

Este exemplar corresponde a redação final de Tese
defendida pelo candidato Frederico Santos Lopes e aprovada
pela Comissão Examinadora
por unanimidade de

30/8/91



PADRÕES SAZONAIS E EVOLUÇÃO DO USO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS DE
LARVAS POR Heliconius erato phyllis (L.) (LEPIDOPTERA,
NYMPHALIDAE) NA SERRA DO JAPI, SÃO PAULO

FREDERICO SANTOS LOPES

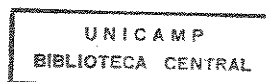
Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação
em Ecologia, Instituto de Biologia,
UNICAMP, para obtenção do título de Doutor
em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Orientador: Dr. João Vasconcellos-Neto ✕

BC 9411030

Campinas, SP

1991



À paciência de meus amigos

AGRADECIMENTOS

Várias pessoas contribuíram para a realização de meu curso de Doutorado e em especial para este trabalho. Em especial gostaria de agradecer ao meu orientador, e amigo, Dr. João Vasconcellos-Neto pela orientação, confiança e incentivo, aos membros da pré-banca e da banca Drs. Mohamed E. M. Habib, Arício X. Linhares, Miguel Petrere Jr. e Rogério P. Martins, pela leitura atenciosa do texto e pelas sugestões apresentadas.

Ao Dr. Ademir Petenate, do Instituto de Matemática da UNICAMP, pela gentileza da realização das duas ANOVA trifatoriais desbalanceadas necessárias à análise dos dados. Ao Dr. Benedito Ferreira do Amaral Filho, que permitiu o uso da sala com temperatura e fotoperíodo controlados e ao técnico Ricardo Fabiano pela colaboração e conversas durante o trabalho de laboratório. Ao Dr. Fernando S. de Andrade pela identificação do vírus e outros agentes patogênicos. Ao Dr. Paulo Sérgio de Oliveira pela revisão do Summary.

Aos amigos que, de várias maneiras e em vários momentos, de alguma forma me ajudaram a chegar ao fim desse trabalho. Em especial gostaria de mencionar aqui meus grandes amigos Maria Eugênia e Rogério, pela amizade que me dedicaram durante todos estes anos e pela leitura atenta do texto. Ao Thomas e a Gracinha que, mesmo momentaneamente longe, me ajudaram de diversas maneiras. A Tereza e a Nena sem cuja inestimável colaboração seria muito difícil conciliar minhas funções de pai e pesquisador. Gostaria de salientar aqui o papel desempenhado pelo Dr. Miguel Petrere Jr. que, além de participar da banca, foi meu primeiro orientador de programa, me aceitando para o Doutorado, e tornou-se, ao longo desses anos, um grande amigo.

Agradeço também a todos os funcionários do Instituto de Biologia que, de alguma maneira, me ajudaram a resolver os problemas do cotidiano acadêmico, em especial ao Toninho e o Joaquim do Xerox da Biologia.

À Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Departamento de Biologia Geral, pelo apoio e à CAPES pela bolsa de PICD.

ÍNDICE

I- INTRODUÇÃO	1
II- MATERIAL E MÉTODOS	
1. A Área do Estudo	15
2. A Escolha dos Locais de Coleta de Dados	16
3. Coleta de Dados no Campo	18
4. Medidas de Crescimento e Biomassa dos Ramos	19
5. Taxas de Crescimento de Larvas em Laboratório	20
6. Análise Estatística dos Dados	
a. Taxas de Mortalidade	22
b. Comparações entre Médias	23
III- RESULTADOS	
1. As Espécies de <u>Passiflora</u> Encontradas na Área	25
2. Distribuição de Ovos e Larvas no Campo	25
3. Taxas de Sobrevivência de Imaturos no Campo	26
4. Comparação entre Meristemas "Rápido" e "Lento"	27
5. Variações Sazonais na Disponibilidade de Alimento Larval	31
6. Variações entre Espécies de <u>Passiflora</u>	32
7. Utilização Seletiva de Espécies de <u>Passiflora</u>	32
8. Adequabilidade do Alimento Larval	35
9. Resultados Obtidos na Área Comparativa	37

IV- DISCUSSÃO	
1. Adequabilidade e Disponibilidade de Recursos Larvais	77
2. Padrões de Uso das Plantas Hospedeiras	82
3. A Evolução da Preferência	87
V- CONCLUSÕES	96
VI- RESUMO	97
VII- SUMMARY	100
VIII- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	102

I- INTRODUÇÃO

Insetos fitófagos apresentam uma considerável variedade de hábitos alimentares. Existem, por exemplo, os mastigadores de folhas, brocadores de talos, polinívoros, frugívoros, galhadores e minadores de folhas. Em cada uma dessas variedades de hábitos há desde espécies altamente especializadas, até aquelas que aceitam uma ampla variedade de plantas em sua dieta. Assim, a título de exemplo, Tegeticola maculata, uma mariposa do deserto do Mojave (EUA), utiliza-se apenas dos óvulos de Yucca schidigera como recurso alimentar para suas larvas, enquanto Lymantria dispar, uma outra mariposa, alimenta-se em mais de quinhentas espécies de plantas (Lance 1983).

A capacidade dos insetos fitófagos de discriminar entre diferentes espécies de plantas, ou mesmo entre indivíduos da mesma espécie em diferentes condições de adequabilidade, fizeram com que Brues (1920; 1924) fizesse menção a um "instinto botânico" entre esses insetos. A hipótese de que, pelo menos ao nível de família, existam correlações entre insetos e plantas foi proposta originalmente por Brues (1920) e desenvolvida mais extensamente por Ehrlich e Raven (1965).

O modelo desenvolvido por esses últimos autores, enfocando originalmente as relações entre borboletas e suas plantas hospedeiras de larvas, propõe que os padrões atuais de utilização dessas plantas por esses insetos é resultado de um processo de coevolução. Linhagens de plantas atacadas por insetos fitófagos irradiariam adaptativamente produzindo, nesse processo, barreiras à sua utilização, como alimento, por esses insetos. Estes por sua vez contra-atacariam, desenvolvendo meios de inativar essas

barreiras e, as linhagens que o conseguem, receberiam como prêmio um espaço livre de competição. Evidências adicionais da importância das substâncias químicas produzidas pelas plantas, para esse processo de irradiação adaptativa, foram fornecidos, ainda na década de 70, por Ehrlich (1970), Breedlove e Ehrlich (1968; 1972), Dolinger et al. (1973) e Edgar et al. (1974).

O modelo proposto por Ehrlich e Raven (1965) prevê que linhagens aparentadas de insetos tenderão a utilizar linhagens de plantas também aparentadas. Isso provocou um interesse teórico muito grande pelas interações coevoluidas (e.g. Gilbert e Raven 1975; Futuyma e Slatkin 1983), Ecologia Química (e.g. Rosenthal e Janzen 1979) e pela fisiologia das barreiras químicas à alimentação (e.g. Erickson e Feeny 1974).

Entretanto, apesar desse interesse teórico, não gerou muitos trabalhos empíricos sobre esses padrões e suas causas (Spencer 1988). Uma exceção foi o estudo de Berenbaum (1983) sugerindo que a evolução de furanocumarinas tóxicas criou um espaço livre de herbívoros, favorecendo a especiação entre as Umbeliferae, o que, por sua vez, gerou um recurso livre de competição no qual algumas borboletas da família Papilionidae puderam especiar, devido à sua habilidade para detoxificar as furanocumarinas.

O interesse pelos fatores que afetam o uso de plantas hospedeiras por insetos fitófagos aumentou bastante nos últimos anos. A partir da década de 70, estudos como o de Rathcke (1976), Feeny (1976), Rhoades e Cates (1976), Benson (1978) e Strong (1982a, b), procuraram entender de que maneira era estruturado o uso de plantas hospedeiras por insetos fitófagos. Benson (1978), estudando a guilda de Heliconiini em Passifloraceae, sugeriu que a competição por recursos alimentares para as larvas levava as borboletas do grupo a dividirem entre si tanto as espécies e partes de plantas, como habitats. Entretanto, Rathcke (1976),

estudando Coleoptera brocadores de caule em clima temperado, e Strong (1982b), estudando besouros da subfamília Hispinae que se alimentam de Heliconia spp. na América Central, não encontraram qualquer evidência de competição entre essas espécies de besouros.

Estudando as comunidades de insetos fitófagos em uma outra perspectiva, Feeny (1976) e Rhoades e Cates (1976) sugeriram que o tipo de defesa química desenvolvido pelas plantas variava de acordo com seu hábito, distribuição e abundância. Esses autores criaram o conceito de "aparência" do recurso, definido como a probabilidade de um dado recurso ser encontrado por uma espécie qualquer de inseto fitófago. De acordo com esses autores, plantas com elevada "aparência" tendem a apresentar defesas generalizadas, que funcionam quantitativamente como redutores de digestibilidade, tais como os taninos, por exemplo. Plantas pouco "aparentes", por outro lado, seriam localizadas apenas por insetos especialistas e, portanto, poderiam investir em defesas qualitativas do tipo toxina, tal como, por exemplo, os alcalóides.

Futuyma (1976), relacionando o hábito mais comum de diversas famílias de plantas e as substâncias químicas secundárias produzidas por elas, encontrou que 85% das famílias primariamente arbóreas produzem compostos fenólicos. Esses compostos incluem os taninos e são basicamente redutores de digestibilidade. Por outro lado apenas 38% das famílias primariamente herbáceas produzem esse tipo de substância química secundária. Redutores de digestibilidade funcionam como defesas quantitativas, são inespecíficos e sua eficácia é diretamente proporcional à quantidade produzida pela planta. O restante das famílias, em qualquer um dos casos, produzem toxinas tais como alcalóides, glicosídeos cianogênicos, compostos sulfatados, quinonas e saponinas. Essas substâncias são letais para a maioria dos insetos mesmo em pequenas quantidades.

Através da história das investigações ecológicas sobre as interações inseto-planta, têm surgido muitas controvérsias a respeito da preponderância deste, ou daquele fator, na geração dos padrões observados. Esses fatores incluem temperatura, intensidade luminosa, características morfológicas, fenológicas e químicas da planta, sua disponibilidade relativa no tempo e no espaço e relações intra e interespecíficas entre os herbívoros. Por outro lado essas investigações têm uma vertente evolutiva, que, por sua vez, subdivide-se em dois enfoques que são até certo ponto antitéticos. O primeiro interpreta os padrões observados em termos da história evolutiva (incluindo a filogenia) dos grupos envolvidos e o segundo interpreta esses padrões como respostas adaptativas às pressões ambientais (Futuyma 1983).

A história evolutiva procura interpretar as propriedades atuais de um organismo em termos do seu passado filogenético, ou seja, deste ponto de vista, a maleabilidade ecológica (Gould e Lewontin 1979) das características de um organismo são severamente limitadas em função do seu passado filogenético. A adaptação por sua vez é uma explicação evolutiva que privilegia a ecologia atual de uma espécie. Esse "programa adaptacionista" (Gould e Lewontin 1979) pressupõe que a variação genética existente não coloca limites sérios à direção ou à taxa da evolução. Esses enfoques pretendem apenas responder porque cada espécie de inseto ataca algumas plantas e não outras. Como Futuyma (1983) afirmou, a questão é se a exclusão de certas plantas da dieta de um inseto é puramente devida à sua incapacidade para se adaptar às suas defesas ou se a especialização origina-se também de outras razões evolutivas.

As plantas usadas por insetos fitófagos como recursos alimentares variam em dois aspectos fundamentais (Miller e Strickler 1984): 1) Suas distribuições variam no tempo e no espaço e 2) os recursos disponíveis variam qualitativamente. Essas variações qualitativas podem produzir diferenças de

aptidão entre os usuários. Um exemplo é fornecido por Hough e Pimentel (1978) e Barbosa (1978). Esses autores mostraram que larvas da mariposa Lymantria dispar, quando alimentadas com a folhagem do carvalho vermelho, apresentam maior taxa de sobrevivência, e são mais fecundas quando adultas, do que quando usam outras espécies de árvores.

A aptidão de um animal depende de forma importante de uma dieta ótima tanto em qualidade, quanto em quantidade. Uma estratégia de forrageamento ótimo é aquela que maximiza os ganhos energéticos e nutricionais provenientes da alimentação e minimiza os riscos para a sobrevivência (Hassel e Southwood 1978). Modelos que procuram simular, para insetos fitófagos e parasitóides, o processo de encontrar e aceitar habitats, manchas e itens de recursos adequados foram desenvolvidos, dentre outros, por Iwasa et al. (1984) e Charnov e Skinner (1985).

Mesmo entre animais polípagos ocorre com frequência algum grau de preferência (Hassel e Southwood 1978). Uma vez que indivíduos de todas as espécies sucumbem a fatores abióticos desfavoráveis ou à alimentação inadequada, devem existir muitas oportunidades para a seleção de nichos ecológicos mais amplos. O problema evolutivo, então, é explicar a especialização (Futuyma e Moreno 1988).

Por outro lado, as espécies oligófagas são mais comuns que polípagas e, mesmo espécies marcadamente polípagas, apresentam preferências em suas dietas (Cates 1981, Fox e Morrow 1981). A relativa raridade da polifagia deve, segundo Barbosa (1988), refletir a baixa frequência de condições ambientais que a tornam mais vantajosa seletivamente.

Singer (1983), estudando os determinantes do uso de várias plantas hospedeiras, em uma população de insetos fitófagos, sugeriu que a oligofagia pode ser gerada de pelo menos duas maneiras. A primeira é não haver preferência em relação a um determinado conjunto de recursos. Nesse caso o animal usa esse conjunto indistintamente. Na segunda todos

os indivíduos preferem, por exemplo, o recurso A em relação a B e C, mas, como nem todos conseguem encontrar A, usam B e C. Uma terceira maneira, não mencionada por esse autor, é diferentes indivíduos de uma população apresentarem diferentes preferências. Evidências nesse sentido são conhecidas para abelhas (Free 1963, MacKensen e Nye 1966), borboletas (Hovanitz 1969) e mosquitos (Gillies 1964, Rutledge et al. 1975). Esse polimorfismo mostrou possuir, pelo menos em parte, uma base genética (Hassel e Southwood 1978).

Os modelos de forrageamento ótimo (veja Schoenner 1986, para uma revisão) prevêm que se um dado tipo de alimento provê uma recompensa energética maior que os outros, em relação ao tempo gasto para obtê-lo, o animal deve especializar-se nesse tipo, caso sua taxa de encontro seja suficientemente alta. Se o melhor alimento é escasso, alimentos de pior qualidade podem ser incorporados à dieta, em função de suas densidades e valor energético. Isso poderia fazer com que diferentes populações de uma mesma espécie apresentassem diferentes dietas ótimas, em função de variações locais na quantidade e qualidade dos recursos disponíveis. Evidências nesse sentido foram apresentadas por Fox e Morrow (1981).

A existência de uma base genética para a preferência, conforme mencionado acima, leva necessariamente à questão da evolução dessa preferência. Em princípio, preferências individuais, que tendam a aumentar a aptidão, devem ser selecionadas tornando-se mais frequentes na população. Se o padrão de preferências de uma população refletir as características ambientais locais é por que a evolução dessas preferências está se dando ao nível local, já que a preferência, nesse caso, é uma adaptação a essas condições. Por outro lado, se isso não ocorre podem haver dois tipos de explicação. O primeiro é que o padrão de preferência observado não é evolutivamente maleável e é uma

característica determinada filogeneticamente. A segunda possibilidade é que exista um fluxo gênico relativamente intenso entre populações vizinhas e as preferências observadas refletem as condições ambientais médias de um conjunto muito maior de populações da região.

Variações, entre habitats, no padrão de uso de plantas hospedeiras têm sido mencionadas na literatura. Fox e Morrow (1981), por exemplo, citando vários autores, mencionaram vários casos entre borboletas, besouros e afídeos. Para Wiklund (1974), a adoção de estratégias monofágicas ou polifágicas está relacionada à previsibilidade ambiental. Evidências nesse sentido foram observadas por Benson (1978) entre as borboletas Heliconiini.

Whittaker e Feeny (1971) sugeriram que fitófagos generalistas apresentariam um custo energético maior por unidade de alimento ingerido do que os especialistas, sendo, portanto, menos eficientes que esses últimos. Futuyma e Gould (1979), por sua vez, propuseram que insetos fitófagos polífagos necessitariam de sistemas de detoxificação mais complexos para lidarem com uma ampla variedade de compostos químicos.

Fox e Morrow (1981), entretanto, sugeriram que não há qualquer razão para considerar que os insetos polífagos sejam menos eficientes na utilização de suas plantas hospedeiras que os especialistas. Smiley (1978), estudando a eficiência digestiva de lagartas de borboletas Heliconiini em diversas plantas hospedeiras, verificou que nem sempre a planta hospedeira preferida no campo era aquela que proporcionava melhor desenvolvimento das larvas. Correlações genéticas entre preferência para oviposição entre os adultos e taxa de crescimento larval em diferentes plantas hospedeiras foram registradas para duas espécies (Via 1986, Singer et al. 1988), mas não em um outro exemplo (Jeanike 1987).

Thomas et al. (1987) sugeriram que mudanças evolutivas no comportamento de aceitação de plantas hospedeiras podem ser induzidas sem qualquer alteração aparente nas adaptações fisiológicas do inseto. O comportamento, é frequentemente, o mecanismo através do qual se dão mudanças nas preferências relacionadas às plantas hospedeiras que não são necessariamente acopladas às características morfológicas e fisiológicas do inseto (Futuyma e Moreno 1988).

Vários autores (Castillo-Chavez et al. 1988, Futuyma 1986, Gould 1984, Rausher 1988), estudando insetos fitófagos, reconheceram que se a preferência por planta hospedeira ou habitat e adaptações morfológicas e fisiológicas são controladas por loci diferentes, tanto adaptações morfológicas e fisiológicas a uma hospedeira inferior, como rejeição a ela podem evoluir. Gould (1984) sugeriu que o resultado de um tal processo evolutivo é sensível às frequências gênicas iniciais. Rausher (1988) confirmou isso sugerindo que a especialização pode evoluir sob seleção severa mas não em condições brandas de seleção.

Entre muitas das borboletas Heliconiini, principalmente as do gênero Heliconius, existe muita variação, entre localidades, quanto à utilização das Passifloraceae que são as plantas hospedeiras de suas larvas. Os Heliconiini são borboletas Neotropicais que ocorrem desde o sul dos EUA até o norte da Argentina e do Uruguai. Janzen (1982) relatou a utilização de uma espécie de Turneraceae, uma família aparentada com Passifloraceae, por fêmeas de Eueides procula vulgiforme na Costa Rica.

A taxonomia dessas borboletas foi revista por Emsley (1963, 1965) e recebeu várias contribuições posteriores (Brown 1972, 1975, 1976, Brown e Benson 1974, 1975, Brown e Mielke 1972). Benson et al. (1976) estudaram as relações dos Heliconiini com suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) e sugeriram a existência de correlações entre as filogenias dos dois taxa. Brown (1981) reviu diversos aspectos da

taxonomia, evolução, ecologia e biologia dessas borboletas. A estrutura das comunidades de Heliconiini foi analisada por Benson (1978), Gilbert (1975, 1977, 1980, 1991), Gilbert e Singer (1975) e Gilbert e Smiley (1978).

A família Passifloraceae é composta por plantas com hábito variando desde árvores até trepadeiras de porte herbáceo e contém 12 gêneros, com cerca de 600 espécies, das quais cerca de 400 pertencem ao gênero Passiflora. Apenas 10% dessas 400 espécies ocorrem fora das Américas e um total de 111 espécies foram registradas para o Brasil (Sacco 1980). O gênero Passiflora foi revisto pela última vez por Killip (1938) que o dividiu em 22 subgêneros que, por sua vez, foram subdivididos em seções e séries. Vários autores têm feito contribuições mais recentes à sistemática do grupo, como por exemplo Escobar (1986), Gentry (1980), e Sacco (1963, 1966a,b, 1971, 1973).

Benson et al. (1976), comparando as características vegetativas de Passifloraceae com a filogenia da família, proposta por Killip (1938) com base em caracteres florais, observaram que espécies representantes de irradiações mais antigas tendem a ser plantas grandes, perenes, lenhosas e com grande biomassa de folhas maduras e velhas. Em contrapartida, as espécies que Killip (1938) considerou mais avançadas tendem a ser plantas pequenas, efêmeras, de hábito herbáceo e com uma proporção relativamente baixa de folhas maduras e velhas.

Os gêneros de Heliconiini que Emsley (1963) considerou mais primitivos, em função de suas características morfológicas, dentro de cada irradiação de Heliconiini, foram associados por Benson et al. (1976) e Brown (1981) às espécies de Passifloraceae mais primitivas, como por exemplo as espécies de Passiflora (Astrophea). Os mais avançados, por outro lado, foram associados às pequenas e avançadas Passiflora (Plectostemma). Uma notável exceção é constituída pelas borboletas pertencentes ao grupo sara-sapho do gênero

Heliconius. Essas borboletas, embora representantes de irradiações recentes dentro do grupo, retornaram ao uso de plantas do subgênero Astrophea como alimento larval.

Os Heliconiini mais próximos ao estoque ninfalíneo ancestral (e.g. Agraulis, Dione, Dryadula, Dryas, Philaetria e Podotricha) são relativamente palatáveis (Chai 1990) e aparentemente usam o voo rápido como principal defesa contra predação. Em contraste, as formas mais modernas, como Heliconius e Laparus, voam mais lentamente (Gilbert 1991) e são impalatáveis para pássaros (Brower e Brower 1964), embora não o sejam para aranhas do gênero Nephilla (Vasconcellos-Neto e Lewinsohn 1984). Além disso, são aposemáticas e os adultos alimentam-se de pólen, sendo esta última característica "sui generis" entre borboletas. A coleta de pólen exige que a borboleta permaneça mais tempo na flor do que quando coleta néctar e provavelmente só pode evoluir associada à crescente impalatabilidade dos adultos (Gilbert 1991).

O uso de pólen como alimento está presente no gênero monotípico Laparus e nas 38 espécies de Heliconius (Gilbert 1991). Este último gênero, que contém cerca de 50% das espécies de Heliconiini, engloba a maior parte da biodiversidade da tribo, tanto em número de espécies (veja Brown 1981), como em termos de variedades raciais (Turner 1981, Gilbert 1991). O uso de pólen aumenta a disponibilidade de aminoácidos livres para os adultos (Gilbert 1972) e favoreceu o desenvolvimento das três principais tendências evolutivas em Heliconius. Em primeiro lugar, o aumento da capacidade cianogênica dos adultos, em segundo a mudança, da fase larval para a fase adulta, do esforço de acumulação de recursos alimentares visando a reprodução e, em terceiro, o aumento da sofisticação comportamental dos adultos (Gilbert 1991).

A principal característica química da família Passifloraceae é a produção de glicosídeos cianogênicos.

Entre as angiospermas a cianogênese ocorre em cerca de 2000 espécies distribuídas em 110 famílias (Seigler 1981). Entre essas plantas, a cianogênese é devida a glicosídeos cianogênicos (Conn 1981b) dos quais, excluindo-se o caso de Passifloraceae, foram descritas 36 estruturas derivadas de cada um dos cinco aminoácidos precursores (Seigler 1975, Conn 1981a).

Glicosídeos cianogênicos são toxinas conhecidas (Jones 1981) e importantes bloqueadores da ação de herbívoros (Angseesing e Angseesing 1973, Cooper-Driver e Swain 1976, Bernays et al. 1977, Woodhead e Bernays 1977, 1978, Brower 1984). Em todos esses casos, sua capacidade de evitar o ataque dos herbívoros manifesta-se apenas pela liberação de cianeto de hidrogênio através de hidrólise enzimática (Spencer 1988). Os glicosídeos cianogênicos de Passifloraceae são pouco usuais por apresentarem uma metade ciclopentênica (Spencer 1984, 1987). Esta característica é compartilhada por cinco outras famílias aparentadas: Turneraceae (Spencer e Seigler 1981), Flacourtiaceae (Spencer e Seigler 1985a), Malesherbiaceae (Spencer e Seigler 1985b), Achariaceae (Jensen e Nielsen 1986) e Caricaceae (Spencer e Seigler 1984).

As borboletas do gênero Heliconius contém glicosídeos cianogênicos armazenados em seus tecidos tanto na fase adulta quanto na fase larval. Anteriormente acreditava-se que o inseto sequestrava a toxina das próprias plantas hospedeiras durante a fase larval (e.g. Brower e Brower 1964). Entretanto, sabe-se agora que, a borboleta produz a substância a partir de aminoácidos precursores (Nahrstedt e Davis 1983). Além disso, o sistema cianogenético de Heliconius pode ser usado para enfrentar o da planta (Spencer 1988). O uso de pólen como alimento do imago está fortemente correlacionado com a impalatabilidade, conferida pelo sistema cianogênico, para pássaros predadores (Gilbert 1991).

As espécies mais avançadas do gênero Heliconius foram agrupadas por Benson et al. (1976) em duas irradiações. A primeira delas, denominada irradiação A, composta pelos grupos silvaniforme, de transição e melpomeneforme, utiliza como plantas hospedeiras, em geral, as espécies de Passiflora pertencentes ao subgênero Granadilla. A segunda, chamada irradiação avançada B, mais avançada que a anterior, apresenta dois subgrupos. O primeiro, formado pelas espécies dos grupos charitonia e erato, ovipõe preferencialmente em P. (Plectostemma) spp. e o segundo, chamado grupo sara-sapho, utiliza P. (Astrophea), retornando às espécies de Passiflora mais primitivas.

O subgênero Granadilla é composto por um conjunto de espécies de flores vistosas, são trepadeiras perenes, muito ramificadas e podem atingir uma biomassa relativamente grande. Os Heliconius da irradiação A alimentam-se das porções jovens desses ramos, cujo crescimento pode ser extremamente rápido. Suas larvas, embora geralmente não sejam sociáveis, também não se repelem. O subgênero Plectostemma por sua vez é composto por trepadeiras herbáceas, com pequena biomassa, menos ramificadas que Granadilla e relativamente efêmeras. As larvas das espécies de Heliconius, que se alimentam preferencialmente desse subgênero, são, com frequência, agressivas e não toleram a presença de outras larvas no mesmo ramo.

Astrophea é um subgênero primitivo de Passiflora constituído de lianas lenhosas, com grande biomassa de folhas velhas e poucos ramos com meristemas de crescimento. O fato do grupo sara-sapho utilizar essas plantas representaria o desenvolvimento de uma nova estratégia de exploração dessas plantas relativamente primitivas. Os ovos dessas espécies são colocados em grupos, nas porções jovens de suas plantas hospedeiras, e as larvas são altamente gregárias (Benson et al. 1976, Brown 1981).

O grupo de "comedores de Plectostemma" tende a ser mais especializado que o dos "comedores de Granadilla" (Spencer 1988). Entretanto, a espécie de Heliconiini para a qual foi registrado maior número de plantas hospedeiras e cujas larvas toleram a maior diversidade de compostos químicos foi H. erato (Spencer 1988), pertencente a esse grupo. Localmente, entretanto, essa espécie geralmente utiliza, nas regiões tropicais chuvosas, apenas uma ou duas plantas hospedeiras, ao passo que no sudeste brasileiro são comuns registros de quatro a seis espécies de hospedeiras para Heliconius erato phyllis, a subespécie que ocorre na região (Benson 1978).

Os aspectos básicos da biologia de Heliconius erato foram estudados por Crane (1955, 1957). As larvas são intolerantes à presença de outras no mesmo ramo e, frequentemente, devoram ovos presentes no meristema. A fêmea copula uma única vez, logo após a emergência, e, normalmente, coloca um único ovo por ramo, que é fixado no meristema apical ou em suas proximidades. Na maioria das vezes rejeita ramos onde já há um imaturo e ramos sem meristema apical.

Tanto machos quanto fêmeas utilizam-se, como em outras espécies do gênero, de pólen como fonte de aminoácidos para o imago. A principal fonte de pólen para essa espécie é Lantana camara (Verbenaceae). Os adultos são considerados bastante sedentários (Benson 1971, Turner 1971) e apresentam áreas de vida bem definidas (Gilbert 1975). Mallet (1986) observou que a maior parte dos movimentos de dispersão ocorrem logo após a emergência dos imagos. A noite os adultos tendem a se agregar em dormitórios comunais aos quais, pelo menos alguns indivíduos, são relativamente fiéis (Gilbert 1975, Lopes 1984).

Heliconius erato phyllis é a subespécie dessa borboleta que ocorre desde os limites sul e leste da Amazônia até o norte do Uruguai e da Argentina. Dados apresentados por

Benson (1978) mostraram que essa subespécie é muito mais flexível na aceitação de plantas hospedeiras do que aquelas que ocorrem na Amazônia e na América Central. Esse mesmo autor atribuiu esta maior flexibilidade à grande imprevisibilidade climática dos habitats onde vive essa borboleta.

Vários estudos vêm sendo conduzidos ao longo dos últimos anos a respeito dessa subespécie de *H. erato*. Menna-Barreto (1982), Menna-Barreto e Araújo (1985) e Périgo (1989) estudaram aspectos relacionados à determinação de preferência por plantas hospedeiras e suas qualidades nutricionais para as larvas, em populações da região de Porto Alegre. Saalfeld (1979), também no Rio Grande do Sul, e Pinheiro (1987), em São Paulo, estudaram a dinâmica populacional das populações locais. Lopes (1984) e Pinheiro (1987), ambos em São Paulo, realizaram estimativas de suas áreas de vida.

Spencer (1988), analisando as relações entre Heliconiini e suas plantas hospedeiras, mencionou a falta de estudos que forneçam informações mais detalhadas sobre o grau de especialização alimentar em diferentes localidades, ordem de preferência na escolha de plantas hospedeiras, restrição de habitats, participação em anéis miméticos, taxas de predação, eventos estocásticos e fenologia das plantas hospedeiras. No presente estudo pretende-se estudar as preferências das fêmeas em função dos seguintes parâmetros: 1) Abundância e distribuição sazonal dos recursos larvais; 2) Adequabilidade dos recursos para o crescimento larval; 3) Efeito da predação, parasitismo, e outros agentes causadores de mortalidade sobre as larvas nas diferentes plantas hospedeiras.

II- MATERIAL E MÉTODOS

1. A ÁREA DO ESTUDO

A Serra do Japi está situada no Estado de São Paulo a 23° 11'S e 46° 11'W entre os municípios de Jundiá e Cabreúva. A vegetação local é do tipo "floresta estacional semidecídua", segundo Rizzini (1963), ou, como quer Andrade-Lima (1966), "formação florestal estacional subcaducifólia subtropical".

O clima, no sistema de Koppen, é do tipo Cfa (temperado úmido), com temperatura do mês mais quente superior a 22°C e a do mês mais frio inferior a 18°C e a precipitação do mês mais seco entre 30 e 60 mm. A temperatura média anual é de 19°C e os meses mais quentes são janeiro e fevereiro (22°C) e o mais frio é julho (15,4°C).

A precipitação média para a região é de 1355 mm anuais. O período mais seco ocorre de abril a setembro e o mais úmido no restante do ano, ocorrendo o primeiro excedente hídrico a partir de novembro, podendo haver variações entre anos (Morellato-Fonzar 1987).

A parte da serra escolhida para o presente estudo é conhecida como represa do DAE pelo fato do Departamento de Águas e Esgotos da Prefeitura de Jundiá possuir nessa área uma pequena represa para captação de água, proveniente de dois riachos que descem do alto da serra.

O solo nessa área, de acordo com a Comissão de Solos (1960), é um Latossolo Vermelho-amarelo, fase rasa. Amostras de solo coletadas por Morellato-Fonzar (1987) revelaram um pH acentuadamente ácido, percentagens elevadas de carbono nas camadas superficiais e baixos teores de fósforo, potássio e alumínio. Quanto à granulometria, o solo foi

classificado entre limo areno a limo areno-barrento, com frações argila sempre abaixo de 30%.

Próximo à represa há uma porteira onde se inicia um caminho, com cerca de dois metros de largura, que, em seu trecho inicial, de cerca de trezentos metros, acompanha a margem esquerda do maior dos dois riachos mencionados acima (figura 1). Após esse trecho, a trilha atravessa o riacho e inicia a subida para o alto da serra, quase paralelamente ao trecho anterior, mas em sentido contrário.

Nesse ponto inicia-se também uma outra trilha, totalmente plana e mais estreita, com cerca de um metro de largura, que, após passar para a margem esquerda do riacho, segue paralelamente a ela por trezentos metros, até o fundo do pequeno vale do riacho, onde há uma cachoeira. Considerando-se o início da trilha como sendo o ponto onde ela cruza o riacho, temos à esquerda o próprio riacho e à sua direita a encosta bastante íngreme do vale.

A primeira trilha, no seu primeiro trecho, é mais ou menos plana e tem à sua esquerda uma espécie de baixada que a separa do riacho e à direita a encosta do vale que nesse trecho é pouco íngreme. A partir do ponto onde corta o riacho ela passa a seguir pela borda da encosta elevando-se cada vez mais em direção ao alto da serra. Nesse trecho a trilha tem à esquerda a ribanceira íngreme, no fundo da qual corre o riacho, e à direita o barranco também íngreme da encosta.

2. A ESCOLHA DOS LOCAIS DE COLETA DE DADOS

Inicialmente a área escolhida para esse estudo era constituída pelos primeiros seiscentos metros da primeira trilha e pelos trezentos metros da segunda. Posteriormente, a partir de março de 1989, por razões que serão apresentadas em RESULTADOS, passou-se a trabalhar também nos quatrocentos metros seguintes ao limite estabelecido na primeira trilha.

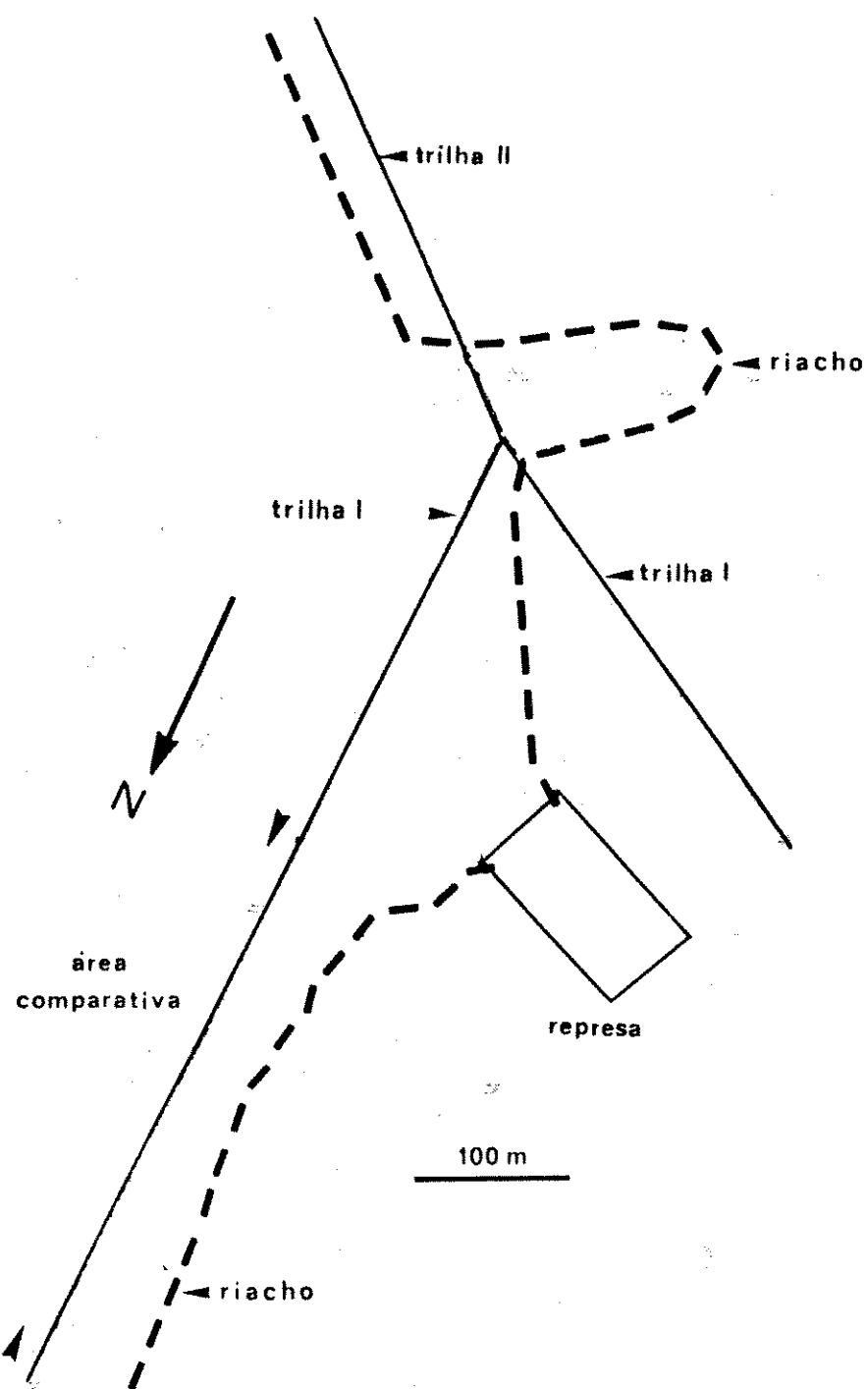


FIGURA 1: Croqui mostrando a distribuição aproximada das trilhas e riachos em relação à represa. A Área Comparativa é assinalada ao final da trilha I. O restante das trilhas constitui a Área Principal.

Para simplificar, chamar-se-á, daqui para a frente, à área original de Area Principal e de Area Comparativa à área acrescentada posteriormente. A escolha desse trecho da serra decorreu da abundância das espécies de Passiflora, utilizadas por Heliconius erato phyllis, na área. Uma alta densidade dessas plantas era necessária para diminuir o percurso dos levantamentos e conseqüentemente o tempo gasto nos mesmos.

3. COLETA DE DADOS NO CAMPO

A coleta de dados foi realizada de abril de 1988 a abril de 1990. No período de abril de 1988 a dezembro de 1988 foram registrados, para cada ramo de Passiflora encontrado, dados relativos aos seguintes parâmetros: 1) Espécie de Passiflora; 2) Presença ou ausência de meristema apical no ramo encontrado; 3) Número de ovos e/ou larvas de H. erato phyllis no ramo; 4) estágio larval, quando eram encontradas larvas. Esses levantamentos foram feitos mensalmente inspecionando-se as duas margens das trilhas à procura de ramos de Passiflora spp.

Até dezembro de 1988 considerou-se como recurso larval adequado qualquer ramo que apresentasse meristema de crescimento apical. Entretanto, as observações de campo mostraram que esses meristemas podiam ser classificados, por critérios morfológicos, em dois tipos distintos, que foram denominados, por razões que serão vistas em RESULTADOS, "meristema rápido" e "meristema lento". Como a maioria esmagadora dos ovos foi encontrada nos "meristemas rápido", tornou-se necessário obter dados que explicitassem as diferenças entre os dois tipos.

A partir de janeiro de 1989, passou-se a anotar também, para as espécies de Passiflora usadas pela borboleta para oviposição, o tipo de meristema do ramo, sua taxa de crescimento e a biomassa de suas folhas novas. A metodologia

utilizada para fazer essas medidas será descrita no tópico seguinte. Além disso, passou-se a fazer o acompanhamento da sobrevivência de ovos e larvas encontrados. Dessa época em diante foram feitos apenas dois levantamentos por estação do ano. Essa redução ocorreu em consequência do aumento do tempo necessário à realização de cada levantamento.

A partir de março de 1989 foi acrescentada, à área de estudo, a Área Comparativa. Esse acréscimo não seria viável sem que se mudasse a metodologia inicialmente empregada. Decidiu-se então manter a metodologia empregada na Área Principal e trabalhar por amostragem na Área Comparativa. Os 420 m de trilha dessa última área foram subdivididos em 21 trechos de 20 m cada. Em cada levantamento eram sorteados 10 desses trechos procedendo-se então o levantamento tal como na Área Principal.

4. MEDIDAS DE CRESCIMENTO E BIOMASSA DOS RAMOS

Em cada ramo marcado era anotado o tipo de meristema, medidas as nervuras centrais das folhas novas e colocada uma fita adesiva a certa distância do meristema apical. Em seguida media-se essa distância. Cerca de 12 dias depois essa distância era novamente medida e comparada com a medida original. A diferença entre as duas medidas era então dividida pelo intervalo de tempo entre elas para obtenção da taxa de crescimento diário do ramo. Intervalos de tempo inferiores a 12 dias tornavam as medidas imprecisas e maiores que isso aumentavam o risco do ramo ser atacado por herbívoros ou sofrer algum acidente.

As medidas de nervura central foram feitas para estimar a biomassa seca de folhas novas dos ramos. Para estabelecer a correlação entre essas medidas e a biomassa foram coletadas, ao acaso, folhas novas, de diferentes tamanhos, de cada uma das plantas. Essas folhas foram secas em estufa, pesadas em uma balança de precisão e tiveram o comprimento

de suas nervuras centrais medidas. Com esses dados obtiveram-se retas de regressão, para cada uma das espécies de Passiflora utilizadas pela borboleta para oviposição, as quais permitiram estimar o peso seco das folhas novas dos ramos no campo. Na Area Comparativa apenas P. capsularis foi estudada em relação a estes aspectos. Essa decisão prendeu-se ao fato de que apenas esta planta diferia claramente dos indivíduos coespecíficos da Area Principal.

A marcação de ramos de Passiflora capsularis e P. suberosa foi feita por amostragem, já que as duas plantas eram bastante abundantes na área. Uma em cada dez plantas era sorteada e um de seus ramos, com meristema, era marcado. Por causa de sua abundância menor, todas as P. organensis eram examinadas e no máximo um ramo com meristema era marcado por planta. A escassez de P. sidaefolia obrigou a medição de todos os ramos com meristema disponíveis. Os sorteios foram feitos com o auxílio de uma tabela de números aleatórios e simultaneamente à coleta de dados.

5. TAXAS DE CRESCIMENTO DE LARVAS EM LABORATÓRIO

A qualidade de cada uma das espécies de Passiflora, encontradas na Serra do Japi, como alimento larval, para a população local de Heliconius erato phyllis, foi medida através do procedimento proposto por Smiley (1978). Este autor mediu a qualidade nutricional das plantas hospedeiras de algumas espécies de Heliconius através de suas taxas de crescimento larval nessas plantas. Essas taxas foram calculadas pela expressão $R = ((Pp/Po)^{1/5} - 1)/(T/5)$, onde R é a taxa de crescimento, Pp o peso da pupa, Po o peso do ovo e T o tempo de desenvolvimento.

Para obter os dados necessários ao cálculo de R, em função da baixa densidade de ovos no campo, foi necessário construir um insetário onde fosse possível obter uma quantidade elevada de ovos em pouco tempo. Para isso foi

montada uma estrutura de canos de ferro e cordas de náilon recoberta por tela deste último material. O insetário media 7 m de comprimento por 3 m de largura e 2.8 m de altura, perfazendo, portanto, um volume de 58,8 m³. Em seu interior foram plantadas, em vasos de xaxin, várias espécies de Passiflora, para serem usadas pelas fêmeas para oviposição, e cerca de 30 vasos de tamanho diverso com pés de Lantana camara como fonte de pólen.

Além disso, foram distribuídos no interior do insetário seis vidros contendo mel diluído em água, na proporção de 1:2, para complementar a alimentação dos adultos. Esses vidros, mantidos em uma posição horizontal, eram tampados com esponjas que permitiam o gotejamento da mistura de mel e água. Essas esponjas eram vermelhas porque essas borboletas são atraídas por essa cor.

No outono de 1990 foram trazidas da Serra do Japi seis fêmeas para dar início à população do insetário. A substituição de borboletas mortas por outras provenientes da Serra do Japi foi difícil em consequência da queda acentuada da população no campo, decorrente da chegada do inverno. Dessa forma o estoque inicial de fêmeas e, principalmente aquelas que tiveram maior sobrevida, são as ascendentes de todas as demais fêmeas, cujos ovos foram usados nos testes. As idas ao campo em busca de mais ovos ou adultos que aumentassem a representatividade da amostra prosseguiram até o começo de dezembro, mas foram infrutíferas.

Os ovos obtidos no insetário eram levados para o laboratório, onde eram pesados em uma balança de precisão e acondicionados em caixas de plástico translúcido medindo 14 cm de diâmetro na abertura, 11 cm no fundo e 8.5 cm de altura, cujas tampas eram de plástico opaco de cor branca. O fundo da caixa era forrado com papel toalha branco e em seu interior era colocado um pedaço de papel higiênico umedecido com água. As caixas então eram levadas para uma sala com

temperatura controlada (25°C) e iluminada por luz fria em um ciclo de doze horas.

As caixas eram inspecionadas, diariamente, por volta das nove horas da manhã quando eram registradas as eclosões de larvas, formação de pupas, morte de imaturos e emergência dos adultos. As larvas recém-eclodidas eram mantidas nas caixas descritas acima e recebiam gavinhas novas de uma das espécies Passiflora testadas. Mais tarde, a partir do segundo estágio, eram fornecidas folhas progressivamente mais velhas, mas sempre novas, em quantidades sempre superiores às suas necessidades. Quando uma pupa se formava era delicadamente removida da caixa, pesada e fixada ao teto da caixa por meio um pedaço de linha e fita adesiva, onde permanecia até a emergência do adulto, que era levado para o insetário, ou constatação de sua morte. Todos os indivíduos que completaram seu desenvolvimento foram considerados viáveis.

As folhas necessárias para a alimentação das larvas foram coletadas uma vez por semana na Serra do Japi e mantidas em geladeira. No caso de P. edulis foi necessário completar o abastecimento de folhas com coletas feitas em Barão Geraldo, pois o único pé conhecido na área de estudo não atendia às necessidades. Foram criadas 14 larvas em P. edulis, 17 em P. organensis, 17 em P. suberosa, 19 em P. sidaefolia e 19 em P. capsularis.

6. ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS

a. Taxas de Mortalidade

A comparação das taxas de mortalidade de imaturos, nas diferentes espécies de Passiflora usadas pela borboleta como alimento larval, foi feita de duas maneiras. No primeiro caso, relativo aos imaturos acompanhados desde o estágio de ovo, foi realizado um teste de excelência do ajustamento ("Goodness of Fit"), comparando a distribuição dos ovos

encontrados entre as diferentes espécies de planta com a ocorrência de mortes de imaturos nessas plantas. Na segunda análise, as comparações entre as distribuições de ovos, larvas de primeiro e segundo estágio e de terceiro a quinto estágio, nas diferentes plantas hospedeiras de larvas, foram feitas através de testes de independência, usando-se tabelas de contingência.

b. Comparações Entre Médias

A comparação das taxas médias de crescimento e dos pesos secos médios de folhas novas dos ramos, das quatro espécies de Passiflora usadas pelas borboletas, foi feita por meio de Análise de Variância de Três Fatores, com replicações e desbalanceada. Os fatores analisados foram o tipo de ramo ("rápido" ou "lento"), estação do ano e espécie de Passiflora. A análise "a posteriori" dessas médias foi realizada por meio do Teste de Comparação Múltipla de Ryan-Einot-Gabriel-Welsch. Essas análises foram feitas através do pacote SAS. A única exceção a esse procedimento ocorreu em relação à comparação, entre Area Principal e Area Comparativa, das taxas médias de crescimento e peso seco médio de folhas novas de P. capsularis. Nesse caso a comparação foi feita através do teste t , seguindo procedimento descrito em Sokal e Rohlf (1981).

As médias referentes às taxas de crescimento larval, tempo de desenvolvimento larval e peso de pupas foram comparadas através de Análise de Variância de um Fator, seguindo os procedimentos descritos em Sokal e Rohlf (1981). Nesse caso a análise "a posteriori" foi realizada através do Teste de Comparação Múltipla, para comparações não planejadas, GT2, descrito nos autores mencionados anteriormente.

As comparações entre intensidade de uso e disponibilidade das plantas hospedeiras de larvas foram feitas através de testes do tipo "Goodness of Fit". Os

valores esperados foram calculados supondo-se, como hipótese nula, que se as fêmeas, ao oviporem, não fazem distinção entre as espécies de Passiflora, o número de ovos encontrado em cada uma das plantas hospedeiras deverá ser proporcional à disponibilidade dessas plantas. A disponibilidade de cada espécie de Passiflora foi estimada multiplicando-se o número médio de ramos com meristema "rápido" dessa espécie, encontrados por levantamento, pelo peso seco médio de folhas novas da mesma espécie.

III- RESULTADOS

1. AS ESPÉCIES DE PASSIFLORA ENCONTRADAS NA AREA

As espécies de Passiflora encontradas ao longo das trilhas foram P. capsularis L., P. suberosa L. e P. organensis Gardn, todas pertencentes ao subgênero Plectostemma, P. alata Dryander, P. amethystina Mikan, "sensu" Sacco (1980), P. edulis Sinus, P. miersii Mast. e P. sidaefolia M. Roemer, todas pertencentes ao subgênero Granadilla. P. capsularis e P. suberosa eram as duas espécies mais comuns na área e P. organensis e P. amethystina, embora frequentes, eram muito menos abundantes que as duas primeiras. P. miersii e P. sidaefolia estavam representadas por alguns poucos indivíduos, em geral grandes e ramificados. Em relação às outras duas espécies, P. alata e P. edulis, encontrou-se apenas um indivíduo, embora muito grande e ramificado, de cada uma.

2. DISTRIBUIÇÃO DE OVOS E LARVAS NO CAMPO

Na Area Principal foram encontrados, de abril de 1988 a abril de 1990, 154 ovos e 107 larvas de Heliconius erato phyllis em P. capsularis, P. organensis, P. sidaefolia e P. suberosa. A Tabela 1* mostra essas ocorrências de ovos e larvas separadas por planta hospedeira, estação do ano e fase de desenvolvimento. Quase metade (46,4%) dos ovos e larvas foram encontrados em P. suberosa, 23% em P. organensis, 18,8% em P. capsularis e 11,9% em P. sidaefolia.

* Observação: Todas as tabelas foram agrupadas a partir da página 41.

Na primavera 46,1% dos imaturos foram encontrados em *P. organensis*, 23,1% em *P. capsularis*, o mesmo percentual em *P. suberosa* e 7,6% em *P. sidaefolia*. No verão essas proporções foram respectivamente 28,8%, 26,1%, 32,4% e 12,6%. No outono foram 13,2%, 9,1%, 63,6% e 14,1%. E finalmente no inverno essas proporções foram 23,7%, 21,1%, 50,0% e 5,3%.

3. TAXAS DE SOBREVIVÊNCIA DE IMATUROS NO CAMPO

Os ovos e larvas de *H. erato* encontrados a partir de janeiro de 1989 foram acompanhados até desaparecerem da planta hospedeira. O número de mortes ocorridas entre os indivíduos acompanhados desde o estágio de ovo, nas quatro *Passiflora* spp. utilizadas pela borboleta, é mostrado na Tabela 2. A taxa de mortalidade total foi 83,54%. Nessa tabela também é mostrado o número esperado de mortes caso não houvesse diferenças entre plantas quanto à mortalidade de imaturos da borboleta. Esse número foi calculado multiplicando-se a mortalidade total pelo número de indivíduos acompanhados em cada espécie de planta. O resultado do teste de X^2 mostrou que não houve diferenças significativas entre espécies de plantas ($X^2_{(3)} = 0,7609$ ns).

O número de ovos que puderam ser acompanhados foi muito baixo, o que tornou inviável fazer comparações entre estações do ano. Para superar essa dificuldade a proporção de ovos encontrados em cada *Passiflora* spp. foi comparada com a proporção de larvas encontradas nas mesmas plantas. Caso a mortalidade fosse a mesma nas diferentes espécies plantas hospedeiras, essas duas distribuições não deveriam diferir entre si.

A Tabela 1, já vista acima, apresenta os dados necessários a essas comparações. A realização de um teste de independência através de uma tabela de contingência de três entradas mostrou que as distribuições de ovos, larvas de 1o. e 2o. estádios e larvas do 3o. ao 5o. estágio não

diferiram significativamente entre si, nem em relação às plantas ($G(s) = 8,6370ns$), nem em relação as estações do ano ($G(s) = 6,7517ns$, $0,1 < p < 0,5$). Em outras palavras não foi constatada mortalidade diferencial de imaturos entre plantas nem entre estações do ano. Esses dados, portanto, são coerentes com os dados obtidos por acompanhamento de imaturos no campo.

O único agente importante de mortalidade observado no presente estudo foi uma virose do tipo poliedrose nuclear. As larvas infectadas por esse tipo de vírus apresentam, na fase final do processo infeccioso, características que permitem sua identificação. A epiderme perde o brilho, a larva fica imóvel e tende a permanecer pendurada no substrato, presa pelas falsas pernas, até a sua morte. Durante o estudo, principalmente no verão e no outono, era frequente encontrar larvas de 4º e 5º estádios mortas ou morrendo sob a ação desse vírus. Cinco delas foram coletadas e levadas para o Laboratório de Patologia de Insetos do Departamento de Zoologia da Unicamp, onde o Dr. Carlos Fernando S. de Andrade identificou o agente patogênico.

A ação de insetos predadores não foi observada, exceto por uma ninfa de Hemiptera atacando uma larva de 3º estágio de uma outra espécie de Heliconiini (*Drvas iulia*). A presença de aranhas nas folhas apicais dos ramos das plantas hospedeiras não era rara, mas apenas uma vez observou-se uma delas atacando uma larva de 3º estágio de *H. e. phyllis*. O desaparecimento de ovos e larvas dos primeiros estádios das plantas sugere, entretanto, a ação de algum tipo de predador, provavelmente formigas.

4. COMPARAÇÃO ENTRE MERISTEMAS "RÁPIDO" E "LENTO"

Conforme foi mencionado na seção de Material e Métodos, foi constatada a existência de dois tipos de ramos em todas as espécies de *Passiflora* utilizadas pela borboleta na Serra

do Japi. Os nomes "rápido" e "lento" derivaram das taxas de crescimento desses ramos. A Tabela 3 mostra as taxas de crescimento dos ramos "rápido", em cm/dia, obtidas para as quatro espécies de Passiflora, usadas pelas larvas da borboleta, separadas por espécie e estações do ano. A Tabela 4 mostra o mesmo em relação aos ramos "lento".

Em virtude da variância muito alta existente nos dados foi necessário transformá-los, extraíndo-se a raiz quadrada dos mesmos. As médias transformadas, assim obtidas, foram comparadas através de análise de variância tri-fatorial. Todos os valores médios de taxas de crescimento usados daqui para a frente serão valores retrocalculados a partir das médias dos dados transformados.

O resultado dessa análise (Tabela 5) mostrou que não ocorreram interações entre tipo de meristema, estação do ano e espécie de Passiflora. As diferenças entre as taxas de crescimento dos dois tipos de meristema foram estatisticamente significativas ($F_{(1,341)} = 122,85$; $p = 0,0001$). A comparação "a posteriori" dessas taxas médias (Tabela 6A) mostrou que os meristemas "rápido" (0,45 cm/dia) cresciam mais rapidamente que os meristemas "lento" (0,05 cm/dia).

Uma segunda característica que distinguiu os ramos com meristema "rápido" dos ramos com meristema "lento" foi a quantidade de biomassa de folhas novas. Para realizar a comparação entre os pesos secos médios de folhas novas dos dois tipos de ramos foram obtidas as seguintes retas de regressão que permitiram a estimativa do peso seco das folhas novas cujas nervuras centrais foram medidas no campo:

- 1) P. capsularis: $y = 1,510917 + 0,639179x$, $r = 0,9341$;
- 2) P. organensis: $y = 0,847412 + 0,772877x$, $r = 0,9210$;
- 3) P. sidaefolia: $y = 1,116694 + 0,454425x$, $r = 0,7066$;
- 4) P. suberosa: $y = 1,368061 + 0,294967x$.

O peso seco de folhas novas de cada ramo individual foi obtido somando-se as estimativas de peso seco de suas folhas

novas individuais, obtidas através das retas de regressão mencionadas acima. Nas Tabelas 7.1 a 7.4 são apresentados os pesos secos (em mg) de folhas novas, por ramo com meristemas "rápido" amostrado, nas quatro estações do ano, para cada uma das quatro plantas hospedeiras. Os pesos de folhas novas obtidos para os ramos com meristema "lento" são mostrados nas Tabelas 8.1 a 8.4.

A variância muito alta, da mesma forma que no caso das taxas de crescimento, tornou conveniente transformar os dados em logaritmos naturais dos pesos secos de folhas novas. Da mesma forma que no caso das taxas de crescimento, a partir daqui todos as médias de peso seco de folhas novas serão expressas em valores retrocalculados a partir dos dados transformados.

O resultado da análise de variância trifatorial (Tabela 9) mostrou que não houve interação entre tipo de meristema, estação do ano e espécie de planta hospedeira e que houve diferenças entre os pesos secos de folhas novas dos dois tipos de ramos ($F_{(1,401)} = 188,76$, $p = 0,0001$). A comparação "a posteriori" (Tabela 10A) mostrou que o peso seco médio das folhas novas dos ramos do tipo "rápido" (30,02 mg) foi maior que o peso seco médio dos ramos do tipo "lento" (4,65 mg).

Dos 142 ovos encontrados a partir de janeiro de 1989, 137 estavam em ramos com meristemas "rápido". Isso sugeriu que os ramos com meristema "rápido", e livres de desova, são o recurso adequado para oviposição e que somente situações de estresse levam a borboleta a aceitar ovipor em ramos com meristema "lento", ramos sem meristema ou em ramos já ocupados por ovo ou larva.

A Tabela 11 mostra o número médio de ramos com meristema apical "rápido" e "lento", encontrados por levantamento, nas quatro estações do ano, na Area Principal. A comparação entre as abundâncias dos dois tipos de meristema com a frequência com que foram usados para

oviposição evidencia que a taxa de utilização dos meristemas "rápido" foi obviamente muito mais alta. De um total de 116 ovos encontrados, no verão e outono somados, a partir de janeiro de 1989, 111 estavam em meristemas "rápido" (95,7%), enquanto no verão 44%, e no outono 60%, dos ramos apresentavam esse tipo de meristema.

Observações de campo mostraram que, durante o verão, o intervalo de tempo entre a desova e a eclosão é de cerca de três dias. Após a eclosão, a larva dirige-se à gavinha de uma das primeiras folhas do ramo, onde começa a se alimentar. Ao iniciar o segundo estágio, em média um dia e meio depois, a larva passa para a primeira folha e, normalmente, só no início do terceiro estágio, após mais dois dias e meio aproximadamente, começa a comer no meristema apical do ramo, cuja destruição interromperá o crescimento do mesmo. Esses dados mostram que o ramo continua crescendo por aproximadamente uma semana após a desova.

Considerando-se as taxas médias de crescimento estimadas para os ramos "rápido" durante o verão (Tabela 3), observa-se que um ramo médio de *P. capsularis* cresceria, nessa época, entre a desova e a destruição de seu meristema apical, 4,83 cm, um ramo de *P. organensis* cresceria, nas mesmas condições, 6,51 cm, um de *P. sidaefolia* cresceria 7,14 cm e um ramo de *P. suberosa* cresceria 5.32 cm.

O significado desses valores pode ser avaliado observando-se a Tabela 12. Essa tabela foi obtida através de medidas, efetuadas no verão, do comprimento dos três primeiros internós, a partir do ápice, de ramos das quatro plantas usadas pela borboleta para oviposição. A distância média entre o meristema apical "rápido" e a segunda folha é de 3.1 cm no caso de *P. capsularis*, de 4,1 cm em *P. organensis*, de 2.9 cm em *P. sidaefolia* e 8,7 cm no caso de *P. suberosa*. No caso desta última planta deve-se acrescentar que geralmente as duas primeiras folhas são grandes e o

ápice do caule, tal como em P. organensis é bastante tenro, podendo ser comido pela larva.

Deve-se acrescentar que no caso de P. sidaefolia a terceira folha nova está em média a 5,9 cm do meristema e no de P. organensis a terceira folha nova está em média a 7,9 cm do meristema, ou seja, em apenas mais um dia já estará surgindo mais uma folha no ramo. Considerando-se que alimentar-se de folhas novas é crítico para as larvas até o terceiro estágio e que uma larva consome, nesse intervalo de tempo, em torno de 2 a três folhas pequenas, pode-se concluir que a escolha dos ramos com meristema rápido tende a garantir a sobrevivência da larva, pois a partir do terceiro estágio a larva consegue usar folhas progressivamente mais velhas e, nos dois últimos estádios, quando as necessidades alimentares das larvas são muito grandes elas, conseguem comer, inclusive, folhas velhas.

5. VARIAÇÕES SAZONAIS NA DISPONIBILIDADE DE ALIMENTO LARVAL

A análise de variância apresentada na Tabela 5 mostra que as taxas de crescimento dos ramos das quatro espécies de Passiflora usadas pela borboleta variaram entre estações do ano ($F_{(3,341)} = 10,01$; $p = 0,0001$). A análise "a posteriori" (Tabela 6B) mostrou que a maior taxa de crescimento das espécies de Passiflora ocorreu no verão (0,36 cm/dia), a segunda maior média ocorreu na primavera (0,28 cm/dia), a terceira no inverno (0,21 cm/dia) e a menor no outono (0,11 cm/dia).

A Tabela 9 mostra que também foram encontradas diferenças significativas ($F_{(3,401)} = 4,75$; $p = 0,0029$), entre estações do ano, quanto ao peso seco médio de folhas novas dos ramos amostrados. A análise "a posteriori" (Tabela 10B) mostrou que a biomassa média de folhas novas foi maior na primavera (24,0 mg) do que nas outras estações. Os valores

obtidos para o verão (15,12 mg), outono (14,10 mg) e inverno (12,82 mg) não diferiram significativamente entre si.

6. VARIAÇÃO ENTRE ESPÉCIES DE PASSIFLORA

As taxas de crescimento médio por dia dos ramos também variaram entre espécies ($F_{(3,341)} = 21,76$; $p = 0,0001$), conforme mostra a Tabela 5. Na Tabela 6C é apresentado o resultado da análise "a posteriori". Esse resultado mostra que a maior taxa de crescimento de ramos foi observada em P. sidaefolia (0,47 cm/dia), sendo seguida de P. organensis (0,39 cm/dia), P. suberosa (0,25 cm/dia) e P. capsularis (0,12 cm/dia).

Os pesos secos médios de folhas novas dos ramos amostrados também apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre si ($F_{(3,401)} = 4,75$; $p = 0,0001$), conforme é mostrado na Tabela 9. A análise "a posteriori" (Tabela 10.C) mostrou que a média mais alta foi obtida em P. sidaefolia (36,86 mg) e a mais baixa em P. capsularis (9,61 mg). Em segundo lugar, não diferindo estatisticamente entre si vieram as médias obtidas para P. organensis (16,76 mg) e P. suberosa (15,55 mg). Todos os valores mencionados no parágrafo anterior e nesse são retrocalculados.

7. UTILIZAÇÃO SELETIVA DE ESPÉCIES DE PASSIFLORA

Como a taxa de mortalidade de imaturos da borboleta não diferiu entre espécies de Passiflora tornou-se válido utilizar todas as ocorrências de imaturos, e não apenas os ovos, para quantificar a frequência com que cada espécie de planta foi escolhida para oviposição. As conclusões tiradas no item 4 da presente seção, por outro lado, evidenciaram que foram os ramos com meristema "rápido" o recurso adequado para oviposição. Em consequência disso foram feitas comparações entre a proporção de imaturos encontrados nas diferentes plantas (Tabela 1) e a disponibilidade de peso

seco de folhas novas de ramos com meristema "rápido" de cada espécie de Passiflora em cada estação do ano.

A disponibilidade de peso seco de folhas novas de cada uma das espécies de planta hospedeira foi calculada multiplicando-se o número médio por levantamento de ramos com meristema rápido (Tabela 11), pelo peso seco médio de folhas novas por ramo de cada espécie de Passiflora (Tabela 7). O uso de testes do tipo "Goodness of Fit" (Sokal e Rohlf 1981), por sua vez, produziu os resultados mostrados na Tabela 13, onde é mostrada a disponibilidade de folhas novas das quatro espécies de Passiflora, em mg de peso seco, o número esperado de ovos e larvas, caso a utilização de cada planta fosse proporcional à sua disponibilidade para a borboleta e o número observado de ovos e larvas, obtido a partir da Tabela 1.

A disponibilidade de biomassa de folhas novas das quatro espécies de Passiflora, usadas por Heliconius erato, atingiram o mínimo no outono. Nessa estação do ano o recurso larval mais abundante para a borboleta foi P. suberosa (666,7 mg), seguida de P. capsularis (516,1 mg), P. sidaefolia (152,1 mg) e P. organensis (140,7 mg). P. capsularis (3007,7 mg) e P. sidaefolia (879,4 mg) atingiram a disponibilidade máxima na primavera, enquanto P. organensis (388,2 mg) e P. suberosa (1499,3 mg) alcançaram a disponibilidade máxima o verão.

A maior variação relativa ocorreu com a biomassa de folhas novas de P. capsularis e P. sidaefolia (5,8 vezes) e a menor com a de P. suberosa (2,3 vezes). A variação relativa da disponibilidade de folhas novas de P. organensis foi muito próxima à de P. suberosa (2,8 vezes).

A Tabela 13 mostra, ainda, que na primavera P. capsularis, P. organensis, P. sidaefolia e P. suberosa representaram respectivamente 53,6%, 5,1%, 15,7% e 25,6% das 5609,7 mg de peso seco de folhas novas disponíveis para oviposição, enquanto as percentagens de uso observadas foram

respectivamente 23,1%, 46,1%, 7,7% e 23,1%. *P. organensis* foi a a única planta em que a borboleta ovipôs mais frequentemente que o esperado. O valor de $X^2_{(3)}$ para a primavera foi 42,942** ($p < 0,01$). A soma dos valores de X^2 das três outras plantas juntas não atingiu a metade desse valor, o que significa que não houve diferenças significativas quanto a intensidade relativa de uso dessas plantas pela borboleta.

No verão o valor do $X^2_{(3)}$ obtido foi 42,644** ($p < 0,01$). Mais uma vez o valor de X^2 obtido para *P. organensis* foi muito maior que o das outras três espécies. A comparação por meio de X^2 entre as outras três espécies mostrou que *P. sidaefolia* foi proporcionalmente mais usada que as outras duas espécies ($X^2_{(2)} = 11,600$ **, $p < 0,01$). A comparação entre esta espécie e *P. organensis* mostrou, por sua vez, que no verão não houve diferenças entre elas quanto à intensidade de uso ($X^2_{(1)} = 0,953$ ns). Os valores de X^2 obtidos para *P. capsularis* e *P. suberosa* mostraram que não houve diferenças entre elas nessa época do ano.

No outono, os desvios do esperado resultaram em um $X^2_{(3)}$ igual a 29,228** ($p < 0,001$). *P. capsularis* como sempre foi menos utilizada do que o esperado, conforme pode ser deduzido do valor da parcela de X^2 referente a esta espécie (18,941). A comparação entre as outras três espécies de planta hospedeira revelou que elas foram mais usadas pela borboleta que o esperado e não diferiram entre si ($X^2_{(2)} = 0,010$ ns).

No inverno também foram encontradas diferenças significativas entre o uso das plantas e suas disponibilidades ($X^2_{(3)} = 32,286$ **, $p < 0,01$). *P. organensis*, nessa estação, voltou a ser o recurso preferido para oviposição, conforme pode ser observado pelo valor da parcela de X^2 referente a essa planta (19,517). A comparação entre as outras três espécies revelou que *P. suberosa* foi mais intensamente procurada que as outras duas plantas

($X^2_{(2)} = 14,187^{**}$, $p < 0,01$). A comparação entre *P. organensis* e *P. suberosa*, por sua vez mostrou que a primeira foi mais intensamente usada que a segunda. A comparação entre *P. sidaefolia* e *P. capsularis* mostrou que essas duas plantas não diferiram entre si quanto à intensidade de uso pela borboleta ($X^2_{(1)} = 0,133_{ns}$).

A comparação, entre estações, das razões uso/disponibilidade (número de imaturos da borboleta encontrados dividido pelo peso seco médio de folhas novas, por levantamento), considerando-se todo o conjunto de plantas hospedeiras, mostrou que houve diferenças quanto à intensidade de uso dessas plantas, entre estações do ano ($X^2_{(3)} = 327,996^{**}$, $p < < 0,01$). A intensidade de uso dessas plantas foi maior que o esperado no verão e no outono e a comparação, entre essas duas estações, mostrou que no outono as plantas foram mais intensamente usadas que no verão ($X^2_{(1)} = 28,449^{**}$, $p < < 0,01$). A comparação entre inverno e primavera, quando as plantas foram menos usadas que o esperado, revelou que no inverno as plantas hospedeiras foram mais intensamente usadas que na primavera ($X^2_{(1)} = 23,395^{**}$, $p < < 0,01$).

8. ADEQUABILIDADE DO ALIMENTO LARVAL

A Tabela 14 resume os dados obtidos para as cinco espécies de *Passiflora* que não se mostraram totalmente letais para as larvas. Nela são mostrados os valores do peso da pupa, tempo de desenvolvimento e a taxa de crescimento da larva. Os asteriscos na coluna Viabilidade (V) indicam que se formou um adulto viável e o sinal + indica a ocorrência de morte do imaturo.

As lagartas às quais foram oferecidas gavinhas de *P. alata*, *P. amethystina* e *P. miersii* morreram todas, geralmente antes de atingir o segundo estágio. Os pesos médios das pupas obtidas das lagartas alimentadas com as

outras cinco espécies (P. capsularis, P. organensis, P. suberosa, P. edulis e P. sidaefolia) foram respectivamente 435,3 mg, 439,0 mg, 379,6 mg, 393,8 mg e 259,5 mg.

A comparação entre essas médias mostrou que existem diferenças significativas entre essas médias ($F_{(4,51)} = 25,4115^{**}$, $p < 0,01$). A comparação "a posteriori" dessas médias mostrou que as pupas produzidas por larvas alimentadas com P. capsularis e P. organensis não diferiram entre si e apresentaram médias maiores que a das outras três plantas. Estas puderam ser colocadas em ordem decrescente da seguinte maneira: P. edulis, P. suberosa e P. sidaefolia.

Os tempos médios de desenvolvimento das larvas foram, listados na mesma ordem que os pesos de pupas, 13,8, 12,7, 14,4, 15,5 e 16,7 dias respectivamente. Essas médias também diferiram entre plantas hospedeiras ($F_{(4,54)} = 12,251^{**}$, $p < 0,01$). A comparação "a posteriori" permitiu ordenar essas médias em ordem crescente: P. organensis, P. capsularis, P. suberosa, P. edulis e P. sidaefolia.

A mesma comparação entre as taxas de crescimento também revelou diferenças significativas entre as médias ($F_{(4,51)} = 15,033^{**}$, $p < 0,01$). As taxas médias de crescimento dessas cinco plantas, na mesma ordem em que foram apresentadas nos parágrafos precedentes, foram respectivamente as seguintes: 1,0249, 1,0932, 0,9311, 0,8641 e 0,7505. A análise "a posteriori" dessas taxas médias de crescimento mostrou que a maior foi a de P. organensis seguida de, em ordem decrescente, P. capsularis, P. suberosa, P. edulis e P. sidaefolia.

A proporção de adultos viáveis obtidos variou nas diferentes dietas ($X^2_{(4)} = 24,168^{**}$, $p < 0,01$). A menor proporção de adultos viáveis foi encontrada em P. sidaefolia (21,05%) e em seguida em P. capsularis (47,37%). As percentagens obtidas para as outras três plantas foram bem maiores e não diferiram significativamente entre si. As larvas alimentadas com P. edulis produziram 76,92% de

adultos viáveis, aquelas alimentadas com *P. organensis* 81,25% e as que se alimentaram com *P. suberosa* 87,5%.

9. RESULTADOS OBTIDOS NA ÁREA COMPARATIVA

Como em fevereiro de 1988 a Area Principal havia sido considerada satisfatória e a densidade de plantas parecia declinar com o início da subida da serra, não se insistiu na procura de novas áreas e a coleta de dados no campo foi iniciada. Entretanto, posteriormente, investigando-se mais um trecho da primeira trilha, encontrou-se um panorama totalmente diverso do da Area Principal e de qualquer área percorrida anteriormente no início desse trabalho.

Ao longo de um trecho de cerca de dois quilômetros, encontrou-se uma grande população de *P. capsularis* composta de indivíduos de grande tamanho e extremamente ramificados, ao contrário do que ocorria na Area Principal. Além disso as outras espécies de *Passiflora* eram raras nesta parte da serra. Considerou-se este contraste extremamente interessante e os primeiros quatrocentos e vinte metros foram agregados à área estudada.

Na Area Comparativa foram encontrados, de março de 1989 a abril de 1990, 49 ovos e larvas de *H. erato* nas mesmas 4 espécies de *Passiflora* mencionadas para a Area Principal. A Tabela 15 mostra a distribuição desses ovos e larvas entre plantas hospedeiras e estações do ano. A mortalidade de imaturos nas diferentes plantas hospedeiras foi comparada da mesma forma que na Area Principal.

A realização do teste de independência, através de tabela de contingência, mostrou que a taxa de mortalidade de imaturos da borboleta não variou entre espécies de plantas hospedeiras tanto no verão ($G(\epsilon) = 9,189ns$), quanto no outono ($G(\epsilon) = 1,857ns$). Essas comparações não foram feitas para inverno e primavera em virtude da escassez de dados nessas duas estações do ano. A comparação entre as duas áreas

estudadas, usando o mesmo procedimento utilizado para comparações entre plantas, mostrou que não houve diferenças entre elas quanto à mortalidade de imaturos ($X^2_{(2)} = 0,208ns$).

A Tabela 16 mostra o número médio de ramos com meristema de crescimento rápido obtidos, por levantamento, por planta e época, na Area Comparativa. Os resultados encontrados nesta tabela dão uma boa idéia da diferença entre as duas áreas. No verão foram encontrados em média 74,7 ramos com meristema de crescimento rápido de *P. capsularis* a cada 200 m de levantamento. Para comparação, multiplicando-se esse valor por 9, já que na área principal em cada levantamento eram examinados 1800 m, obtêm-se 672,3 ramos por levantamento, um número muito maior que o obtido na Area Principal.

A comparação da taxa de crescimento dos ramos de *P. capsularis* com meristema "rápido" dessa área com a do mesmo tipo de ramo, na área principal, é mostrada na Tabela 17. A média geral de crescimento por dia dos ramos "rápido" dessa espécie na Area Principal foi de 0,12 cm/dia (Tabela 3.1), enquanto os da Area Comparativa cresceram em média 0,71 cm/dia. A comparação entre essas taxas de médias de crescimento de *P. capsularis* mostrou que essa planta crescia mais depressa na Area Comparativa do que na Area Principal ($t_{(107)} = 4,353$, $p < 0,01$).

O peso seco médio de folhas novas de *P. capsularis* na Area comparativa foi de 24,29 mg/ramo (Tabela 18) e na Area Principal 21,33 mg/ramo (Tabela 7.1). A comparação entre esse pesos médios, através do teste t, mostrou que não houve diferenças estatisticamente significativas entre eles ($t_{(118)} = 0,640ns$). As médias sazonais de peso seco de folhas novas de *P. capsularis* na Area Comparativa foram as seguintes em mg/ramo: Verão = 34,81; Outono = 25,03; Inverno = 14,73 e Primavera = 21,76 (Tabela 18). A comparação entre essas médias também não revelou diferenças significativas entre elas ($F_{(3,42)} = 1,075ns$).

Na Tabela 19 são apresentados os valores da disponibilidade média de peso seco de folhas novas, por levantamento, em cada estação do ano, para cada espécie de planta hospedeira na Area Comparativa. Como para *P. capsularis* o peso seco médio de folhas novas por ramo não variou entre estações usou-se a média anual para calcular a disponibilidade total de biomassa por levantamento, calculada da mesma forma que para a Area Principal.

Como não foram feitas estimativas de biomassa de folhas novas para as outras três espécies de *Passiflora* na Area Comparativa, foram utilizados, para estimar sua disponibilidade na área, os valores médios de peso seco de folhas novas por ramo obtidos na Area Principal. Ao contrário do que ocorreu na Area Principal, *P. organensis* atingiu a disponibilidade máxima de peso seco de folhas novas no outono (53,6 mg/levantamento). Essa diferença talvez reflita a escassez dessa espécie na área e o encontro, em uma das unidades amostrais do outono, de um grande indivíduo dessa planta.

A distribuição de ovos e larvas observada nas quatro espécies de *Passiflora* que ocorrem na Area Comparativa, durante o verão (tabela 15), diferiu do esperado caso essa distribuição fosse proporcional à disponibilidade de biomassa de folhas novas dessas plantas ($X^2_{(3)} = 9,114^*$). O exame das parcelas do X^2 mostrou que o único desvio efetivamente forte foi o registrado para *P. organensis* (8,1) que, portanto, foi a planta cujo uso relativo pelas fêmeas foi mais intenso, da mesma forma que na Area Principal. No outono não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre plantas em relação a razão entre uso e disponibilidade ($X^2_{(3)} = 3,166ns$). Não foram feitas comparações entre plantas nas outras estações porque o número de ovos e larvas encontrado nelas foi muito baixo.

Da mesma forma, o baixo número de ovos e larvas encontrado na Area Comparativa, no inverno e na primavera,

impossibilitou a comparação da razão uso/disponibilidade entre todas as estações, mas a comparação entre verão e outono mostrou que nessa última estação as plantas foram mais intensamente utilizadas que no verão ($X^2_{(1)} = 12,187^{**}$, $p < 0,01$).

Por outro lado, comparando-se a intensidade de uso de *P. capsularis* nas duas áreas estudadas, verificou-se que no verão, na Area Principal, foram encontrados 29 imaturos para uma disponibilidade média de 1285,5 mg de peso seco de folhas novas, por levantamento, enquanto na Area Comparativa foram encontrados 21 imaturos em uma disponibilidade média de 1814,5 mg de peso seco de folhas novas, por levantamento. Essas diferenças entre as duas áreas ($X^2_{(1)} = 5,663^*$) foram significativas. No outono foram encontrados, na Area Principal, 9 imaturos da borboleta em 516,1 mg de peso seco de folhas novas dessa espécie e, na Area Comparativa, 15 imaturos em 395,9 mg de peso seco de folhas novas dessa mesma espécie. Esses resultados mostram que, nessa época, *P. capsularis* foi utilizada com igual intensidade nas duas áreas ($X^2_{(1)} = 3,600_{ns}$).

Finalmente comparando a intensidade de uso das duas áreas em relação à disponibilidade de recursos, verificou-se que, no verão, foram encontrados 111 imaturos de *H. erato* para uma disponibilidade de 3401,1 mg de peso seco de folhas novas, por levantamento, na Area Principal e 24 imaturos para 2145,1 mg na Area Comparativa. Esses dados mostram que nessa estação os recursos foram mais intensamente usados na Area Principal que na Area Comparativa ($X^2_{(1)} = 24,839^{**}$). No outono também foi constatado que as plantas hospedeiras de larvas foram mais intensamente usadas na Area Principal que na Area Comparativa ($X^2_{(1)} = 8,005^{**}$), sendo encontrados, na Area Principal, 99 imaturos da borboleta para 1475,6 mg de peso seco de folhas novas, por levantamento, e na Area Comparativa, em contrapartida, 17 imaturos para 525,3 mg.

TABELA 1: Número de ovos e larvas encontrados na Área Principal, de abril de 1988 a abril de 1990, distribuídos por planta hospedeira e estação do ano. O (ovos), I/II (larvas de 1o. e 2o. estágio) e III/V (larvas do 3o. ao 5o. estágio). CAPS (*P. capsularis*), ORGA (*P. organensis*), SIDA (*P. sidaefolia*) e SUBE (*P. suberosa*)

ESTACAO	ESTAGIO DE DESENVOLVIMENTO	CAPS	ORGA	SIDA	SUBE	TOTAL
PRIMAVERA	O	2	6	1	2	11
	I/II	1	0	0	0	1
	III/V	0	0	0	1	1
	TOTAL	3	6	1	3	13
VERAO	O	19	14	10	16	59
	I/II	8	8	3	13	32
	III/V	2	10	1	7	20
	TOTAL	29	32	14	36	111
OUTONO	O	5	8	10	34	57
	I/II	2	4	3	14	23
	III/V	2	1	1	15	19
	TOTAL	9	13	14	63	99
INVERNO	O	6	5	2	14	27
	I/II	0	3	0	4	7
	III/V	2	1	0	1	4
	TOTAL	8	9	2	19	38
TOTAL GERAL		49	60	31	121	261

TABELA 2: Taxa de mortalidade de imaturos de *H. erato phyllis* na Area Principal, acompanhados desde a fase de ovo, nas diferentes espécies de plantas hospedeiras e a mortalidade esperada caso ela fosse a mesma nas diferentes plantas hospedeiras, ou seja fosse proporcional ao número de ovos encontrado em cada espécie de *Passiflora* ($X^2_{(3)} = 0,761ns$).

PLANTAS HOSPEDEIRAS	INDIVIDUOS ACOMPANHADOS	NUMERO DE MORTOS	%	MORTOS ESPERADOS
P. CAPSULARIS	21	18	85,71	17,54
P. ORGANENSIS	18	16	88,89	15,04
P. SIDAEOFOLIA	9	8	88,89	7,52
P. SUBEROSA	31	24	77,42	25,90
TOTAL	79	66	83,54	66,00

TABELA 3.1: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. capsularis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,06	0,27	0,00	0,21
	0,22	0,17	0,10	0,54
	0,05	0,20	0,05	0,00
	0,45	0,10	0,21	0,75
	1,18	0,00	0,50	0,38
	0,10		0,02	0,58
	1,22		0,02	0,04
	0,06		0,10	0,75
	0,56		0,01	0,23
	1,18		0,15	0,42
	1,12		0,13	0,12
	0,94		0,56	0,08
	1,94		0,28	0,08
	0,06		0,19	1,23
	0,50		0,50	0,78
	0,54		0,11	0,36
	0,06		0,26	0,05
	0,22		0,30	1,00
	1,15		0,47	0,35
			0,13	0,22
M	0,61	0,15	0,20	0,41
s	0,56	0,10	0,18	0,35
n	19	5	20	20
MR	0,48	0,12	0,16	0,32
L ₁	0,76	0,35	0,25	0,50
L ₂	0,25	0,01	0,09	0,19

TABELA 3.2: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. organensis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,00	0,00	0,15	0,04
	0,69	0,40	0,00	0,04
	0,58	0,20	0,33	0,21
	1,29	0,95	0,13	1,21
	1,08	0,40	0,75	1,00
	0,92	0,45	0,50	0,78
	0,50	0,29	0,53	0,11
	0,44	0,13	1,00	1,17
	1,39	0,09	0,91	0,72
	0,69	0,25	0,59	1,89
	0,75	0,56	0,59	1,30
	1,10	0,23	0,59	0,10
	0,25		0,99	
	1,03		0,87	
	1,00			
	1,63			
	0,13			
	2,32			
	1,95			
	0,88			
	2,11			
M	0,99	0,33	0,57	0,71
s	0,63	0,25	0,32	0,61
n	21	12	14	12
MR	0,86	0,27	0,49	0,55
L ₁	1,20	0,46	0,75	1,01
L ₂	0,59	0,13	0,29	0,23

TABELA 3.3: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. sidaefolia*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	1,50	0,90	0,80	0,04
	1,87	1,60	0,00	0,04
	1,27	2,50	0,60	0,07
	0,25	0,03	0,85	0,25
	0,50	0,63	0,00	0,87
	0,25		0,70	4,50
	0,75		0,90	2,58
	1,10		0,45	0,17
	2,06		0,21	0,17
	1,90		0,29	
			0,69	
			1,06	
			4,81	
			0,03	
			3,28	
			1,94	
			2,00	
			2,00	
			1,88	
			0,65	
			1,93	
M	1,15	1,13	1,19	0,97
s	0,69	0,95	1,19	1,56
n	10	5	21	9
MR	1,04	0,90	0,90	0,55
L ₁	1,63	2,59	1,33	1,61
L ₂	0,58	0,09	0,42	0,04

TABELA 3.4: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. suberosa*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	1,50	0,00	1,19	0,58
	1,35	0,80	0,44	0,35
	0,11	0,35	0,47	0,00
	0,73	0,05	0,91	0,07
	0,23	0,00	0,76	0,50
	1,08	0,43	0,09	0,00
	0,85	0,28	0,80	0,75
	0,05		0,00	0,62
	0,89		0,00	0,92
	0,03		0,00	0,02
	0,00			0,77
	1,13			0,77
	1,56			0,33
	0,81			1,94
	0,04			0,70
	0,19			0,25
	0,94			
	0,94			
	0,41			
	0,40			
	0,00			
	0,44			
	0,69			
	0,88			
	2,79			
	1,50			
	0,78			
M	0,75	0,27	0,47	0,54
s	0,64	0,29	0,44	0,48
n	27	7	10	16
MR	0,58	0,17	0,30	0,40
L ₁	0,85	0,53	0,74	0,69
L ₂	0,36	0,01	0,06	0,04

TABELA 4.1: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. capsularis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,01	0,00	0,05	0,00
	0,00	0,02	0,00	0,00
	0,08	0,00	0,02	0,01
	0,08	0,00	0,00	0,00
	0,03	0,00	0,00	0,12
	0,05	0,00	0,06	0,12
	0,00	0,07	0,09	0,11
	0,13	0,00	0,18	0,03
	0,05	0,00	0,05	0,45
	0,05	0,00		0,50
	0,15	0,00		
	0,10	0,00		
	0,00	0,00		
	0,00	0,00		
	0,02	0,00		
	0,00	0,03		
	0,76	0,30		
	0,00			
	0,50			
	0,00			
	0,00			
	0,03			
	0,00			
	0,02			
	0,13			
	0,06			
M	0,09	0,03	0,05	0,13
s	0,17	0,08	0,06	0,19
n	26	16	9	10
MR	0,04	0,00	0,03	0,07
L ₁	0,08	0,02	0,08	0,21
L ₂	0,01	0,00	0,00	0,01

TABELA 4.2: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. organensis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	1,05	0,28	0,00	0,01
	0,04	0,60	0,00	0,50
	0,33	0,15	0,00	0,36
		0,05	0,00	
		0,06	0,13	
		0,00	0,00	
		0,00	0,42	
		0,00	0,00	
			0,04	
			0,24	
M	0,47	0,14	0,08	0,29
s	0,52	0,21	0,14	0,25
n	3	8	10	3
MR	0,36	0,07	0,03	0,21
L ₁	2,64	0,26	0,12	1,65
L ₂	0,18	0,00	0,00	0,13

TABELA 4.3: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. sidaefolia*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,00	0,20	0,00	0,15
	0,06		0,08	0,00
			0,00	0,00
				0,17
				0,04
				0,11
M	0,03	0,20	0,03	0,08
s	0,04	-	0,05	0,08
n	2	1	3	6
MR	0,01	0,20	0,01	0,05
L ₁	?	-	?	0,17
L ₂	?	-	?	0,00

TABELA 4.4: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. suberosa*, amostrados na Área Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,10	0,40	0,07	0,17
	0,58	0,03	0,19	0,00
	0,04	0,00	0,20	
	0,15	0,00	0,05	
	0,65	0,00	0,00	
	0,46	0,00	0,00	
	0,15		0,04	
	0,33		0,00	
	0,16		0,02	
	0,00			
	0,08			
	0,00			
	0,00			
	0,00			
M	0,19	0,07	0,06	0,09
s	0,22	0,16	0,08	0,12
n	14	6	9	2
MR	0,12	0,02	0,04	0,04
L ₁	0,25	0,15	0,10	?
L ₂	0,03	0,02	0,00	?

TABELA 5: Análise de Variância para três fatores (estação do ano, espécie de planta e tipo de ramo), com replicações e desbalanceada, comparando as taxas médias de crescimento dos ramos das quatro espécies de *Passiflora* usadas por H. *erato* na Serra do Japi. Os dados utilizados estão listados na Tabela 3 e foram transformados para raiz quadrada dos mesmos.

Variável Dependente: (Taxa de crescimento)^{0,5} = Y

Fonte	GL	Soma de Quadrados	Média Quadrada	F	Pr>F
Modelo	22	24,49735	1,11352	10,91	0,0001
Erro	329	33,59112	0,10210		
Total Corrigido	351	58,08848			
	R ²	C.V.	Raiz MSE	Y Médio	
	0,42173	63,17425	0,31953	0,50579	

Fonte	GL	SQ tipo I	Média Quadrada	F	Pr>F
Estação	3	3,06734	1,02245	10,01	0,0001
Planta	3	6,66463	2,22154	21,76	0,0001
Meristema	1	12,54296	12,54296	122,85	0,0001
Estaç.*Merist.	3	0,26098	0,08699	0,85	0,4663
Estaç.*Planta	9	1,48557	0,16506	1,62	0,1092
Planta*Merist.	3	0,47588	0,15863	1,55	0,2005

TABELA 6: Análise "a posteriori" (Teste de comparação múltipla de Ryan-Einot-Gabriel-Welsch) das médias das raízes quadradas das taxas de crescimento dos ramos das espécies de Passiflora usadas por H. erato na Serra do Japi. Médias precedidas da mesma letra não diferem significativamente.

=====
 A) Comparação entre tipos de meristema

	Média	Média Retrocalculada	Nº. de Observações	Meristema
A	0,67	0,45	224	rápido
B	0,22	0,05	128	lento

B) Comparação entre estações do ano

	Média	Média Retrocalculada	Nº. de Observações	Estação
A	0,60	0,36	121	verão
A B	0,53	0,28	77	primavera
B	0,47	0,21	94	inverno
C	0,34	0,11	60	outono

C) Comparação entre espécies de Passiflora

	Média	Média Retrocalculada	Nº. de Observações	<u>Passiflora</u>
A	0,69	0,47	54	<u>sidaefolia</u>
A	0,62	0,39	83	<u>organensis</u>
B	0,50	0,25	90	<u>suberosa</u>
C	0,35	0,12	125	<u>capsularis</u>

=====

TABELA 7.1: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. capsularis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	53,49	33,60	0,00	101,80
	23,66	42,11	18,36	6,80
	44,47	55,39	9,94	13,92
	23,66	39,35	15,06	5,43
	49,83	59,37	115,51	30,28
	23,66	0,00	5,51	36,15
	63,91	9,94	30,00	12,93
	11,82	32,59	7,51	25,74
	77,66	21,91		8,27
	45,09	13,67		22,78
	54,19	33,60		22,57
	16,07	38,27		18,98
	20,58	27,91		42,90
	18,98	76,62		20,35
	35,35	0,00		6,13
	57,63	39,03		12,84
	54,21	71,72		21,20
	20,58	49,53		32,35
	26,36	44,27		9,94
	8,27	23,33		12,84
	29,71			8,27
	49,45			19,65
M	36,76	35,61	24,86	22,37
s	18,99	21,00	36,57	20,48
n	22	20	8	22
MR	31,66	24,68	11,87	17,18
L ₁	41,14	43,39	37,48	23,55
L ₂	24,36	14,04	3,76	12,54

TABELA 7.2: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. organensis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L1 e L2 (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	9,31	13,16	39,39	6,51
	18,40	42,05	24,37	7,85
	16,69	115,26	26,92	14,70
	41,69	8,08	23,63	20,29
	7,47	10,76	132,91	3,76
	100,23	22,81	50,98	25,67
	34,05	31,43	41,15	25,16
	23,41	15,92	88,54	54,55
	46,30	2,68	43,37	8,04
	82,80	2,25	81,58	48,67
	14,21	87,62	18,69	14,85
	122,04	22,43	12,77	30,26
	110,36	7,57	37,33	16,90
	27,78	62,45	22,60	33,05
		9,50	34,13	19,84
		5,59	44,95	5,68
		14,64	19,49	29,72
		57,64	15,08	
		12,48	55,73	
		84,30		
		3,15		
		28,07		
		23,14		
		89,57		
		66,43		
		88,47		
		50,01		
		20,57		
M	46,77	35,64	42,82	21,50
s	39,88	32,88	30,03	14,60
n	14	28	19	17
MR	32,46	21,43	35,41	16,78
L1	55,04	33,20	47,70	24,94
L2	19,14	13,84	26,29	11,28

TABELA 7.3: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. sidaefolia*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	45,30	303,88	234,66	32,15
	70,88	142,45	22,85	13,45
	372,80	14,88	52,25	21,11
	277,50	25,04	22,47	37,32
	79,11	51,62	23,82	40,28
	116,75	53,98	35,32	63,21
	34,25	98,14	9,75	206,10
	44,64	66,71		59,83
	70,57	67,99		65,66
	87,02	59,87		43,24
	149,06	18,75		33,43
		154,84		43,61
		36,95		41,16
		63,03		45,46
				197,07
				158,94
				115,68
				105,28
				6,23
				25,06
				94,87
				51,04
M	122,53	82,72	57,30	68,19
s	107,58	76,06	79,32	56,16
n	11	14	7	22
MR	92,57	60,16	33,92	50,00
L ₁	153,25	96,94	85,10	72,65
L ₂	55,92	37,33	13,52	34,41

TABELA 7.4: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. suberosa*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	36,54	107,78	52,62	0,00
	54,36	22,20	39,06	17,12
	12,84	168,78	90,50	7,85
	19,77	34,26	11,04	18,43
	60,97	65,34	61,70	15,27
	60,97	55,45	6,53	32,41
	14,74	20,44	47,99	22,17
	8,21	105,12	32,91	45,95
	13,07	34,41	10,53	51,87
	38,18	6,53	168,37	5,94
	38,40	21,83	93,28	9,33
	30,23	70,73	4,60	
	53,19	104,70		
	49,79	31,77		
	24,25	25,52		
	33,59	63,90		
	51,10	41,76		
	44,11	29,72		
	14,35	10,56		
		81,77		
		16,54		
		92,28		
		20,90		
		170,65		
		41,18		
		30,90		
		35,46		
		47,35		
		51,83		
		12,11		
		88,86		
		7,51		
M=	33,21	53,69	51,59	20,58
S=	16,81	42,67	47,75	16,54
n=	18	32	12	11
MR	28,47	39,29	31,60	13,85
L ₁	38,60	54,68	65,56	29,16
L ₂	21,01	28,23	15,23	6,57

TABELA 8.1: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. capsularis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	6,80	13,92	5,51	9,08
	15,06	27,47	31,37	0,00
	10,85	32,55	30,27	7,51
	0,00	9,08	12,27	8,27
	0,00	26,49	8,27	0,00
	21,20	26,43	15,06	0,00
	6,13	15,07	16,07	6,13
	12,84	13,92	0,00	0,00
	6,80	21,11	0,00	5,51
	0,00	32,59	0,00	0,00
		0,00	6,13	
		31,64	5,51	
		0,00		
		0,00		
		0,00		
		0,00		
		15,21		
		6,13		
		11,82		
		0,00		
		0,00		
		0,00		
		0,00		
		0,00		
		7,51		
		0,00		
		0,00		
		15,06		
		0,00		
		6,13		
		23,86		
M	7,97	10,84	10,87	3,65
s	7,10	11,66	10,81	3,97
n	10	31	12	10
MR	4,18	5,26	6,82	2,86
L ₁	12,34	9,07	15,35	6,34
L ₂	1,42	3,05	3,03	1,29

TABELA 8.2: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. organensis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	2,25	28,18	13,38	2,25
	10,61	3,67	6,93	15,01
	30,37	6,51	0,00	3,67
		14,21	3,51	2,25
		11,38	4,80	22,70
		3,15	12,16	8,37
		18,18	0,00	5,59
		0,00	2,68	5,83
			28,50	0,00
				4,25
				6,35
M	14,41	10,66	8,00	6,93
s	14,44	9,36	9,04	6,55
n	3	8	9	11
MR	9,03	7,85	5,47	5,93
L ₁	?	19,31	13,28	10,49
L ₂	?	3,19	2,26	3,35

TABELA 8.3: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. sidaefolia*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	3,55	2,43	11,28	0,00
	58,51	62,53	8,24	10,18
	18,49	13,67		26,30
	83,34			16,28
	6,83			0,00
	0,00			
	43,33			
M	30,59	26,21	9,76	10,55
s	31,89	31,95	21,50	11,22
n	7	3	2	5
MR	14,73	14,73	10,70	5,53
L ₁	64,52	553,23	64,52	40,14
L ₂	3,36	0,39	1,77	0,76

TABELA 8.4: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento lento, de *P. suberosa*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,00	90,29	0,00	8,21
	5,11	22,98	22,98	5,11
		35,69	13,74	39,08
		0,00	0,00	8,57
		0,00	0,00	9,33
		12,36	7,17	0,00
		31,89		0,00
		0,00		6,53
		32,67		13,83
		6,85		
		0,00		
		22,98		
		0,00		
		28,47		
		0,00		
		7,51		
		0,00		
		0,00		
		22,98		
M	2,56	16,56	7,32	10,07
s	3,61	22,30	9,48	11,74
n	2	19	6	9
MR	0,91	1,83	1,33	1,89
L ₁	?	14,07	18,13	16,65
L ₂	?	2,76	0,79	2,63

TABELA 9: Análise de Variância para três fatores (estação do ano, espécie de planta e tipo de ramo), com replicações e desbalanceada, comparando os pesos secos médios de folhas novas dos ramos das quatro espécies de Passiflora usadas por H. erato na Serra do Japi. Os dados utilizados estão listados na Tabela 3 e foram transformados para logaritmo natural dos mesmos.

Variável Dependente: LN (Peso seco de folhas novas)= Y

Fonte	GL	Soma de Quadrados	Média Quadrada	F	Pr>F
Modelo	22	402,27799	18,28536	12,29	0,0001
Erro	401	596,74140	1,48813		
Total Corrigido	423	999,01938			
	R ²	C.V.	Raiz MSE	Y Médio	
	0,40267	44,27093	1,21989	2,75551	

Fonte	GL	SQ tipo I	Média Quadrada	F	Pr>F
Estação	3	21,21461	7,07153	4,75	0,0029
Planta	3	88,36727	29,45576	19,79	0,0001
Meristema	1	280,90727	280,90727	188,76	0,0001
Estaç.*Merist.	3	1,06801	0,35600	0,24	0,8690
Estaç.*Planta	9	6,94594	0,77177	0,52	0,8612
Planta*Merist.	3	3,77489	1,25830	0,85	0,4696

TABELA 10: Análise "a posteriori" (Teste de comparação múltipla de Ryan-Einot-Gabriel-Welsch) das médias dos logaritmos naturais dos pesos secos de folhas novas dos ramos das espécies de Passiflora usadas por H. erato na Serra do Japi. Médias precedidas da mesma letra não diferem significativamente.

A) Comparação entre tipos de meristema

	Média	Média Retrocalculada	Nº. de Observações	Meristema
A	3,40	30,02	277	rápido
B	1,54	4,65	147	lento

B) Comparação entre estações do ano

	Média	Média Retrocalculada	Nº. de Observações	Estação
A	3,18	24,00	87	primavera
B	2,72	15,12	153	verão
B	2,66	14,10	75	outono
B	2,55	12,82	109	inverno

C) Comparação entre espécies de Passiflora

	Média	Média Retrocalculada	Nº. de Observações	<u>Passiflora</u>
A	3,61	36,86	71	<u>sidaefolia</u>
B	2,82	16,76	109	<u>organensis</u>
B	2,74	15,55	110	<u>suberosa</u>
C	2,26	9,61	134	<u>capsularis</u>

TABELA 11: Número médio de ramos encontrados na Area Principal, por levantamento, por espécie de Passiflora, por estação do ano e tipo de ramo. R (meristema "rápido") e L (meristema "lento").

<u>PASSIFLORA</u>										
ESTAÇÃO DO ANO	CAPSULARIS		ORGANENSIS		SIDAEFOLIA		SUBEROSA		TOTAL	
	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L
PRIMAVERA	95,0	69,5	9,5	6,0	9,5	5,0	47,5	27,0	161,5	107,5
VERAO	66,5	75,3	13,8	3,8	4,5	1,3	53,3	28,5	138,1	108,9
OUTONO	26,7	51,0	5,0	5,7	3,0	1,7	23,7	28,7	58,4	87,1
INVERNO	96,5	54,0	8,5	12,0	12,0	3,0	43,0	39,0	160,0	108,0

TABELA 13: Biomassa de folhas novas (em mg de peso seco) disponíveis por estação do ano por planta hospedeira de larvas de *H. erato phyllis*, número de imaturos esperado por espécie de planta caso as mesmas fossem usadas na proporção da abundância do recurso larval, número de imaturos obtido e valores de χ^2 .

		BIOMASSA	%	ESP.	OBT.	χ^2
PRIMAVERA	<i>P. capsularis</i>	3007,7	53,6	7,0	3	2,286
	<i>P. organensis</i>	287,1	5,1	0,7	6	40,129
	<i>P. sidaefolia</i>	879,4	15,7	2,0	1	0,500
	<i>P. suberosa</i>	1435,5	25,6	3,3	3	0,027
	TOTAL	5609,7	100,0	13,0	13	42,942**
VERAO	<i>P. capsularis</i>	1285,5	37,8	42,0	29	4,024
	<i>P. organensis</i>	388,2	11,4	12,7	32	29,330
	<i>P. sidaefolia</i>	228,1	6,7	7,4	14	5,887
	<i>P. suberosa</i>	1499,3	44,1	48,9	36	3,403
	TOTAL	3401,1	100,0	111,0	111	42,644**
OUTONO	<i>P. capsularis</i>	516,1	35,0	34,6	9	18,941
	<i>P. organensis</i>	140,7	9,5	9,4	13	1,379
	<i>P. sidaefolia</i>	152,1	10,3	10,2	14	1,416
	<i>P. suberosa</i>	666,7	45,2	44,7	63	7,492
	TOTAL	1475,6	100,0	98,9	99	29,228**
INVERNO	<i>P. capsularis</i>	1865,3	47,6	18,1	8	5,636
	<i>P. organensis</i>	239,1	6,1	2,3	9	19,517
	<i>P. sidaefolia</i>	608,3	15,5	5,9	2	2,578
	<i>P. suberosa</i>	1209,6	30,8	11,7	19	4,555
	TOTAL	3922,3	100,0	38,0	38	32,286**

Obs.: Os valores apresentados aqui foram obtidos a partir dos valores, de pesos secos médios de folhas novas, retrocalculados.

TABELA 14.1: Peso da pupa (PP), Tempo de Desenvolvimento (TP), Taxa de Crescimento (R) de imaturos, alimentados em laboratório com *Passiflora capsularis*, e Viabilidade (V) dos adultos, obtidos a partir dos mesmos. (*) Viáveis, (+) mortos, M (média), s (desvio padrão).

Indiv. nº.	PP (mg)	TD (dias)	R	V
12	448,8	16	0,8614	*
13	-	-	-	+
14	518,9	15	0,9557	+
21	456,5	13	1,0905	*
26	-	-	-	+
39	-	-	-	+
40	-	-	-	+
42	422,0	13	1,1204	*
45	448,1	13	1,0905	*
55	-	-	-	+
62	410,3	17	0,7840	+
65	442,2	14	1,0090	*
67	378,1	14	0,9928	*
102	416,3	12	1,0961	*
114	377,8	12	1,1517	*
155	-	-	-	+
158	-	-	-	+
165	-	-	-	+
177	469,5	13	1,1215	*
M	435,3	13,8	1,0249	
s	40,9	1,6	0,1179	

TABELA 14.2: Peso da pupa (PP), Tempo de Desenvolvimento (TP), Taxa de Crescimento (R) de imaturos, alimentados em laboratório com Passiflora organensis, e Viabilidade (V) dos adultos, obtidos a partir dos mesmos. (*) Viáveis, (+) mortos, M (média), s (desvio padrão).

Indiv. nº	PP (mg)	TD (dias)	R	V
3	425,3	14	1,0250	*
5	456,8	14	1,0448	*
7	384,0	13	1,0158	*
17	475,9	12	1,1670	*
38	438,9	12	1,1994	*
54	-	-	-	+
85	-	-	-	+
99	-	12	-	+(1)
108	423,3	13	1,0122	*
134	451,3	13	1,1342	*
138	382,4	13	1,0242	*
156	483,8	13	0,9834	*
157	447,9	13	1,0903	*
173	474,3	11	1,2897	*
179	-	13	-	+
182	426,9	12	1,1381	*
194	436,3	13	1,0881	*
M	439,0	12,7	1,0932	
s	31,6	0,8	0,0892	

(1) morto por manipulação

TABELA 14.3: Peso da pupa (PP), Tempo de Desenvolvimento (TP), Taxa de Crescimento (R) de imaturos, alimentados em laboratório com *Passiflora suberosa*, e Viabilidade (V) dos adultos, obtidos a partir dos mesmos. (*) Viáveis, (+) mortos, M (média), s (desvio padrão).

Indiv. nº.	PP (mg)	TD (dias)	R	V
9	375,3	15	0,9197	*
34	289,1	16	0,7102	*
36	424,0	13	1,0438	+
53	392,7	16	0,8729	*
70	450,1	18	0,7375	*
88	409,0	15	0,8917	+(1)
112	302,0	14	0,8552	*
113	382,5	12	1,0410	*
118	431,3	13	1,0052	+
135	388,7	13	1,0833	*
139	365,1	13	0,9412	*
159	436,4	14	0,9682	*
175	363,5	14	0,9822	*
186	356,1	15	0,9506	*
188	376,2	15	0,9528	*
193	331,7	14	0,8424	*
202	-	14	-	*(2)
M	379,6	14,4	0,9311	
s	45,8	1,5	0,1019	

(1) morto por manipulação

(2) não pesada

TABELA 14.4: Peso da pupa (PP), Tempo de Desenvolvimento (TP), Taxa de Crescimento (R) de imaturos, alimentados em laboratório com *Passiflora edulis*, e Viabilidade (V) dos adultos, obtidos a partir dos mesmos. (*) Viáveis, (+) mortos, M (média), s (desvio padrão).

Indiv. nº.	PP (mg)	TD (dias)	R	V
91	380,6	17	0,8382	*
101	-	-	-	+
104	-	-	-	+
115	342,6	17	0,6690	*
124	363,0	15	0,8835	*
129	382,9	14	0,9031	*
143	395,6	15	0,8194	*
145	413,7	14	0,9672	*
146	419,4	16	0,7921	*
147	-	-	-	+(1)
148	423,0	17	0,8210	*
192	373,2	16	0,8878	*
195	-	-	-	+
M	393,8	15,5	0,8641	
s	30,5	1,3	0,1048	

(1) morto por manipulação

TABELA 14.5: Peso da pupa (PP), Tempo de Desenvolvimento (TP), Taxa de Crescimento (R) de imaturos, alimentados em laboratório com *Passiflora sidaefolia*, e Viabilidade (V) dos adultos, obtidos a partir dos mesmos. (*) Viáveis, (+) mortos, M (média), s (desvio padrão).

Indiv. nº	PP (mg)	TD (dias)	R	V
6	308,7	19	0,6117	*
10	-	-	-	+
11	-	-	-	+
37	-	-	-	+
43	-	-	-	+
60	-	-	-	+
68	-	-	-	+
90	-	-	-	+
93	192,2	15	0,7627	+
98	292,3	18	0,9286	*
110	234,7	15	0,7665	+
111	291,5	17	0,7520	*
168	-	-	-	+
172	237,7	16	0,6815	*
180	-	-	-	+
187	-	-	-	+
204	-	-	-	+
208	-	-	-	+
M	259,5	16,7	0,7505	
s	45,0	1,6	0,1060	

TABELA 15: Número de ovos e larvas encontrados na Area Comparativa, de março de 1989 a abril de 1990, distribuídos por planta hospedeira e estação do ano. O (ovos), I/II (larvas de 1o. e 2o. estágio) e III/V (larvas do 3o. ao 5o. estágio). CAPS (*P. capsularis*), ORGA (*P. organensis*), SIDA (*P. sidaefolia*) e SUBE (*P. suberosa*)

ESTACÃO	ESTAGIO DE DESENVOLVIMENTO	CAPS	ORGA	SIDA	SUBE	TOTAL
PRIMAVERA	O	1	0	0	0	1
	I/II	0	0	0	0	0
	III/V	0	0	0	0	0
	TOTAL	1	0	0	0	1
VERAO	O	12	1	0	1	14
	I/II	4	0	0	1	5
	III/V	5	0	0	0	5
	TOTAL	21	1	0	2	24
OUTONO	O	7	0	1	0	8
	I/II	6	1	0	0	7
	III/V	2	0	0	0	2
	TOTAL	15	1	1	0	17
INVERNO	O	7	0	0	0	7
	I/II	0	0	0	0	0
	III/V	0	0	0	0	0
	TOTAL	7	0	0	0	7
TOTAL GERAL		44	2	1	2	49

TABELA 16: Número médio de ramos, com meristema "rápido", encontrados na Area Comparativa, por levantamento, por espécie de *Passiflora*, por estação do ano.

PASSIFLORA					
ESTAÇÃO					
DO	CAPSULARIS	ORGANENSIS	SIDARFOLIA	SUBEROSA	TOTAL
ANO					
PRIMAVERA	57,0	1,5	0,5	12,0	71,0
VERAO	74,7	0,3	1,0	9,0	85,0
OUTONO	16,3	2,3	0,3	2,0	20,9
INVERNO	29,5	0,5	0,0	4,5	34,5

TABELA 17: Taxas de crescimento, em cm/dia, dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. capsularis*, amostrados na Area Comparativa, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para raiz quadrada), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	VERAO	OUTONO	INVERNO	PRIMAVERA
	0,79	0,35	0,13	0,08
	0,71	0,06	0,29	0,71
	1,21	0,45	0,19	0,00
	1,13	1,00	0,27	0,38
	1,45	0,10	0,67	0,83
	0,88	0,80	0,33	0,63
	0,59			0,79
	1,78			0,43
	2,25			0,64
	1,84			1,00
	1,28			1,36
	1,50			1,50
	2,06			0,86
	0,33			1,86
	0,06			2,14
	0,11			1,14
				1,00
M	1,12	0,46	0,31	0,90
s	0,67	0,38	0,19	0,57
n	16	6	6	17
MR	1,00	0,38	0,29	0,77
L ₁	1,44	0,87	0,92	1,41
L ₂	0,64	0,09	0,01	0,33

TABELA 18: Peso seco (em mg) de folhas novas dos ramos com meristema de crescimento rápido, de *P. capsularis*, amostrados na Area Principal, nas quatro estações do ano. M (média), s (desvio padrão), n (tamanho da amostra), MR (média retrocalculada, depois de transformar os dados para logaritmo natural), L₁ e L₂ (intervalo de confiança da média retrocalculada).

	PRIMAVERA	VERAO	OUTONO	INVERNO
	8,27	95,22	13,02	10,91
	29,97	39,72	29,66	27,33
	16,07	42,49	15,45	43,56
	16,07	22,78	42,90	27,89
	42,81	31,72	36,58	23,33
	119,51	51,17	15,06	35,84
	0,00	73,90	91,72	0,00
	13,02	55,63	12,84	
	49,98	17,45	22,21	
	6,13	52,02		
	71,34	45,09		
	21,86	14,40		
	46,96	45,48		
	33,60	6,13		
	46,12			
	34,93			
M	34,79	42,41	31,05	24,12
s	29,65	23,81	25,22	14,70
n	16	14	9	7
MR	21,76	34,81	25,03	14,73
L ₁	42,80	52,75	46,73	46,59
L ₂	11,06	22,97	13,40	4,66

TABELA 19: Disponibilidade média, por levantamento, de peso seco (mg) de folhas novas das espécies de Passiflora, na Area Comparativa , por estação do ano.

<u>PASSIFLORA</u>					
ESTACÃO DO ANO	CAPSULARIS	ORGANENSIS	SIDAEFOLIA	SUBEROSA	TOTAL
PRIMAVERA	1384,5	48,7	46,3	341,6	1821,1
VERAO	1814,5	7,0	49,9	273,7	2145,1
OUTONO	395,9	53,6	15,0	60,8	525,3
INVERNO	716,5	11,6	0,0	136,8	864,9

IV- DISCUSSÃO

1. ADEQUABILIDADE E DISPONIBILIDADE DE RECURSOS LARVAIS

Um dos problemas dos ecologistas é reconhecer o que é recurso para um dado organismo. Krebs (1989) discutiu alguns dos problemas envolvidos na definição dos diferentes estados de um recurso em medidas de largura de nicho ecológico. Para Cowell e Futuyma (1971) é necessário saber qual deve ser a amplitude de estados de um recurso incluída quando se estuda sua utilização, pois a inclusão, ou não, de um estado particular de um dado recurso altera o resultado da análise.

Os resultados obtidos no presente estudo mostraram que as fêmeas de Heliconius erato phyllis são capazes de discriminar não só entre diferentes espécies de Passiflora, mas também entre diferentes condições de crescimento e biomassa de folhas dos ramos de uma dada planta hospedeira. As diferenças encontradas entre as taxas de crescimento e a biomassa de folhas novas, mostraram que os ramos com meristema "rápido" eram mais produtivos que os ramos com meristema "lento", proporcionando uma quantidade maior de recursos de melhor qualidade às lagartas.

A maior velocidade de crescimento dos ramos com meristema "rápido" faz com que seja adicionada uma maior quantidade de biomassa de folhas novas ao ramo entre o dia da desova e o início do terceiro estágio, quando a lagarta inicia o ataque ao meristema apical. Os ramos com meristema de crescimento lento foram rejeitados porque sua baixa produção de folhas novas aumenta o risco das larvas muito jovens não encontrarem alimento adequado em quantidade suficiente.

Observações realizadas no insetário sugeriram que em condições extremamente estressantes, tais como um elevado

número de indivíduos cativos em uma área restrita, as fêmeas dessa borboleta aceitam ovipor em ramos de Passiflora sem meristema, com meristema já ocupado ou em meristemas "lento".

A importância da fenologia da planta na sua aceitação como hospedeira já foi salientada por Solomon (1981) e Barbosa (1988). O primeiro desses autores sugeriu que uma das formas pelas quais as plantas podem escapar de seus herbívoros, é atingir o pico de produtividade em épocas em que a densidade populacional do herbívoro é baixa. Além disso Gilbert (1982) e Longino (1984, in Gilbert 1991), sugeriram que a extrema especialização de Heliconius hewitsoni em Passiflora pittieri reflete a adaptação à fenologia da produção de ramos da planta. Grandes massas de ovos devem ser depositadas em uma estreita fase do desenvolvimento do ramo.

Os resultados obtidos no presente estudo mostraram que a menor taxa de crescimento dos ramos das quatro espécies de Passiflora usadas para oviposição por Heliconius erato na Serra do Japi foi observada no outono. Por outro lado a experiência de campo nessa área, informações obtidas junto ao Dr. K. S. Brown, Jr. (com. pess.) a respeito da mesma área e a experiência em outras localidades (Sumaré, S.P. e Viçosa, M. G.) permitem a afirmação de que o pico populacional dos adultos ocorre no outono como consequência da elevada taxa de recrutamento alcançada no verão.

O fato da taxa de crescimento dos ramos dessas plantas ser maior no inverno, mais frio e seco, que no outono, sugere fortemente que essas quatro espécies de Passiflora utilizam uma estratégia como a descrita por Solomon (1981) e Barbosa (1988). Isso é reforçado pelo fato de que foi justamente na primavera, quando é menor a população da borboleta, que a biomassa de folhas novas dessas plantas atingiu o seu nível máximo.

Benson (1978), estudando a guilda de Heliconiini no Rio de Janeiro, sugeriu que possivelmente P. sidaefolia usa uma tática de saciação do predador, produzindo, no início da primavera, muito mais ramos do que as populações, então relativamente pequenas, dos Heliconiini podem usar, permitindo que vários ramos escapem ao ataque nessa época. Considerando-se o conjunto das quatro espécies de Passiflora, usadas pela borboleta na Serra do Japi, os maiores números médios de ramos "rápido", por levantamento (veja Tabela 11), foram registrados na primavera e o inverno quando a população de H. erato é menor, o que parece concordar com as observações do autor acima citado.

Os dados apresentados nas tabelas 1 e 2 mostraram que a taxa de mortalidade de ovos e larvas nas quatro espécies de Passiflora usadas pela borboleta foi a mesma. Contraditoriamente, os dados de laboratório mostraram diferenças entre plantas quanto a probabilidade de sobrevivência das larvas (tabelas 14.1 a 14.5). Em laboratório, a probabilidade de uma larva alimentada com P. suberosa, P. edulis ou P. organensis chegar ao fim de seu desenvolvimento foi maior que em P. capsularis e P. sidaefolia. A maior taxa de mortalidade de imaturos no laboratório foi registrada para essa última espécie.

A análise dos dados obtidos por Périgo (1989) sobre a distribuição de larvas e ovos nas plantas hospedeiras, em duas localidades no Rio Grande do Sul, não mostraram evidências de mortalidade diferencial, de ovos e larvas, entre espécies de plantas hospedeiras, da mesma forma que o observado na Serra do Japi. Além disso, tal como no presente estudo, esse autor encontrou em laboratório diferenças, entre plantas hospedeiras, quanto à taxa de crescimento das larvas e viabilidade dos adultos.

Formigas e aranhas costumam ser consideradas como as principais responsáveis pela morte de ovos e larvas de Heliconius spp. (Benson et al. 1976, Smiley 1985a, 1986). Em

ambos os casos esperar-se-ia maior variação na mortalidade de ovos e larvas entre plantas individuais que entre espécies de plantas tal como foi observado na Serra do Japi. Smiley (1985a) apresentou evidências nesse sentido, embora Smiley (1986) tenha encontrado diferenças na capacidade de atrair formigas entre duas espécies de Passiflora na Costa Rica.

Um outro fator de mortalidade foi uma virose do tipo poliedrose nuclear, que Andrade e Habib (1984) demonstraram ocorrer em populações brasileiras de Heliconiini. A maior mortalidade nos dois últimos estádios foi coerente com o que esses autores observaram para Dione juno. Esses autores sugeriram ainda que o uso de plantas hospedeiras não habituais favoreceria o desenvolvimento dessa virose. As observações de campo não permitem nenhuma afirmação nesse sentido, mas, entre os indivíduos criados em laboratório, a maior incidência do vírus da poliedrose nuclear, e de outros patógenos, ocorreu entre os que foram alimentados com P. capsularis e P. sidaefolia. Esta última foi a planta menos adequada ao desenvolvimento larval em laboratório e a primeira, embora tenha sido um bom alimento larval, foi a planta proporcionalmente menos usada para oviposição na Serra do Japi. Esses fatos, portanto, são coerentes com as sugestões de Andrade e Habib (1984).

Além das diferenças, entre plantas, quanto à probabilidade dos imaturos completarem seu desenvolvimento, os dados obtidos no presente estudo mostraram a ocorrência de diferenças em relação ao peso das pupas, tempo de desenvolvimento e à taxa de crescimento das larvas, sensu Smiley (1978), que resulta dos dois primeiros parâmetros.

O peso das pupas é um parâmetro importante, pois está correlacionado ao peso do imago e esse, por sua vez, tem sido correlacionado à fecundidade do mesmo. Dempster e Pollard (1981) mencionaram que em anos nos quais a população da mariposa Tyria jacobaceae é muito grande, em relação à

disponibilidade de sua planta hospedeira, são produzidos, em função da escassez de alimento, adultos pequenos que produzem poucos ovos. Habib et al (1983), por sua vez, também observaram que as larvas da mariposa Noctuidae Spodoptera latifascia, quando alimentadas com a planta mais adequada, produziam adultos mais pesados e que as fêmeas mais pesadas, tendiam a ser mais fecundas.

O tempo de desenvolvimento é importante por dois aspectos. Em primeiro lugar quanto mais cedo a larva completa seu desenvolvimento, mais cedo poderá, por sua vez, reproduzir-se. Em segundo lugar a interação com o terceiro nível trófico (Price et al. 1980) faz com que a maior velocidade do desenvolvimento, signifique menor chance de ser localizado por predadores e parasitos, em consequência do menor tempo de exposição a eles.

A importância de predadores generalistas no estabelecimento dos padrões de uso de plantas hospedeiras por insetos fitófagos foi destacada por Bernays e Graham (1988). No caso do presente estudo, como já foi dito acima, não foram constatadas diferenças quanto à mortalidade de imaturos entre espécies de plantas, indicando que as diferenças encontradas, quanto à intensidade de uso das plantas, não podem ser atribuídas a qualquer tipo de predação.

A taxa de crescimento das larvas, medida de acordo com a já mencionada expressão proposta por Smiley (1978), pode ser vista como um índice da adequabilidade nutricional da planta para a larva. Os dados obtidos no laboratório mostraram que as oito espécies de Passiflora encontradas na área do estudo diferiram quanto à qualidade nutricional para as larvas da população local de H. erato phyllis. Diferenças em relação à taxa de crescimento, ao peso da pupa e ao tempo de desenvolvimento de larvas de H. erato phyllis alimentadas em diferentes Passiflora spp., bem como em relação à viabilidade dos adultos obtidos dessas lagartas, também

foram observadas por Menna-Barreto (1982) e Périgo (1989) no Rio Grande do Sul.

P. organensis foi a planta que apresentou os melhores resultados como dieta larval, qualquer que seja o parâmetro utilizado como avaliação, e *P. sidaefolia* os piores. Os resultados obtidos com *P. capsularis* merecem uma consideração especial. Apesar do excelente resultado no que se refere à eficiência digestiva, a proporção de adultos viáveis obtidas nessa espécie foi muito baixa, principalmente quando se leva em conta a alta taxa de adultos viáveis obtida em *P. edulis*, que sequer é usada no campo como planta hospedeira. Essa última planta surpreendentemente, sem ser hospedeira de *H. erato* na Serra do Japi, revelou-se um recurso alimentar melhor do que *P. sidaefolia* que, como foi visto em RESULTADOS, compartilha com *P. suberosa* o segundo lugar nas preferências das fêmeas.

2. PADRÕES DE USO DAS PLANTAS HOSPEDEIRAS

Os resultados obtidos mostraram que somente os ramos com meristemas "rápido" de *P. capsularis*, *P. organensis*, *P. sidaefolia* e *P. suberosa* foram aceitos pelas fêmeas para oviposição e que ocorreram variações sazonais na intensidade de uso das plantas. Benson (1978), estudando a guilda de Heliconiini da floresta da Tijuca, no Rio de Janeiro, observou que haviam mudanças sazonais na planta mais utilizada para oviposição por várias das espécies dessas borboletas. Ele observou, que nessa localidade, diferentes espécies de *Passiflora* apresentavam picos de produtividade em épocas diferentes do ano e que várias espécies de Heliconiini, incluindo *H. erato phyllis*, respondiam a esses picos de produtividade utilizando-as na proporção de sua abundância.

Esse padrão descrito para o Rio de Janeiro contrasta com o que foi observado na Serra do Japi. Nesta última

localidade a disponibilidade relativa de folhas novas de *P. sidaefolia* atingiu o nível mínimo durante o verão e nessa época essa planta foi, juntamente com *P. organensis* a planta mais usada pela borboleta em termos relativos. Assim parece que outros fatores, além da abundância relativa do recurso, estão relacionados à intensidade do uso de espécies de *Passiflora* por *H. erato phyllis* na Serra do Japi.

Esse uso mais intenso de algumas plantas, em relação à disponibilidade do recurso, em detrimento de outras, leva à questão da preferência. De acordo com Miller e Strickler (1984) "preferir", estritamente falando, significa separar alguma coisa em função da resposta que o objeto preferido provoca no sujeito que prefere e não em decorrência de propriedades intrínsecas pertinentes ao objeto. Um recurso é dito "preferido" quando é mais utilizado do que seria esperado em função de sua disponibilidade no ambiente (Hassell e Southwood 1978, Chesson 1978).

Os índices de preferência disponíveis na literatura apresentam uma série de problemas (Krebs 1989). A maioria desses índices resulta de uma comparação entre a proporção em que um recurso está disponível e a proporção em que é usado. Johnson (1980), por exemplo, mostrou que o cálculo desses índices é fortemente influenciado pelo conjunto de recursos que o pesquisador define como disponíveis. Assim, a inclusão ou a exclusão de um ou mais itens no espectro de recursos considerados disponíveis, pode fazer com que um recurso, antes considerado mais usado que o esperado, passe a ser considerado menos usado que o esperado.

Johnson (1980) propôs então que, no lugar de obter-se um índice, fossem construídos níveis hierárquicos de uso e disponibilidade de recursos, fazendo-se posteriormente a comparação entre eles. Esse método tem a vantagem adicional de permitir testes de significância. Esse método entretanto é mais adequado quando se dispõe de replicações, ou seja

quando se estudam diferenças individuais, o que não foi possível no presente estudo.

As comparações, feitas por meio de testes de X^2 , entre a proporção de uso das plantas hospedeiras e sua disponibilidade mostraram que *P. organensis* foi a planta preferida (mais usada do que o esperado por sua disponibilidade) para oviposição em todas as estações do ano. No verão *P. sidaefolia* compartilhou com *P. organensis* essa preferência. No outono *P. suberosa* e *P. sidaefolia* foram tão intensamente usadas quanto *P. organensis*.

Modificações sazonais, do tipo encontrado na Serra do Japi, também foram registradas por Lopes e Nascimento (1988) em Viçosa, M.G.. Essas modificações provavelmente não são genéticas, nem sequer comportamentais, mas um artefato da definição de preferência proposta pelos autores acima mencionados. Todos os índices de preferência disponíveis na literatura baseiam-se em considerações dessa natureza. Seu uso baseia-se na suposição de que a demanda pelos recursos e sua disponibilidade permanecem estáveis.

Para Singer (1986), a preferência por sítios particulares de oviposição não pode ser medida apenas em termos de comparações de padrões de distribuição de ovos e recursos no campo, mas em termos de estudos comportamentais. Em outras palavras, usando-se a definição proposta por Miller e Strickler (1984) a preferência é uma propriedade do sujeito, uma qualidade genética ou aprendida. Portanto, em condições de igualdade, um inseto herbívoro que prefere usar uma dada planta, o fará sempre que possível. A partir desse ponto, o termo preferência será usado no sentido atribuído por esses dois últimos autores, exceto quando for explicitado o contrário.

Populações que vivem em ambientes sazonais são expostas a mudanças regulares na qualidade e abundância dos recursos. Essas populações respondem a essas flutuações com mudanças no tamanho populacional e no uso dos recursos (Fretwell

1972). No caso de *H. erato*, o uso de pólen pelos adultos permite uma longa sobrevivência (Gilbert 1991), e a vida relativamente longa dessa borboleta faz com que suas populações flutuem lentamente. O intenso recrutamento de novos indivíduos durante o verão acarreta no outono uma elevada densidade demográfica de adultos e, embora nessa época o recrutamento seja relativamente baixo, em função da escassez de recursos para oviposição, a população só diminui lentamente.

O maior uso relativo de *P. organensis* durante a primavera, verão e inverno, quando a população apresentava uma densidade relativamente baixa, sugere fortemente que essa é a planta preferida para oviposição pelas fêmeas de *H. erato* da Serra do Japi. Durante o outono, a intensa demanda por essa planta fez com que o número de desovas nessa planta atingisse o limite máximo em função de sua abundância. Com o aumento do número de ovos em outras plantas, a proporção relativa de ovos na planta preferida diminui e portanto sua posição na hierarquia de utilização. Não houve, portanto, uma mudança na preferência ao longo do ano, mas sim um aumento do uso de hospedeiras secundárias, em função da escassez de ramos adequados disponíveis da hospedeira primária.

Lopes (1984) já havia observado evidências de uma situação semelhante em Sumaré, S.P.. Naquela localidade, durante a primavera, as fêmeas de *H. erato phyllis* foram observadas, quase que exclusivamente, interagindo com *P. misera*. Durante o verão aumentou consideravelmente o número de observações de fêmeas interagindo com *P. suberosa*. Entretanto, a falta de dados sobre a fenologia das plantas hospedeiras não permitiu nenhuma explicação conclusiva.

Na Serra do Japi o número de ovos e larvas encontrados na Area Comparativa foi baixo em comparação com a Area Principal. Isso decorreu da metodologia da coleta de dados. Em cada levantamento da Area Comparativa eram amostrados

apenas 10 intervalos de 20 m cada (200 m ao todo, portanto) enquanto na Area Principal eram amostrados ao todo 1800 m de cada vez, ou seja, 9 vezes mais. Usando essa proporção como fator de correção chegaríamos a 441 ovos e larvas ao todo, um número sensivelmente maior que o obtido na Area Principal. Essa maior densidade de imaturos de H. erato, por metro linear de amostragem, na área foi consequência direta da grande densidade de P. capsularis na área.

Embora a densidade de ovos e larvas por metro linear na Area Comparativa tenha sido maior que na Area Principal, a intensidade de uso das plantas hospedeiras foi maior nesta última área do que na primeira. Conquanto na Area Comparativa P. capsularis seja muito mais abundante e tenha maior taxa de crescimento do que na Area Principal, essa planta, durante o verão, é mais intensamente usada na Area Principal. No outono as intensidades de uso dessa planta se igualam nas duas áreas. Além disso, ocorreu um aumento da utilização das quatro espécies de Passiflora na Area Comparativa durante o outono.

Isso sugere que na medida em que aumenta a escassez de recursos para oviposição na Area Principal, as fêmeas tendem não só ao uso de plantas menos preferidas mas também de habitats menos preferidos. Em outras palavras o crescimento populacional da borboleta se dá, no outono, às custas da ampliação de seu nicho realizado.

Os dados obtidos sugerem que os fatores mais importantes, envolvidos na determinação do padrão de uso das plantas hospedeiras pela borboleta, são a ordem de preferência pelas plantas e a escassez relativa dessas plantas. Esses dados se ajustam bem ao modelo proposto por Dethier (1982). De acordo com esse autor a aceitação de uma planta por um inseto herbívoro depende do balanço entre fatores positivos e negativos, internos e externos. Uma planta marginalmente aceitável (baixa preferência) encontrada por um indivíduo saciado em suas necessidades,

não será aceita. Dessa forma, somente em períodos ou locais em que as plantas prediletas são relativamente escassas, é que os indivíduos tenderão a usar plantas menos preferidas.

3. A EVOLUÇÃO DA PREFERÊNCIA

Menna-Barreto (1982), Menna-Barreto e Araújo (1985) e Périco (1989) foram os únicos estudos feitos até agora para detectar, em insetário, o grau de preferência das fêmeas de H. erato phyllis por diferentes espécies de Passiflora. Os dados desse último autor, sobre as preferências de fêmeas de H. e. phyllis por nove espécies de Passiflora, sugeriram que as fêmeas das populações estudadas por ele no Rio Grande do Sul distinguiram entre plantas apenas ao nível de subgênero. Dados obtidos por esse último autor, para fêmeas de Dryas iulia, uma outra borboleta Heliconiini, mostraram um padrão semelhante.

Aparentemente, o padrão observado na Serra do Japi, em Sumaré e outras localidades de São Paulo difere do observado no Rio Grande do Sul. Os dados obtidos no presente estudo evidenciaram que as fêmeas da população estudada fizeram uma nítida distinção entre as três Passiflora (Plectostemma) spp. presentes na área, preferindo ovipor em P. organensis, seguida de P. suberosa e P. (Granadilla) sidaefolia e, por último, em P. capsularis.

Poderia ser argumentado que o interesse relativamente baixo das fêmeas por P. capsularis deveu-se à baixa produtividade dessa planta na Area Principal. Entretanto, na Area Comparativa, P. capsularis foi tão produtiva quanto as outras duas P. (Plectostemma) e, apesar da raridade das outras plantas, não foi mais usada que o esperado. Observações feitas por Lopes (1984) sobre o uso de plantas hospedeiras em Sumaré, S.P., também mostraram evidências de que as fêmeas discriminam entre espécies de Passiflora (Plectostemma).

Benson et al. (1976) apresentaram evidências de que há diferenças interpopulacionais em relação ao espectro de plantas aceitáveis para oviposição. Assim *P. alata* é aceita por algumas populações do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e São Paulo, enquanto as fêmeas de populações do Rio de Janeiro e do Espírito Santo nunca foram observadas ovipondo nessa planta comumente encontrável nesses estados. Apesar de *P. sidaefolia* não ocorrer no Espírito Santo, e fêmeas oriundas deste estado não aceitarem ovipor nessa planta em insetário, suas larvas aceitam-na como alimento.

Variações dessa natureza em regiões geográficas muito mais restritas foram constatadas na região de Campinas, São Paulo. Brown (1979) mencionou que em Barão Geraldo, um distrito de Campinas, as fêmeas ovipõem preferencialmente em *P. suberosa* e secundariamente em *P. miersii*. Em Sumaré, cerca de trinta quilômetros a noroeste, a planta hospedeira primária é *P. misera* e a secundária é *P. suberosa*. Em Valinhos, cerca de vinte quilômetros ao sul de Barão Geraldo, as fêmeas preferem ovipor em *P. sidaefolia* e usam secundariamente *P. alata*. É interessante mencionar que *P. miersii* ocorre em Sumaré e na Serra do Japi, cerca de sessenta quilômetros a sudeste de Barão Geraldo, mas não é aceita como planta hospedeira pelas fêmeas locais. Da mesma forma, embora a população de Valinhos aceite *P. alata*, as da Serra do Japi, cerca de quarenta quilômetros a sudeste, não aceitam fazê-lo e as larvas não conseguem usar essa planta como alimento.

Um outro aspecto a ser considerado é a ocorrência de variação individual intrapopulacional quanto à preferência. Evidência nesse sentido foi observada, no presente estudo, em insetário. Conquanto na Serra do Japi nunca tenham sido observados ovos ou larvas de *H. erato* em uma planta diferente das quatro mencionadas nos resultados, no insetário, uma das fêmeas trazidas do campo ovipôs seguidamente em *P. amethystina*, apesar da abundância no

local de espécies habitualmente usadas no campo, principalmente *P. capsularis*. Isso talvez tenha sido uma decorrência do estresse causado pelo confinamento. Entretanto, essa fêmea compartilhava o insetário com apenas outras três naquela ocasião e a densidade de plantas hospedeiras no local era muito alta. Essa espécie não é usualmente aceita como planta hospedeira de *H. erato*, embora pertença à seção Lobatae, do subgênero *Granadilla*, que Brown (1981) listou entre aquelas que possuem espécies hospedeiras primárias de larvas da borboleta.

Após a morte dessa fêmea, nenhuma outra comportou-se dessa forma. Isso sugere a existência de um componente genético determinando a exclusão, ou a inclusão, potencial de uma determinada espécie na dieta. É possível sugerir, em função dessas observações de insetário, que existem variações individuais, com base genética, no elenco de plantas aceitáveis para oviposição. Nesse sentido, vários autores têm obtido evidências de controle genético da escolha do sítio de oviposição (e.g. Via 1986, Jeanike 1987, Singer et al. 1988).

Uma serie de evidências, listadas abaixo, mostra que o controle da aceitação da planta pela fêmea adulta é separado da capacidade da larva de usar a planta como alimento. Como já foi mencionado acima, embora fêmeas oriundas do Espírito Santo não aceitem ovipor em *P. sidaefolia* suas larvas são capazes de utilizá-la como alimento (Benson et al. 1976). Na Serra do Japi, as lagartas são capazes de se alimentarem de *P. edulis*, mas as fêmeas não ovipõem nessa espécie.

No Rio Grande do Sul, Menna-Barreto (1982) e Menna-Barreto e Araújo (1985) observaram uma série de casos de fêmeas que, em insetário, aceitaram ovipor em espécies de *Passiflora* que não ocorriam nas localidades de onde eram originárias. Esses autores relataram o caso de uma fêmea que, embora tenha sido alimentada no estágio larval, desde a eclosão, com *P. elegans*, rejeitou essa planta e aceitou

outras, como *P. misera*, *P. edulis* e *P. alata*, com as quais não tinha nenhuma experiência prévia, devendo-se ressaltar que essa *Passiflora* foi letal para todas as larvas testadas naquele estudo e que essa planta não é nativa do Rio Grande do Sul.

Como poderiam ser selecionadas essas preferências? De acordo com a visão clássica da hipótese da eficiência digestiva, as fêmeas são selecionadas para escolher plantas hospedeiras que maximizam a eficiência digestiva, e conseqüentemente o crescimento (Whittaker e Feeny 1971). Os dados obtidos na Serra do Japi corroboram apenas em parte essa hipótese. Como já foi visto acima as fêmeas preferiram ovipor em *P. organensis* que foi a planta que apresentou melhor rendimento como alimento larval.

Entretanto, em relação às outras três plantas hospedeiras, os resultados sugerem a interveniência de outros fatores. Em primeiro lugar, *P. capsularis* foi a planta que proporcionou a segunda melhor taxa de crescimento para as lagartas, embora, em laboratório, a mortalidade das larvas tenha sido elevada. Mas como no campo não foram encontradas diferenças nas taxas de mortalidade de imaturos associadas às plantas, pode-se considerar essa espécie como um bom alimento larval. Apesar desse bom desempenho como alimento larval *P. capsularis* ocupou o último lugar na hierarquia de preferências das fêmeas, entre as espécies aceitas para oviposição.

Inversamente, *P. sidaefolia* apresentou o pior desempenho como alimento larval, entre as plantas usadas para oviposição na Serra do Japi, em relação a todos os parâmetros medidos. Essa espécie, como já dito acima, foi um alimento larval pior do que *P. edulis*, que não é aceita para oviposição pelas fêmeas locais. Em que pese isso, compartilhou com *P. suberosa* o segundo lugar na preferência das fêmeas para oviposição. Ao contrário do que foi observado na Serra do Japi, Périgo (1989) observou, no Rio

Grande Sul, a existência de correlação entre preferência das fêmeas por planta hospedeira e eficiência digestiva das larvas.

Smiley (1978), estudando três espécies de Heliconius em uma localidade na Costa Rica, sugeriu que a eficiência digestiva na planta hospedeira é consequência e não causa da preferência das fêmeas. Ele mostrou que a taxa de crescimento das larvas de H. melpomene, uma espécie localmente monófaga, era maior em uma Passiflora sp. não aceita pelas fêmeas do que na planta aceita. Por outro lado a eficiência digestiva das larvas de H. erato, outra espécie localmente monófaga, foi maior na planta hospedeira usada no campo.

Além disso, comparando as eficiências digestivas dessas duas espécies e mais H. cydno, uma espécie oligófaga, nas diferentes Passiflora spp. que ocorriam na área, esse mesmo autor observou que embora as larvas de H. erato fossem mais eficientes digestivamente, em sua planta hospedeira, que as das outras duas borboletas, essa diferença foi relativamente pequena e provavelmente não chega a existir em condições de campo. Por outro lado, ao contrário do que seria esperado, a eficiência digestiva de H. melpomene em P. oerstedii, sua planta hospedeira, foi menor que a de H. cydno.

Smiley (1978) sugeriu que a acentuada preferência por uma planta hospedeira em particular, não decorre de aspectos químicos dessa planta, mas sim de fatores ecológicos tais como predação e competição. Ele propôs que a especialização passaria primeiramente por uma fase de especialista ecológico, uma especialização apenas comportamental, sem perda da capacidade digestiva de usar outras plantas. Só mais tarde a especialização ecológica levaria à especialização digestiva, com a perda da capacidade de utilizar outros tipos de alimento. Em função disso, para esse autor, a associação de H. erato com sua planta

hospedeira, na Costa Rica, estaria em um estágio mais avançado que a monofagia de H. melpomene.

Outros fatores além da química das plantas hospedeiras seriam importantes na determinação das especificidades das fêmeas de diferentes espécies (Smiley 1985b). Bernays e Graham (1988) propuseram que a predação é o principal fator determinante da especificidade de insetos fitófagos. Gilbert (1991), por outro lado, chamou a atenção para a importância da competição por interferência, como fator importante na determinação dessa especificidade entre os Heliconiini. Esse último autor sugeriu que tentativas de acasalamento por parte de machos heteroespecíficos matam as pupas ou fêmeas recém emergidas. O próprio Gilbert (1982, 1991) sugeriu que no caso de H. hewitsoni é a fenologia do crescimento de ramos (já mencionada mais acima) que, provavelmente, determina a rígida monofagia dessa espécie.

Spencer (1988), por outro lado, considerou a mediação química entre Heliconius e Passiflora como o fator mais importante no estabelecimento das especificidades em relação às plantas hospedeiras. Para esse autor, as espécies do subgênero Granadilla produzem geralmente apenas compostos cianogênicos sulfatados, que representam uma defesa química não especializada e que age quantitativamente. Em contraste, as espécies do subgênero Plectostemma tendem a apresentar uma grande variedade de tipos de glicosídeos cianogênicos.

Ainda, segundo esse autor, as espécies de Heliconius da irradiação avançada A, que tendem a usar predominantemente espécies de P. (Granadilla) para oviposição (Benson et al. 1976), são menos especializadas e todas são capazes de metabolizar glicosídeos cianogênicos sulfatados. Em contrapartida, as espécies da irradiação avançada B, que preferem ovipor em espécies de P. (Plectostemma) (Benson et al. 1976), são mais diversificadas e tendem a ser mais específicas em relação às plantas hospedeiras. Spencer (1988) sugeriu que essas diferenças decorrem da maior

"aparência" das espécies de Granadilla em relação às de Plectostemma. As espécies do primeiro subgênero tendem a ter maior biomassa, serem mais perenes, possuem flores mais vistosas e tendem a ocorrer em estágios sucessionais mais maduros.

Heliconius erato pertence à parte da irradiação avançada B que ovipõe preferencialmente em P. (Plectostemma) spp. (outra parte formada pelos grupos sara e sapho usa preferencialmente P. (Astropheia) spp.) e apesar da tendência à especialização demonstrada pelo grupo é o Heliconiini com maior amplitude de plantas hospedeiras registradas (Spencer 1988). Entretanto uma boa parte desses registros referem-se a H. e. phyllis, que Benson (1978) afirmou ser a subespécie com maior amplitude de plantas hospedeiras. Esse autor atribuiu essa peculiaridade à alta imprevisibilidade dos ambientes onde essa borboleta vive e mostrou que várias espécies de Heliconius usam uma maior amplitude de plantas hospedeiras no Rio de Janeiro, cujo clima é mais imprevisível, do que em regiões tropicais chuvosas, mais próximas ao equador, mais previsíveis.

Os dados do presente estudo mostraram que as populações de H. erato phyllis tendem a responder às situações de escassez relativa de recursos, aceitando plantas hospedeiras e habitats sub-ótimos. Isso contrasta fortemente com o que ocorre com H. hewitsoni na Costa Rica. Lá, as fêmeas dessa borboleta chegam a passar cerca de dois meses sem ovipor à espera de que o crescimento dos ramos de P. pittieri, sua planta hospedeira, se torne adequado (Gilbert 1982, Longino 1986). Evidências desses movimentos em direção a novos habitats já haviam sido observadas por Lopes (1984). Esse último autor mostrou que as áreas de vida das fêmeas são menores, em média, no período de dezembro a março, do que no período de maio a setembro. Também são comuns no outono observações de indivíduos voando em áreas de campo aberto ou em áreas urbanas.

Essas tendências sugerem que existe um forte fluxo gênico entre populações dessas borboletas e que a colonização de novos habitats e mesmo a recolonização de habitats anteriormente ocupados seja comum. Saalfeld (1979), estudando a demografia de algumas populações no Rio Grande do Sul, sugeriu que nessa região, marginal em relação à distribuição da espécie, a extinção e a recolonização são fenômenos que apresentam recorrência anual. No sudeste brasileiro o fenômeno observado por esse autor talvez não seja tão intenso. Entretanto, observações pessoais em Sumaré, São Paulo, mostraram que, em alguns anos, as populações de manchas de vegetação relativamente pequenas vão a extinção no inverno.

Essa instabilidade dificulta a evolução da preferência por plantas hospedeiras, entre as fêmeas de *H. erato phyllis*, sob o controle de características ambientais locais. Para Futuyma (1989), em escala local, o padrão de interações entre espécies deve ser bastante efêmero porque: 1) o padrão espacial da seleção flutua, 2) populações locais vão à extinção e alguns de seus habitats são recolonizados e 3) mudanças na localização espacial de populações produzem fluxo gênico entre localidades.

O interesse relativamente pequeno demonstrado pelas fêmeas de *H. erato phyllis*, da Serra do Japi, por *P. capsularis*, apesar da abundância do recurso e de sua adequabilidade nutritiva, sugere que essa característica comportamental das fêmeas pode não estar sendo selecionada ao nível local, mas representar eventos seletivos de toda uma região geográfica. As pequenas populações locais dessa borboleta podem, porém, em função da deriva genética, ou, o que é quase o mesmo fenômeno, do princípio do fundador, apresentar características singulares. Mas essas forças, que levam à diferenciação, tendem a ser contrabalançadas por sucessivos eventos de imigração e extinção/recolonização nessas áreas particulares.

Mesmo que essas características locais sejam extremamente vantajosas, no ambiente particular em que surgiram, terão poucas probabilidades de se manterem, a não ser que também o sejam em um grande número de habitats da região. Em outras palavras, a aptidão de um determinado alelo ou conjunto de alelos não pode ser medida localmente, mas sim ao nível regional. No caso dessa subespécie de *H. erato* os alelos mais aptos são aqueles capazes de colonizar com sucesso o maior número possível de localidades particulares.

V - CONCLUSÕES

- 1) As fêmeas de Heliconius erato phyllis ovipõem, normalmente, em ramos com meristema de crescimento rápido para garantir aos primeiros estádios larvais a quantidade necessária de alimento adequado para os primeiros estádios de desenvolvimento de suas larvas.
- 2) A intensidade relativa de oviposição em cada planta hospedeira, na localidade estudada, é controlada por três fatores: A hierarquia das preferências pelas plantas para oviposição apresentada pelas fêmeas, pela abundância relativa de cada planta em relação às outras e pela escassez relativa dos recursos para oviposição.
- 3) Os dois últimos fatores mencionados no item 3 implicam em um controle local do uso das plantas hospedeiras, mas a hierarquia de preferências apresentada pelas fêmeas não mostrou qualquer relação com fatores locais. Provavelmente a evolução dessa hierarquia resulta da interação de fatores que agem em uma escala mais ampla, provavelmente em nível regional.

VI- RESUMO

No presente estudo foram avaliados os fatores que influenciam a escolha de plantas hospedeiras de larvas pelas fêmeas de Heliconius erato phyllis e a evolução da hierarquia das preferências dessas fêmeas por essas plantas. A área do estudo é uma Área de Proteção Ambiental, constituída por uma floresta estacional semi-decídua situada na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo e preservada para proteção de um manancial de água potável.

Os dados foram coletados de abril de 1988 a abril de 1990, ao longo de duas trilhas próximas à represa de captação de água do Departamento de Águas e Esgotos de Jundiaí. A área foi dividida em duas sub-áreas denominadas Área Principal e Área Comparativa.

As espécies de Passiflora encontradas na área foram P. alata, P. amethystina, P. capsularis, P. edulis, P. miersii, P. organensis, P. sidaefolia e P. suberosa. As espécies utilizadas na Serra do Japi pelas fêmeas de Heliconius erato phyllis para oviposição foram P. capsularis, P. organensis, P. sidaefolia e P. suberosa.

Nas espécies de plantas usadas pelas larvas, foram encontrados dois tipos de meristema apical, que puderam ser distinguidos morfologicamente. Um desses tipos, mais ativo (meristema "rápido"), cresceu mais rapidamente e apresentou maior biomassa de folhas novas. O outro tipo, menos ativo (meristema "lento"), cresceu mais devagar e apresentou menor biomassa de folhas novas. As fêmeas da borboleta, em condições normais, só reconheceram como adequados para a oviposição os ramos com meristema "rápido".

Com base nas análises das intensidades relativas de uso das plantas e na densidade populacional da borboleta em cada

uma das estações do ano, *P. organensis* foi considerada a planta, dentre as quatro espécies usadas pela borboleta na Serra do Japi, pela qual as fêmeas de *H. erato phyllis* demonstraram maior grau de preferência para oviposição. *P. capsularis* foi considerada a menos preferida. As outras duas espécies ocuparam uma posição intermediária e não foi possível distinguir entre elas.

Na Area Comparativa, *P. capsularis* foi mais usada, em relação às outras espécies de *Passiflora*, do que na Area Principal. Essa diferença foi atribuída à grande abundância relativa dessa planta nessa área. O outono, quando a população da borboleta é maior, foi a estação em que a intensidade relativa de uso dos recursos larvais foi mais intensa. Nessa estação não só aumentou a taxa de uso de plantas hospedeiras secundárias como *P. sidaefolia* e *P. suberosa*, como também aumentou a intensidade de uso das plantas na Area Comparativa, que foi considerada um habitat menos preferido que a Area Principal.

Ensaio de laboratório, realizados para verificar a adequabilidade nutritiva das espécies de *Passiflora* presentes na área do estudo, mostraram que *P. alata*, *P. amethystina*, e *P. miersii* são, na Serra do Japi, letais para as larvas da borboleta. Embora, no campo, as taxas de mortalidade de imaturos da borboleta não tenham sido diferentes nas quatro plantas hospedeiras de larvas usadas pela borboleta, em laboratório, foram encontradas diferenças, entre essas plantas, quanto à viabilidade dos adultos. Das cinco espécies de planta que não se revelaram letais, *P. organensis* foi a que se mostrou mais adequada como alimento larval, seguida de *P. capsularis*, *P. suberosa*, *P. edulis* e *P. sidaefolia*.

Os dados obtidos permitiram concluir que, em uma localidade, a intensidade relativa do uso das plantas hospedeiras é afetado pelo grau de preferência das fêmeas por cada planta, pela sua abundância em relação às outras

plantas na localidade e pela escassez relativa dos recursos. Esses dois últimos fatores implicam em um controle local do uso das plantas. A hierarquia de preferências, por outro lado, não mostrou qualquer relação com fatores locais, estando sob controle de fatores que agem em uma escala ambiental mais ampla, talvez em um nível regional.

VII- SUMMARY

In the present study the factors that influence the larval host plants choice by Heliconius erato phyllis females were evaluated. The evolution of the ranking of host plant preferences were also investigated. The study site is a seasonal montane semi-caducifolius forest, situated on the Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo state, Brazil.

Data were collected along two trails near a dam, from April 1988 to April 1990. The total study area was divided in two sub-areas, denoted as "Area Principal" and "Area Comparativa".

The species of Passilora found in the site were: P. alata, P. amethystina, P. capsularis, P. edulis, P. miersii, P. organensis, P. sidaefolia, and P. suberosa. Eggs and larvae of the butterfly were recorded on: P. capsularis, P. organensis, P. sidaefolia, and P. suberosa.

Plant species used by the larvae were found to have two types of growth apical meristems, that may be distinguished in a morphological level. One, with fast growth, named as "rápido", has a greater biomass of young leaves. The other, with slow growth, named as "lento", presents a smaller biomass of young leaves. Almost all eggs were found on "rápido" stems. It is suggested that, normally, females recognize this kind of branch as suitable for oviposition.

The analysis of the relative intensity of use of the host plants, and of the population densities in each season, showed that P. organensis was the most preferred host plant for oviposition in the Serra do Japi, and P. capsularis was the least preferred one. The other two species were preferred in an intermediary grade, and it was not possible to distinguish between them.

In the "Area Comparativa", as compared with the "Area Principal", *P. capsularis* was proportionally more used in relation to the other host plants. This difference was due to the great relative abundance of this plant in this site. The relative intensity of use of host plant was greatest in the autumn, when butterfly population is in its maximum. In this season, the relative use of less preferred plants increased. The utilization of the "Area Comparativa", considered less preferred than "Area Principal", also increased.

Laboratory essays, conducted to verify the diet suitability of the species of *Passiflora* found in the study site, showed that *P. alata*, *P. amethystina*, and *P. miersii* are lethal to larvae from the Serra do Japi population. Although, in the field, the mortality rates of immatures of the butterfly did not differ among host plants, in the laboratory, differences were found about adult viability among these plants. The best larval diet was *P. organensis*, followed by *P. capsularis*, *P. suberosa*, *P. edulis*, and *P. sidaefolia*.

These data permit to conclude that, in a particular site, the relative intensity of use of each host plant is affected by three major factors: the ranking of preferences of females by host plants, their abundances in relation to the other host plants, and by the relative scarcity of these resources. These two last factors are under local control. The ranking of preferences, on the other hand, did not show any relation with local factors, and they are probably under control of factors that act on a regional scale.

VIII- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade-Lima, D. 1966. Vegetação. In: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Atlas Nacional do Brasil. pp. 2-11. IBGE, Rio de Janeiro.
- Andrade, C. F. S. e Habib, M. E. M. 1984. Natural occurrence of baculoviruses in populations of some Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) with symptomatological notes. *Revta. brasil. Zool.* 2: 55-62.
- Angseesing, J. P. e Angseesing, W. J. 1973. Field observations on the cyanogenesis polymorphism in Trifolium repens. *Heredity* 31: 276-282.
- Barbosa, P. 1978. Host plant exploitation by the gypsy moth: Lymantria dispar. *Ent. exp. appl.* 24: 228-237.
- Barbosa, P. 1988. Some thoughts on "the evolution of host range". *Ecology* 69:912-915.
- Benson, W. W. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Lepidoptera). *Amer. Natur.* 105: 213-226.
- Benson, W. W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution* 32: 493-518.
- Benson, W. W., Brown, K. S., Jr. e Gilbert, L. E. 1975. Coevolution of plant and herbivores: Passion flower butterflies. *Evolution* 29: 659-680.

- Berembaum, M. 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. *Evolution* 37: 163-179.
- Bernays, E., Chapman, R. F., Leather, E. M., Mccafferty, A. R. e Modder, W. W. D. 1977. The relationship of Zonocerus variegatus (L.) (Acridoidea: Pyrgomorphidae) with cassava (Manihot esculenta). *Bull. Entomol. Res.* 67: 391-404.
- Bernays, E. e Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Breedlove, D. E. e Ehrlich, P. R. 1968. Plant-herbivore coevolution: Lupines and lycaenidaes. *Science* 162: 671-672.
- Breedlove, D. E. e Ehrlich, P. R. 1972. Coevolution: patterns of legume predation by a lycaenidae butterfly. *Oecologia* 10: 99-104.
- Brower, L. P. 1984. Chemical defense in butterflies. *Symp. R. Entomol. Soc. London VII*: 109-134.
- Brower, L. P. e Brower, J. V. Z. 1964. Birds, butterflies and plant poissons: a study in ecological chemistry. *Zoologica N.Y.* 49: 137-159.
- Brown, K. S., Jr. 1972. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). III. Ecology and Biology of Heliconius nattereri: a Key primitive species near extinction, and comments on the evolutionary development of Heliconius and Eueides. *Zoologica* 57: 41-69.

- Brown, K. S. Jr. 1975. Geographical patterns of evolution in neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of Known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). J. Etomol. B 44: 201-242.
- Brown, K. S., Jr. 1976. An illustrated key to the silvaniform Heliconius (Lepidoptera: Nymphalidae) with descriptions of new subspecies. Trans. Am. Entomol. Soc. 102: 373-484.
- Brown, K. S. Jr. 1979. Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. vols. 1 e 2. Tese de Livre Docência, UNICAMP, Campinas.
- Brown, K. S., Jr. 1981. The biology of Heliconius and related genera. Ann. Rev. Entomol. 26:427-456.
- Brown, K. S., Jr. e Benson, W. W. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Mullerian mimicry in Heliconius numata (Lepid., Nymph.). Biotropica 6: 205-228.
- Brown, K. S., Jr. e Benson, W. W. 1975. West Columbian biogeography. Notes on Heliconius hecalesia and H. sapho (Lepidoptera: Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 29: 199-212.
- Brown, K. S., Jr. e 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.
- Brues, C. T. 1920. The selection of food-plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae. Amer. Natur. 54: 313-332.

- Brues, C. T. 1924. The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. *Amer. Natur.* 58: 127-144.
- Cates, R. G. 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous and poliphagous insect herbivores. *Oecologia* 48: 319-326.
- Castillo-Chavez, C. Levin, S. A. e Gould, F. 1988. Physiological and behavioral adaptation to varying environments: a mathematical model. *Evolution* 42: 986-994.
- Chai, P. 1990. Relationships between visual characteristics of rainforest butterflies and responses of a specialized insectivorous bird. *Am. Zool.* No prelo.
- Charnov, E. L. e Skinner, S. W. 1985. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions. *Environ. Entomol.* 14: 383-391.
- Chesson, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59: 211-215.
- Comissão de Solos. 1960. Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo. Contribuição à Carta de Solos do Brasil. *Bol. do Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas* 12.
- Conn, E. E. 1981a. Biosynthesis of cyanogenic glycosides. In: *Cyanide in Biology* (B. Venesland, E. E. Conn, C. J. Knowles, J. Westley, F. Wissing, eds.) pp. 183-196. Academic Press, New York.

- Conn, E. E. 1981b. Cyanogenic glycosides. In: The Biochemistry of Plants (E. E. Conn, P. K. Stumpf, eds.) vol. 7, pp. 479-500. Academic Press, New York.
- Cooper-Driver, G. A. e Swain, T. 1976. Cyanogenic polymorphism in bracken in relation to herbivory predation. *Nature* 260: 604.
- Cowell, R. K. e Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of the niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 67-576.
- Crane, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, Heliconius erato hydara Hewitson, with special reference to the social use of color. *Zoologica (N.Y.)* 40: 167-196.
- Crane, J. 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: Changing social patterns and irrelevant actions. *Zoologica (N.Y.)* 42: 135-145.
- Dempster, J. P. e Pollard, E. 1981. Fluctuations in resource availability and insect populations. *Oecologia* 50: 412-416.
- Dolinger, P. M., Ehrlich, P. R., Fitch, W. L. e Breedlove, D. E. 1973 Alkaloid and predation patterns in Colorado lupine populations. *Oecologia* 13: 191-204.
- Dethier, V. G. 1982. Mechanisms of host-plant recognition. *Entomol. exp. apl.* 31: 49-56.
- Edgard, J. A., Culvenor, C. C. e Pliske, T. E. 1974. Coevolution of danaid butterflies with their host plants. *Nature* 250: 646-648.

- Emsley, M. G. 1963. A morphological study of imagine Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. *Zoologica* (N.Y) 48: 85-130.
- Emsley, M. G. 1965. Speciation in Heliconius (Lepid., Nymphalidae): morphology and geographical distribution. *Zoologica* (N.Y.) 50: 191-254.
- Ehrlich, P. R. 1970. Coevolution and the biology of communities. In: *Biochemical Coevolution* (K. L. Chambers, ed.) pp. 1-11. Oregon State University Press, Corvallis.
- Ehrlich, P. R. e Raven, P. H. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Erickson, J. M. e Feeny, P. 1974. Sinigrin: A chemical barrier to the black swallowtail butterfly, Papilio polyxenes. *Ecology* 55: 103-111.
- Escobar, L. K. 1986. New species and varieties of Passiflora (Passifloraceae) from the Andes of South America. *Syst. Bot.* 11: 88-97.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defence. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- Fox, L. R. e Morrow, P. A. 1981. Specialization: Species property or local phenomenon ? *Science* 211: 887-893.
- Free, J. B. 1963. The flower constancy of honeybees. *J. Anim. Ecol.* 32: 119-131.

- Fretwell, S. D. 1972. Populations in a seasonal environment. Série Monographs in Population Biology (R. H. MacArthur, ed.) Princeton University Press, Princeton.
- Futuyma, D. J. 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. *Amer. Natur.* 110: 285-292.
- Futuyma, D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: *Coevolution* (D. J. Futuyma, M. Slatkin, eds.) pp. 207-231. Sinauer, Sunderland.
- Futuyma, D. J. 1986. The role of behavior in host-associated divergence in herbivorous insects. In: *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behavior* (M. D. Huttel, ed.) pp. 295-302. Plenum, New York.
- Futuyma, D. J. 1989. Macroevolutionary consequences of speciation: Inferences from phytophagous insects. In: *Speciation and its Consequences* (D. Otte, J. A. Endler, eds.) pp. 557-578. Sinauer, Sunderland.
- Futuyma, D. J. e Gould, F. 1979. Associations of plants and insects in a deciduous forest. *Ecol. Monogr.* 49: 33-50.
- Futuyma, D. J. e Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 207-233.
- Futuyma, D. J. e Slatkin, M. (eds.). 1983. *Coevolution*. Sinauer, Sunderland.

- Gentry, A. H. 1980. New species of Apocynaceae, Bignoniaceae, Passifloraceae and Piperaceae from Coastal Columbia and Ecuador. *Phytologia* 47: 97-107.
- Gilbert, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of Heliconius butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69: 1403-1407.
- Gilbert, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: *Coevolution of Animals and Plants* (L. E. Gilbert, P. H. Raven eds.) pp. 210-240. Univ. Texas Press, Austin.
- Gilbert, L. E. 1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. *Colloq. Int. C.N.R.S.* 265: 399-413.
- Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: *Conservation Biology* (M. E. Sonté, B. A. Wilcox, eds.) pp. 11-33. Sinauer, Sunderland.
- Gilbert, L. E. 1982. The coevolution of a butterfly and a vine. *Sci. Amer.* 247: 110-121.
- Gilbert, L. E. 1991. Biodiversity of a Central American Heliconius community: Pattern, process, and problems. In: *Evolutionary Ecology of Tropical Herbivores: A Tropical Temperate Comparison* (T. M. Lewinsohn, P. W. Price, G. W. Fernandes, W. W. Benson, eds.) pp. 403-427. John Wiley and Sons, New York.
- Gilbert, L. E. e Raven, P. H. (eds.). 1975. *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin.

- Gilbert, L. E. e Singer, M. C. 1975. Butterfly ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 365-397.
- Gilbert, L. E. e Smiley, J. T. 1978. Determinants of local diversity in phytophagous insects: Host specialists in tropical environments. In: *Diversity of Insect Faunas* (L. A. Mound, N. Wallof, eds.) Blackwell, Oxford.
- Gillies, M. T. 1964. Selection for host preference in Anopheles gambiae. *Nature* 203: 852-854.
- Gould, F. 1984. Role of behavior in the evolution of insect adaptation to insecticides and resistant host plants. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 30: 34-41.
- Gould, S. J. e Lewontin, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptacionist programme. *Proc. Roy. Soc., Series B* 205: 581-598.
- Habib, M. E. M., Paleari, L. M. e Amaral, M. E. C. 1983. Effect of three larval diets on the development of the armworm, Spodoptera latifascia Walker, 1856 (Noctuidae, Lepidoptera). *Revta. bras. Zool.* 1: 177-182.
- Hassel, M. P. e Southwood, T. R. E. 1978. Foraging Strategies of Insects. *Ann. Rev. Syst. Ecol.* 9: 75-98.
- Hough, J. A. e Pimentel, D. 1978. Influence of host foliage on development, survival, and fecundity of the gypsy moth. *Environ. Entomol.* 7: 97-102.

- Hovanitz, W. 1969. Inherited and/or conditioned changes in host plant preference in Pieris. In: Proceedings of Third International Symposium of Insect and Host Plants (J. de Wilde, L. M. Schoonhoven, eds.) pp. 729-735. Amsterdam.
- Iwasa, Y., Suzuki, Y. e Hiroyuki, M. 1984. Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. *Theor. Popul. Biol.* 226: 205-227.
- Janzen, D. H. 1982. Ehrlichia adorata Seem. (Turneraceae) is a larval plant of Eueides procula vulgiforme (Nymphalidae, Heliconiini) in Santa Rosalia National Park. *J. Lepid. Soc.* 37: 70-78.
- Jeanike, J. 1987. Genetics of oviposition-site preference in Drosophila tripunctata. *Heredity* 59: 363-369.
- Jensen, S. R. e Nielsen, B. J. 1986. Gynocardin in Ceratosicyos laevis (Achariaceae). *Phytochemistry* 25: 2349-2350).
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluate resource preference. *Ecology* 59: 65-71
- Jones, D. A. 1981. Cyanide and coevolution. In: Cyanide in Biology (B. Vennesland, E. E. Conn, C. J. Knowles, J. Westley, F. Wissing, eds.) pp. 509-516. Academic Press, New York.
- Killip, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. *Field. Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 19:1-613.

- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. 650 pp. Harper and Row, New York.
- Lance, D. R. 1983. Host-seeking behavior of the gypsy moth: the influence of polyphagy and highly apparent host plant. In: *Herbivorous Insects: host-seeking behavior and mechanisms* (S. Ahmad, ed.) pp 201-224. Academic Press, Nova York.
- Longino, J. T. 1984. Shoots, parasitoids and ants as forces in the population dynamics of Heliconius hewitsoni in Costa Rica. Tese de Doutorado. University of Texas, Austin.
- Longino, J. T. 1986. A negative correlation between growth and rainfall in a tropical liana. *Biotropica* 18: 195-200.
- Lopes, F. S. 1984. Padrões de dispersão e utilização de recursos em uma população de Heliconius erato phyllis (Lepidoptera, Nymphalidae). Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Lopes, F. S. e Nascimento, P. 1988. Escolha de plantas hospedeiras de larvas em Heliconius erato phyllis (Lepidoptera: Nymphalidae). *Anais Simpósio Internacional sobre Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais*. pg 42. Campinas.
- MacKensen, O e Nye, W. P. 1966. Selecting and breeding honeybees for collecting alfafa pollen. *J. Apicult. Res.* 5: 79-86.
- Mallet, J. 1986. Dispersal and gene flow in a butterfly with home range behavior: Heliconius erato (Lepidoptera: Nymphalidae). *Oecologia* 68: 210-217.

- Menna-Barreto, Y. 1982. Evolução da especificidade a plantas hospedeiras. Estudos em Heliconius erato phyllis e Passifloráceas. Dissertação de Bacharelado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Menna-Barreto, Y. e Araújo, A. M. 1985. Evidence for host plant preferences in Heliconius erato phyllis from southern Brazil (Nymphalidae). J. Res. Lepid. 24: 41-46.
- Miller, J. R. e Strickler, K. L. 1984. Finding and accepting host plants. In: Chemical Ecology of Insects (W. J. Bell, R. T. Cardé, eds.) pp 127-157, Chapman and Hall, New York.
- Morellato-Fonzar, L. P. C. 1987. Estudo comparativo de fenologia e dinâmica de duas formações florestais na Serra do Japi, Jundiá, S. P.. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Nahrstedt, A. e Davis, R. H. 1983. Occurrence, variation and biosynthesis of the cyanogenic glucosides linamarin and lotoaustralin in the species of Heliconiini (Insecta: Lepidoptera). Comparative Biochemistry and Physiology 75: 65-73.
- Périco, E. 1989. Evolução da interação inseto/planta: Estudos em Heliconius erato phyllis e Drvas iulia (Lep.: Nymph.) e suas plantas hospedeiras (Passifloraceae). Tese de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Pinheiro, C. E. G. 1987. Dinâmica populacional e áreas de vida de Heliconius erato e Heliconius ethilla (Lepidoptera, Nymphalidae) em Campinas, S. P.. Tese de Mestrado. UNICAMP, Campinas.

- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N. e Weiss, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 45-65.
- Rathcke, B. J. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57: 76-87.
- Rausher, M. D. 1988. The evolution of habitat preference. III. The evolution of avoidance and adaptation. In *Evolution of Insect Pests: The Pattern of Variations* (K. C. Kim, ed.) Wiley, New York.
- Rhoades, D. F. e Cates, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 168-213.
- Rizzini, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Revta. bras. Geog.* 25: 3-84.
- Rosenthal, G. A. e Janzen, D. H. (eds.). 1979. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites.* Academic Press, New York.
- Rutledge, L. C., Khan, A. A., Skidmore, D. L. e Maibach, H. I. 1975. Genetic transmission of host-seeking behaviour in colonised *Aedes aegypti* (L.). *Mosq. News* 35: 389-403.
- Saalfeld, K. 1979. Parâmetros ecológicos e genéticos de uma população de *Heliconius erato phyllis* (Lep. Nymp.). Tese de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Sacco, J. C. 1963. Ocorrência de Passiflora biflora no Brasil. An. XIV Congr. Soc. Bot. Brasil pp. 317-318.
- Sacco, J. C. 1966a. Uma nova espécie de Passiflora. Bol. Mus. Nac. R.J. Bot. 32: 1-5.
- Sacco, J. C. 1966b. Contribuição ao estudo das Passifloraceae do Brasil. II- Duas novas espécies de Passiflora. Sellowia 18: 41-48.
- Sacco, J. C. 1971. Contribuição ao estudo das Passifloraceae do Brasil. V- Passiflora cerradense Sacco n. sp.. An. III Simp. Cerrado pp. 212-214.
- Sacco, J. C. 1973. Contribuição ao estudo das Passifloraceae do Brasil. IV- Passiflora castellanosi Sacco n. sp. Bradea 1:349-352.
- Sacco, J. C. 1980. Passifloráceas. Flora Ilustrada Catarinense parte I: 1, 130.
- Schoenner, T. W. 1986. A brief history of optimal foraging theory. In: Proceedings of the Second International Foraging Conference (A. C. Kamil, J. R. Krebs e H. R. Pullian, eds.).
- Seigler, D. S. 1975. Isolation and identification of naturally occurring cyanogenic glycosides. Phytochemistry 14: 9-29.
- Seigler, D. S. 1981. Cyanogenic Glycosides and lipids: Structural types and distribution. In: Cyanide in Biology (B. Vennessland, E. E. Conn, C. J. Knowles, J. Westley, F. Wissing, eds.) pp. 133-143. Academic Press, New York.

- Singer, M. C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution* 37: 389-403.
- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant feeding insects. In: *Insect-Plant interactions* (J. R. Miller, T. A. Miller, eds.) pp 65-94. Springer-Verlag, New York.
- Singer, M. C., Ng, D. e Thomas, C. D. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationships to offspring performance within a single insect population. *Evolution* 42: 977-985.
- Smiley, J. T. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from Heliconius and Passiflora. *Science* 201: 745-747.
- Smiley, J. T. 1985a. Heliconius caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology* 66: 845-849.
- Smiley, J. T. 1985b. Are chemical barriers necessary for evolution of butterfly-plant associations ? *Oecologia* 65: 580-583.
- Smiley, J. T. 1986. Ant constancy at Passiflora extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology* 67: 516-521.
- Sokal, R. R. e Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. 2^a. ed., Freeman, San Francisco.

- Solomon, B. P. 1981. Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. *Ecology* 62: 1205-1214.
- Spencer, K. C. 1984. Cyclopentenoid cyanogens: Their chemistry, importance in plant systematics and their role in the coevolution of plants and insects. Tese de Doutorado, University of Illinois, Urbana.
- Spencer, K. C. 1987. Specificity of action of allelochemicals: *Am. Chem. Soc. Symp. Ser.* 330: 275-288.
- Spencer, K. C. 1988. Chemical mediation of coevolution in the Passiflora-Heliconius interaction. In: *Chemical Mediation of Coevolution* (K. C. Spencer, ed.) pp. 167-240. Academic Press, New York.
- Spencer, K. C. e Seigler, D. S. 1981. Tetraphyllin B from Turnera diffusa. *Planta Med.* 43: 175-178.
- Spencer, K. C. e Seigler, D. S. 1984. Cyanogenic glycosides of Carica papaya and its phylogenetic position with respect to Violales e Capparales. *Am. J. Bot.* 71: 1444-1471.
- Spencer, K. C. e Seigler, D. S. 1985a. Cyanogenic glycosides and systematics of the Flacourtiaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* 13: 421-431.
- Spencer, K. C. e Seigler, D. S. 1985b. Cyanogenic glycosides in Malesherbia. *Biochem. Syst. Ecol.* 13: 23-24.
- Strong, D. R., Jr. 1982a. Potential interspecific competition and host specificity: hispine beetles on Heliconia. *Ecol. Entomol.* 7: 217-220.

- Strong, D. R., Jr. 1982b. Harmonious coexistence of hispinid beetles on Heliconia in experimental and natural communities. *Ecology* 63: 1039-1049.
- Thomas, C. D., Ng, D., Singer, M. C., Mallet, J. L. B., Parmesan, C. e Billington, H. L. 1987. Incorporation of a European weed into the diet of a North American herbivore. *Evolution* 41: 892-901.
- Turner, J. R. G. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home range behaviour in Heliconius erato. *Biotropica* 3: 21-31.
- Turner, J. R. G. 1981. Adaptation and evolution in Heliconius: A defense of neodarwinism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 99-121.
- Vasconcellos-Neto, J e Lewinsohn, T. M. 1984. Discrimination and release of unpalatable butterflies by Nephila clavipes, a neotropical orb-weaving spider. *Ecological Entomology* 9:337-344.
- Via, S. 1986. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. *Evolution* 40: 778-785.
- Whittaker, J. B. e Feeny, P.P. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171: 757-770.
- Wiklund, C. 1974. Oviposition preferences in Papilio machaon in relation to the host plant of the larvae. *Entom. Appl.* 17: 189-198.

Woodhead, S. e Bernays, E. 1977. Changes in release rates of cyanide in relation to palatability of Sorghum to insects. *Nature* 270: 35-236.

Woodhead, S. e Bernays, E. 1978. The chemical basis of resistance of Sorghum bicolor to attack by Locusta migratoria. *Entomol. Exp. Appl.* 24: 123-144.