

115914

**PREFERÊNCIA ALIMENTAR EM RELAÇÃO À IDADE DA FOLHA DE
Passiflora suberosa LINNAEUS E CONSEQUÊNCIAS NO DESEMPENHO DA
LARVA DE *Heliconius erato phyllis* (FABRICIUS)**

DANIELA RODRIGUES

Dissertação apresentada à Comissão Examinadora do Bacharelado em **Ciências Biológicas** - ênfase em **Zoologia** - da UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, para obtenção do grau de **Bacharel em Ciências Biológicas**.

Orientador: Prof.Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira

PORTO ALEGRE, RS
1997

Trabalho submetido para publicação na
Revista Brasileira de Biologia
(Normas no Apêndice 1).

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Gilson R. P. Moreira, pela oportunidade concedida e dedicada orientação, bem como pela execução das fotografias e gráficos.

À Bióloga Elna Mugrabi-Oliveira e ao Professor Aldo M. de Araújo, por eventuais sugestões.

A Cassiano S. Moreira e André S. Gomes pelo auxílio na confecção do material utilizado neste trabalho.

Aos colegas de laboratório, pela solidariedade cotidiana.

Às instituições PROPESP/UFRGS e FAPERGS, pelas bolsas de estudo concedidas.

SUMÁRIO

1. Resumo	05
2. Abstract	07
3. Introdução	09
4. Material e Métodos	11
5. Resultados	17
6. Discussão	22
7. Referências Bibliográficas	28
8. Apêndices	31

1. RESUMO

As fêmeas de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) ovipositam seletivamente na região apical de ramos intactos de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae). Tal comportamento propicia um contato das larvas recém-eclodidas com os tecidos jovens da planta hospedeira. Estas se alimentam de folhas jovens, porém, as implicações desta associação são desconhecidas. Neste estudo, determina-se a idade das folhas usualmente utilizadas pelas larvas, testa-se a existência de preferência alimentar por folhas jovens, a indução de tal preferência e o desempenho destas em relação à idade da folha. Para determinação do padrão alimentar, larvas recém-eclodidas foram dispostas sobre ramos intactos de *P. suberosa*, e observadas diariamente até o empupamento, sob condições abióticas controladas (25 ± 1 °C, $75 \pm 5\%$ UR, 14 horas luz/dia). Durante as observações, determinavam-se o ínstar e a idade da folha utilizada. Testes de dupla escolha foram utilizados para avaliar a preferência alimentar, onde ofereciam-se discos de folhas com área conhecida, em igual número quanto à idade (folhas jovens e maduras = tratamentos). Na indução da preferência, testaram-se larvas de quinto ínstar criadas no ínstar precedente tanto em folhas jovens como maduras. A performance das larvas foi avaliada transferindo-se progressivamente larvas de plantas intactas para seccionadas nos diferentes ínstares (cinco tratamentos, dez repetições/tratamento), exceto em relação ao controle (mantidas apenas em plantas intactas). As larvas alimentaram-se continuamente do ápice em direção à base dos ramos. Nos testes de escolha, o consumo foi maior em relação às

folhas jovens em todos os ínstaes, sendo que não ocorreu indução de preferência alimentar. Larvas criadas inicialmente em folhas jovens tiveram maior sobrevivência e menor tempo de desenvolvimento (100% e 12 ± 1 dias) quando comparadas àquelas criadas em folhas maduras (30% e 16 ± 1 dias). Dessa forma, os dados demonstraram que as larvas consomem inicialmente as folhas jovens e que estas são preferidas, independente do ínstar considerado. Este comportamento garante maior sobrevivência e taxa de desenvolvimento, o que poderia explicar a seleção observada quanto ao substrato de oviposição.

Palavras-chave: seleção da planta hospedeira, maracujás, heliconíneos, sucesso no estágio de larva, efeitos da idade da folha.

2. ABSTRACT

Heliconius erato phyllis (Fabricius) lays isolated eggs on intact terminal buds of *Passiflora suberosa* Linnaeus, and thus young host plant tissues are contacted first by freshly hatched larvae. These feed on young tissues, and the ultimate causes for such an association are still unknown. In this paper, it is determined what leaf ages are usually consumed by each instar, the existence of feeding preference in relation to leaf age, and performance of *H. erato phyllis* when fed either on young or mature leaves of *P. suberosa*. The study was conducted in a laboratory chamber (photoperiod 14L:10D; humidity $75 \pm 5\%$; temperature 25 ± 1 °C), using potted plants. The feeding pattern was determined by placing freshly-hatched larvae on terminal portion of isolated, intact shoots, and daily observing them concerning order of leaf consumption until pupation. Feeding preference in relation leaf age was determined regarding all instars through choice tests using leaf discs of known area, made of young and mature leaves. To evaluate induction of feeding preference, additional larvae were reared during fourth instar on either young or old leaves, and then tested during fifth instar using the same choice procedure. Larval performance was qualified by progressively transferring them, according to instar number, from intact shoots to sections where apical portion were cut off. Daily inspections demonstrated larvae fed continuously from the terminal bud (young tissues) to the basal portion of shoots (mature leaves). In the choice tests, they consumed a greater number of young leaf discs in all instars, and feeding preference in

relation to mature leaves could not be induced. Larvae reared initially on young tissues had greater survivorship and grew faster (100%; 12 ± 1 days) than those on mature leaves (30%; 16 ± 1 days). Thus, larvae feed initially on the apical portion of *P. suberosa* shoots, and young tissues are preferred for consumption by all instars. Such a feeding pattern leads to greater larval survivorship and growth rates, which could explain the oviposition site selection observed in natural populations of *H. erato phyllis*.

Key words: host-plant selection, passion vines, heliconian butterflies, larval performance, leaf age effects.

3. INTRODUÇÃO

Heliconius erato phyllis (Fabricius) é uma das borboletas do maracujá mais comumente encontrada nas florestas do sul do Brasil (Brown & Mielke, 1972). Estas utilizam várias espécies de passifloráceas como recurso alimentar no estágio larval ao longo de sua área de distribuição, podendo demonstrar preferência por determinadas espécies (Benson *et al.*, 1976; Brown, 1979, 1981). A seleção inter-específica das plantas hospedeiras é feita primeiramente pelas fêmeas de *H. erato phyllis* durante a oviposição (Williams & Gilbert, 1981; Périco, 1995), o que também foi demonstrado em testes de escolha realizados em insetário (Menna-Barreto & Araújo, 1985; Périco & Araújo, 1991). Os ovos, em sua maioria, são depositados isoladamente na região apical, gavinhas ou folhas jovens dos ramos de *Passiflora* (Benson, 1978; Périco, 1995; Mugarib-Oliveira & Moreira, 1996a) (Apêndice 2). Observações efetuadas em campo indicaram que as larvas são canibais e alimentam-se inicialmente de folhas jovens, localizadas próximo a região apical dos ramos (Alexander, 1961; Benson, 1978). Dessa forma, os atributos intra-específicos detêm um importante papel na seleção do local de oviposição por *H. erato phyllis*. As fêmeas rejeitam ramos cuja porção apical está danificada ou inexistente e, ao realizarem a escolha, preferem ovipositar em ramos grandes em detrimento de pequenos (Mugarib-Oliveira & Moreira, 1996a). As fêmeas também detectam a presença de ovos e larvas em hospedeiros potenciais, reconhecem a abundância relativa destes hospedeiros e alteram diariamente as taxas de oviposição sob uma baixa disponibilidade destes (Mugarib-Oliveira & Moreira, 1996b).

Benson *et al.* (1976) sugeriu que a oviposição de *Heliconius* em gavinhas terminais das plantas do maracujá pode evitar a ocorrência de predação no estágio de ovo, onde estes seriam menos suscetíveis ao ataque de formigas. Em adição, Benson (1978) formulou uma hipótese para explicar o padrão de alimentação das larvas de heliconíneos que utilizam inicialmente tecidos meristemáticos, tais como *H. erato phyllis*, tendo como base a competição inter-específica. Como resultado, ocorreria um compartilhamento de recursos com larvas pertencentes a linhagens basais, as quais são, em sua maioria, utilizadoras solitárias de folhas maduras. Uma contraparte potencial de *H. erato phyllis* dentro do processo evolutivo correspondente seria *Dryas iulia alcionea* (Cramer), uma subespécie considerada ancestral dentre os heliconíneos, e utilizadora dos mesmos hospedeiros com frequência (veja Brown & Mielke, 1972; Périco & Araújo, 1991). Informações acerca de estudos adicionais que avaliam as pressões seletivas através das quais a especialização alimentar é mantida nas populações de *H. erato phyllis* são desconhecidas. Aceita-se que os fatores responsáveis na evolução da seleção de plantas hospedeiras por insetos fitófagos estão associados, pelo menos em parte, com a adequabilidade das partes da planta utilizadas por estes como recurso (Jones, 1991; Bernays & Chapman, 1994). Assim, supõe-se que a oviposição de *H. erato phyllis* em porções apicais de seus hospedeiros esteja relacionada com uma alta adequabilidade dos tecidos correspondentes como alimento larval.

No presente estudo avalia-se, dentro de um contexto ecológico-comportamental, o padrão alimentar das larvas de *H. erato phyllis* em relação a

variação na idade da folha de *Passiflora suberosa* Linnaeus. Esta espécie de maracujá é altamente polimórfica, amplamente distribuída na região Neotropical e pertencente ao subgênero *Plectostemma* (veja Killip, 1938; Sacco, 1980). É considerada um dos hospedeiros primários de *H. erato phyllis*, sendo abundantemente encontrada no estado do Rio Grande do Sul (RS) (Menna-Barreto & Araújo, 1985; Périco & Araújo, 1991; Périco, 1995). Informações a respeito da fenologia de uma população de *P. suberosa* no RS, e os efeitos correspondentes na seleção do local de oviposição por *H. erato phyllis* podem ser encontradas em Mugarbi-Oliveira & Moreira (1996a). Os objetivos específicos deste estudo são, inicialmente, caracterizar o padrão natural de alimentação dos ínstaras larvais de *H. erato phyllis* em relação à idade da folha de *P. suberosa*. Após, com base em testes de escolha, avaliar a preferência alimentar de cada ínstar considerando a idade da folha. Por fim, determinar as consequências do uso de diferentes idades de folha no decorrer do estágio larval em termos de sobrevivência, taxa de desenvolvimento e tamanho dos adultos.

4. MATERIAL E MÉTODOS

Insetos e plantas: Os indivíduos utilizados nos experimentos provinham de ovos obtidos de uma criação mantida em insetário, construído nas dependências do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre (descrito em detalhes por Mugarbi-Oliveira & Moreira, 1996a). O cultivo massal de *P. suberosa* se deu a partir de

mudas coletadas de uma população da Estação Experimental de Águas Belas (FEPAGRO), Viamão. As plantas foram transplantadas para vasos plásticos, os quais possuíam 50 cm de altura. Uma armação constituída de arame e madeira foi adicionada aos vasos para auxiliar o desenvolvimento dos ramos. Na ocasião dos experimentos, os vasos eram cobertos com uma tela de náilon de malha fina. As plantas foram padronizadas em termos de tamanho pela remoção de tecidos excedentes, mantendo-se apenas um ramo por vaso. Os experimentos foram conduzidos em uma câmara climatizada (14 horas luz/dia; temperatura $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $75 \pm 5\%$ UR).

Padrão de alimentação. Para a determinação do padrão natural de alimentação de *H. erato phyllis* em relação às regiões da planta de *P. suberosa*, um total de vinte larvas recém-eclodidas foram individualmente dispostas na região apical de ramos que continham, em média, doze folhas abertas. Durante observações diárias, efetuadas até o empupamento, notificava-se a região da planta em uso e o ínstar em questão. Para a caracterização dos ínstars, as larvas eram marcadas com tinta atóxica de diferentes cores (Testors®) na região dorso-posterior do penúltimo segmento abdominal. A idade das folhas foi determinada a partir de uma numeração que considerava a posição destas em relação à região terminal do ramo (Figura 1).

Testes de escolha. A preferência alimentar em relação à idade da folha foi avaliada através de testes de escolha, utilizando-se discos foliares. Tais testes foram conduzidos em potes plásticos, seguindo-se o método descrito por

Hanson (1983) (Apêndice 3). Um total de vinte larvas adicionais foram utilizadas, sendo criadas de acordo com o sistema descrito acima. Para realização dos testes, duas categorias de idade da folha foram adotadas: jovens (primeira e segunda folhas abertas, em ordem, a partir da região apical), e maduras (sexta e sétima folhas abertas). Os discos foliares foram obtidos por meio de um vazador (35,8 mm² de diâmetro), e oferecidos às larvas em igual número dentre as categorias estabelecidas. Cada larva em teste recebia um total de 6, 6, 12, 24 ou 36 discos, do primeiro ao quinto ínstar, respectivamente. A área total oferecida por categoria de folha em cada ínstar foi ajustada ao dobro do consumo médio considerado em cinco horas (Barcellos, C. & Moreira, G.R.P., UFRGS, dados não publicados). Cada teste teve duração de cinco horas, sendo que após as larvas eram recolocadas no sistema de criação original.

Para avaliar a existência de indução na preferência alimentar em relação à idade da folha, vinte larvas adicionais foram criadas em folhas jovens até o final do terceiro ínstar. Após realizarem a muda para o quarto ínstar, metade foi mantida neste tipo de recurso até o empupamento, e as demais foram transferidas para folhas maduras. Todas foram testadas individualmente no quinto ínstar, de acordo com o teste de escolha descrito acima.

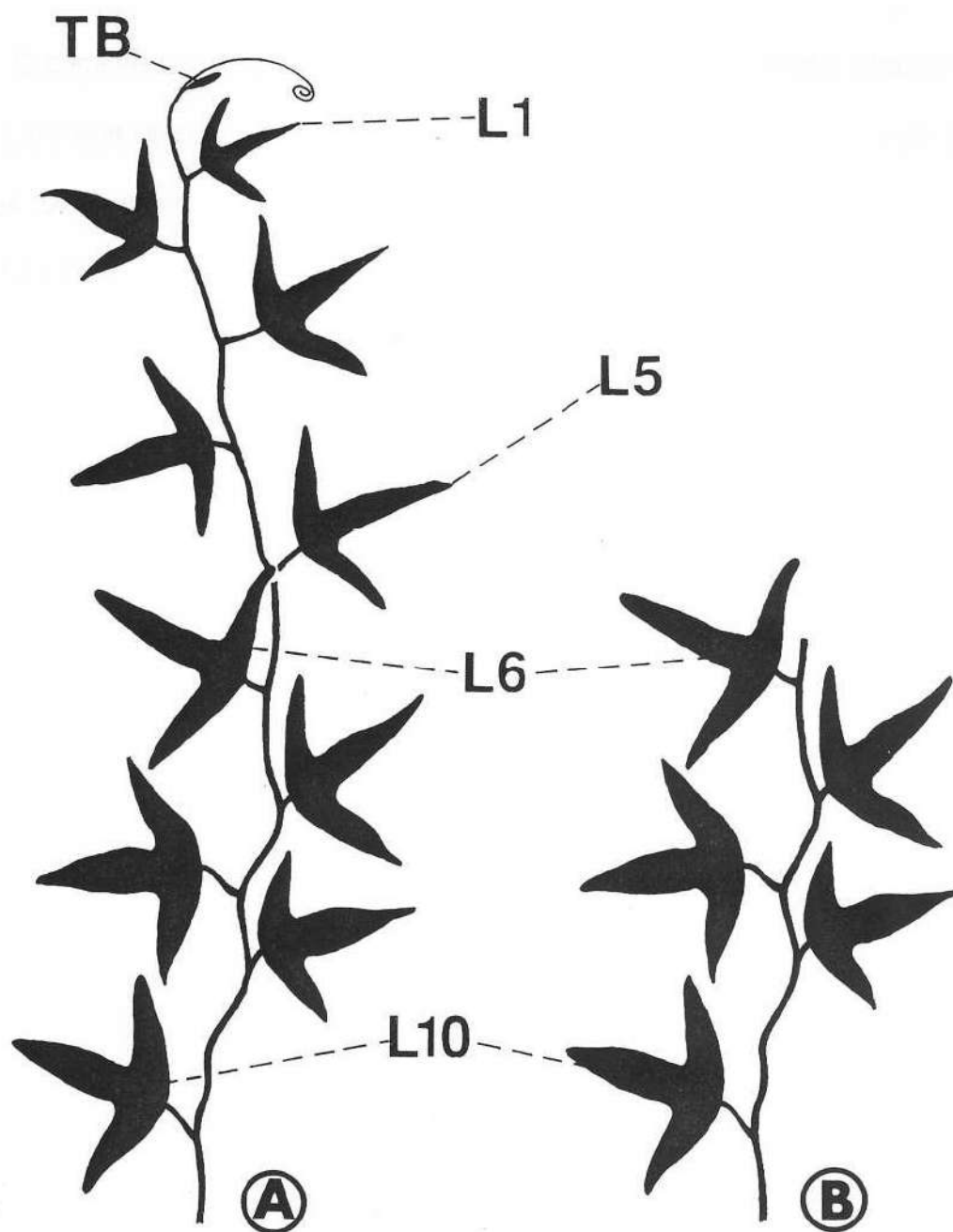


Figura 1. Representação esquemática dos ramos de *Passiflora suberosa* utilizados para determinar a influência da idade da folha na performance das larvas de *H. erato phyllis*. **A**, ramo intacto, com região apical e dez folhas abertas; **B**, ramo seccionado, com cinco folhas velhas (a região apical e cinco primeiras folhas foram retiradas). **TB**, região apical; **L**, folha aberta. Números indicam a posição da folha em relação ao ápice do ramo. Para facilitar a visualização, gavinhas e estípulas associadas com folhas abertas não foram incluídas.

O consumo foi quantificado em termos de área foliar ingerida, através da colocação dos discos utilizados em cada teste sobre papel milimetrado. Se, apenas folhas jovens fossem danificadas, ou consumidas em dobro em relação às folhas maduras, a escolha era computada em favor de tecidos jovens. Da mesma forma, se apenas folhas maduras fossem utilizadas, ou consumidas em dobro em relação às primeiras, a escolha se daria em favor de tecidos maduros. Considerou-se o resultado como neutro quando nenhuma das categorias tivesse pelo menos o dobro da área consumida em comparação à outra. Os dados foram analisados através de testes de sinais unilaterais, seguindo-se o procedimento descrito em Conover (1980).

Performance larval. Para determinar os efeitos da idade da folha na performance larval, sessenta larvas foram acondicionadas individualmente em plantas cujos ramos foram padronizados em dois tipos: 1) intactos, com dez folhas abertas e região apical; 2) seccionados, com cinco folhas maduras (região apical e cinco primeiras folhas abertas foram excluídas) (Figura 1; Apêndice 4). O delineamento experimental constou de dez blocos completamente casualizados, composto de cinco tratamentos e o controle. O experimento foi realizado em dez etapas, com uma repetição de cada tratamento por vez. Estes constaram na transferência de larvas de ramos intactos para seccionados nos diferentes ínstares e controle, onde permaneciam em ramos intactos até o empupamento (Tabela 1). As larvas foram acompanhadas diariamente, quantificando-se a sobrevivência, duração dos ínstares e tamanho dos adultos (comprimento da asa anterior obtido através de

um paquímetro). Os dados foram transformados (log) para a análise de variância, seguindo-se critérios descritos por Sokal & Rohlf (1981). As diferenças entre os tratamentos foram comparadas por meio de testes múltiplos de Diferença Mínima Significativa (DMS), quando as análises de variância foram significativas.

TABELA I

Esquema de criação adotado para testar a influência da idade da folha de *P. suberosa* na performance das larvas de *H. erato phyllis*.

Tratamento	Tipo de ramo oferecido como alimento	
	intacto	seccionado
1		todos os ínstars
2	ínstar 1	ínstars 2, 3, 4 e 5
3	ínstars 1 e 2	ínstars 3, 4 e 5
4	ínstars 1, 2 e 3	ínstars 4 e 5
5	ínstars 1, 2, 3 e 4	ínstar 5
controle	todos os ínstars	

Tamanho: Dois procedimentos foram estabelecidos para avaliação do efeito da idade da folha no tamanho dos adultos. Inicialmente, quarenta larvas foram criadas de forma similar em folhas novas. Destas, metade foi mantida com este recurso até o empupamento (tratamento um), e o restante foi alimentado com folhas maduras ao longo do quarto e quinto ínstars (tratamento dois).

5. RESULTADOS

As larvas apresentaram um padrão de alimentação constante em relação à posição das folhas nos ramos de *P. suberosa*. Em geral, alimentaram-se primeiramente da região apical, utilizando após a primeira folha aberta. No decorrer do desenvolvimento, avançaram progressivamente para a base do ramo, consumindo então as folhas maduras (Figura 2).

O consumo das larvas de *H. erato phyllis* inclui todas as partes do ramo, tal como gavinhas, estípulas e o caule. Geralmente, a região apical detém recurso suficiente para todo o primeiro ínstar, podendo neste consumir também parte da primeira folha. A terceira, quarta e quinta folhas abertas são, via de regra, danificadas pelas larvas de segundo, terceiro e quarto ínstares, respectivamente. Houve uma considerável variação nas taxas de consumo referentes ao quinto ínstar. Cerca de metade das larvas observadas necessitaram de, em média, sete folhas abertas para completar o estágio larval, embora algumas consumissem mais de dez folhas até o empupamento (Figura 2).

As larvas criadas em ramos intactos de *P. suberosa* discriminaram dentre as duas categorias de folhas nos testes de escolha (Tabela 2). O consumo de folhas novas foi significativamente maior em todos os ínstares, sendo que no primeiro ínstar não ocorreu consumo de folhas maduras (testes de sinais unilaterais; $\alpha = 0,05$).

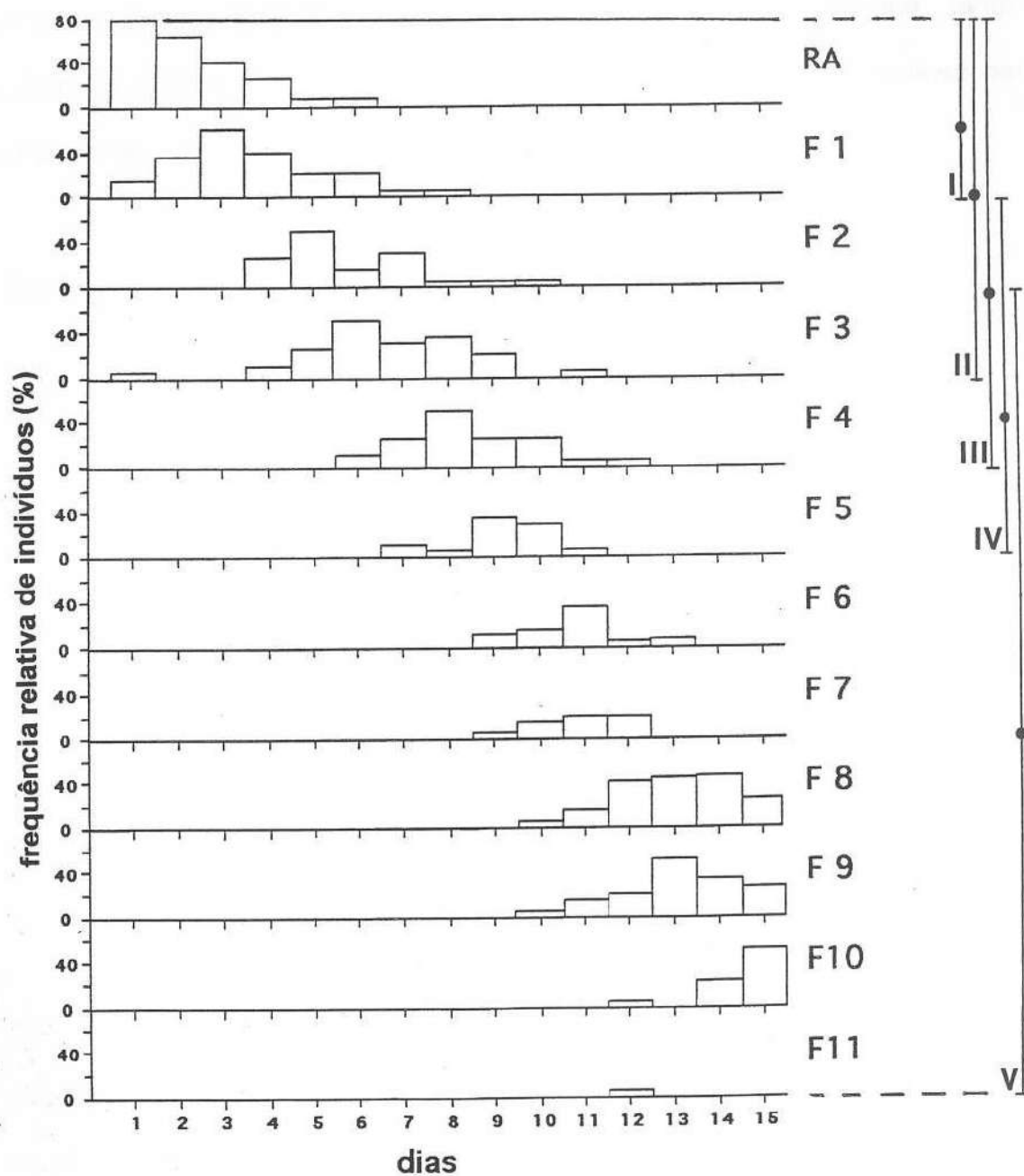


Figura 2. Padrão de alimentação das larvas de *H. erato phyllis* (n=20) em função da posição do ramo de *P. suberosa* e o ínstar considerado. Os intervalos correspondem aos ínstars (I - V), com as respectivas medianas (círculos fechados). RA, região apical; F, folha aberta. Números de um a onze representam a ordem da folha no ramo.

O tipo de alimento oferecido para larvas de quarto e quinto ínstaes não influenciou a escolha destas ao final do estágio larval, uma vez que tanto indivíduos criados em folhas jovens como em maduras optaram em favor de folhas jovens (testes de sinais unilaterais, alfa = 0,05) (Tabela 3).

TABELA II

Seleção da idade da folha de *P. suberosa* por larvas de *H. erato phyllis* (n = 20) em cada ínstar. Veja o texto para descrição das categorias adotadas.

Ínstar	Categorias adotadas no teste de escolha			p*
	folhas jovens	neutro	folhas maduras	
I	20	-	-	< 0,001
II	19	1	-	< 0,001
III	18	1	1	< 0,001
IV	18	1	1	< 0,001
V	9	9	2	< 0,04

* probabilidades calculadas a partir de testes de sinais unilaterais (alfa = 0,05).

A idade da folha oferecida como alimento afetou significativamente a sobrevivência dos primeiros ínstaes larvais (coeficiente de correlação de Spearman, Rho = 0,975, n = 5, p < 0,05). A transferência de larvas de primeiro e segundo ínstaes para folhas maduras acarretou em sobrevivência de 30 e 60%, respectivamente, até o empupamento (Figura 3). Larvas transferidas para ramos seccionados no terceiro, quarto e quinto ínstaes demonstraram uma sobrevivência similar àquelas que permaneceram nos ramos intactos (cerca de 100%).

TABELA III

Seleção da idade da folha de *P. suberosa* por larvas (n = 20) de quinto ínstar de *H. erato phyllis* alimentadas de forma diferencial no ínstar precedente. Veja o texto para descrição das categorias adotadas.

Tipo de folha oferecida como alimento	Categorias adotadas no teste de escolha			p*
	folhas jovens	neutro	folhas maduras	
jovens	10	-	-	< 0,002
maduras	08	02	-	< 0,005

* probabilidades calculadas a partir de testes de sinais unilaterais (alfa = 0,05).

O tempo de desenvolvimento larval aumentou quando as larvas foram transferidas dos ramos intactos para os seccionados, onde havia apenas folhas maduras (Figura 4). O tempo médio de desenvolvimento de larvas transferidas para os ramos seccionados durante o primeiro ($16,0 \pm 0,58$ dias) ou segundo ($13,17 \pm 0,17$ dias) ínstars foi significativamente maior do que a de transferidas no terceiro ($12,33 \pm 0,38$ dias), quarto ($11,6 \pm 0,48$ dias), quinto ($11,4 \pm 0,27$ dias), ou controle ($12,0 \pm 0,33$ dias) (Anova - dados transformados (log), n = 48, alfa = 0,05; testes múltiplos DMS, p = 0,0001).

O tamanho atingido pelos adultos não foi afetado pelas transferências impostas nos experimentos de performance larval (Anova - dados transformados (log), n = 48, alfa = 0,05). O tamanho médio dos adultos alimentados de forma diferencial no quarto e quinto ínstars ($36,98 \pm 0,45$ mm) não foi significativamente maior em relação aos adultos cujas larvas foram mantidas em

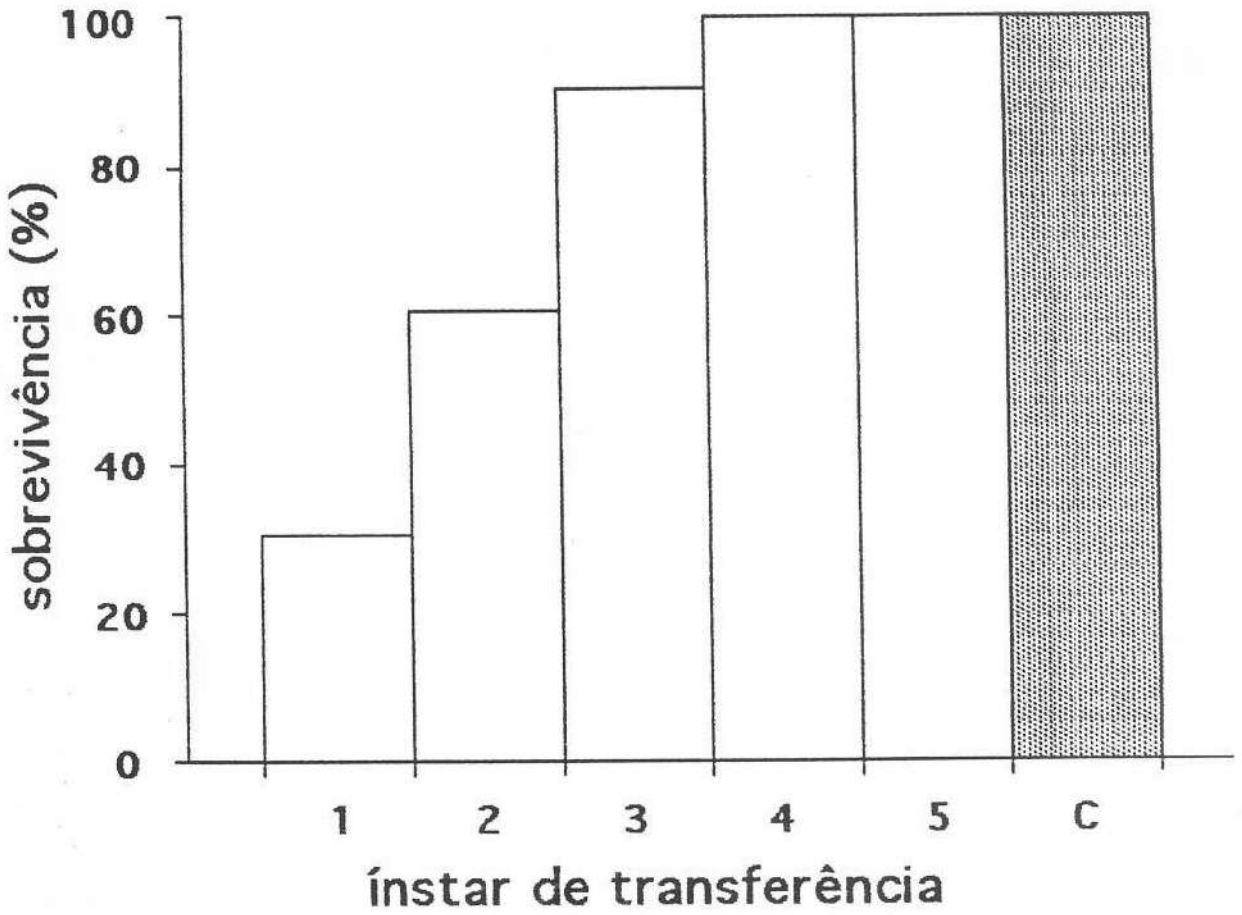


Figura 3. Sobrevivência das larvas de *H. erato phyllis* quando transferidas de folhas jovens para maduras de *P. suberosa*. C, controle.

folhas jovens ($38,09 \pm 0,37$ mm) teste U de Mann-Whitney, unilateral, alfa = 0,05).

6. DISCUSSÃO

As larvas de *H. erato phyllis* alimentam-se de forma contínua em relação à idade da folha ao longo do desenvolvimento, do ápice (folhas jovens) à base (folhas maduras) dos ramos de *P. suberosa*. As folhas jovens são preferidas, independentemente do ínstar considerado, e tal dependência alimentar está relacionada ao desempenho do estágio larval, no que tange a sobrevivência e taxa de desenvolvimento. Ou seja, as larvas alimentam-se da região apical no primeiro ínstar uma vez que os tecidos correspondentes constituem-se no alimento mais adequado para a fase inicial do desenvolvimento. O aumento no consumo de folhas com maior grau de maturação, paralelamente ao desenvolvimento larval, parece estar relacionado a uma atenuação desta dependência nos instares mais avançados, como evidenciada pela maior variabilidade quanto à idade da folha consumida nestes últimos. Tal atenuação foi também observada nos testes de escolha, onde comparativamente as larvas de quinto ínstar mostraram-se menos seletivas. De acordo com Lewis & van Emden (1986), tem sido constatado uma progressiva diminuição no grau de seletividade ao longo do desenvolvimento larval de alguns insetos, não se conhecendo precisamente os respectivos fatores determinantes.

Os testes de escolha demonstraram que as larvas de instares avançados, apesar de recorrerem naturalmente a ingestão de folhas maduras, mantêm a

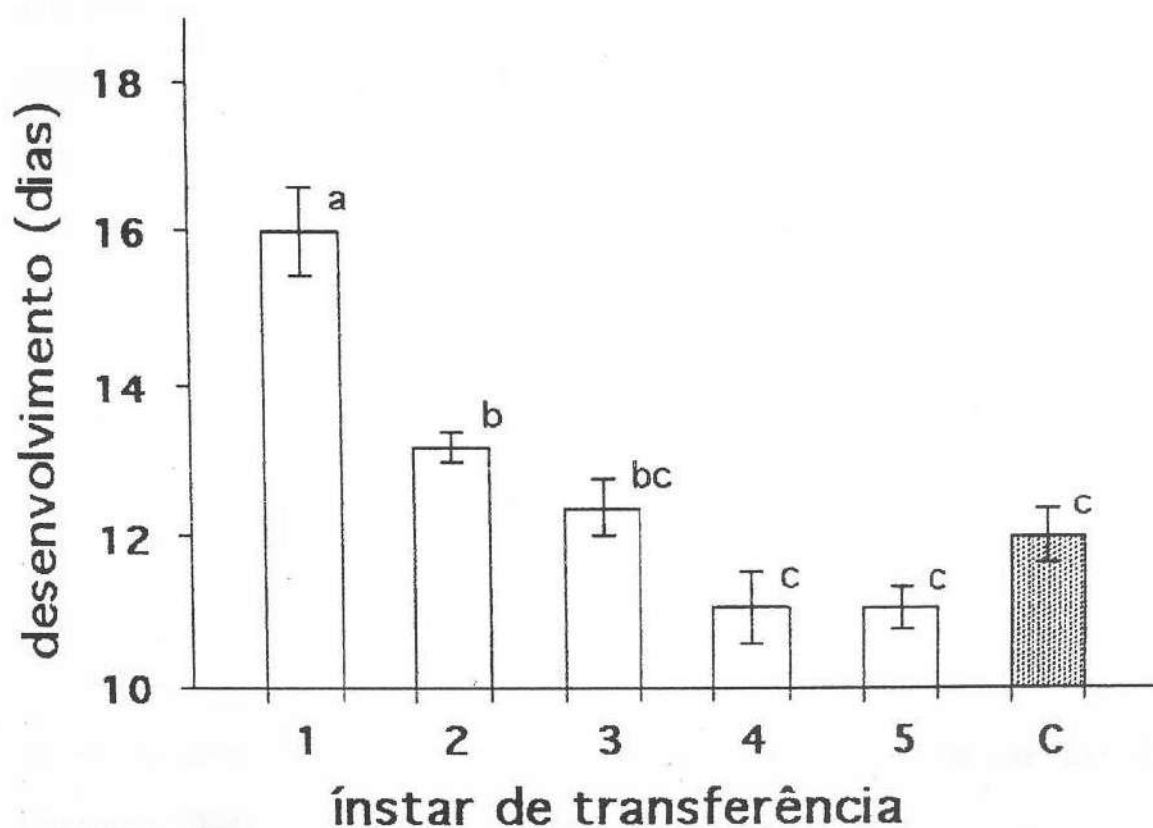


Figura 4. Tempo de desenvolvimento das larvas de *H. erato phyllis* quando transferidas de folhas jovens para maduras de *P. suberosa*. C, controle. Ínstares seguidos de mesma letra não diferem significativamente quanto ao desenvolvimento (Anova, testes múltiplos DMS, alfa = 0,05).

preferência pelas folhas jovens. Dessa forma, é esperado que em condições de campo, a larva de *H. erato phyllis* seja encontrada predominantemente sobre as porções mais jovens de um dado ramo de *P. suberosa*. Conseqüentemente, prevê-se que, em caso de movimentação desta dentre os ramos de uma dada planta, independentemente do ínstar considerado, o consumo iniciará pela região apical do ramo então utilizado.

A idade da folha ingerida em um dado ínstar não influenciou a preferência da larva no ínstar subsequente. Mesmo larvas de quinto ínstar, as quais mostraram-se menos seletivas, mantiveram a preferência por folhas jovens quando alimentadas com folhas maduras ao longo do quarto ínstar. A indução na preferência, onde a experiência alimentar prévia altera a escolha posterior em favor do último tipo de alimento oferecido, têm sido constatada, por exemplo, em relação a variação na espécie de planta oferecida como alimento para as larvas de diversos lepidópteros polípagos (ver Hanson, 1983; Bernays & Chapman, 1994).

Os dados demonstraram que a idade da folha de *P. suberosa* afeta significativamente o desempenho das larvas de *H. erato phyllis*. Larvas de primeiro e segundo ínstares, quando alimentadas com folhas maduras de *P. suberosa*, levam mais tempo para se desenvolver e apresentam sobrevivência reduzida. Tais efeitos podem representar as causas da manutenção, de pelo menos, dois padrões comportamentais relacionados a oviposição existentes nas populações de *H. erato phyllis*. Primeiramente, podem explicar a seletividade da fêmea em relação ao local de oviposição (Lopes, 1991; Mugarbi-Oliveira & Moreira, 1996a). Fêmeas que eventualmente ovipositam em ramos cuja porção

apical encontra-se desprovida ou danificada estarão em desvantagem com aquelas que o fizerem em ramos intactos, devido à baixa sobrevivência e inferior desempenho larval no primeiro caso. Assim, a oviposição não é realizada na porção apical dos ramos somente por ser este o local onde as larvas de primeiro ínstar começam a se alimentar. Ou seja, o uso da porção terminal dos ramos de *P. suberosa* como substrato de oviposição é mantido devido a superior adequabilidade deste tecido como alimento larval para os primeiros ínstares de *H. erato phyllis*.

Segundo, tais efeitos podem elucidar a razão pela qual as fêmeas depositam ovos isolados nos ramos de *P. suberosa* (Mugrabi-Oliveira & Moreira, 1996b). Ao evitarem a oviposição supranumerária, previnem ou, pelo menos, atenuam a competição intra-específica. Ou seja, a deposição de mais de um ovo por ramo pode levar a competição no estágio larval, já que as larvas se alimentam continuamente das folhas jovens para as maduras e, em qualquer ínstar considerado, há preferência pelas primeiras. A competição intra-específica tem sido apontada como uma das causas condicionantes do uso de uma dada planta hospedeira por insetos herbívoros, incluindo as borboletas do maracujá (veja Benson, 1978; Jaenike, 1990). Tal fator poderá ter importantes consequências sobre o desempenho nos primeiros ínstares de *H. erato phyllis*, uma vez que a quantidade de tecidos na porção apical de cada ramo é reduzida, e a ausência destes afeta tanto a sobrevivência quanto a taxa de desenvolvimento das larvas.

A importância relativa da competição intra-específica nos demais ínstares dependerá do tamanho e grau de desfolhamento das plantas, bem como da

densidade e distribuição espacial destas. Conforme relatado por Mugarib-Oliveira & Moreira (1996a), para uma população *P. suberosa* em Águas Belas, Viamão, RS, em mais da metade dos casos, a oviposição foi realizada sobre ramos cuja área foliar total era menor do que aquela requerida para o desenvolvimento de uma única larva de *H. erato phyllis*. Sabe-se que uma diminuição da quantidade de área foliar ingerida nos ínstares avançados tem como consequência a morte das larvas ou uma diminuição significativa do tamanho dos adultos de *H. erato phyllis* (Rodrigues, D. & Moreira, G.R.P., UFRGS, dados não publicados).

Estas explicações sobre a evolução da seleção de local de oviposição e comportamento alimentar da larva de *H. erato phyllis* não necessariamente excluem, mas sim adicionam-se a hipótese de competição inter-específica e compartilhamento de recursos apontada por Benson *et al.* (1976) e Benson (1978). Da mesma forma, a limitação do alimento existente sob condições de campo, descrita acima, sugere que uma divisão espacial de recursos poderá até atenuar, mas não prevenir a competição inter-específica (veja Denno *et al.*, 1995), devendo ser investigada neste caso. Além de *Dryas iulia alcionea*, tem sido encontrado com frequência um notodontídeo ainda não identificado sobre plantas de *P. suberosa*, em diversas populações no RS. As lagartas correspondentes, ao contrário daquelas de *D. iulia alcionea*, são gregárias pelo menos nos primeiros ínstares e, apesar de menor tamanho, também causam desfolha significativa. Ocasionalmente, é observado também o completo murchamento da região apical dos ramos de *P. suberosa*, resultante da sucção por coreídeos e pentatomídeos fitófagos (Moreira, G.R.P., UFRGS,

comunicação pessoal). O papel destes herbívoros em relação ao uso de *P. suberosa* como planta hospedeira das larvas de *H. erato phyllis* deve também ser objeto de estudos futuros.

Dessa forma, confirma-se a importância de atributos intra-específicos da planta de *P. suberosa*, no que diz respeito a idade da folha em relação a preferência, sobrevivência e desempenho da larva de *H. erato phyllis*. Testes de escolha realizados na Costa Rica também demonstraram a preferência de larvas de *Heliconius sara* por tecidos jovens de *Passiflora auriculata* (Denno & Donnelly, 1981). As bases fisiológicas desta especialização alimentar, a qual restringe-se aos primeiros ínstaes, permanece desconhecida. Sabe-se que variações qualitativas, tanto de ordem física quanto química, estão associadas à idade da folha, tais como pubescência, textura tecidual, turgidez, teor de nutrientes e de metabólitos secundários, dentre outros. Também, que a influência destes componentes na seleção da planta hospedeira e performance é reconhecida em relação a diversos insetos herbívoros (e.g. Scriber, 1984; Slansky, 1993; Bernays & Chapman, 1994; Fernandes, 1994), dentre estes, hóspedes de passifloráceas (Thomas, 1987). Embora ainda não quantificado, observa-se um aumento substancial na rigidez dos tecidos com avanço da idade da folha em *P. suberosa*. Conseqüentemente, faz-se necessário avaliar também a possibilidade de que tal mudança ontogenética na seleção da idade da folha esteja relacionada com limitações no aparelho bucal de *H. erato phyllis*. Alguns lepidópteros e certos gafanhotos estão impossibilitados de ingerir tecidos de sua preferência ou folhas maduras nos primeiros ínstaes larvais, tanto pelo fato de suas mandíbulas não serem desenvolvidas o necessário para uma

mastigação efetiva, como por não possuírem uma cavidade pré-oral suficientemente larga para aprisionar tecidos de maior espessura (Bernays, 1991).

7. 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.
- BENSON, W.W., 1978, Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution* 32: 493-518.
- BENSON, W.W., BROWN, K.S.Jr. and GILBERT, L.E., 1976, Coevolution of plants and herbivores: passion vine butterflies. *Evolution* 29: 659-680.
- BERNAYS, E.A., 1991, Evolution of insect morphology in relation to plants. *Phil Trans. R. Soc. Lond. B* 333: 257-264.
- BERNAYS, E.A. and CHAPMAN, R.F., 1994, *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York, 312p.
- BROWN, K.S.Jr., 1979, *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 265p.
- BROWN, K.S.Jr., 1981, The biology of *Heliconius* and related genera. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 427-456.
- BROWN, K.S.Jr. and 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.
- CONOVER, W.J., 1980, *Practical nonparametric statistics*. 2nd. ed., Wiley, New York, 493p.
- DENNO, R.F. and DONNELLY, M.A., 1981, Patterns of herbivory on *Passiflora* leaf tissues and species by generalized feeding insects. *Ecol. Entomol.* 6: 11-16.

- DENNO, R.F., McCLURE, M.S. and OTT, J.R., 1995, Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and ressurected. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 297-331.
- FERNANDES, G.W., 1994, Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revta bras. Ent.* 38: 421-433.
- HANSON, F.E., 1983, The behavioral and neurophysiological basis of food plant selection by lepidopterous larvae. In S. Ahmad (ed.), *Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms*, Academic Press, New York, 3-23.
- JAENIKE, J., 1990, Host specialization in phytophagous insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 243-273.
- JONES, R.E., 1991, Host location and oviposition on plants. In W.J. Balley and Ridsdill-Smith (eds.), *Reproductive behavior of insect: Individuals and populations*, Chapman & Hall, New York, 139-171.
- KILLIP, E.P., 1938, The american species of Passifloraceae. *Field Mus. Nat. His. Bot. ser.* 19: 1-613.
- LEWIS, A.C. and van EMDEN, H.F., 1986, Assays for insect feeding. In J.R. Miller and T.A. Miller (eds.), *Insect-plant interactions*, Springer-Verlag, New York, 95-119.
- 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*. Dissertação de Doutorado, não publicada. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 119p.
- MENNA-BARRETO, Y. and ARAÚJO, A.M., 1985, Evidence for host plant preferences in *Heliconius erato phyllis* from southern Brazil (Nymphalidae). *J. Res. Lepid.* 24: 41-46.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. and MOREIRA, G.R.P., 1996a, Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revta bras. Zool.* 13: 939-953.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. and MOREIRA, G.R.P., 1996b, Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revta bras. Zool.* 13: 929-937.

- 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* 2: 3-18.
- PERICO, E. and 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.
- SACCO, J.C., 1980, Passifloráceas. In R. Reitz (ed.), *Flora ilustrada catarinense*, Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, 130p.
- SCRIBER, J.M., 1984, Host-plant suitability. In W.J. Bell and R.T. Cardé, (eds.), *Chemical ecology of insects*, Chapman & Hall, London, 159-200.
- SLANSKY, F.Jr., 1983, Nutritional ecology: the fundamental quest for nutrients. In N.E. Stamp and T.M. Casey, (eds.), *Catterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*, Chapman & Hall, New York, 29-91.
- SOKAL, R.R. and ROHLF, F.J., 1981, *Biometry*. 2nd. ed., W.H. Freeman and Company, New York, 859p.
- THOMAS, C.D., 1987, Behavioral 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.
- WILLIAMS, K.S. and GILBERT, L.E., 1981, Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science* 212: 467-469.

8. APÊNDICES

APÊNDICE 1. Normas para publicação na Revista Brasileira de Biologia.

REVISTA BRASILEIRA DE BIOLOGIA INSTRUÇÕES PARA OS AUTORES

O trabalho a ser considerado para publicação deve obedecer as seguintes recomendações gerais:

Ser datilografado num só lado do papel tipo A4 e em espaço duplo com uma margem de 3 cm à esquerda e 2 cm à direita, sem preocupação de que as linhas terminem em vertical e sem dividir palavras no fim da linha. Palavras a serem impressas em itálico podem ser sublinhadas.

O título deve dar uma idéia precisa do conteúdo e ser o mais curto possível. Um título abreviado deve ser fornecido para impressão nas cabeças de página.

Nomes dos autores – As indicações Júnior, Filho, Neto, Sobrinho, etc. devem ser sempre antecedidas por um hífen. Exemplo: J. Pereira-Neto. Usar também hífen para nomes compostos (Exs. C. Azevedo-Ramos, M. L. López-Ruf). Os nomes dos autores devem constar sempre na sua ordem correta, sem inversões. Não usar, nunca, como autor ou co-autor, nomes tais como Pereira-Neto J. Usar *e, y, and, et* em vez de *&*, para ligar o último co-autor aos antecedentes.

Os trabalhos devem ser redigidos de forma concisa, com a exatidão e a clareza necessárias para sua fiel compreensão. Sua redação deve ser definitiva a fim de se evitarem modificações nas provas de impressão, muito onerosas e cujo pagamento ficará sempre a cargo do autor. Os trabalhos (incluindo ilustração e tabelas) devem ser submetidos em triplicata (original e duas cópias).

Serão considerados para publicação apenas os artigos redigidos em português, inglês, espanhol ou francês. Entretanto, a fim de manter e favorecer a ampliação da indexação da Revista, recomenda-se o inglês. Todos os trabalhos deverão ter resumos em inglês e em português. Esses resumos deverão constar no início do trabalho e iniciar com o título traduzido para o idioma correspondente. O Abstract e o Resumo devem conter as mesmas informações e sempre resumir resultados e conclusões.

Em linhas gerais, as diferentes partes dos artigos devem ter a seguinte seriação:

1ª página – Título na língua em que foi redigido o trabalho. Nome(s) do(s) autor(es). Instituição ou instituições, com endereço. Indicação do número de figuras existentes no trabalho. Palavras-chave em português e inglês (no máximo 5). Título abreviado para cabeça das páginas. Rodapé: nome do autor correspondente e endereço atual (se for o caso).

2ª página e seguintes – Abstract (sem título se o trabalho estiver redigido em inglês). Resumo: em português (sem título se o trabalho estiver redigido em português); Introduction (Introdução), Material and Methods (Material e Métodos), Results (Resultados), Discussion (Discussão), Acknowledgments (Agradecimentos e/ou Nota).

Em separado – References (Referências), Legends to the figures (Legendas das Figuras), Tables and Figures (Tabelas e Figuras).

O trabalho deverá ter, *no máximo*, 25 páginas incluindo tabelas e figuras.

A seriação dos itens de Introdução a Agradecimentos só se aplica, obviamente, a trabalhos capazes de adotá-la. Os demais artigos (como os de Sistemática) devem ser redigidos de acordo com critérios geralmente aceitos na área.

Referências Bibliográficas – No texto, será usado o sistema *autor-ano* para citações bibliográficas utilizando-se o ampersand (&) no caso de 2 autores. As referências, datilografadas em folha separada, devem constar em ordem alfabética. Deverão conter nome(s) e iniciais do(s) autor(es), ano, título por extenso, nome da revista (abreviado e sublinhado), volume, e primeira e última páginas. Citações de livros e monografias deverão também incluir a editora e, conforme

citação, referir o capítulo do livro. Deve(m) também ser referido(s) nome(s) do(s) organizador(es) da coletânea. Exemplos:

OZORIO DE ALMEIDA, M., 1946, Sur les reflexes labyrinthiques chez la grenouille. *Rev. Brasil. Biol.*, 6: 355-363.

REIS, J., 1980, Microbiologia, pp. 3-31. In M.G. Ferri & Shozo Motoyama (orgs), *História das Ciências no Brasil*, 2º vol., 468 págs. EDUSP e EPU, São Paulo.

MROSOVSKY, N. & YNTEMA, C.L., 1981, Temperature dependence of sexual differentiation in sea turtles: implications for conservation practices. In K.A. Bjorndal (ed.), *Biology and Conservation of Sea Turtles*, Smithsonian Inst. Press in Coop. World. Wildlife Fund. Inc., Washington, D.C.

RIZZINI, C.T., 1979, *Tratado de Fitogeografia do Brasil. Aspectos Sociológicos e Florísticos*. HUCITEC, São Paulo, 2 vol., 374 p.

KUHLMAN, J.G., OCCHIONI, P. & FALCÃO, J.I.A., 1947, Contribuição ao estudo das plantas ruderais do Brasil. *Arq. Jard. Bot.*, 7:43-131.

Para outros pormenores, ver as referências bibliográficas deste fascículo.

A Revista publicará dois Índices – um com os títulos nos idiomas em que foram escritos os trabalhos, e outro, inteiramente em inglês, para uso das revistas internacionais de referência.

As provas serão enviadas aos autores para uma revisão final (restrita a erros e composição) e deverão ser devolvidas imediatamente. As provas que não forem devolvidas no tempo solicitado – 5 dias – terão sua publicação postergada para uma próxima oportunidade, dependendo de espaço.

Material Ilustrativo – Os autores deverão limitar as tabelas (numeradas em romanos) e as figuras (em arábicos) ao **estritamente necessário**. No texto do manuscrito, o autor indicará os locais onde elas deverão ser intercaladas.

As tabelas deverão ter seu próprio título e, em rodapé as demais informações explicativas. Símbolos e abreviaturas devem ser definidos no texto principal e/ou nas legendas.

Na preparação do material ilustrativo e das tabelas, deve-se ter em mente o tamanho da página útil da REVISTA (22 cm x 15,0 cm); (coluna: 7 cm) e a idéia de conservar o sentido vertical. Desenhos e fotografias exageradamente grandes poderão perder muito em nitidez quando forem reduzidos às dimensões da página útil. As pranchas deverão ter o máximo de 30 cm de altura por 25 cm de largura e incluir barra(s) de calibração.

As ilustrações devem ser agrupadas sempre que possível. A Comissão Editorial reserva-se o direito de dispor esse material do modo mais econômico, sem prejudicar sua apresentação.

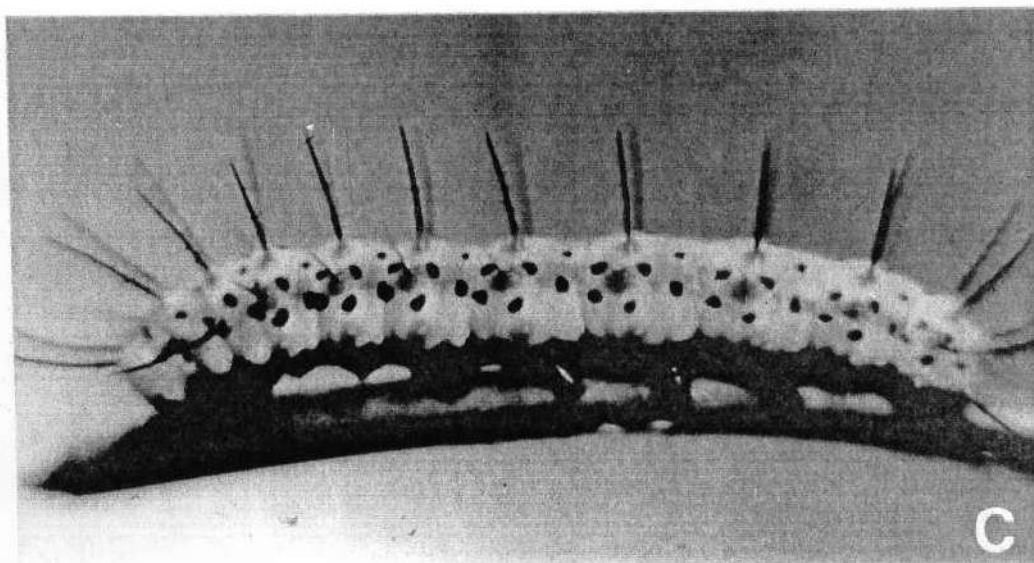
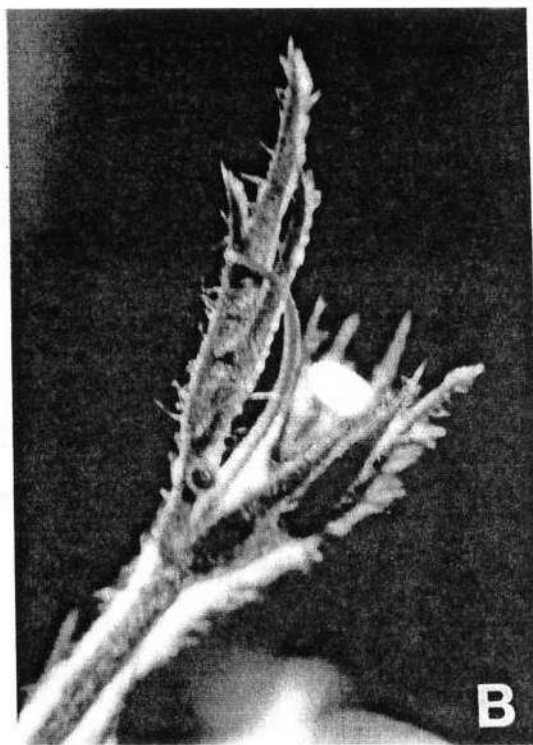
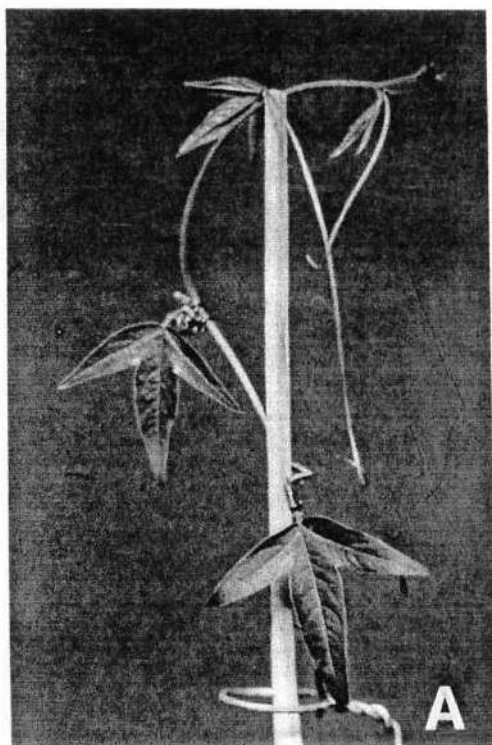
Todos os desenhos devem ser feitos a tinta da China e apresentados de tal forma que seja possível sua reprodução sem retoques. As fotografias devem vir em papel brilhante. Fotos, desenhos e tabelas devem ter, a lápis, no verso, a indicação do nome do autor e o título de trabalho.

Disquete: Os autores são encorajados a enviar a versão final (e somente a final), **já aceita** de seus manuscritos em disquete. Textos devem ser preparados em Word for Windows ou Word for DOS e acompanhados de uma cópia idêntica em papel.

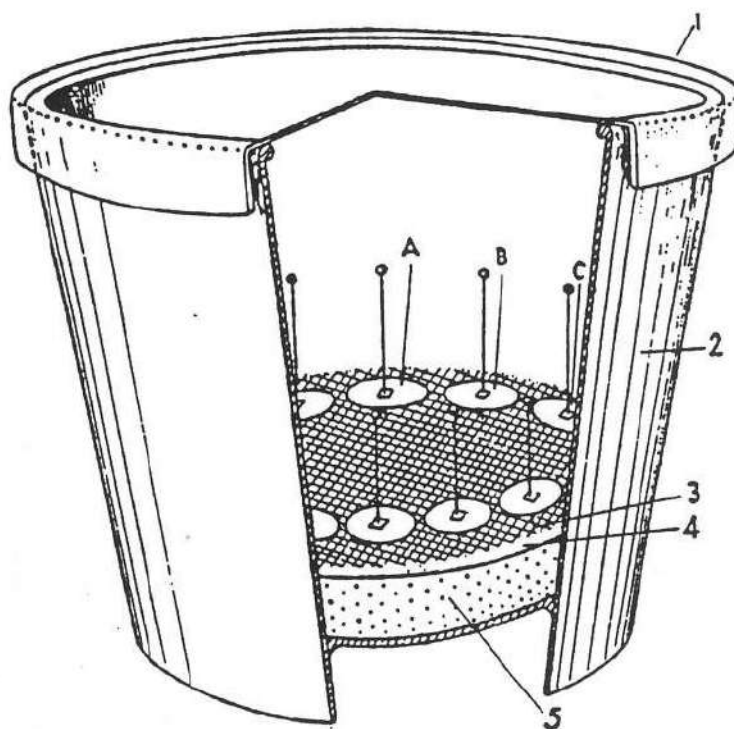
Recomendações finais

Antes de fazer a remessa de seu trabalho preparado de acordo com as instruções acima, deve o seu autor relê-lo cuidadosamente, tomando cuidado com os seguintes itens: correção gramatical, correção datilográfica (só uma leitura sílaba por sílaba a garantirá), **correspondência entre os trabalhos citados no texto e os referidos na bibliografia**, tabelas em romanos e figuras em arábicos, correspondência entre os números de tabelas e figuras citadas no texto e os referidos em cada um, e posição correta das legendas.

APÊNDICE 2. Porção terminal de um ramo de *Passiflora suberosa* (A). Ovo junto ao meristema apical (B) e larva de quinto ínstar de *H. erato phyllis* (C).



APÊNDICE 3. Modelo adaptado para os testes de escolha. **A, B, C**, discos de folhas presas por alfinetes entomológicos; **1**, tampa; **2**, pote plástico; **3**, tela de arame; **4**, papel filtro umedecido; **5**, camada de parafina (Hanson, 1983).



APÊNDICE 4. Plantas de *P. suberosa* utilizadas no experimento. **A**, intactas; **B**, seccionadas

