wallis).

### **3. RESULTADOS**

#### **3.1. Uso**

Das quatro plantas mais utilizadas, *P. capsularis* recebeu a maior parte dos ovos e imaturos, seguida de *P. jileki*; as demais espécies de hospedeiras foram pouco utilizadas (Figura 2.3.).

*Heliconius erato phyllis* da área do Parque Ecológico do Morro do Voturuá apresentou alterações no comportamento pela escolha de plantas hospedeiras ao longo das estações do ano. No campo houve uma queda contínua das oviposições sobre *P. capsularis* do outono para o inverno (estação que atinge o mais alto grau de desfolha devido ao reflexo da intensa herbivoria ocorrida no verão e outono) e uma recuperação no verão (Figura 2.3). Além deste fator a diminuição dos índices pluviométricos e das temperaturas pode contribuir para a baixa disponibilidade de folhas; a recuperação só ocorre em meados da primavera (Figura 2.3).

Por outro lado, *P. jileki*, a segunda mais utilizada, apresenta uma diminuição do seu uso à medida que o inverno se aproxima, aumenta com a chegada da primavera e

torna a declinar no verão. O uso de *P. jileki* oscila ao longo das 4 estações, apresentando um ciclo bimodal com picos no outono e na primavera.

*Passiflora edulis* apresentou um número muito pequeno de indivíduos no campo (apenas 6 indivíduos) e portanto seu uso foi muito baixo quando comparado às outras espécies. Sua disponibilidade e recuperação no campo são muito semelhantes à de *P. capsularis*, porém isto ocorre com um pouco mais de antecedência, por volta de um mês mais cedo (*P. edulis* é mais temporã).

Em *P. alata* apenas 3 ovos foram encontrados ao longo do período de estudos, um durante o outono e dois durante o inverno.

*Passiflora amethystina* se destacou de todas as outras por não apresentar nenhuma evidência de uso no campo ao longo do trabalho. Nenhuma larva ou ovo foi encontrado, nem em trabalhos prévios e nem em incursões periódicas ao local após o experimento.

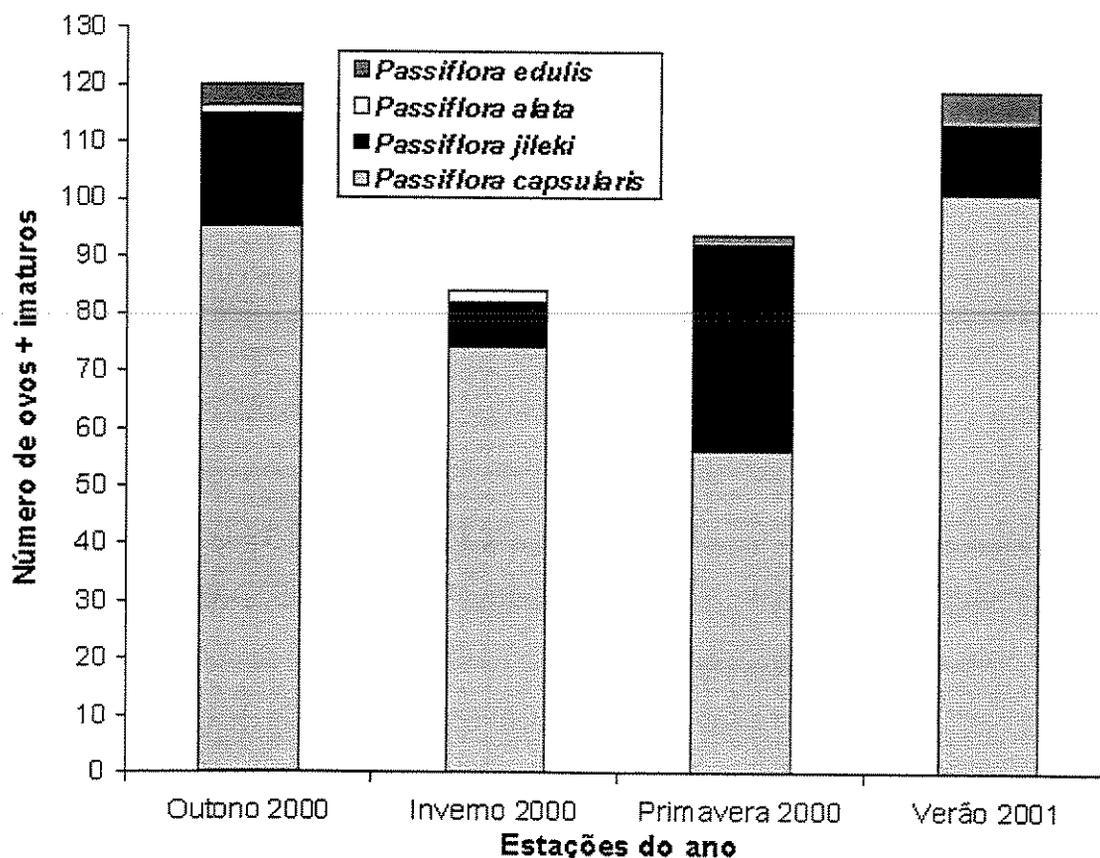


Figura 2.3. Número de ovos e imaturos de *H. erato phyllis* encontrados no campo, ao longo dos períodos sazonais sobre diferentes espécies de hospedeiras.

A Figura 2.4 aborda as proporções do uso de *H. erato* encontradas no campo e a Figura 2.3 tratam de números absolutos, em ambas as situações a primavera é a estação onde há um declínio na utilização de *P. capsularis* e um aumento na utilização de *P. jileki* ao passo que no verão ocorre nova inversão.

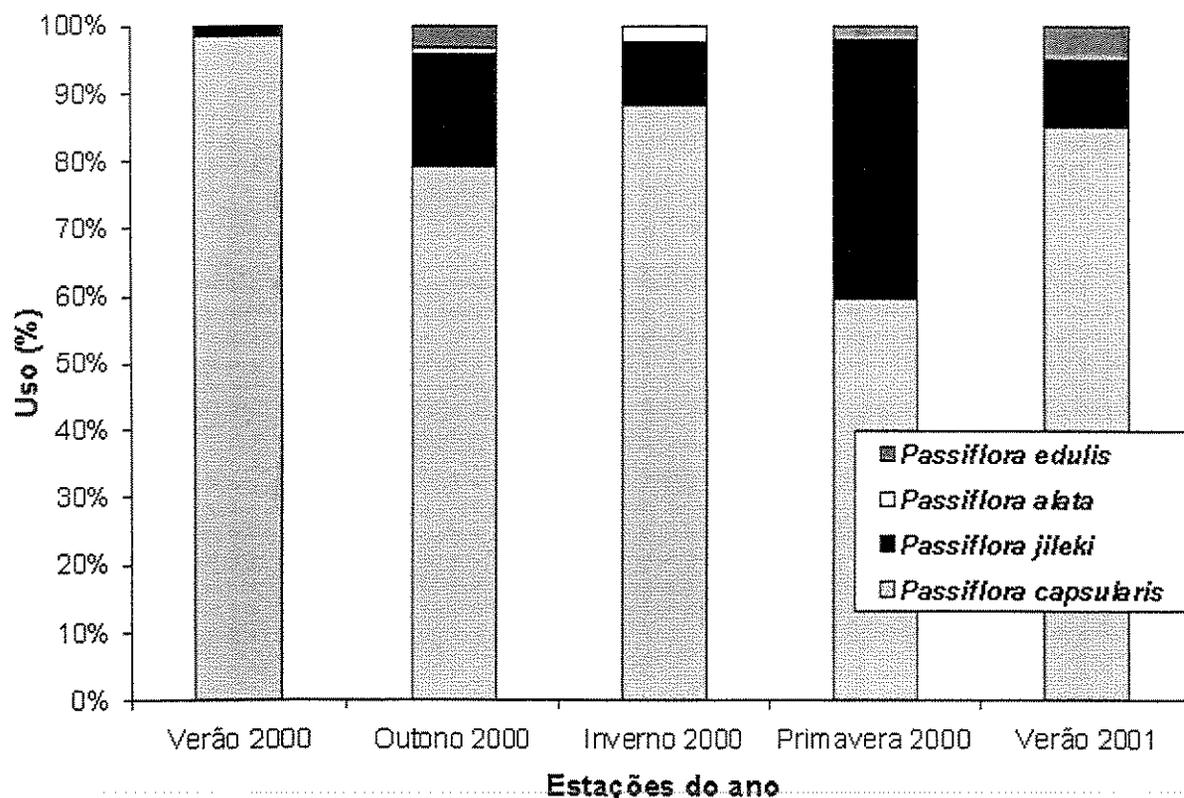


Figura 2.4. Percentagem de hospedeiras utilizadas por *Heliconius erato phyllis* ao longo das estações do ano.

### 3.2. Preferência

Tabela 2.1. Testes de preferência em cativeiro e teste de “G” entre os números de ovos depositados sobre diferentes espécies de plantas ao longo dos períodos sazonais.

	<i>Passiflora capsularis</i>	<i>Passiflora jileki</i>	<i>Passiflora alata</i>	<i>Passiflora edulis</i>	Teste – G (Williams)
Outono 2000	176	55	12	21	117,80*
Inverno 2000	64	34	14	13	25,82*
Primavera 2000	37	35	27	33	0,88 <sup>ns</sup>
Verão 2001	149	47	9	32	90,47*

ns = não significativo para (p) = 0,83; \* significativo para (p) < 0,0001.

No outono, inverno e verão a escolha de *P. capsularis* foi significativamente maior do que na primavera, onde nenhuma diferença significativa foi detectada entre as preferências (Teste – G Williams = 0,88) (Tabela 2.1 e Figura 2.5).

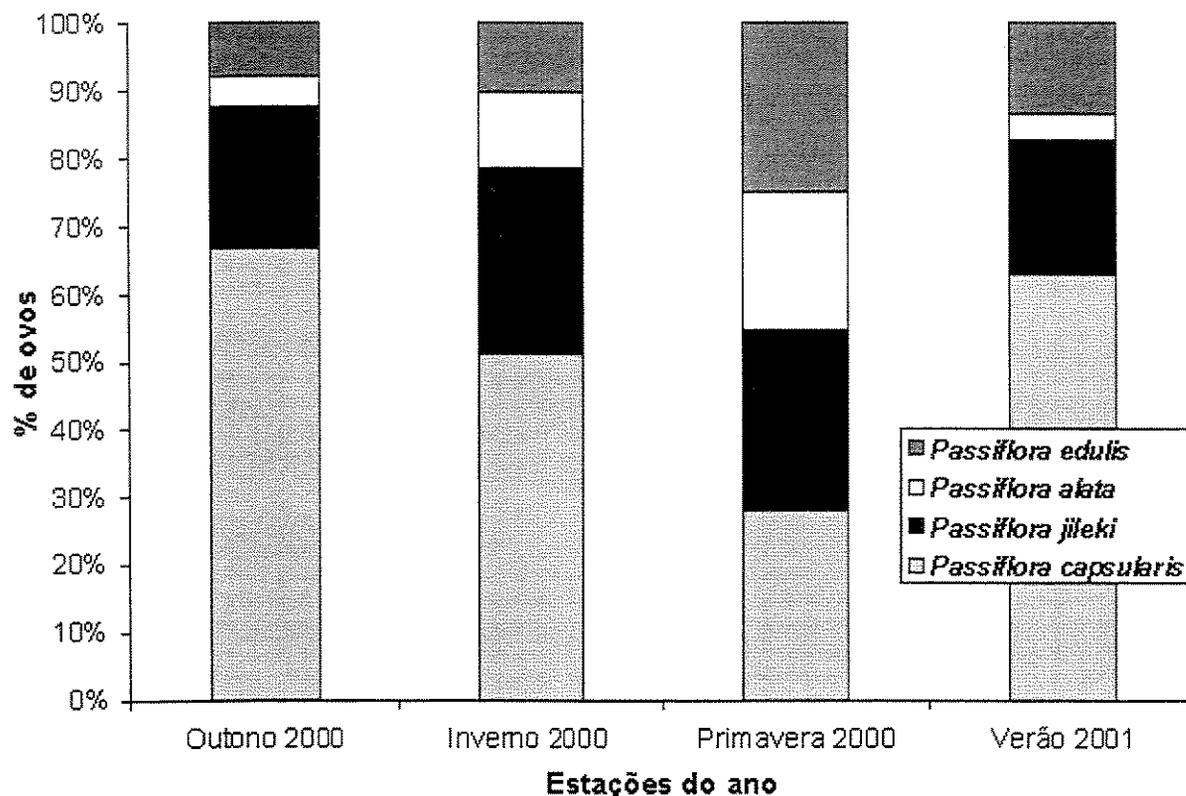


Figura 2.5. Percentagem de preferência de *Heliconius erato* sobre 4 espécies de hospedeiras, envolvendo número de ovos depositados por hospedeira.

Na primavera ocorre uma generalização da preferência pelas 4 espécies de hospedeiras. O teste de G não aponta diferença significativa entre as quatro espécies de hospedeiras (Tabela 2.1).

Durante o verão há uma retomada significativa da preferência por *Passiflora capsularis* e um declínio na preferência pelas demais espécies.

Da mesma forma, o número de espécies escolhidas (Tabela 2.2) apresentou resultados muito semelhantes ao de números de ovos por espécie. Os testes de “G” foram significativos em favor da preferência por *P.capsularis* em 3 estações do ano: outono, inverno e verão. Como no teste envolvendo número de ovos por planta, apenas na primavera não ocorreu diferença significativa na preferência por uma espécie de hospedeira. Mas durante o inverno, apesar do teste de “G” indicar uma diferença significativa ( $G = 6,52$  para  $P = 0,089$ ) esta fica muito próxima do limite de aceitação da hipótese de significância que é de 6,25 para este caso (Tabela 2.2). Aparentemente a

segunda hospedeira preferida sofre uma alteração de forma semelhante ao que ocorre no campo; *P. edulis* passa a receber relativamente mais ovos e imaturos nesta estação e praticamente se iguala a *P. capsularis*. No entanto os dois gráficos de preferência (número de ovos por plantas e número de plantas escolhidas) são concordantes (Figuras 2.5 e 2.6).

Tabela 2.2. Testes de preferência em cativeiro e teste de “G” envolvendo o número de espécies de plantas escolhidas por estação do ano. A escolha foi determinada a partir do momento em que a planta recebeu pelo menos um ovo.

	<i>Passiflora capsularis</i>	<i>Passiflora jileki</i>	<i>Passiflora alata</i>	<i>Passiflora edulis</i>	Teste - G (Williams)
Outono 2000	85	40	10	19	42,20*
Inverno 2000	28	24	10	12	6,52**
Primavera 2000	26	24	19	25	0,65 <sup>ns</sup>
Verão 2001	61	27	8	22	25,21*

ns = não significativo para (p) = 0,89; \* significativo para (p) < 0,0001; \*\* significativo para (p) = 0,09.

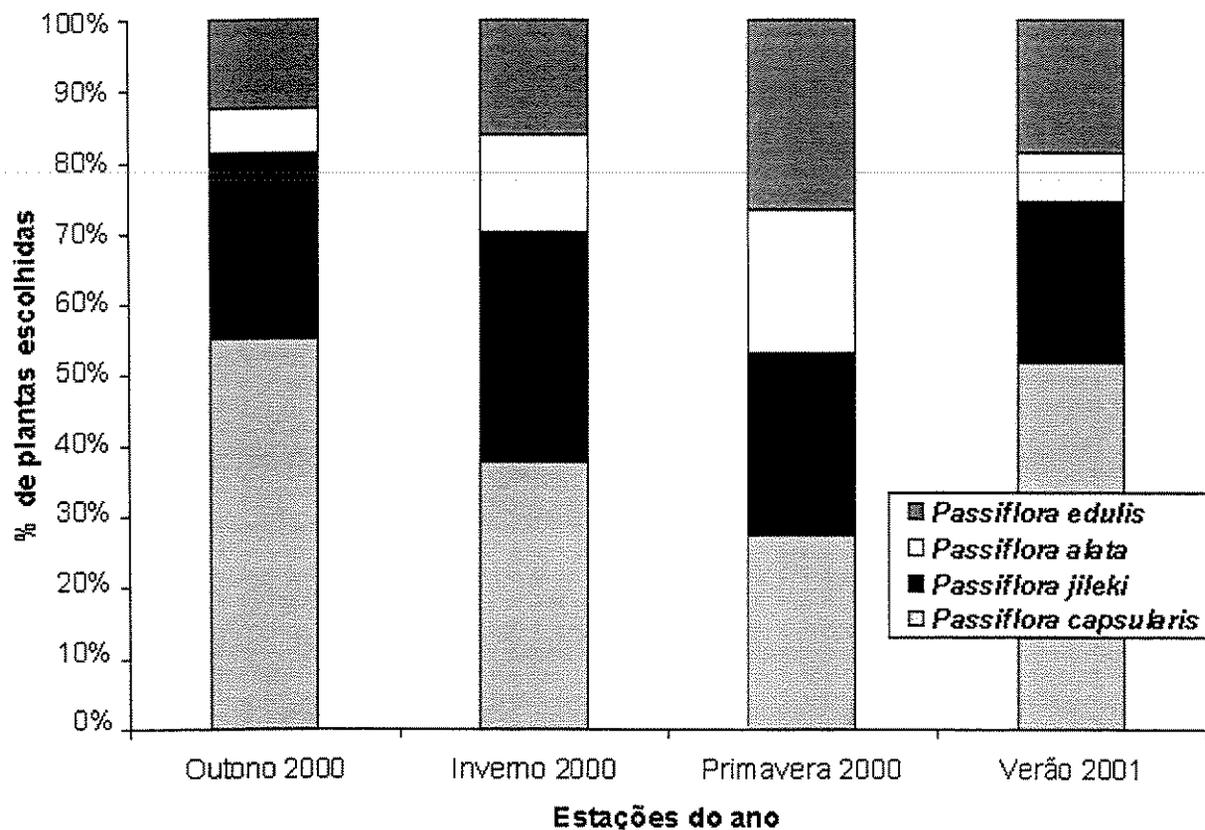


Figura 2.6. Teste de Preferência abordando o percentual de espécies de plantas escolhida por estação do ano.

### 3.3. Desempenho

As características ligadas ao desempenho larval (duração do estágio larval, duração do estágio de pupa, duração até a emergência, massa das pupas, tamanho das asas por planta) apresentaram variações entre os períodos quente e frio e entre as quatro espécies plantas que foram usadas como alimento. Em alguns casos ocorreram interações entre a espécie de planta e o período estudado. No entanto nem todas as alterações foram significativas entre os grupos de larvas criadas, em outros casos não surgiram diferenças entre os períodos estudados (Tabela 2.4). O diferencial de temperatura para os dois momentos foi significativo pela análise de variância, indicando temperaturas ligeiramente mais baixas durante o inverno (Tabela 2.3).

**Tabela 2.3. Análise de variância entre as leituras de temperatura em cativeiro, durante os períodos quentes e frios do ano.**

Grupos	N	Média	Desvio padrão
Meses quentes	33	26,5	1,12
Meses frios	44	26,0	0,63
Variância separada $t = 2,201$ $df = 46,9$ $Prob = 0,033$			
Diferença nas médias = 0,477 95% CI = 0,041 a 0,914			
Variância junta $t = 2,374$ $df = 75$ $Prob = 0,02$			
Diferença nas médias = 0,477 95% CI = 0,077 a 0,878			

**Tabela 2.4. Dados comparativos entre larvas criadas sobre diferentes espécies de hospedeiras, durante dois períodos do ano (outono/inverno e primavera/verão).**

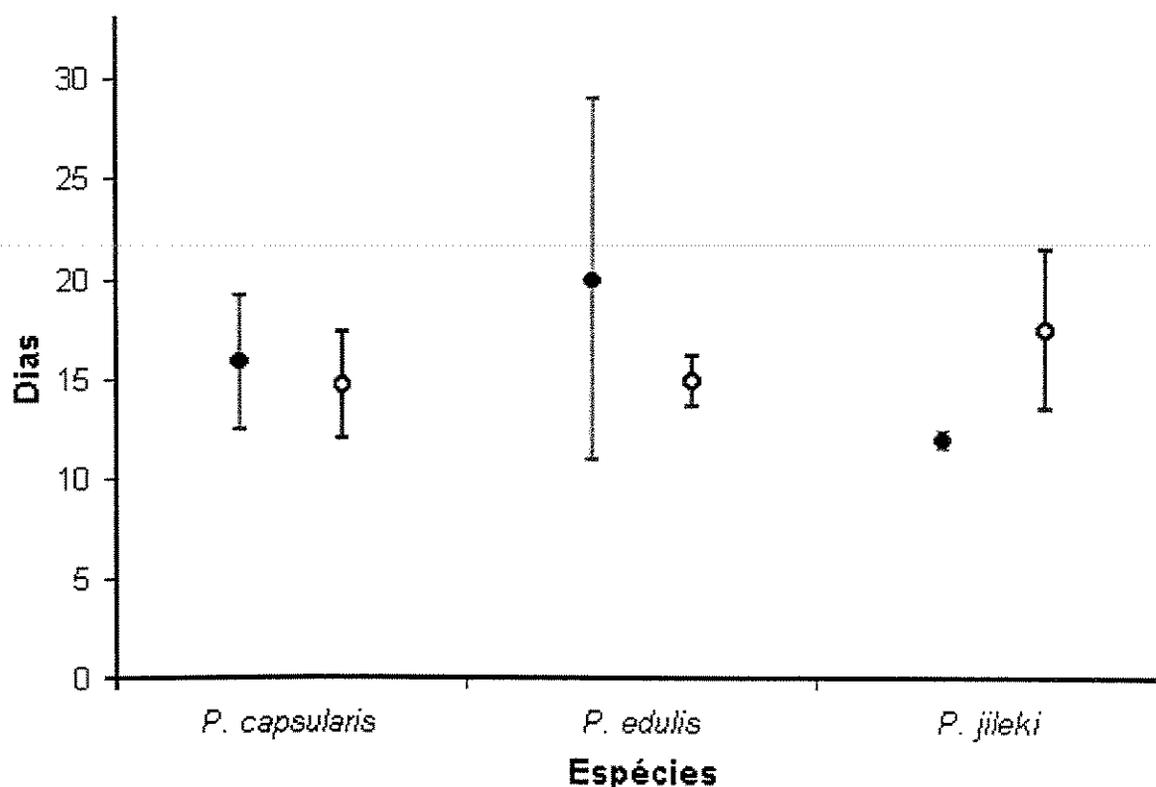
	<i>P. jileki</i> N = 17	<i>P. capsularis</i> N = 15	<i>P. edulis</i> N = 17	<i>P. alata</i> N = 17
<b>Outono/Inverno</b>				
Percentagem de emergência em %	23,53% (4)	73,33% (11)	29,41% (5)	0% (0)
Percentagem de pupas em %	23,53% (4)	80% (12)	35,3% (6)	0% (0)
Duração do estágio larval X ± DP (dias)	12 ± 0	15,91 ± 3,31	20 ± 9,16	--
Duração do estágio pupal X ± DP (dias)	10,5 ± 0,57	9,2 ± 1,5	9,6 ± 2,7	--
Duração até emergência X ± DP (dias)	22,5 ± 0,57	25,3 ± 1,95	26,2 ± 5,17	--
Massa da pupa X ± DP (g)	0,380 ± 0,02	0,315 ± 0,05	0,381 ± 0,15	--
CAA X ± DP (mm)	32,7 ± 0,7	34,3 ± 1,6	34 ± 3,3	--
<b>Primavera/Verão</b>	N = 17	N = 18	N = 16	N = 17
Percentagem de emergência em %	41,17% (7)	38,89% (7)	75% (12)	0% (0)
Percentagem de pupas em %	47,05% (8)	50% (9)	87,5% (14)	0% (0)
Duração do estágio larval X ± DP (dias)	17,5 ± 3,96	14,61 ± 2,7	14,93 ± 1,2	--
Duração do estágio pupal X ± DP (dias)	7 ± 0,58	7 ± 0,82	7,17 ± 0,58	--
Duração até emergência X ± DP (dias)	24,86 ± 3,93	22 ± 2,5	21,92 ± 1,24	--
Massa da pupa X ± DP (g)	0,229 ± 0,05	0,383 ± 0,07	0,344 ± 0,07	--
CAA X ± DP (mm)	31,1 ± 3,3	36,7 ± 2,7	34,9 ± 3,5	--

### 3.3.1. Duração do estágio larval

Período e planta quando analisados isoladamente não apresentaram diferenças significativas sobre a duração do estágio larval (Tabela 2.5). Por outro lado *P. jileki* durante o período quente apresenta maior duração no estágio larval, ao contrário dos imaturos que se alimentaram sobre as outras duas espécies (Figura 2.7). A interação entre o período e a espécie de planta parece influenciar o ritmo de desenvolvimento larval (Tabela 2.5).

**Tabela 2.5. Análise de variância (ANOVA TWO WAY) da duração do estágio larval entre imaturos criados sobre três diferentes espécies plantas ao longo de dois períodos do ano (quente e frio).**

	Df	MS	Df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Período	1	0,00029	51	0,011014	0,026313	0,871780217
Planta	2	0,0228	51	0,011014	2,070071	0,136649609
Período/Planta	2	0,073444	51	0,011014	6,668047	0,002675745



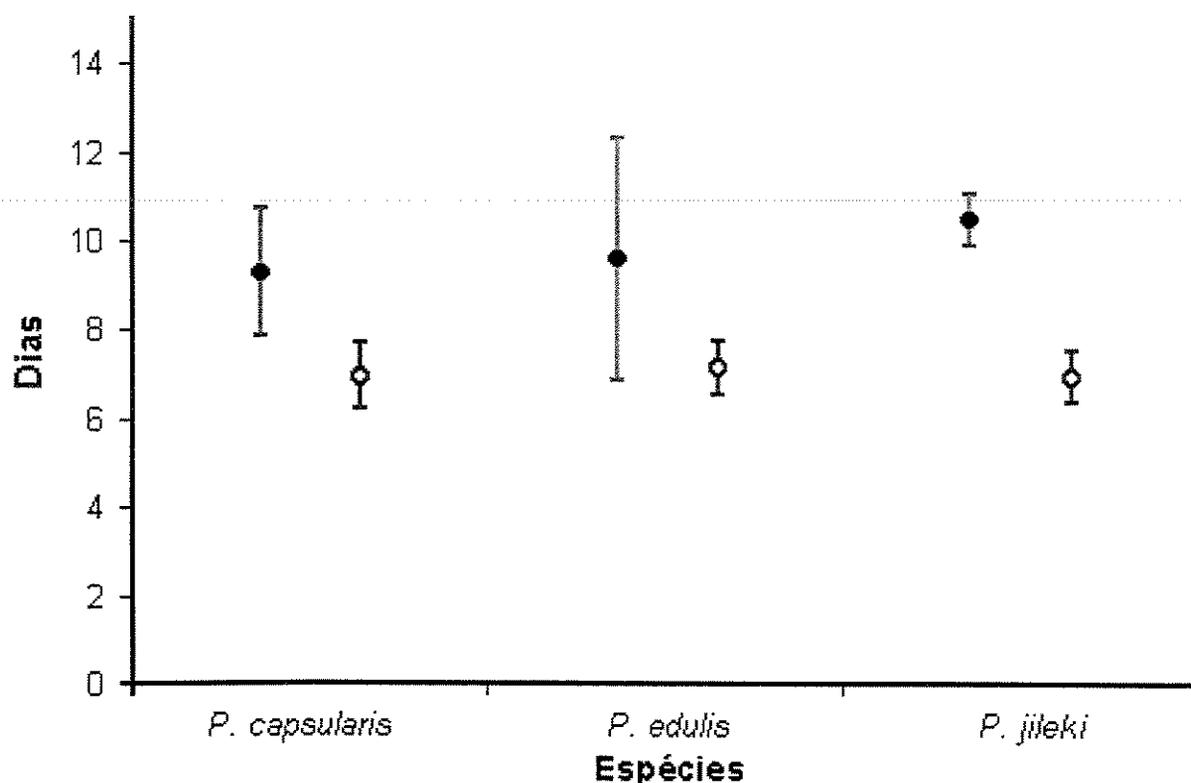
**Figura 2.7. Média  $\pm$  desvio padrão (●  $\pm$  I) da duração do estágio larval, em grupos de imaturos alimentados com três diferentes espécies plantas, ao longo de dois períodos do ano (● Frio, ○ Quente).**

### 3.3.2. Duração do estágio de pupa

Os grupos de pupas não apresentaram diferenças significativas quando alimentados sobre qualquer uma das três espécies hospedeiras (Tabela 2.6) e apresentaram médias muito próximas para o mesmo período (Figura 2.8). Por outro lado a diferença torna-se significativa entre os diferentes períodos (Tabela 2.6), sendo que o mais quente apresenta uma diminuição do tempo de permanência no estágio de pupa em relação ao período mais frio, onde o desenvolvimento é mais lento (Figura 2.8).

**Tabela 2.6. Análise de variância (ANOVA TWO WAY) da duração do estágio de pupa entre imaturos criados sobre três diferentes espécies plantas ao longo de dois períodos do ano (quente e frio).**

	Df	MS	Df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Período	1	2,079	40	0,041825	49,70667	1,59637E-08
Planta	2	0,038759	40	0,041825	0,926675	0,404198915
Período/Planta	2	0,041475	40	0,041825	0,991618	0,379910767



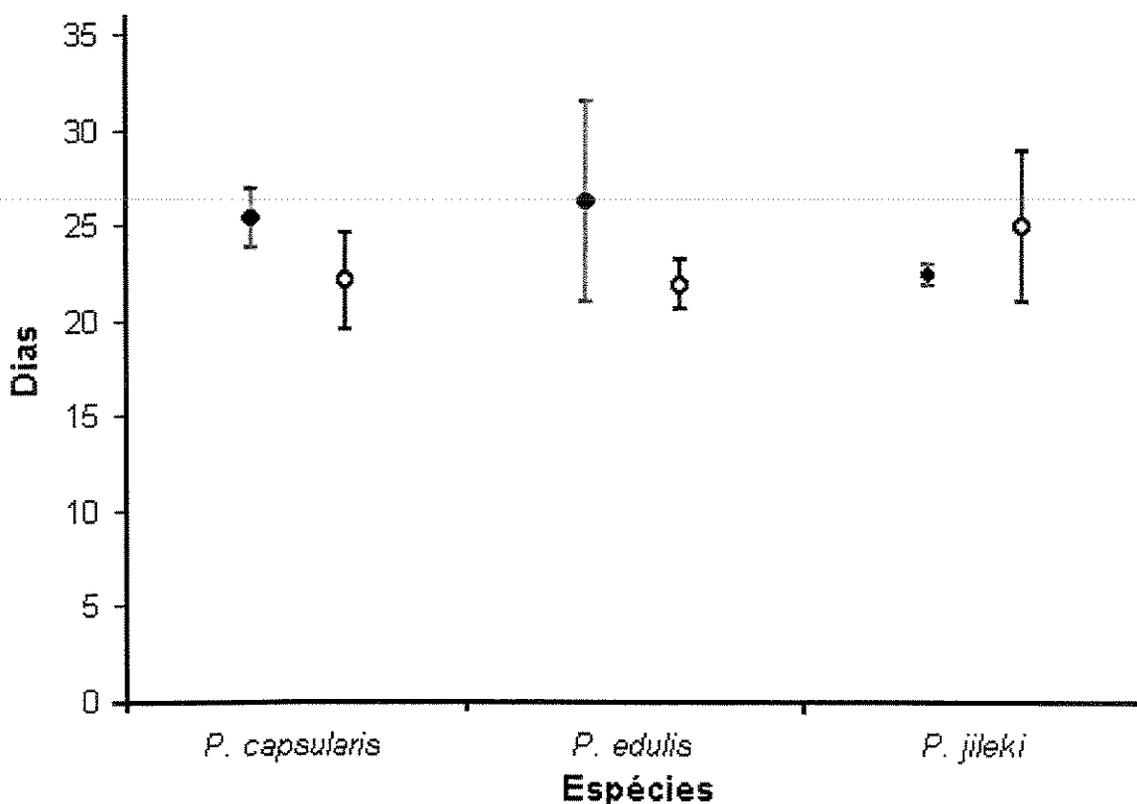
**Figura 2.8. Média  $\pm$  desvio padrão (●  $\pm$  I) da duração do estágio de pupa, em grupos alimentados com diferentes espécies de plantas hospedeiras, em dois períodos do ano (● Frio, ○ Quente).**

### 3.3.3. Duração até a emergência

As três espécies de plantas hospedeiras utilizadas como alimento não promoveram desenvolvimento diferenciado entre os grupos de *H. erato phyllis*. Quando analisado separadamente, o período também não parece alterar significativamente a duração até o estágio adulto (Tabela 2.7). Por outro lado *P. jileki* durante o período quente apresenta um desenvolvimento mais lento do que no frio, o inverso do que ocorre com os grupos alimentados sobre as outras duas espécies de hospedeiras (Figura 2.9). A interação entre o período e a espécie de planta parece influenciar no ritmo de desenvolvimento até a emergência do adulto (Tabela 2.7).

**Tabela 2.7. Análise de variância (ANOVA TWO WAY) do tempo que imaturos levam para completar o desenvolvimento até o estágio adulto, em dois períodos diferentes do ano e alimentados com diferentes espécies de hospedeiras.**

	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
Período	1	0,014915	40	0,004795	3,110871	0,085408561
Planta	2	0,000254	40	0,004795	0,053058	0,948391438
Período/Planta	2	0,017378	40	0,004795	3,624616	0,03575236



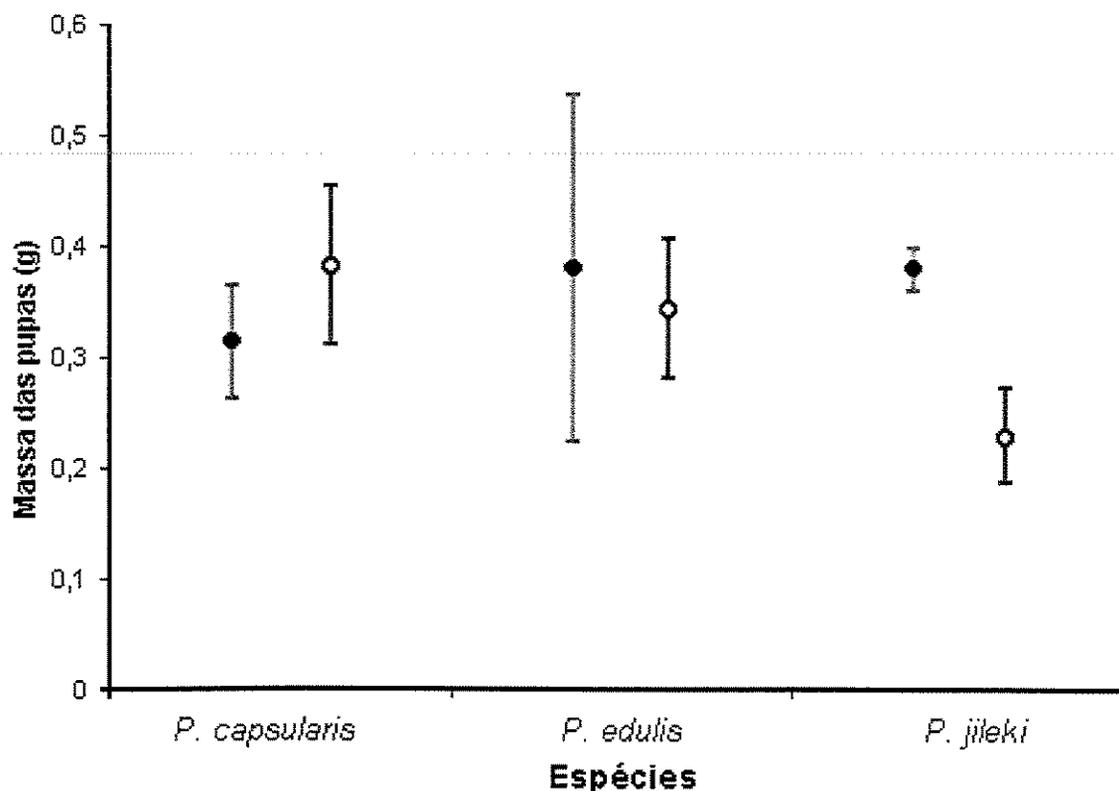
**Figura 2.9. Média  $\pm$  desvio padrão (●  $\pm$  I) do tempo que imaturos levam para completar o desenvolvimento até o estágio adulto, em dois períodos diferentes do ano (● Frio, ○ Quente) e alimentados com diferentes espécies de hospedeiras.**

### 3.3.4. Massa das pupas

A massa das pupas foi significativamente diferente entre os períodos para todas as espécies testadas. Larvas alimentadas com *P. jileki* e *P. edulis* sofreram redução na massa durante o período quente ao passo que as criadas em *P. capsularis* tiveram um aumento. Pupas criadas sobre *P. jileki* apresentaram massa significativamente menor durante os meses quentes quando comparada a outros grupos (com massas muito semelhantes entre si) e ao período frio (Figura 2.10). Além do período isolado como fator de influência sobre o ganho de peso, estes padrões apontaram uma interação entre a espécie de planta consumida e o período, sendo o quente mais favorável para larvas que se alimentam sobre *P. capsularis* e o frio para aquelas que estão se alimentando sobre *P. edulis* e *P. jileki* (Tabela 2.8).

**Tabela 2.8. Análise de variância (ANOVA TWO WAY) entre as massas das pupas criadas sobre três diferentes espécies plantas ao longo de dois períodos do ano (quente e frio).**

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Período	1	0,006811	52	0,001662	4,097355	0,048101436
Planta	2	0,004022	52	0,001662	2,419479	0,098920904
Período/Planta	2	0,017027	52	0,001662	10,243	0,000177616



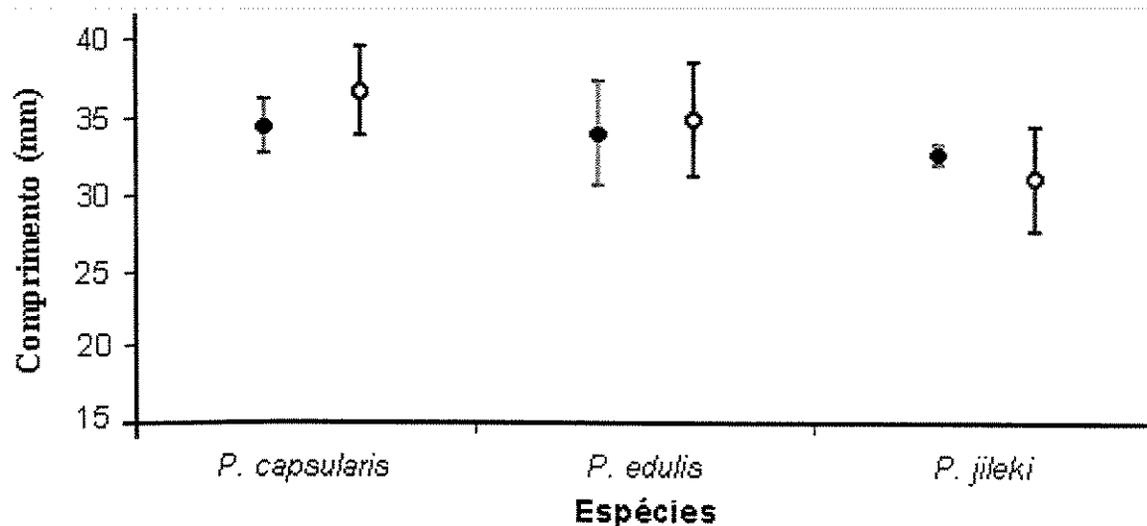
**Figura 2.10. Média  $\pm$  desvio padrão (●  $\pm$  I) da massa das pupas, em dois períodos diferentes do ano (● Frio, ○ Quente) e alimentadas com diferentes espécies de hospedeiras.**

### 3.3.5. Variações no comprimento das asas anteriores

Entre os períodos quente e frio do ano, não houve diferença significativa no porte dos adultos (Tabela 2.9). O porte, considerando-se o comprimento das asas anteriores (CAA), parece estar relacionado com a espécie de planta consumida e não diretamente com as temperaturas dos períodos do ano (Tabela 2.9 e Figura 2.11). Os indivíduos alimentados sobre *P. jileki* no verão dão origem a adultos com porte significativamente menor quando comparados àqueles alimentados sobre as outras duas hospedeiras (Tabela 2.9 e Figura 2.11). Por outro lado as larvas que consumiram *P. edulis* ou *P. capsularis*, deram origem a adultos de CAA sem diferenças significativas entre si inclusive ao longo dos períodos, porém foram significativamente maiores do que as de *P. jileki* (Tabela 2.9 e Figura 2.11).

**Tabela 2.9. Análise de variância (ANOVA TWO WAY) do comprimento das asas anteriores em *H. erato phyllis*, alimentados por diferentes hospedeiras ao longo de dois períodos do ano (quente e frio).**

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
Período	1	3,369709	40	8,153355	0,413291	0,523972094
Planta	2	40,54346	40	8,153355	4,97261	0,011784773
Período/Planta	2	13,07986	40	8,153355	1,60423	0,213709593



**Figura 2.11. Média  $\pm$  desvio padrão (●  $\pm$  I) do comprimento das asas anteriores (mm) de *H. erato*, em dois períodos diferentes do ano (● Frio, ○ Quente) e de acordo com a espécie de planta hospedeira consumida.**

### 3.3.6. Correlação entre CAA (mm) e a massa (g)

O teste de Pearson apontou uma correlação significativa entre CAA e a massa. Entre os machos esta correlação foi significativa ( $p = 0,002$  e  $R = 0,7754$ ) e entre as fêmeas foi altamente significativa, ( $p < 0,001$  e  $R = 0,9087$ ). Os indivíduos mais pesados geralmente são os que possuem maior CAA, portanto apresentam um porte maior.

### 3.3.7. Cápsulas cefálicas e o desempenho larval por estágio

As cápsulas cefálicas de primeiro estágio não apresentaram diferenças significativas entre os grupos alimentados com diferentes hospedeiras. Nos estágios intermediários (2, 3 e 4) larvas que se alimentaram de *P. jileki*, apresentaram cápsulas cefálicas com um tamanho significativamente menor do que os grupos alimentados do *P. edulis* e *P. capsularis* (Tabela 2.10). Apesar da diferença entre as cápsulas de larvas criadas sobre *P. edulis* e *P. capsularis* serem pequenas, larvas que consomem *P. capsularis* possuem cápsulas maiores em todos os estágios (Tabela 2.10). No quinto estágio ocorreu uma convergência, os grupos de larvas passam a não apresentar novamente diferenças significativas entre o tamanho das cápsulas.

---

**Tabela 2.10. Teste de Kruskal-Wallis para o tamanho das cápsulas cefálicas larvais em diferentes estádios, alimentadas em hospedeiras distintas.**

Primeiro estágio		
Grupo	N	Soma dos Ranks
<i>P. edulis</i>	10	159,5
<i>P. capsularis</i>	14	282,5
<i>P. jileki</i>	8	86,0

Teste estatístico de Kruskal-Walis = 5,906.

Probabilidade de 0,052, assumindo a distribuição qui-quadrado com 2 graus de liberdade.

Segundo estágio		
Grupo	N	Soma dos Ranks
<i>P. edulis</i>	13	328,5
<i>P. capsularis</i>	15	430,5
<i>P. jileki</i>	15	187,0

Teste estatístico de Kruskal-Walis = 14,409.

Probabilidade de 0,001, assumindo a distribuição qui-quadrado com 2 graus de liberdade.

Terceiro estágio		
Grupo	N	Soma dos Ranks
<i>P. edulis</i>	16	356,5
<i>P. capsularis</i>	16	489,5
<i>P. jileki</i>	13	189,5

Teste estatístico de Kruskal-Walis = 11,055.

Probabilidade de 0,004, assumindo a distribuição qui-quadrado com 2 graus de liberdade.

Quarto estágio		
Grupo	N	Soma dos Ranks
<i>P. edulis</i>	15	272,0
<i>P. capsularis</i>	13	397,5
<i>P. jileki</i>	13	191,5

Teste estatístico de Kruskal-Walis = 12,762.

Probabilidade de 0,002, assumindo a distribuição qui-quadrado com 2 graus de liberdade.

Quinto estágio		
Grupo	N	Soma dos Ranks
<i>P. edulis</i>	12	174,5
<i>P. capsularis</i>	11	198,0
<i>P. jileki</i>	7	92,5

Teste estatístico de Kruskal-Walis = 1,511.

Probabilidade de 0,470, assumindo a distribuição qui-quadrado com 2 graus de liberdade.

### 3.3.8. Desempenho larval sobre *Passiflora alata*

A única espécie que permaneceu sem alterações foi *P. alata*. Durante a criação de imaturos em cativeiro esta hospedeira foi letal a ponto de nenhuma larva conseguir trocar a primeira cápsula cefálica; todas morreram em menos de 5 dias (Tabela 2.4). As larvas se alimentavam de porções da gavinha, ficavam imóveis, perdiam volume do corpo, se desprendiam da planta e morriam.

### 3.3.9. Desempenho larval sobre *Passiflora jileki*

*Passiflora jileki* no período de outono/inverno, quando comparada a *P. edulis* e *P. capsularis*, apresentou apenas 23,53% de indivíduos emergindo e atingindo a forma adulta. Do outono/inverno para primavera/verão este percentual oscilou positivamente, elevando-se para 41,17%, ultrapassando inclusive os percentuais de emersão de *Passiflora capsularis* para o mesmo período. Em contrapartida no período quente ocorreu uma queda na média da massa das pupas, de 0,380 g para 0,229 g.

Para empupar as larvas criadas sobre *P. jileki* levam em média 12 dias no outono/inverno. Este percentual é o mais baixo quando comparado aos das larvas criadas sobre outras hospedeiras ou em outras estações. Sobre a mesma planta durante o período mais quente a duração do estágio larval sobe para  $17,5 \pm 3,96$  (média e desvio padrão) (Tabela 2.4). Ao contrário das demais hospedeiras *P. jileki* retarda o ritmo de crescimento e o porte das larvas que consomem suas folhas.

### 3.3.10. Desempenho larval sobre *Passiflora capsularis*

Larvas criadas sobre *Passiflora capsularis* apresentaram um declínio no percentual de emersão do primeiro período (outono/inverno) para o segundo (primavera/verão). Foi a única espécie de hospedeira que provocou tal padrão (queda de 73,33% para 38,89% na primavera verão). Em contrapartida é sobre esta espécie que durante o primeiro período, *H. erato phyllis* apresenta o maior sucesso, com 55% do total de emersões. No segundo período a queda representa 26,92% do total de emersões se equiparando a *P. jileki* e significativamente menor do que as de *P. edulis*, com 46,15% do total de emersões (Tabela 2.4). Assim como ocorrem nas demais espécies, durante a primavera/verão a duração no estágio de pupa diminui (Tabela 2.4). A média na massa das pupas se eleva significativamente do período outono/inverno ( $0,315 \pm 0,05$  g) para primavera/verão ( $0,383 \pm 0,07$  g).

### 3.3.11. Desempenho larval sobre *Passiflora edulis*

*Passiflora edulis* apresenta-se mais palatável às larvas nos períodos mais quentes, com um sucesso de 75% de emergência para os indivíduos que se alimentaram de suas folhas. No período mais frio há uma queda nas emergências onde apenas 29,41% dos indivíduos conseguem emergir (Tabela 2.4).

Esta hospedeira segue o mesmo padrão de *P. jileki*, em relação aos percentuais de emergência e massa de pupa. O número de indivíduos que emergem aumenta do outono/inverno para primavera/verão ao passo que a massa das pupas declina na mesma condição. A massa das pupas criadas sobre *Passiflora edulis* é significativamente maior na época mais fria ( $0,381 \pm 0,15$  g) com pupas mais pesadas do que as criadas sobre outras hospedeiras (Tabela 2.4).

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. *Heliconius erato phyllis* e os padrões de uso no Morro do Voturuá

Ao final do outono, as plantas hospedeiras que sofreram intensa herbivoria desde o último verão tornam-se menos disponíveis, em consequência há uma queda geral no uso destas espécies de passifloras à medida que se aproxima o inverno (Figura 2.3).

A proporção com que as plantas se encontram no campo e o número de meristemas disponíveis para oviposição altera o uso pela borboleta de acordo com suas prioridades momentâneas e com a dinâmica sazonal (Morin 1999).

Do outono até a primavera, a queda contínua do uso sobre *P. capsularis* se deve a baixa disponibilidade de meristemas e folhas provocada pelas altas taxas de herbivoria durante o pico populacional dos Heliconiini (outono). A menor pluviosidade e menos horas de luz, também contribuem para lenta recuperação destas plantas nos meses mais frios. Ao final da primavera, com o aumento das temperaturas, pluviosidade, horas de sol, a produtividade local também aumenta (Pianka 1994) e as *P. capsularis* retomam seu crescimento tornando folhas e meristemas novamente disponíveis.

Por outro lado, há um aumento do uso de *P. jileki* na primavera em virtude da baixa disponibilidade de *Passiflora capsularis* e de *P. edulis* (Figura 2.3) e pela alta toxidez de *P. alata*. O uso de *P. jileki* se deve a disponibilidade de meristemas enquanto que em outras plantas isto se torna raro nesta estação.

Com a chegada do verão *P. edulis* seguida de *P. capsularis*, se recompõem ocorrendo novamente um aumento do uso sobre ambas e um declínio sobre *P. jileki* apesar desta continuar a ser usada (Figura 2.3).

A pouca utilização sobre *P. alata* se deve a alta toxidez para as larvas, inclusive de outros Heliconiini, garantindo praticamente a exclusividade do uso por *H. ethilla*. Mas com o início do inverno e com a escassez de outras plantas mais utilizadas, *H. erato* tenta usar uma hospedeira mais tóxica. Não foi testado se este comportamento se deve a erros durante o processo de oviposição. Estes erros seriam mais comuns durante a época mais fria, onde as baixas temperaturas diminuiriam a liberação de compostos voláteis deterrentes (através das folhas) e também a sensibilidade da borboleta. Outra possibilidade seria a falta de opções para oviposição que a fêmea enfrentaria nesta época; seu grau de exigência tenderia a diminuir à medida que suas necessidades de oviposição aumentassem.

*Passiflora amethystina*, muito disponível no campo e no cativeiro durante o inverno, não recebeu nenhuma oviposição, no entanto não foi analisada quimicamente a fim de se detectar qualquer influência de odores e deterrentes.

Luminosidade, pluviosidade e temperatura também devem ser considerados como fatores que podem afetar o comportamento (Begon *et al.* 1996) de vôo das borboletas por modificação de suas atividades, incluindo o comportamento de oviposição. Mudanças como a baixa disponibilidade de recursos alimentares para as fêmeas adultas, também podem estar envolvidas. Durante o final do inverno e meados da primavera a quantidade de flores no campo e no cativeiro é menor do que nas outras estações e isto exerce forte influência na população de adultos (Gilbert 1972). Problemas com gasto energético podem levar as fêmeas assim como os machos a alocarem mais energia para as funções vitais do que para as reprodutivas (Pianka 1994) e isso se reflete justamente no menor número de ovos encontrados no inverno (Figura 2.3).

Muitas larvas de borboletas se alimentam sobre diversas espécies de hospedeiras do mesmo gênero ou dentro da mesma família. Isto sugere a ocorrência de

diversos eventos de colonização sobre plantas estreitamente relacionadas. A sub-utilização de alguns grupos de plantas pode ser atribuído ao desenvolvimento de defesas químicas para excluir as borboletas da alimentação. Algumas podem ter desenvolvido defesas contra outros fitófagos, mas que podem ser igualmente efetivas contra as borboletas. Restrição a um grupo de plantas também pode refletir limitações nas variações genéticas da capacidade de se alimentar sobre novas plantas, tornando mudanças para uma planta ancestral mais comum do que para uma planta completamente nova (Janz & Nylin 1998).

Fatores além da química comentados anteriormente também podem estar atuando, mas as estruturas de hábitat e da comunidade podem desempenhar um importante papel na modelação dos padrões em macro escala da associação borboleta-planta hospedeira (Janz & Nylin 1998). São eventos que provavelmente podem estar levando *H. erato* a se afastar de *Passiflora amethystina* e se aproximar paulatinamente de *Passiflora alata* no Horto Florestal.

Possivelmente na Baixada Santista a variabilidade genética entre os indivíduos da população de *H. erato phyllis*, permite um revezamento do uso sobre as diferentes hospedeiras de acordo com a disponibilidade de cada uma. Nesta região há alterações climáticas sazonais, *Heliconius* voa durante o ano todo e o número de “red raylets” (raios na face ventral das asas posteriores) varia sazonalmente (Tabela 2.11) (Ramos & Freitas 1999). Este conjunto de fatores pode estar favorecendo diferentes padrões em diferentes épocas do ano.

Tabela 2.11. Distribuição de freqüências, tamanho da amostra (N), média (X), e desvio padrão (DP) do número de "red raylets" por mês, da primeira captura, em borboletas de ambos os sexos, no Morro do Voturuá.

Mês/Ano	Número de "red raylets"							N	X ± DP
	1	2	3	4	5	6	7		
ago/94	2	5	2	8	2	1	0	20	3,3 ± 1,4
set/94	0	3	6	4	2	0	0	15	3,3 ± 1,0
<b>Inverno/1994</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>8</b>	<b>12</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>35</b>	<b>3,3 ± 1,2</b>
out/94	0	0	4	1	3	0	0	8	3,9 ± 1,0
nov/94	0	2	6	6	4	3	0	21	4,0 ± 1,2
dez/94	0	2	7	2	5	1	0	17	3,7 ± 1,2
<b>Primavera/1994</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>17</b>	<b>9</b>	<b>12</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>46</b>	<b>3,9 ± 1,2</b>
jan/95	0	4	8	5	10	6	0	33	4,2 ± 1,3
fev/95	1	0	0	1	2	5	0	9	5,0 ± 1,6
mar/95	1	0	3	4	8	3	1	20	4,5 ± 1,4
<b>Verão/1995</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>62</b>	<b>4,4 ± 1,4</b>
abr/95	0	0	1	0	5	3	1	10	5,3 ± 1,1
mai/95	1	2	3	3	8	0	0	17	3,9 ± 1,3
jun/95	0	2	3	4	5	2	0	16	4,1 ± 1,3
<b>Outono/1995</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>18</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>43</b>	<b>4,3 ± 1,3</b>
jul/95	2	4	9	4	5	1	0	25	3,4 ± 1,3
ago/95	2	0	1	1	1	1	0	6	3,3 ± 2,1
set/95	2	2	5	1	1	0	0	11	2,7 ± 1,2
<b>Inverno/1995</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>15</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>42</b>	<b>3,2 ± 1,4</b>
out/95	0	2	3	1	0	2	0	8	3,6 ± 1,6
nov/95	1	1	3	6	1	1	0	13	3,6 ± 1,6
dez/95	0	2	1	0	1	1	0	5	3,6 ± 1,8
<b>Primavera/1995</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>26</b>	<b>3,6 ± 1,4</b>
jan/96	0	2	1	1	5	2	0	11	4,4 ± 1,4
fev/96	0	0	1	0	4	5	0	10	5,3 ± 1,0
mar/96	0	1	4	0	5	5	0	15	4,6 ± 1,4
<b>Verão/1996</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	<b>14</b>	<b>12</b>	<b>0</b>	<b>36</b>	<b>4,7 ± 1,3</b>
abr/96	0	0	2	3	4	6	1	16	5,1 ± 1,2
mai/96	0	1	1	0	1	1	0	4	4,0 ± 1,2
jun/96	0	1	2	1	2	1	0	7	4,0 ± 1,4
<b>Outono/1996</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>27</b>	<b>4,6 ± 1,4</b>
jul/96	1	3	2	1	2	0	0	9	3,0 ± 1,5
ago/96	0	1	0	0	0	2	0	3	4,7 ± 2,3
set/96	2	3	3	0	0	0	0	8	2,2 ± 0,8
<b>Inverno/1996</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>20</b>	<b>2,9 ± 1,5</b>
<b>Total</b>	<b>15</b>	<b>43</b>	<b>81</b>	<b>57</b>	<b>86</b>	<b>52</b>	<b>3</b>	<b>337</b>	<b>3,9 ± 1,4</b>

Obs.: Dados extraídos de Ramos & Freitas (1999).

## 4.2. Os padrões de preferência

A aproximação dos padrões de preferência aos do uso no campo pode ser vista de duas formas, uma refletindo a escolha pela planta mais palatável e outra pela mais abundante.

*P. capsularis* se apresenta como a mais preferida e a mais usada durante o ano todo, e o declínio no campo, ocorrido na primavera, também acontece em cativeiro (tanto de forma absoluta como percentual).

Em uma primeira hipótese as diferentes proporções das plantas no campo assim como os números de meristemas têm suas contribuições sobre as fêmeas trazidas para o cativeiro, que coerentemente respondem da mesma forma do que no campo (inverno/primavera com poucas *P. capsularis* disponíveis = declínio da preferência pela mesma) apesar desta variável ser controlada no cativeiro. Em contrapartida isso promove um pequeno aumento na utilização das outras 3 espécies em relação ao outono, inverno e verão; somente *P. jileki* possui um pequeno declínio do inverno para primavera. A segunda hipótese aborda o estado fisiológico e fenológico das hospedeiras. Estudos realizados por Preszler e Price (1988) utilizando galhas do "shoot-galling sawfly" (*Euura lasiolepis*) e suas plantas hospedeiras, salgueiros *Salix lasiolepis* Benth. (Salicaceae), revelaram diferenças no comportamento de escolha das fêmeas em relação à qualidade das hospedeiras. Neste caso, plantas com déficit hídrico foram menos utilizadas como hospedeiras pelas fêmeas adultas e a mortalidade das larvas foi mais alta em relação aos salgueiros sem estresse hídrico. Porém em cativeiro as plantas receberam cuidados especiais (irrigação, adubação orgânica e poda), minimizando problemas como déficit hídrico, de nutrientes e diferenças na disponibilidade de meristemas durante o ano. Possivelmente as baixas temperaturas ao longo do inverno, tenham influência preponderante sobre o estado fisiológico das hospedeiras e ligações com a sua fenologia.

As generalizações exibidas pelas fêmeas capturadas e testadas durante o inverno reflete bem a problemática de uma possível alteração na palatabilidade destes vegetais já que as proporções das plantas do interior do viveiro são as mesmas e a fêmea fica 4 dias neste recinto, com tempo suficiente para desenvolver uma nova imagem de procura (Brown, 1981). No campo houve uma aproximação do uso de *P. capsularis* com *P. jileki*, mas não tão acentuada como no cativeiro.

Durante o inverno as baixas temperaturas e a pouca umidade somados a intensa herbivoria ocorrida durante o outono e início de inverno, provocam uma resposta (recuperação) atrasada das plantas durante a primavera. Isto cria uma situação que parece obrigar as fêmeas remanescentes do inverno, a ovipositarem em “qualquer” hospedeira em vista da pouca disponibilidade de recursos.

Os resultados dos testes de preferência envolvendo número de plantas escolhidas foram próximos aos resultados obtidos nos testes envolvendo número de ovos por espécie. A relativa concentração e disponibilidade de meristemas no interior do viveiro, somado ao stress local, possivelmente tenham estimulado as fêmeas a ponto de descarregarem muitos ovos em uma mesma hospedeira. A única alteração entre as duas abordagens é a inversão de preferência entre *P. jileki* e *P. edulis* na primavera.

As poucas plantas de *P. edulis* encontradas no campo revelam um aumento do uso com a elevação da temperatura. Porém é seguida de uma queda brusca, em virtude da explosão de uso sobre *P. capsularis*, que se encontra em número muito maior durante o verão e no início do outono, além do fator herbivoria. No cativeiro a oviposição sobre *P. edulis* declina mais cedo (no verão), ao passo que no campo continua crescendo ao longo do verão.

De forma geral as fêmeas mantêm seus padrões de preferência pelas hospedeiras oferecidas em ambos os testes, mantendo um equilíbrio entre a preferência por uma determinada planta e por uma espécie. Há uma indicação de que o estado fisiológico das plantas utilizadas nos testes acompanha o estado no campo, devido aos padrões de utilização.

#### **4.3. Desempenho larval em diferentes Passifloraceae**

Nenhuma larva de *H. erato phyllis* sobreviveu aos testes de desempenho sobre *Passiflora alata*, sendo esta muito tóxica, mas alguns fatos apontam em direções diferentes. Comunicação pessoal de K. S. Brown revela que em um fragmento de mata na região de Campinas, *Passiflora alata* é usada tanto por *H. ethilla* como por *H. erato phyllis* como planta hospedeira e Rodrigues e Moreira (2002) também registraram seu uso em 3 sítios do Rio Grande do Sul. A falta de opções tem gerado grandes contribuições para este comportamento e adaptação local, visto que as larvas de *H.*

*erato phyllis* se desenvolvem sobre esta hospedeira. Em contrapartida, nesta região da Baixada Santista, *Passiflora alata* se apresenta como uma planta letal às larvas de *H. erato phyllis*, presentes. A oferta de outras espécies de maracujás pode estar ditando estes padrões, mas ainda assim alguns registros de oviposições ocorreram, tanto no campo como em cativeiro, com sucesso para a larva. O fato de a larva ter suportado até o quinto estágio e as fêmeas eventualmente depositarem seus ovos nesta planta, são indicações da versatilidade da espécie. Isto sugere que de acordo com as alterações na oferta de hospedeiras e com a versatilidade de *H. erato phyllis* é possível uma utilização em larga escala sobre *P. alata* também na região de São Vicente. Esta zona (subtropical) intermediária entre o clima tropical e o temperado aponta o início de uma tentativa de ocupação sobre uma nova planta hospedeira e aparece como meio termo, seguindo a hipótese de Benson (1978).

Entre as plantas envolvidas nos testes de desempenho, *P. jileki* apresentou menos larvas atingindo a fase adulta, maior lentidão da eclosão até a emergência do adulto; seus estágios intermediários (2, 3 e 4) foram menores do que aqueles apresentados por larvas alimentadas com *P. capsularis* e *P. edulis*, o que resultou em indivíduos com menos massa e de CAA menores. Tudo isso sofre influência da baixa qualidade (balanço entre a quantidade de nutrientes, níveis de toxidez, dureza da folha) da planta como alimento.

Na época mais fria esta espécie de hospedeira causa mais baixas sobre as larvas que se alimentam de suas folhas, em contrapartida a massa dos indivíduos que sobrevivem neste período é superior àquelas da primavera/verão. Há uma indicação de que esta hospedeira forneça menos nutrientes do que as outras, principalmente no verão. Durante o período frio somente larvas que conseguiram se alimentar melhor com muitas folhas tenras, desenvolveram-se bem a ponto de atingir a fase de pupa.

Outro fator que deve ser considerado neste caso envolve as quedas de temperatura, às quais os baixos ritmos de crescimento larval estão associados. Mas durante os testes as baixas absolutas não atingiram diretamente as larvas. Por outro lado as plantas coletadas no campo podem ter sofrido alterações em sua fisiologia, a ponto de diminuir seus nutrientes e/ou aumentar suas toxinas. Ambos fatores podem ter provocado uma queda no ritmo de atividade e do desenvolvimento larval, como o que ocorreu com larvas alimentadas com *P. jileki* no verão (estação que promove maior acúmulo de toxinas nas folhas).

Na primavera/verão a elevação da temperatura e do fotoperíodo levam a um aumento do tempo de atividade dos organismos (Crane 1955). Estes fatores podem ter contribuído para a diminuição da duração do estágio de pupa, que passou a ser de apenas 7 dias. A duração do estágio de pupa foi praticamente estável entre os grupos testados que se alimentaram de diferentes hospedeiras; as diferenças só aparecem entre os períodos.

Para *P. capsularis* e *P. edulis* a primavera/verão acelera o ritmo de desenvolvimento (diminuição das durações nos estágios larval e de pupa) dos imaturos que se alimentam sobre estas.

Larvas alimentadas com *P. jileki* no outono/inverno aceleram o ritmo de desenvolvimento; isto parece uma adaptação para compensar o aumento na duração do estágio de pupa (característico nas baixas temperaturas). Já na primavera/verão o estágio larval dura mais tempo, provavelmente devido a baixa qualidade (balanço entre toxinas e nutrientes) da planta. Neste mesmo período, a duração do estágio de pupa diminui, o que parece estar sendo influenciado pelo calor. No montante final, o tempo que os indivíduos alimentados com *P. jileki* levam da eclosão a emersão, torna-se maior em virtude da lentidão do desenvolvimento nos estádios larvais.

A rigidez e a grande quantidade de fibras encontradas nas folhas mais velhas de *P. jileki* são fatores que também devem ser considerados. Observou-se que larvas criadas em *P. jileki* eram incapazes de mastigar folhas mais velhas, o que não ocorre com tanta freqüência com as outras espécies de hospedeiras testadas. *P. jileki* possui folhas muito rígidas; quando rasgadas, suas fibras ficam bem evidentes, com exceção das folhas do meristema primário que são tenras e frágeis. Esta espécie de *Passiflora* ocorre também em regiões de restinga, e portanto possui uma cutícula foliar espessa contra a dessecação. A dificuldade em se alimentar sobre folhas mais rígidas impede muitas vezes, as larvas de completarem o seu desenvolvimento. No campo seu sucesso sobre esta planta, irá depender do tamanho da porção meristemática e de quanto a larva consegue se desenvolver a ponto de permitir a mastigação de folhas mais velhas. Meristemas apicais grandes possibilitam o desenvolvimento da larva até o ponto dela conseguir se alimentar de folhas mais velhas quando o meristema apical for totalmente consumido. Em contrapartida porções meristemáticas curtas ou desprovidas de muitas folhas praticamente decretam a morte da larva, que não consegue se

desenvolver o suficiente a ponto de permitir a mastigação das folhas mais velhas (rígidas e talvez tóxicas).

Os imaturos de *H. erato phyllis* que se alimentam de *P. capsularis* apresentam uma característica interessante quando comparada às outras hospedeiras, a inversão das percentagens de emersão, altas no período mais frio e baixas no mais quente. Ao mesmo tempo em que as plantas de *P. capsularis* passam a produzir mais nutrientes, estes elevam a média da massa da pupa e aumentam o ritmo de crescimento larval durante o verão. Porém sua produção de toxinas pode estar se elevando e selecionando apenas as larvas mais resistentes aos compostos de defesa. Com a chegada do verão há um aumento das horas de sol e da produtividade local, ocorrendo mudanças fisiológicas nas plantas e fazendo com que estas elevem sua produção de compostos de defesa contra herbivoria. Em meados da primavera é o período de recuperação para *P. capsularis* e até o início do verão há um aumento no número de ramos, folhas e meristemas primários. De forma inversa, com a chegada do outono e a aproximação do inverno, as horas de luz diminuem e conseqüentemente as taxas de produtividade das plantas também declinam. O aumento da herbivoria e utilização desta planta por outras borboletas Heliconiini como *Dryas iulia* e *Eueides aliphera* só irá ocorrer no outono, indicando que as plantas nesta época sejam menos letais. Em *H. erato phyllis* os testes em cativeiro, apontam uma situação muito semelhante a esta, onde durante os meses de inverno e primavera, as fêmeas tornam-se menos seletivas.

A média das massas das pupas dos indivíduos alimentados com *P. edulis* foi maior nos períodos frios do que nos quentes, mas o tempo de desenvolvimento para primavera/verão foi menor. Esta hospedeira funciona como ponto de partida para a retomada do crescimento populacional de *H. erato phyllis*. Apesar de não fornecer um bom ganho de massa para as pupas, ela promove um rápido desenvolvimento para a nova geração de larvas ao final da primavera e no início do verão (Figura 2.3). Sugere-se que neste período (primavera/verão) a relação uso/desempenho, as combinações entre os índices de nutrientes das plantas, deterrentes e componentes de defesa permitam seu uso, porém prejudiquem o aumento da massa corpórea das larvas. No inverno a queda nos percentuais de emersão pode estar ligada às baixas de temperatura visto que a média das massas das pupas se eleva. Mesmo apresentando o maior percentual de emersão entre as hospedeiras do segundo período de estudos (primavera/verão), sua contribuição relativa para o número total de indivíduos adultos

da população parece baixa (Tabela 2.4 e Figura 2.4). No campo somente um pequeno número de plantas de *Passiflora edulis* está presente (máximo de 6 indivíduos), pouco quando comparado aos 19 indivíduos de *P. alata*, aos 22 de *P. capsularis* e os 23 indivíduos de *P. jileki*, mas suficiente para ajudar na manutenção da população até a chegada do verão.

A possibilidade de efeitos negativos sobre as larvas (mesmo com bom desempenho e sem má formações aparente) não pode ser totalmente descartada. *P. edulis*, espécie citada por Araújo como responsável por disfunções na formação de *H. erato*, não apresentou contribuições para tais características na região do Horto de São Vicente. Mas como em outras espécies de hospedeiras, as toxinas podem causar esterilidade e falhas reprodutivas sem danos aparentes (Smiley 1985), entretanto não foram feitos testes de fertilidade ou aptidão neste sentido. Para o CAA não houve diferenças significativas entre os períodos nesta planta

*P. jileki* apresentou massa e CAA significativamente menores. A correlação entre estas duas variáveis é positiva e sugere que o tamanho da asa seja um bom indicador para o porte do adulto. *P. jileki* se apresenta como uma alternativa de baixa qualidade para o desenvolvimento de *H. erato*. Mas apesar desta aparente deficiência nutritiva ou eficiente proteção química e mecânica, ela desempenha um papel importante no suporte da população de *H. erato* ao final do inverno e durante a primavera, devido ao pouco número de outras hospedeiras encontradas na mesma época. Do outono ao inverno há uma queda contínua no uso sobre *P. capsularis* em virtude de sua baixa disponibilidade no campo; em contrapartida *P. jileki*, abundante nesta época, passa a ser uma alternativa mais viável do que *P. alata*, que é muito tóxica.

Uma consequência do uso sobre *P. jileki*, é o pequeno porte dos indivíduos, nas fases larval e adulta. Curiosamente assim como visto neste trabalho, inverno e primavera, também apresentaram escassez de recursos tanto para adultos como para as larvas durante os anos de 1994, 1995 e 1996; o porte dos adultos também variou (Figura 2.12). Provavelmente indivíduos menores nesta situação sejam mais aptos a suportarem a baixa disponibilidade de néctar e pólen quando comparados aos maiores. A geração “pequena” parece ser uma estratégia para manter a continuidade da população durante os períodos desfavoráveis.

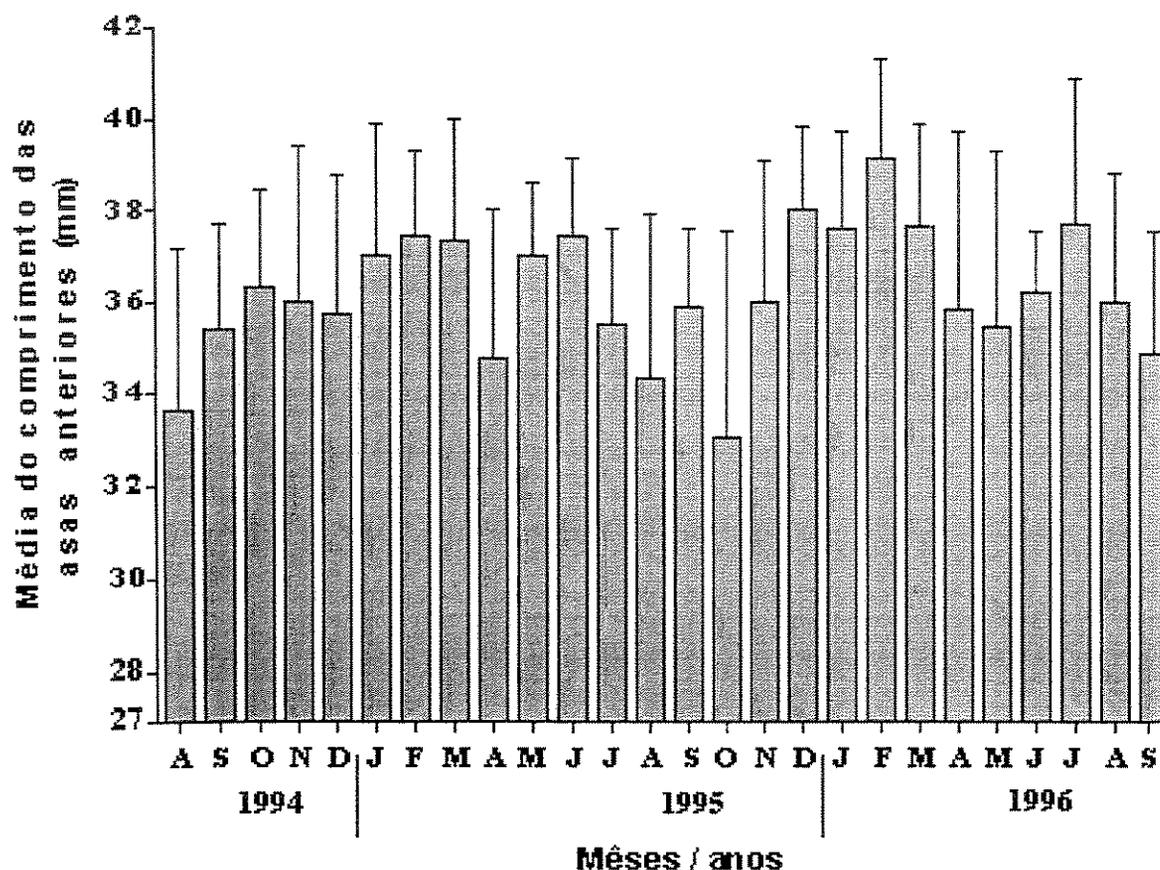


Figura 2.12. Média do comprimento das asas anteriores de *H. erato phyllis* no Morro do Voturuá, São Vicente, Brasil, ao longo de 26 meses (Ramos e Freitas, 1999).

O pequeno porte dos adultos na primavera pode-lhes conferir melhor aptidão, já que a disponibilidade de flores também se encontra reduzida. Uma pequena quantidade de pólen pode ser suficiente para que os indivíduos de pequeno porte sobrevivam ao longo da estação até que os recursos se restabeleçam e a população volte a crescer. Ao contrário, os indivíduos de porte maior (borboletas com maiores comprimentos das asas anteriores) necessitam de mais recursos para sobrevivência e mesmo com a vantagem de possuírem maior capacidade de vôo (cobertura de uma área maior), os recursos podem estar tão escassos e mal distribuídos a ponto de não conferir vantagem às longas buscas e a manutenção do "home range". Talvez não sejam compensadas fisiologicamente pela cobertura de grandes distâncias. Neste caso pequenos pontos onde ainda existem poucos recursos, estes talvez sejam melhores aproveitados pelas borboletas pequenas.

A duração do estágio de pupa assim como a duração até a emergência, variaram de acordo com o período e com a interação entre período e espécie de hospedeira.

As velocidades de desenvolvimento (larval; do estágio de pupa; duração até a

emergência) em geral são maiores no período quente, porém isto não ocorreu com larvas que consomem *P. jileki*. Grupos alimentados sobre essa planta hospedeira durante o período quente (primavera/verão), apresentaram redução na velocidade do desenvolvimento larval e conseqüentemente até a emergência. Em contrapartida as temperaturas mais baixas aceleraram o desenvolvimento larval em imaturos alimentados com *P. jileki*, mas parecem retardar o desenvolvimento durante o estágio de pupa independentemente da planta hospedeira utilizada. Isto é uma indicação da forte influência (em diferentes direções) que a sazonalidade exerce sobre os diferentes estágios. Efeitos causados pelas diferentes concentrações de compostos químicos de defesa e de nutrientes nas folhas ao longo do ano, provavelmente também contribuem para formação destes padrões.

## 5. DISCUSSÃO GERAL

Larvas raramente se deslocam além do seu recurso hospedeiro, que foi selecionado para oviposição pela fêmea (Feeny 1991) e portanto têm uma oportunidade mínima para moverem-se de um recurso para o outro e aperfeiçoar sua situação de desenvolvimento (Bossart & Scriber 1999). No entanto mesmo com esta dependência larval, o comportamento de oviposição materno somado as particularidades de cada estação e da fenologia de cada planta, cria a possibilidade de as larvas apresentarem também um padrão generalista na alimentação sobre um de hospedeiras.

Mesmo sob condições adversas, a plasticidade apresentada por *Heliconius erato phyllis* garante a permanência de sua população no Morro do Voturuá ao longo do ano e possivelmente a colonização de locais com pouca diversidade ou número de hospedeiras. A sazonalidade local criou combinações e interações entre os períodos e as espécies de plantas. Esta situação favoreceu a população mesmo em uma estação onde poucas hospedeiras habituais (*P. capsularis*, preferidas e de melhor desempenho) estavam disponíveis ou ainda quando as hospedeiras disponíveis eram teoricamente de baixa qualidade nutritiva ou impalatáveis (*P. jileki*, *P. edulis* e *P. alata*). O desenvolvimento diferenciado dos estádios larvais intermediários (2º, 3º e 4º) reflete os custos que cada grupo de larvas tem sobre uma determinada planta e sugere a flexibilidade destas quanto a espécie de alimento consumido (maior qualidade → bom desempenho; pior qualidade → baixo desempenho). O quinto estágio demonstra a influência (genética) da capacidade de

detoxificação dessas larvas, que tendem a convergir em tamanho neste estágio final. Portanto os padrões locais de uso apresentados por *H. erato phyllis* envolvem um balanço entre abundância de hospedeiras x sazonalidade x qualidade do alimento larval (relação entre palatabilidade e nutrientes) x desempenho.

Este Heliconiinae pode se comportar como especialista ou generalista dentro do grupo *Passiflora* de acordo com a riqueza e disponibilidade local e com o período sazonal.

O pensamento anterior concorda até certo ponto com a hipótese de Benson (1978) para as comunidades, que aponta regiões Equatoriais (mais estáveis e com maior potencial de recursos) com uma tendência maior para a especialização, ao passo que em direção das regiões temperadas (com maiores instabilidades ao longo do ano) os indivíduos tornam-se mais generalistas. Entretanto esta generalização pode ser limitada pela baixa riqueza de hospedeiras ou pela extrema abundância de uma única espécie de planta em uma região. Esta situação acaba invertendo a tendência do comportamento generalista desta espécie de borboleta, tornando-a novamente uma especialista. É o que ocorreu em dois sítios (Parque Estadual de Itapuã e Estação Experimental de Águas Belas) da região do Rio Grande do Sul onde a hospedeira *Passiflora suberosa* foi muito abundante (Rodrigues e Moreira 2002). Para as regiões onde as comunidades de passifloras não são ricas, deve-se esperar um aumento da generalização das espécies de Heliconiini sobre o uso de hospedeiras. Ainda se a diminuição da diversidade de espécies de hospedeiras for muito grande (restrição), espera-se uma queda na riqueza de Heliconiini e os poucos remanescentes tenderiam novamente a especialização.

As diferentes espécies exigem diferentes recursos que estão disponíveis de tempos em tempos e às vezes ocorrem restrições fisiológicas ao se consumir um alimento alternativo. Estes padrões fenológicos são dirigidos pelas interações entre restrição fisiológica e variações sazonais no ambiente físico (variações na temperatura, fotoperíodo e precipitação) (Morin 1999). As interações garantem a sobrevivência de organismos plásticos ao longo do ano, assim como a coexistência de várias espécies da comunidade local. No entanto as alterações fisiológicas individuais ainda não foram medidas e sugere-se mais estudos sobre o que ocorre com a fisiologia dos indivíduos de acordo com a planta consumida ao longo das estações anuais.

## 6. BIBLIOGRAFIA

- Andrade, C. F. S. & Habib, M. E. M. 1984. Natural occurrence of Baculoviruses in populations of some Heliconiini (Lepidoptera; Nymphalidae) with symptomatological notes. *Rev. Bras. Zool.* 2 (2): 55-62.
- Alexander, A. J. 1961. A study of the biology and behavior of the caterpillars, pupae and emerging butterflies of the Heliconiinae in Trinidad, West Indies. Part I. Some aspects of larval behavior. *Zoologica*: 46 (1):1-25.
- Araújo, A. M. 1980. Estudos genéticos e ecológicos em *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Actas do IV Congresso Latinoamericano de Genética* 2:199-206.
- Barros, H. C. H. & F.S. Zucoloto. 1999. Performance and host preference of *Ascia monuste* (Lepidoptera, Pieridae). *J. Insect Physiol* 45: (1) 7-14.
- Baur, R., M. Haribal, J. A. A. Renwick & E. Städler. 1998. Contact chemoreception related to host selection and oviposition behaviour in the monarch butterfly, *Danaus plexippus*. *Physiol Entomol* 23: (1) 7-19.
- Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3rd edition. Blackwell Science. 1068 pp.
- Benson, W. W. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science* 176:936-939.
- Benson, W. W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution* 32:493-518.
- Benson, W. W., K. S. Brown, & L. E. Gilbert. 1976. Coevolution of plant and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution* 29:659-680.

- Bernays, E. A. 1995. Experience on host-plant selection, pp. 47-64. *In* R. T. Cardé & W. J. Bell (eds.), *Chemical ecology of insects 2*. Chapman & Hall, New York, NY.
- Bernays, E. A. & R. F. Chapman. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York, NY. 312 pp.
- Boggs, C. L. & L. E., Gilbert. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: first evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206:83-84.
- Bossart, J. L. & J. M. Scriber. 1999. Preference variation in the polyphagous tiger swallowtail butterfly (Lepidoptera : Papilionidae). *Environ. Entomol.* 28: (4) 628-637.
- Breedlove, D. E. & P. R. Ehrlich. 1968. Plant-herbivore coevolution: Lupines and lycaenids. *Science* 162:671-672.
- Brooks, J. S., E. H. Williams & P. Feeny. 1996. Quantification of contact oviposition stimulants for black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*, on the leaf surfaces of wild carrot, *Daucus carota*. *J. Chem. Ecol.* 22 (12): 2341-2357.
- Brower, A. V. Z. 1997. The evolution of the ecologically important characters in *Heliconius butterflies* (Lepidoptera: Nymphalidae): a cladistic review. *Zool. J. Linn. Soc.* 119:457-472.
- Brower, L. P. 1984. Chemical defence in butterflies, pp. 109-134. *In* R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (eds.), *The biology of the butterflies*, 1<sup>st</sup> edition; Academic Press, London.
- Brown, K. S. Jr. 1973. *A portfolio of neotropical lepidopterology*. Publicado pelo autor, ORTTOG, Rio de Janeiro.
- Brown, K. S. Jr. 1975. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). *J. Ent. (B.)* 44(3): 201-242, 27 figs., 1 map.

- Brown, K. S. Jr. 1979. Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. 256p. (Dissertação de Livre-Docência).
- Brown, K. S. Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Ann. Rev. Entomol.* 26:427-456.
- Brown, K. S. Jr. 1992. Borboletas da Serra do Japí: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal, pp. 141-186. Em "História natural da Serra do Japí. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil". Organizadora L.P.C. Morellato, Editora UNICAMP/FAPESP, Campinas, SP.
- Brown, K. S., J. R. Trigo, R. B. Francini, A. M. B. Morais & P. C. Motta. 1991. Aposematic insects on toxic host plants: coevolution, colonization, and chemical emancipation. p. 375-402. In: Price, P. W., T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York, John Wiley & Sons.
- Camara, M. D. 1997. A recent host range expansion in *Junonia coenia hubner* (Nymphalidae): oviposition preference, survival, growth, and chemical defense. *Evolution* 51(3): 873-884.
- Cates, R. G. 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous herbivores. *Oecologia* (Berl) 48:319-326.
- Cavin, J. C. & T. J. Bradley. 1988. Adaptation to ingestion of  $\beta$ -carboline alkaloids by Heliconiini butterflies. *J. Insect Physiol.* 34(12):1071-1075.
- Chew, F. S. & J. A. A. Renwick. 1995. Host plant choice in *Pieris* Butterflies. pp. 214-238. In R. T. Cardé & W. J. Bell (eds.), Chemical ecology of insects 2. Chapman & Hall, New York, NY.

- Crane, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to social use of color. *Zoologica* 40(16): 167-196.
- Crane, J. & H. Fleming. 1960. Construction and operation of butterfly insectaries in the tropics. *Zoologica* 38(14): 161-172.
- Dethier, V. G. & W. C. Fuller. 1961. Variation in *Plebejus icarioides* (Lycaenidae). I. Food plant specificity. *Lepid. Soc.* 15:34-42.
- Dunlap-Pianka, H., C. L. Boggs & L. E. Gilbert, 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. *Science* 197: 487-490.
- Emsley, M. G. 1963. A morphological study of imagine Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. *Zoologica*, 48:85-130.
- Emsley, M. G. 1964. The geographical distribution of the color pattern components of *Heliconius erato* e *Heliconius melpomene* with genetical evidence for the systematic relationship between the two species. *Zoologica*, 49:245-286.
- 
- Feeny, P. 1991. Chemical constraints on the evolution of swallowtail butterflies, pp. 315-340. In P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson [eds.], Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley, New York.
- Ferro, V.G. 1998. Criação de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) em condições semi-naturais. Dissertação do Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Francini, R. B. 1989. Biologia e ecologia das borboletas *Actinote* (Lepidoptera, Nymphalidae, Acraeinae) na transição subtropical no sudeste do Brasil. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Francini, R. B. & A. V. L. Freitas 1999. Borboletas da Baixada Santista. URL: <http://www.unisantos.com.br/~metropms/xixova/a.htm>
- Freitas, A. V. L. 1993. Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict ithomiine butterfly (Nymphalidae, Ithomiinae). *J. Lepid. Soc.* 42:87-105.
- Freitas, A. V. L. & P. S. Oliveira. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology* 65: 205-210.
- Gilbert, L. E. 1971. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with a Heliconiine butterfly? *Science* 172: 584-586.
- Gilbert, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies (fat body/nitrogenous compounds/reproductive strategy). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 69:1403-1407.
- Gilbert, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants, pp.210-240. In L. E. Gilbert and P. H. Raven (eds.), *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, TX.
- Howe, H. F. & L.C. Westley 1988. Ecology of herbivory. In: *Ecological relationships of plants and animals*, pp. 58-87. Oxford University Press, New York, New York.
- Janz N. 1998. Sex-linked inheritance of host-plant specialization in a polyphagous butterfly. *Proc. Roy. Soc. Lond. B. Biol.* 265: (1406) 1675-1678.
- Janz, N. & S. Nylin, 1997. The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: A test of the information processing hypothesis. *Proc. Roy. Soc. Lond. B. Biol.* 264: (1382) 701-707.

- Janz, N. & S. Nylin. 1998. Butterflies and plants: A phylogenetic study. *Evolution* 52(2): 486-502.
- Janz, N., S. Nylin, & N. Wedell. 1994. Host plant utilization in the comma butterfly: sources of variation and evolutionary implications. *Oecologia* 99: 132-140.
- Jolivet, P. 1998. Interrelationship between insects and plants. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida 33431. 310 pp.
- Kerpel, M. S. 1999. Aspectos ecológicos e comportamentais envolvidos na seleção da planta hospedeira por *Heliconius erato phyllis* (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE). Porto Alegre, UFRGS. 75p. (Dissertação de mestrado).
- Kuussaari, M., M. Singer & I. Hanski 2000. Local specialization and landscape-level influence on host use in an herbivorous insect. *Ecology* 81: (8) 2177-2187.
- Mallet, J. 1986. Dispersal and gene flow in a butterfly with home range behavior: *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Oecologia* 68:210-217.
- Mallet, J. and N. H. Barton 1989. Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. *Evolution* 43(2):421-431.
- Morin, P. J. 1999. Community Ecology. First Edition, Edit. Blackwell Science Ltda. New Brunswick, New Jersey. 424 pp.
- Mugrabi-Oliveira, E. & G. R. P. Moreira 1996. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Rev. Bras. Zool.* 13 (4):939-953.
- Murawski, D. A. & L. E. Gilbert. 1986. Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: a comparison of *Heliconius* butterflies and hummingbirds. *Oecologia* 68:161-167.

- Nahrstedt, A. & R. H. Davis. 1981. The occurrence of the cyanoglucosides, Linamarin and Lotaustralin, in *Acraea* and *Heliconius* butterflies. *Comp. Biochem. Physiol.* 68(B):575-577.
- Nimer, E. 1972. Climatologia da região sudeste do Brasil. Introdução a climatologia dinâmica. *Rev. Bras. Geogr.* 34: 3-48.
- Nylin, S., N. Janz & N. Wedell. 1996. Oviposition plant preference and offspring performance in the comma butterfly: correlations and conflicts. *Entomologia Exp. Appl.* 80:141-144.
- Oliveira, D. L. & A. M. Araújo. 1992. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera; Nymphalidae). IV. Effective size and variability of the red raylets in natural populations. *Rev. Brasil. Genet.* 15(4):789-799.
- Ohsaki, N. & Y. Sato. 1999. The role of parasitoids in evolution of habitat and larval food plant preference by three *Pieris* butterflies. *Res. Popul. Ecol.* 41: (1) 107-119.
- Pansera, M. C. G. & A. M. Araújo 1983. Distribution and heritability of the red raylets in *Heliconius erato phyllis* (Lepid.; Nymph.). *Heredity* 51:643-652.
- Pianka, E. R. 1994. Evolutionary ecology. 5<sup>th</sup> Edition, Harper Collins Publishers. New York, NY. 486 pp.
- Porter, A. H. 1997. The *Pieris napi bryoniae* hybrid zone at Pont de Nant, Switzerland: broad overlap in the range of suitable host plants. *Ecol. Entomol.* 22: 189-196.
- Preszler, R. W. & P. W. Peter 1988. Host quality and sawfly populations: A New Approach to life table analysis. *Ecology* 69(6): 2012-2020.
- PRODESAN 1969. Estudo da viabilidade do distrito industrial de Santos. 91 pp.

- Ramos, R. R. & A. V. L. Freitas 1999. Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.* 53(1): 11-21.
- Rausher, M. D. 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science* 200: 1071-1073.
- Ricklefs, R. E. 1996. A economia da natureza. Editora Guanabara Koogan S.A. Rio de Janeiro, RJ. 470 pp.
- Ricklefs, R. E & G. L. Miller 2000. Ecology. Fourth edition, W. H. Freeman and Company, New York, NY. 822 pp.
- Ritland, D. B. 1994. Variation in palatability of queen butterflies (*Danaus gilippus*) and Implications, regarding Mimicry. *Ecology* 75(3): 732-746.
- Rodrigues, D. & G. R. P. Moreira. 1999. Feeding preference of *Heliconius erato* (Lep.: Nymphalidae) in relation to leaf age and consequences for larval performance. *J. Lepid. Soc.* 53(3): 108 – 113.
- Rodrigues, D. & G. R. P. Moreira. 2002. Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) and consequences for adult life history. *Braz. J. Biol.* 62(2): 321-332.
- Romanowsky, H. P., R. Gus & A. M. Araújo 1985. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph:). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. *Rev. Bras. Biol.*, 45: 563-569.
- Saalfeld, K. & A. M. Araújo 1981. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). Demography of a natural population. *Rev. Bras. Biol.* 41: 855-860.

- Sacco, J. C. 1980. Passifloráceas. In R. Reitz (ed), Flora Ilustrada Catarinense, Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. 130 pp.
- Santos, E. O. 1965. Cap. 4º - Características climáticas. pp 95-150. In: A Baixada Santista; Aspectos geográficos. Volume 1. As Bases físicas. Editor: Azevedo, A. Editora da Universidade de São Paulo.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy & J. J. A. van Loon. 1998. Host-plant selection: Why insects do not behave normally. pp. 195-225. In L. M. Schoonhoven, T. Jermy & J. J. A van Loon, Insect-Plant Biology, From physiology to evolution. Chapman & Hall, New York.
- Setzer, J. 1949. Contribuição para o estudo do clima do estado de São Paulo. 239 pp. Edit. Escolas Profissionais Salesianas, São Paulo.
- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference, pp. 65-94. In J. R. Miller & T. A. Miller (eds.), Insect-Plant Interactions. Springer-Verlag/NY.
- Singer, M. C., P. R. Ehrlich & L. E. Gilbert. 1971. Butterfly feeding on Lycopsid. *Science* 172:1341-1342.
- Smiley, J. T. 1985. Are chemical barriers necessary for evolution of butterfly-plant association? *Oecologia* 65: 580-583.
- Spencer, K. C. 1988. Chemical mediation of coevolution in the *Passiflora-Heliconius* Interaction, pp 167-240. In K. C. Spencer (ed.), Chemical mediation of coevolution. Academic Press, Inc., San Diego, California.
- Statsoft 1995. Statistica for Windows. Tulsa, Oklahoma, USA.
- Sword, G. A and R. F. Chapman. 1994. Monophagy in a polyphagous grasshopper, *Schistocerca shoshone*. *Entomol. Exp. Appl.* 73: 255-264.

- Turner, J. R. G. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home range behaviour in *Heliconius erato*. *Biotropica* 3:21-31.
- Turner, J. R. G. 1981. Adaptation and evolution in *Heliconius*: A defence of Neo Darwinism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:99-121.
- Trigo, J. R. 2000. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in Neotropical Lepidoptera: Facts, perspectives and caveats. *J. Braz. Chem. Soc.* 11(6): 551-561.
- Tyler, H. A., K. S. Brown JR. & K. H. Wilson. 1994. Swallowtail Butterflies of the Americas. A Study in Biological Dynamics, Ecological Diversity, Biosystematics and Conservation. Gainesville: Scientific Publ. 376pp.
- Ururahy, J. C., J. E. R. Collares, M. M. Santos & R. A. A. Barreto. 1987. Vegetação. In Projeto RADAMBRASIL. Vol. 32. fls. sf 23-24 (Rio de Janeiro e Vitória). Edit. Ministério das Minas e Energia, Brasília, DF.
- van Loon, J. J. A. & L. M. Schoonhoven. 1999. Specialist deterrent chemoreceptors enable *Pieris* caterpillars to discriminate between chemically different deterrents. *Entomol. Exp. Appli.* 91: 29-35.
- Walter, H. 1985. Vegetation of the Earth. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 326 pp.
- Webb, M. R. & A. S. Pullin. 2000. Egg distribution in the large copper butterfly *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae): Host plant versus habitat mediated effects. *Eur. J. Entomol.* 97: (3) 363-367.
- Wiklund, C. 1984. Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparency and abundance of their host plants. *Oecologia*, 63: 23-29.
- Williams, K. S. & Gilbert, L. E. 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science* 212: 467-469.

Zucoloto, F. S. 1988. Qualitative and quantitative competition for food in *Ceratitis capitata* (Diptera Tephritidae). *Rev. Bras. Biol.* 48, 5230-526.