

ELNA MUGRÁBI-OLIVEIRA

**SELEÇÃO DO LOCAL DE OVIPOSIÇÃO POR *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) EM *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae)**

Dissertação apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

CURITIBA  
1996

**SELEÇÃO DO LOCAL DE OVIPOSIÇÃO POR *Heliconius erato phyllis*  
(Fabricius) (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE) EM *Passiflora suberosa*  
Linnaeus (PASSIFLORACEAE)**

**ELNA MUGRÁBI-OLIVEIRA**

**Banca examinadora**

---

**Dr. Gilson R. P. Moreira**

---

**Dr. Aldo M. Araújo**

---

**Dr. Olaf H. H. Mielke**

**Curitiba - Paraná  
1996**

**À TERRA NATAL: RONDÔNIA**  
Que a Mata não pague pela nobreza que tem

## SUMÁRIO

Dedicatória	iii
Agradecimentos	vi
Lista de figuras	viii
Resumo	x
Abstract	xii
Capítulo um:        Introdução	1
Capítulo dois:     Importância da região apical e tamanho do ramo	
2.1. Introdução	14
2.2. Material e Métodos	16
2.2.1. Avaliação na população em campo	16
2.2.2. Testes em Insetário	20
2.2.2.1. Delineamento experimental	22
2.2.2.2. Efeito da presença da região apical	25
2.2.2.3. Efeito do tamanho do ramo	25
2.2.2.4. Análise dos dados	27
2.3. Resultados	27
2.3.1. Caracterização da população em campo	27
2.3.2. Importância da presença da região apical	29
2.3.3. Importância do tamanho do ramo	34
2.4. Discussão	43
2.5. Referências bibliográficas	47
Capítulo três:     Efeito da presença de coespecíficos e da densidade de ramos	
3.1. Introdução	51
3.2. Material e Métodos	52
3.2.1. Avaliação na população em campo	52
3.2.2. Testes em insetários	53

3.2.2.1. Efeito da presença de coespecíficos	54
3.2.2.2. Efeito da densidade de ramos	55
3.3. Resultados	57
3.3.1. Efeito da presença de coespecíficos	57
3.3.2. Efeito da densidade de ramos	58
3.4. Discussão	62
3.5. Referências bibliográficas	65
Capítulo quatro: Conclusões	69
Apêndice A: Perfil diário de oviposição de <i>Heliconius erato phyllis</i>	72
Apêndice B: Dados de campo	75
Apêndice C: Dados de insetário	79

## **AGRADECIMENTOS**

Ao professor Gilson R. P. Moreira por sua orientação efetiva em todas as etapas deste trabalho, por sua dedicação e amizade. À sua família, que generosamente me hospedou nos meses antecedentes à fase experimental.

Ao Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul que me acolheu indistintamente, possibilitando-me fazer uso dos recursos disponíveis.

À Secretaria de Agricultura Do estado do Rio Grande do Sul, por ter cedido a Estação Experimental de Águas Belas para a realização dos experimentos de campo.

Em especial gostaria de agradecer ao Professor Aldo M. de Araújo, pela ajuda inicial quanto à criação dos heliconíneos em insetário e pelo incentivo, sem o qual tudo tornar-se-ia mais difícil.

À professora Miriam Becker pelo auxílio na idealização dos experimentos de campo. Ao professor Feliciano Flores por ter permitido a utilização de aparelhos de área foliar e do luxímetro. Ao biólogo Armando Molina Divan Jr. por seu auxílio na utilização dos mesmos. À colega Simone Rossetto do Departamento de Bioquímica, pela realização das liofilizações dos espécimes. À professora Lígia Krause pela concessão de espaço físico, utilizado para a construção de um dos insetários.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação da Universidade Federal do Paraná, Olaf Mielke pela concessão de bibliografias e esclarecimentos sistemáticos;

Cláudio J. B. de Carvalho e Lúcia Massutti de Almeida pelas palavras de incentivo motivando-me à conclusão deste trabalho.

Às secretárias do Departamento de Zoologia da UFRGS, Rosemar Gonçalves, Morávia Dalmaso e Tereza O. Ferreira pelos serviços prestados.

A todos os colegas, do âmbito acadêmico e pessoal, que de uma maneira ou de outra, recomfortaram-me com palavras e gestos animadores tão necessários nos diversos momentos de exaustão. Em especial agradeço à colega Claudia M. L. Ferreira que embora atribulada com sua própria dissertação, em nenhum momento negou-me ajuda na utilização do micro-computador e na leitura dos manuscritos.

Aos colegas da Pós-Graduação do Paraná, em especial à Heverly Guinossi, Milena Sade, Silvia Tozoni e Fernando Mendonça, pela força mútua. À Roseana Brumana do Nascimento que através de suas cartas amáveis, muitas vezes ajudaram-me a enfrentar a saudade, remetendo-me à continuidade do meu estudo.

Por fim, e não menos importante, quero agradecer aos meus pais, Francisco Oliveira e Carmem Mugarábi Oliveira, pela ajuda financeira e sobretudo, por terem suportado minha distância em função de uma idealização pessoal.

Ao conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudo concedida.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 2.1. Croqui da área de estudo\_\_\_\_\_17
- Figura 2.2. Ramos de *P. suberosa*\_\_\_\_\_19
- Figura 2.3. Insetários 1 e 2, utilizados na execução dos experimentos\_\_\_\_\_21
- Figura 2.4. Planta de *P. suberosa* utilizada nos experimentos, com ramo de dez folhas terminais, orientado sobre suporte de madeira e arame\_\_\_\_\_23
- Figura 2.5. Representação esquemática dos ramos de *P. suberosa*, correspondentes aos tratamentos avaliados quanto ao efeito da presença da região apical\_\_\_\_\_26
- Figura 2.6. Representação esquemática dos ramos de *P. suberosa* correspondentes aos tratamentos avaliados quanto ao efeito do tamanho do ramo\_\_\_\_\_28
- Figura 2.7. Freqüência de ramos com a região apical intacta na população de *P. suberosa*\_\_\_\_\_30
- Figura 2.8. Freqüência de ramos em estágio reprodutivo na população de *P. suberosa*\_\_\_\_\_31
- Figura 2.9. Porção do ramo *P. suberosa* utilizado para oviposição por *H. erato phyllis* em condições de campo\_\_\_\_\_32



- Figura 2.10. Intensidade de oviposição de *H. erato phyllis* em relação à presença da região apical do ramo de *P. suberosa*, nos testes de escolha simultânea (A) e em sequência (B), em condições de insetário \_\_\_\_\_ 33
- Figura 2.11. Variação na área foliar dos ramos na população de *P. suberosa* \_\_\_\_ 36
- Figura 2.12. Variação no número de folhas por ramo na população de *P. suberosa* \_\_\_\_\_ 38
- Figura 2.13. Variação no comprimento dos ramos na população de *P. suberosa* \_\_\_\_\_ 41
- Figura 2.14. Intensidade de oviposição de *H. erato phyllis* em relação ao tamanho do ramo de *P. suberosa*, nos testes de escolha simultânea e em sequência, em condições de insetário \_\_\_\_\_ 42
- Figura 3.1. Coespecíficos de *H. erato phyllis* sobre ramos de *P. suberosa* \_\_\_\_\_ 56
- Figura 3.2. Intensidade de oviposição de *H. erato phyllis* em relação à presença de coespecíficos liofilizados sobre ramos de *P. suberosa*, com base em testes de escolha simultânea e em sequência, realizados em insetário \_\_\_\_\_ 59
- Figura 3.3. Variação na densidade de ovos de *H. erato phyllis* depositados por ramo de *P. suberosa*, em relação ao número de ramos disponíveis para a oviposição \_\_\_\_\_ 60
- Figura 3.4. Variação na taxa de oviposição diária de *H. erato phyllis* em relação ao número de ramos de *P. suberosa* disponível para a oviposição \_\_\_\_\_ 61

## RESUMO

Avaliou-se a preferência de oviposição por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) em relação ao nível de dano da região apical dos ramos, tamanho, presença de coespecíficos e densidade de plantas de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae).

Em campo, a variação na oviposição frente a tais parâmetros foi estimada em uma população de *P. suberosa* da Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, Rio Grande do Sul, a intervalos de 45 dias, no período de novembro de 1994 a maio de 1995.

Para a avaliação do efeito do nível de dano da região apical, tamanho do ramo e presença de coespecíficos sobre a intensidade de oviposição, conduziu-se testes de escolha sequencial e simultânea, utilizando-se plantas cultivadas em vasos (20 repetições/ tratamento). Os experimentos foram desenvolvidos em dois insetários, localizado nas dependências do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre. Fêmeas coletadas em campo e mantidas em insetário, foram utilizadas nos experimentos. Quanto ao efeito da região apical, os tratamentos foram: ramos com 10 folhas e com a região apical; ramos sem folhas e com a região apical e ramos com 10 folhas e sem a região apical. Para o efeito do tamanho, foram avaliados os seguintes tratamentos: ramos grandes, com 10 folhas (40cm); médios, com 7 folhas (30cm); pequenos, com 3 folhas (15cm). Para testar o efeito da presença de coespecíficos sobre a oviposição, utilizou-se de mímicos de *H. erato phyllis* (espécimes liofilizados). Estes foram depositados sobre ramos de *P. suberosa*, contidos em

garrafas plásticas com água. Os testes de escolha sequencial e simultânea correspondentes, foram compostos dos seguintes tratamentos (15 repetições): ramos sem coespecíficos, com ovos, com larvas de 1º ínstar, com larvas de 5º ínstar e com macerado mais adesivo (controle). O efeito da densidade de ramos sobre a oviposição foi avaliado em insetário; três fêmeas foram testadas conjuntamente (dez repetições), nas densidades de 1, 5, 10, 15, 20 e 25 ramos de *P. suberosa*.

Em campo, todas as posturas foram efetuadas na região apical. Em insetário, não houve oviposição nos ramos desprovidos de região apical, e aqueles com folhas, além da região apical, foram preferidos. Ao início da estação em campo, as fêmeas selecionaram os ramos de maior tamanho e, ao final, os menores, supostamente dado à danificação da região apical ou estágio reprodutivo dos ramos maiores. Em insetário, houve preferência para oviposição nos ramos de maior tamanho. Todas as posturas coletadas em campo foram efetuadas isoladamente e, nos testes de insetário, a oviposição ocorreu preferencialmente nos ramos desprovidos de coespecíficos. A taxa de oviposição foi reduzida pelo decréscimo do número de ramos oferecidos. A densidade de ovos por ramo decresceu progressivamente com o aumento do número de ramos disponíveis.

Dessa forma, os resultados demonstraram que *H. erato phyllis* oviposita preferencialmente sobre ramos de *P. suberosa* intactos, de maior tamanho, desprovidos de coespecíficos, e que quando estes se encontram em baixa densidade populacional, a taxa de oviposição diária é reduzida. As consequências de comportamento seletivo de oviposição de *H. erato phyllis* são discutidas do ponto de vista do sucesso do estágio de larva e competição intraespecífica.

## ABSTRACT

Oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) was studied when size and density, damage and presence of conspecific on shoots were variable in a natural population of *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae), and through sequential and simultaneous choice experiments performed under insectary conditions. Field studies were conducted with a *P. suberosa* population of Águas Belas Experimental Station, Viamão County, RS. Samples were taken at 45-day intervals (n=50) from November 1, 1994 to May 1, 1995. Experiments were carried out in two outdoor screened insectaries, located at the Zoology Department of Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Field collected females, maintained in an additional insectary were used in the tests.

Sequential and simultaneous choice tests were performed to evaluate effects of size, damage on terminal buds and presence of conspecific on shoots upon choice made by ovipositing females. Potted plants were used in the experiments, and the number of replicates was twenty for all tests. Three shoot types (treatments) were used to evaluate effects related to presence of terminal buds: 1) with ten leaves and terminal bud; 2) with leaves removed and terminal bud kept; 3) with ten leaves and terminal bud cut out. Three treatments were also used to test shoot size effects: 1) large - 40 cm long shoots, with ten leaves; 2) medium - 30 cm long shoots, with seven leaves; 3) small - 15 cm long shoots, with three leaves. Freeze dried, water colour painted eggs and larvae were used as mimics for testing presence of conspecific effects on oviposition site selection. The corresponding treatments were as follows: 1) egg; 2) first instar larva; 3) five instar larva; 4) macerate larva and glue (control); 5) shoot without conspecific. For determining effects of shoot density on *H. erato phyllis* oviposition, groups of three females were individualized with 1, 5, 10,

15, 20 and 25 shoots of *P. suberosa*, and daily oviposition rates determined (ten replicates for each shoot density).

Eggs were always laid on the terminal portion of *P. suberosa* shoots in the field. Females showed oviposition preference for the undamaged and largest shoots under insectary conditions. Females rejected to lay eggs on shoots from which the terminal bud was removed. They preferred to ovipositing on shoots from which leaves were removed and the terminal bud maintained to those where leaves were kept but the terminal bud was cut out. Females preferred to lay eggs on large to short intact shoots in both sequential and simultaneous choice tests. They oviposited preferentially on shoots with the greatest leaf area when most plants were intact in the field during early spring. Later in fall, when mostly large, old shoots were damaged or in a reproductive stage, oviposition intensity was high on the shortest, youngest shoots of *P. suberosa*. Females always laid isolated eggs in the field. They laid more eggs on intact shoots without conspecifics than on those with egg and first instar mimics in both simultaneous and sequential choice trials. Number of eggs laid per shoot decreased exponentially with an increase in shoot density. On the contrary, daily oviposition rates (eggs/female/day) increased with an increase in shoot density, and levelled off when the number of shoots available for oviposition was greater than potential fecundity of females.

Thus, it was inferred from the results that *H. erato phyllis* females oviposit selectively on intact, large shoots of *P. suberosa*. Also, that they assess egg and larval load and prefer to lay eggs on shoots that are free from conspecifics. In addition, they are able to recognize plant availability and are unwilling to lay more than one egg per shoot even when host availability is scarce, as judged by reduction in daily oviposition rates under low host plant densities. The consequences of laying isolated eggs on intact, large shoots of *P. suberosa* are discussed from the view point of larval performance and intraspecific competition in the larval stage of *H. erato phyllis*.

## CAPÍTULO UM

### INTRODUÇÃO

As borboletas da família Nymphalidae, tribo Heliconiini apresentam, na sua grande maioria, distribuição neotropical, alcançando maior diversidade na Bacia Amazônica peruana e brasileira. A tribo apresenta aproximadamente 77 espécies, incluindo inúmeras subespécies (DeVRIES, 1987). São componentes característicos de todos os micro-habitats das matas neotropicais, sendo frequentemente encontrados em ambiente ensolarados e matas secundárias.

EMSLEY (1963, 1965) descreveu os aspectos básicos da morfologia, biologia e distribuição dos heliconíneos, o que foi complementado em relação à fauna brasileira principalmente por BROWN (1972, 1973, 1976), BROWN & MIELKE (1972) e BROWN & BENSON (1975). BENSON *et al* (1991), BROWN (1981) e GILBERT (1991), que revisam amplamente aspectos taxonômicos, biogeográficos, ecológicos e evolutivos de *Heliconius*, comparando-o com os demais gêneros da tribo Heliconiini.

O desenvolvimento de determinados hábitos pelos adultos das espécies de *Heliconius* as diferenciam grandemente dos demais lepidópteros. A alimentação dessas borboletas é provida de pólen, além do néctar. Na América Central, a principal fonte de pólen encontra-se em Curcubitaceae (gêneros *Psiguria* e *Gurania*). Tais plantas são relativamente raras e encontram-se presentes em ambientes preservados das matas tropicais, com as quais os adultos de *Heliconius* apresentam uma estreita inter-relação, e são tidos como polinizadores efetivos (GILBERT, 1991). Plantas de *Lantana camara* (Verbenaceae), dentre outras,

também são frequentemente utilizadas como fonte de pólen, principalmente quando em ambientes alterados. Em algumas localidades do Rio Grande do Sul, as populações destes insetos alimentam-se com frequência de *Calliandra tweediei* (Leguminosae), *Ruellia* sp. (Acanthaceae) e *Lantana camara* (Verbenaceae) (ROMANOWSKY *et al.* 1985).

GILBERT (1972) e DUNLAP-PIANKA *et al.* (1977) demonstraram que a alimentação à base de pólen permite maximizar a taxa de oviposição ao longo do período reprodutivo dos adultos, estando os aminoácidos absorvidos diretamente relacionados à produção de ovos. Estes autores verificaram que em *H. Charitonia* (Linnaeus), cuja dieta é à base de pólen, há formação de novos oócitos ao longo de toda a vida da fêmea. Já para *Dryas iulia alcionea* (Cramer), espécie que se alimenta exclusivamente de néctar, a produção de oócitos decresce mais precocemente. Conforme BOGGS & GILBERT (1979), os aminoácidos do pólen são incorporados pelos espermatóforos dos machos, os quais, uma vez repassados para a fêmea através da cópula, são utilizados também como fonte nutritiva. DUNLAP-PIANKA *et al.* (1977) fazem inferências de que o suprimento de aminoácidos pode não somente manter a oogênese em altos níveis de atividade, como também contribui diretamente para o vigor e longevidade reprodutiva. Dessa forma, ainda pelo uso do pólen como alimento, algumas espécies do gênero supostamente podem viver por diversos meses em condições naturais.

GILBERT (1991) atribui alguns aspectos básicos à incorporação da dieta de pólen para o gênero *Heliconius*, como o aumento da cianogênese no adulto a partir da sintetização de glicosídeos cianogênicos. Estes encontram-se estocados tanto nos tecidos das larvas quanto nos adultos de *Heliconius*. Em ambos os casos, estes

compostos são manufacturados a partir de aminoácidos precursores (NATHRSTEDT & DAVIS, 1983; SPENCER, 1988). A alimentação com pólen e o alto grau de toxicidade do adulto estaria, então, relacionado à elevada longevidade deste e à redução do estágio larval; diminuindo, dessa forma, a exposição da larva à predação. A coleta de pólen é relativamente demorada (*Heliconius erato* pode permanecer até 10 minutos coletando pólen em um único capítulo de *Lantana camara*), exigindo que o adulto permaneça mais tempo na flor do que aquelas espécies coletoras de néctar (GILBERT, 1972). Segundo GILBERT (1991), esse mecanismo somente poderia ter evoluído em associação à crescente impalatabilidade dos adultos e aposematismo.

Outro aspecto da biologia de *Heliconius*, distinto dos demais lepidópteros, é o hábito semi-gregário apresentado pelos adultos, tanto machos quanto fêmeas. Tais agregações são comumente designadas de “dormitórios”, podendo congregam diversas gerações, e envolver mais de uma espécie do anel mimético. YOUNG & CAROLAN (1976) e TURNER (1971) verificaram que os indivíduos tornam-se fiéis aos “dormitórios” por vários meses, registrando uma maior fidelidade para as fêmeas. Ocorre a “transmissão cultural” da informação, onde os adultos de pouca idade podem aprender como localizar tanto as plantas hospedeiras quanto as produtoras de pólen, seguindo as borboletas mais velhas, após a saída dos dormitórios (GILBERT, 1975).

As populações naturais de *Heliconius* são geralmente de tamanho pequeno, apresentando área de vida restrita, sendo considerados insetos sedentários naqueles habitats aonde prevalecem condições favoráveis, podendo haver sobreposição de gerações (ARAÚJO, A.M., UFRGS, dados não publicados, YOUNG



& CAROLAN, 1976; TURNER, 1971). GILBERT (1975) comenta que, tanto os machos quanto as fêmeas de *Heliconius*, apresentam uma rota periódica previsível ao longo do dia, alocando tempo para as atividades de alimentação, corte, oviposição e agregações noturnas.

Os machos de várias espécies do gênero *Heliconius* fertilizam as fêmeas logo após a emergência, muitas vezes ainda em estágio de pupa GILBERT (1976). Este mesmo autor realizou cruzamentos entre várias raças de *Heliconius erato* (Linnaeus) e verificou que as fêmeas das subespécies apresentavam diferentes odores, sintetizados por glândulas abdominais, originalmente produzido pelos machos e transferidas durante o acasalamento. O odor é sugerido como um “anti-afrodisíaco”, o qual atuaria desencorajando outros machos a acasalarem-se com aquelas fêmeas já copuladas. Segundo GILBERT (1976), esse mecanismo atuaria como um “cinto de castidade químico” o qual estaria envolvido com a aparente monogamia citada para esta espécie (EHRlich & EHRlich, 1978). Ao analisar esse sistema de acasalamento, no contexto da seleção sexual, THORNHILL & ALCOCK (1983) sugerem que os machos teriam ganho a “batalha” da competição intra-sexual, através da produção do “anti-afrodisíaco químico” e com o repasse deste para as fêmeas durante a cópula, tornando-as assim, refratárias sexualmente.

As larvas dos heliconíneos alimentam-se quase que unicamente de plantas da família Passifloraceae. Devido a isso, são amplamente conhecidas como as borboletas do maracujá.

A família Passifloraceae é diversificada quanto a forma, variando de arbustos a lianas herbáceas. Algumas são providas de gavinhas, em geral axilares (as vezes modificadas em espinhos); folhas alternadas, muito raramente opostas,

simples ou compostas, geralmente pecioladas e com ou sem glândulas peciolares; estípulas caducas, ou persistentes, de forma e tamanho variável. Ao todo apresenta 12 gêneros, com cerca de 600 espécies, sendo que o maior número destas ocorre nas Américas. No Brasil foram registradas 111 espécies, distribuídas dentre os gêneros: *Mitostemma*, ocorrendo nos Estados do Mato Grosso, Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul; *Dilkea*, presente no Amazonas e Pará, e *Passiflora*, distribuído por todo o país. O gênero *Passiflora* é o mais numeroso da família, com cerca de 400 espécies, das quais aproximadamente 370 ocorrem somente nas Américas, compreendidas entre 22 subgêneros (SACCO, 1980).

O subgênero *Astrophea* é considerado o mais ancestral, sendo composto por espécies de grande porte, com elevada biomassa de folhas, distribuídas geralmente no dossel das florestas. O subgênero *Granadilla* contém representantes tipicamente robustos, de crescimento rápido, apresentando-se tanto no interior de florestas primárias, quanto em ambientes alterados, sendo considerado também ancestral. As espécies do subgênero *Plectostemma* constituem-se de plantas delicadas, com pequena biomassa e normalmente associadas a ambientes alterados e com alta umidade. Este subgênero é considerado o mais derivado do grupo (KILLIP *apud* BENSON *et al.*, 1976).

BENSON *et al.* (1976) re-examinaram as características morfológicas e o posicionamento taxonômico das espécies, tanto da tribo Heliconiini quanto em Passifloraceae. Com base na análise resultante sugeriram uma evolução paralela entre os dois grupos, onde aqueles gêneros considerados mais ancestrais dentre os Heliconiini, foram associados às espécies de Passifloraceae também ancestrais (subgêneros *Astrophea* e *Granadilla*). As borboletas de irradiação mais avançada,

foram associados às passifloras consideradas mais derivadas (subgênero *Plectostemma*).

Em adição, BENSON *et al.* (1976) subdividiram o gênero *Heliconius*, considerado o mais avançado, em duas irradiações evolutivas. A primeira irradiação (A) é composta pelos grupos “silvaniforme”, “transição” e “melpomeneforme”, os quais utilizam-se principalmente das plantas hospedeiras componentes do subgênero *Granadilla*. A irradiação (B), formada pelos grupos “charitonia” e “erato”, estão associadas ao subgênero *Plectostemma*. Como exceção, os grupos “sara” “sapho”, também representantes da irradiação (B), utilizam-se de passifloráceas ancestrais, pertencente ao subgênero *Astrophea*.

A principal característica química da família Passifloraceae é a presença de glicosídeos cianogênicos, os quais funcionam como deterrentes à ação de herbívoros. As passifloráceas constituem-se num dos grupos de plantas que possui a maior diversidade de compostos cianogênicos (SPENCER, 1988). A seleção realizada pelos insetos herbívoros supostamente promovem a diversificação dos compostos químicos secundários de suas plantas hospedeiras (EHRlich & RAVEN, 1965). Segundo SPENCER (1988), a distribuição dos heliconíneos nos diferentes subgêneros de Passifloraceae deve ter sido intimamente determinada pelos diferentes compostos cianogênicos da planta. Entretanto, SMILEY (1985a) apresenta evidências de que a existência de correlação entre *Passiflora* e *Heliconius*, não pode ser justificada apenas pela mediação química. As espécies de *Heliconius* respondem à pressão de seleção, especializando-se nas diferentes espécies de planta, provavelmente, como resultado da competição pelo alimento o

qual é relativamente raro ou difícil de ser localizado (BENSON, 1978; SPENCER 1988).

As Passifloraceae apresenta diversos mecanismos de defesa contra a herbivoria praticada pelos heliconíneos (BENSON *et al.*, 1976; TURNER, 1981; BROWN, 1981; GILBERT, 1991). Muitas espécies produzem, além dos glicosídeos cianogênicos, outras substâncias tóxicas, como saponinas e alcalóides (SPENCER, 1988). Por exemplo, *P. lonchocarpa* e *P. foetida* exalam um forte e desagradável odor, afastando as fêmeas, evitando supostamente dessa forma, a oviposição (BENSON *et al.*, 1976). O surgimento de estruturas próprias da planta, semelhantes a ovos de *Heliconius*, atuam na redução de oviposição, uma vez que as fêmeas evitam ovipositar na presença de ovos de co-específicos sobre a planta hospedeira (BENSON, *et al.*, 1976). Assim, *P. cyanea* apresenta projeções nas estípulas, semelhantes aos ovos de *Heliconius*, tanto em forma quanto em cor (WILLIAMS. & GILBERT, 1981). *P. gracilima* produz pequenas flores amarelas nos meristemas, que caem espontaneamente quando atingem o diâmetro de um milímetro, sugerindo ser mais uma estratégia da planta para com seus herbívoros (BENSON *et al.*, 1976). Ocorre também defesa mecânica, como em *P. adenopoda*, que apresenta tricomas nas folhas capazes de perfurar a cutícula levando à morte das larvas de *Heliconius Melpomene* (Linnaeus) (GILBERT, 1971). Existe uma variação muito grande com relação à forma das folhas, entre e dentre espécies de *Passiflora*, o que supostamente oculta tais plantas na vegetação, dificultando assim a localização destas por parte da fêmea dos heliconíneos. Esta estratégia torna-se eficiente uma vez que as borboletas selecionam suas plantas hospedeiras principalmente através de atributos visuais (GILBERT, 1982, 1991). Muitas espécies de passifloráceas

apresentam nectários extra-florais, os quais são reponsáveis pela produção de substâncias açucaradas capazes de atrair um grande número de formigas, predadores naturais de ovos e larvas de estágios iniciais dos heliconíneos (SMILEY, 1985b, 1986).

Os heliconíneos, por sua vez, desenvolveram outras estratégias contra as defesas das passifloráceas conjuntamente ao desenvolvimento da visão e a habilidade de memorização (SWIHART, 1971; BENSON *et al.*, 1976). Algumas espécies, como exemplo *Agraulis vanillae* (Linnaeus) e *Dryas iulia* (Fabricius), colocam seus ovos em plantas adjacentes às plantas hospedeiras e muitas vezes em galhos secos, reduzindo assim presumidamente as perdas pela predação (BENSON *et al.*, 1976). As defesas físicas das plantas nem sempre são eficientes contra ação desses herbívoros. Por exemplo, os estágios larvais iniciais de *Dione moneta*, caminham entre os tricomas de *P. adenopoda* e quando essas larvas atingem tamanhos maiores, alimentam-se somente entre as nervuras da planta (BENSON *et al.*, 1976).

Segundo BENSON (1978), a especialização na utilização de uma dada espécie de planta hospedeira neste grupo de borboletas pode ser atribuída a fatores genéticos e fisiológicos inerentes às larvas, resultantes de uma competição intra e interespecífica (BENSON 1978). Com base na seleção realizada pela fêmea, este autor estabeleceu cinco diferentes táticas de alimentação larval, a seguir: 1) larvas solitárias que se alimentam de tecidos jovens, compreendendo os grupos "silvaniforme", "transicional", "melpomene", "erato" e "charitonia"; 2) larvas que se alimentam em grupo, de tecidos jovens (grupos: "xanthocles", "wallacei", "sara" e "sapho", espécies de *Dione*); 3) larvas que se alimentam de forma agrupada, de

meristemáticos (*Dione juno*, *Heliconius (Laparus) doris* e *Heliconius (Neruda) spp.*); 4) larvas de hábito solitário, que se alimentam de folhas velhas (grupos “avançados” de *Eueides* e a maioria dos gêneros “primitivos”); 5) larvas que se alimentam em grupo, de folhas velhas (espécies ancestrais de *Eueides* “primitiva”).

Os grupos de heliconíneos que se alimentam do subgênero *Plectostemma* são considerados mais especializados que os demais grupos, quanto à seleção do local de oviposição. *Heliconius erato phyllis* (Fabricius), subespécie que ocorre da região amazônica até os limites do sul do Brasil e norte do Uruguai e Argentina, situa-se em tal grupo e tem sido investigada quanto à utilização das plantas de passifloráceas hospedeira em trabalhos recentes. MENNA-BARRETO & ARAÚJO (1985) e PÉRICO & ARAÚJO (1991) determinaram a preferência de *H. erato phyllis* utilizando nove espécies de *Passiflora* (subgênero *Plectostemma*: *P. suberosa*, *misera*, *capsularis*, subgênero *Granadilla*: *P. Alata*, *edulis*, *caerulea*, *tenuifila*, *actinia* e *elegans*). Tais estudos confirmaram a preferência pela oviposição em espécies do subgênero *Plectostemma*, associada a um maior desempenho do estágio de larvas.

LOPES (1991) avaliou em uma população natural de *H. erato phyllis* os possíveis fatores que influenciam a escolha das plantas hospedeiras e verificou que por ocasião da oviposição as fêmeas são capazes de discriminar tanto espécies de passifloráceas quanto particularidades da própria planta, como por exemplo a presença e grau de desenvolvimento do meristema apical.

O presente estudo é parte de um projeto mais abrangente sobre a biologia reprodutiva de *H. erato phyllis*, e tem como objetivo, avaliar a influência da presença da região apical, tamanho, presença de coespecíficos, bem como, do efeito da abundância relativa dos ramos de *P. suberosa* sobre a frequência de oviposição,

com base em amostragens realizadas em uma população natural e através de testes de escolha efetuados em insetários.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATES, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. Trans. Linn. Soc. London 23:495-566.
- BENSON, W. W. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Lepidoptera). Amer. Natur. 105: 213-226.
- BENSON, W. W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution 32: 493-518.
- BENSON, W. W.; BROWN, K. S, Jr. & GILBERT, L. E. 1976. Coevolution of plant and herbivores: passion flower butterflies. Evolution 29: 659-680.
- BOGGS, C. L. & GILBERT, L.E. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: first evidence for transfer of nutrients at mating. Science 206: 83-84.
- BROWN , K. S, Jr. 1972. The Heliconians of Brazil. Part III. Ecology and biology of *Heliconius nattereri*, a key primitive species near extinction, and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eueides*. Zoologica 57: 41-69.
- BROWN, K. S, Jr. 1973. The Heliconians fo Brazil. Part V. Three new subspecies from Mato Grosso and Rondônia. Bull. Allyn Mus. 13: 1-19.
- BROWN, K. S, Jr. 1976. An illustrated key to the silvaniform *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) with descriptions of new subspecies. Trans. Amer. Entomol. Soc. 102:373-484.
- BROWN, K. S, Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. Ann. Rev. Entomol. 26:427-456.

- BROWN , K. S, Jr. & BENSON, W. W. 1975. The Heliconians fo Brazil. Part VI. Aspects of the biology and ecology of *Heliconius demeter*, with description of four new subspecies. Bull. Allyn Mus. 26: 1-19.
- BROWN K. S, Jr. & MIELKE, O. H. H. 1972. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. Zoologica 57:1-40.
- DeVRIES, P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton University Press, New Jersey.
- DUNLAP-PIANKA, H. L; BOGGS, C. L. & GILBERT, L. E. 1977. Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. Science 197: 487-490.
- EHRlich, A. R. & EHRlich, P. R. 1978. Reproductive strategies in the butterflies. I. Mating frequency, plugging, and egg number. J. Kans. Entomol. Soc. 51: 666-697.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- EMSLEY, M. G. 1963. A morphological study of imagine Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. Zoologica 48: 85-130.
- EMSLEY, M. G. 1965. Speciation in *Heliconius* (Lep., Nymphalidae): morphology and geographic distribution. Zoologica 50: 191-254.
- GILBERT, L. E. 1971. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? Science 172: 585-586.
- GILBERT, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. Proc. Nat. Acad. Sci. Philadelphia 69: 1403 - 1407.
- GILBERT, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. *In*: Gilbert, L. E. & Raven, P. H., ed. Coevolution of animals and plants. Univ. of Texas Press, Austin, 1975, p. 210 - 240.



- GILBERT, L. E. 1976. Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac? Science 193: 419-420.
- GILBERT, L. E. 1982. The coevolution of a butterfly and a vine. Sci. Amer. 247: 110-121.
- GILBERT, L. E. 1991. Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: pattern, process and problems. pp. 403 - 427 *In*: Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W. (Eds.) Plant - animal interações: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley and Sons, New York
- LOPES, F.S. 1991. Padrões sazonais e evolução do uso de plantas hospedeiras de larvas por *Heliconius erato phyllis* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae) na Serra do Japi, São Paulo. Tese de doutorado, não publicada, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 119p.
- MENNA-BARRETO, Y. & ARAÚJO, A.M. 1985. Evidence for host plant preferences in *Heliconius erato phyllis* from southern Brazil (Nymphalidae). J. Res. Lepid. 24: 41-46.
- NAHRSTEDT, A. & DAVIS, R. H. 1983. Occurrence, variation and biosynthesis of the cyanogenic glycosides linamarin and lotaustralin in species of the *Heliconius* (Insecta: Lepidoptera). Comp. Biochem. Physiol. 75: 65-73.
- PERICO, E. & ARAÚJO, A.M. 1991. Suitability of host plants (Passifloraceae) and their acceptableness by *Heliconius erato* and *Dryas iulia* (Lepidoptera; Nymphalidae). Evol. Biol. 5:59-74.
- ROMANOWSKY, H. P.; GUS, R. & ARAÚJO, A. M., 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. Brasil. Biol. 45(4): 563-569.
- SACCO, J. C. 1980. Flora ilustrada catarinense. Parte 1: As plantas. Fascículo: Solanáceas. Planejada e editada por P. R. Reitz. Itajaí, 130p.

- SMILEY, J. T. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. Science 201: 745-747.
- SMILEY, J. T. 1985a. Are chemical barriers necessary for evolution of butterfly-plant associations? Oecologia 65:580-583.
- SMILEY, J. T. 1985b. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. Ecology 66: 845-849.
- SMILEY, J. T. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. Ecology 67: 516-521.
- 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.
- SWIHART, C. A. 1971. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. Anim. Behav. 19: 156-164.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press.
- 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 defense of neodarwinism. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 99-121.
- WILLIAMS, K. S. & GILBERT, L. E. 1981. Insect as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. Science 212: 467-469.
- YOUNG, A. M. & CAROLAN, M. E. 1976. Daily instability of communal roosting in the neotropical butterfly *Heliconius charitonius*. J Kans. Ent. Soc. 49: 346-359.

## **CAPÍTULO DOIS**

### **IMPORTÂNCIA DA REGIÃO APICAL E TAMANHO DO RAMO**

#### **2.1. INTRODUÇÃO**

Diversas características das plantas reconhecidamente influenciam o comportamento dos insetos no que tange a preferência do local para a oviposição. A variação tanto nos atributos inter quanto intra-específicos da planta, pode desempenhar um papel importante na sua aceitação ou não como hospedeiro por um dado inseto. Dessa forma, os insetos oligófagos geralmente apresentam preferência inter-específica, embora diversas espécies de plantas possam ser utilizadas como hospedeiro (WIKLUND, 1981; SINGER, 1986). A escolha é também influenciada pela variação individual na população da espécie de planta hospedeira (JONES, 1991), tanto quanto, ou mesmo em maior grau do que àquelas de natureza inter-específica. Para os insetos com hábito alimentar especializado, por exemplo aqueles que consomem somente um dado tecido, parte ou categoria fenológica de planta, os atributos intra-específicos geralmente se sobrepõem aos inter-específicos, em termos de importância na escolha da espécie de planta hospedeira para a oviposição (CATES, 1980; LEWIS, 1982; THOMAS, 1987). Assim, alguns insetos considerados oligófagos podem não apresentar preferência inter-específica dentre as espécies de plantas hospedeiras. Porém, por se especializarem em um determinado tipo de tecido, podem apresentar uma dieta alimentar tão reduzida quanto aqueles considerados monófagos, mas que se alimentam de diversos tipos de tecido (THOMAS, 1987).

As borboletas dos maracujás (Nymphalidae: Heliconiinae) ovipositam com frequência num número reduzido de plantas hospedeiras (Passifloraceae), quando considerados individualmente diferentes locais situados na região neotropical (ver BENSON *et al.*, 1976; BROWN, 1981; GILBERT, 1991). A existência de preferência para a oviposição em determinadas espécies de maracujás, em detrimento de outras também utilizadas como planta hospedeira, tem sido confirmada em todos os casos testados experimentalmente (COPP & DAVENPORT, 1978; MENNA-BARRETO & ARAÚJO, 1985; PÉRICO & ARAÚJO, 1991). Embora não tenham sido testadas experimentalmente, diversas observações realizadas em campo sugerem também que as larvas dos heliconíneos se alimentam preferencialmente de determinados tecidos dos maracujás utilizados como hospedeiro e, ainda, que estes são preferidos como local de oviposição (ver ALEXANDER, 1961; BENSON *et al.*, 1976; BENSON, 1978). A possibilidade de que a fêmea também selecione o substrato de oviposição com base em atributos intra-específicos (ex. idade, tamanho e sanidade da planta) tem sido especulada por alguns autores (ex., BENSON *et al.*, 1976; BENSON, 1978). Não obstante, são raras na literatura as referências que apresentam dados experimentais relativos a influência destes atributos sobre a seleção do local de oviposição em heliconíneos. Como exceção, os dados obtidos por LOPES (1991) sugerem que a fêmea de *Heliconius erato phyllis* oviposita preferencialmente em ramos que apresentam meristema de crescimento do "tipo rápido", em detrimento daquele do "tipo lento", em populações de maracujás da Serra do Japi, estado de São Paulo.

O presente trabalho trata da influência de características intra-específicas da planta hospedeira sobre a seleção do local para oviposição em *H. erato phyllis*, um dos heliconíneos mais comumente encontrados no sudeste e sul do Brasil (BROWN & MIELKE, 1972). Esta espécie é considerada oligófaga no estado do Rio Grande do Sul, utilizando-se principalmente de *Passiflora suberosa* como planta hospedeira, em áreas onde esta espécie de maracujá é predominante (PÉRICO &

ARAÚJO, 1991). Por outro lado, *P. suberosa* não é considerada a espécie preferida para oviposição, ou que confere maior sobrevivência e taxa de desenvolvimento aos estágios imaturos de *H. erato phyllis* (MENNA-BARRETO, 1985; PÉRICO & ARAÚJO, 1991). Tal aspecto, sugere que o uso de *P. suberosa* em detrimento de outros hospedeiros mais apropriados (ex., *P. misera* e *P. capsularis*) poderá estar sendo determinado em campo por outros fatores, incluindo aqueles de natureza intra-específica, como por exemplo, a abundância relativa e fenologia destes. Como ponto de partida para elucidar tal aspecto da seleção da planta hospedeira por *H. erato phyllis*, avalia-se no presente estudo, a influência do tamanho e do nível de dano nos ramos de *P. suberosa* em relação a frequência de oviposição, com base em amostragens efetuadas em uma população natural e em testes de escolha, conduzidos em insetário.

## 2.2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1. Avaliação na população em campo

A seleção do local de oviposição por *H. erato phyllis* foi estudada em uma população natural de *P. suberosa* na Estação Experimental de Águas Belas, município de Viamão, pertencente à Secretaria da Agricultura do Estado do Rio Grande do Sul. A área amostral constou de uma trilha com largura aproximada de 2m, e extensão de 200m, localizada no interior de uma mata de *Eucalyptus* sp. (Figura 2.1). O subosque do eucaliptal apresenta-se emaranhado com diversas plantas herbáceas e lianas. Dentre estas, encontram-se espécies de Passifloraceae do gênero *Passiflora*, tais como *P. suberosa*, *P. misera*, *P. elegans* e *P. caerulea*, sendo a primeira predominante. As plantas de *P. suberosa* são encontradas tanto a

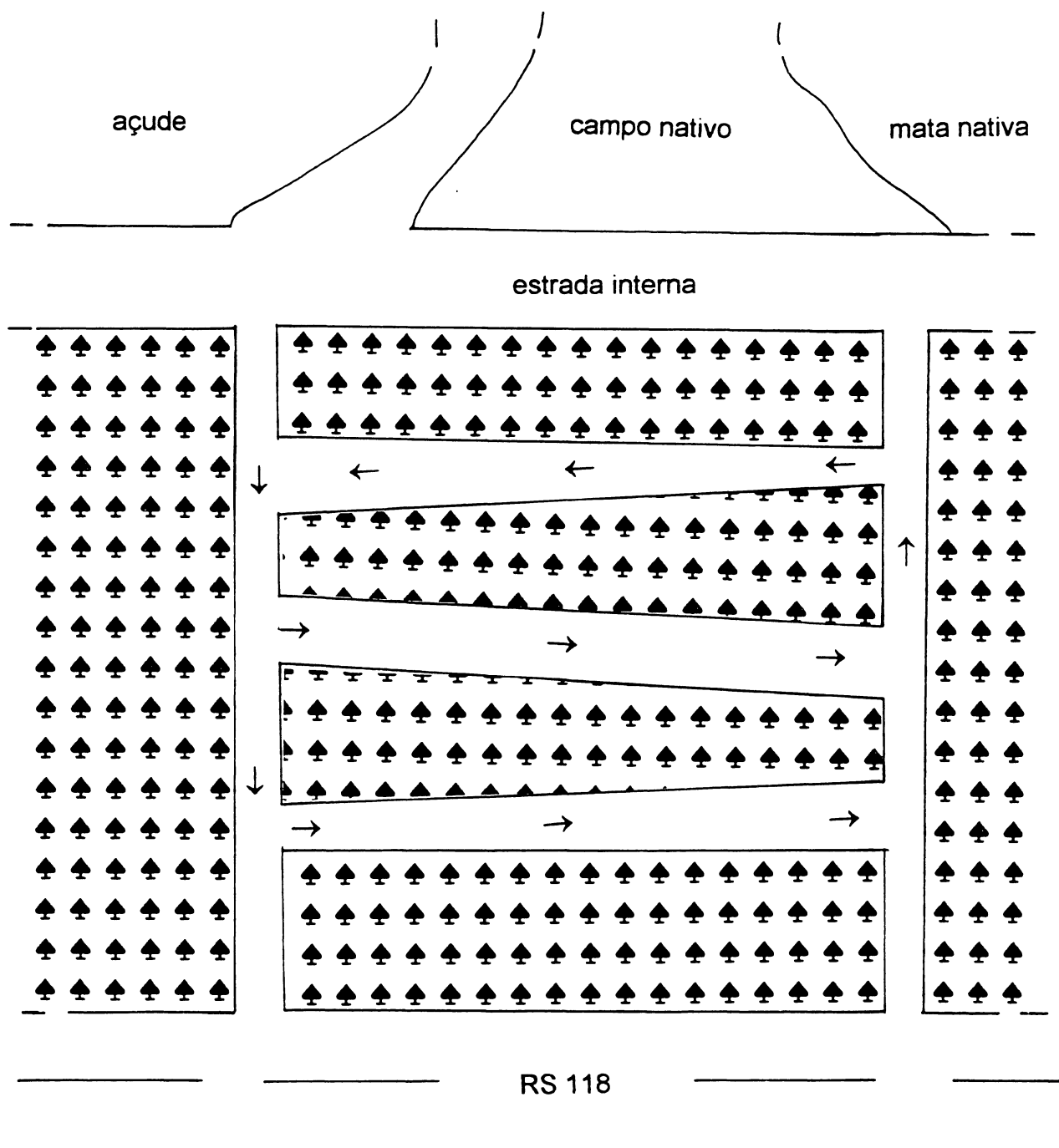


Figura 2.1. Croqui da área de estudo (Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS). As setas indicam o sentido percorrido na trilha durante as amostragens. A área contendo o símbolo (♠) representa o eucaliptal.

nível do solo, perfazendo verdadeiros "tapetes verdes", bem como sobre às demais plantas, onde podem atingir mais de 2 m de altura. Dentre os demais heliconíneos encontrados com frequência na área, destacam-se *Agraulis vanillae maculosa* (Stichel), *Dione juno* (Cramer), *Dryas iulia* (Fabricius) e *Heliconius ethilla narcaea* Godart.

As amostragens foram realizadas em intervalos de 45 dias no período de 1º de novembro de 1994 a 1º de maio de 1995 (total de cinco amostras), e restringiram-se às plantas de *P. suberosa*. Um total de 50 pontos localizados ao longo da trilha eram sorteados previamente às amostragens (a distância entre um ponto e outro era de aproximadamente de 4 m), utilizando-se de uma tabela de números aleatórios. Nesta ocasião, estendia-se uma trena ao longo da trilha, sendo coletado o ramo de *P. suberosa* mais próximo a cada um dos pontos sorteados, os mesmos eram acondicionados individualmente em sacos plásticos. Com o objetivo de amostrar ramos com ovos, foi realizado um censo em todos os ramos de ambas as margens da trilha.

O material era levado ao laboratório, montado individualmente sobre papel, e seco em estufa, sob temperatura de 50°C, durante 3 dias, no Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Após, foram avaliados os seguintes parâmetros em relação a cada ramo: presença ou ausência da região apical, estágio fenológico, localização das posturas e tamanho.

Considerou-se como região apical, a porção terminal do ramo (ápice caulinar), constituído do meristema apical, primórdios foliares e a folha ainda sobreposta associada (BOLD, 1967) (Figura 2.2A,B). Os ramos com a região apical cortada, seca ou apresentando primórdios florais (danificados), foram considerados como "ausentes" (Figura 2.2C,D) . Com relação à fenologia, verificou-se a presença de flores e/ou frutos (estágios reprodutivo e vegetativo) (Figura 2.2E). No que diz respeito ao tamanho, foi avaliado o comprimento, o número de folhas e a área foliar.

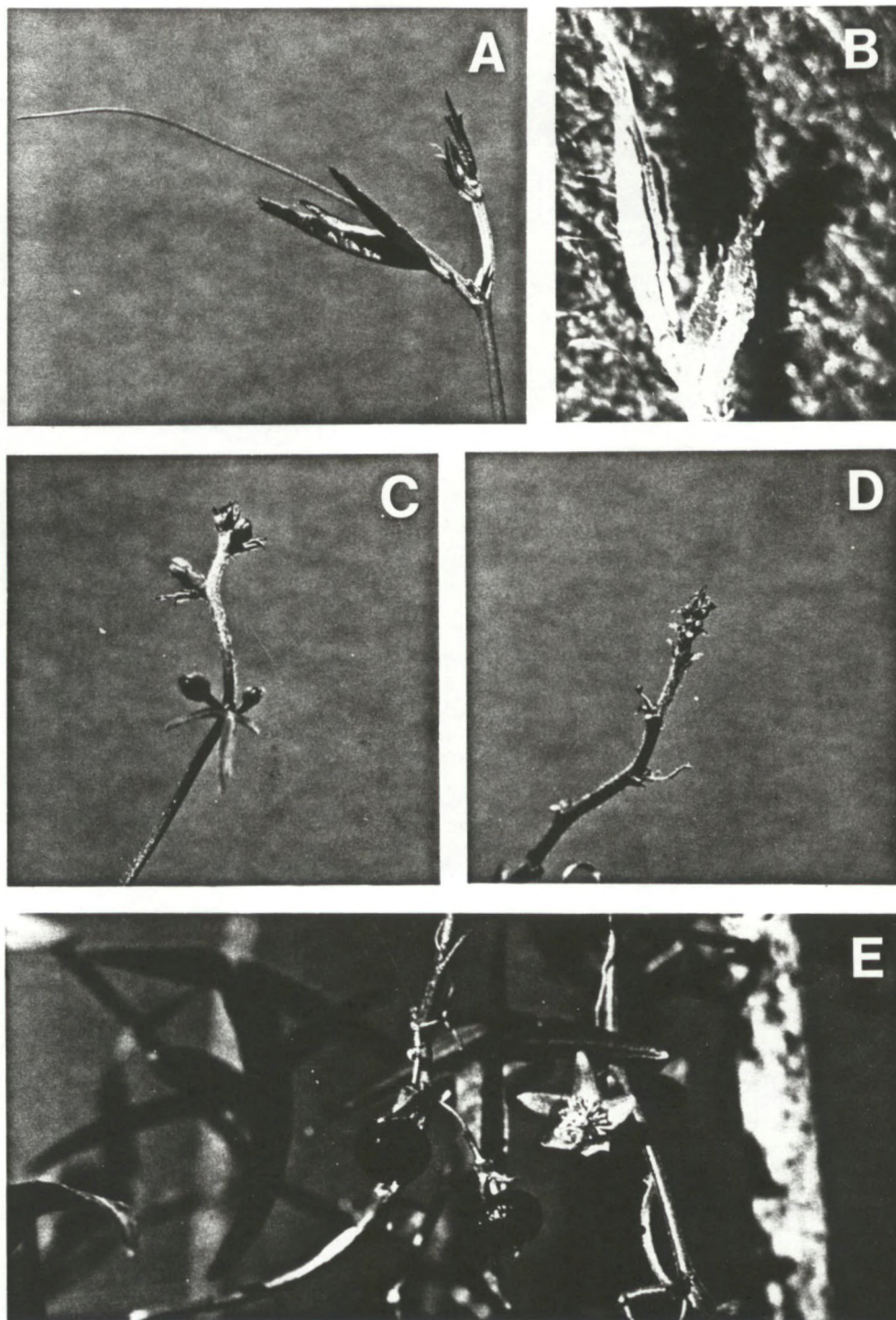


Figura 2.2. Ramos de *P. suberosa*. **A**, porção terminal do ramo intacto; **B**, detalhe da região apical (meristema apical, primórdio foliar e folha sobreposta); **C** e **D**, porção terminal de ramo danificado; **E**, porção intermediária do ramo com flor e fruto.



O comprimento foi determinado com uma régua. Na determinação do número de folhas, incluiu-se com lâmina foliar presente ou removidas, sendo estas últimas identificadas pelo ponto de inserção. A área foliar foi quantificada com auxílio de aparelho específico pelo uso de um medidor de área foliar, marca Li-Cor, no Departamento de Ecologia da UFRGS. Cada ramo foi medido três vezes, sendo a área foliar expressa pela média aritmética correspondente.

### 2.2.2. Testes em insetário

Aspectos comportamentais da seleção do local de oviposição por *H. erato phyllis* também foram avaliados em dois insetários, localizados nas dependências do Departamento de Zoologia da UFRGS. O insetário número 1 ( Figura 2.3A), era composto de três compartimentos (**A**, **B** e **C**) de 2,0x3,0x1,80m. O compartimento **A** foi utilizado como área de alimentação. No sentido de simular as condições do habitat natural, plantas nativas não hospederias (ex. *Lantana camara*, *Mostera deliciosa*, *Impatiens balsamina*, *Pilea cardierei*, *Euphorbia pulcherrima*, entre outras ) foram introduzidas neste compartimento. Nos compartimentos **B** e **C** foram realizados os testes. O insetário número 2 (Figura 2.3B), composto de dois compartimentos; **A** (2,55x2,45x2,65m) e **B** (2,55x3,05x4,50m). O compartimento **A** foi destinado à manutenção das fêmeas utilizadas nos experimentos ("população estoque"). Para que as fêmeas efetuassem a oviposição, este compartimento foi provido de plantas hospedeiras (*P. suberosa* e *P. misera*), além das plantas nativas mencionadas para o insetário 1. No compartimento **B** realizaram-se os experimentos.

A "população estoque" era constituída de aproximadamente 30 fêmeas, coletadas nos arredores da cidade de Porto Alegre. Por ocasião da amostragem, cada indivíduo era identificado por número, escrito com caneta de

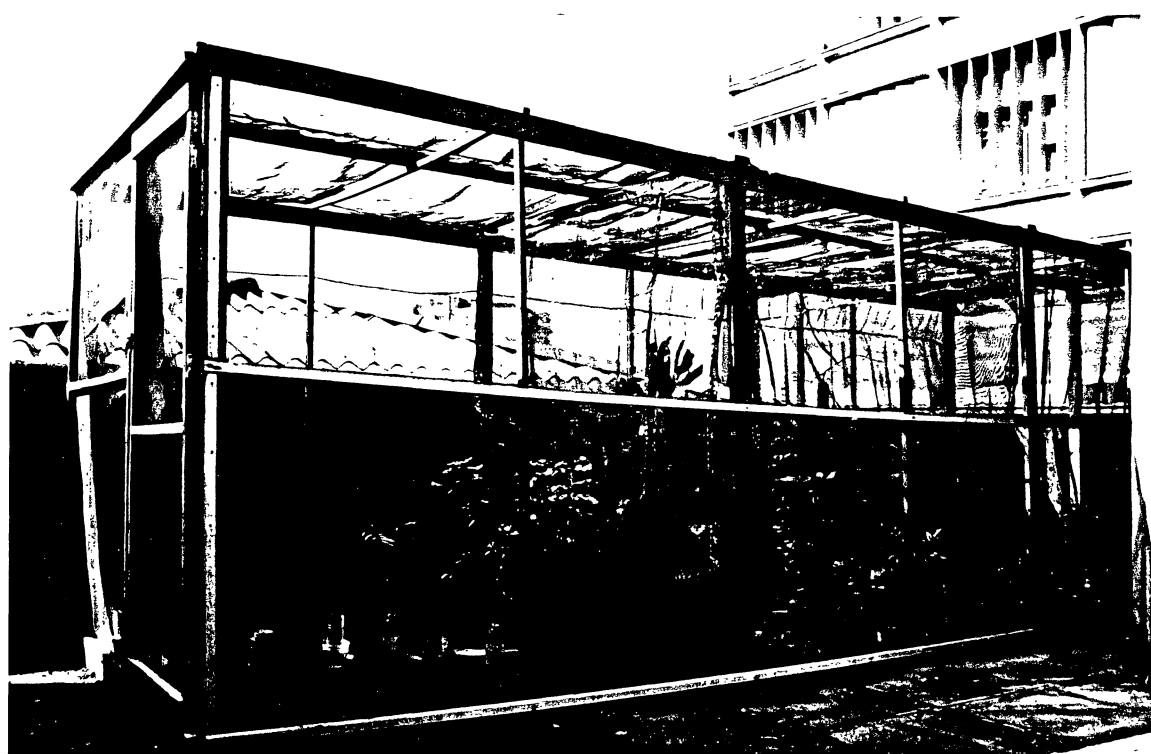


Figura 2.3. Insetários I (superior) e II (inferior) utilizados na execução dos experimentos.

retroprojeção nas asas. Para permitir a adaptação às condições de insetário, as borboletas permaneciam de 3 a 5 dias em observação, antes da utilização nos testes. Não houve qualquer indicação de comportamento atípico para a espécie, ou aparente comprometimento quanto a longevidade e a fecundidade. Nas condições favoráveis de experimento, a taxa de oviposição média diária esteve sempre acima de 2 ovos/fêmea, a qual situa-se próximo ao observado para *H. erato* por DUNLAP-PIANKA *et al.* (1977). Em caso de mortes ou senescência (tomando-se como critério o desgaste das asas), substituíam-se as fêmeas por outras provenientes de coletas adicionais.

Os insetos eram alimentados com dieta semi-natural, constituída de água destilada (50ml), sacarose (7,5g) e pólen comercial (1,5g). Este último foi adquirido de associados da Associação Gaúcha de Apicultores (AGA). A solução era oferecida em recipientes ovalados de coração amarela (com 2,5cm de diâmetro e 2,0cm de profundidade) contendo esponjas vermelhas do tipo “monofil”. O alimento era substituído duas vezes ao dia (pelo início da manhã e da tarde).

As plantas utilizadas nos experimentos foram obtidas a partir de mudas coletadas nos arredores de Porto Alegre. As mesmas foram transplantadas para vasos plásticos pretos contendo solo enriquecido com adubo orgânico (húmos de minhoca e esterco de galinha). Os vasos eram munidos com suportes de bambú e arame possibilitando o crescimento orientado da planta no sentido vertical (Figura 2.4).

#### **2.2.2.1. Delineamento experimental**

O efeito da presença da região apical e tamanho da planta foram avaliados com base em testes de escolha em sequência e simultânea. Ou seja, no primeiro

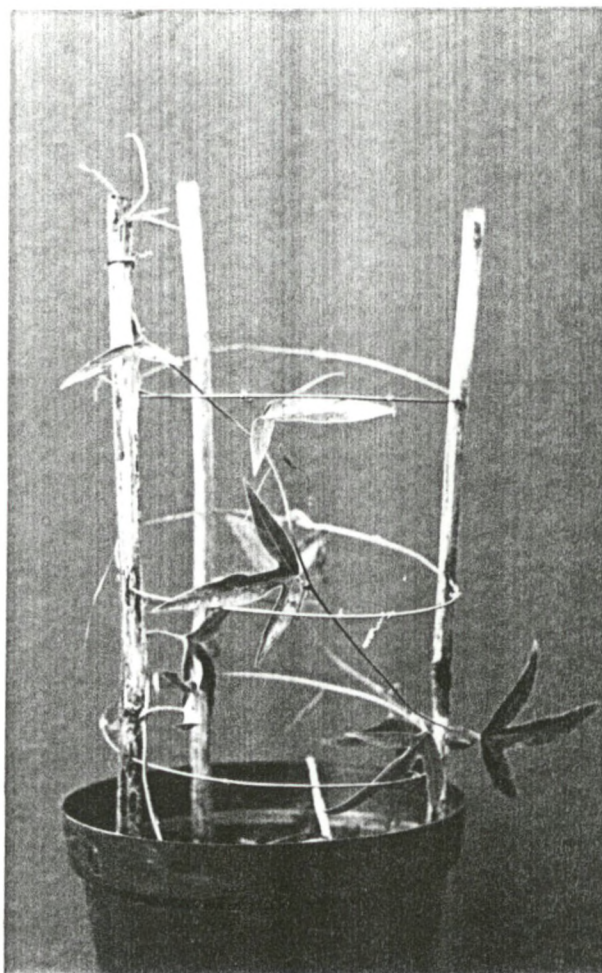


Figura 2.4 Planta de *P. suberosa* utilizada nos experimentos, com ramo de dez folhas terminais, orientado sobre suporte de madeira e arame.

tipo de teste, as plantas correspondentes a cada tratamento foram oferecidas isoladamente, e no segundo, em conjunto. Cada teste teve a duração de 20 dias, o que correspondeu ao número de repetições. Os experimentos não foram realizados em dias consecutivos, devido a ocorrência de chuvas, pois verificou-se que a atividade de oviposição é reduzida em tais circunstâncias.

A determinação prévia de um perfil diário de oviposição (Apêndice A) indicou uma maior intensidade de oviposição no "período mais quente do dia". Em razão disso, realizou-se os testes entre 8 e 17 horas. Nos testes de escolha simultânea, as plantas foram oferecidas conjuntamente ao longo deste período. Em relação à escolha em sequência, o período experimental diário foi subdividido em três intervalos; 8-11, 11-14 e 14-17 horas. Neste caso, os tratamentos eram avaliados isoladamente, em cada um destes períodos.

Para uma completa aleatorização das variáveis durante a realização dos testes, foram sorteadas as plantas utilizadas, antes da distribuição dentre tratamentos; a distribuição destas no interior dos compartimentos do insetário (distância mínima de 20cm entre plantas); as fêmeas, entre àquelas da "população estoque"; bem como, os tratamentos dentre os períodos nos testes de escolha em sequência.

DUNLAP-PIANKA *et al.* (1977) reportam a taxa diária de oviposição de 3 a 5 ovos para *H. erato*, como as posturas são sempre efetuadas isoladamente em campo (ver Capítulo 3), em razão disso, estipulou-se a razão numérica de cinco plantas para cada fêmea testada, em ambos os testes.

Diariamente, ao término de cada período experimental, as plantas eram vistoriadas e anotado o número de ovos. Estes eram destacados das plantas através de um pincel embebido em água. Na ocasião, as fêmeas em teste eram substituídas. Cada fêmea foi utilizada no máximo duas vezes nos experimentos, em intervalos nunca inferiores a dez dias.

As plantas foram reutilizadas nos dias subsequentes. Esse procedimento foi adotado após a realização de um teste experimental, onde verificou-se que as fêmeas não discriminaram plantas já utilizadas em oviposições, daquelas nunca antes ovipositadas. Ou seja, foi descartada a existência de “marcadores químicos” (aleloquímicos com função deterrente) que pudessem inviabilizar a utilização das plantas em dias consecutivos.

#### 2.2.2.2. Efeito da presença da região apical

Em relação ao efeito da presença da região apical foram avaliados os seguintes tratamentos : a) plantas com 10 folhas terminais, com região apical (**RAFo**); b) sem folhas, com região apical (**RA**); c) com 10 folhas, sem região apical (**Fo**) (Figura 2.5).

Os testes de escolha simultânea e em sequência foram realizados no insetário 1 (compartimento **B** e **C**), respectivamente, nos períodos de 14 de dezembro de 1994 a 4 de janeiro de 1995 e de 19 de janeiro a 16 de fevereiro de 1995. Em ambos os testes foram utilizadas 10 plantas por tratamento, sendo então testadas 2 fêmeas (=repetições) por dia. Para possibilitar a substituição das plantas nos testes de escolha simples (ver períodos no item 2.2.2.1), confinava-se as fêmeas no compartimento dos alimentadores (**A**).

#### 2.2.2.3. Efeito do tamanho do ramo

Em relação ao efeito do tamanho da planta foram avaliados os seguintes tratamentos: a) plantas grandes (**G**), com 10 folhas terminais e aproximadamente 40 cm; b) plantas médias (**M**), com 7 folhas terminais e aproximadamente 30 cm; c)

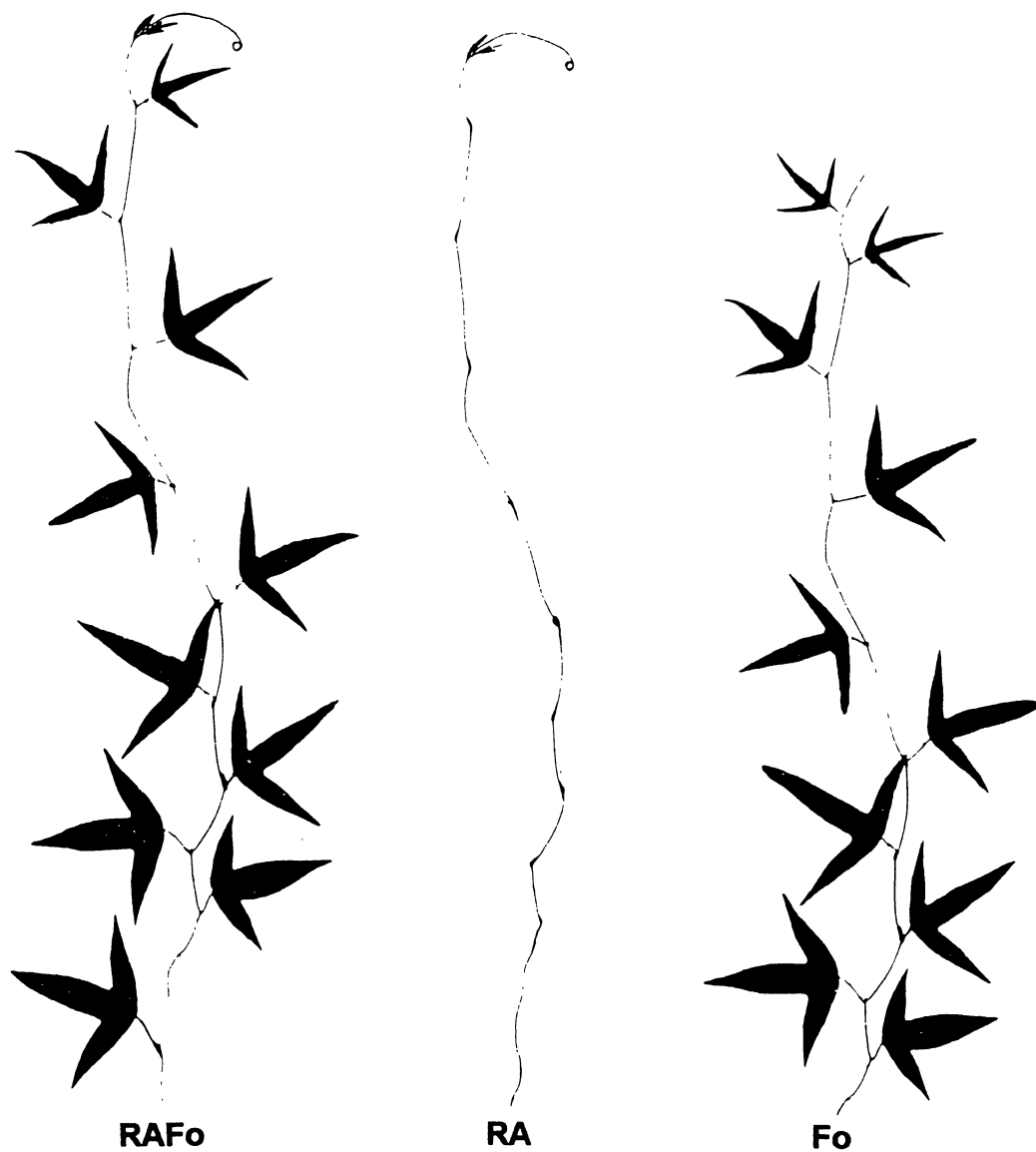


Figura 2.5. Representação esquemática dos ramos de *P. suberosa* correspondentes aos tratamentos avaliados quanto ao efeito da presença da região apical. **RAFo**, com dez folhas terminais e região apical presente; **RA**, sem folhas e com a região apical presente; **Fo**, com dez folhas e sem a região apical.

plantas pequenas (**P**) com 3 folhas terminais e aproximadamente 15,0 cm (Figura 2.6). Todas as plantas utilizadas apresentavam a região apical.

Os testes de escolha simultânea e em sequência correspondentes foram realizados concomitantemente no período de 3 a 22 de março de 1995, no compartimento **B** do insetário 2 e nos compartimentos **B** e **C** do insetário 1, respectivamente. Em ambos os casos, foram utilizadas cinco plantas por tratamento; ou seja, foi testada apenas uma fêmea por dia. Para efetuar a substituição das plantas, procedia-se conforme descrito para o item anterior.

#### 2.2.2.4. Análise dos dados

Os dados obtidos não se ajustaram a uma distribuição normal. Com base nos critérios descritos em SOKAL & ROHLF (1981), aplicou-se a transformação logarítmica ( $\log n+1$ ) para a realização da análise de variância (ANOVA) (Apêndice C). Em caso da análise de variância ser significativa, comparou-se as médias através de testes múltiplos de TUKEY, ao nível de significância de 0,05.

## 2.3. RESULTADOS

### 2.3.1 Caracterização da população em campo

Um total de 246 ramos de *P. suberosa* foram coletados nas cinco amostras realizadas.

A região apical apresentou-se intacta em 174 (70,75%) do total dos ramos amostrados (média de  $34,8 \pm 4,48$  por coleta). O número de ramos com a região apical intacta decresceu ao longo das amostragens. No início do experimento



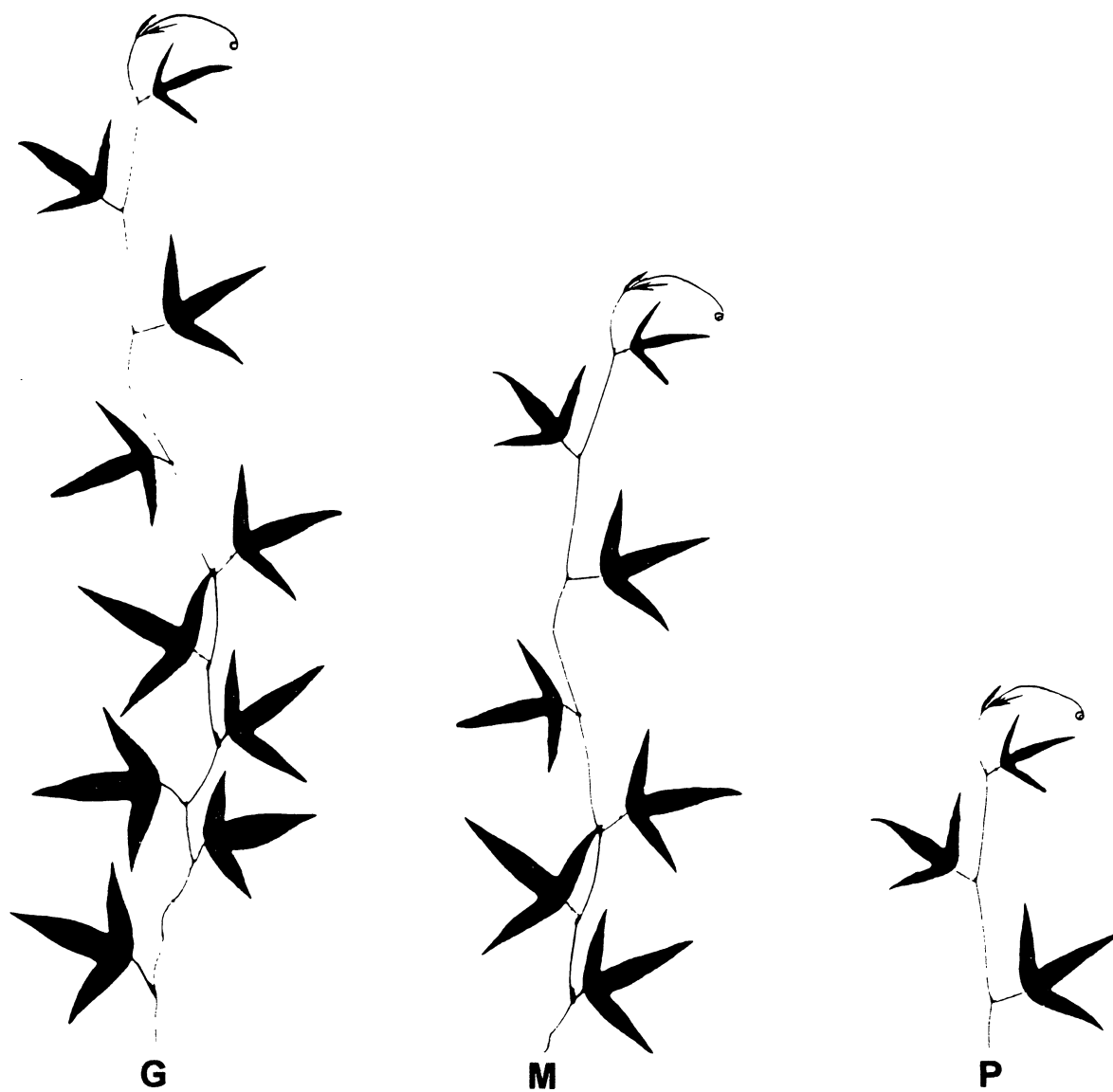


Figura 2.6. Representação esquemática dos ramos de *P. suberosa* correspondentes aos tratamentos avaliados quanto ao efeito do tamanho da planta. **G**, ramo grande, com dez folhas terminais e aproximadamente 40cm; **M**, médio, com sete folhas e 30cm; **P**, pequeno, com três folhas e 15cm.

87,23% dos ramos apresentavam região apical intactas e, no final deste, apenas 36% (Figura 2.7).

A presença de flores ou frutos foi observada em 63 (25,61%) do total dos ramos amostrados (média de  $12,6 \pm 1,59$  por amostragem). Verificou-se um aumento progressivo no número de ramos em estágio reprodutivo até a fase intermediária do experimento, o qual variou de um mínimo de 14,9%, no mês de novembro, a um valor máximo de 44,0% , no mês de abril. Posteriormente, no mês de maio, observou-se um decréscimo no número de ramos em estágio vegetativo (Figura 2.8).

### **2.3.2. Importância da presença da região apical**

Nas amostragens efetuadas em campo, foram coletados 5, 9, 11, 12 e 6 ramos com posturas, da primeira à última ocasião, respectivamente (Apêndice B). Deste total de 43 posturas, 25 (60%) localizaram-se na região apical. Os demais ovos foram localizados nas folhas e gavinhas situadas próximo à região apical (Figura 2.9).

Nos testes de escolha simultânea, a intensidade de oviposição foi maior nos ramos com 10 folhas e região apical (média  $\pm$  erro padrão de  $2,4 \pm 0,29$  ovos/ramo). O número de ovos depositados nos ramos sem folhas e com região apical foi de  $1,35 \pm 0,17$ . Não houve oviposição nos ramos com 10 folhas sem região apical (Figura 2.10A; Apêndice C).

Nos testes de escolha em sequência, as fêmeas ovipositaram com igual intensidade nos ramos com dez folhas e região apical (média  $\pm$  erro padrão de  $1,43 \pm 0,18$  ovos/ramo) e ramos sem folhas com região apical (média  $\pm$  erro padrão de  $1,32 \pm 0,14$  ovos/ramo). A oviposição nos ramos com dez folhas e sem região apical

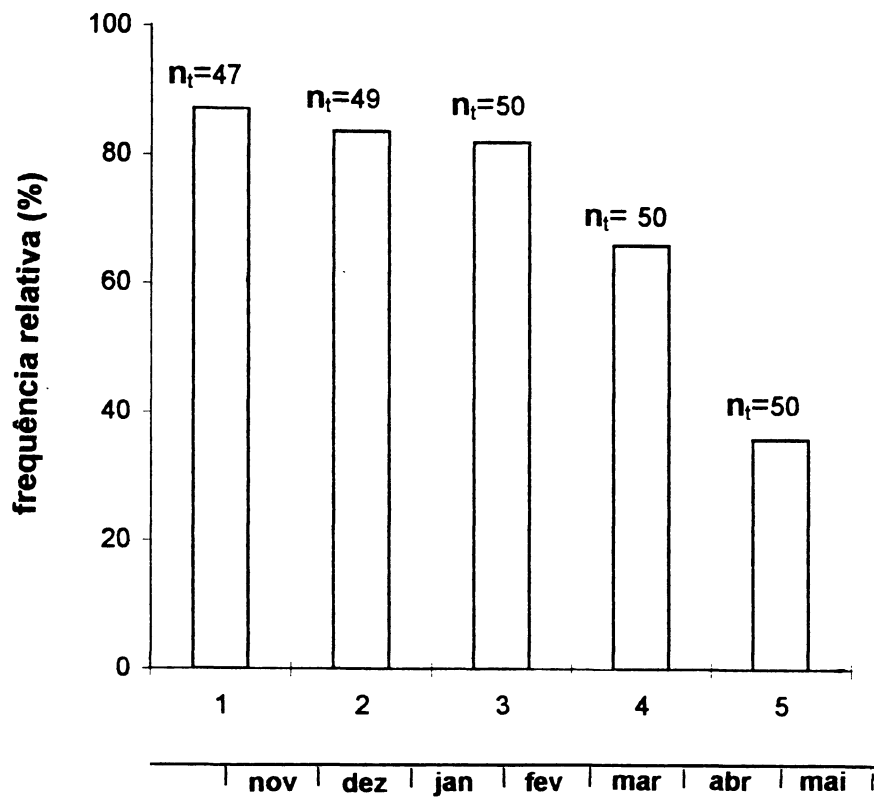


Figura 2.7. Frequência de plantas com a região apical intacta na população de *P. suberosa*. Os números de 1 a 5 representam intervalos de 45 dias.  $n_t$  = total de plantas amostradas. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1994/95.

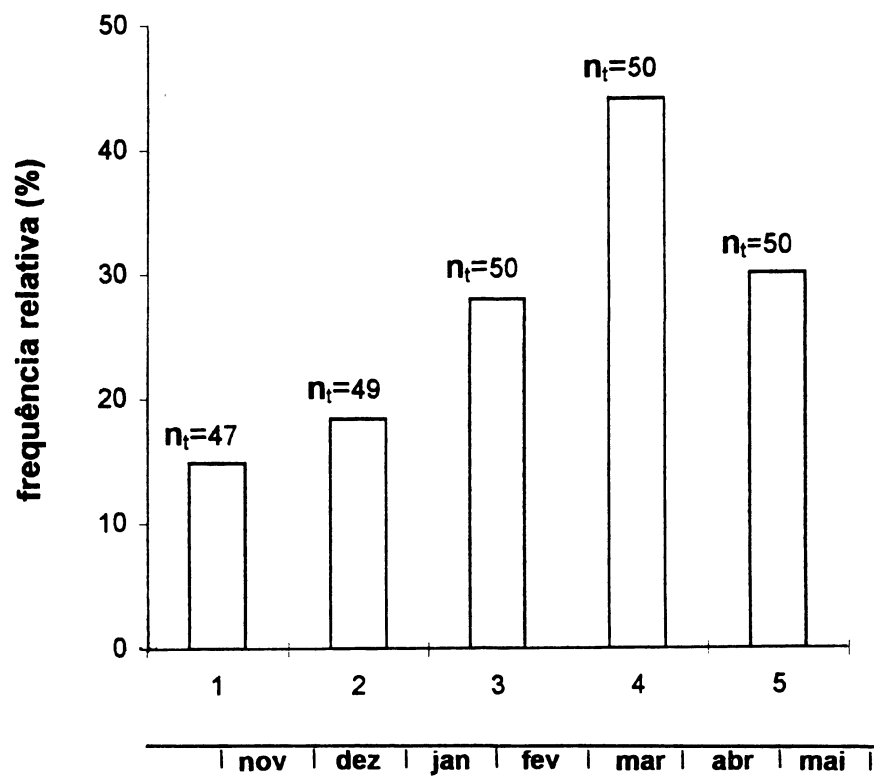


Figura 2.8. Frequência de plantas em estágio reprodutivo na população de *P. suberosa*. Os números de 1 a 5 representam intervalos de 45 dias.  $n_t$  = total de plantas amostradas. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1994/95.

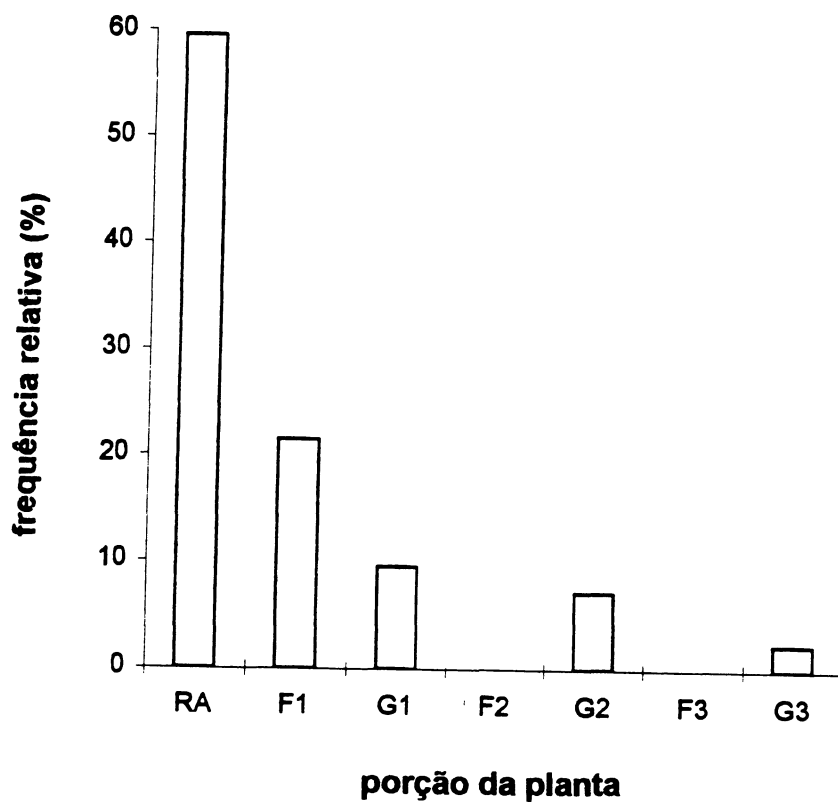


Figura 2.9. Porção do ramo de *P. suberosa* utilizada para oviposição por *H. erato phyllis* em condições de campo, com base no total de ramos amostrados ( $n = 43$ ). RA, região apical; F, folha aberta; G, gavinha; 1, 2 e 3, posição relativa à região apical. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1/11/94 - 1/5/1995.

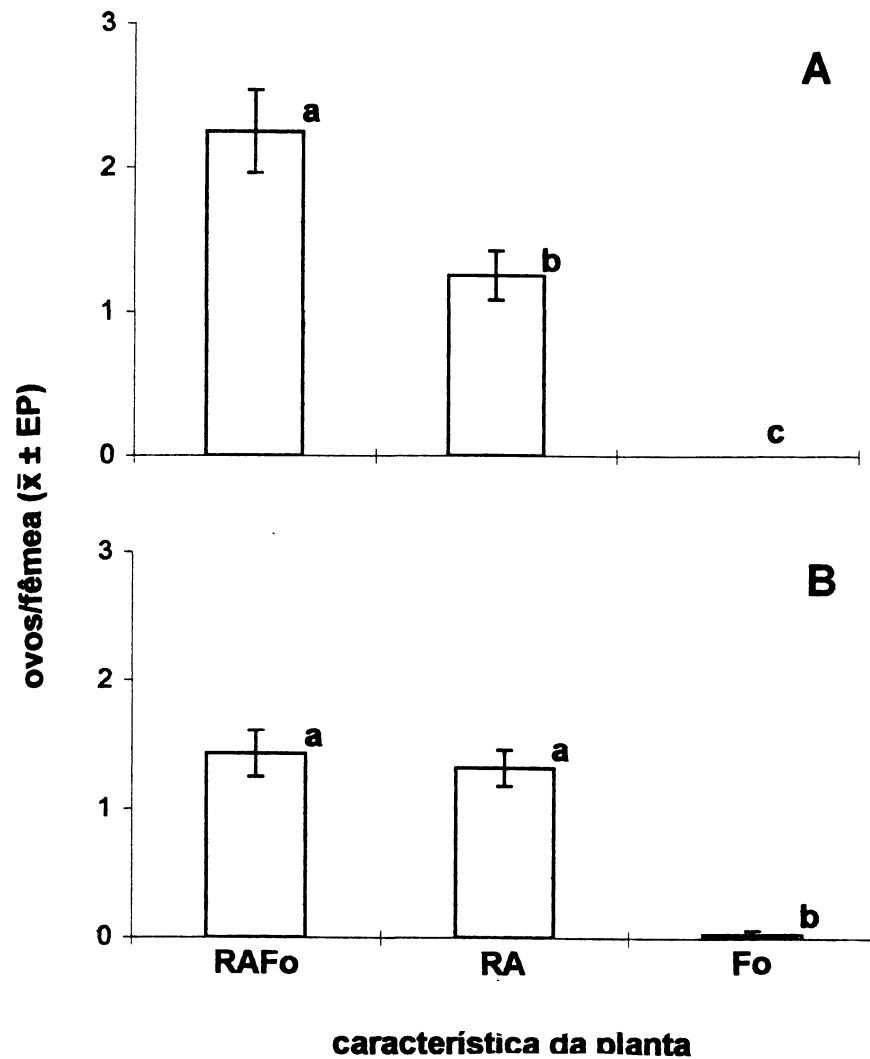


Figura 2.10. Intensidade de oviposição de *H. erato phyllis* em relação à presença da região apical do ramo de *P. suberosa* nos testes de escolha simultânea (A) e em sequência (B), em condições de insetário. **RAFo**, com dez folhas terminais e região apical presente; **RA**, sem folhas e com a região apical presente; **Fo**, com dez folhas e sem a região apical. Tratamentos seguidos por mesma letra não diferem estatisticamente (ANOVA, alfa = 0,05; testes múltiplos de Tukey, alfa = 0,05, n = 20). Porto Alegre, RS, dezembro/94 - janeiro/1995.

foi significativamente menor (média  $\pm$  erro padrão de  $0,03 \pm 0,03$  ovos/ramo) (Figura 2.10B; Apêndice C).

### 2.3.3. Importância do tamanho do ramo

A área foliar dos ramos variou de 2,84 a 463,5cm<sup>2</sup> (média de 83,71+74,51cm<sup>2</sup>), dentre o total de ramos amostrados. Não houve indicativo de que a área foliar média dos ramos tenha variado significativamente dentre as coletas. Houve uma variação considerável com relação a área foliar em todas as amostragens (Figura 2.11; Apêndice B).

A área foliar média dos ramos selecionados pelas fêmeas para a oviposição foi maior ( $120,36 \pm 82,72$  cm<sup>2</sup>) do que a média da população de *P. suberosa*, no total de amostragens efetuadas. Houve oviposição em ramos com área foliar variando de 5,58 a 463,5 cm<sup>2</sup>. Nas três primeiras amostragens, as fêmeas selecionaram os ramos maiores, em média. Entretanto, nas duas últimas ocasiões de amostragens, a média dos ramos contendo ovos foi menor do que àquela da população de *P. suberosa* (Figura 2.11; Apêndice B).

O número de folhas por ramo variou de 2 a 40 (média de  $9,88 \pm 5,37$  folhas), dentre o total de ramos amostrados. À semelhança do observado para a área foliar, não houve indicativo de que o número médio de folhas por ramo tenha variado significativamente dentre as amostragens. Houve também uma variação considerável com relação ao número de folhas em todas as amostragens (Figura 2.12; Apêndice B).

A média do número de folhas dos ramos selecionados pelas fêmeas para a oviposição foi próximo ( $9,49 \pm 3,75$  folhas) ao da média da população de *P. suberosa*, no total de amostragens efetuadas. Nas três primeiras amostragens as fêmeas selecionaram ramos com igual ou superior número de folhas, em média.

Figura 2.11. Variação na área foliar dos ramos na população de *P. suberosa*, com base em amostragens efetuadas a intervalos de 45 dias. Asteriscos indicam a média aritmética no total de ramos ( $n_t$ ) da amostra. Círculos com barra indicam a média aritmética e respectivo erro padrão dos ramos contendo ovos ( $n_o$ ) de *H. erato phyllis*. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1/11/94 - 1/5/1995.



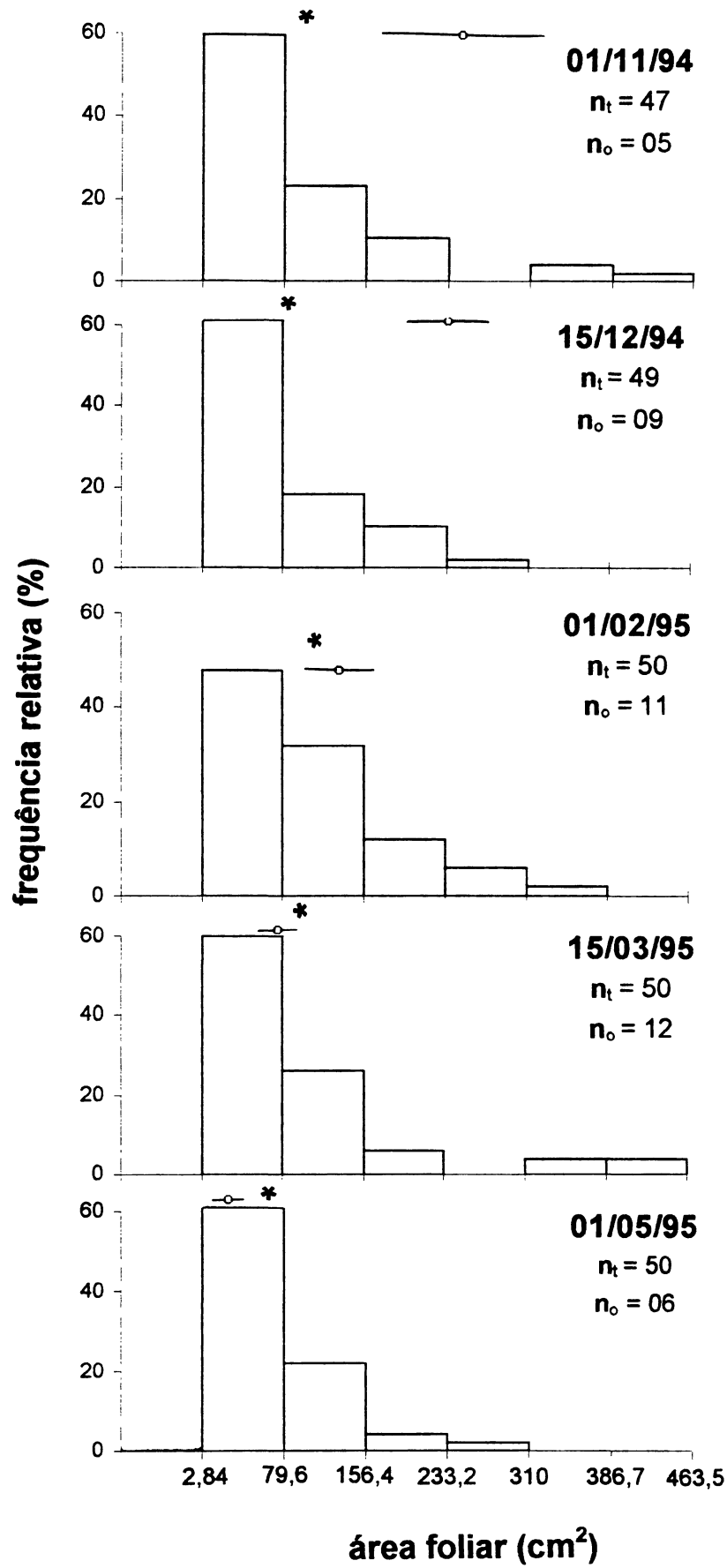
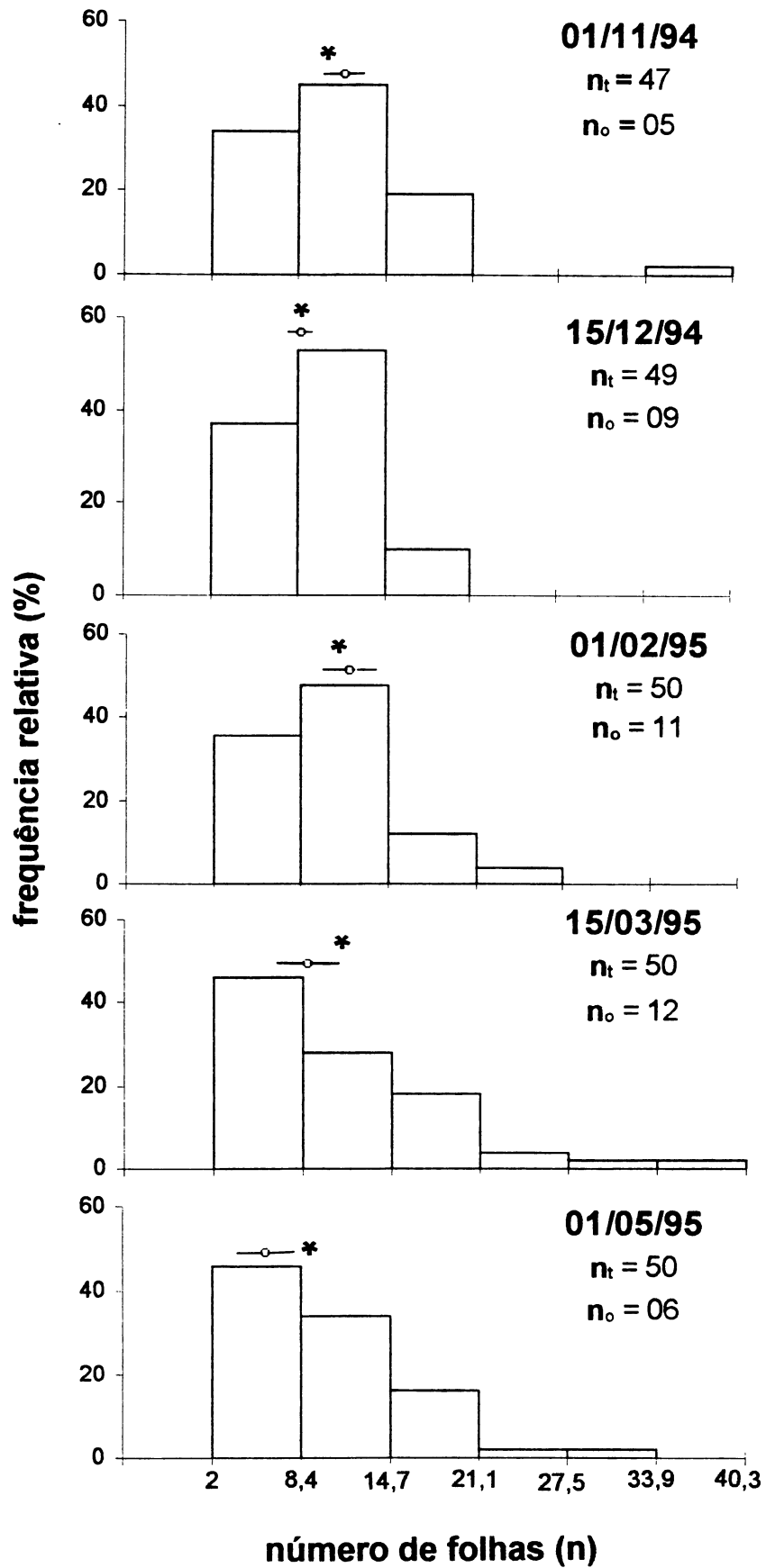


Figura 2.12. Variação no número de folhas por ramo na população de *P. suberosa*, com base em amostragens efetuadas a intervalos de 45 dias. Asteriscos indicam a média aritmética no total de ramos ( $n_t$ ) da amostra. Círculos com barra indicam a média aritmética e respectivo erro padrão dos ramos contendo ovos ( $n_o$ ) de *H. erato phyllis*. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1/11/94 - 1/5/1995.



A exemplo do obtido para área foliar, a média dos ramos contendo ovos foi menor do que àquela da população de *P. suberosa* nas duas últimas ocasiões de amostragens (Figura 2.12, Apêndice B).

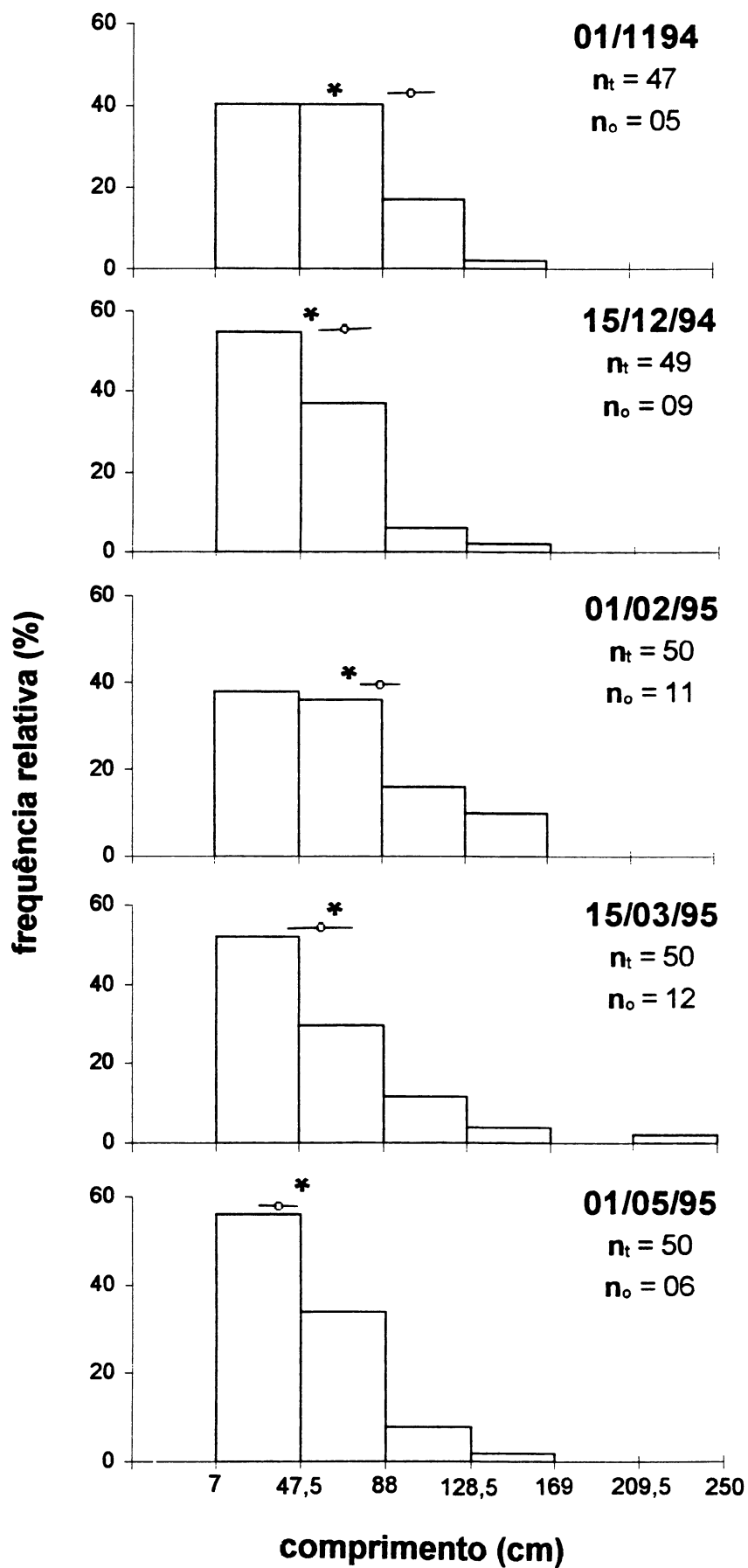
O padrão observado para o comprimento do ramo se aproximou aquele para a área foliar e número de folhas. Variou de 7 a 250cm (média de  $56,51 \pm 33,85$ cm) dentre o total de ramos amostrados. A área foliar média do total das plantas foi similar dentre as amostragens. O comprimento dos ramos também variou amplamente em todas as amostragens (Figura 2.13; Apêndice B).

O comprimento médio dos ramos selecionados pelas fêmeas para a oviposição foi um pouco maior ( $67,26 \pm 31,93$  cm) do que a média da população de *P. suberosa*, considerando-se o total de amostragens. Nas três primeiras amostragens, as fêmeas selecionaram ramos maiores, em média. Entretanto, nas duas últimas ocasiões de amostragens, o comprimento médio dos ramos contendo ovos foi similar ou inferior aqueles da população de *P. suberosa* (Figura 2.13, Apêndice B).

Nos testes de escolha simultânea em insetário, houve um significativo decréscimo na intensidade de oviposição em relação aos ramos pequenos (Figura 2.14A; Apêndice C), cujas médias e erros padrões foram de  $3,0 \pm 0,16$  ovos/ramo, para os ramos de tamanho grande, de  $1,5 \pm 0,21$  para o tamanho médio, e de  $1,0 \pm 0,16$  para o pequeno.

Nos testes de escolha em sequência, as fêmeas ovipositaram com igual intensidade nos ramos de tamanho grande (média  $\pm$  erro padrão de  $2,0 \pm 0,26$  ovos/ramo) e médios (média  $\pm$  erro padrão de  $2,0 \pm 0,27$  ovos/ramo). A oviposição nos ramos pequenos foi significativamente menor (média  $\pm$  erro padrão de  $1,0 \pm 0,21$  ovos/ramo) (Figura 2.14B; Apêndice C).

Figura 2.13. Variação no comprimento dos ramos na população de *P. suberosa*, com base em amostragens efetuadas a intervalos de 45 dias. Asteriscos indicam a média aritmética no total de ramos ( $n_t$ ) da amostra. Círculos com barra indicam a média aritmética e respectivo erro padrão dos ramos contendo ovos ( $n_o$ ) de *H. erato phyllis*. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1/11/94 - 1/5/1995.



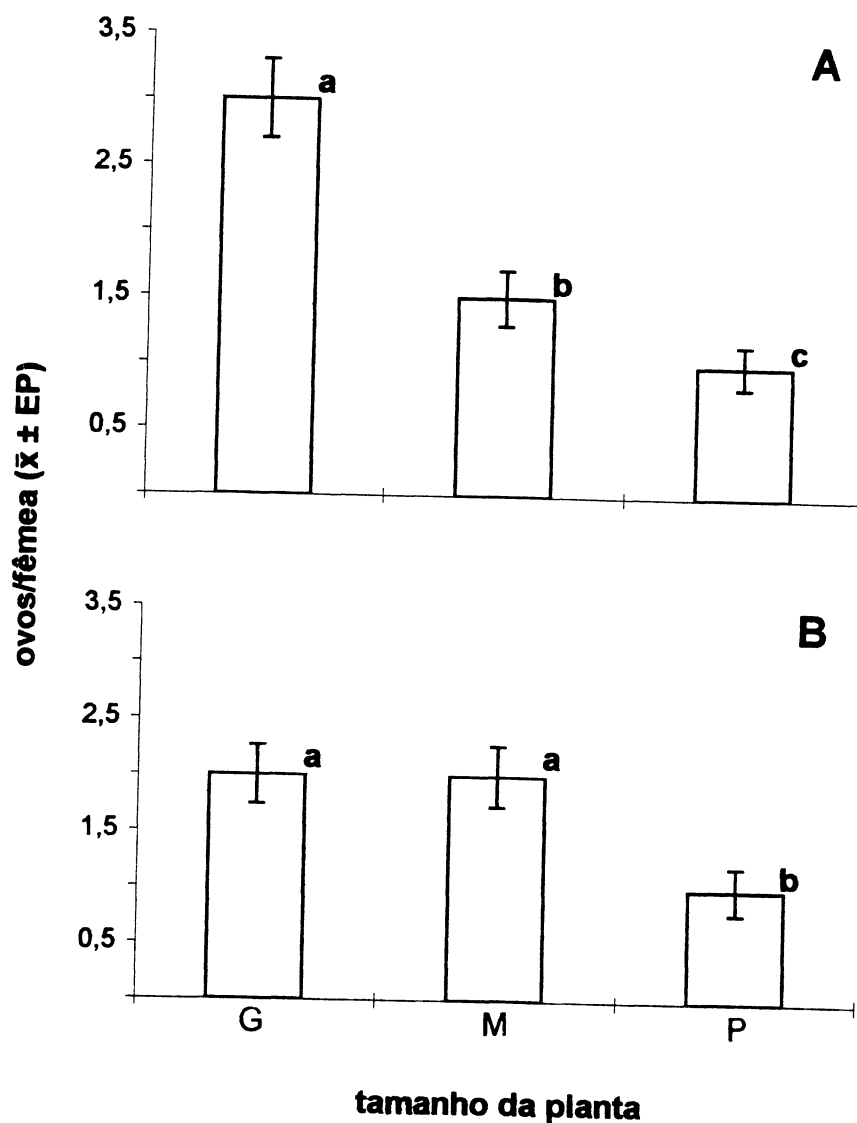


Figura 2.14. Intensidade de oviposição de *H. erato phyllis* em relação ao tamanho do ramo de *P. suberosa* nos testes de escolha simultânea (A) e em sequência (B), em condições de insetário. G, ramo grande, com dez folhas terminais e aproximadamente 40cm; M, médio, com sete folhas e 30cm; P, pequeno, com três folhas e 15cm. Tratamentos seguidos por mesma letra não diferem estatisticamente (ANOVA, alfa = 0,05; testes múltiplos de Tukey, alfa = 0,05, n = 20). Porto Alegre, RS, março de 1995.

## 2.4. DISCUSSÃO

Tanto os resultados de campo quanto os de laboratório sugerem que a presença de região terminal intacta constituiu-se em um fator importante na escolha do ramo de *P. suberosa* para a oviposição por *H. erato phyllis*. Na população de Águas Belas, os ovos de *H. erato phyllis* não foram encontrados em ramos de *P. suberosa* desprovidos de região apical. Tal constatação já havia sido feita por LOPES (1991), para as condições da Serra do Japi, São Paulo. A oviposição preferencial sobre tecidos jovens tem sido também inferida para *H. erato* em relação a outras passifloráceas hospedeiras (CRANE, 1955; ALEXANDER, 1955; BENSON, 1978; LOPES, 1991). Os resultados obtidos no presente estudo confirmam experimentalmente as hipóteses levantadas por BENSON *et al.* (1976) e BENSON (1978), quanto à existência de efeitos qualitativos inerentes a planta de maracujá na seleção desta para a oviposição por *H. erato phyllis*. Em condições de campo, os ramos intactos de *P. suberosa* foram preferidos para oviposição quando comparados aos danificados. Nos testes em insetário, as fêmeas rejeitaram ovipositar em ramos desprovidos da região apical. Ainda, com relação ao tamanho, preferiram ovipositar em ramos maiores.

A evolução da preferência por uma dada espécie de planta para oviposição pelos insetos oligófagos é em parte condicionada pela adequabilidade desta como fonte de alimento para as larvas (WIKLUND, 1975; SINGER, 1983; LEATHER, 1985; HAMILTON & ZALUCKI, 1993). De forma similar, é esperado que a evolução da preferência para oviposição em uma dada parte da planta seja influenciada pela performance das larvas quando alimentadas pela parte escolhida. Estudos preliminares que estão sendo conduzidos no Departamento de Zoologia da UFRGS (RODRIGUES & MOREIRA, 1995) sugerem que a seleção ou não de um dado ramo de *P. suberosa* para oviposição, implica em importantes consequências quanto ao sucesso da larva de *H. erato phyllis*. Larvas de primeiro e segundo instares quando



transferidas para ramos desprovidos de folhas jovens (sem região apical e cinco folhas abertas terminais) apresentam probabilidade de sobrevivência reduzida (30 e 60%, respectivamente), quando comparadas com aquelas criadas desde a eclosão em ramos intactos de *P. suberosa* (100% de sobrevivência). A transferência dos dois primeiros ínstaes para folhas velhas também acarreta um retardamento significativo na taxa de desenvolvimento larval. A transferência para folhas velhas durante os demais ínstaes (terceiro e quinto), ao contrário, não afeta a sobrevivência ou a taxa de desenvolvimento das larvas. Dessa forma, a presença de folhas jovens no ramo é crucial para o sucesso dos primeiros ínstaes. Tal aspecto poderá constituir-se no mecanismo mediador pelo qual a seleção natural opera na população de *H. erato phyllis*, no sentido de manter a preferência pela oviposição na porção terminal de ramos intactos de *P. suberosa* (RODRIGUES & MOREIRA, 1995).

Os resultados parciais obtidos em outro estudo em desenvolvimento no Departamento de Zoologia da UFRGS sugerem que o tamanho do ramo escolhido para oviposição poderá influir no sucesso do estágio larval de *H. erato phyllis*. Quando alimentada com ramos de *P. suberosa*, a larva deste heliconíneo requer de 105,5 a 205,92 cm<sup>2</sup> de área foliar (média de 148,58 cm<sup>2</sup>) para completar o desenvolvimento (BARCELLOS & MOREIRA, 1995). Em todas as amostragens, a área foliar de mais de 50% dos ramos na população de *P. suberosa* foi inferior àquela necessária para completar o desenvolvimento das larvas de *H. erato phyllis*. Do ponto de vista da seleção natural, supõe-se que as fêmeas deveriam escolher para oviposição os ramos maiores, com área suficiente para o desenvolvimento da prole. No presente estudo, tal resposta comportamental-foi observada nos testes de insetário, e apenas nas duas primeiras amostragens (final da primavera) realizadas na população de *P. suberosa*. Ao contrário, nas duas últimas amostragens (início do outono) as fêmeas ovipositaram preferencialmente nos ramos com área foliar inferior àquela requerida para os desenvolvimento das larvas, estimada em

laboratório por BARCELLOS & MOREIRA (1995), sugerindo que as larvas devem jejuar ou abandonar a planta em busca de alimento adicional, antes do empupamento. A existência ou não de tais consequências nutricionais e comportamentais para as larvas de *H. erato phyllis* está sendo atualmente testada no Departamento de Zoologia da UFRGS (G.R.P. MOREIRA, comunicação pessoal). A ocorrência de jejum antes do empupamento, resultante da oviposição em ramos pequenos, foi observada em *Heliconius hewitsoni*, um outro heliconíneo cujas larvas se alimentam inicialmente de tecidos jovens de *Passiflora pittieri* na Costa Rica (DUCKETT, 1989).

Considerando-se que não foi observada a oviposição sobre ramos danificados, supõem-se que a presença de região apical intacta sobrepõem-se em importância ao tamanho no momento da escolha do ramo de *P. suberosa* para oviposição por *H. erato phyllis*. Dessa forma, o declínio progressivo no tamanho dos ramos selecionados para oviposição neste estudo poderá ser resultado primeiro da diminuição progressiva no número de ramos com região apical intacta na população ao longo do estudo. Os danos correspondentes são consequência da alimentação por insetos desfolhadores não identificados, incluindo besouros da família Chrysomelidae (Alticinae), larvas de mariposas diurnas (Notodontidae, Dioprinae) e de outros heliconíneos, além de *H. erato phyllis*. Segundo, o declínio referido poderia resultar das alterações fenológicas das plantas na população de *P. suberosa*. Do total de 43 ramos coletados com postura, apenas 3 (6,98%) apresentavam-se em estágio reprodutivo (com flores), e a proporção destes aumentou progressivamente até o final do verão. A preferência de oviposição em ramos de *P. suberosa* com meristema de crescimento "rápido" em detrimento daqueles com crescimento "lento", apontada para *H. erato phyllis* por LOPES (1991), poderá refletir tais alterações fenológicas. Observações preliminares realizadas (G.R.P. MOREIRA, comunicação pessoal) sugerem que os ramos de *P. suberosa* crescem de forma similar aqueles de *P. pittieri* na Costa Rica (descrito

por Longino, *apud* DUCKETT, 1989). Ou seja, a taxa de alongamento dos ramos desta passiflorácea é acentuadamente alta no início, tende ao equilíbrio a medida que as folhas se expandem e, aparentemente, diminui com o advento da reprodução. Sugere-se que testes de escolha em sequência e simultânea envolvendo ramos em estágio vegetativo e reprodutivo sejam desenvolvidos no futuro para elucidar o efeito da fenologia da planta de *P. suberosa* sobre a seleção do local de oviposição por *H. erato phyllis*.

Tem sido reconhecido para os insetos oligófagos que o uso de uma dada espécie de planta hospedeira é influenciada por pelo menos quatro componentes: o comportamentos de busca, e o de preferência do inseto, a adequabilidade nutricional e a densidade dos hospedeiros potenciais (JAENIKE, 1978; SINGER, 1986). Foi demonstrado no presente estudo que *H. erato phyllis* oviposita somente sobre a porção terminal do ramo de *P. suberosa*, e que variações qualitativas e quantitativas intra-específicas (presença de meristema apical e tamanho do ramo) influenciam a seleção correspondente. Dessa forma, a seleção da planta para oviposição por *H. erato phyllis* envolve também componentes intra-específicos, além daqueles conhecidos, de natureza inter-específica (MENNA-BARRETO & ARAÚJO, 1985; PÉRICO & ARAÚJO, 1991). Se dentre as passifloráceas utilizadas como hospedeiro, *H. erato phyllis* seleciona o ramo adequado para a oviposição independentemente da espécie da qual ele pertence, espera-se que a distribuição de ovos e larvas de *H. erato phyllis* seja altamente influenciada pela densidade e fenologia destas passifloráceas em cada local considerado. *H. erato phyllis* utiliza-se de um número relativamente grande de passifloráceas como hospedeiro e a alternância de uso destas tem sido reconhecida para algumas populações do sudeste brasileiro (BENSON *et al.*, 1976). No Rio Grande do Sul, a distribuição dos ovos e larvas de *H. erato phyllis* parece refletir a abundância relativa das espécies preferidas para oviposição e/ou mais adequadas para o desenvolvimento das larvas (*P. misera*, *P. capsularis*, *P. suberosa* e *P. elegans*), a julgar pelos dados de campo

fornecidos por MENNA-BARRETO & ARAÚJO (1985) e PÉRICO & ARAÚJO (1991) e observações efetuados no presente estudo. Ou seja, a intensidade de uso das passifloráceas utilizadas como plantas hospedeiras por *H. e. phyllis* poderá não necessariamente seguir a ordem do grau de preferência ou adequabilidade, mas sim a abundância relativa destas no local em questão (SMILEY, 1978). Tal hipótese está sendo testada atualmente no Departamento de Zoologia da UFRGS (MOREIRA, G.R.P. comunicação pessoal).

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, A.J. 1961. A study of the biology and behavior of the caterpillars, pupae and emerging butterflies of the subfamily Heliconiinae in Trinidad, West Indies. Part I. Some aspects of larval behavior. Zoologica 46: 1-24.
- BARCELLOS, C.A. & MOREIRA G.R.P. 1995. Consumo foliar de *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) por larvas de *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). In: Salão de Iniciação Científica, Porto Alegre, 12-18 out. 1995. Resumos ..., Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995. p.143-4
- BENSON, W.W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution 32: 493-518.
- BENSON, W.W.; BROWN, K.S. & GILBERT, L.E. 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. Evolution 29: 659-680.
- BROWN, K.S., Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. Ann. Rev. Entomol. 26:427-456.
- BROWN, K.S., Jr. & MIELKE, O.H.H. 1972. The heliconians of Brazil (Lepidoptera:Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. Zoologica 57:1-40.

- BOLD, H. C. 1967. Morphology of plants. 2nd. Ed., Harper & Row. New York.
- CATES, R.G. 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. Oecologia 46: 22-31.
- COPP, N.H. & DAVENPORT, D. 1978. *Agraulis* and *Passiflora* I. Control of specificity. Biol. Bull. 155: 98-112.
- CRANE, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydra Hewitson*, with special reference to the social use of color. Zoologica 40: 167-195.
- DUCKETT, C.N. 1989. Natural history of *Pedilia* sp. A and its interactions with other herbivores of *Passiflora pittieri*. Entomography 6: 381-389.
- DUNLAP-PIANKA, H.L; BOGGS, C.L & GILBERT, L.E. 1977. Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. Science 197: 487-490.
- GILBERT, L.E. 1991. Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: pattern, process, and problems, p.403-427. In: P.W. Price; T.L. Lewinsohn; G.W.Fernandes & W.W. Benson (eds.). Plant-Animal Interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley & Sons.
- HAMILTON, J.G. & ZALUCKI, M.P. 1993. Interactions between a specialist herbivore, *Crociosema plebejana*, and its host plants *Malva pariflora*, and cotton, *Gossypium hirsutum*: larval performance. Entomol. exp. appl. 66: 199-205.
- JAENIKE, J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. Theor. Popul. Biol. 14: 350-356.
- JONES, R.E. 1991. Host location and oviposition on plants, p.139-171. In: W.J. Bailey & J. Ridsdill-Smith (eds.). Reproductive behavior of insects: individuals and populations. Chapman & Hall.
- LEATHER, S.R. 1985. Oviposition preferences in relation to larval growth rates and survival in the pine beauty moth, *Panolis flammea*. Ecol. Entomol. 10: 213-217.

- LEWIS, A.C. 1982. Leaf wilting alters a plant species ranking by the grasshopper *Melanoplus differentialis*. Ecol. Entomol. 7: 391-395.
- LOPES, F.S. 1991. Padrões sazonais e evolução do uso de plantas hospedeiras de larvas por *Heliconius erato phyllis* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae) na Serra do Japi, São Paulo. Tese de doutorado, não publicada, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 119p.
- MENNA-BARRETO, Y. & ARAÚJO, A.M. 1985. Evidence for host plant preferences in *Heliconius erato phyllis* from southern Brazil (Nymphalidae). J. Res. Lepid. 24: 41-46.
- PÉRICO, E. & ARAÚJO, A.M. 1991. Suitability of host plants (Passifloraceae) and their acceptableness by *Heliconius erato* and *Dryas iulia* (Lepidoptera; Nymphalidae). Evol. Biol. 5:59-74.
- RODRIGUES, D. & MOREIRA, G.R.P. 1995. Efeito da idade da folha de *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) na performance das larvas de *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). In: Salão de Iniciação Científica, Porto Alegre, 12-18 out. 1995. Resumos ..., Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995. p.145
- SINGER, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. Evolution 37: 389-403.
- SINGER, M.C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects, p.65-94. In: J. Miller & T. Miller (eds.). Insect-plant relations. Springer-Verlag.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. Biometry. 2nd. ed., W.H. Freeman and Company. New York.
- THOMAS, C.D. 1987. Behavioural determination of diet breadth in insect herbivores: the effect of leaf age on choice of host species by beetles feeding on *Passiflora* vines. Oikos 48: 211-216.

- WIKLUND, C. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. Oecologia 18: 185-197.
- WIKLUND, C. 1981. Generalist vs. specialist oviposition behaviour in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. Oikos 36: 63-170.

## **CAPÍTULO TRÊS**

### **EFEITO DA PRESENÇA DE COESPECÍFICOS E DENSIDADE DE RAMOS**

#### **3.1. INTRODUÇÃO**

Os insetos de uma maneira geral determinam os locais de desenvolvimento de suas larvas indiretamente, pela escolha da planta hospedeira por ocasião da oviposição. A escolha é feita com base não somente nas características inter-específicas das espécies de plantas hospedeiras, mas também em atributos intrínsecos à própria planta, tais como tamanho, idade e estágio fenológico. A evolução da preferência por uma dada planta hospedeira é supostamente determinada, pelo menos em parte pela adequabilidade desta como alimento para o estágio de larva. Assim, tem sido frequentemente demonstrada uma estreita correlação entre a espécie hospedeira ou parte da planta preferida para a oviposição com uma maior probabilidade de sobrevivência, taxa de desenvolvimento ou tamanho das larvas correspondentes (JONES, 1991; Capítulo 2).

Dependendo da disponibilidade de alimento, a presença de coespecíficos poderá também afetar a performance de muitos insetos herbívoros sobre suas plantas hospedeiras, indiretamente. Fêmeas que ovipositam discriminadamente em favor de plantas hospedeiras desprovidas de coespecíficos poderão ter um maior sucesso reprodutivo em relação àquelas que não o fazem. A evolução deste mecanismo comportamental está relacionada supostamente à redução da competição intra-específica e tem sido descrito para diversos insetos (ver JONES, 1991), incluindo alguns lepidópteros diurnos, tais como Pieridae (ROTHSCHILD & SCHOONHOVEN, 1977; WIKLUND & AHRBAERG, 1978; SHAPIRO, 1981), Papilionidae (RAUSHER, 1979), Ithomiinae (VASCONCELLOS-NETO & MONTEIRO, 1993) e Heliconiinae (WILLIAMS & GILBERT, 1981).



A disponibilidade de hospedeiros altera de forma direta e significativa o comportamento de oviposição de diversos insetos. Em himenópteros parasitóides, por exemplo, a densidade de hospedeiros pode influenciar o comportamento de busca, a oogênese, a taxa de oviposição diária e a razão de sexos da prole, dentre outros (ver VINSON, 1981; CHARNOV, 1982; WELLINGS, 1991). A influência da variação na abundância relativa de hospedeiros sobre a biologia dos lepidópteros também é reconhecida, como por exemplo em relação ao desenvolvimento, duração e sobrevivência do estágio de larva e alternância no uso de hospedeiros preferenciais (SOLOMON, 1981; COURTNEY & FORSBERG, 1988). Porém, pouco se conhece sobre os mecanismos comportamentais e as estratégias reprodutivas adotadas por estes insetos frente à variação na abundância de suas plantas hospedeiras.

No presente estudo são apresentadas evidências que, além de reconhecer a presença de coespecíficos (ovos e larvas), a fêmea de *H. erato phyllis* avalia a densidade de plantas hospedeiras e altera a taxa de oviposição diária em função do número de plantas disponíveis para oviposição. A seleção do local de oviposição frente a presença de coespecíficos é determinada através de testes de escolha sequencial e simultânea e o efeito da abundância relativa de plantas de *Passiflora suberosa* (Passifloraceae), através de testes de escolha simples, todos conduzidos em condições de insetário.

## **3.2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.2.1. Avaliação na população em campo**

A densidade natural de ovos de *H. erato phyllis* sobre plantas de *P. suberosa* foi estimada em população da Estação Experimental de Águas Belas, município de Viamão, RS, como parte das coletas relativas às determinações qualitativas da população (Capítulo 2).

A área amostral constou de uma trilha localizada no interior de um eucaliptal, com extensão de aproximadamente de 200 m. As amostragens foram realizadas em intervalos de 45 dias, entre 1º de novembro de 1994 a 1º maio de 1995. Na ocasião, coletava-se na trilha 50 ramos de *P. suberosa*. Dentre estes, aproximadamente 20% continham ovos de *H. erato phyllis*, e foram obtidos através da realização de um censo, onde todas as plantas, em ambas as margens da trilha, foram revistadas. Uma descrição detalhada da área experimental e da metodologia de coleta é apresentada no item 2.2.1.

Durante as coletas, todas as folhas e gavinhas dos ramos de *P. suberosa* coletados foram vistoriados com vistas à detecção da presença de ovos e/ou larvas de *H. erato phyllis* e outros insetos. Os ovos presentes foram mantidos nos ramos, os quais foram acondicionados individualmente em sacos plásticos e posteriormente herborizados (ver item 2.2.1). As larvas foram colocadas individualmente em potes de vidro contendo álcool 70%, identificados com a numeração do ramo correspondente.

A identificação dos ovos e larvas de *H. erato phyllis* e outros heliconíneos deu-se a partir de características morfológicas contidas em BEEBE *et al.* (1960). Para a identificação dos notodontídeos seguiu-se MILLER (1991).

### 3.2.2. Testes em insetários

A seleção do substrato de oviposição quanto a presença de coespecíficos e densidade de ramos foram também avaliados em condições controladas de insetário, seguindo-se metodologia similar àquela apresentada no Capítulo 2. Uma descrição detalhada dos insetários utilizados, da forma como os adultos de *H. erato phyllis* foram mantidos e as plantas de *P. suberosa* cultivadas é apresentada no item 2.2.1. Os testes foram desenvolvidos em dois insetários com um volume total de 21,6m<sup>3</sup> (1) e 50 m<sup>3</sup> (2), os quais foram divididos em três e dois compartimentos, respectivamente. Esses foram providos de plantas nativas, não hospedeiras, com o

objetivo de simular as condições naturais. As fêmeas utilizadas ("população estoque", n = 30) foram coletadas nos arredores de Porto Alegre, sendo identificadas por números nas asas e mantidas em um dos compartimentos do insetário 2 (Figura 2.3).

Os indivíduos eram alimentados *ad libitum* com dieta semi-natural constituída de água destilada (50ml), sacarose (7,5g) e pólen comercial (1,5g), a qual era substituída duas vezes ao dia.

O substrato de oviposição constituiu-se de ramos de *P. suberosa*, apresentando três folhas e a região apical intacta, obtidos de plantas cultivadas em vasos. Estes eram dispostos individualmente em garrafas plásticas (altura de 20cm e diâmetro de 2,0cm), contendo água.

#### 3.2.2.1. Efeito da presença de coespecíficos

O efeito da presença de coespecíficos foi avaliado em condições experimentais, com base em testes de escolha em sequência e simultânea, conduzidos de 9 a 27 de maio de 1995, nos compartimentos **A**, **B** e **C** do insetário 1 e compartimento **B** do insetário 2 (Figura 2.3), respectivamente. Cada teste teve duração de 15 dias, o que correspondeu ao número de repetições. O experimento não foi realizado em dias consecutivos devido a ocorrência de chuvas, pois verificou-se que a atividade de oviposição é reduzida em tais circunstâncias.

As avaliações foram conduzidas entre 9 e 15 horas. Nos testes de escolha simultânea, os ramos foram oferecidos conjuntamente ao longo deste período. Em relação à escolha em sequência, o período experimental diário foi dividido em dois intervalos; 9 -12 e 12 - 15 horas. Neste caso, os tratamentos eram avaliados isoladamente, em cada um destes períodos. Para a aleatorização das variáveis durante a realização dos testes, foram sorteados os ramos utilizados antes da distribuição dentre os tratamentos; os tratamentos entre os compartimentos; as fêmeas, entre àquelas da "população estoque", bem como, os tratamentos dentre os

períodos nos testes de escolha simples. Apenas uma fêmea era testada por dia tanto nos testes de escolha simultânea quanto em sequência. Em todos os testes, foi mantida a razão de cinco ramos para cada fêmea testada (ver discussão no item 2.2.2.1).

Os tratamentos foram os seguintes: a) ovo, aderido à região apical; b) larva de primeiro ínstar, sobre a região apical; c) larva de quinto ínstar, sobre o limbo da segunda folha aberta; d) macerado de ovos e larvas, sobre a região apical; e) ramo intacto, sem coespecíficos (controle).

Os coespecíficos utilizados foram mímicos de *H. erato phyllis*, obtidos pela liofilização de ovos e larvas de primeiro e quinto ínstares, obtidos da criação em insetário. Estes foram aderidos aos ramos de *P. suberosa*, utilizando-se de cola para papel (Tenaz) como adesivo. Para a liofilização, os indivíduos foram imersos em água fervente por aproximadamente 20 segundos e então congelados a uma temperatura de -10 °C, durante 12 horas. Após, foram dispostos em liofilizador do tipo Edwards (temperatura de -30 °C e vácuo total de 76 mm Hg), durante 4 dias consecutivos (7 horas diárias). Após, os espécimes liofilizados foram cuidadosamente pintados com tinta para papel sob o microscópio estereoscópico, seguindo-se os padrões de coloração natural encontrados em *H. erato phyllis* (Figura 3.1).

Ao término do período de teste, anotava-se o número de ovos depositados, os quais eram destacados do ramo com o uso de um pincel embebido em água. Os ramos foram reutilizados nos dias consecutivos aos testes, uma vez que esse procedimento não alterava o comportamento de oviposição (ver discussão no item 2.2.2.2).

#### **3.2.2.2. Efeito da densidade de ramos**

O efeito da variação na densidade de ramos sobre a intensidade de oviposição foi avaliado entre o período de 28 a março a 26 de abril de 1995. Dada a

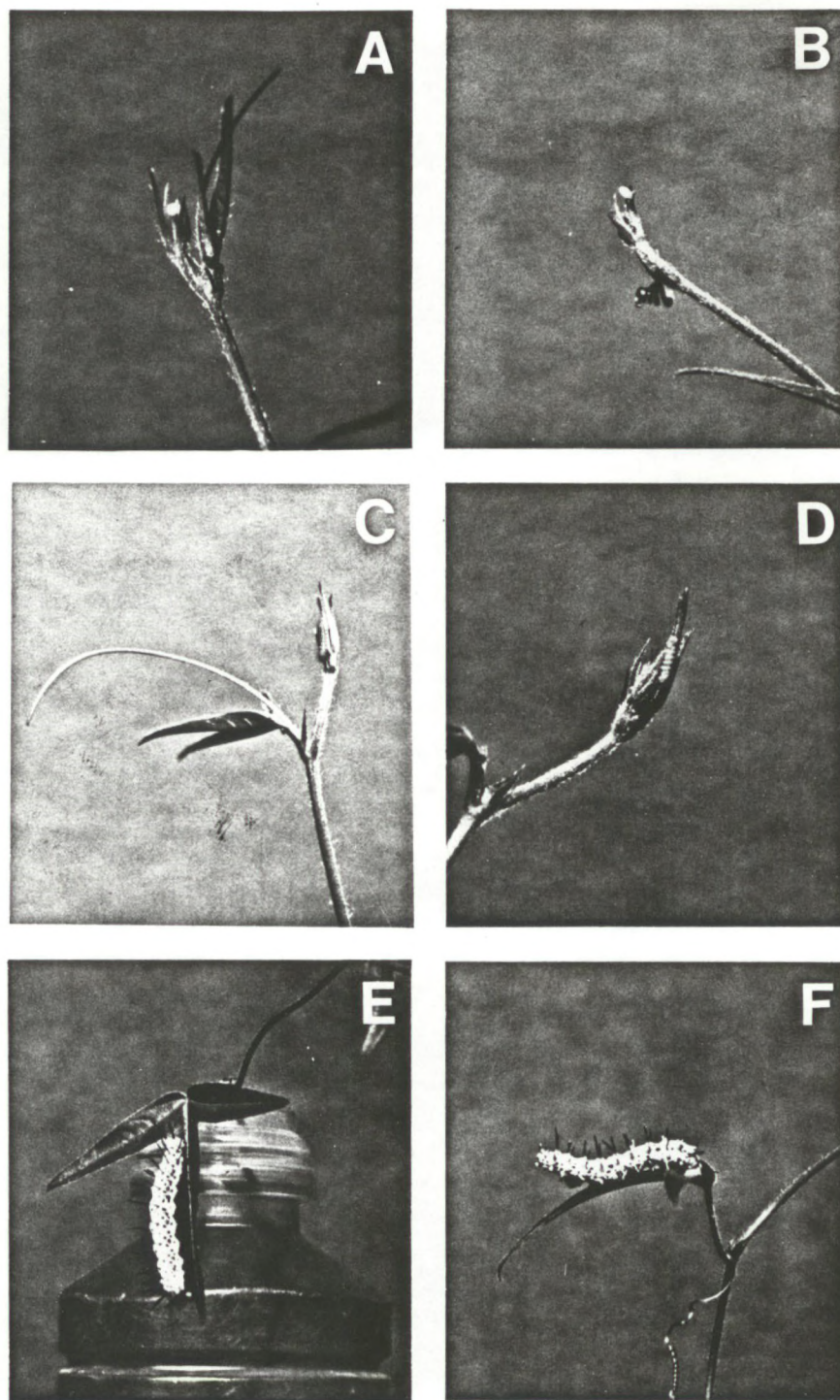


Figura 3.1. Coespecíficos de *H. erato phyllis* sobre ramos de *P. suberosa*. **A**, ovo ; **B**, ovo liofilizado; **C**, larva primeiro ínstar; **D**, larva de primeiro ínstar liofilizada; **E**, larva de quinto ínstar; **F**, larva de quinto ínstar liofilizada.

ocorrência de chuvas, as avaliações nem sempre foram efetuadas em dias consecutivos. Os testes foram realizados no período diário de 8 as 17 horas. Os tratamentos utilizados corresponderam às densidades de 1, 5, 10, 15, 20 e 25 ramos, dispostos nos compartimentos **A**, **B** e **C** do insetário 1 (Figura 2.3). Ou seja, apenas três densidades eram testadas por dia. Três fêmeas eram avaliadas para todas as densidades (nove fêmeas testadas por dia); em consequência, a razão de ramos por fêmea variou de 0,33 a 8,33 (número de ramos dividido pelo número de fêmea) por compartimento. Para a aleatorização das variáveis, foram sorteados os ramos utilizados antes da distribuição dentre os tratamentos; os tratamentos entre os compartimentos; as fêmeas, entre àquelas da "população estoque", bem como, os tratamentos utilizados por dia, ao longo do período experimental. As fêmeas não foram utilizadas em dias consecutivos.

#### **3.2.4. Análise dos dados**

Os dados obtidos não se ajustaram a uma distribuição normal. Com base nos critérios descritos em SOKAL e ROHLF (1981), aplicou-se a transformação logarítmica ( $\log n + 1$ ) para a realização da análise de variância (ANOVA). Em caso de análise de variância ser significativa, comparou-se as médias através de testes múltiplos de TUKEY, ao nível de significância 0,05.

### **3.3. RESULTADOS**

#### **3.3.1. Efeito da presença de coespecíficos**

Do total de 246 ramos de *P. suberosa* coletados, 43 (17,48%) ramos apresentavam ovos e/ou larvas de *H. erato phyllis*. Em nenhuma ocasião foi encontrado mais de um ovo ou larva por ramo, ou mesmo a presença conjunta destes num mesmo ramo. Larvas e ovos de *Dryas iulia* (Nymphalidae: Heliconiinae) e *Josia* sp. (Notodontidae, Dioptinae) foram detectados em 7 (2,85%) do total de ramos de *P. suberosa* coletados.

Nos testes de escolha simultânea, a intensidade de oviposição foi maior nos tratamentos correspondentes aos ramos com a região intacta, desprovidas de coespecíficos (média  $\pm$  erro padrão de  $2,2 \pm 0,14$  ovos) e controle ( $1,93 \pm 0,21$  ovos), os quais não diferiram estatisticamente entre si. A intensidade de oviposição nos demais tratamentos foi significativamente menor, correspondendo a  $0,07 \pm 0,07$  ovos/ramo nos ramos com ovos,  $0,13 \pm 0,09$  ovos/ramo nos ramos de 5º instar, não havendo oviposição nos ramos com larvas de 1º instar. Não houve diferença significativa entre estes dois últimos tratamentos (Figura 3.2 A; Apêndice C).

Nos testes de escolha em sequência, as fêmeas também ovipositaram com igual intensidade nos ramos intactos, desprovidos de coespecíficos e no controle, cujas médias foram respectivamente de  $2,7 \pm 0,30$  e  $2,9 \pm 0,32$  ovos/ramo. Os ramos com ovos e larvas de 1º instar receberam oviposições com menor intensidade (médias de  $0,4 \pm 0,16$  e  $0,2 \pm 0,11$  ovos/ramo, respectivamente), não diferindo entre si estatisticamente. A intensidade de oviposição foi intermediária nos ramos com larvas de 5º instar (média de  $1,47 \pm 0,26$  ovos/planta); não houve diferença significativa deste em relação aos demais tratamentos (Figura 3.2B; Apêndice C).

### 3.3.2. Efeito da densidade de ramos

A intensidade de oviposição variou de  $3,1 \pm 1,84$  ovos/ramo na densidade de 0,33 ramos/fêmea a  $0,38 \pm 0,38$  ovos/ramo na densidade de 8,33 ramos/fêmea. Neste intervalo, o número de ovos por ramo decresceu exponencialmente com aumento na densidade de plantas ( $1/y = 0,64 + 0,27x$ ;  $r = 0,71$ ,  $p = <0,01$ ,  $n = 60$ ) (Figura 3.3; Apêndice C).

O número médio de ovos por fêmea aumentou linearmente de 1,04 ovos na densidade de 0,33 ramos/fêmea para 3,03 ovos na densidade de 5 ramos/fêmea ( $y = 0,90 + 0,42x$ ,  $r = 0,68$ ,  $n = 40$ ,  $p < 0,01$ ), a partir da qual tendeu à estabilização (Figura 3.4; Apêndice C).

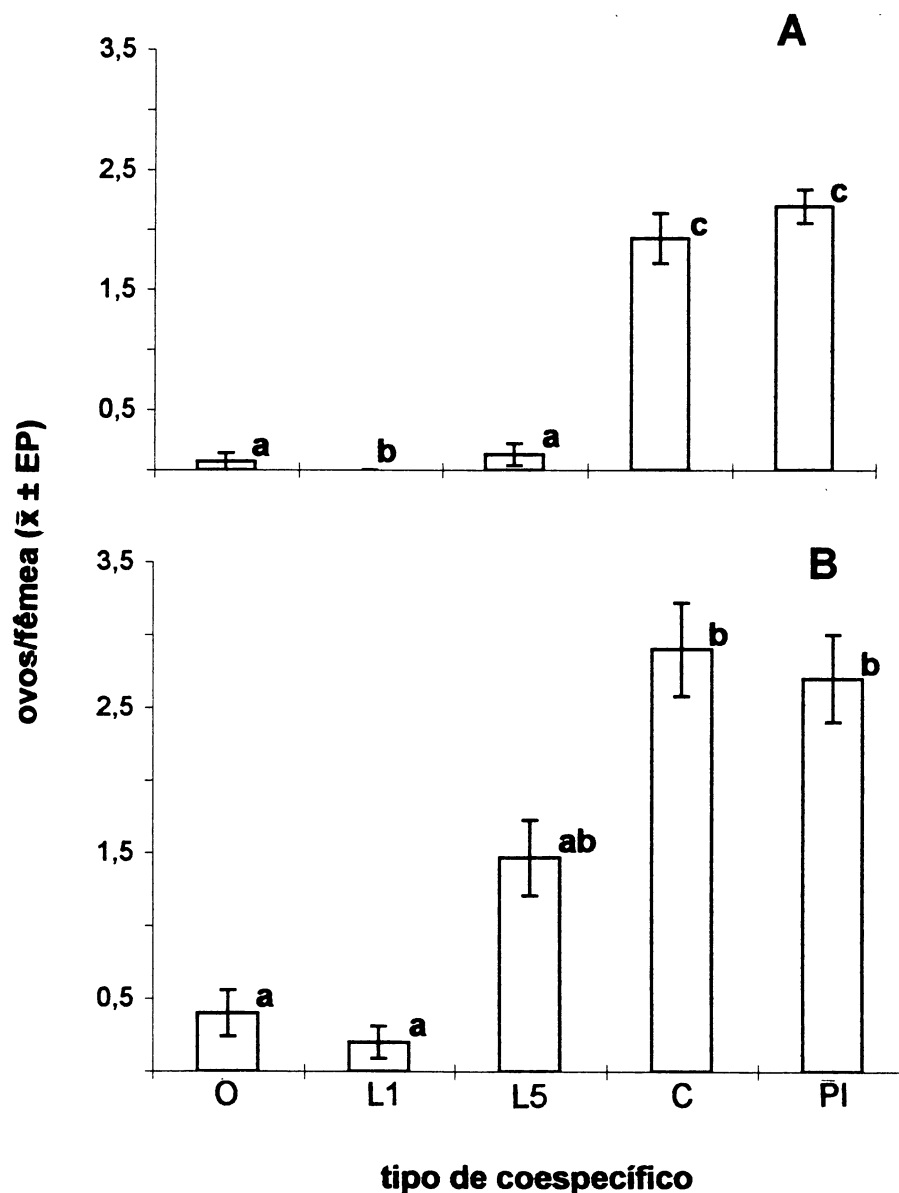


Figura 3.2. Intensidade de oviposição de *H. erato phyllis* em relação à presença de coespecíficos liofilizados sobre ramos de *P. suberosa*, com base em testes de escolha simultânea (A) e em sequência (B), realizados em insetário. O, ovo na região apical; L1, larva de primeiro ínstar na região apical; L5, larva de quinto ínstar na segunda folha aberta; C, ramo intacto com macerado de larva e adesivo; PI, ramo com região apical intacta. Tratamentos seguidos por mesma letra não diferem estatisticamente (ANOVA, alfa = 0,05; testes múltiplos de Tukey, alfa = 0,05, n = 75). Porto Alegre, RS, maio/1995.



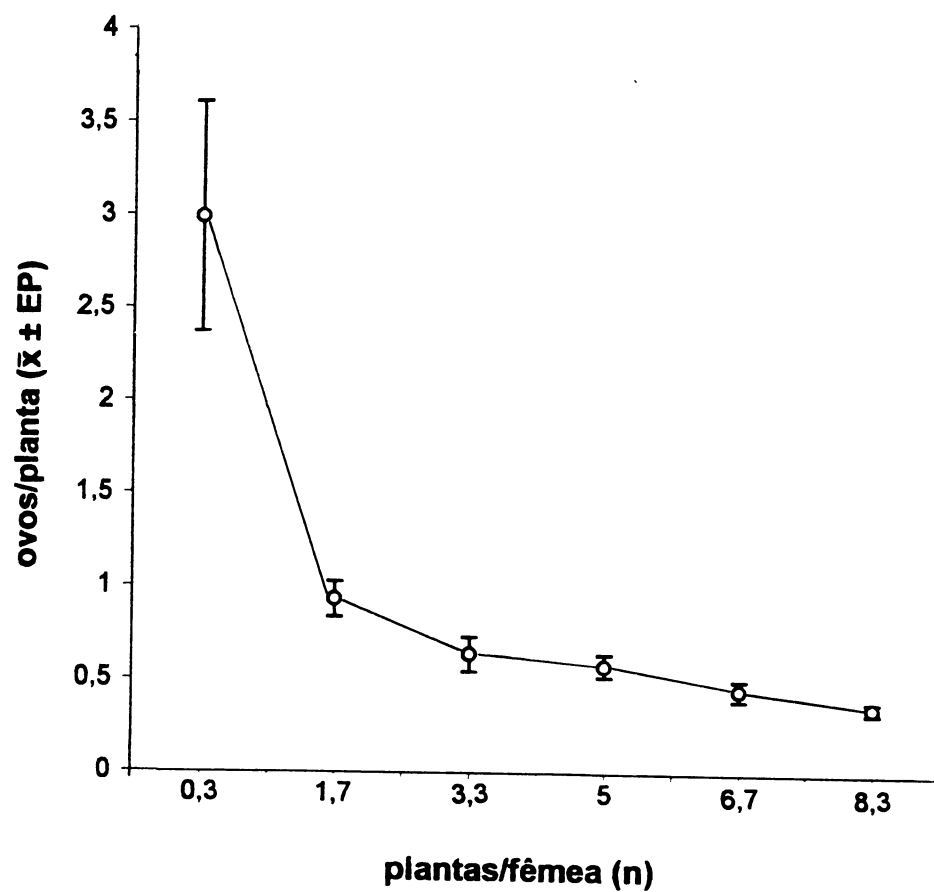


Figura 3.3. Variação na densidade de ovos de *H. erato phyllis* depositados por ramo de *P. suberosa*, em relação ao número de ramos disponíveis para a oviposição. Porto Alegre, RS, março-abril/1995.

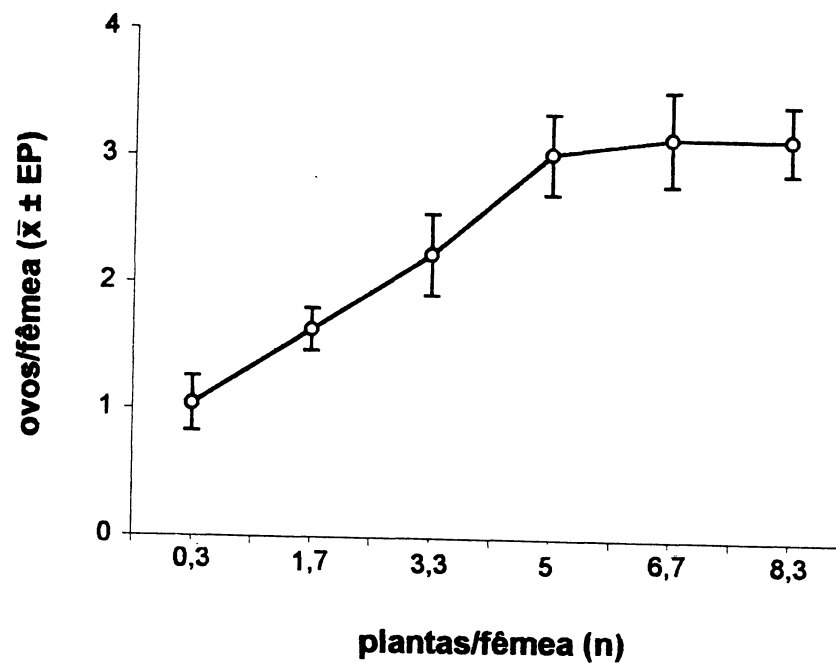


Figura 3.4. Variação na taxa de oviposição diária de *H. erato phyllis* em relação ao número de ramo de *P. suberosa* disponíveis para a oviposição. Porto Alegre, RS, março-abril/1995.

## DISCUSSÃO

Os resultados de campo confirmam o observado por outros autores os ovos de *H. erato* são depositados isoladamente na porção terminal dos ramos das passifloráceas utilizadas como hospedeiras (ex. CRANE, 1955; BENSON et al., 1976, 1978; Capítulo 2). Em nenhum dos ramos coletados com postura em campo havia mais de um ovo ou larvas de coespecíficos e de outros lepidópteros competidores. Em insetário, houve preferência pela oviposição sobre os ramos desprovidos de ovos e larvas tanto nos testes de escolha simultânea quanto em sequência. A deposição de mais de um ovo por ramo foi observada, mas somente quando o número de ramos oferecido para a oviposição foi reduzido. Em adição, o número de ovos por ramo diminui exponencialmente com o aumento do número de ramos disponíveis para oviposição. Dessa forma, os resultados prevêm que a sobreposição de ovos em um mesmo ramo, ocorrerá em campo somente em situações como acentuada escassez de ramos livres de coespecíficos nas populações de *P. suberosa*.

A rejeição de ramos contendo ovos de coespecíficos para a oviposição pelas fêmeas de *Heliconius* já havia sido demonstrada experimentalmente (WILLIAMS & GILBERT, 1981). Desconhecia-se, porém, de que os efeitos similares causados pela presença de larvas, demonstrados neste estudo, tenham sido testados anteriormente. A capacidade de detectar a presença de larvas da própria espécie e evitar a oviposição nas partes correspondentes da planta tem sido sugerida em relação a outros lepidópteros (ex., WIKLUND & AHRBERG, 1978; ROTHSCHILD & SCHOONOVEN, 1977; VASCONCELLOS-NETO & MONTEIRO, 1993). Tal comportamento supostamente tem valor adaptativo, devido principalmente a dois aspectos da biologia de *H. erato phyllis*. Primeiro, o sucesso no desenvolvimento inicial da larva deste heliconíneo depende da presença de tecidos jovens no ramo da passiflorácea utilizada como alimento. Em adição, a área foliar dos ramos de *P.*

*suberosa*, pelo menos na população de Águas Belas, é inferior àquela consumida pela larva de *H. erato phyllis*, na maioria dos casos (Capítulo 2). Em consequência, a deposição de mais de um ovo por ramo levaria inevitavelmente a competição intra-específica, quando for utilizada *P. suberosa* como planta hospedeira. Segundo, as larvas de *H. erato phyllis* apresentam comportamento agressivo para com coespecíficos, podendo haver canibalismo (BENSON, 1978). Dessa forma, o desperdício de ovos seria evitado pelo comportamento discriminatório da fêmea por ocasião da oviposição, à semelhança do verificado para diversas espécies de himenópteros parasitóides (WELLINGS, 1991).

Nos casos aonde foi constatado tal efeito com relação à presença de coespecíficos em outros lepidópteros, a identificação destes é supostamente mediada pela presença de feromônios de marcação (ex., SCHOONHOVEN *et al.*, 1990; THIERY & Le QUERE, 1991; THIERY *et al.*, 1992 ) ou visualmente ( ex., WIKLUND & AHRBERG, 1978; SHAPIRO, 1981; RAUSHER, 1979). A visão é bastante desenvolvida em *Heliconius*, incluindo a identificação de cores e aprendizado correspondente (CRANE, 1955; SWIHART, 1971). Antes de pousar sobre o local de oviposição, as fêmeas destes lepidópteros inspecionam cuidadosamente as passifloráceas utilizadas como plantas hospedeiras (BENSON *et al.*, 1976; BENSON, 1978; GILBERT, 1991). Na ocasião, supostamente avaliam visualmente tanto os atributos qualitativos da planta (Capítulo 2) quanto a presença de coespecíficos (WILLIAMS & GILBERT, 1981). No presente estudo, a intensidade de oviposição não diferiu entre os ramos intactos desprovidos de coespecíficos daqueles com macerados de ovos e larvas, sugerindo que não foram significativamente utilizados compostos químicos na identificação dos coespecíficos correspondentes.

Os dados disponíveis sobre a fecundidade potencial e a taxa de oviposição de *H. erato* são ainda inadequados, o que dificulta a análise quanto ao efeito da densidade de ramos oferecidos sobre a intensidade de oviposição. GILBERT (1972)

e DUNLAP-PIANKA *et al.* (1977) mencionam que as fêmeas desta espécie ovipositam de 1 a 5 ovos por dia, quando mantidas em insetário, de forma semelhante ao presente estudo. Para as fêmeas utilizadas nos testes, estimou-se uma taxa de oviposição média acima de 2 ovos por dia (Capítulo 2). Os resultados obtidos sugerem que esta taxa de oviposição é realizada somente quando ramos desprovidos de coespecíficos encontram-se disponíveis em número suficiente na população de plantas hospedeiras. Ou seja, quando o número de ramos oferecidos foi inferior ao potencial diário de oviposição (menor do que quatro ramos / fêmea), o número de ovos depositados por fêmea foi reduzido. A taxa de oviposição diária aumentou progressivamente com o incremento do número de ramos oferecidos para oviposição, estabilizando-se quando este superou o potencial diário de oviposição. Conforme discutido anteriormente, a densidade de coespecíficos por ramo aumenta com a diminuição do número de ramos disponíveis para a oviposição, e não há razão para supor que tais fenômenos sejam independentes. Ou seja, a fêmea provavelmente reduz a taxa de oviposição diária frente a uma baixa densidade de ramos disponíveis para a oviposição em consequência do aumento do número de ovos por ramo verificado em tais circunstâncias. A capacidade de ajustar a taxa de oviposição diária frente a disponibilidade de plantas hospedeiras adequadas para oviposição, poderá constituir-se em uma importante estratégia reprodutiva para *H. erato*, principalmente nas florestas tropicais, aonde a abundância relativa de passifloráceas é usualmente reduzida, tendo sido apontado a existência de competição dentre fêmeas de heliconíneos por plantas para oviposição (BENSON *et al.*, 1976; BENSON, 1978).

Restam a ser avaliadas as consequências fisiológicas da diminuição na atividade de oviposição de *H. erato phyllis* frente a redução na disponibilidade de plantas hospedeiras imposta neste estudo. Em *Heliconius charitonius*, uma espécie próxima a *H. erato phyllis* filogeneticamente (BROWN, 1981), como para a maioria dos lepidópteros, a oviposição também é inibida pela ocorrência de dias nublados,

baixas temperaturas e pela ausência de plantas hospedeiras, em condições de insetário. Neste caso, tanto os oócitos em desenvolvimento, quanto os maduros (armazenados) são reabsorvidos, após alguns dias sem atividade de oviposição (DUNLAP-PIANKA *et al.*, 1977). A reabsorção de oócitos e uso posterior da energia correspondente na própria oogênese tem sido constatada em diversos lepidópteros (ver ENGELMANN, 1970). A ocorrência de tal fenômeno reprodutivo seria esperada principalmente para os heliconíneos considerados derivados, dentre os quais situa-se *H. erato phyllis*, e que comparativamente apresentam uma taxa de oviposição diária reduzida, porém alta longevidade e extenso período reprodutivo. Ou seja, tais espécies provavelmente ajustam sua dinâmica ovariana frente a persistência de fatores meteorológicos adversos e escassez de hospedeiros adequados, através da interrupção parcial da oogênese, retenção temporária e/ou reabsorção de oócitos.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEEBE, W.; CRANE, J. & FLEMING, H. 1960. A comparison of eggs, larvae and pupae in fourteen species of heliconiine butterflies from Trinidad, W.I. Zoologica 45: 111-154.
- BENSON, W.W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution 32:493-518.
- BENSON, W.W.; BROWN, K.S. JR & GILBERT, L.E. 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. Evolution 29: 659-680.
- BROWN, K.S., Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. Ann. Rev. Entomol. 26: 427-456.
- CHARNOV, E.L. 1982 The theory of sex allocation. Princeton University Press.

- COURTNEY, S.P. & FORSBERG, J. 1988. Host use by two pierid butterflies varies with host density. Func. Ecol. 2: 67-75.
- CRANE, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. Zoologica 40: 167-195.
- DUNLAP-PIANKA, H.; BOGGS, C.L. & GILBERT, L.E. 1977. Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. Science 197: 487-490.
- ENGELMANN, F. 1970. The physiology of insect reproduction. Pergamon Press, Oxford.
- GILBERT, L.E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. Proc. Nat. Acad. Sci. 69: 1403-1407.
- GILBERT, L.E. 1991. Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: pattern, process, and problems, p.403-427. *In*: Price, P.W. *et al.* (eds.). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley & Sons.
- JONES, R.E. 1991. Host location and oviposition on plants, p.139-171. *In*: W.J. Bailey & J. Ridsdill-Smith (eds.). Reproductive behavior of insects: individuals and populations. Chapman & Hall.
- MILLER, J.S. 1991. Cladistics and classification of the Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea) based on larval and adult morphology. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 204: 1-230.
- RAUSHER, M.D. 1979. Egg recognition: its advantage to a butterfly. Anim. Behav. 27:1034-1040.
- ROTHSCHILD, M. & SCHOONHOVEN, L.M. 1977. Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). Nature 266: 352-355.
- SHAPIRO, A.M. 1981. Egg-mimics of *Streptanthus* (Cruciferae) deter oviposition by *Pieris sisymbrii* (Lepidoptera: Pieridae). Oecologia 48: 142-143.

- SCHOONHOVEN, L.M.; BEERLING, E.A.M; KLIJNSTRA, J.W. & VUGT, Y. 1990. Two related butterfly species avoid oviposition near each other's eggs. Experientia 46: 526-528.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. Biometry. 2nd. ed., W.H. Freeman and Company, New York.
- SOLOMON, B.P. 1981. Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. Ecology 62: 1205-1214.
- SWIHART, C.A. 1971. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. Anim. Behav. 9: 156-164.
- THIÉRY, D. & Le QUÉRE, J.L.L. 1991. Identification of an oviposition-detering pheromone in the eggs of the European corn borer. Naturwissenschaften 78: 132-133.
- THIÉRY, D.; GAGEL, B.; FARKAS, P. & PRONIER, V. 1992. Identification of an oviposition-regulating pheromone in the European grapevine moth, *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). Experientia 48: 697-699.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & MONTEIRO, R.F. 1993. Inspection and evaluation of host plant by the butterfly *Mechanitis lysimnia* (Nymph., Ithomiinae) before laying eggs: a mechanism to reduce intraspecific competition. Oecologia 95: 431-438.
- VINSON, S.B. 1981. Habitat location. p.51-77. *In*: Nordlund, D.A. *et al.* (eds.). Semiochemicals: their role in pest control. John Wiley & Sons.
- WELLINGS, P.W. 1991. Host location and oviposition on animals. p.75-107. *In*: W.J. Bailey & J. Ridsdill-Smith (eds.). Reproductive behavior of insects: individuals and populations. Chapman & Hall.
- WIKLUND, C. & AHRBERG, C. 1978. Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of *Anthocharis cardamines* (Lepidoptera). Oikos 31: 169-183.



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.

## CAPÍTULO QUATRO

### CONCLUSÕES

Os resultados quanto à seleção do local de oviposição por *Heliconius erato phyllis*, obtidos nesse estudo, permitem fazer as seguintes inferências:

1) O tamanho dos ramos (área foliar, número de folhas e comprimento) na população de *P. suberosa* apresentou ampla variação em todas as ocasiões de amostragem. A presença de ramos com a região apical intacta diminuiu progressivamente ao longo do período amostral. Ou seja, houve um aumento progressivo na proporção de ramos com a região apical danificada na população de *P. suberosa*. O número de ramos em estágio reprodutivo também aumentou ao longo do período amostral.

2) A importância da presença da região apical foi detectada tanto a nível de campo quanto em insetário. Em campo, todas as oviposições foram realizadas sobre ramos com região apical intacta, sobre ou na proximidade desta. Nos testes de escolha em sequência e simultânea realizados em insetário, a intensidade de oviposição foi maior nos ramos com a região apical intacta, sendo rejeitados aqueles sem essa qualidade. Argumenta-se com base em resultados obtidos em outros estudos, que o sucesso das larvas de *H. erato phyllis* depende enormemente da presença de tecidos jovens no ramo, de onde se alimentam, o que é garantido pela oviposição em ramos com a região apical intacta.

3) O tamanho do ramo de *P. suberosa* é avaliado no momento da oviposição pela fêmea de *H. erato phyllis*. Nos testes de escolha desenvolvidos em insetário, as fêmeas preferiram ovipositar nos ramos de tamanho grande e médio, em detrimento dos pequenos. Na população em campo, as fêmeas selecionaram os ramos maiores nas amostragens iniciais (primavera) e os menores nas últimas (outono). Isto ocorreu devido supostamente a baixa disponibilidade de ramos com a região apical intacta, e/ou elevado número de plantas em estágio reprodutivo na população, no outono. Tais resultados, indicam que as características qualitativas (dano da região apical) podem ser mais importantes como parâmetro por ocasião da seleção do ramo para oviposição. Somente os ramos maiores na população estudada apresentaram área foliar suficiente para o desenvolvimento das larvas, o que justificaria a escolha destes para a oviposição. Resta avaliar as consequências da oviposição sobre ramos com área foliar inferior àquela requerida para o desenvolvimento das larvas.

4) As fêmeas de *H. erato phyllis* evitaram colocar ovos em ramos de *P. suberosa* que continham coespecíficos (ovos e/ou larvas). Em campo, todas as oviposições foram realizadas isoladamente. Nos testes de escolha em sequência e simultânea desenvolvidos em insetário, as fêmeas ovipositaram com maior intensidade nos ramos sem coespecíficos, quando comparado aqueles contendo ovos e larvas de primeiro e quinto instares. Considerando a quantidade reduzida de área foliar dos ramos de *P. suberosa* frente ao consumo das larvas de *H. erato phyllis*, tais resultados são interpretados como um mecanismo comportamental pelo qual a competição intra-específica é indiretamente evitada no estágio de larva.

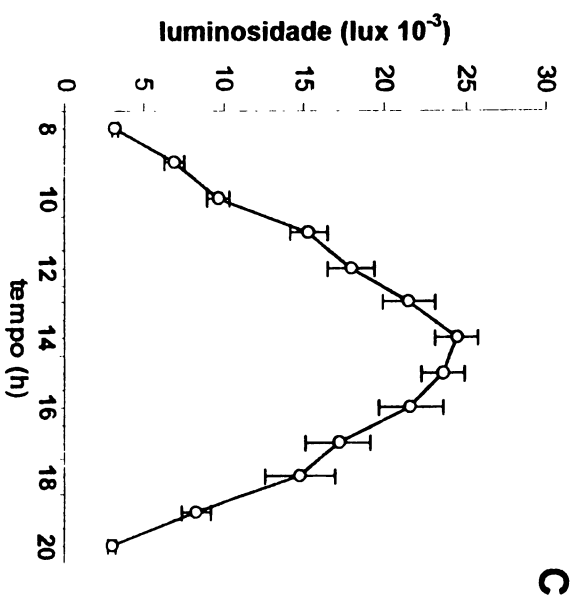
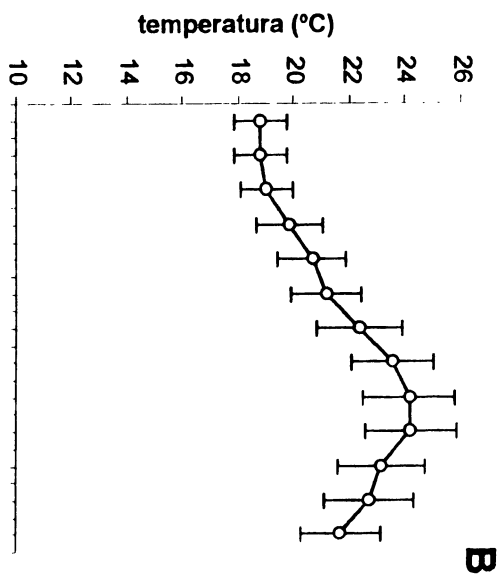
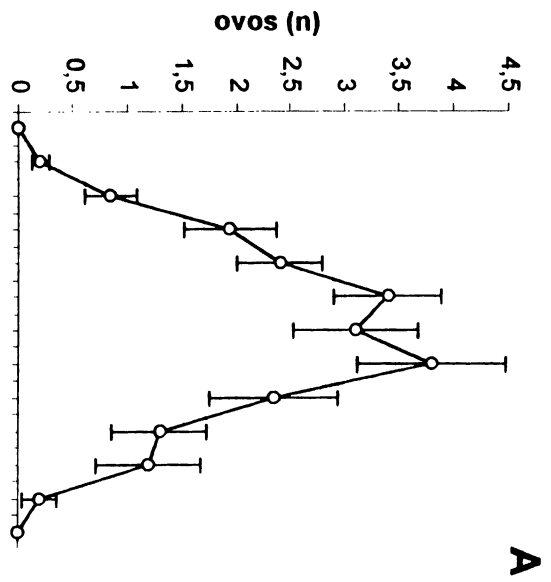
5) O número de ramos de *P. suberosa* disponível para oviposição influenciou o número de ovos depositados por ramo e a taxa de oviposição diária de *H. erato phyllis*. Quando aquele foi baixo, houve deposição de diversos ovos por ramos, e a taxa de oviposição diária foi reduzida. A taxa de oviposição diária aumentou progressivamente com o incremento da disponibilidade de ramos para oviposição, estabilizando-se a partir da densidade de 5 ramos/fêmea/dia. O número de ovos depositados também diminuiu progressivamente com o aumento da disponibilidade de ramos, estabilizando-se ao atingir a densidade de um ovo por ramo. Estes resultados são também interpretados no contexto da competição intraespecífica, apontada no item anterior.

## APÊNDICE A

### Perfil diário de oviposição

A atividade diária de oviposição de *Heliconius erato phyllis* foi determinada em intervalos de trinta minutos, das 7:30 até 20:00 h, durante 10 dias, entre 26 de janeiro a 24 de fevereiro de 1995. O estudo foi desenvolvido com a população estoque de fêmeas (n=20) no insetário 2 (ver item 2.2.2 para a descrição desta). As observações não foram realizadas em dias consecutivos devido a ocorrência de chuvas, o que alterava o comportamento de oviposição de *H. erato phyllis*. Como substrato para oviposição eram oferecidos 25 ramos de *P. suberosa*, sendo aqueles com ovos substituídos por novos no início de cada intervalo. Nesta ocasião, eram registrados o número de ovos, a luminosidade e temperatura do ar. A intensidade luminosa foi determinada com um luxímetro portátil e a temperatura através de um termo-higrógrafo localizado aproximadamente a 200 m do insetário.

Figura A.1. Variação média diária na atividade de oviposição de *H. erato phyllis*. (A) número de ovos, (B) temperatura do ar e (C) luminosidade. Porto Alegre, RS, janeiro-fevereiro/1995. Barras = erro padrão.



## APÊNDICE B

### Dados de campo

Tabela B.1. Área foliar (cm<sup>2</sup>) dos ramos de *P. suberosa* na população natural. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1994/95.

ramo (n)	data de amostragem				
	1/11	15/12	1/02	15/03	1/05
1	38,23	58,11	85,23	259,09	58,51
2	34,47	53,10	131,38	63,21	71,17
3	176,32	54,19	31,84	295,51	54,99
4	40,12	145,70	91,74	11,09	10,82
5	98,13	85,37	23,70	21,26	134,28
6	29,18	186,56	85,21	20,96	35,45
7	89,30	32,57	91,83	40,157	43,92
8	105,77	25,75	212,10	49,06	19,22
9	205,35	99,39	79,27	7,91	137,95
10	165,95	140,37	135,23	158,67	110,5
11	323,00	14,67	282,03	56,46	28,18
12	24,16	81,82	62,31	14,34	16,62
13	60,63	49,62	97,20	12,32	4,17
14	75,50	232,98	20,44	81,06	63,65
15	36,51	16,73	19,79	73,89	76,28
16	66,77	10,77	51,91	14,43	140,65
17	58,17	69,21	36,26	41,64	21,70
18	27,89	14,77	146,17	55,96	11,75
19	105,80	47,04	68,41	35,09	41,39*
20	33,50	20,60	47,60	102,82	80,36
21	2,84	33,46	36,24	114,78	13,40
22	14,43	11,05	114,93	25,36	37,08
23	41,06	66,76	16,61	70,94*	28,52
24	61,15	51,55	241,73	12,50	84,85
25	123,52	63,75	144,59	104,97*	84,33
26	80,25	33,36	37,73	66,79	51,92
27	179,21	31,46	205,42	11,95	51,41
28	34,00	176,17	81,21	166,59*	19,73*
29	26,35	25,55	58,32	92,43	13,39
30	42,52	29,98	18,28	24,09	23,22
31	33,24	66,09	36,69	90,81	66,55
32	64,97	23,80	82,95	132,75	246,44
33	132,99	16,77	22,23	144,69	84,78
34	35,64	5,04	52,76	166,45	102,03
35	37,01	75,25	147,31	84,26	15,37
36	-	28,24	263,97	442,74	216,37
37	61,78	110,66	197,08	136,98	18,64
38	361,71*	13,82	74,47	167,00	59,87
39	136,19	31,35	90,19	60,26	103,51
40	40,46	-	63,46*	33,48	47,30
41	136,39	98,45*	351*	19,33*	41,81*
42	18,18	77,25*	136,79	145,39	14,74



Tabela B.1. (continuação)

ramo	data de amostragem				
	1/11	15/12	1/02	15/03	1/05
(n)					
43	15,44	73,27*	63,84*	243,85*	32,62
44	126,06	77,21*	180,73*	14,42*	176,06
45	48,16*	156,58*	76,10*	95,80*	12,15
46	173,31*	73,02*	193,02*	20,01*	5,58*
47	463,50*	319,53*	27,19*	22,51*	54,19
48	142,42*	80,45*	109,53*	56,44*	17,59*
49	-	172,87*	77,82*	79,16*	45,4*
50	-	159,11*	213,00*	54,55*	16,64
$\Sigma$	4427	3620,69	5214,74	4264,52	3043,86
$\bar{x}$	94,19	73,89	104,29	85,29	60,88
EP	13,61	9,05	10,98	11,96	7,59

\* ramos com ovos.

Tabela B.2. Número de folhas dos ramos de *P. suberosa* na população natural. Estação Experimental de Águas Belas, Viçosa, RS, 1994/95.

ramo	data de amostragem				
	1/11	15/12	1/02	15/03	1/05
(n)					
1	4	8	10	21	10
2	6	6	8	6	4
3	11	3	4	21	9
4	6	4	8	4	9
5	10	5	7	6	13
6	4	6	8	2	6
7	10	2	12	11	6
8	12	8	13	7	15
9	12	6	9	4	11
10	13	10	12	14	7
11	13	4	18	3	6
12	8	6	5	3	2
13	7	13	11	2	3
14	10	12	5	7	10
15	4	5	4	6	12
16	7	3	7	3	18
17	9	6	6	7	3
18	3	2	9	7	3
19	9	7	9	6	11*
20	6	6	4	8	6
21	1	4	5	5	3
22	4	4	4	10	4

Tabela B.2. (continuação)

ramo	data de amostragem				
	1/11	15/12	1/02	15/03	1/05
(n)					
23	8	9	9	5*	6
24	7	8	4	3	13
25	12	7	18	5*	15
26	10	4	14	8	10
27	9	4	9	3	13
28	5	10	6	10*	3*
29	5	3	9	11	8
30	6	4	4	5	8
31	4	7	6	12	11
32	7	4	10	16	29
33	8	8	3	15	17
34	11	2	5	13	16
35	5	7	11	10	10
36	-	3	16	25	17
37	7	6	13	11	7
38	15*	4	7	13	21
39	8	2	7	8	17
40	4	-	8*	4	15
41	10	8*	22*	13*	12*
42	2	8	11*	9	3
43	3	6*	6*	4*	7
44	11	7*	10*	12*	14
45	8*	6*	7*	7*	4
46	12*	8*	13*	5*	3*
47	15*	14*	7*	3*	5
48	14*	7*	12*	5*	6*
50	-	10*	16*	6*	5
$\Sigma$	496	435	494	533	471
$\bar{x}$	10,46	8,88	10	10,66	9,42
EP	0,84	0,49	0,69	0,99	0,8

\* ramos com ovos.

Tabela B.3. Comprimento (cm) dos ramos de *P. suberosa* na população natural. Estação Experimental de Águas Belas, Viamão, RS, 1994/95.

ramo	data de amostragem				
	1/11	15/12	1/02	15/03	1/05
(n)					
1	24	37	80	144	67
2	20	25	85	40	30
3	85	84	47	125	45
4	33	77	45	7	50

Tabela B.3. (continuação)

ramo	data de amostragem				
	1/11	15/12	1/02	15/03	1/05
(n)					
5	69	63	42	14	85
6	53	101	35	25	35
7	57	16	68	42	50
8	81	15	105	40	45
9	113	59	80	13	65
10	85	40	94	80	60
11	86	12	146	45	12
12	15	55	20	9	10
13	69	47	56	15	28
14	81	80	17	45	38
15	30	24	15	80	40
16	56	15	55	35	90
17	44	59	33	35	30
18	43	62	140	45	17
19	56	51	54	60	60*
20	27	29	30	90	40
21	11	23	35	20	17
22	40	17	30	60	25
23	56	61	87	50*	12
24	66	48	10	10	80
25	113	46	162	40*	50
26	56	40	105	80	60
27	88	17	132	15	48
28	26	97	55	20*	15*
29	30	17	40	65	26
30	58	20	40	50	35
31	40	35	30	80	60
32	45	32	70	95	160
33	78	64	20	100	75
34	66	22	45	100	75
35	30	50	55	54	80
36	-	85	120	250	90
37	48	45	85	80	45
38	125*	22	75	110	75
39	87	32	47	35	95
40	30	-	53*	24	65
41	113	67*	120*	160*	35*
42	44	61	107*	85	18
43	10	43*	58*	20*	40
44	95	44*	60*	80*	90
45	40*	37*	73*	55*	15
46	109*	40*	93*	20*	8*
47	137*	135*	38*	28*	35
48	102*	69*	94*	43*	30*
49	-	105*	75*	70*	40*
50	-	70*	150*	35*	40
$\Sigma$	2870	2395	3501	2923	2408
$\bar{x}$	61,06	48,88	68,02	58,46	48,16
EP	4,69	3,91	6,38	6,38	4,11

\*ramos com ovos.

## APÊNDICE C

### Dados de insetário

Tabela C.1. Variação no número de ovos por fêmea de *H. erato phyllis* em relação à presença da região apical em ramos de *P. suberosa*, nos testes de escolha em sequência, em condições de insetário. RA Fo, ramos com dez folhas terminais e região apical presente; RA, ramos sem folhas e com a região apical presente; Fo, ramos com dez folhas e sem a região apical. Porto Alegre, RS, dezembro/94 - janeiro/1995.

repetição	tratamentos			
	(n)	RA Fo	RA	Fo
1		1,5	1,5	0,5
2		0,0	1,0	0,0
3		0,5	1,0	0,0
4		0,5	2,0	0,0
5		1,5	0,5	0,0
6		2,0	0,5	0,0
7		1,5	2,0	0,0
8		1,0	1,5	0,0
9		1,0	1,5	0,0
10		0,0	2,0	0,0
11		2,5	2,0	0,0
12		2,0	1,0	0,0
13		1,5	1,5	0,0
14		2,0	0,0	0,0
15		2,5	1,5	0,0
16		3,0	1,5	0,0
17		1,5	1,5	0,0
18		1,0	2,5	0,0
19		1,5	0,5	0,0
20		1,5	1,0	0,0
$\Sigma$		28,5	26,3	0,5
$\bar{x}$		1,43	1,32	0,03
EP		0,18	0,14	0,03

Tabela C.2. Análise de variância do número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis* em relação à presença da região apical no ramo de *P. suberosa*, nos testes de escolha em sequência, em condições de insetário, a partir de dados transformados ( $\log n+1$ ).

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F calculado
Entre	2	1,58	0,79	50,45*
Dentro	57	0,88	0,02	
Total	59	2,46		

\* significativo para  $\alpha = 0,05$

Tabela C.3. Variação no número de ovos por fêmea de *H. erato phyllis* em relação à presença da região apical em ramos de *P. suberosa*, nos testes de escolha simultânea, em condições de insetário. **RAFo**, ramos com dez folhas terminais e região apical presente; **RA**, ramos sem folhas e com a região apical presente; **Fo**, ramos com dez folhas e sem a região apical. Porto Alegre, RS, dezembro/94 - janeiro/1995.

repetição	tratamentos			
	(n)	RAFo	RA	Fo
1		1,5	0,5	0,0
2		2,5	1,5	0,0
3		3,5	1,5	0,0
4		5,0	2,5	0,0
5		2,0	0,5	0,0
6		3,0	2,0	0,0
7		0,5	0,0	0,0
8		1,5	2,0	0,0
9		1,5	1,0	0,0
10		2,5	1,0	0,0
11		1,0	1,0	0,0
12		1,0	2,0	0,0
13		2,5	1,0	0,0
14		3,5	1,0	0,0
15		1,5	0,0	0,0
16		4,0	1,0	0,0
17		1,0	1,5	0,0
18		4,5	2,5	0,0
19		4,0	2,0	0,0
20		1,5	2,5	0,0
$\Sigma$		50,4	28,35	0,0
$\bar{x}$		2,40	1,35	0,0
EP		0,29	0,17	0,0

Tabela C.4. Análise de variância do número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis* em relação à presença da região apical no ramo de *P. suberosa*, nos testes de escolha simultânea em condições de insetário, a partir de dados transformados (log n+1).

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F calculado
Entre	2	2,62	0,79	70,62*
Dentro	57	1,06	0,02	
Total	59	3,68		

\* significativo para alfa = 0,05

Tabela C. 5. Variação no número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis* em relação ao tamanho do ramo de *P. suberosa* nos testes de escolha em sequência, em condições de insetário. G, ramo grande, com dez folhas terminais e aproximadamente 40cm; M, ramo médio, com sete folhas e 30cm; P, ramo pequeno, com três folhas e 15cm. Porto Alegre, RS, março de 1995.

repetição	tratamentos		
	(n)	G	M
1	4	2	1
2	2	3	1
3	3	1	1
4	1	4	2
5	2	4	2
6	2	4	2
7	5	1	3
8	3	3	1
9	3	3	1
10	2	2	2
11	2	1	2
12	3	1	2
13	3	2	2
14	1	3	2
15	1	2	0
16	2	1	0
17	2	2	0
18	2	4	0
19	1	3	0
20	2	0	0
$\Sigma$	44	46	24
$\bar{x}$	2,0	2,0	1,0
EP	0,26	0,27	0,21

Tabela C. 6. Análise de variância do número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis* em relação ao tamanho do ramo de *P. suberosa* nos testes de escolha em sequência, em condições de insetário, a partir de dados transformados ( $\log n+1$ )

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F calculado
Entre	2	0,45	0,23	7,82*
Dentro	57	2,11	0,04	
Total	59	92,56		

\*significativo para alfa = 0,05

Tabela C. 7. Variação no número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis* em relação ao tamanho do ramo *P. suberosa* nos testes de escolha simultânea, em condições de insetário. **G**, ramo grande, com dez folhas terminais e aproximadamente 40cm; **M**, ramo médio, com sete folhas e 30cm; **P**, ramo pequeno, com três folhas e 15cm. Porto Alegre, RS, março de 1995.

repetição	tratamentos		
	(n)	G	M
1	4	1	1
2	3	0	1
3	4	2	2
4	3	2	2
5	3	0	1
6	3	1	1
7	4	2	1
8	1	2	1
9	3	3	1
10	2	3	2
11	4	3	1
12	1	1	0
13	0	1	0
14	3	1	0
15	4	1	0
16	4	1	0
17	4	2	0
18	2	2	0
19	1	3	0
20	5	1	0
$\Sigma$	58	32	14
$\bar{x}$	3,0	1,5	1,0
EP	0,30	0,21	0,16

Tabela C. 8. Análise de variância do número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis* em relação ao tamanho do ramo de *P. suberosa* nos testes de escolha simultânea, em condições de insetário, a partir de dados transformados ( $\log n+1$ )

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F calculado
Entre	2	1,33	0,67	19,15*
Dentro	57	1,98	0,035	
Total	59	3,32		

\* significativo para alfa = 0,05

Tabela C. 9. Variação no número de ovos depositado por de *H. erato phyllis* em relação à presença de coespecíficos liofilizados sobre ramos de *P. suberosa*, com base em testes de escolha em sequência, realizados em insetário. O, ovo na região apical; L1, larva de primeiro instar na região apical; L5, larva de quinto instar na segunda folha aberta; C, ramo intacto com macerado de larva e adesivo; PI, ramo com região apical intacta. Porto Alegre, RS, maio/1995.

repetição	tratamentos				
	(n)	O	L1	L5	C
1	2	0	3	0	3
2	0	0	0	4	3
3	1	1	2	3	3
4	0	1	2	3	3
5	0	0	1	3	4
6	1	1	2	4	3
7	0	0	1	4	4
8	0	0	1	3	3
9	1	0	0	4	0
10	0	0	2	4	3
11	0	0	1	1	1
12	0	0	0	3	3
13	0	0	2	3	4
14	1	0	3	1	3
15	0	0	1	3	1
$\Sigma$	6	3	22	43	41
$\bar{x}$	0,4	0,2	1,47	2,9	2,7
EP	0,16	0,11	0,26	0,32	0,30



Tabela C.10. Análise de variância do número de ovos depositados por *H. erato phyllis* em relação à presença de coespecíficos liofilizados sobre ramos de *P. suberosa*, com base em testes de escolha em sequência, realizados em insetário, a partir de dados transformados ( $\log n+1$ ).

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F calculado
Entre	4	3,23	0,81	24,66*
Dentro	70	2,29	0,03	
Total	74	5,52		

\* significativo para alfa = 0,05

Tabela C.11. Variação no número de ovos depositados por *H. erato phyllis* em relação à presença de coespecíficos liofilizados sobre ramos de *P. suberosa*, com base em testes de escolha simultânea, realizados em insetário. O, ovo na região apical; L1, larva de primeiro instar na região apical; L5, larva de quinto instar na segunda folha aberta; C, ramo intacto com macerado de larva e adesivo; PI, ramo com região apical intacta. Porto Alegre, RS, maio/1995.

repetição	tratamentos				
	(n)	O	L1	L5	C
1	0	0	1	1	3
2	1	0	0	3	2
3	0	0	0	2	2
4	0	0	0	2	1
5	0	0	0	3	2
6	0	0	0	1	2
7	0	0	1	2	2
8	0	0	0	1	2
9	0	0	0	2	3
10	0	0	0	3	2
11	0	0	0	3	2
12	0	0	0	2	2
13	0	0	0	2	3
14	0	0	0	1	3
15	0	0	0	1	2
$\Sigma$	1	0	2	29	33
$\bar{x}$	0,07	0,0	0,13	1,93	2,2
EP	0,07	0,0	0,09	0,21	0,04

Tabela C. 12. Análise de variância do número de ovos depositados por *H. erato phyllis* em relação à presença de coespecíficos liofilizados sobre ramos de *P. suberosa*, com base em testes de escolha simultânea, realizados em insetário, a partir de dados transformados ( $\log n+1$ ).

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Quadrado médio	F calculado
Entre	4	3,75	0,94	122,7*
Dentro	70	0,54	0,01	
Total	74	4,29		

\* significativo para alfa = 0,05

Tabela C. 13. Variação no número de ovos depositados por ramo de *P. suberosa*, por três fêmeas de *H. erato phyllis*, em relação ao número de ramos disponível para a oviposição. Porto Alegre, RS, março-abril/1995.

repetição	ramos / fêmea						
	(n)	0,33	1,67	3,33	5	6,67	8,33
1		5,0	0,4	1,1	1,0	0,8	0,48
2		1,0	0,8	0,3	0,27	0,3	0,2
3		6,0	1,6	0,8	0,53	0,45	0,44
4		3,0	0,8	0,5	0,8	0,75	0,32
5		1,0	0,8	0,6	0,6	0,3	0,48
6		1,0	1,0	0,3	0,6	0,45	0,24
7		5,0	1,2	1,2	0,6	0,35	0,48
8		1,0	1,0	0,7	0,67	0,4	0,36
9		5,0	1,0	0,7	0,6	0,55	0,44
10		3,0	1,2	0,5	0,4	0,4	0,36
$\Sigma$		31,0	9,8	6,7	6,1	4,8	3,8
$\bar{x}$		3,1	0,98	0,67	0,61	0,48	0,38
EP		1,84	0,10	0,09	0,06	0,06	0,38

Tabela C. 14. Variação no número de ovos depositados por fêmea de *H. erato phyllis*, em relação ao número de ramos de *P. suberosa* disponível para a oviposição. Porto Alegre, RS, março-abril/1995.

repetição	ramos / fêmea						
	(n)	0,33	1,67	3,33	5	6,67	8,33
1		1,67	0,67	3,67	5,00	5,30	4,00
2		0,33	1,33	1,00	1,33	2,00	1,67
3		2,00	2,67	2,67	2,67	3,00	3,67
4		1,00	1,30	1,67	4,00	5,00	2,67
5		0,30	1,30	2,00	3,00	2,00	4,00
6		0,30	1,67	1,00	3,00	3,00	2,00
7		1,67	2,00	4,00	3,00	2,30	4,00
8		0,33	1,67	2,33	3,33	2,67	3,00
9		1,67	1,67	2,23	3,00	3,67	3,67
10		1,00	2,00	1,67	2,00	2,67	3,00
$\Sigma$		10,33	16,33	22,33	30,33	31,67	31,67
$\bar{x}$		1,04	1,63	2,23	3,03	3,17	3,17
EP		0,21	0,17	0,32	0,32	0,37	0,27