



ANA KRISTINA SILVA

**INTERAÇÃO DE *Heliconius ethilla narcaea* GODART (LEPIDOPTERA,
NYMPHALIDAE, HELICONIINAE) COM PASSIFLORÁCEAS OCORRENTES
NO RIO GRANDE DO SUL**

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Biologia Animal, Instituto de Biociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito
parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.**

**Área de Concentração: Biologia e Comportamento Animal
Orientador: Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
PORTO ALEGRE**

2008

Interação de *Heliconius ethilla narcaea* Godart (Lepidoptera,
Nymphalidae, Heliconiinae) com passifloráceas ocorrentes no Rio Grande
do Sul

ANA KRISTINA SILVA

Aprovada em: _____

Dra. Daniela Rodrigues

Prof^a Dra. Helena Piccoli Romanowski

Prof^a Dra. Simone Mundstock Jahnke

Dedico aos meus pais, José Antônio e Ione pela oportunidade e incentivo em me graduar em Biologia, e ao Cristiano pela sua grande ajuda e por tornar meu trabalho 100% executável.

“Prestei-lhes atenção muito especial, tendo verificado que esta tribo, mais que qualquer outro grupo de animais, serviria para fornecer os dados que ilustrassem as modificações que todas as espécies sofrem na natureza, sob condições modificadas do meio. Esta superioridade accidental é devida, em parte, à simplicidade e distinção dos caracteres específicos dos insetos e em parte à facilidade com que se pode coligir e colocar lado a lado série muito copiosa de espécimens. A separação dos caracteres específicos é provavelmente devido ao fato de que todos os sinais superficiais de modificação de organização são exagerados, e se tornam bem evidentes porque afetam a nervação, a forma e cor das asas, caracteres que, como todos os anatomistas acreditam, são expansões da pele em torno dos orifícios respiratórios do tórax dos insetos. Tais expansões são revestidas de pequeníssimas penas ou escamas coloridas e formando desenhos regulares, que variam de acordo com a mais tênue alteração das condições a que ficam expostas as espécies. Pode-se dizer, portanto, que nestas membranas expandidas a Natureza escreve, como numa tábua, a história das modificações das espécies, de tal maneira que aí se registram todas as modificações de organização. Além disso, os mesmos desenhos coloridos das asas mostram, de modo geral, os grupos de parentesco das espécies, com a maior regularidade. Como as leis da Natureza devem ser as mesmas para todos os seres, as conclusões fornecidas por este grupo de insetos devem aplicar-se a todo o mundo orgânico. Portanto, o estudo das borboletas – criaturas escolhidas como tipos de leviandade e frivolidade – em vez de ser menosprezado, será um dia valorizado como um dos ramos mais importantes das ciências biológicas.”

Henry Walter Bates

“O que a lagarta chama de fim do mundo, o mestre chama de borboleta.”

Richard Bach

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao professor Gilson R. P. Moreira por sua orientação segura e por contribuir muito para o meu crescimento profissional.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos, em especial, Ábner Elpino Campos, Danessa Schardong Boligon, Denis Santos da Silva, Kim Ribeiro Barão e Marianna Pilla D’Incao pelo companheirismo, amizade e auxílio em todos os momentos do meu mestrado e pelas sugestões ao longo dessa etapa.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos, Adriano Cavalleri, Cristina Schiel Santiago, Cristiano Agra Iserhard, Daniel Castro, Helena Piccoli Romanowski, Hosana Piccardi, Jessie Pereira, Maria Ostilia Marchiori, Marina Todeschini de Quadros, Melissa Oliveira Teixeira e ao amigo do Laboratório de Herpetologia, Patrick Colombo pela ajuda imprescindível em campo, pelo companheirismo, pela amizade valiosa e por todos os momentos alegres que vocês me proporcionaram.

À Simone Mundstock Jahnke, Luiza Redaelli, Caroline Zank e sua mãe Isabel Zank por cederem maracujá doce e azedo às minhas lagartinhas.

À Elisete Ana Barp e Lucas Kaminski pelo auxílio na revisão bibliográfica.

À Daniela Rodrigues pelo auxílio na revisão bibliográfica e ensinamentos.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Entomologia Sistemática, Augusto Ferrari Caroline Greve e Cristiano Schwertner pelo auxílio e dicas preciosas durante as aulas de Entomologia, e à professora Jocélia pela oportunidade de realizar minha atividade didática em sua disciplina.

Aos queridos colegas de mestrado Daniel, Deise, Jorge, Melissa, Samantha e Viviane pelo alegre convívio.

Aos amigos Adriano Andrejew Ferreira e Nicolás Oliveira Mega pelos ensinamentos, carinho, atenção e pela valiosa amizade.

Em especial à recente amiga e colega de área Alessandra F. K. Santana da USP-Ribeirão Preto por compartilhar também sobre o comportamento e performance de imaturos de lepidópteros e com isso contribuindo muito com meu trabalho. Nossas discussões foram ótimas e produtivas!

Aos professores e funcionários do Departamento de Zoologia da Universidade.

Às minhas amigas do coração Amanda Fialho Moraes, Aline Fraga Zandonai e Priscila Farinha pelos momentos de descontração durante esses dois anos que foram fundamentais para o meu bem-estar, além das discussões sobre o meu trabalho.

Aos queridos Raul e Lenora pela paciência, carinho, incentivo e preocupação.

Aos meus amados pais, José Antônio e Ione por TUDO! Obrigada pelo incentivo nas minhas escolhas, pela compreensão, dedicação, preocupação e principalmente pelo amor e pela presença na minha vida. Aos meus irmãos, Ana Karina e José Alexandre, e a Cristiane que até não ajudaram, mas pelo menos não atrapalharam.

Ao Cristiano Agra Iserhard, pois esse trabalho não teria sido realizado sem tua grande ajuda, e obrigada principalmente pelo incentivo, carinho, amor e por tudo que tu representas pra mim.

Este trabalho foi financiado pelo CNPq.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	1
Lista de Tabelas	3
Resumo	4
Abstract	6
1. Introdução	8
1.1. Comportamento inato e aprendizagem.....	8
1.2. Bases do aprendizado.....	8
1.3. Aprendizado em insetos.....	10
1.4. Especializações locais e preferência alimentar.....	13
1.5. Gênero <i>Heliconius</i>	14
1.6. <i>Heliconius ethilla</i>	15
1.7. Passifloráceas.....	17
2. Objetivos	19
3. Material e Métodos	20
3.1. Estudo de campo.....	20
3.2. Testes em laboratório.....	23
4. Resultados	27
4.1 Estudo de campo.....	27
4.2 Testes em laboratório.....	27
5. Discussão	37
6. Considerações finais	43
7. Referências bibliográficas	44

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Localização da área de estudo: A) estado do Rio Grande do Sul; o círculo verde representa a Floresta Nacional de São Francisco de Paula; B) detalhe da área com os limites correspondentes (linha amarela), incluindo o croqui das trilhas utilizadas para a captura, marcação e recaptura de adultos de *H. ethilla narcaea*. C) trilha do Mirante; D) trilha da Cascata Bolo de Noiva ; o círculo amarelo representa o início das trilhas.....21

Figura 2: Adultos de *H. ethilla narcaea* capturados na Floresta Nacional (Flona) de São Francisco de Paula, RS, entre março de 2006 a maio de 2007; no período de março a maio de 2006 e janeiro a maio de 2007 ocorreram saídas quinzenais, com isso, os dados foram grupados.....28

Figura 3: Sobrevivência de imaturos de *H. ethilla narcaea* (n= 30), da eclosão à emergência dos adultos, em diferentes espécies de passifloráceas, em condições de laboratório (25+ 1°C; 14 horas/ luz/ dia).....29

Figura 4: Duração no desenvolvimento (média ± erro padrão) dos imaturos de *H. ethilla narcaea* (n= 30), da eclosão a emergência dos adultos, quando criados em diferentes espécies de passifloráceas, em condições de laboratório (25+ 1°C; 14 horas/ luz/ dia).....31

Figura 5: Tamanho dos adultos (média \pm erro padrão) de *H. ethilla narcaea* (n= 30), quando criados em diferentes passifloráceas, em condições de laboratório (25 \pm 1°C; 14 horas/ luz/ dia).....32

Figura 6: Consumo foliar (média \pm erro padrão) em testes de múltipla escolha para larvas de primeiro instar de *H. ethilla narcaea* (n= 25) em relação a diferentes passifloráceas.....35

Figura 7: Consumo foliar (média \pm erro padrão) em testes de múltipla escolha para larvas de quinto instar de *H. ethilla narcaea* (n= 25) em relação a diferentes passifloráceas.....36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Seleção das larvas de primeiro instar em relação às passifloráceas em testes de dupla escolha. A primeira coluna se refere à planta hospedeira nas quais as larvas foram criadas antes dos testes. Os números representam o número de larvas que escolheram uma das espécies nos testes, sendo a categoria “neutro” os casos onde nenhuma espécie sofreu pelo menos o dobro do consumo em relação à outra.....33

Tabela 2: Seleção das larvas de quinto instar em relação às passifloráceas em testes de dupla escolha. A primeira coluna se refere à planta hospedeira nas quais as larvas foram criadas antes dos testes. Os números representam o número de larvas que escolheram uma das espécies nos testes, sendo a categoria “neutro” os casos onde nenhuma espécie sofreu pelo menos o dobro do consumo em relação à outra.....34

RESUMO

As populações de *Heliconius ethilla narcaea* Godart (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) diferem quanto ao uso das plantas hospedeiras (passifloráceas) no estado do Rio Grande do Sul (RS), utilizando preferencialmente *Passiflora alata* Dryander, na Depressão Central. Tal aspecto pode ter conseqüências para a performance de suas larvas, bem como resultar em mudanças ecológico-comportamentais. Por exemplo, inexistem estudos correspondentes para a região dos Campos de Cima da Serra, RS, cuja flora de passifloráceas é distinta. Neste estudo, foi quantificada uma população de adultos de *H. ethilla narcaea* na Floresta Nacional (Flona) de São Francisco de Paula, região de Floresta Ombrófila Mista, no período de março 2006 a maio 2007. Em condições de laboratório, testou-se a influência de sete espécies de *Passiflora* existentes no RS (*P. alata*, *P. actinia*, *P. caerulea*, *P. capsularis*, *P. edulis*, *P. misera* e *P. suberosa*) sobre a sobrevivência e tempo de desenvolvimento das larvas, e tamanho dos adultos. A preferência alimentar das larvas de primeiro e quinto ínstares também foi avaliada, utilizando-se discos foliares em testes de dupla escolha, quando criadas individualmente nas diferentes passifloráceas e, múltipla, quando criadas em *P. alata*. A indução correspondente foi determinada testando-se a preferência daquela espécie de maracujá utilizada na criação, comparada às demais, nos testes de escolha dupla. A sobrevivência foi maior em *P. alata*, *P. caerulea*, *P. actinia*, *P. edulis* e *P. misera*. O tempo de desenvolvimento larval foi menor na última e, o tamanho dos adultos, foi maior em *P. edulis*. Nos testes de dupla escolha, as larvas preferiram as plantas nas quais foram criadas, na maioria dos casos. Nos testes de múltipla escolha, houve preferência por *P. edulis*, *P. misera*, *P. actinia*, as quais conferiram um menor tempo no desenvolvimento das larvas. Assim, os dados sugerem

que *H. ethilla narcaea* desenvolve-se satisfatoriamente em diversas espécies de passifloráceas, para as quais pode apresentar indução na preferência alimentar (aprendizado no estágio de larva). Dependendo da associação da variação quanti- e qualitativa destas hospedeiras ao comportamento de escolha das larvas (alimentação) por parte dos adultos (oviposição), o qual precisa ser testado, poderá haver especializações locais. Ou seja, a existência de indução na preferência alimentar no estágio de larva, efeito de Hopkins (influência da experiência da larva na escolha do adulto) e/ou aprendizado associativo das fêmeas quanto à espécie de hospedeira poderiam levar a uma diferenciação geográfica na evolução do uso das plantas hospedeiras por este heliconíneo.

Palavras-chave: heliconíneos, maracujás, valor adaptativo, aprendizado.

ABSTRACT

In Rio Grande do Sul State (RS), Brazil, *Heliconius ethilla narcaea* Godart (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) populations varies in host plants use (Passifloraceae), using preferential *Passiflora alata* Dryander, in Central Depression. This would have consequences for larval performance, as well as resulting in ecological and behavioral changes. Corresponding studies in the Campos de Cima da Serra region, inexistent. This region has a distinct of Passifloraceae flora. In this study, it was quantified a population of adults of *H. ethilla narcaea* in Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, region of Araucaria Forest, in March 2006 to May 2007. In laboratory conditions, it was tested the influence of seven species of *Passiflora* (*P. alata*, *P. actinia*, *P. caerulea*, *P. capsularis*, *P. edulis*, *P. suberosa* and *P. misera*) on larval performance and size of adults. Larval feeding preferences were evaluated through leaf disk, for first and fifth instars, using double choice tests, when created individually in different passion vines and, multiple, when created in *P. alata*. The corresponding induction was determined testing it preference of that passion vine species used in creation, compared with excessively, in double choice tests. Larval survivorship was greatest on *P. alata*, *P. caerulea*, *P. actinia*, *P. edulis* and *P. misera*. Development time was fewer in *P. misera* and, the size of adults, was better in *P. edulis*. In double choice tests, larvae preferred plants which they had been servants, in majority of cases. Larvae chose *P. edulis*, *P. misera*, *P. actinia*, on multiple choice tests, which conferred less development time. Thus, our data suggest that *H. ethilla narcaea* is developed satisfactorily in many species of Passifloraceae, for which can present induction of feeding preference (learning in the larval stage). Depending on association in qualitative and quantitative variation of these host plants to behavior of larval choice (feeding) on

part of adults (oviposition), which need to be tested, will be able to have local specializations. The existence of induction in feeding preference in larval stage, Hopkins' effect (influence of larval experience in the choice of adult) and/or associative learning of females in relation to host species could take a geographic differentiation in evolution of host plants use by this butterfly.

Key words: heliconian butterflies, passion vines, adaptative value, learning.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Comportamento inato e aprendizagem

O comportamento de um organismo é resultado da sua interação com o ambiente. Um comportamento pode ser determinado geneticamente, ou seja, transmitido de uma geração a outra ou pode ser modificado em consequência da variação do meio, ou seja, aprendido. O primeiro caso não depende de experiência prévia, refere-se a certos comportamentos estereotipados e inatos, que seguem padrões fixos de ação, porque todos os indivíduos da espécie o manifestam desde que estímulos específicos (sinais) sejam apresentados (TINBERGEN 1951). Estratégias de caça, de fuga, a construção de ninhos pelos pássaros e da teia pelas aranhas, a manutenção da colméia por abelhas, o cuidado com a prole, assim como atos comportamentais envolvendo o cortejo e territorialismo, são exemplos de comportamentos complexos que não requerem aprendizagem (PURVES *et al.* 2002). Já a aprendizagem em si é uma mudança relativamente estável e duradoura do comportamento em resposta a uma informação adquirida pela experiência (PAPAJ & PROKOPY 1989; ALCOCK 1993; BERNAYS 1998; EGAS & SABELIS 2001).

Ambos os comportamentos são responsáveis pelo valor adaptativo, pois os mesmos são o resultado da pressão da seleção natural, seja na história da espécie, no caso do comportamento inato, seja na vida do indivíduo, no caso do comportamento aprendido (EIBL-EIBESFELDT & KRAMER 1958).

1.2. Bases do aprendizado

Os termos usados para definir a aprendizagem se baseiam em estudos feitos com vertebrados, estando relacionados principalmente a outros ramos da ciência como

psicologia, fisiologia, neurologia, sociologia entre outros, muitas vezes aplicados a estudos do comportamento humano. Os mesmos conceitos são utilizados em estudos sobre o comportamento de invertebrados, embora não possam ser aplicados a todos os grupos.

A habituação é considerada a forma mais simples de aprendizado. É definida pela falta de resposta a um estímulo, não associado à recompensa ou punição, após repetidas exposições ao mesmo (BERNAYS & CHAPMAN 1994). Por exemplo, animais jovens exibem um comportamento de fuga quando ouvem um ruído alto. Com a aprendizagem por habituação, o animal jovem começa a reconhecer os componentes de seu meio que podem ser indiferentes e inofensivos.

A sensibilização representa o contrário da habituação, na qual ocorre um aumento da resposta a um estímulo a partir de exposições repetidas sem qualquer associação aprendida. A resposta comportamental desse estímulo pode ser positiva ou negativa. A resposta fisiológica é maior na sensibilização após a experiência de um estímulo biologicamente importante (MENZEL *et al.* 1993; BERNAYS & CHAPMAN 1994). Um exemplo do efeito positivo da sensibilização foi demonstrado em experimentos com hienas onde se apresentou um item alimentar fora do alcance das mesmas que responderam com fortes movimentos e sons. Uma segunda apresentação acarretou em um aumento significativo destas respostas (ver BERNAYS & CHAPMAN 1994).

A aprendizagem associativa, ou condicionamento, ocorre quando um animal aprende a associar um estímulo que não tem um significado específico a um outro estímulo significativo, acarretando em um efeito positivo ou negativo. Após a experiência, o animal passa a considerar o novo estímulo aprendido na sua tomada de decisões (TURLINGS *et al.* 1993).

Estudos clássicos do filósofo russo Ivan Pavlov, de condicionamento clássico, e do psicólogo norte americano Burrhus Frederic Skinner, de condicionamento operante, são os principais exemplos encontrados na literatura. PAVLOV (1926) percebeu que poderia fazer um animal associar um estímulo previamente neutro ou indiferente (como o toque de um sino) a um estímulo incondicionado (como o alimento) que suscitava naturalmente algum comportamento específico (como a salivação), à resposta incondicionada. Depois de algumas repetições dessa associação entre estímulos, o animal passava a responder apenas ao estímulo condicionado, mesmo sem a apresentação do estímulo incondicionado.

No condicionamento operante de SKINNER (1938), há o reforço de uma resposta que o animal exhibe aleatoriamente, o que cria uma associação entre um reforço (positivo, se for alguma recompensa e, negativo, se for uma punição) e uma resposta. Nesse caso, foi demonstrado que um rato faminto mantido num dado sistema, procura alimento e ao pressionar acidentalmente uma alavanca, o alimento é fornecido. Assim, há um outro tipo de associação: a relação do ato (apertar a alavanca) com o acesso ao alimento (uma recompensa, saciar a fome). Se ao invés de um reforço, o animal sofresse um estímulo doloroso, ele poderia ser condicionado a evitar o comportamento de apertar a alavanca. Em ambos os casos, a consequência da resposta é o que determina a ação conseguinte.

1.3 Aprendizado em insetos

Até recentemente, o comportamento dos insetos era visto como autômato e inflexível. Hoje, entretanto, reconhece-se que há uma plasticidade no comportamento destes, o que pode ser explicado através da aprendizagem (PAPAJ & LEWIS 1993; BERNAYS & CHAPMAN 1994). Os insetos são organismos úteis para estudar o processo

de aprendizagem porque têm sistemas nervosos relativamente simples e podem ser criados com relativa facilidade.

A habilidade destes em aprender geralmente tem sido demonstrada em himenópteros, tais como abelhas, vespas e formigas, estando relacionada com sua sociabilidade. Recentemente, esse fenômeno comportamental tem sido explorado em outras ordens de insetos, como os de hábito fitófago (PAPAJ & PROKOPY 1989; BERNAYS 1998). A capacidade de aprendizagem dos insetos herbívoros desempenha uma importante função no reconhecimento do local para a oviposição e recursos alimentares (PAPAJ & LEWIS 1993).

Muitos insetos, especialmente coleópteros, lepidópteros, himenópteros e dípteros são capazes de distinguir cores com o comprimento de onda variando de próximo ao ultravioleta (320 nm) até o infravermelho (650 nm) (HORRIDGE *et al.* 1990; GOLDSMITH 1990). Diversos estudos têm demonstrado que insetos polinizadores são capazes de discriminar e serem condicionados a uma determinada cor, bem como associar a cor das flores com presença de néctar (SWIHART & SWIHART 1970; MENZEL & ERBER 1978; WEISS 1995; WEISS & PAPAJ 2003) como também, no caso de insetos fitófagos, discriminarem uma hospedeira para oviposição (LEWIS 1993; WEISS 1995; WEISS & PAPAJ 2003).

Por exemplo, em relação à forma foliar verde e roxa de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae) utilizada para oviposição por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae), existe preferência, observada em campo, pelas plantas da forma verde (BARP 2006). Tal escolha poderia estar associada também às variações fenotípicas existentes entre as duas formas. A forma roxa fica mais exposta à incidência solar e apresenta mais pilosidade, maior espessura e dureza foliar e apresenta ramos com menor tamanho de entrenós. Porém, BARP (2006) avaliando

somente o papel da seleção de cores por essa borboleta, utilizou ramos artificiais que resultaram no mesmo padrão de escolha indicando que esse lepidóptero utiliza um sinal visual (cor) para o reconhecimento das hospedeiras para oviposição.

A capacidade de aprendizado em insetos pode ser classificada em três tipos: aprendizagem associativa ou condicionamento, indução da preferência alimentar e princípio de “Hopkins” (BERNAYS & CHAPMAN 1994; KERPEL & MOREIRA 2005).

A aprendizagem associativa ou condicionamento, já citada anteriormente é a forma de aprendizado mais explorada em estudos com insetos. Conforme demonstrado por BARP (2006), adultos de *H. erato phyllis* associam cor com a presença de alimento. Em um período de três dias de condicionamento utilizando alimentadores vermelhos, essas borboletas demonstraram habilidade de mudar o comportamento de busca, procurando em alimentadores de outras cores até encontrar o alimentador que continha sacarose. Além disso, os indivíduos visitaram a mesma cor utilizada no dia anterior em sua primeira alimentação, manifestando assim a capacidade de memorização. Esse mesmo comportamento foi demonstrado experimentalmente em *Battus phylenor* (Linnaeus, 1771) (PAPAJ 1986), *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) (SIMPSON & WHITE 1990), *Agraulis vanillae* (Linnaeus, 1758) (WEISS 1995), entre outros insetos.

A indução da preferência alimentar é uma forma de aprendizado observada especialmente em estudos com insetos fitófagos, quando tendem a preferir a planta experimentada no estágio ontogenético precedente. As bases fisiológicas da indução não são conhecidas (BERNAYS & WEISS 1996). A indução na preferência alimentar foi registrada em diversas espécies de lepidópteros, como *Heliothis zea* (Boddie, 1850) (JERMY *et al.* 1968), *Manduca sexta* (Linnaeus, 1763) (SAXENA & SCHOONHOVEN 1982) e *Callosamia promethea* (Drury, 1773) (ver HANSON 1983), a maioria insetos polífagos.

O princípio de “Hopkins” na seleção das plantas hospedeiras corresponde a um outro tipo de aprendizado, no qual a fêmea de um dado inseto ovipositará, preferencialmente, sobre a planta hospedeira da qual foi alimentada quando no estágio de larva, frente a uma situação de escolha (TURLINGS *et al.* 1993). Ou seja, pressupõe a ocorrência de aprendizado nesse estágio, o qual é transferido para o adulto. A validade do princípio tem sido questionada freqüentemente (JAENIKE 1982; COURTNEY & KIBOTA 1990; VAN EMDEN *et al.* 1996), pois muitos autores consideram que vários outros mecanismos poderiam contribuir para tal comportamento. Por exemplo, a variação genética no comportamento e condicionamento durante o tempo de vida de um inseto adulto, a variação ambiental influenciando na disponibilidade das hospedeiras e na especificidade do inseto podem resultar na formação de raças e a conseqüente “preferência” na planta em que se alimentou no estágio jovem. Além disso, a informação química dos hospedeiros ou do próprio resultado da experiência ao longo da vida do inseto adulto também contribui para tal comportamento (BARRON 2001). Todos esses efeitos (genéticos e de condicionamento) podem estar influenciando na preferência do inseto e não podem ser avaliados pelo princípio de Hopkins.

1.4 Especializações locais e preferência alimentar

A seleção de uma planta hospedeira e a especificidade em relação a esta dependem do comportamento de escolha do inseto (FUTUYMA & MORENO 1988). A seleção devido a diferenças comportamentais, por sua vez, é um fator fundamental na evolução da especificidade do inseto em relação à hospedeira (BERNAYS & CHAPMAN 1994).

As plantas hospedeiras não são igualmente utilizadas, algumas são somente aceitas, outras preferidas. Em alguns casos podem-se encontrar pequenas variações na

preferência resultantes de fatores ecológicos e condições biogeográficas locais. Variações geográficas quanto ao uso das plantas hospedeiras podem ocorrer devido à disponibilidade relativa das espécies de plantas ou por diferenças genéticas na preferência (FOX & MORROW 1981). Segundo GILBERT (1975), as borboletas do gênero *Heliconius* podem ser quimicamente generalistas em relação à *Passiflora*, mas especialistas dentro de um microhabitat. A preferência de *H. erato phyllis* varia dentre as espécies de passifloráceas dependendo do local considerado (BENSON *et al.* 1976; BROWN 1979).

Estas especializações são intermediadas pela variação na diversidade de plantas hospedeiras, pela plasticidade dos organismos que utilizam essas plantas e tipos de aprendizado envolvidos. Conforme citado anteriormente, os insetos têm preferência inata por determinadas características das plantas hospedeiras, mas podem mudar esse comportamento pela experiência (FOX & MORROW 1981).

1.5 Gênero *Heliconius*

Estudos sobre as borboletas do gênero *Heliconius* têm proporcionado informações importantes sobre aspectos da biologia, ecologia, comportamento e genética, das espécies correspondentes. Por exemplo, trabalhos recentes sobre a interação das borboletas *H. erato phyllis* no estado do Rio Grande do Sul com suas plantas hospedeiras (*Passiflora*) têm fornecido informações sobre a capacidade das fêmeas de selecionar a região apical, de ramos maiores, com área foliar livre de ovos coespecíficos (MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA 1996a,b); a preferência e dependência das larvas dos ínstaros iniciais por tecidos vegetativos jovens; o padrão de consumo das larvas que inicia na região apical do ramo e evolui em direção a base deste (RODRIGUES & MOREIRA 1999); variação no tamanho das pupas (MENNA-BARRETO & ARAÚJO 1985)

e dos adultos e na fecundidade das fêmeas, quando as larvas consomem diferentes espécies de passifloráceas (RODRIGUES & MOREIRA 2002, 2004) e preferência inata das larvas e adultos para alimentação ou sítio de oviposição (KERPEL & MOREIRA 2005; BARP 2006).

Em contraste, estudos sobre as borboletas *Heliconius ethilla* Godart, 1819 (Lepidoptera, Nymphalidae) são escassos. Os dados referentes a essa espécie restringem-se a poucos trabalhos sobre a biologia populacional e interação com as plantas hospedeiras (EHRlich & GILBERT 1973; PINHEIRO 1987; PÉRICO 1995; MIRANDA 1997; DE-ANDRADE & FREITAS 2005).

1.6 *Heliconius ethilla*

Essa borboleta encontra-se amplamente distribuída pela América Neotropical (do Panamá ao sul do Brasil), tendo o Rio Grande do Sul como o limite sul de sua distribuição. Em nosso estado, a subespécie de ocorrência corresponde à *H. ethilla narcaea* (HOLZINGER & HOLZINGER 1994).

EHRlich & GILBERT (1973) constataram em Trinidad que as populações de adultos de *H. ethilla* pouco variam em densidade ao longo do ano. Ainda, que a proporção de fêmeas capturadas é mais baixa que a dos machos, possivelmente devido a diferenças de comportamento destas, relacionadas à atividade de oviposição. Os mesmos apontam como os principais fatores reguladores do crescimento populacional os recursos alimentares, tanto das larvas, quando dos adultos (fontes de pólen e néctar). A incorporação diária desses recursos, principalmente de pólen, resulta numa alta longevidade e capacidade reprodutiva (GILBERT 1972; BOGGS *et al.* 1981).

PINHEIRO (1987) e DE-ANDRADE & FREITAS (2005) compararam populações de *H. erato* e *H. ethilla* na região Sudeste do Brasil. Constataram um maior número de

indivíduos encontrados, uma maior longevidade e maior tempo de residência de *H. ethilla* em relação à população de *H. erato*. Além disso, observaram que ambas as populações sofrem uma acentuada variação sazonal no número de indivíduos ao longo do ano, sendo as maiores densidades observadas no período de março a maio. Atribuem tais variações na abundância a uma resposta à variação na precipitação pluviométrica (estações chuvosa e seca). Contudo, não foi observada a ausência total dos indivíduos ao longo do ano. Desconhece-se a existência de estudos similares para o estado do Rio Grande do Sul.

DELL'ERBA *et al.* (2005), ao apontar as plantas hospedeiras para as espécies de Heliconiini do Rio Grande do Sul, registram para *H. ethilla narcaea*: *Passiflora alata* Dryander, *P. actinia* Hooker, *P. caerulea* Linnaeus, *P. edulis* Sims, *P. elegans* Masters, *P. tenuifila* Killip. *P. alata* é a espécie onde mais se encontram ovos (PÉRICO 1995; MIRANDA 1997), os quais são depositados em número de um a quatro, nos brotos, gavinhas ou folhas jovens (BROWN 1981), mas de preferência em folhas jovens (PÉRICO 1995).

PÉRICO (1995) analisou as relações entre quatro espécies de heliconíneos (*A. vanillae maculosa* (Stichel, [1908]), *Dryas iulia alcionea* (Cramer, 1779), *H. ethilla narcaea* e *H. erato phyllis*) e suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) em uma mata de crescimento secundário no Rio Grande do Sul. Avaliou a “preferência” de oviposição das fêmeas e a forma de partição de recursos. *Passiflora suberosa* foi a espécie que recebeu maior número de ovos, não sendo nela encontrado ovos de *H. ethilla narcaea*. A partição de recursos pode ocorrer pela utilização de diferentes espécies de *Passiflora*, pela utilização de habitats diferentes e pela utilização de partes diferentes da mesma planta. Segundo o autor, *D. iulia alcionea* e *H. erato phyllis* ovipositaram praticamente nas mesmas espécies de plantas, sendo que a primeira preferiu ovipositar em gavinhas

mais velhas enquanto que a segunda, assim como *H. ethilla narcaea*, utilizaram preferencialmente folhas novas, brotos ou gavinhas. Já, *A. vanillae maculosa* não apresentou um padrão específico de preferência. Avaliou também o tempo e a taxa de crescimento das larvas das quatro espécies de heliconíneos em nove espécies de *Passiflora*. Nenhuma das espécies se desenvolveu bem em todas as passifloráceas, logo, os dados indicam uma especificidade na escolha das fêmeas para oviposição, relacionado à performance da larva em diferentes plantas.

MIRANDA (1997) apresentou dados sobre o desenvolvimento das larvas de *H. ethilla narcaea* em cinco espécies de passifloráceas (*P. alata*, *P. edulis*, *P. elegans*, *P. suberosa*, *P. misera*) além de avaliar outros componentes relativos à performance, tais como o peso das pupas, o comprimento das asas e tamanho de componentes do sistema reprodutivo e genitália. Indica que *P. alata* e *P. edulis* propiciaram um ótimo desenvolvimento para as larvas, enquanto que *P. suberosa* acarretou um desenvolvimento muito lento, associada a uma alta mortalidade larval. Porém, neste trabalho, não foram avaliadas plantas reconhecidamente utilizadas por *H. ethilla* no Rio Grande do Sul. Por exemplo, aquelas da região nordeste (*P. actinia* e *P. caerulea*) não foram testadas quanto à performance ou mesmo em relação às respectivas preferências alimentar e de oviposição.

1.7 Passifloráceas

A família Passifloraceae é composta por plantas de hábito variado, desde árvores até lianas de porte herbáceo. Contém 18 gêneros com mais de 600 espécies (JUDD *et al.* 1999), das quais cerca de 400 pertencem ao gênero *Passiflora*. Distribuem-se basicamente na região Neotropical, podendo ocorrer em algumas áreas da África e Ásia

(KILLIP 1938; CERVI 1997). No Brasil, a maior diversidade é encontrada no Centro-Oeste, tendo a região Sul o menor número de representantes (CERVI 1997).

No Rio Grande do Sul encontram-se 15 espécies de *Passiflora*: *P. actinia*, *P. alata*, *P. amethystina*, *P. caerulea*, *P. capsularis*, *P. edulis*, *P. eichleriana*, *P. elegans*, *P. foetida*, *P. misera*, *P. morifolia*, *P. organensis*, *P. suberosa*, *P. tricuspis*, *P. tenuifila* (MONDIN 2001).

Passiflora alata é uma planta introduzida no Estado, sendo que em meados da década de 30, era encontrada apenas em áreas de cultivo. Hoje ela é classificada como subespontânea (MONDIN 2001). KOEHLER-SANTOS *et al.* (2006) obtiveram dados sobre características ecológicas, épocas de florescimento e frutificação, agentes polinizadores e distribuição de *P. alata* no Rio Grande do Sul. Há registro dessa espécie em todas as regiões geomorfológicas do Estado, exceto na região da Campanha (parte Sudoeste). Foi observada uma baixa densidade na região das Missões (Norte) e, no Planalto das Araucárias (Nordeste), foi escassamente encontrada, e somente em lugares de baixa altitude. Os dados desse trabalho indicam que *P. alata* está colonizando ativamente áreas previamente não ocupadas no Rio Grande do Sul, principalmente na Planície Costeira e Depressão Central. Nestas regiões, suspeita-se que a progressão de *P. alata* seja acompanhada pela expansão correspondente de *H. ethilla narcaea*, o que resta a ser testado.

2. OBJETIVOS

- Comprovar a existência de uma população de adultos *H. ethilla narcaea* no RS que não utiliza *P. alata* como planta hospedeira;

- Avaliar em sete espécies de *Passiflora* que ocorrem no Rio Grande do Sul (*P. alata*, *P. actinia*, *P. caerulea*, *P. capsularis*, *P. edulis*, *P. misera*, *P. suberosa*) a preferência e a indução alimentar das larvas de *H. ethilla narcaea*, bem como a performance nestas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Estudo de Campo

Avaliou-se, no período de março de 2006 a maio de 2007, uma população de *H. ethilla narcaea* existente na Floresta Nacional (Flona) de São Francisco de Paula, localizada na região nordeste do estado, na microrregião dos Campos de Cima da Serra (29°24'S 50°22'W; Figura 1).

A Flona ocupa, atualmente, uma área de 1606,60 hectares, situada a 912 metros acima do nível do mar. O clima é do tipo Cfb, isto é, mesotérmico, superúmido, com verão brando e inverno frio. A temperatura média anual é de 14,5°C e, pluviosidade, de 2252 mm anuais (SCHNEIDER *et al.* 1989). O relevo é ondulado na parte norte, e na parte sul, acidentado, formando cânions com mais de 100 metros de profundidade (descrição da área em BACKES *et al.* 2005). A área é constituída por um mosaico de formações que compreende remanescentes de Floresta Ombrófila Mista, florestas de transição, savanas e bosques plantados (BACKES *et al.* 2005). Observa-se ao longo das trilhas ou mesmo por quase toda a área, a ocorrência, em alta densidade, de somente duas espécies de passifloráceas (*P. actinia* e *P. caerulea*) utilizadas como hospedeiras pelos heliconíneos que lá ocorrem.

Procedimento de amostragem

As amostragens foram realizadas quinzenalmente, exceto nos meses de inverno, quando se optou por efetuá-las mensalmente, dada a ausência de capturas. Duas trilhas foram escolhidas para a marcação e recaptura dos indivíduos (Trilha da Cascata Bolo de Noiva e a Trilha do Mirante, Figura 1C, D).

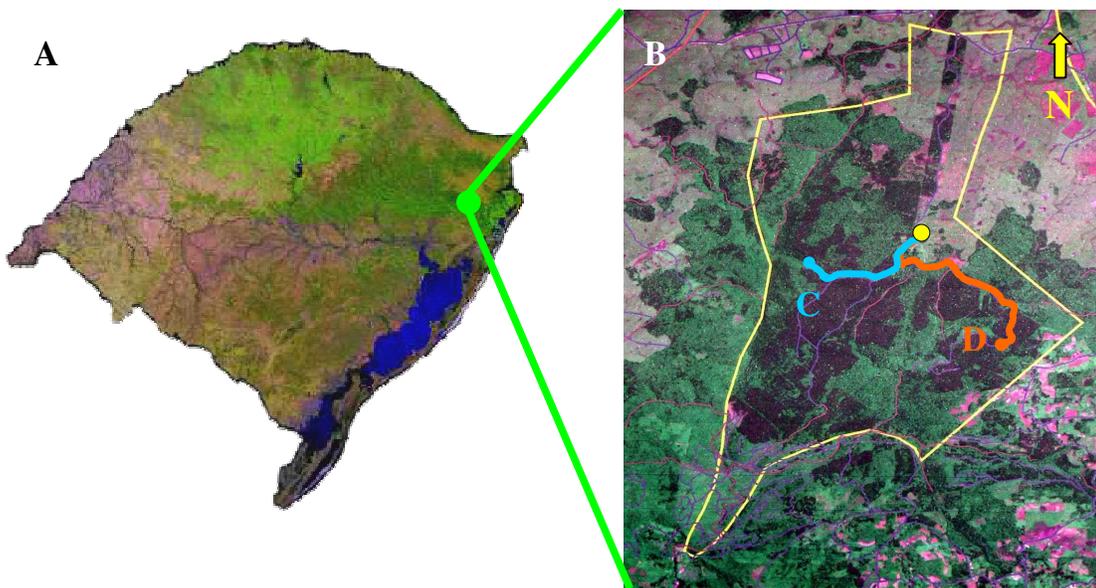


Figura 1: Localização da área de estudo: A) estado do Rio Grande do Sul; o círculo verde representa a Floresta Nacional de São Francisco de Paula; B) detalhe da área, com os limites correspondentes (linha amarela), incluindo o croqui das trilhas utilizadas para a captura, marcação e recaptura de adultos de *H. ethilla narcaea*. C) trilha do Mirante; D) trilha da Cascata Bolo de Noiva; o círculo amarelo representa o início das trilhas.

A trilha da Cascata Bolo de Noiva possui 2372m de comprimento e largura variando de menos de 1m a pouco mais de 6m. Grande parte de sua extensão é circundada por reflorestamentos de *Araucaria angustifolia*. Passa próxima a áreas de banhado, córregos e atravessa um rio de 18 m de largura. A trilha do Mirante, possui 1870m de comprimento. O percurso inicia na estrada principal, seguindo por dentro da mata e, por fim, leva a vista de um cânion cortado pelas águas da cachoeira da usina. A largura da trilha varia de 1 m, no interior da mata, até 6 m, na estrada (maiores detalhes em BONATTI *et al.* 2006).

Em cada trilha, o esforço amostral foi de três horas-rede por ocasião, e o período total de amostragem se concentrou das 10h às 16h30min. O caminho percorrido em cada trilha foi de aproximadamente 3,4 Km de ida e volta. Ao longo das saídas, a ordem de amostragem de cada trilha foi alternada.

Todas as borboletas avistadas foram capturadas com rede entomológica convencional, numeradas na face ventral da asa anterior esquerda e liberadas, no mesmo local de captura (conforme SAALFELD 1979; PANSERA 1981). A marcação foi feita com caneta Pilot®, para retroprojeter, com tinta permanente, não hidrossolúvel, e de secagem rápida. Na ocasião, foram anotados o sexo do indivíduo, o horário de captura, o local de captura (utilizando o Sistema de Posicionamento Global - Garmin GPS II Plus®) e o tamanho do adulto, medido com um paquímetro (precisão em 0,05 mm). Este correspondeu ao comprimento linear da asa anterior, a partir de sua inserção ao corpo (veia anal 2A) até o limite final da veia radial R3.

3.2 Testes em laboratório

Insetos e plantas

As larvas utilizadas nos experimentos provieram de ovos obtidos de uma criação mantida em um compartimento de insetário, localizado nas dependências do Departamento de Ecologia da UFRGS. Este consiste de um telado de arame de 10m de comprimento x 5m de largura x 2,7m de altura, revestido com tela de sombrite 50%, de cor preta, e dividido em 10 compartimentos (unidades de 2m x 2m) (conforme KERPEL & MOREIRA 2005).

Os adultos foram criados com uma dieta seminatural de mel, pólen e água destilada, seguindo a proporção 2:1:7, disposta em recipientes plásticos (descrito em detalhes em FERRO 1998). Para oviposição, ramos de *P. alata* foram disponibilizados em garrafas com água, providas de uma armação de arame e bambu (MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA 1996a). O insetário foi inspecionado diariamente para a observação dos adultos (verificação de mortes eventuais e reposições correspondentes), renovação do alimento e busca de ovos nas plantas hospedeiras. Os ovos eram retirados com o auxílio de um pincel embebido em água, colocados em placas de Petri sobre papel filtro umedecido. Juntamente com as larvas obtidas eram mantidos em laboratório, em condições de temperatura e umidade controladas ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; 14horas/luz/dia) (descrito em detalhes em MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA 1996a)

Performance larval

O desempenho das larvas foi quantificado em sete espécies de passifloráceas (*P. actinia*, *P. alata*, *P. caerulea*, *P. edulis*, *P. misera* e *P. suberosa*). Para isto, foram coletadas mudas destas passifloráceas na Flona, na Região do Vale do Rio Maquiné em Maquiné, RS (29°35'S 50°16'W) e no Horto Florestal Barba Negra em Barra do

Ribeiro, RS (30°23'S 51°12'W). As plantas foram cultivadas em canteiros existentes no Departamento de Zoologia da UFRGS contendo solo enriquecido com adubo orgânico e regadas a cada dois dias. As plantas eram vistoriadas diariamente, eliminando-se, na ocasião, herbívoros eventuais ocorrentes.

Os imaturos, após a eclosão, foram colocados individualmente na região apical de cada ramo de hospedeira (n=30/ espécie de planta). Os ramos obtidos das plantas cultivadas para avaliar a performance larval foram conservados no mesmo sistema de garrafas com água e armação de arame e bambu das plantas utilizadas para oviposição. Para a contenção das larvas, estes foram protegidos com uma tela de malha fina.

As larvas foram observadas diariamente, registrando-se a ocorrência de morte ou muda e o tempo de duração de cada instar, desde a eclosão até a emergência do adulto. Além disso, os ramos foram trocados quando necessário, de maneira que sempre houvesse alimento disponível. Após a emergência do adulto, determinou-se o tamanho dos indivíduos à semelhança ao descrito nos procedimentos de campo.

Preferência alimentar no estágio larval

Larvas adicionais de primeiro e quinto ínstars foram submetidas individualmente a testes de escolha (n=25/instar/teste). Para tal, foram oferecidos discos foliares das espécies testadas, obtidos através de um vazador (área de 101,12 mm²), distribuídos de forma equidistante e intercalados, presos por micro-alfinetes entomológicos (HANSON 1983). Estes foram colocados dentro de um pote plástico sobre papel filtro umedecido e mantidos em câmara climatizada (25 ± 1°C; 14horas/luz/dia).

Foram conduzidos testes de escolha dupla e múltipla, com base em procedimento descrito em KERPEL & MOREIRA (2005). Para os testes de dupla escolha, criaram-se larvas tanto numa quanto na outra espécie de planta de uma dada dupla, sendo então

testadas quanto à preferência alimentar em relação às duas. Considerou-se escolha (preferência) quando houve pelo menos o dobro do consumo de uma espécie em relação à outra e, como resultado neutro, quando isso não ocorreu (THOMAS 1987). As duplas utilizadas para os testes foram: 1) *P. actinia* e *P. caerulea*, as quais co-ocorrem na área de estudo; 2) *P. alata* e *P. edulis*, composta supostamente pelas principais hospedeiras de *H. ethilla narcaea*, sendo ambas cultivadas comercialmente (PÉRICO 1995; MIRANDA 1997); 3) *P. alata* e *P. misera*, esta última, apesar de não ter registro de oviposição de *H. ethilla narcaea*, tem se mostrado satisfatória quanto ao desenvolvimento para a maioria dos heliconíneos (MENNA-BARRETO & ARAÚJO 1985; PÉRICO & ARAÚJO 1991, BIANCHI & MOREIRA 2005; KERPEL & MOREIRA 2005) testados no RS. Para os testes de escolha múltipla, foram utilizadas larvas adicionais criadas em *P. alata*, principal planta hospedeira e testadas em cinco espécies (*P. actinia*, *P. alata*, *P. caerulea*, *P. edulis* e *P. misera*) em consequência dos resultados positivos correspondentes quanto à performance larval. No início de cada teste, a larva foi retirada do sistema de criação e colocada no centro do pote, no qual ocorreu o experimento (HANSON 1983).

Para a realização dos testes, levou-se em conta a periodicidade de alimentação e a taxa do consumo em cada instar larval (conforme RODRIGUES & MOREIRA 1999). A quantidade de alimento oferecido por espécie de passiflorácea foi ajustada ao dobro do consumo médio, considerando-se o período de duração de cada teste (cinco horas), a fim de evitar que a falta de umas das espécies de planta ocasionasse o uso da outra. A idade das folhas oferecidas também foi considerada de acordo com o padrão alimentar obtido para *H. erato phyllis*, em relação às folhas de *P. suberosa* por RODRIGUES & MOREIRA (1999). Os restos de discos foliares foram colados em papel e determinou-se a área consumida através da sobreposição dos mesmos em papel milimetrado (RODRIGUES & MOREIRA 1999).

Análise dos dados

Os dados referentes à sobrevivência foram organizados em tabelas de contingências e comparados através do Teste exato de Fisher, seguido pela correção de Bonferroni. Os dados de tempo de desenvolvimento, tamanho dos adultos e preferência alimentar de múltipla escolha foram avaliados quanto à normalidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e, quanto à homocedasticidade, pelo teste de Bartlett. Aqueles referentes ao tempo de desenvolvimento e preferência alimentar de múltipla escolha não passaram nos testes de normalidade e, dessa forma, foram comparados pelo teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, seguidos por testes múltiplos de Dunn. Já os referentes ao tamanho dos adultos obtidos em laboratório, foram submetidos à Anova (um fator) seguida de testes múltiplos de Tukey. Os testes paramétricos e não-paramétricos seguiram os critérios descritos por ZAR (1999) e CONOVER (1980). Os dados referentes aos testes de preferência alimentar de dupla escolha foram submetidos aos testes de sinais unilaterais (SIEGEL, 1981).

4. RESULTADOS

4.1 Estudo de Campo

Em 17 ocasiões de amostragem, com esforço amostral total de 105,5 horas-rede, foram capturados 64 adultos de *H. ethilla narcaea*, havendo 4 recapturas. O tamanho médio da asa anterior dos indivíduos encontrados foi de 43,52 mm, sendo capturados 37 machos e 23 fêmeas.

Registrou-se uma maior quantidade de indivíduos no período de março a abril nos dois anos subseqüentes (Figura 2). Nos meses de inverno não foram capturados, ou mesmo avistados indivíduos de *H. ethilla narcaea* na área de amostragem.

4.2 Testes em laboratório

Performance larval

Das sete espécies de passifloráceas oferecidas às larvas de *H. ethilla narcaea*, em *P. misera*, *P. edulis* e *P. alata*, *P. actinia* e *P. caerulea* (Figura 3) a sobrevivência foi superior 90%. A taxa de sobrevivência em *P. suberosa* foi significativamente menor que nessas espécies. Em *P. capsularis*, houve uma alta mortalidade (93,34%), sendo significativamente maior do que todas as demais espécies testadas. Nessa espécie em particular, a mortalidade foi constatada principalmente em larvas de primeiro instar que, aparentemente, morreram de inanição, pois não havia sinais de alimentação nas folhas.

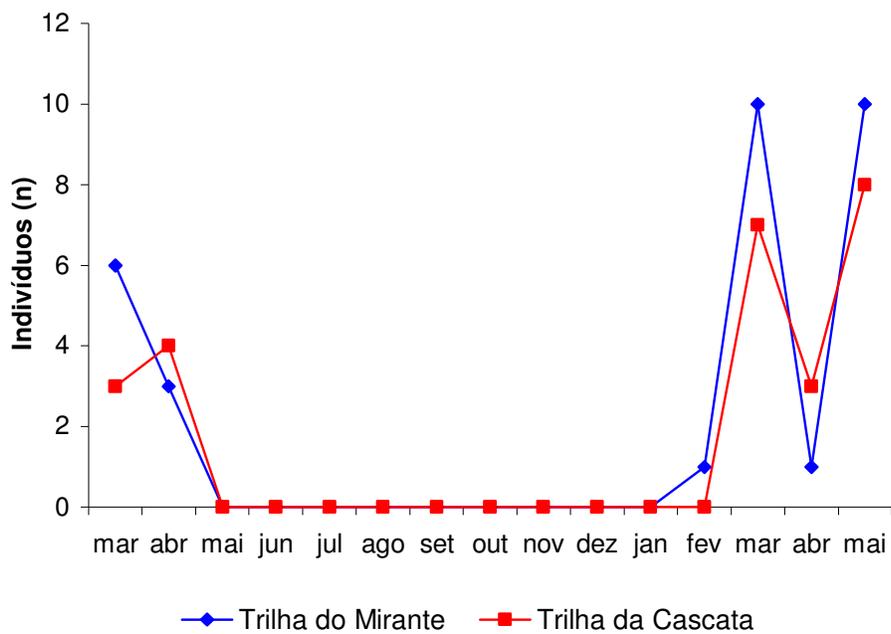


Figura 2: Adultos de *H. ethilla narcaea* capturados na Floresta Nacional (Flona) de São Francisco de Paula, RS, entre março de 2006 a maio de 2007; no período de março a maio de 2006 e janeiro a maio de 2007 ocorreram saídas quinzenais, com isso, os dados foram grupados.

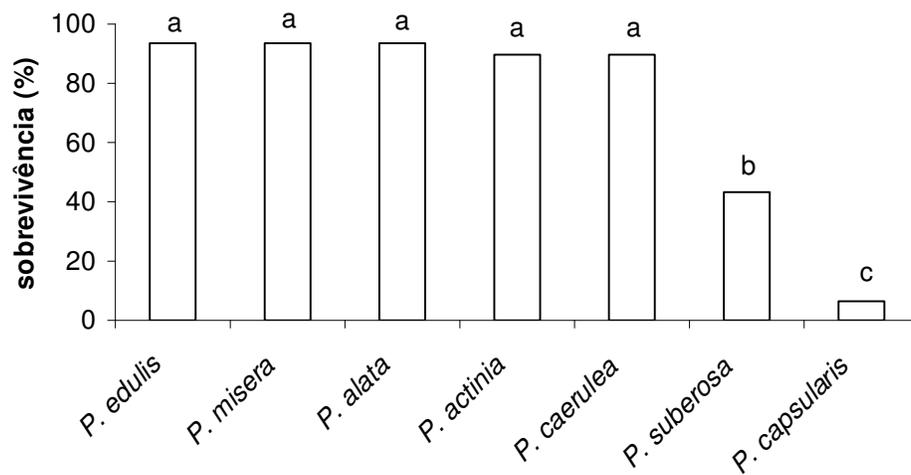


Figura 3: Sobrevivência de imaturos de *H. ethilla narcaea* (n= 30), da eclosão à emergência dos adultos, em diferentes espécies de passifloráceas, em condições de laboratório ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; 14horas/luz/dia). Colunas seguidas de letras distintas diferem significativamente (testes exatos de Fisher, com correção de Bonferroni, $\alpha = 0,0023$).

Dentre as espécies onde a sobrevivência foi alta, o tempo de desenvolvimento larval foi menor em *P. misera*, que diferiu estatisticamente de *P. alata* e *P. caerulea* (Figura 4). O tamanho dos adultos foi significativamente maior em *P. edulis* do que em todas as outras espécies (Figura 5). Em *P. caerulea*, foi constatado um menor tamanho, o qual foi intermediário nas demais espécies de plantas testadas.

Preferência alimentar no estágio larval

Nos testes de dupla escolha, a opção das larvas, tanto de primeiro quanto de quinto instar, foi influenciada pela planta utilizada na criação correspondente. Aquelas criadas em *P. caerulea* e testadas quanto à preferência alimentar em relação à *P. caerulea* e *P. actinia* apresentaram diferença significativa no consumo foliar em favor de *P. caerulea*. O mesmo ocorreu para larvas de primeiro e quinto instar criadas em *P. alata* e testadas em *P. alata* e *P. edulis*, que optaram pela primeira. Também foi verificado esse resultado para larvas de quinto instar criadas em *P. actinia* e testadas em *P. caerulea* e *P. actinia* e para larvas de quinto instar criadas em *P. alata* e testadas em *P. alata* e *P. misera*. Nos testes onde não houve diferença significativa, observou-se, pelo menos, uma tendência em relação à espécie utilizada para a criação correspondente (Tabelas 1 e 2).

Nos testes de escolha múltipla, as larvas de primeiro instar consumiram mais *P. edulis* e *P. misera* em relação às outras espécies testadas, havendo diferença significativa destas com *P. alata* e *P. caerulea* (Figura 6). Já as larvas de quinto instar consumiram mais *P. misera*, sendo que esta diferiu apenas de *P. caerulea* (Figura 7).

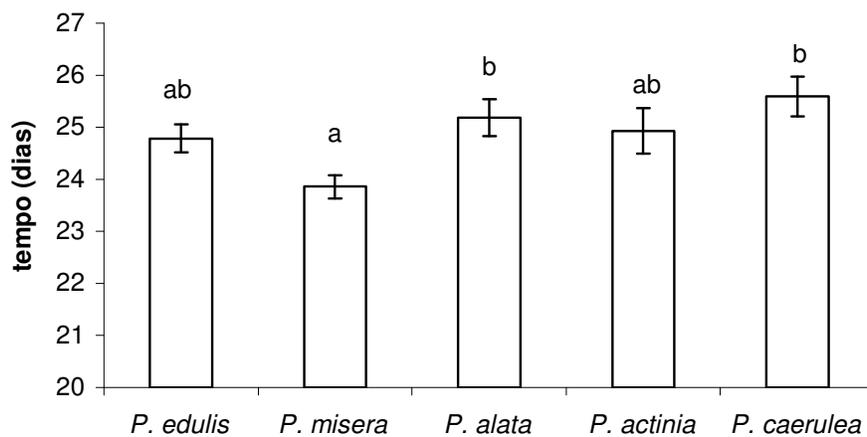


Figura 4: Duração no desenvolvimento (média \pm erro padrão) dos imaturos de *H. ethilla narcaea* (n= 30), da eclosão à emergência dos adultos, quando criados em diferentes espécies de passifloráceas, em condições de laboratório ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; 14horas/luz/dia). Colunas seguidas de letras distintas diferem significativamente (teste Kruskal-Wallis, KW= 15,735, $p= 0,0034$; testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$).

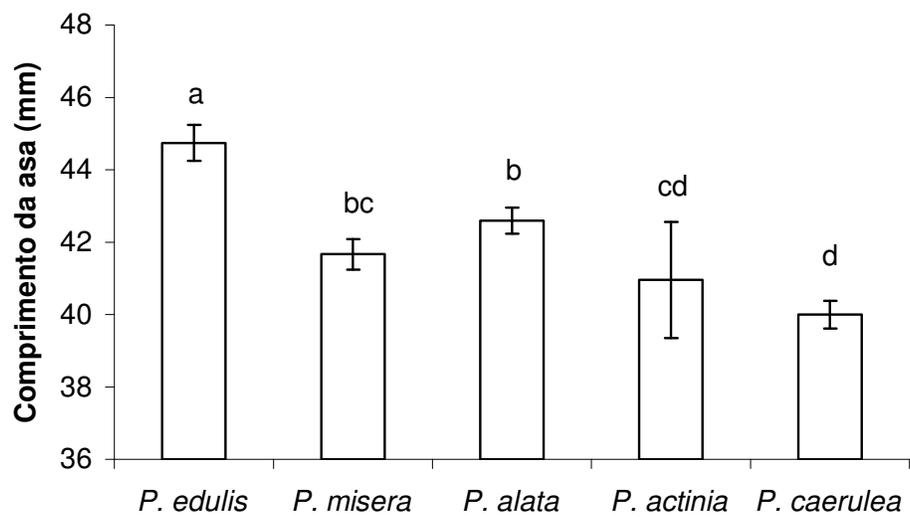


Figura 5: Tamanho dos adultos (média \pm erro padrão) de *H. ethilla narcaea* (n= 30), quando criados em diferentes passifloráceas, em condições de laboratório ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; 14horas/luz/dia). Colunas seguidas de letras diferem significativamente. (Anova, um fator, $F= 19,462$, $p < 0,0001$; testes múltiplos de Tukey, $\alpha = 0,05$).

Tabela 1: Seleção das larvas de primeiro instar em relação às passifloráceas em testes de dupla escolha. A primeira coluna se refere à planta hospedeira nas quais as larvas foram criadas antes dos testes. Os números representam o número de larvas que escolheram uma das espécies nos testes, sendo a categoria “neutro” os casos onde nenhuma espécie sofreu pelo menos o dobro do consumo em relação à outra.

Planta hospedeira	Categorias adotadas no teste de escolha		
	<i>P. actinia</i>	neutro	<i>P. caerulea</i>
<i>P. actinia</i>	11	4	9
<i>P. caerulea</i>	2	6	17 *
	<i>P. alata</i>	neutro	<i>P. edulis</i>
	<i>P. alata</i>	17 *	3
<i>P. edulis</i>	9	2	13
	<i>P. alata</i>	neutro	<i>P. misera</i>
	<i>P. alata</i>	8	3
<i>P. misera</i>	9	2	14

* Diferença significativa para testes de sinais unilaterais, $\alpha = 0,05$.

Tabela 2: Seleção das larvas de quinto instar em relação às passifloráceas em testes de dupla escolha. A primeira coluna se refere à planta hospedeira nas quais as larvas foram criadas antes dos testes. Os números representam o número de larvas que escolheram uma das espécies nos testes, sendo a categoria “neutro” os casos onde nenhuma espécie sofreu pelo menos o dobro do consumo em relação à outra.

Planta hospedeira	Categorias adotadas no teste de escolha		
	<i>P. actinia</i>	neutro	<i>P. caerulea</i>
<i>P. actinia</i>	10 *	10	3
<i>P. caerulea</i>	4	9	12 *
	<i>P. alata</i>	neutro	<i>P. edulis</i>
	<i>P. alata</i>	13 *	8
<i>P. edulis</i>	8	8	9
	<i>P. alata</i>	neutro	<i>P. misera</i>
	<i>P. alata</i>	17 *	6
<i>P. misera</i>	6	8	11

* Diferença significativa para testes de sinais unilaterais, $\alpha = 0,05$.

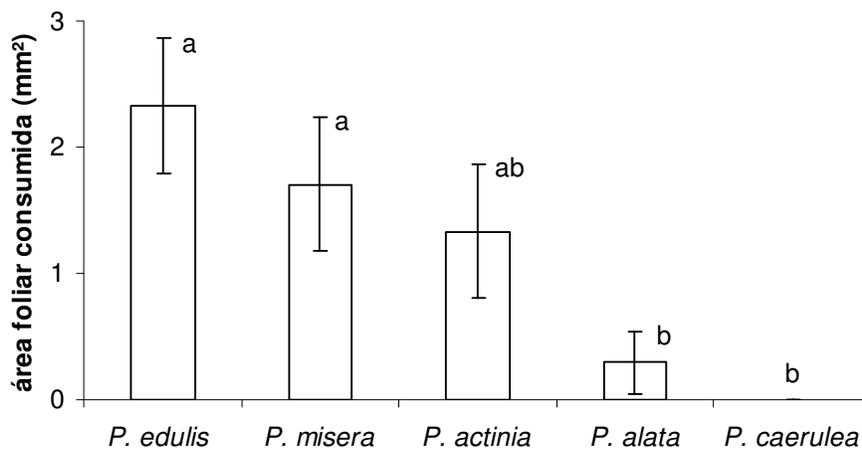


Figura 6: Consumo foliar (média \pm erro padrão) em testes de múltipla escolha para larvas de primeiro instar de *H. ethilla narcaea* (n= 25) em relação a diferentes passifloráceas. Colunas seguidas de letras distintas diferem significativamente (teste de Kruskal-Wallis, KW= 32,564, $p < 0,0001$; testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$)

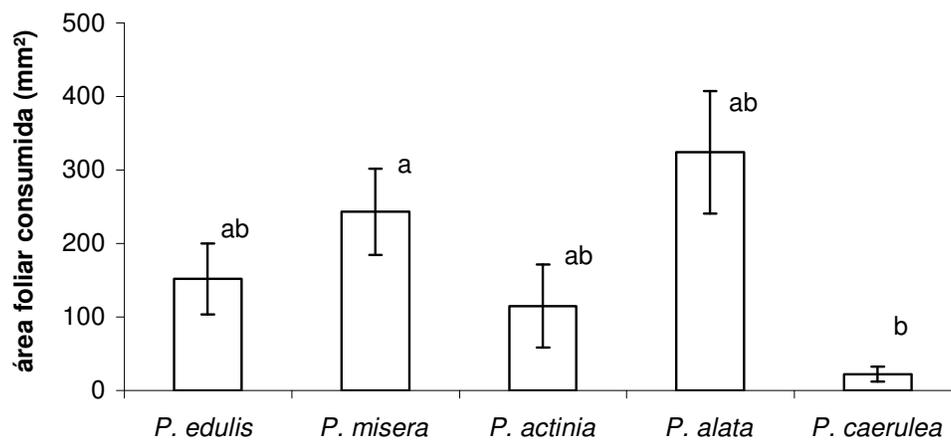


Figura 7: Consumo foliar (média \pm erro padrão) em testes de múltipla escolha para larvas de quinto instar de *H. ethilla narcaea* (n= 25) em relação a diferentes passifloráceas. Colunas seguidas de letras distintas diferem significativamente (teste de Kruskal-Wallis, KW= 10,289, p= 0,0358; testes múltiplos de Dunn, α = 0,05)

5. DISCUSSÃO

Os dados demonstram a existência de uma população fixa de *H. ethilla narcaea* na região nordeste do estado, pelo menos nos meses de verão, que utiliza como planta hospedeira passifloráceas outras que não *P. alata*, a hospedeira até então considerada preferencial.

Conforme os dados de DE-ANDRADE & FREITAS (2005), para a região sudeste do país, é observado também um aumento do número de indivíduos nos meses de fevereiro a abril sendo que, a partir de maio, a população declina. A marcada variação sazonal no número de indivíduos, no caso do Rio Grande do Sul, deve estar relacionada com a baixa temperatura. A área referida enquadra-se em um clima do tipo CfbI, temperado, com invernos rigorosos, registrando-se neves, geadas e nevoeiros em algumas ocasiões e com chuvas todos os meses. A temperatura média do mês mais quente é inferior a 22°C e do mês mais frio é superior a 3°C (MORENO 1961). Infelizmente, desconhece-se a temperatura base de desenvolvimento de *H. ethilla narcaea*. Porém, para *Dione juno juno* (Cramer, 1779), um outro heliconíneo que ocorre no RS, tal limiar de desenvolvimento foi estimado entre 5,3 (estágio de ovo) e 9,0°C (estágio de pupa) (BIANCHI 2005). Dessa forma, supõe-se que as baixas temperaturas de inverno prevalentes no local impedem o desenvolvimento de *H. ethilla narcaea*, o que precisa ser testado.

Segundo CRANE (1955), a temperatura média mínima exigida pelos heliconíneos para entrar em atividade é de 19° C. Conforme observações esporádicas em populações de heliconíneos no estado (SAALFELD & ARAÚJO 1981; PANSERA & ARAÚJO 1983, DI MARE & ARAÚJO 1986), *H. ethilla* também passa a diminuir em número até a ausência total de indivíduos em quase toda a segunda metade do ano.

Este padrão de variação sazonal não é observado em locais mais equatoriais, conforme descrito em Trinidad por ERLICH & GILBERT (1973), onde o número de indivíduos tende a permanecer constante ao longo do ano. O resultado dessa variação encontrada em lugares distintos pode estar relacionado a aspectos climáticos, interações populacionais (parasitismo, predação e competição) e recursos alimentares, tanto dos jovens (passifloráceas), como dos adultos (pólen e néctar). Segundo ERLICH & GILBERT (1973), os recursos alimentares dos adultos são os principais responsáveis pela manutenção da densidade de uma população dessa borboleta. Conforme demonstrado por GILBERT (1972) e BOGGS *et al.* (1981), dentre outros, várias espécies de Heliconiini, incluindo *H. ethilla*, são capazes de utilizar pólen como fonte de energia. Esses nutrientes poderiam ser responsáveis pela longevidade e longo período reprodutivo observado nesses insetos. Com isso, a disponibilidade, ou não, desse recurso, estabeleceria um limite nas atividades de reprodução e oviposição, sendo este o mecanismo responsável pelo tamanho da população. Desconhecemos a variação quali- e quantitativa dos recursos florais utilizados por *H. ethilla narcaea* na Flona, o que dificulta a comparação correspondente. Quanto às hospedeiras das larvas, porém, aparentemente são abundantes ao longo do ano, e então não devem se constituir em fator responsável pela diminuição e ausência completa dos indivíduos em alguns períodos do ano. Ao contrário dos estudos DE-ANDRADE & FREITAS (2005) e PINHEIRO (1987), as densidades de *H. erato* são superiores a *H. ethilla* na Flona, porém ambas mostram o mesmo padrão de flutuação sazonal, conforme dados não publicados que dispomos.

Segundo PÉRICO (1995) e MIRANDA (1997), em *P. alata* se encontra o maior número de ovos de *H. ethilla narcaea*. Contudo essas observações foram realizadas em áreas urbanas, como Porto Alegre e arredores. KOEHLER-SANTOS *et al.* (2006)

constatarem a maior ocorrência de *P. alata* em áreas urbanas, da Depressão Central e Planície Costeira do RS.

A ocorrência de *P. alata* para a região do Planalto das Araucárias, segundo KOEHLER-SANTOS *et al.* (2006), restringe-se a regiões de baixa altitude, e sob baixa densidade populacional. Na Flona, se encontram somente *P. caerulea* e *P. actinia*, ambas em alta densidade. Dessa forma, os dados demonstram que pelo menos nos meses de verão, essa população de *H. ethilla narcaea* se mantém utilizando outras espécies de passifloráceas que não sejam *P. alata*. Indiretamente, ainda sugerem que as populações de *H. ethilla narcaea* da Depressão Central e Planície Costeira, onde *P. actinia* não ocorre (MONDIN & MOREIRA, dados inéditos), estejam em expansão, relacionada à dispersão de *P. alata* (KOEHLER-SANTOS *et al.* 2006), o que precisa ser investigado.

A utilização de diferentes espécies de passifloráceas por *H. ethilla narcaea* pode permitir um maior sucesso de exploração de recursos, os quais apresentam, muitas vezes, variação acentuada na distribuição geográfica e fenologia distinta. Diversos estudos têm demonstrado que, com poucas exceções, o uso ocasional de mais de uma espécie de passiflorácea é a regra para o estágio larval dos heliconíneos no RS (DELL'ERBA *et al.* 2005). Esse fato, melhor definido com parte da plasticidade ecológica destas espécies, pode garantir a sobrevivência dos indivíduos principalmente quando da escassez de recursos, ampliando sua distribuição geográfica (CHEW 1975; RODRIGUES & MOREIRA 2002, 2004).

Os dados do presente trabalho diferem de MIRANDA (1997), os quais apontam uma maior sobrevivência para *P. alata* e *P. edulis*. No presente estudo, *P. misera* também confere alta sobrevivência às larvas, assim como um menor tempo de

desenvolvimento. Não temos explicações para as diferenças em relação a esta passiflorácea, a qual é apontada por MIRANDA (1997) como de baixa qualidade alimentar para *H. ethilla narcaea*. O menor tempo para atingir a fase adulta em larvas criadas em *P. misera* também é observado em *H. erato phyllis* quando comparado à *P. suberosa* (RODRIGUES & MOREIRA 2004) e em *Dione juno juno* (BIANCHI & MOREIRA 2005) quando comparada a dez espécies de passifloráceas, juntamente com *P. tenuifila* e *P. edulis*. Assim, deste ponto de vista, pode-se inferir que *P. misera* confere maior valor adaptativo, pois um desenvolvimento mais rápido potencialmente reduz o tempo de exposição das larvas aos predadores (CHEW 1975; PRICE *et al.* 1980). Porém, não se tem registro da utilização dessa espécie por *H. ethilla narcaea* no RS, o que deve ser melhor elucidado. Interessantemente, no caso de *D. juno juno* citado, também *P. misera* é pouco utilizada como planta hospedeira, mesmo conferindo a ela alta performance (BIANCHI & MOREIRA 2005).

O maior tamanho dos adultos ocorreu em larvas alimentadas *P. edulis*, e assim como um menor tempo de desenvolvimento, também pode ser vantajoso. Asas maiores podem ampliar a autonomia de vôo (COURTNEY 1981) influenciando sua sobrevivência, bem como uma maior fecundidade no caso das fêmeas (COURTNEY 1981; RODRIGUES & MOREIRA 2002). Este item não pode ser comparado diretamente em relação ao trabalho de MIRANDA (1997), pois as medidas utilizadas para o comprimento da asa foram diferentes. Entretanto, para esse autor, não somente o comprimento da asa quanto o peso das pupas de *H. ethilla narcaea*, foi maior quando alimentadas com *P. alata*. É de se esperar uma estreita correlação no tamanho entre os estágios de pupa e adulto (RODRIGUES & MOREIRA 2004) e, dessa forma, não temos também explicações para as discrepâncias correspondentes.

O uso de várias espécies de planta por um inseto pode resultar da diferença na preferência deste. A preferência pode ser definida como o desvio de um comportamento ao acaso, o qual não está relacionado à variação entre as plantas encontradas (SINGER 1983; 1986). A preferência de uma larva pode ser expressa tanto pela quantidade de alimento consumido quanto pela velocidade no qual é ingerido (DETHIER 1982). Esta é determinada em condições controladas onde a disponibilidade e adequabilidade das espécies utilizadas encontram-se em situações iguais (THOMPSON 1988).

Em relação à preferência alimentar em testes de dupla escolha, observou-se, na maioria dos casos, preferência pela planta na qual foram criadas e, onde não há diferença significativa há, pelo menos, uma tendência pelas mesmas. Com este resultado, pode-se inferir que há aprendizado no estágio larval. Os resultados diferem do trabalho de KERPEL & MOREIRA (2005), que não observaram aprendizagem nas larvas de *H. erato phyllis*. Esses autores, porém, testaram apenas uma dupla de passiflorácea, incluindo *P. misera*, a planta preferida por esse heliconíneo. Sugere-se que a ausência de aprendizado constatada por KERPEL & MOREIRA (2005), seja testada para outras hospedeiras, extensivo àquelas não preferenciais.

Os dados sugerem que *H. ethilla narcaea* desenvolve-se satisfatoriamente em diversas espécies de passifloráceas, para as quais pode apresentar indução na preferência alimentar (aprendizado no estágio de larva). Nos testes de escolha múltipla, as larvas preferiram consumir aquelas plantas cujo desenvolvimento foi mais rápido.

As variações em relação à preferência de *H. ethilla narcaea* podem resultar em especializações locais. O uso das plantas hospedeiras pelos insetos está sujeito a variações espaciais e temporais (JAENIKE 1990) que incluem quantidade, qualidade, a distribuição e a forma de crescimento das plantas. A especialização local, de acordo com FOX & MORROW (1981), consta de um atributo flexível em uma população em

resposta aos aspectos de sua comunidade, ao invés de ser uma característica fixa de uma espécie dentro de sua área de distribuição geográfica. O contexto local para a especialização na utilização de recursos alimentares tem importantes implicações para o entendimento, não somente da evolução e dinâmica de populações de herbívoros e suas plantas hospedeiras, mas também da dinâmica da comunidade como um todo (FOX & MORROW 1981). Resta a ser examinada a preferência de oviposição de *H. ethilla narcaea*, tanto em condições de insetário em testes de escolha, quanto em campo frente a tais espécies de maracujá.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados permitem afirmar que:

1. Pelo menos cinco espécies de passifloráceas (*P. alata*, *P. actinia*, *P. caerulea*, *P. edulis*, *P. misera*) conferem alta sobrevivência às larvas de *H. ethilla narcaea* no Rio Grande do Sul;

2. Populações localizadas na Flona, São Francisco de Paula, fazem uso exclusivo de duas dessas plantas (*P. actinia* e *P. caerulea*); ou seja, há populações que se mantêm em áreas onde não ocorre *P. alata*, que era considerada a planta hospedeira mais utilizada até então;

3. *P. actinia* e *P. caerulea* conferem igual tempo de desenvolvimento dos imaturos e tamanho aos adultos, sendo então, do ponto de vista nutritivo, ambas hospedeiras em potencial;

4. As larvas de *H. ethilla narcaea* em testes de preferência alimentar de dupla escolha, na maioria dos casos, mostram preferência pela planta na qual são criadas; podendo, então, apresentar indução na preferência alimentar (aprendizado no estágio de larva), o que pode levar a especializações locais nas populações de *H. ethilla narcaea*;

5. A preferência de oviposição quanto a essas passifloráceas deve ser avaliada no futuro, levando-se em conta outros tipos de aprendizado (efeito de Hopkins e condicionamento dos adultos), para assim determinar, de forma mais abrangente, o papel do aprendizado na evolução do uso das plantas hospedeiras por este heliconíneo.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. 1993. **Animal Behavior: an evolutionary approach**. Sunderland, Sinauer Associates, 625p.
- BACKES, A.; F.L. PRATES & M.G. VIOLA. 2005. Produção de serapilheira em Floresta Ombrófila Mista, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, **19**(1): 155-160.
- BARP, E.A. 2006. **Ecologia comportamental e *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae) frente à variação espaço-temporal dos recursos florais**. Tese de Doutorado em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- BARRON, A.B. 2001. The life and death of Hopkins' host-selection principle. **Journal of Insect Behavior**, New York, **14**(6): 725-737.
- BENSON, W.W.; K.S. JR. BROWN & L.E. GILBERT. 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion vine butterflies. **Evolution**, Bolder, **29**: 659-680.
- BERNAYS, E.A. 1998. The value of being a resource specialist: behavioral support for a neural hypothesis. **The American Naturalist**, Chicago, **151**(4): 451-464.
- BERNAYS, E.A. & R.F. CHAPMAN. 1994. **Host-plant selection by phytophagous insects**. London, Chapman & Hall, 312p.
- BERNAYS, E.A. & M.R. WEISS. 1996. Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, **78**: 1-8.
- BIANCHI, V. 2005. **Implicações ecológicas das plantas hospedeiras e da agregação larval sobre *Dione juno juno* (Cramer, 1779) (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Tese de Doutorado em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.

- BIANCHI, V. & G.R.P. MOREIRA. 2005. Preferência alimentar, efeito da planta hospedeira e densidade larval na sobrevivência e desenvolvimento de *Dione juno juno* (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **22**(1): 43-50.
- BOGGS, C.L.; J.T. SMILEY & L.E. GILBERT. 1981. Patterns of pollen exploitation by *Heliconius* butterflies. **Oecologia**, Berlin, **48**: 284-289.
- BONATTI, J.; M. MARCZWSKI; G.S. REBELATO; C.F. SILVEIRA; F.D. CAMPELLO; G. RODRIGUES; T. GUERRA & S.M. HARTZ. 2006. Trilhas da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil: Mapeamento, Análise e Estudo da Capacidade de Carga Turística. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, **4**(1/2): 15-26.
- BROWN, K.S. JR. 1979. **Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Vols. 1 e 2.** Tese de Livre Docência, UNICAMP, Campinas.
- _____. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. **Annual Review of Entomology**, Stanford, **26**: 427-456.
- CERVI, A. C. 1997. Passifloraceae do Brasil. Estudo do gênero *Passiflora* L., subgênero *Passiflora*. **Fontqueria**, Madrid, **45**: 1-92.
- CHEW, F.S. 1975. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. I. The relative quality of available resources. **Oecologia**, Berlin, **20**: 117-127.
- CONOVER, W.J. 1980. **Practical nonparametric statistics**. New York, John Wiley & Sons, 2ed. 493p.
- COURTNEY, S.P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. *Anthocaris cardamines* (L.) survival, development and oviposition on different hostplants. **Oecologia**, Berlin, **51**: 91-96.

- COURTNEY, S.P. & T.T. KIBOTA. 1990. Mother doesn't know best: Selection of hosts by ovipositing insects, p.161–188. *In*: E.A BERNAYS (Ed.). **Insect/Plant Interactions**, Vol. 2, Boca Raton, CRC Press, 199p.
- CRANE, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. **Zoologica**, New York, **40**: 167-196.
- DE-ANDRADE, R.B. & A.V.L. FREITAS. 2005. Population biology of two species of *Heliconius* (Nymphalidae: Heliconiinae) in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil. **Journal of the Lepidopterists' Society**, Los Angeles, **59**(4): 223-228.
- DELL'ERBA, R.; L.A. KAMINSKI & G.R.P. MOREIRA. 2005. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, Porto Alegre, **95**(1): 29-46.
- DETHIER, V.G. 1982. Mechanism of host-plant recognition. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, **31**: 49-56.
- DI MARE, R.A & A.M. ARAÚJO. 1986. A first survey of inbreeding effects in *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae). **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, **9**: 11-20.
- EGAS, M. & M.W. SABELIS. 2001. Adaptive learning of host preference in a herbivorous arthropod. **Ecology Letters**, Oxford, **4**: 190-195.
- EHRlich, P.R. & L.E GILBERT 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. **Biotropica**, New Orleans, **5**(2): 69-82.
- EIBL-EIBESFELDT, I. & S. KRAMER. 1958. Ethology, the comparative study of animal behavior. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, **33**(3): 181-211.

- FERRO, V.G. 1998. **Criação de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae) em condições semi-naturais**. Dissertação de Bacharelado em Biologia, UFRGS, Porto Alegre.
- FOX, L.R. & P.A. MORROW. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? **Science**, Washington, **211**: 887-893.
- FUTUYMA, D.J. & G. MORENO 1988. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, **19**: 207-233.
- GILBERT, L.E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, **69**: 1403-1407.
- _____. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants, p.210-240. *In*: L.E. GILBERT & P.H. RAVEN (eds.). **Coevolution of animals and plants**, Austin, University of Texas Press, 263p.
- GOLDSMITH, T.H. 1990. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, **65**(3): 281-322.
- HANSON, F.E. 1983. The behavioral and neurophysiological basis of food-plant selection by lepidopterous larvae, p.3-23. *In*: S. AHMAD (Ed.). **Herbivorous insects: host seeking behavior and mechanisms**. New York, Academic Press, 257p.
- HOLZINGER, H. & R. HOLZINGER. 1994. ***Heliconius* and related genera**. Venette, Sciences Nat, 328p.
- HORRIDGE, G.A.; X. WANG & S.W. ZHANG. 1990. Colour inputs to motion and object vision in an insect. **Philosophical Transactions Royal London B: Biological Sciences**, London, **329**(1254): 257-263.
- JEANIKE, J. 1982. Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila*. **The American Naturalist**, Chicago, **119**: 784-802.

- _____. 1990. Host specialization in phytophagous insects. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Stanford, **21**: 243-273.
- JERMY, T.; F.E. HANSON & V.G. DETHIER. 1968. Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, **11**: 211-230.
- JUDD, W.S.; C.S. CAMPBELL; E.A. KELLOG & P.F. STEVENS. 1999. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sunderland, Sinauer Association Incorporate, 576p.
- KERPEL, S.M. & G.R.P. MOREIRA. 2005. Absence of learning and local specialization on host plant selection by *Heliconius erato*. **Journal of Insect Behavior**, New York, **18**(3): 433-452.
- KILLIP, E.P. 1938. The American species of Passifloraceae. **Publication Field Museum of Natural History: Botanical Series**, Chicago, **19**: 1-613.
- KOEHLER-SANTOS, P.; A.P. LORENZ-LEMKE; F.M. SALZANO & L.B. FREITAS. 2006. Ecological-evolutionary relationships in *Passiflora alata* from Rio Grande do Sul, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, **66**(3): 809-816.
- LEWIS, A.C. 1993. Learning and evolution of resources: pollinators and flower morphology, p.219-242. *In*: D.R. PAPAJ & A.C. LEWIS (Eds.). **Insect learning**. New York, Chapman & Hall, 398p.
- MENNA-BARRETO, Y. & A.M. ARAÚJO. 1985. Evidence for host preferences in *Heliconius erato phyllis* from Southern Brazil (Nymphalidae). **Journal of Research on the Lepidoptera**, Acardia, **24**: 41-46.
- MENZEL, R. & J. ERBER. 1978. Learning and memory in bees. **Scientific American**, New York, **239**: 102-110.

- MENZEL, R.; U. GREGGERS & M. HAMMER. 1993. Functional organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee, p.79–125. *In*: D.R. PAPAÍ & A.C. LEWIS (Eds.). **Insect learning**. New York, Chapman & Hall, 398p.
- MIRANDA, G.B. 1997. **Associação entre componentes do valor adaptativo de *Heliconius ethilla narcaea* (Lepidoptera, Nymphalidae) e Passifloráceas utilizadas na alimentação das larvas**. Dissertação de Mestrado em Biologia Animal, UFRGS, Porto Alegre.
- MONDIN, C.A. 2001. *Passiflora organensis* Gardner (Passifloraceae), primeira citação de ocorrência para o Rio Grande do Sul. **Pesquisas (Botânica)**, São Leopoldo, **51**: 147-150.
- MORENO, J.A. 1961 **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura do Estado do Rio Grande do Sul. 42 p.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & G.R.P. MOREIRA. 1996a. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **13**(4):929-937.
- _____. 1996b. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **13**(4): 939-953.
- PANSERA, M.C.G. 1981. **Estudos genéticos e ecológicos sobre o par mimético *Heliconius erato phyllis* – *Phyciones landsdorfi***. Dissertação de Mestrado em Genética, UFRGS, Porto Alegre.

- PANSERA, M.C.G. & A.M. ARAÚJO. 1983. Distribution and heritability of the red raylets in *Heliconius erato Phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Heredity**, Thomson, **51**: 643-652.
- PAPAJ, D.R. 1986. Interpopulation differences in host preference and the evolution of learning in the butterfly, *Battus philenor*. **Evolution**, Bolder, **40**: 518-530.
- PAPAJ, D.R. & A.C. LEWIS. 1993. **Insect learning**. New York, Chapman & Hall, 398p.
- PAPAJ D.R. & R.J. PROKOPY. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. **Annual Review of Entomology**, Stanford, **34**: 315-350.
- PAVLOV, I.P. 1926. **Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex**. New York, Dover Publications, 430p.
- PÉRICO, E. 1995. Interação entre quatro espécies de Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) e suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) em uma floresta secundária do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biociências**, Porto Alegre, **3**: 3-18.
- PÉRICO, E. & A.M. ARAÚJO. 1991. Suitability of host plants (Passifloraceae) and their acceptableness by *Heliconius erato* and *Dryas iulia* (Lepidoptera, Nymphalidae). **Evolución Biológica**, Santafé de Bogotá, **5**: 59-74.
- PINHEIRO, C.E.G. 1987. **Dinâmica populacional e áreas de vida de *Heliconius erato phyllis* e *Heliconius ethilla* (Lepidóptera, Nymphalidae) em Campinas, SP**. Dissertação de Mestrado em Ecologia, UNICAMP, Campinas.
- PRICE, P.W.; C.E. BOUTON; P. GROSS; B.A. MCPHERON, J.N. THOMPSON & A.E. WEIS. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Stanford, **11**: 41-65.
- PURVES, W.K.; D. SADAVA; G.H. ORIANIS & H.C. HELLER. 2002. **Vida: A Ciência da Biologia**. Porto Alegre, Artmed, 1126p.

- RODRIGUES, D. & G.R.P. MOREIRA. 1999. Feeding preference of *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) in relation to leaf age and consequences for larval performance. **Journal of the Lepidopterists' Society**, Los Angeles, **53**: 108-113.
- _____. 2002. Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) and consequences for adult life history. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, **62**: 321-322.
- _____. 2004. Seasonal variation in larval host plants and consequences for *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) adult body size. **Austral Ecology**, Carlton, **29**: 437-445.
- SAALFELD, K. 1979. **Parâmetros ecológicos e genéticos de uma população natural de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae)**. Dissertação de Mestrado em Genética, UFRGS, Porto Alegre.
- SAALFELD, K. & A.M. ARAÚJO. 1981. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) I. Demography of a natural population. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, **41**(4): 855-860.
- SAXENA, K.N. & L.M. SCHOONHOVEN. 1982. Induction of orientational and feeding preferences in *Manduca sexta* larvae for different food sources. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, **32**: 173-180.
- SCHNEIDER, P.R.; D.A. BRENA; C.A.G. FINGER; S.J. LONGHI; J.M. HOPPE; L.F. VINADÉ; E.T. BRUM; A.L.F. SALOMÃO & A. SOLIGO. 1989. **Plano de Manejo para a Floresta Nacional de São Francisco de Paula - RS**. Santa Maria, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis, 215p.
- SIEGEL, J. 1981. **Estatística não-paramétrica**. São Paulo, McGraw-Hill, 350p.
- SIMPSON, S.J. & P.R. WHITE. 1990. Associative learning and locust feeding: evidence for a "learning hunger" for protein. **Animal Behaviour**, London, **40**: 506-513.

- SINGER, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution**, Bolder, **37**: 389-403.
- _____. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects, p.65-94. *In*: J.R. MILLER & T.A. MILLER (Eds.). **Insect-plant interactions**. New York, Springer-Verlag, 342p.
- SKINNER, B.F. 1938. **The behavior of organisms: an experimental analysis**. New York, Appleton-Century-Crofts, 457p.
- SWIHART C.A. & S.L. SWIHART. 1970. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. **Animal Behaviour**, London, 18:60-64.
- 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**, Copenhagen, **48**: 211-216.
- THOMPSON, J.N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, **47**: 3-14.
- TINBERGEN, N. 1951. **The study of instinct**. Oxford, Oxford University Press, 228p.
- TURLINGS, T.C.J.; F.L. WÄCKERS; L.E.M. VET; W.J. LEWIS & J.H. TUMLINSON. 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids, p.51-78. *In*: D.R. PAPAJ & A.C. LEWIS (Eds.). **Insect learning**. New York, Chapman & Hall, 398p.
- VAN EMDEN, H.F.; B. SPONAGL; E. WAGNER; T. BAKER; S. GANGULY & S. DOULOUMPAKA. 1996. Hopkins' 'host selection principle', another nail in its coffin. **Physiological Entomology**, Oxford, **21**: 325-328.
- WEISS, M. 1995. Associative colour learning in a nymphalid butterfly. **Ecological Entomology**, London, **20**: 298 -231.

WEISS, M. & D.R. PAPAJ. 2003. Colour learning in two behavioral contexts: how much can a butterfly keep in mind? **Animal Behaviour**, London, **65**: 425-434.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical analysis**. New Jersey, Prentice- Hall, 4ed. 663p.