

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CURSO DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

Tese de Doutorado

**ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera;
Nymphalidae) FRENTE À VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DOS
RECURSOS FLORAIS**

ELISETE ANA BARP

Porto Alegre, julho de 2006

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera;
Nymphalidae) FRENTE À VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DOS
RECURSOS FLORAIS**

Elisete Ana Barp

Tese de doutorado apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires Moreira

Co-orientador: Prof. Dr. Geraldo L. Gonçalves Soares

Comissão Examinadora

Prof. Dr. André Lucci Freitas

Prof^a Dr^a Helena Piccoli Romanowski

Prof^a Dr^a Flávia Nogueira de Sá

Porto Alegre, junho de 2006.

Dedico este trabalho às minhas filhas
Emanuele Amanda Gauer e Nadine Paula Gauer,
por tudo o que elas representam.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao professor Gilson Rudinei Pires Moreira pela orientação segura e dedicada, pelos ensinamentos e pela convivência amigável em todos estes anos.

Ao professor Geraldo Luiz Gonçalves Soares pela co-orientação deste trabalho, pelo incentivo, apoio e amizade.

Aos professores do Instituto de Biociências desta universidade, pelos ensinamentos e experiências vivenciadas.

À Suzane Both Hilgert, professora da Unisinos, pelo auxílio prestado quanto à identificação dos grãos de pólen.

À colega e amiga Solange Maria Kerpel, pelo companheirismo, pelas trocas de idéias, pelas discussões, pelas leituras e principalmente pela amizade.

Aos colegas do Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos, Daniela Rodrigues, Mônica Acioli, Rafael Dell' Erba, Lucas Kaminski, Denis dos Santos Silva, Ana Carolina Aymone, Danessa Boligon, Abner Elpino Campos, Quéli Cardoso, Ana Kristina Silva, e em especial à Josielma Macedo, pelo companheirismo e ajuda no trabalho de campo.

Aos colegas dos PPGs em Ecologia e Biologia Animal, em especial à Adriane Bartmann, pela convivência e amizade construídas,

Ao Cléber Ribeiro Júnior da Universidade Federal de Juiz de Fora pela ajuda na captura das borboletas e nos experimentos em insetário.

À ARACRUZ, pela permissão ao desenvolvimento dos trabalhos de campo e pelas informações referentes à área estudada.

À Nair M. Nunes de Oliveira do Laboratório de Desenvolvimento – Renner Sayerlacy SA, pela determinação da reflectância das cores.

À Silvana Barzotto, secretária deste PPG, pelas informações de ordem administrativa.

Aos funcionários do setor de vigilância e segurança patrimonial desta universidade, pelo serviço prestado durante a execução dos trabalhos em campo.

Aos meus pais, pelo apoio e incentivo contínuo.

À Sandra Regina Pelisser, pela eficiente assessoria doméstica, profissional e cultural.

À professora Dra. Vânia Helena Techio da Universidade do Contestado, pela leitura final deste trabalho.

Às minhas filhas Emanuele e Nadine, pela compreensão que tiveram em relação às minhas decisões tomadas durante este período, pela falta de férias conjuntas e pelas minhas ausências.

À Universidade do Contestado, pelo incentivo e liberação das atividades.

À CAPES/PICDT pela bolsa concedida.

SUMÁRIO

	página
RESUMO.....	X
	II
	I
ABSTRACT.....	XVI
Capítulo 1 INTRODUÇÃO GERAL.....	01
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	06
Capítulo 2 Distribuição espacial, variação sazonal dos recursos florais e uso por <i>Heliconius erato phyllis</i>	14
ABSTRACT.....	15
RESUMO.....	16
INTRODUÇÃO.....	18
MATERIAL E MÉTODOS.....	20
Área de estudo.....	20
Variação sazonal dos recursos florais	22
Distribuição espacial e uso dos recursos por <i>Heliconius erato phyllis</i>	24
RESULTADOS.....	25
Variação sazonal dos recursos florais.....	25
Distribuição espacial e uso dos recursos por <i>Heliconius erato phyllis</i>	25
DISCUSSÃO.....	36
AGRADECIMENTOS.....	43
REFERÊNCIAS	43

Capítulo 3	Variação na cor das flores, na oferta de recurso e resposta no uso diário das flores de <i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich) Vahl e <i>Lantana camara</i> Linnaeus (Verbenaceae) por <i>Heliconius erato phyllis</i> (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae).....	50
	ABSTRACT.....	51
	RESUMO.....	52
	INTRODUÇÃO.....	52
	MATERIAL E MÉTODOS.....	55
	Caracterização das plantas.....	55
	Locais do estudo.....	56
	Avaliações dos recursos florais.....	57
	Utilização dos recursos florais.....	59
	Preferência alimentar frente a concentrações de sacarose	60
	Associação entre cor e concentração de sacarose.....	63
	RESULTADOS.....	66
	Avaliações dos recursos florais.....	66
	Utilização dos recursos florais.....	71
	Preferência alimentar frente a concentrações de sacarose	71
	Associação entre cor e concentração de sacarose.....	71
	DISCUSSÃO.....	75
	AGRADECIMENTOS.....	81
	LITERATURA CITADA.....	81
Capítulo 4	Preferência inata, aprendizagem de cores por <i>Heliconius erato phyllis</i> (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae) frente à oviposição e alimentação.....	92
	ABSTRACT.....	93
	RESUMO.....	94
	INTRODUÇÃO.....	95

MATERIAL E MÉTODOS.....	98
Oviposição.....	98
Preferência inata.....	102
Aprendizagem associativa.....	106
RESULTADOS.....	107
Oviposição.....	107
Preferência inata.....	107
Aprendizagem associativa.....	107
DISCUSSÃO.....	113
AGRADECIMENTOS.....	117
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	118
Capítulo 5 Considerações finais.....	124
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	127
ANEXOS.....	128

LISTA DE FIGURAS

	Página
CAPÍTULO 2	
Figura 1. Área de estudo.....	21
Figura 2. Flores avaliadas no Horto Florestal Barba Negra.....	23
Figura 3 . Variação sazonal do número de inflorescências de <i>Lantana camara</i> e <i>Stachytarpheta cayennensis</i>	26
Figura 4. Variação sazonal do número de inflorescências de: A , <i>Glandularia tenuisecta</i> ; B , <i>Melothria cucumis</i> ; C , <i>Dicliptera tweediana</i> ...	27
Figura 5. Distribuição espacial do número médio mensal das flores das angiospermas estudadas e o número de indivíduos adultos de <i>Heliconius erato phyllis</i> ocorrentes no outono de 2004.....	30
Figura 6. Distribuição espacial do número médio mensal das flores das angiospermas estudadas e o número de indivíduos adultos de <i>Heliconius erato phyllis</i> ocorrentes no inverno de 2004.....	31
Figura 7. Distribuição espacial do número médio mensal das flores das angiospermas estudadas e o número de indivíduos adultos de <i>Heliconius erato phyllis</i> ocorrentes no verão de 2004.....	32
Figura 8. Variação no número de adultos de <i>Heliconius erato phyllis</i> capturados e inflorescências de <i>Lantana camara</i>	33

Figura 9. Distribuição espacial do número médio mensal das flores das angiospermas estudadas e o número de indivíduos adultos de *Heliconius erato phyllis* ocorrentes na primavera de 2004..... 34

Figura 10. Variação sazonal na freqüência de grãos de pólen aderidos à probóscide de *Heliconius erato phyllis* 35

Figura 11. Número de grãos de pólen das diferentes espécies vegetais aderidos à probóscide *Heliconius erato phyllis*..... 37

CAPÍTULO 3

Figura 1. Curva de reflectância das cores utilizadas no experimento de preferência por *H. erato phyllis* 62

Figura 2. Curva de reflectância das cores utilizadas nos testes de associação entre cor e concentração de sacarose por *H. erato phyllis*... 64

Figura 3. Variação diária (média \pm erro padrão) no volume de néctar floral produzido pelas plantas de *L. camara* e *S. cayennensis*..... 67

Figura 4. Variação diária (média \pm erro padrão) no número de grãos de pólen disponibilizados pelas plantas de *L. camara* e *S. cayennensis*..... 68

Figura 5. Variação diária na freqüência de botões florais em início de antese em *L. camara* (A); variação diária na 70

Figura 6. Variação no uso diário por *H. erato phyllis* em relação às flores de *L. camara* e *S. cayennensis*. 72

Figura 7. Preferência de *H. erato phyllis* em relação a diferentes concentrações de sacarose..... 73

Figura 8. Escolha de <i>H. erato phyllis</i> em relação a diferentes combinações de cores dos alimentadores e a concentrações de sacarose.....	74
--	----

CAPÍTULO 4

Figura 1. Formas “verde” e “roxa” de <i>Passiflora suberosa</i>	100
Figura 2. Curva de reflectância das cores verde e roxa.....	101
Figura 3. Curva de reflectância das cores dos alimentadores utilizados nos testes de preferência inata e aprendizagem associativa.....	104
Figura 4. Alimentadores utilizados nos testes de preferência inata e aprendizagem associativa de <i>Heliconius erato phyllis</i>	105
Figura 5. Intensidade de oviposição por <i>Heliconius erato phyllis</i> em ramos artificiais das cores roxo e verde.....	108
Figura 6. Percentual de borboletas que escolheram para primeira alimentação os alimentadores das cores.....	109
Figura 7. Visitas efetuadas por <i>Heliconius erato phyllis</i> em relação aos alimentadores das cores: ala , alaranjado; ama , amarelo; vem , vermelho; bco , branco; lil , lilás e rox , roxo.....	110
Figura 8. Percentual de visitas de <i>Heliconius erato phyllis</i> aos alimentadores de diferentes cores.	112
Figura 9. Tempo necessário para o encontro do alimento por <i>Heliconius erato phyllis</i> quando, após três dias de condicionamento na	

cor vermelha, a sacarose foi oferecida em alimentadores das cores:
ama, amarelo; **lil**, lilás; **ala**, alaranjado; **bco**, branco; **rox**, roxo e **ved**,
verde..... 114

LISTA DE TABELAS

	Página
CAPÍTULO 2	
Tabela 1. Padrão de distribuição das espécies nas diferentes estações do ano, ocorrentes no Horto Florestal Barba Negra.....	28
CAPÍTULO 3	
Tabela 1. Delineamento experimental utilizado para avaliar a aprendizagem associativa entre cor e concentração de sacarose por <i>Heliconius erato phyllis</i>	65

plantas (folhas) para oviposição. Para os testes, foram oferecidos ramos artificiais de cor verde e roxa, semelhantes aos de *Passiflora suberosa* Linnaeus. A preferência inata por cores florais foi avaliada oferecendo-se às borboletas recém-emergidas, alimentadores das cores roxo, lilás, verde, amarelo, alaranjado, vermelho, preto e branco. A aprendizagem associativa entre cor e presença de alimento (néctar) foi avaliada em indivíduos capturados e testados durante 6 dias. Nos primeiros três dias, as borboletas recebiam sacarose 1M nos alimentadores vermelhos e após este período (4^o dia), para cada ensaio, o alimento foi transferido para alimentadores das cores preto, roxo, lilás, verde, amarelo, alaranjado e branco. *L. camara* floresceu o ano todo, acentuando-se o número de inflorescências no inverno. As demais espécies (*S. cayennensis*, *G. tenuisecta*, *M. cucumis* e *D. tweediana*) concentraram a floração na primavera e verão. No inverno, *M. cucumis* apresentou distribuição aleatória. Para as demais espécies, o padrão de distribuição mostrou-se agregado. Pela análise de regressão múltipla, *L. camara* explicou a distribuição de *H. erato phyllis*, exceto no inverno. Em média, o número de grãos de pólen de *Lantana camara* aderidos à probóscide por borboleta foi significativamente maior em relação às demais angiospermas estudadas. As flores de *L. camara* disponibilizaram néctar e pólen em maior quantidade e por mais tempo em relação à *S. cayennensis*. O néctar de *S. cayennensis* apresentou maior concentração de sacarose em relação às flores de *L. camara*. *H. erato phyllis* utilizou com maior frequência e por um período maior do dia as flores de *L. camara*. As borboletas preferiram soluções de sacarose entre 10 e 20% e

associaram a cor com a concentração preferida, sendo ambos correspondentes ao verificado para *L. camara*. Para oviposição, *H. erato phyllis* preferiu os ramos verdes, depositando maior número de ovos e, para alimentação, apresentou preferência inata por um conjunto de cores (vermelho, amarelo e alaranjado). Este heliconíneo foi condicionado a utilizar o alimentador que continha sacarose. Além disso, demonstrou habilidade em mudar o comportamento (condicionamento) utilizando alimentadores de outras cores. Assim, *L. camara* é um recurso importante para os adultos de *H. erato phyllis*, tanto numa escala espacial quanto temporal, pois disponibiliza recursos durante um período maior de tempo, em maior quantidade e qualidade adequada. Aliado a isso, destaca-se a preferência inata pelo conjunto de cores, as quais coincidem com o padrão de coloração das inflorescências desta verbenácea e a capacidade de relacionar o padrão de cor preferido com a concentração de sacarose do néctar. Ainda, esta borboleta distingue cores em estratégias comportamentais distintas: oviposição e alimentação. Estes aspectos, em conjunto, ao longo da história evolutiva, provavelmente contribuíram para o uso eficiente das flores de *L. camara* por *H. erato phyllis*, bem como uma elevada plasticidade correspondente, possibilitando o uso de diversas outras, quando na ausência desta flor.

ABSTRACT

Adults of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae) use flowers of several angiosperms with different colors and shapes as food source. In the present study, it was determined the phenology of *Lantana camara* Linnaeus, *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl, *Glandularia tenuisecta* (Briq.) W. Small (Verbenaceae), *Dicliptera tweediana* Nees (Acanthaceae), and *Melothria cucumis* Vell (Cucurbitaceae), as well as the distribution and the utilization of these floral resources by *H. erato phyllis*. The distribution of resources was evaluated by monthly estimating the number of flowers on these species and their utilization by *H. erato phyllis* adults, based upon the quantification of pollen grains present on their proboscides. The availability of pollen and nectar throughout the day, and the butterfly response to the utilization of floral resources was evaluated for *L. camara* and *S. cayennensis*, through direct observations of feeding adults. Under insectary conditions, preference for different concentrations of sucrose was also investigated. For these experiments, feeders containing sucrose at concentrations of 0, 5, 10, 20 e 40 % were offered to the insects. The ability to associate color and concentration of sucrose in the nectar was evaluated by choice experiments, utilizing feeders with colors previously known as preferred and non-preferred by the insect. Concentrations of sucrose utilized in this experiment were: 0, 10, 20, 40, and 80%. The tests were performed with five different combinations of colors and concentrations. The ability of this nymphalid to discern plant colors for oviposition was also investigated in the insectary. In the tests, artificial purple

and green shoots, similar to natural branches of *Passiflora suberosa* Linnaeus, were offered for oviposition. Innate preference for flower colors was evaluated by offering to young butterflies feeders in the colors purple, lilac, green, yellow, orange, red, black, and white. The association between color and presence of food (nectar) was evaluated for individuals captured and tested in a period of six days. In the first three days, butterflies received sucrose at a concentration of 1M in the red feeders. After this period, in each experiment, food was transferred to the other colored feeders. *L. camara* flowered the whole year, and presented a high number of inflorescences during the winter. The other species (*S. cayennensis*, *G. tenuisecta*, *M. cucumis*, and *D. tweediana*) had flowers only during spring and summer. During the winter, *M. cucumis* presented a random distribution, while the other species were aggregated. Multiple regression analyses indicated that *L. camara* explains the distribution of *H. erato phyllis* except during the winter. The mean number of pollen grains of *L. camara* attached to the proboscides of the butterflies was significantly higher than the other angiosperms investigated in the present study. Flowers of *L. camara* had a higher amount of pollen and nectar available for the butterflies in comparison with *S. cayennensis*. *S. cayennensis* floral nectar presented a higher concentration of sucrose when compared to flowers of *L. camara*. *H. erato phyllis* utilized flowers of *L. camara* more frequently and for a longer period during the day. Butterflies preferred sucrose solutions at concentrations between 10 and 20% and associated color with the preferred concentration. *H. erato phyllis* preferentially laid a higher number of eggs on green shoots. It also

demonstrated an innate feeding preference for a group of colors (red, yellow, and orange). This heliconian butterfly becomes conditioned to use the feeder with sucrose. Moreover, it also demonstrated the ability to condition this behavior by utilizing feeders of different colors. Therefore, *L. camara* is an important resource for the adults of *H. erato phyllis*, in spatial and temporal scales, since it is available for a long period of time, in a high amount and is of better quality in comparison with other plants. In addition, the butterflies have an innate preference for a group of colors that are in accordance with the pattern of colors presented by the flowers of *L. camara*, and are capable of relating the preferred pattern with the concentration of nectar and sucrose present in the flowers. Also, this butterfly is able to discern colors for different behavioral strategies: oviposition and feeding. These aspects probably contributed for an efficient exploitation of the flowers of *L. camara* by *H. erato phyllis* throughout their evolutionary history, and for the high plasticity in use of a variety of other flowers when in the absence of *L. camara*.

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

Uma das razões da existência de grande diversidade de angiospermas deve-se ao desenvolvimento de vários mecanismos de dispersão gênica. Muitos autores (e.g., Grant, 1949; Stebbins, 1970; Crepet, 1983; Feinsinger, 1983; Taylor & Taylor, 1993) atribuem o sucesso evolutivo destas, pelo menos em parte, à polinização cruzada, mediada por animais, principalmente insetos (Richards, 1986). Dentre os insetos, as abelhas são as que polinizam o maior número de plantas, seguidas pelos dípteros, lepidópteros e coleópteros (Kearns *et al.*, 1998).

Insetos e outros visitantes florais obtêm alimento retirando o pólen e o néctar das flores. Neste tipo de relação mutualística, as plantas obtêm em troca o transporte do pólen de uma flor para outra (Fægri & Pijl, 1971). O uso de um recurso floral por parte de um inseto, requer habilidades comportamentais que possam detectar os sinais emitidos pelas plantas e associá-los com a disponibilidade de recurso presente em uma dada flor (Pleasants, 1981; Hill *et al.*, 1997; Galizia *et al.*, 2005). Além disso, devem apresentar características morfológicas e fisiológicas que proporcionem a retirada e o uso do recurso (Waser *et al.*, 1996; Mayfield *et al.*, 2001; Stout & Goulson, 2001).

Embora existam evidências de que alguns traços florais estejam associados a visitantes especializados, relativamente poucos casos de interação entre planta e polinizador são absolutamente obrigatórias. A maioria das plantas têm vários polinizadores e estes podem visitar várias espécies de

plantas (Waser *et al.*, 1996; Memmott, 1999). Para um polinizador incluir na sua dieta os recursos de uma nova flor, ele precisa primeiramente ser capaz de detectá-la. Um dos sinais mais importantes presente no sistema de polinização é a capacidade visual, o que facilita a localização do recurso (Bernard, 1979; Shafir, 1996; Galizia *et al.*, 2005). Muitos insetos, especialmente himenópteros, dípteros, lepidópteros e coleópteros têm um sistema visual capaz de distinguir cores com comprimento de onda variando de próximo ao ultravioleta (320 nm) até o infravermelho (650 nm) (Ilse, 1937; Swihart, 1964; Struwe, 1972 a,b; Bernard, 1979; Stavenga, 2002).

Alguns insetos polinizadores apresentam preferência inata por certos traços florais (e.g., Kelber, 1997; Weiss, 1997; Gumbert, 2000; Ibarra *et al.*, 2004), e há evidências da existência de aprendizagem e de memorização de características florais. Por exemplo, *Heliconius charitonius* (Lepidoptera; Nymphalidae) aumenta significativamente a freqüência de visitas às flores de cor amarelo após um período de condicionamento (Swihart & Swihart, 1970). Abelhas aprendem a distinguir cores após alguns ensaios correspondentes (Menzel & Erber, 1978). *Pieris rapae* (Lepidoptera; Pieridae) fica condicionada a visitar a flor utilizada na primeira alimentação (Lewis, 1993). *Battus philenor* (Lepidoptera; Papilionidae) é condicionada a cor tanto para oviposição quanto para alimentação (Weiss & Papaj, 2003).

Diferenças morfológicas no aparelho bucal dos insetos e em outras partes do corpo, interagem com a morfologia e o tamanho das flores, as quais influenciam na eficiência de alimentação (Gilbert, 1975; Dukas & Shimida,

1989). Aspectos fisiológicos, como o processamento digestivo do pólen e do néctar, fornecem energia que aumentam a taxa de crescimento, a longevidade e a fecundidade dos insetos, incluindo Lepidoptera (Gilbert, 1972; Krenn & Penz, 1998).

Os adultos de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae) visitam flores de pelo menos 56 espécies de angiospermas (Romanowski *et al.*, 1985; Ruszczyk, 1986; Moreira *et al.*, 1996; Ramos & Freitas, 1999; Corrêa *et al.*, 2001). No Rio Grande do Sul, alimentam-se de flores de 23 espécies, pertencentes a diversas famílias. As flores visitadas comumente são gamopétalas, com a corola formando um tubo de dimensões aproximadas à da probóscide. Duas espécies de Verbenaceae, *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl e *Lantana camara* Linnaeus destacam-se nesse sentido, sendo citadas como as plantas mais utilizadas no Rio Grande do Sul (Corrêa *et al.*, 2001). Um estudo realizado em três áreas localizadas no Estado de São Paulo, indicou que *H. erato phyllis* visita com maior freqüência as flores de *L. camara*. Ainda, foram observados indivíduos alimentando-se em *Rubus rosaefolius* non Smith. (Rosaceae), *Asclepias curassavica* L. (Asclepiadaceae), *Epidendrum fulgens* Brongn. (Orchidaceae), *Mikania lundiana* D. C., *Trixis antimenorrhoea* (Schrank) Kuntze (Asteraceae), entre outras (Ramos & Freitas, 1999).

Desta forma, *H. erato phyllis* parece comportar-se como oportunista, ou seja, visita flores com padrões morfológicos passíveis de uso, disponíveis num dado tempo, em uma determinada área (Corrêa *et al.*, 2001). Tal comportamento pode estar associado às características intrínsecas deste

lepidóptero, como preferência inata por diferentes cores, capacidade de aprendizagem, preferência por determinada concentração de sacarose, entre outras. A variação sazonal e diária dos recursos e os compostos nutricionais retirados do pólen e do néctar também podem estar intermediando este comportamento.

H. erato phyllis distribui-se no Brasil (do Maranhão, Ceará e Rio Grande do Norte ao Mato Grosso do Sul, a oeste, e no Rio Grande do Sul, ao sul), Bolívia (Tarija, Santa Cruz, Cochabamba, La Paz e Beni), nordeste da Argentina, Paraguai e Uruguai (Holzinger & Holzinger, 1994). Diante da ampla distribuição geográfica deste lepidóptero, é esperado que ocorra um ajuste, tanto no tempo quanto no espaço, em relação ao uso dos recursos alimentares disponíveis em uma dada região. Assim, a utilização de pólen e néctar de flores de diferentes espécies, pode acarretar variações nutricionais e consequentemente alterar componentes de sua história de vida.

As populações naturais deste ninfalídeo apresentam uma área de vida restrita, com tamanho efetivo inferior a 100 indivíduos (Oliveira & Araújo, 1992). Pode ser encontrada em matas abertas e/ou perturbadas, ou em clareiras de matas densas (Brown, 1992) e, ao entardecer, costumam se agregar, formando os chamados “dormitórios” (Di Mare, 1984). Saafeld e Araújo (1981) acompanharam durante três anos uma população de *H. erato phyllis* no Rio Grande do Sul, e verificaram que esta atinge seu tamanho máximo em abril, começa a declinar em maio e entra em extinção em junho, retomando seu

crescimento em novembro. Esses autores verificaram que a longevidade máxima dos adultos dessa espécie em campo é de 5 meses.

Em relação a outros lepidópteros, os adultos de *H. erato phyllis* apresentam um cérebro avantajado e um sofisticado sistema visual (Swihart, 1971; Gilbert, 1975). Tem-se atribuído a essas características o desenvolvimento de determinados comportamentos, como selecionar ramos maiores, com região apical, com maior área foliar e livre de ovos de coespecíficos das plantas hospedeiras (Mugrabi-Oliveira & Moreira, 1996 a,b), bem como auxiliar no reconhecimento das flores utilizadas na alimentação (Gilbert, 1975; Brown, 1981). Além disso, a espécie apresenta a capacidade de discriminar cores, na faixa de comprimentos de onda de 370 a 570nm (Crane, 1955; Swihart, 1971; Struwe, 1972).

O presente trabalho objetivou avaliar, em campo, a variação sazonal dos principais recursos florais e sua utilização por *H. erato phyllis* (Barp *et al.*, submetido a). Numa escala diária, determinou-se a disponibilidade de pólen e néctar nas flores de *L. camara* e *S. cayennensis*, bem como a resposta de *H. erato phyllis* quanto a utilização dos recursos florais destas espécies, associando-se a preferência de cores pela borboleta com a concentração de carboidratos solúveis das flores (Barp *et al.*, submetido b). Por último (Barp *et al.*, submetido c), avaliou-se a capacidade de discriminação de cores para oviposição e alimentação, bem como a existência de preferência inata e condicionamento a cores associada à fonte de recurso alimentar para os adultos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARP, E. A.; MACEDO, J. H.; BALDISSERA, R.; SOARES, G. L. G. & MOREIRA, G. R. P. Distribuição espacial, variação sazonal dos recursos florais e uso por *Heliconius erato phyllis*. Ecological Entomology (submetido a).
- BARP, E. A.; SOARES, G. L. G. & MOREIRA, G. R. P. Variação na cor das flores, oferta de recurso e resposta no uso diário das flores de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl e *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae) por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae). Neotropical Entomology (submetido b).
- BARP, E. A.; SOARES, G. L. G. & MOREIRA, G. R. P. Preferência inata e aprendizagem de cores por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae) frente à oviposição e alimentação. Animal Behaviour (submetido c).
- BERNARD, G. D. Red-absorbing visual pigment of butterflies. Science **203**: 1125-1127, 1979.
- BROWN JR., K. S. The biology of *Heliconius* and related genera. Annual Review of Entomology **26**: 427-456, 1981.
- BROWN JR., K. S. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. História natural da Serra do Japi: ecologia

- e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil (org. Morellato, L. P. C.) p.p. 142-189. Editora da Unicamp. Campinas, 1992.
- CORRÊA, C. A.; IRGANG, B. E. & MOREIRA, G. R. P. Estrutura floral das angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul. Iheringia Série Zoológica 90: 71-84, 2001.
- CRANE, J. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use color. Zoologica 40: 167-196, 1955.
- CREPET, W. L. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In: Real, L. (ed.) Pollination biology. Orlando. Academic Press. 29-49, 1983.
- DI MARE, R. A. Dinâmica populacional e efeito do endocruzamento em *Heliconius erato phyllis*. Dissertação (Mestrado em Genética) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, 1984.
- DUKAS, R. & SHMIDA, A. Correlation between the color, size and shape of Israeli crucifer flowers and relationships to pollinators. Oikos 54: 281-286, 1989.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. V. The principles of pollination ecology. Oxford, Pergamon Press, 1971. 291p.

- FEINSINGER, P. Coevolution and pollination. In: Futuyma, D. J. and Slatkin, M. (eds.) Coevolution. Sunderland, MA, Sinauer Associates, 1983. p. 282-310.
- GALIZIA, C. G; KUNZE, J.; GUMBERT, A.; BORG-KALSON, A. K.; SACHSE, S.; MARKL, C. & MENZEL, R. Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. Behavioral Ecology 16: 159-168, 2005.
- GILBERT, L. E. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. Proceedings of the National Academy of Sciences 69: 1403-1407, 1972.
- GILBERT, L. E. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Gilbert, L. E. & Raven, P. H. (Eds.) Coevolution of animals and plants. Univ. of Texas Press, Austin, 1975. p. 210-240.
- GRANT, V. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. Evolution 3: 82-97, 1949.
- GUMBERT, A. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. Behavioral Ecology and Sociobiology 48: 36-43, 2000.
- HILL, P. S. M.; WELLS, P. H.; WELLS, H. Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour. Animal Behaviour 54: 615-627, 1997.
- HOLZINGER, H. & HOLZINGER, R. Heliconius and related genera. Venette, Sciences Nat., 1994. 328p.

- IBARRA, N. H.; KUNZE, J. & GIURFA, M. Symmetry is in the eye of the “beeholder”: innate preference for bilateral symmetry in flower-naive bumblebees. Naturwissenschaften 91: 374-377, 2004.
- ILSE, D. New observations on responses to colours in egg-laying butterflies. Nature 25: 544-545, 1937.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D.; W. & WASER, N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interaction. Annual Review Ecology and Systematics 29: 83-112, 1998.
- KELBER, A. Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. The Journal of Experimental Biology 200: 827-836, 1997.
- KRENN, H. W. & PENZ, C. M. Mouthparts of *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a search for anatomical adaptations to pollen-feeding behavior. International Journal of Insect Morphology & Embriology 27, 301-309, 1998.
- LEWIS, A. C. Learning and the evolution of resources: pollinators and flower morphology. In: Papaj, D. R. & Lewis, A. C. (Eds.). Insect learning: ecological and evolutionary perspective. New York, Chapman & Hall, 1993. p. 219-242.
- MAYFIELD, M. M.; WASER, N. & PRICE, M. V. Exploring the “most effective pollinator principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. Annals of Botany 88: 591-596, 2001.

- MEMMOTT, J. The structure of a plant-pollinator food web. Ecology Letters **2**: 276-280, 1999.
- MENZEL, R. & ERBER, J. Learning and memory in bees. Scientific American **239**: 102-110, 1978.
- MOREIRA, G. R. P.; CORRÊA C. & MUGRABI-OLIVEIRA, E. Pollination of *Habenaria pleiophylla* Hoehne & Schlechter (Orchidaceae) by *Heliconius erato phyllis* Fabricius (Lepidoptera; Nymphalidae). Revista brasileira de Zoologia **13**, 791-798, 1996.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & MOREIRA, G. R. P. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). Revista brasileira de Zoologia **13**: 929–937, 1996, a.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & MOREIRA, G. R. P. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). Revista brasileira de Zoologia **13**: 939-953, 1996, b.
- OLIVEIRA, D. L. & ARAÚJO, A. M. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera; Nymphalidae). IV. Effective size and variability of the red raylets in natural populations. Revista Brasileira de Genética **15**, 789-799, 1992.
- PLEASANTS, J. M. Bumblebee response to variation in nectar availability. Ecology **62**: 1648-1661, 1981.

- RAMOS R. R. & FREITAS, A. V. L. Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). Journal of the Lepidopterists' Society **53**: 11-21, 1999.
- RICHARDS, A. J. Plant breeding systems. George Allen & Unwin Ltda. London, 1986. 529 p.
- ROMANOWSKI, H. P.; GUS, R. & ARAÚJO, A. M. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph:). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. Revista Brasileira de Biologia **45**: 563-569, 1985.
- RUSZCZYK, A. Hábitos alimentares de borboletas adultas e sua adaptabilidade ao meio urbano. Revista Brasileira de Biologia **46**: 419-427, 1986.
- SAALFELD, K. & ARAÚJO, A. M. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph). I. Demography of a natural population. Revista Brasileira de Biologia **41**: 855-860, 1981.
- SHAFIR, S. Color discrimination conditioning of a wasp, *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). Biotropica **28**: 243-251, 1996.
- STAVENGA, D. G. Reflections on colourful ommatidia of butterfly eyes. Journal of Experimental Biology **8**: 1077-1085, 2002.
- STEBBINS, G. L. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: pollination mechanisms. Annual Review Ecology and Systematics **1**: 307-326, 1970.

- STOUT, J. C. & GOULSON, D. The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. Animal Behaviour **62**: 183-189, 2001.
- STRUWE, G. Spectral sensitivity of the compound eye in butterflies (*Heliconius*). Journal of Comparative Physiology **79**: 191-196, 1972a.
- STRUWE, G. Spectral sensitivity of single photoreceptors in the compound eye of a tropical butterfly (*Heliconius numata*). Journal of Comparative Physiology **79**: 197-201, 1972b.
- SWIHART, C. A. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. Animal Behaviour **19**: 156-164, 1971.
- SWIHART, C. A. & SWIHART, S. L. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. Animal Behaviour **18**: 60-64, 1970.
- SWIHART, S. L. The nature of the electroretinogram of a tropical butterfly. Journal of Insect Physiology **10**: 547-562, 1964.
- SWIHART, S. L. Evoked potentials in visual pathway of *Heliconius erato* (Lepidoptera). Zoologica **50**: 55-61, 1965.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. The biology and evolution fossil plants. New Jersey, Prentice-Hall, 1993. 982p.
- WASER, N. W. ; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M. & OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology **77**: 1043-1060, 1996.

WEISS, M. Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipevine swallowtail. Animal Behaviour 53: 1043-1052, 1997.

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

CAPÍTULO 2

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL, VARIAÇÃO SAZONAL DOS RECURSOS FLORAIS E USO POR *HELICONIUS ERATO PHYLLIS**

BARP, E. A.^{1,2}; MACEDO, J. H.³; BALDISSERA, R.⁴; SOARES, G. L. G.⁵. &
MOREIRA, G. R. P.^{3,6}

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
2. Universidade do Contestado, Rua Victor Sopelsa, 3000, CEP 89.700.000 Concórdia, SC, Brasil.
3. Depto. de Zoologia, Instituto de Biociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
4. Fundação de Ensino Superior da Região Centro-Sul - FUNDASUL. Av. Cônego Luiz Walter Hanquet, 151, CEP 96180-000, Camaquã, RS.
5. Depto de Botânica, Instituto de Biociências UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, RS, Brasil.
6. Correspondência para: Prof. Dr. Gilson R. P. Moreira, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, prédio 43435, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

* Submetido à revista Ecological Entomology

ABSTRACT

Adults of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae) utilize flowers of several angiosperms with different colors and shapes as food source. In the present study, the phenology and distribution of *Lantana camara* Linnaeus, *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl, *Glandularia tenuisecta* (Briq.) W. Small

present during the whole period of study. The highest number of flowers occurred in the winter and the lowest during the summer. *S. cayennensis* flowers during spring and summer, *G. tenuisecta* and *M. cucumis* flower during the spring, and *D. tweediana* during the summer. During the winter, *M. cucumis* presented random distribution, while the other species were aggregated during all seasons. During the summer, 70.0 % of the individuals of *H. erato phyllis* and 78.0 % of inflorescences were found in 12 sample units. Multiple regression analyses demonstrated that *L. camara* explains the distribution of *H. erato phyllis* for all seasons, with the exception of the winter. The number of pollen grains attached to the proboscides ranged from one to 3.098. The mean number of pollen grains of *L. camara* attached to the proboscides of each butterfly was significantly higher when compared to the other angiosperms. Thus, *L. camara* is an important resource for this lepidopteran in time and space. It remains unknown what is the corresponding role played by *L. camara* throughout the *H. erato phyllis* geographical distribution.

Key-words: adult feeding, angiosperm phenology, floral resources, heliconian butterflies.

RESUMO

Os adultos de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae) utilizam como fonte alimentar flores de várias angiospermas, as quais apresentam diversas cores e formas. Neste estudo, investigou-se a fenologia de *Lantana camara* Linnaeus, *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl, *Glandularia*

tenuisecta (Briq.) W. Small (Verbenaceae), *Dicliptera tweediana* Nees (Acanthaceae) e *Melothria cucumis* Vell (Cucurbitaceae), bem como a distribuição e a utilização destes recursos florais por *H. erato phyllis*. O estudo foi realizado no Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS, destinado ao cultivo de *Eucalyptus*. Foram selecionados dois talhões de 1.650 m de perímetro cada e margem subdividida em 66 unidades amostrais (50 m de comprimento e 20 de largura). No primeiro ano de estudo (agosto de 2003 a julho de 2004), mensalmente foram quantificadas as inflorescências de *L. camara* e *S. cayennensis* e, no segundo (agosto de 2004 a julho de 2005), foram incluídas as demais espécies. As borboletas foram capturadas, marcadas na asa anterior esquerda sendo registrado o número da unidade amostral em que foi capturada. Antes da liberação, o pólen aderido a probóscide foi depositado sobre lâmina, corado com fucsina básica diluída em glicerina líquida comercial, coberta com lamínula e lutada com esmalte incolor. Os grãos foram identificados e contados sob microscópio óptico. O padrão de distribuição das espécies foi analisado pelo índice de dispersão de Morisita e, a relação entre a distribuição de *H. erato phyllis* e os recursos florais, pela análise de regressão múltipla. *L. camara* apresentou flores em praticamente todos os meses. O maior número ocorreu no inverno e, o menor, no verão. *S. cayennensis* floresceu na primavera e verão. *G. tenuisecta* e *M. cucumis* floresceram na primavera e *D. tweediana* no verão. No inverno, *M. cucumis* apresentou distribuição aleatória. As demais espécies apresentaram distribuição agregada em todas as estações. No verão, 70,0 % dos indivíduos de *H. erato phyllis* e

78,0 % das inflorescências foram encontrados em 12 unidades amostrais. Pela análise de regressão múltipla, *L. camara* explicou a distribuição de *H. erato phyllis*, exceto no inverno,. O número de grãos de pólen aderidos à probóscide de *H. erato phyllis* variou de um a 3.098. Em média, o número de grãos pólen de *L. camara* aderidos à probóscide por borboleta foi significativamente maior em relação às demais angiospermas estudadas. Assim, *L. camara* é um recurso importante, tanto numa escala espacial quanto temporal, para os adultos deste lepidóptero. Resta saber qual o papel desta verbenácea em relação à alimentação deste heliconíneo em uma escala mais abrangente ao longo de sua distribuição geográfica.

Palavras-chave: alimentação dos adultos, fenologia de angiospermas, heliconíneos, recursos florais.

INTRODUÇÃO

A habilidade dos insetos em encontrar e ocupar áreas que concentrem tanto os recursos para os adultos como para as larvas, bem como condições abióticas adequadas, constitui-se numa das estratégias mais efetivas para garantir a manutenção das populações. Neste contexto, a agregação dos organismos, no tempo e no espaço, pode revelar padrões de seleção e utilização de microhabitats (Krebs, 1985). A maioria dos insetos não se distribui ao acaso, tendo em vista que poucos ambientes são homogêneos. Assim, observa-se uma tendência geral quanto à existência de distribuições agregadas das populações nos ambientes naturais (Southwood, 1978; Alcock, 1998).

Cerveira *et al.* (2003), em um estudo preliminar e de curta duração, realizado em uma área de plantação de *Eucalyptus* em Barra do Ribeiro, RS, indicaram que *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775) (Lepidoptera; Nymphalidae) e seus recursos alimentares, tanto para adultos (*Lantana camara* Linnaeus) quanto para larvas (*Passiflora misera* Humboldt, Bonpland & Kunth) apresentam distribuição agregada. Numa escala mais ampla, *H. erato phyllis* distribui-se em todo Brasil, excetuando-se a região amazônica (Holzinger & Holzinger, 1994). Pode ser encontrada em matas abertas ou perturbadas ou em clareiras de matas densas (Brown, 1992), formando sub-populações com tamanho inferior a 100 indivíduos (Oliveira & Araújo, 1992). Ao entardecer costumam se agregar formando os chamados “dormitórios”. A “área de vida” (*home range*) é de aproximadamente 200 m (Di Mare, 1984).

Para oviposição, este heliconíneo utiliza exclusivamente plantas da família Passifloraceae (Benson *et al.* 1976), sendo *Passiflora suberosa* Linnaeus e *P. misera* as espécies mais freqüentemente utilizadas no Rio Grande do Sul (Menna-Barreto & Araújo, 1985; Périco, 1995). Os adultos alimentam-se do pólen e do néctar de diversas espécies vegetais (Gilbert, 1972; Romanowski *et al.* 1985; Krenn & Penz, 1998; Moreira *et al.* 1996; Corrêa *et al.* 2001), como por exemplo, *L. camara*, *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl (Verbenaceae), *Dicliptera tweediana* Nees (Acanthaceae), *Melothria cucumis* Vell (Cucurbitaceae), entre outras (Corrêa *et al.* 2001). Neste aspecto, pode comportar-se como uma espécie oportunista, pois utiliza grande diversidade de famílias, formas e cores das flores disponíveis numa dada área (Corrêa *et al.*

2001). A abundância relativa de uma dada espécie de planta pode condicionar o seu uso, pois apresenta a capacidade de mudar a frequência de utilização de um recurso floral pela associação da cor que as flores apresentam (Barp *et al.* submetido).

A variação sazonal dos recursos florais, se existentes, bem como o respectivo padrão de utilização por esta borboleta, ainda são desconhecidos até o momento. Assim, neste estudo, foram determinadas a distribuição espacial e a ocorrência de flores em *L. camara*, *S. cayennensis*, *D. tweediana*, *M. cucumis*, *Glandularia tenuisecta* (Briq.) W. Small (Verbenaceae) ao longo do ano, bem como a utilização destes recursos florais por *H. erato phyllis* através da análise dos grãos de pólen presentes na probóscide.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O local situa-se no Horto Florestal Barba Negra (30^o 23' S e 51^o 12' W), pertencente a Aracruz S.A., no município de Barra do Ribeiro, RS, destinado ao cultivo de *Eucalyptus*. Foram selecionados dois talhões (números 152 e 153) de aproximadamente 1.650 m de perímetro cada. A margem destes foi previamente demarcada e subdividida longitudinalmente em intervalos de 50 m (comprimento) e 15 m (largura), totalizando 66 unidades amostrais (u.a.) (Fig. 1). No interior dos talhões, ocorre um sub-bosque, composto predominantemente por espécies nativas. Dentre estas destacam-se o butiá, *Butia capitata* (Martius) Becc. (Arecaceae) e a capororoca, *Myrsine*

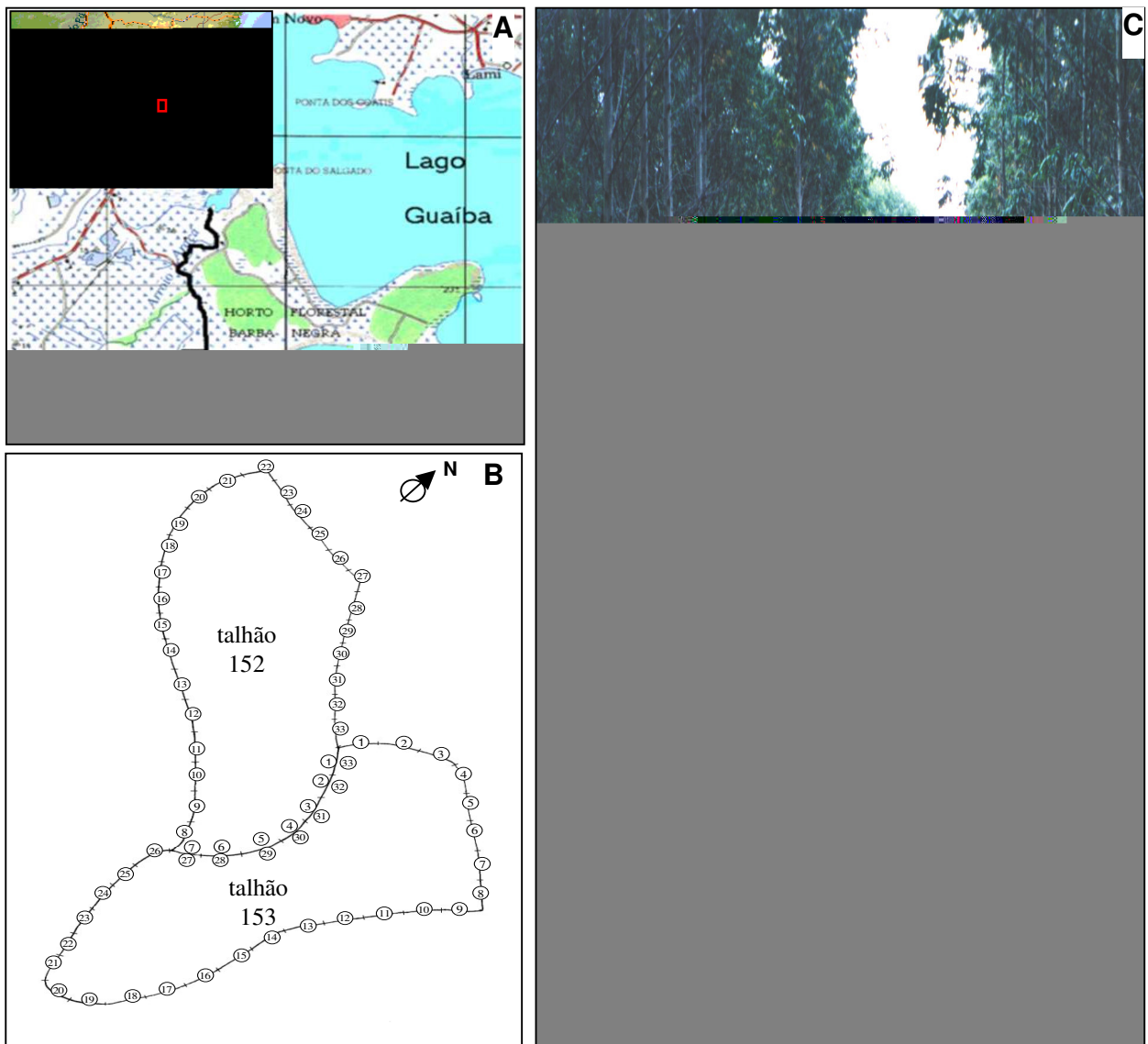


Figura 1. Área de estudo: **A**, mapa com a localização do Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS. **B**, croqui dos talhões de *Eucalyptus* números 152 e 153 (números em círculos correspondem às unidades amostrais). **C**, detalhe da borda dos talhões.

umbellata Mart. (Myrsinaceae); ainda, *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching. (Dryopteridaceae), *Desmodium* sp. (Fabaceae). Principalmente nas bordas, ocorrem espécies cujas flores são utilizadas pelos adultos de *H. erato phyllis*, como por exemplo, *L. camara*, *S. cayennensis*, *G. tenuisecta*, *D. tweediana*, *M. cucumis* e *Asclepias curassavica* Linnaeus (Asclepiadaceae), entre outras (Corrêa *et al.* 2001). Encontram-se também plantas hospedeiras das larvas deste heliconíneo como *P. misera* e *P. suberosa* (Rodrigues & Moreira, 2002).

Variação sazonal dos recursos florais

No primeiro ano de estudo (agosto de 2003 a julho de 2004), mensalmente foram quantificadas as inflorescências de *L. camara* e *S. cayennensis* (Fig. 2A, B). No segundo ano (agosto de 2004 a julho de 2005), além das espécies citadas foram quantificadas as inflorescências de *G. tenuisecta* (Fig. 2C) e o número de flores de *M. cucumis* e *D. tweediana* (Fig. 2D e E). Exemplares destas espécies foram coletados, exsiccados e incorporados ao acervo do herbário ICN do Departamento de Botânica da UFRGS, como espécies testemunho sob os números 142177, 142175, 142178, 1422176, 142174, respectivamente.

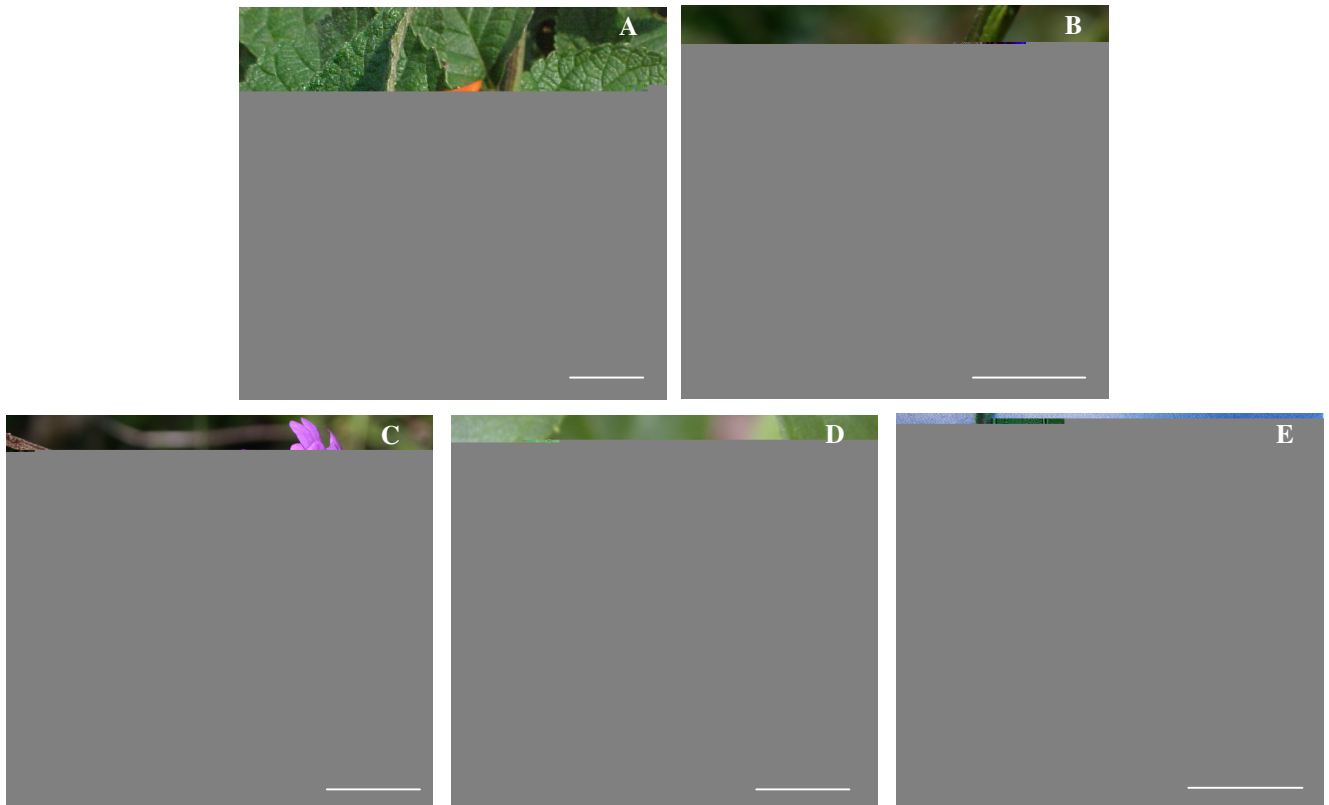


Figura 2. Flores avaliadas no Horto Florestal Barba Negra. **A**, *Lantana camara*; **B**, *Stachytarpheta cayennensis*; **C**, *Glandularia tenuisecta*; **D**, *Melothria cucumis*; **E**, *Dicliptera tweediana*. Barras correspondem a 7, 8, 12, 6, e 15mm, respectivamente.

Distribuição espacial e uso dos recursos por Heliconius erato phyllis

Durante o período de estudo (agosto de 2003 a julho de 2005), os adultos de *H. erato phyllis* foram capturados com rede entomológica por dois coletores, um em cada talhão, das 9 às 14 horas, período estimado para a maior atividade deste lepidóptero (Mugrabi-Oliveira, 1996). As borboletas capturadas foram marcadas com caneta de retroprojeção na asa anterior esquerda, e registrado o número da unidade amostral. Antes da liberação, o pólen presente na probóscide foi retirado tocando-se cuidadosamente esta estrutura na superfície de uma lâmina. Na seqüência, o material foi corado com fucsina básica (C.I. No. 677) diluída em glicerina líquida comercial, coberta com lamínula (20 x 20 mm) e lutada com esmalte incolor. Em laboratório, os grãos foram identificados e contados sob microscópio óptico Wetzear® (aumento 100X) com o auxílio de um contador de células manual. A contagem foi feita de uma amostra dos grãos de pólen presentes em 35% de cada lâmina analisada, seguindo método proposto por Acioli (2003). A identificação dos grãos de pólen foi feita com base em uma coleção de referência, montada a partir das espécies ocorrentes na área de estudo. Os dados foram comparados através de uma análise de variância (ANOVA) seguida de testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$ (Zar, 1999).

Para verificar a existência de agregação das borboletas e dos recursos alimentares, analisaram-se as suas respectivas distribuições de freqüência do segundo ano de amostragem, através do índice de dispersão Morisita (Krebs, 1999). Através de uma análise de regressão múltipla, foi verificada a relação

entre a distribuição de *H. erato phyllis* (variável dependente) e a distribuição dos recursos florais utilizados (variáveis independentes) (Zar, 1999).

RESULTADOS

Variação sazonal dos recursos florais

Foram registradas inflorescências de *L. camara* em número considerável em praticamente todos os meses de estudo. O maior ocorreu no inverno e, o menor, no verão (Fig. 3). As flores de *S. cayennensis* ocorreram em maior quantidade na primavera e verão. No inverno, esta espécie não apresentou flores (Fig. 3). Flores de *G. tenuisecta* foram registradas na primavera (Fig. 4A). O maior número de flores de *M. cucumis* ocorreu na primavera, decrescendo no verão e outono (Fig. 4B). Em relação à ocorrência de flores de *D. tweediana* constatou-se um pico de floração no verão (Fig. 4C).

Distribuição espacial e uso dos recursos por Heliconius erato phyllis

H. erato phyllis, *L. camara*, *S. cayennensis*, *D. tweediana* e *G. tenuisecta* apresentaram distribuição agregada em todas as estações. No inverno, *M. cucumis* apresentou distribuição aleatória (Tabela 1). No outono, de um total de 66 u.a., os indivíduos de *H. erato phyllis* estavam distribuídos em 27 e as inflorescências de *L. camara* em 24. Em 16 u.a, ou seja, 24% da área estudada, houve sobreposição das duas espécies. Nestas, ocorreram 72,5% do total de borboletas capturadas e 62,5% das inflorescências quantificadas. A análise de

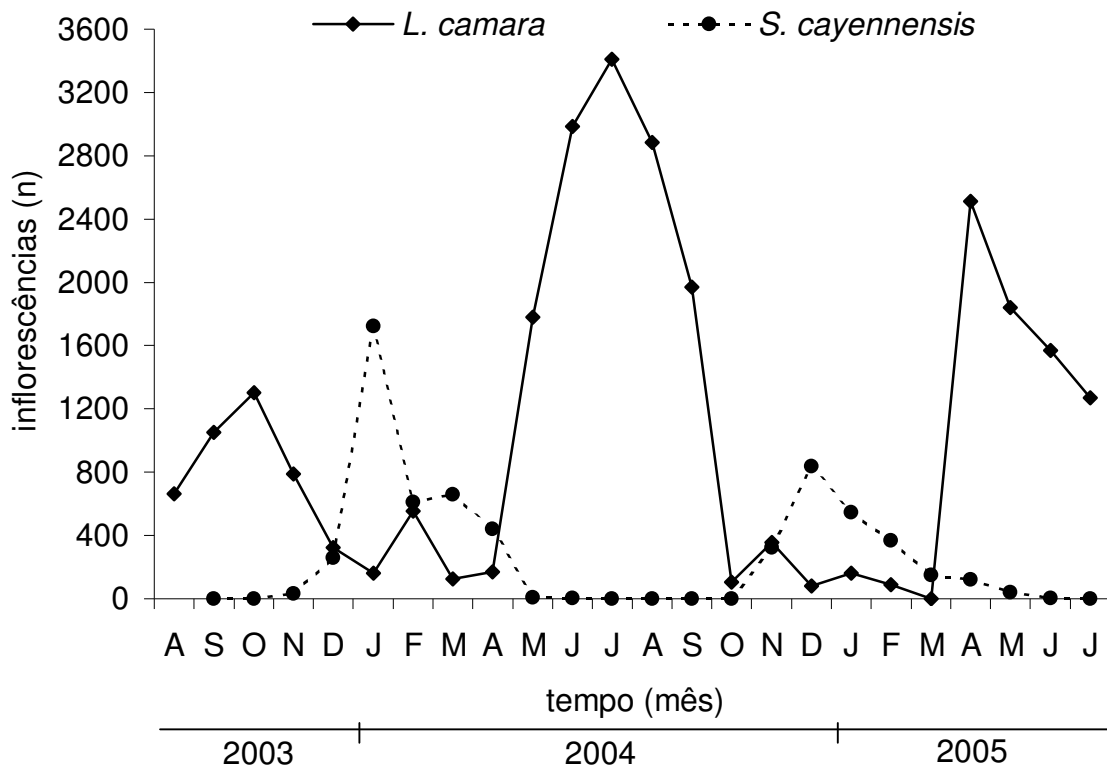


Figura 3. Variação sazonal do número de inflorescências de *Lantana camara* e *Stachytarpheta cayennensis* ocorrentes nas bordas dos talhões 152 e 153, localizados no Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS.

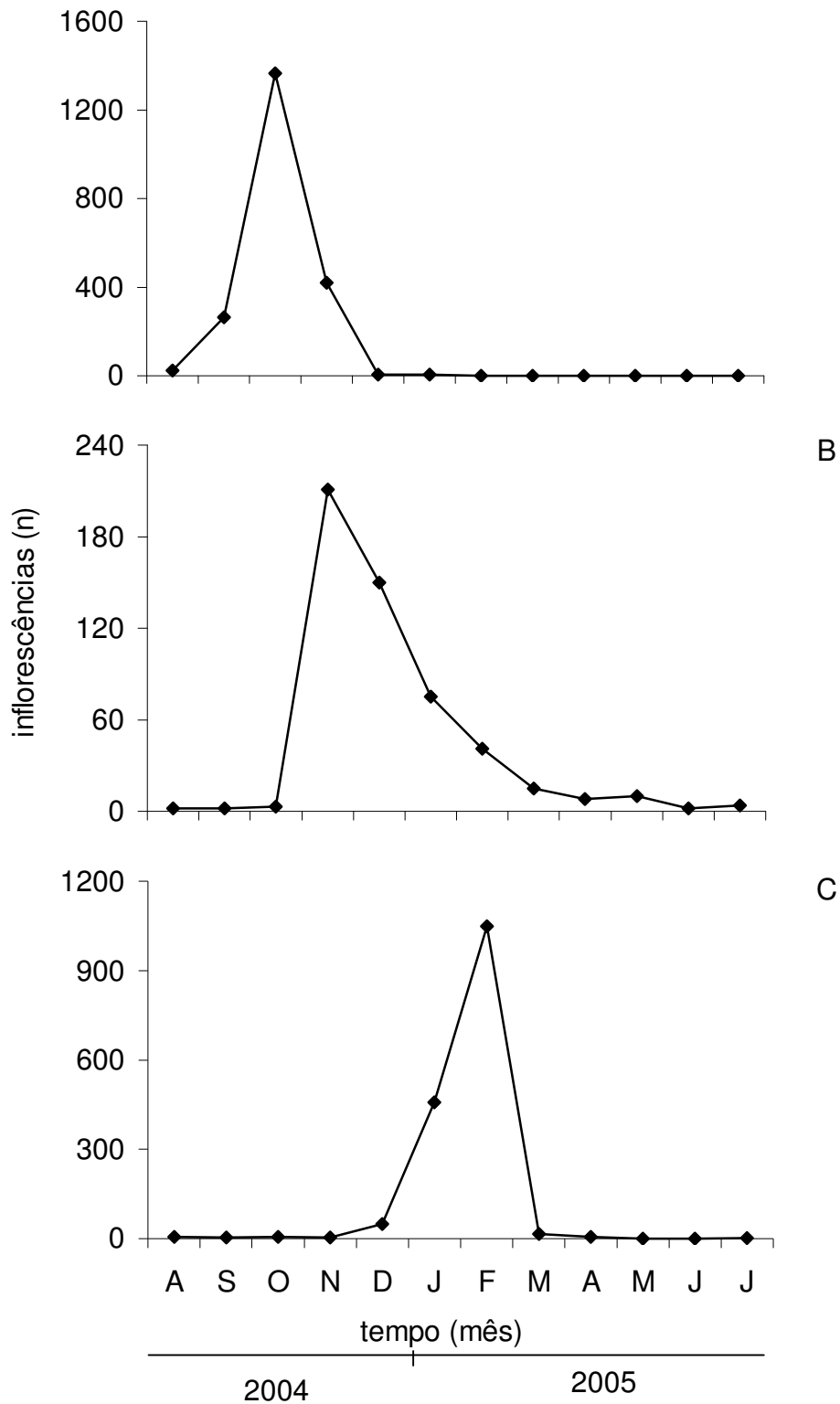


Figura 4. Variação sazonal do número de inflorescências de: **A**, *Glandularia tenuisecta*; **B**, *Melothria cucumis*; **C**, *Dicliptera tweediana*, ocorrentes nas bordas dos talhões localizados no Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS.

Tabela 1. Padrão de distribuição das espécies nas diferentes estações do ano, ocorrentes no Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS. Asterisco indica distribuição aleatória ($p > 0,50$). Os demais valores indicam distribuição agregada ($p < 0,0001$; $gl = 66$).

Estações	Espécies avaliadas						
	<i>H. erato phyllis</i>	<i>L. camara</i>	<i>S. cayennensis</i>	<i>M. cucumis</i>	<i>D. tweediana</i>	<i>G. tenuisecta</i>	
Outono	Índice de Morisita	2,65	12,50	10,42	66,00	16,20	-
	χ^2	140,43	31058,23	490,00	130,00	324,44	-
Inverno	Índice de Morisita	4,46	6,34	67,00	0	23,20	8,27
	χ^2	118,00	1385,94	264,00	65,00*	532,27	1615,66
Primavera	Índice de Morisita	3,93	5,12	2,95	8,02	-	6,40
	χ^2	168,72	2282,83	3388,92	2783,10	-	9736,62
Verão	Índice de Morisita	3,00	6,34	25,43	5,30	37,93	-
	χ^2	144,25	1385,93	1678,44	385,06	56245,46	-

regressão múltipla indicou que a distribuição de *L. camara* explica em torno de 23,5% a distribuição de *H. erato phyllis* ($F = 4,69$; $p = 0,002$) (Fig. 5). No inverno, as borboletas estavam distribuídas em 11 u.a. e as inflorescências de *L. camara* em 32. Em 9,0% da área, ou seja, 6 u.a., as duas espécies ocorreram concomitantemente. Nestas foram encontradas 68,0% do total de borboletas capturadas e 39,0% das inflorescências. Nesta estação, pela análise de regressão múltipla, a distribuição dos indivíduos de *H. erato phyllis* não foi influenciada pela distribuição de nenhuma das espécies vegetais ($F = 1,81$; $p = 0,12$) (Fig. 6).

No verão, as borboletas estavam distribuídas em 20 u.a. e as inflorescências de *L. camara* em 23. Em 12 u.a., ocorreu sobreposição das duas espécies. Nestas, encontravam-se 70,0 % dos indivíduos de *H. erato phyllis* e 78,0 % das inflorescências. A análise de regressão múltipla mostrou que a distribuição de *L. camara* explica em 52% a distribuição deste heliconíneo ($F = 16,68$; $p = 0,0001$) (Fig. 7). Nesta estação, a abundância de *H. erato phyllis* esteve linearmente relacionada com as plantas de *L. camara* (Fig. 8B). Na primavera, 63% das borboletas e 78,0% das inflorescências ocorreram em 11 u.a. Os valores obtidos da análise de regressão múltipla indicaram que a distribuição de *L. camara* explica em 15,5 % a distribuição deste lepidóptero ($F = 2,79$; $p = 0,034$) (Fig. 9).

Durante o período de amostragem foram capturadas 400 borboletas. Destas, 90,75 % apresentaram grãos de pólen aderidos a probóscide, havendo diminuição nos meses de inverno, especialmente no mês de agosto (Fig. 10).

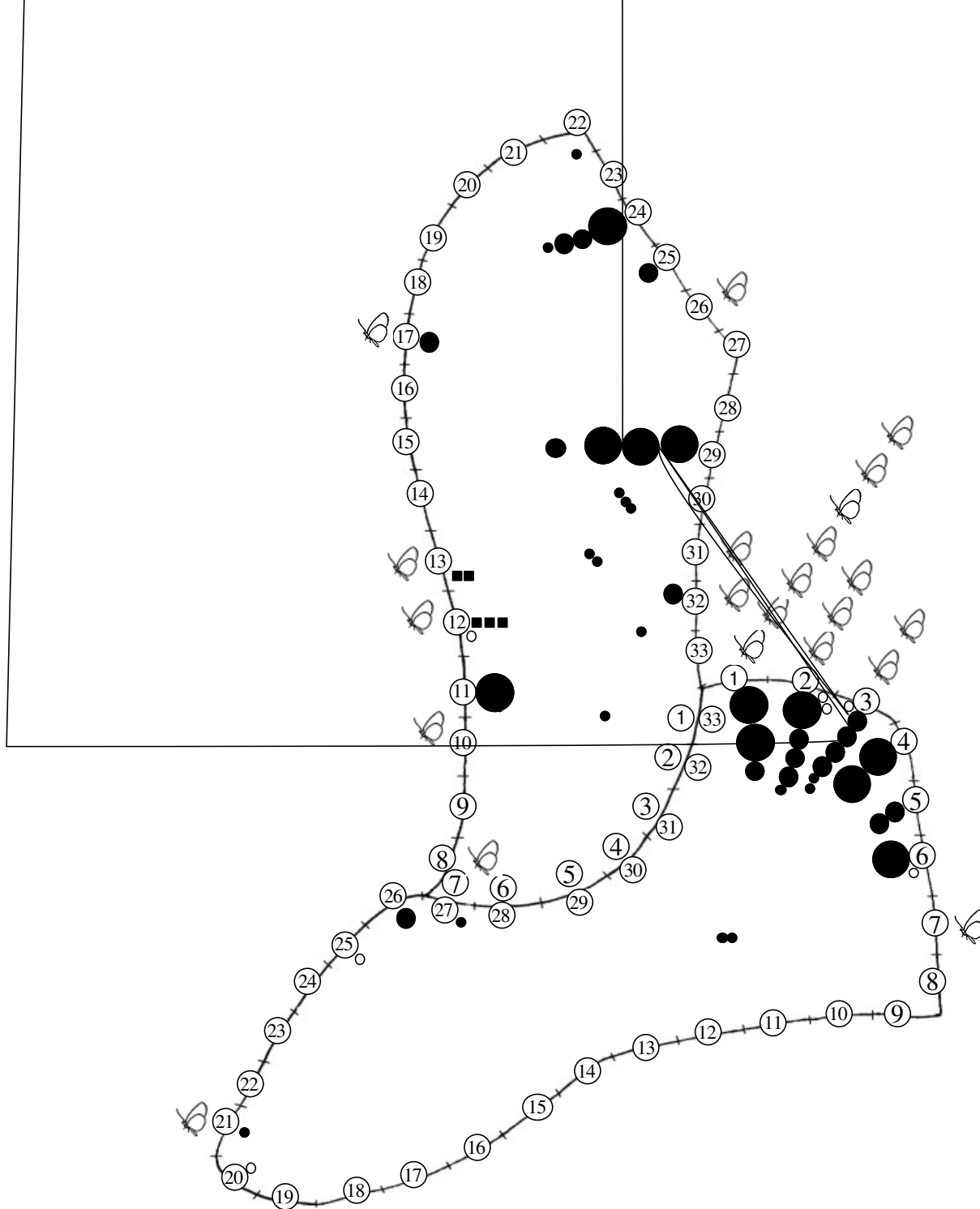
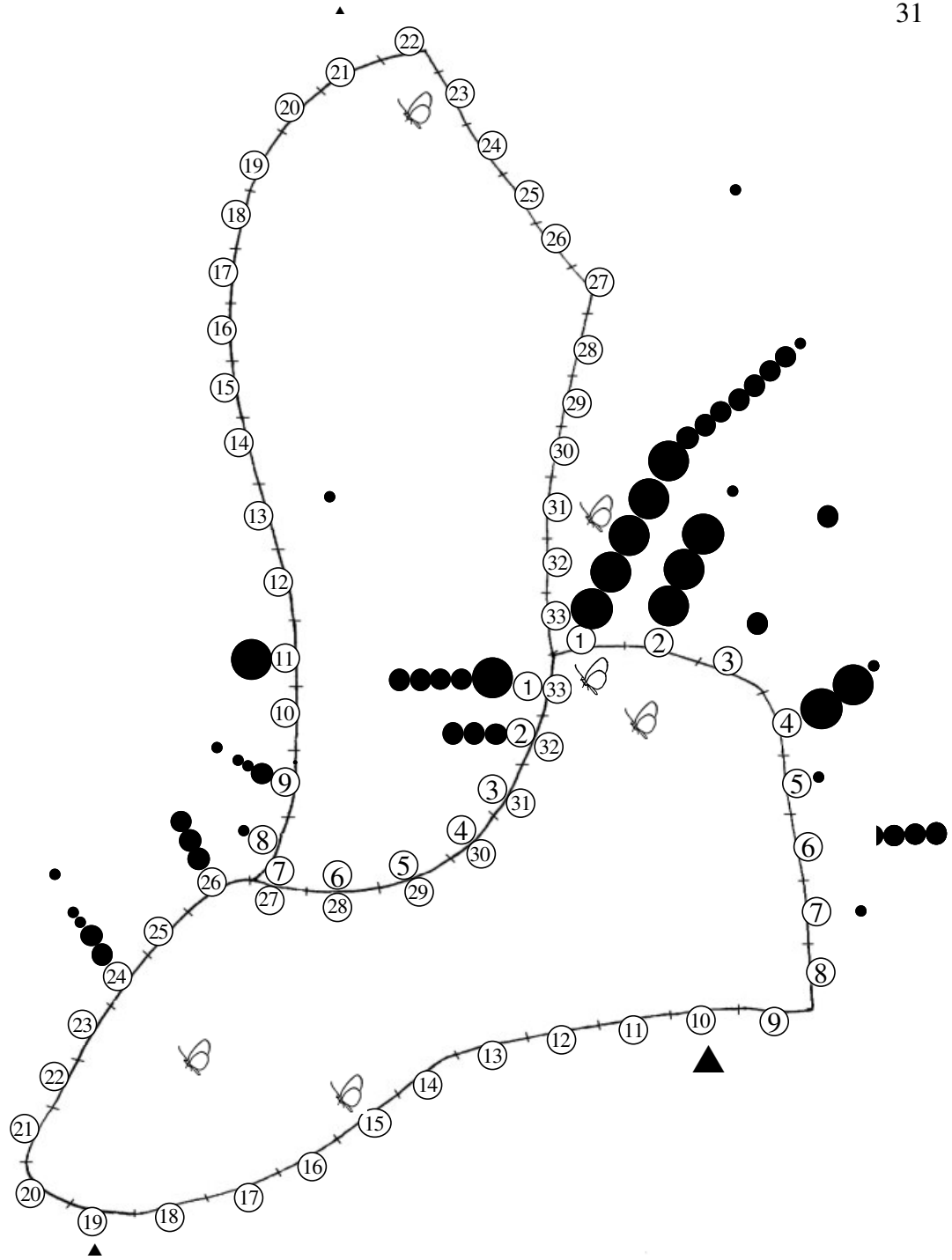
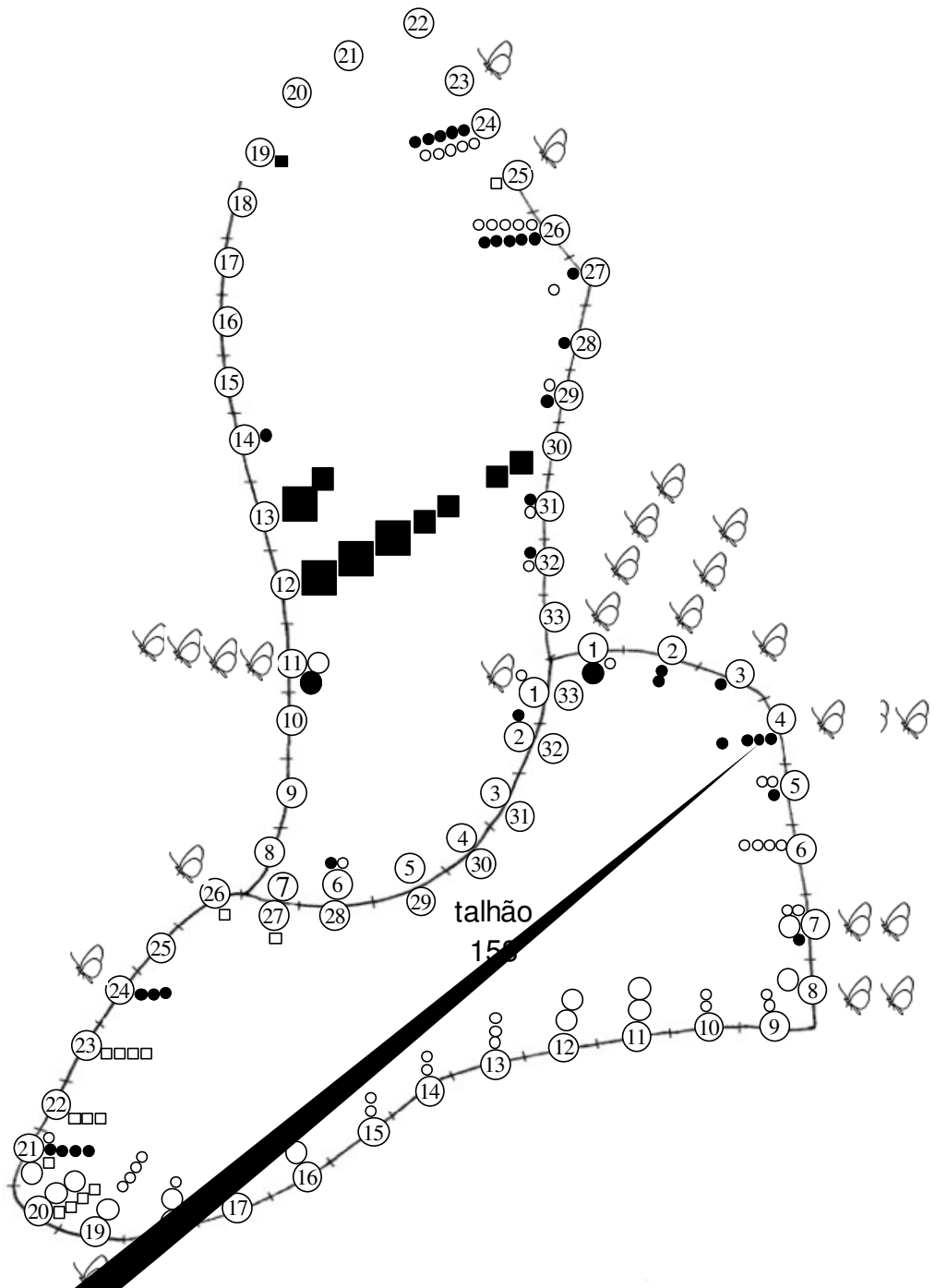


Figura 5. Distribuição espacial do número médio mensal das flores das angiospermas estudadas e o número de indivíduos adultos de *Heliconius erato phyllis* ocorrentes no outono de 2004. Em relação as plantas, tamanhos pequeno, médio e grande dos símbolos representam respectivamente, densidades de 1, 10 e 100 indivíduos. Números em círculo representam as unidades amostrais de 150 m. Cada borboleta representa um indivíduo. — *Lantana camara*; • *Stachytarpheta cayennensis*; ○ *Dicliptera tweediana* e ◐ *Melothria cucumis*. Horto Folrestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS.





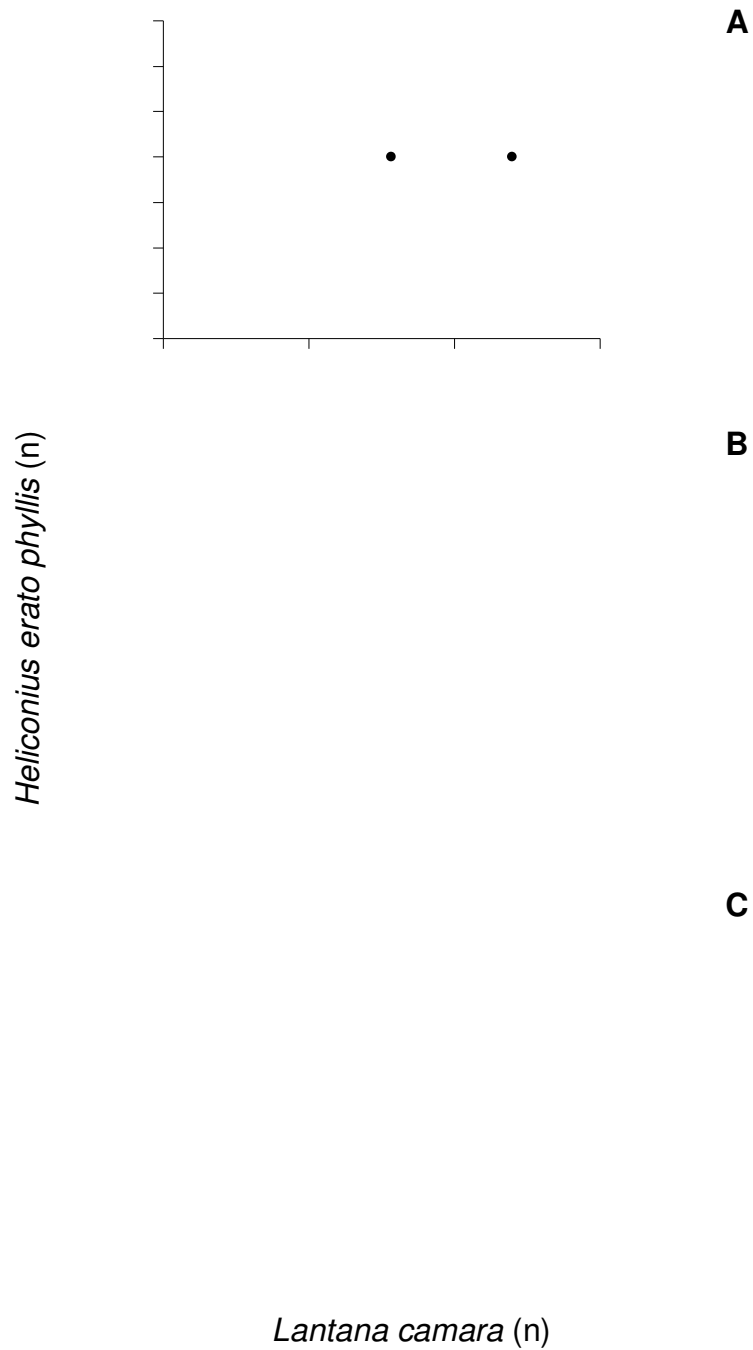
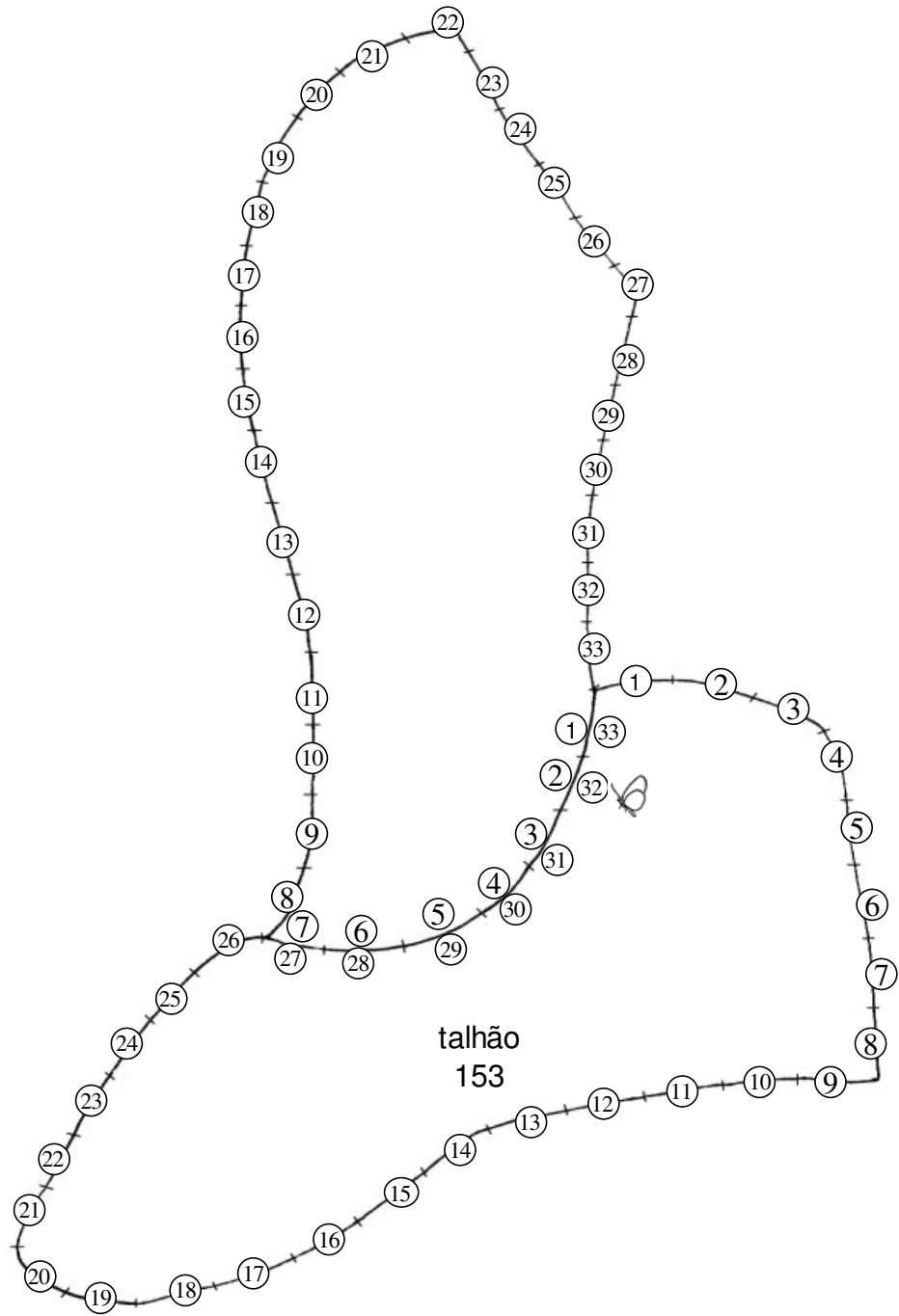


Figura 8. Variação no número de adultos de *Heliconius erato phyllis* capturados e inflorescências de *Lantana camara* quantificadas por seção de 50 m nos talhões 153 e 154 do Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS. **A**, outono; **B**, verão; **C**, primavera.



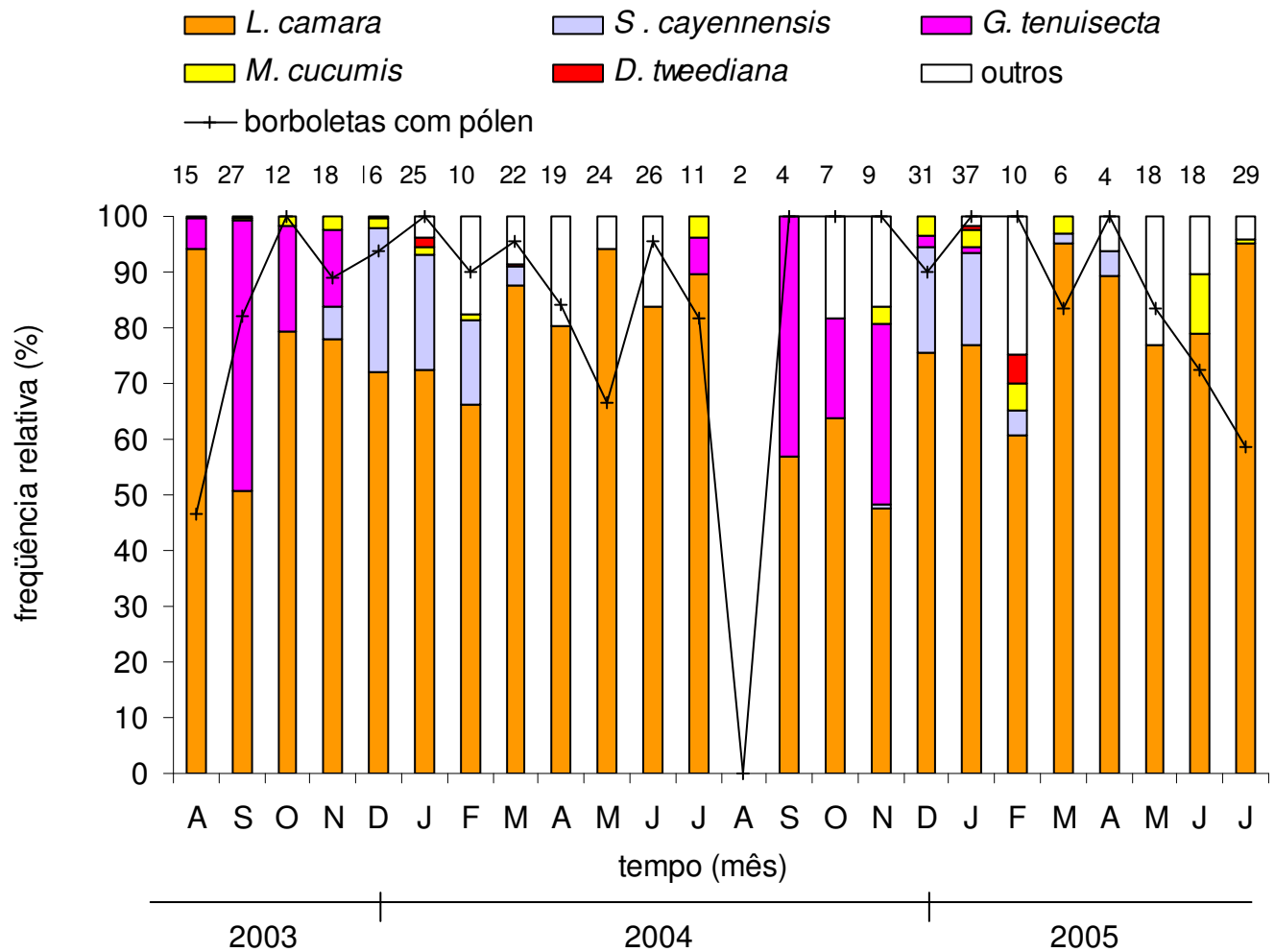


Figura 10. Variação sazonal na freqüência de grãos de pólen aderidos à probóscide de *Heliconius erato phyllis* capturadas nos talhões 152 e 153, localizados no Horto Florestal Barba Negra, Barra do Ribeiro, RS. Números acima das barras indicam o número de borboletas.

Em relação às outras espécies, proporcionalmente, em todos os meses, o pólen de *L. camara* foi o mais utilizado (Fig. 10). A maior frequência de grãos de pólen de *S. cayennensis* presentes na probóscide de *H. erato phyllis* foi registrada nos meses de verão, de *M. cucumis* na primavera e verão e de *G. tenuisecta* na primavera. Grãos de pólen de *D. tweediana* foram encontrados no verão (Fig. 10).

O número de grãos de pólen aderidos à probóscide de *H. erato phyllis* variou de um a 3.098. Em média, a quantidade de pólen de *L. camara* por borboleta é significativamente maior em relação às demais angiospermas estudadas (Fig. 11).

DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que *L. camara* é um recurso importante, tanto numa escala espacial, quanto temporal para os adultos de *H. erato phyllis*. Esta verbenácea apresenta flores o ano todo, acentuando-se o número de inflorescências no inverno, período em que as demais espécies (*S. cayennensis*, *G. tenuisecta*, *M. cucumis*; *D. tweediana*) encontram-se em estágio vegetativo.

O padrão de distribuição das seis espécies estudadas mostrou-se agregado. Para *H. erato phyllis*, esta distribuição está associada à ocorrência das flores de *L. camara*, ou seja, espacialmente, esta borboleta concentra suas atividades diárias nas proximidades dos recursos florais utilizados pelos adultos. Cerveira *et al.* (2003) demonstraram que a distribuição das plantas

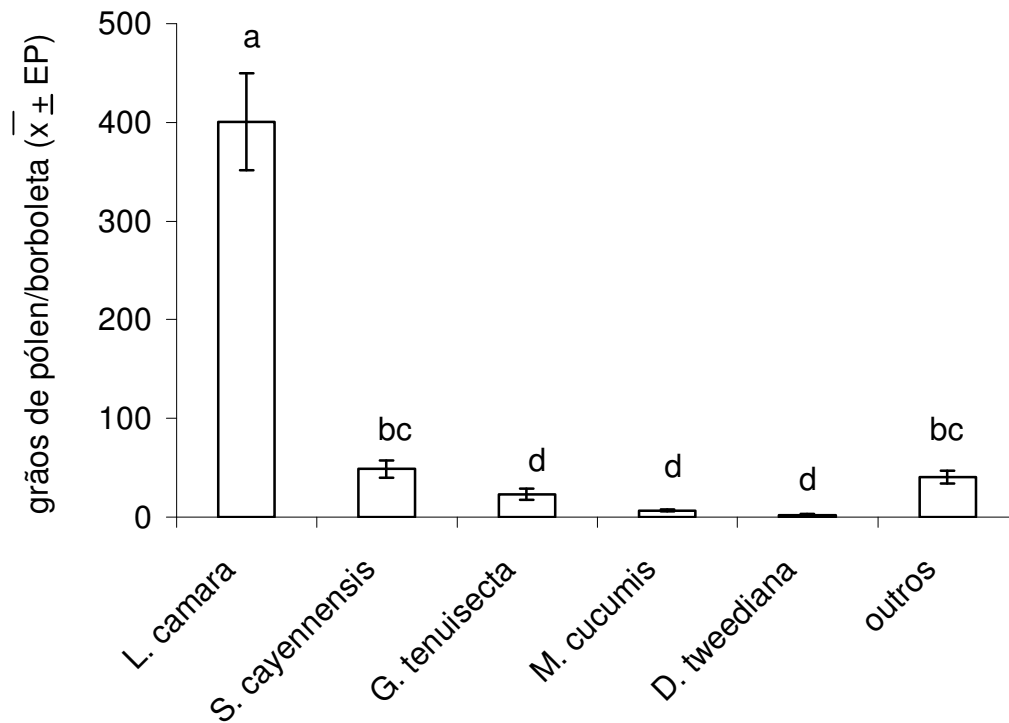


Figura 11. Número de grãos de pólen das diferentes espécies vegetais aderidos à probóscide *Heliconius erato phyllis* (n = 363). Colunas seguidas de letras distintas diferem significativamente (Kruskal-Wallis, seguido de testes múltiplos de Dunn, $p < 0,0001$).

hospedeiras utilizadas para oviposição, especialmente *P. misera*, também explicam tal padrão. Estes aspectos, conjuntamente, podem demonstrar a manutenção de pequenas populações, com reduzido tamanho efetivo, concentradas em áreas de vida restritas (Oliveira e Araújo, 1992; Di Mare, 1984).

A eficiência em procurar e consumir néctar e pólen por um polinizador pode ser influenciada pelo tamanho, forma, cor e posição das partes florais (Lavery, 1994; Andersson & Dobson, 2003; Nuttman & Willmer, 2003). Muitas plantas desenvolveram, no transcorrer do tempo evolutivo, características para maximizar a eficiência de atração por polinizadores (Dukas & Shmida, 1989; Mayfield *et al.* 2001; Strauss & Irwin, 2004 Galizia *et al.* 2005). A eficiência de locomoção e a procura pelo néctar por uma borboleta sobre uma inflorescência pode estar relacionada ao tamanho da plataforma floral, ou seja, ao diâmetro da inflorescência (Schemske, 1976). Em relação a esta característica, um estudo comparativo entre *L. camara* e *Lantana trifolia* Linnaeus, indicou que o tamanho da inflorescência parece estar envolvido na divisão de grupos de polinizadores potenciais das duas espécies. O diâmetro médio das inflorescências de *L. camara* é duas vezes maior e são visitadas por borboletas maiores quando comparadas com *L. trifolia* (Schemske, 1976).

Apesar da estreita relação de *H. erato phyllis* com as flores de *L. camara*, principalmente no que se refere a preferência pelo padrão de coloração das inflorescências (Barp *et al.* submetido), esta borboleta utiliza como recurso alimentar o néctar e o pólen de diversas flores com padrões de coloração

distintos. O aspecto tubiforme e a dimensão das flores utilizadas, pequenas em sua grande maioria, vão ao encontro da morfologia do aparelho bucal desta borboleta. De maneira geral, as flores utilizadas apresentam tubos florais com dimensões, em média, menores em comprimento e maiores em largura, que aquelas da probóscide deste ninfalídeo. Das espécies avaliadas neste trabalho, apenas *D. tweediana* apresenta comprimento maior (Corrêa *et al.* 2001).

Animais polinizadores às vezes restringem suas visitas a flores de apenas uma espécie, mesmo quando outras flores estão presentes ou são mais abundantes (Free, 1963; Waser, 1986; Lewis, 1989; Goulson & Cory, 1993; Slaa *et al.* 2003). Um polinizador pode se especializar por existir alguma afinidade fixa com certas características florais como apresentar preferência, ou alternativamente pode se especializar em flores que são mais abundantes e apresentar preferência instável, direcionando suas visitas a flores que apresentam diferenças nos padrões de coloração, forma e odor (Waser, 1978; Andersson & Dobson, 2003). Neste estudo, embora *H. erato phyllis* tenha utilizado com maior frequência as flores de *L. câmara*, foi observada a presença de grãos de pólen aderidos a sua probóscide de, pelo menos, quinze angiospermas. Talvez, isso possa indicar a grande capacidade desta borboleta em reconhecer e memorizar novos recursos, provavelmente através das cores correspondentes (Barp *et al.* submetido a).

A cor e o odor das flores, os quais servem como estímulos para atrair animais polinizadores são características que desempenham um papel importante no processo reprodutivo e na radiação das angiospermas. A

convergência de traços florais semelhantes entre espécies diferentes de plantas, direcionou a formação de grupos específicos de polinizadores chamados de síndrome de polinização (Faegri & Pijl, 1979).

Dentre outras características, para uma borboleta ser um polinizador efetivo, ela precisa fazer visitas constantes a uma espécie de planta (Dafni, 1992; Andersson & Dobson, 2003). Este fenômeno denominado de fidelidade floral é bem documentado para abelhas (Free, 1963; Waser, 1986; Slaa *et al.* 2003). Estas aprendem rapidamente e usam o odor, a cor e a forma ou uma combinação destas características para identificar as flores que contém recurso (Frisch, 1950; Menzel & Erber, 1978; Lewis, 1993; Ney-Nifle *et al.* 2001). Estes insetos quando forrageiam por pólen ou néctar podem exibir alta fidelidade para uma espécie particular de flor, a qual fornece continuamente recurso (Free, 1963). Estudos realizados por Goulson & Cory (1993) com *Pieris napi* (Pieridae), demonstraram experimentalmente que esta borboleta apresenta fidelidade floral, pois visitaram com maior frequência uma determinada cor que continha alimento. Conforme obtido por Barp *et al.*

realizados na Costa Rica comprovaram a retirada de pólen e respectiva importância quanto à polinização de cucurbitáceas dos gêneros *Anguria* e *Gurania* por *Heliconius erato* (Gilbert, 1975,1991). Assim, tal comportamento alimentar parece aumentar o potencial das espécies de *Heliconius* a serem polinizadores efetivos, o que parece ser o caso de *H. erato phyllis* em relação a *L. camara*, o que deve ser elucidado.

Insetos que apresentam flexibilidade no padrão de uso das flores como recurso alimentar podem apresentar um valor adaptivo maior em relação aos que não apresentam tal característica (Waser *et al.* 1996). Um inseto que é incapaz de aprender através da experiência, gastará muito mais energia visitando repetitivamente flores que oferecem pouco recurso ou que apresentem estruturas incompatíveis com o aparelho bucal (Lewis, 1993; Laverty, 1994). Alternativamente, se um inseto apresentar preferência fixa a uma determinada flor em particular, ele provavelmente, será incapaz de se adaptar temporalmente ou geograficamente de acordo com a disponibilidade dos recursos (Waser, 1978; Lewis, 1989).

A ocorrência de flores em uma determinada espécie vegetal, na maioria dos casos, é sazonal e a disponibilização dos recursos pode diminuir ou desaparecer durante o período de vida de uma borboleta. No presente estudo, isso não parece ser uma limitação para *H. erato phyllis*, pois *L. camara*, principal recurso utilizado por esta borboleta, está disponível em todas as estações do ano e com maior incidência no inverno, estação em que diminui a disponibilidade de recurso das demais espécies. Por outro lado, nas demais

estações ocorre a incidência de flores das outras espécies que também são utilizadas como recurso alimentar.

Numa escala geográfica mais ampla, conforme citado anteriormente, *H. erato phyllis* distribui-se em todo Brasil, excetuando-se a região amazônica. Em relação às angiospermas estudadas, *L. camara* é nativa da América tropical e subtropical e introduzida na Europa, África, Sudeste Asiático, Ilhas do Pacífico e Oceania (Barrows, 1976; Day *et al.*, 2003). *S. cayennensis* é nativa da América tropical (Dias-Filho, 1994; Lorenzi & Souza, 2001; Sanders, 2001), *G. teniusecta* é nativa do sul do Brasil (Lorenzi & Souza, 2001). O gênero *Melothria* é nativo do Rio Grande do Sul (Porto, 1973) e, *D. tweediana* ocorre no Uruguai, oeste do Rio Grande do Sul e do norte à região central da Argentina (Rambo, 1964). Assim, geograficamente há coincidência na ocorrência deste heliconíneo com as angiospermas mais utilizadas como recurso alimentar para os adultos. As demais espécies vegetais parecem servir como recurso complementar num dado local. No entanto, é possível que em outras regiões, ao longo de sua distribuição geográfica, outras angiospermas de ocorrência local também sejam utilizadas pelos adultos de *H. erato phyllis*.

É de supor que a alta frequência de utilização das flores de *L. camara*, tanto numa escala espacial quanto temporal, por *H. erato phyllis*, associada à plasticidade comportamental na utilização de diversas flores, é resultado da seleção de características adaptativas que foram mantidas ao longo de um processo evolutivo, resultando em associações efetivas entre esta borboleta e os recursos alimentares. Resta saber qual o papel desta verbenácea em

relação a *H. erato phyllis* em escala mais abrangente ao longo de sua distribuição geográfica.

Agradecimentos: Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia que custeou as saídas a campo. À ARACRUZ pela concessão ao desenvolvimento dos trabalhos de campo e pelas informações referentes a área estudada.

REFERÊNCIAS

- Acioli, M. F. (2003) *Ecologia da polinização de Passiflora suberosa Linnaeus (Passifloraceae)*. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS.
- Alcock, J. (1998) *Animal behavior: an evolutionary approach*. 6^a ed. Sinauer, Sunderland.
- Anderson, S. & Dobson, H. E. M. (2003) Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. *Journal of Chemical Ecology* **29**, 2303-2318.
- Barp, E. A.; Soares, G. L. G. & Moreira, G. R. P. (submetido a) Preferência inata e aprendizagem de cores por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae) frente à oviposição. *Animal Behaviour*.
- Barrows, E. (1976) Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae). *Biotropica*, **8**: 132-135.
- Benson, W. W.; Brown Jr. K. S. & Gilbert L. E. (1976) Coevolution of plants and herbivores: passion vine butterflies. *Evolution*, **29**: 659-680.

- Brown Jr., K. S. (1992) Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (org. Morellato, L. P. C.) p.p. 142-189. Editora da Unicamp, Campinas.
- Cerveira, J. F.; Baldissera R.; Kerpel, S. M.; Bianchi, V.; Gauer, E. B.; Horn, G.; Beatrici, A.; Mazzoli, M.; Corrêa, M. A. F.; Brandt, A. P.; Hartz, S. M. & Moreira, G. R. P. (2003) Efeito da distribuição espacial sobre a agregação dos adultos em *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). *In: VI Congresso de Ecologia do Brasil*, Fortaleza, p. 270-272. (Anais de trabalhos completos).
- Corrêa, C. A.; Irgang, B. E. & Moreira, G. R. P. (2001) Estrutura floral das angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Zoologia* **90**, 71-84.
- Dafni, A. (1992) *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, New York.
- Day, M. D.; Wiley, C. J.; Playford, J. & Zalucki, M. P. (2003) *Lantana: current management status and future prospects*. ACIAR, Canberra.
- Di Mare, R. A. (1984) *Dinâmica populacional e efeito do endocruzamento em Heliconius erato phyllis*. Dissertação (Mestrado em Genética) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS.
- Dias-Filho, M. B. (1994) How is fecundity affected by mowing in the tropical weed *Stachytarpheta cayennensis* (Verbenaceae)? *Pesquisa agropecuária brasileira* **29**, 1675-1679.

- Dukas, R. & Shmida A. (1989) Correlation between the color, size and shape of Israeli crucifer flower and relationships to pollinators. *Oikos* **54**, 281-286.
- Fægri, K. & Pijl, L. V. (1979) *The principles of pollination ecology*. 3^a ed. Pergamon Press, New York.
- Free, J. B. (1963) The flower constancy of honeybees. *Journal of Animal Ecology* **32**, 119-131.
- Frisch, K. von. (1950) *Bees: their vision, chemical sense, and language*. Cornell University Press, Ithaca.
- Galizia, C. G.; Kunze, J.; Gumbert, A.; Borg-Karlson, A. K.; Sachse, S.; Markl, C. & Menzel, R. (2005) Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. *Behavioral Ecology* **16**, 159-168.
- Gilbert, L. E. (1972) Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences* **69**, 1403-1407.
- Gilbert, L. E. (1975) Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. *Coevolution of animals and plants* (ed. By Gilbert, L. E. & P. H. Raven), pp. 210-240. University of Texas Press, Austin.
- Gilbert, L. E. (1991) Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: pattern, process and problems. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. (ed. By Price, P. W.; G. W. Fernandes & W. W. Benson). pp. 403-427. John Wiley & Sons, New York.

- Goulson, D. & Cory, J. S. (1993) Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecological Entomology* **18**, 315-320.
- Holzinger, H. & Holzinger, R. (1994) *Heliconius and related genera*. Sciences Nat. Venette.
- Krebs, C. J. (1985) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row. New York.
- Krebs, C. J. (1999) *Ecological methodology*. 2^a ed. Addison Wesley Education Publisher, New York.
- Krenn, H. W. & Penz, C. M. (1998). Mouthparts of *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a search for anatomical adaptations to pollen-feeding behavior. *International Journal of Insect Morphology & Embriology* **27**, 301-309.
- Laverty, T. M. (1994) Bumble bee learning flower morphology. *Animal Behavior* **47**, 531-545.
- Lewis, A. (1989) Flower visit consistency in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly. *Journal Animal Ecology* **58**, 1-13.
- Lewis, A. (1993) Learning and the evolution of resources: pollinators and flower morphology. *Insect learning: ecological and evolutionary perspective* (ed. Papaj, D. R. & A. C. Lewis. pp. 219-242. Chapman & Hall, New York.
- Lorenzi, H. & Souza, H. M. (2001). *Plantas ornamentais no Brasil*. 3^a ed. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, São Paulo.

- Mayfield, M. M.; Wase, N. M. & Price, M. V. (2001) Exploring the “most effective principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* **88**, 591-596.
- Menna-Barreto, Y. & Araújo, A. M. (1985) Evidence for host plant preferences in *Heliconius erato phyllis* from southern Brazil (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **2**, 41-46.
- Menzel, R. & Erber, J. (1978). Learning and memory in bees. *Scientific American* **239**, 102-110.
- Moreira, G. R. P.; Corrêa C. & Mugarbi-Oliveira, E. (1996) Pollination of *Habenaria pleiophylla* Hoehne & Schlechter (Orchidaceae) by *Heliconius erato phyllis* Fabricius (Lepidoptera; Nymphalidae). *Revista brasileira de Zoologia* **13**, 791-798.
- Mugarbi-Oliveira, E. (1996) *Seleção do local de oviposição por Heliconius erato phyllis (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) em Passiflora suberosa Linnaeus (Passifloraceae)* Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) Universidade Federal do Paraná. Curitiba, PR.
- Ney-Nifle, M.; Keasar, T. & Shmida, A. (2001) Location and color learning in bumblebees in a two-phase conditioning experiment. *Journal Insect Behavior* **14**, 697-711.
- Nuttman, C. & Willmer, P. (2003) How does insect visitation trigger floral colour change? *Ecological Entomology* **28**, 467-474.
- Oliveira, D. L. & Araújo, A. M. (1992) Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera; Nymphalidae). IV. Effective size and variability

- of the red raylets in natural populations. *Revista Brasileira de Genética* **15**, 789-799.
- Périco, E. (1995) Interação entre quatro espécies de Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) e suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) em uma floresta secundária do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências* **3**, 3-18.
- Porto, M. L. (1973) Contribuição ao conhecimento dos gêneros sul-riograndenses de Cucurbitaceae. *Iheringia Série Botânica* **18**, 64-75.
- Rambo, B. (1964) Acanthaceae riograndenses. *Iheringia Série Botânica* **12**, 1-36.
- Rodrigues, D. & Moreira, G. R. P. (2002) Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) and consequences for adults life history. *Brazilian Journal of Biology* **62**, 321-332.
- Romanowski, H. P.; Gus R. & Araújo, A. M. (1985) Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph:). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. *Revista Brasileira de Biologia* **45**, 563-569.
- Sanders, R. W. (2001) The genera of Verbenaceae in the Southeastern United States. *Harvard Papers in Botany* **5**, 303 –358.
- Schemske, D. W. (1976) Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia* (Verbenaceae). *Biotropica* **8**, 260-264.

- Slaa, E. J.; Tack, A. J. M. & Sommeijer, M. J. (2003) The effect of intrinsic and extrinsic factors on flower constancy in stingless bees. *Apidologie* **34**, 457-468.
- Southwood, T. R. E. (1978) *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. 2^a ed. Chapman & Hall, London.
- Strauss, Y. S. & Irwin, R. E. (2004) Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **35**, 435-466.
- Waser, N. M. (1978) Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two colorado wildflowers. *Ecology* **59**, 934-944.
- Waser, N. M. (1986) Flower constancy: definition, cause, and measurement. *American Naturalist* **127**, 596-603.
- Waser, N. M.; Chittka, L.; Price, M. V.; Williams, N. M. & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**, 1043-1060.
- Zar, J. H. (1999) *Bioestatistical analysis*. 4. ed., Prentice-Hall, New Jersey.

CAPÍTULO 3

Variação na Cor das Flores, Oferta de Recurso e Resposta no Uso Diário das Flores de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl e *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae) por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae)*

Elisete A. Barp^{1,2}, Geraldo L. G. Soares³ & Gilson R. P. Moreira^{1,4}

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.
2. Universidade do Contestado, Rua Victor Sopelsa, 3000, CEP 89.700.000 Concórdia, SC, Brazil.
3. Depto de Botânica, Instituto de Biociências UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.
4. Depto. de Zoologia, Instituto de Biociências UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

* Submetido à revista Neotropical Entomology

Variation in Flower Color, Resource Availability and Pattern of Daily Use of *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl and *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae) of Flowers by *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae)

ABSTRACT - *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl and *Lantana camara* Linnaeus are pointed out as the most commonly visited by adults of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). In the present study, the availability of pollen and nectar in their flowers was determined throughout the day, as well as the response of *H. erato phyllis* relative to the use of these flower resources, associating the butterfly color preference, with the concentration of saccharose and nectar in the flowers. In the field, the daily availability of pollen and nectar was evaluated in flowers either exposed or protected from the floral visitors. The pattern of daily use of flowers was evaluated observing focal adults. To test the preference of butterflies to different concentrations of sucrose, feeders with concentrations of 0, 5, 10, 20 and 40% of sucrose were offered to the animals under insectary conditions. The capacity of association between color and concentration of sucrose was evaluated using choice experiments. In these experiments, feeders with preferred and non-preferred colors containing combinations of the five sucrose concentrations were offered. In a circadian scale, *L. camara* presented a greater availability of pollen and nectar for a longer time, in comparison to *S. cayennensis*. *H. erato phyllis* utilized with higher frequency and for a longer period of the day the flowers of *L. camara* when compared to flowers of *S. cayennensis*. Butterflies preferred sucrose solutions with a concentration between 10 and 20%, and associated color with sucrose concentration. Thus, the preferential use for *L. camara* flowers could be related to the availability of resources in addition to the capacity of this species of butterfly to relate the preferred pattern of color to the concentration of sucrose in the corresponding nectar.

KEY WORDS: learning, floral biology, heliconian, shrub verbena, blue rat's tail

RESUMO - As flores de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl e *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae) são utilizadas freqüentemente pelos adultos de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). Neste estudo, foi determinada a disponibilidade de pólen e néctar ao longo do dia, bem como a resposta de *H. erato phyllis* quanto à utilização destes recursos florais, associando-se a preferência de cores da borboleta com a concentração de sacarose do néctar destas plantas. Em campo, a disponibilidade diária de pólen e néctar foi avaliada tanto em flores expostas quanto protegidas dos visitantes florais. O padrão de utilização diária das flores foi determinado com base em observações focais dos adultos. Para o teste de preferência, em insetário, foram oferecidos alimentadores contendo sacarose nas concentrações de 0, 5, 10, 20 e 40%. A capacidade de associação entre cor e concentração de sacarose foi avaliada através de testes de escolha, sendo utilizados alimentadores, dentro do espectro tanto das cores preferidas quanto não preferidas, em cinco combinações diferentes, dessas concentrações. *L. camara* disponibilizou pólen e néctar em maior quantidade e por mais tempo em relação à *S. cayennensis*. *H. erato phyllis* utilizou com maior freqüência e por um período maior do dia as flores de *L. camara*. As borboletas preferiram soluções de sacarose ente 10 e 20%, e associaram a cor do alimentador com a concentração de sacarose preferida. Então, a maior utilização das flores de *L. camara* pode estar relacionada à maior disponibilidade de recursos, aliado à capacidade desta borboleta em relacionar o padrão de cor preferido com concentração de sacarose do néctar correspondente.

PALAVRAS-CHAVE: aprendizagem, biologia floral, borboletas do maracujá, camarazinho, gervão

As interações ecológicas entre angiospermas e polinizadores resultaram de uma longa história evolutiva de ambos (Fægri & Pijl, 1971; Lewis, 1993). Neste contexto, os insetos desenvolveram características sensoriais e

energia para produção de ovos e aumento na longevidade dos adultos (Gilbert, 1972; Ferro, 1998).

Heliconius erato phyllis (Fabricius) ocorre em todo Brasil, com exceção da região amazônica (Holzinger & Holzinger, 1994). Há registros de pelo menos 56 espécies de angiospermas usadas como fonte de alimento pelos adultos (Romanowski *et al.*, 1985; Ruzsczyk, 1986; Moreira *et al.*, 1996; Ramos & Freitas, 1999; Corrêa *et al.* 2001). No Rio Grande do Sul, utilizam flores de 23 espécies, pertencentes a diversas famílias, tais como Verbenaceae, Asteraceae, Asclepiadaceae e Rubiaceae, dentre outras. As flore

A variação na disponibilidade diária de pólen e de néctar por *L. camara* e *S. cayennensis*, se existente, bem como o respectivo padrão de visitação por *H. erato phyllis* são desconhecidos. Neste estudo, foi determinada a disponibilidade de pólen e néctar nas flores de *L. camara* e *S. cayennensis* ao longo do dia, bem como a resposta de *H. erato phyllis* quanto à utilização dos recursos florais destas espécies, associando-se a preferência de cores pela borboleta com a concentração de carboidratos solúveis das flores.

MATERIAL E MÉTODOS

Caracterização das plantas

S. cayennensis é uma espécie nativa da América tropical, de porte herbáceo, com folhas simples e filotaxia oposta cruzada. As flores são perfeitas (com androceu e gineceu), com lacínios de coloração azul-violeta e a fauce branca, encontrando-se reunidas em espigas terminais (Dias-Filho, 1994; Lorenzi, 2000; Sanders, 2001). Na área de estudo, apresenta-se em estágio reprodutivo na primavera (Barp *et al.* submetido a). Pouco é conhecido em relação à biologia floral de *Stachytarpheta*, sendo que a maioria dos trabalhos tratam das propriedades farmacológicas (ver Schapoval *et al.* 1998; Mesia-Vela *et al.* 2004), descrição morfológica e composição química das folhas (Futuro, 1992), diversidade e comportamento de insetos visitantes florais (Antonini *et al.* 2005).

L. camara é nativa da América tropical e subtropical, tendo sido introduzida com finalidades ornamentais na Europa, África, Sudeste Asiático,

Ilhas do Pacífico e Oceania (Barrows, 1976; Ghisalberti, 2000). É uma planta herbácea ou arbustiva que apresenta folhas inteiras, densamente pilosas, com filotaxia oposta e flores perfeitas reunidas em inflorescências capituliformes (Sinha & Sharma, 1984; Mabberley, 1997). Na área de estudo, floresce o ano todo, apresentando maior incidência de estruturas reprodutivas no inverno (Barp *et al.* submetido a). As flores são amarelas na antese. Entretanto, 24 horas depois, as corolas tornam-se alaranjadas, mudando para o vermelho, no terceiro dia. Como a antese ocorre de forma centrípeta numa dada inflorescência, esta apresenta geralmente um disco central de flores amarelas e um periférico com flores alaranjadas e vermelhas. Apenas as flores amarelas apresentam pólen e néctar. Esta mudança de coloração se dá após a fertilização, sendo ocasionada pela produção de antocianinas e β -caroteno (Mohan Ram & Mathur, 1984; Mathur & Mohan Ram, 1986; Weiss, 1995a).

Como espécimes testemunhos, exemplares das duas espécies foram coletadas, exsiccadas e incorporadas ao acervo do herbário ICN do Departamento de Botânica da UFRGS, sob os números 140874 e 140875, respectivamente.

Locais do estudo

As avaliações relativas ao pólen e néctar foram realizadas em populações de *L. camara* e *S. cayennensis* existentes nas bordas de mata do Morro Santana, Porto Alegre, RS (30°02' S e 51°09' W), em janeiro e fevereiro de 2004 e 2005. A estrutura florística da área é de uma mata de baixo porte, de

caráter secundário, em regeneração. Predominam espécies típicas de estádios sucessionais iniciais como *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae), *Cupania vernalis* Campess. e *Allophylus edulis* (A. St. -Hil, Cambess & A. Juss.) Radlk (Sapindaceae) e *Sebastiania serrata* (Baill. ex Müll. Arg.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) (Brack *et al.* 1998; Rucker *et al.* 2003).

O padrão de utilização diária das flores de *L. camara* e *S. cayennensis* por *H. erato phyllis* foi determinado de 28 a 30 de janeiro de 2004, nas margens de dois talhões destinados à plantação de *Eucalyptus* spp. no Horto Florestal Barba Negra (30° 23' S e 51° 12' W), Barra do Ribeiro, RS (Barp *et al.* submetido a). No interior dos talhões, ocorre um sub-bosque, composto predominantemente por espécies nativas. Dentre estas destacam-se o butiá, *Butia capitata* (Martius) Becc. (Arecaceae) e a capororoca, *Myrsine umbellata* Mart. (Myrsinaceae); ainda, *Rumohra adiantiformis* (G. Forst.) Ching. (Dryopteridaceae), *Desmodium* sp. (Fabaceae) e *Melothria cucumis* Vell (Cucurbitaceae) (Corrêa *et al.*, 2001).

Avaliações dos recursos florais

Para determinação da produção de néctar e pólen das flores de *L. camara*, foram marcados oito módulos e, para *S. cayennensis*, sete indivíduos. A utilização de módulos para as análises de *L. camara* foi devido à dificuldade em se individualizar as plantas, dada a sua intensa expansão vegetativa lateral.

Inflorescências contendo apenas botões florais foram isoladas utilizando-se sacos de papel manteiga, com a finalidade de impedir o acesso de insetos

visitantes. Após 24 horas, o volume de néctar e a quantidade de pólen disponíveis foram avaliados em flores destacadas das inflorescências. Foram analisadas duas flores por hora, por módulo ou por indivíduo, conforme a espécie, no período das 8 às 17 horas.

O néctar foi coletado por intermédio de um pedaço de papel Wattman nº 1, de 1 cm², posicionado na base do tubo floral. A mancha central, formada pela absorção do néctar, foi circundada a lápis e, o seu diâmetro, medido em uma lupa Spencer® equipada com ocular contendo escala micrométrica. Os diâmetros (mm) correspondentes foram convertidos em volume de néctar (µL), conforme tabela existente em Dafni (1992). O padrão de produção de néctar das flores das duas espécies foi determinado também em flores expostas ao forrageamento dos insetos, seguindo-se os mesmos métodos descritos para avaliação das flores protegidas.

No mesmo período e horário de amostragem do néctar foi quantificado o número de grãos de pólen, tanto para flores protegidas como expostas. Estes foram recolhidos das anteras com uma agulha histológica, de diâmetro similar ao da probóscide de *H. erato phyllis*. Imediatamente após, foram montados sobre lâmina e lamínula (20 x 20 mm), em glicerina líquida comercial, corada com fucsina básica (C.I. No. 677) a 0,1%. Foram então contados sob microscópio óptico Wetzear® (aumento 100x), com o auxílio de um contador de células manual. A contagem foi feita a partir de uma amostragem dos grãos de pólen presentes em 35% de cada lâmina analisada, seguindo método proposto por Acioli (2003).

A determinação da concentração de sacarose do néctar das duas espécies foi realizada no dia 05 de janeiro de 2005. No dia anterior, 20 inflorescências em pré-antese foram isoladas dos visitantes florais utilizando-se sacos de papel manteiga. Concomitantemente, das 12 às 13 horas, uma flor por inflorescência de cada espécie foi destacada e o volume de néctar depositado no leitor de concentração de um refratômetro de campo Carl Zeiss®. O índice de refração (BRIX) obtido, foi transformado em mg/mL utilizando-se a tabela de conversão existente em Kearns & Inouye (1993). Os dados foram testados quanto à normalidade pelos testes de Kolmogorov-Smirnov e comparados através do teste “t” de Student, seguindo-se os critérios descritos em Sokal & Rohlf (1981).

Para determinar os horários de início da abertura das flores, 40 inflorescências de *L. camara* em estágio de pré-antese foram marcadas previamente e acompanhadas em intervalos de uma hora, das 8 às 18 horas. Durante este período, foi quantificado o número de flores em início de antese. O horário de abscisão da corola em *S. cayennensis* foi avaliado em 28 inflorescências, das 8 às 18 horas. Nesse caso, as inflorescências com flores abertas foram inicialmente marcadas e avaliadas em relação à abscisão das corolas, em intervalos de uma hora.

Utilização dos recursos florais

Para determinar o padrão de utilização diária das flores de *L. camara* e *S. cayennensis* por *H. erato phyllis* foi marcada uma trilha de 200 m de

extensão no Horto Florestal Barba Negra, localizada nas bordas de dois talhões de *Eucalyptus* spp. (Barp *et al.* submetido a). Nesta trilha, foi contado o número total de inflorescências das duas espécies. Das 9 às 16 horas, período de maior atividade de *H. erato phyllis* (Ferro, 1998), foram feitas observações focais dos adultos. Seqüencialmente, cada indivíduo avistado numa largura de borda de aproximadamente 50 m foi seguido, registrando-se a espécie utilizada na alimentação e anotado o respectivo horário.

Preferência alimentar frente a concentrações de sacarose

O teste de preferência por diferentes concentrações de sacarose foi realizado em fevereiro de 2005 no insetário existente no Departamento de Ecologia da UFRGS, Porto Alegre, RS. O insetário encontra-se dividido em compartimentos de 2,0 x 2,0 x 2,7 m, construídos com tela sombrite 50%, de cor preta (Kerpel, 1999).

As borboletas utilizadas nos testes (n=10) foram capturadas nas bordas de uma mata localizada no Morro Santana, conforme descrito anteriormente. Para a aclimação, estas foram mantidas por 24 horas no insetário com alimento *ad libitum*, composto de uma mistura de mel, pólen e água destilada, na proporção de 2:1:7 (Ferro, 1998). Após a aclimação, foram distribuídas individualmente nos compartimentos, por sorteio. A essas borboletas foram oferecidos cinco alimentadores contendo sacarose nas concentrações de 0, 5, 10, 20 e 40%. Os alimentadores foram confeccionados a partir de copos de plástico descartáveis de poliestireno atóxico (Conserv[®]) e pintados com tinta

acrílica fosca (Renner[®]). Para os testes, foram utilizadas as três cores de preferência inata desta borboleta (amarelo, alaranjado e vermelho; ver Barp *et al.* submetido b) e duas cores de tonalidade intermediária a estas (alaranjado 1 e vermelho 2), o que supostamente não influenciaria na escolha do alimentador, uma vez que tais cores estão dentro do espectro preferido pela borboleta. A padronização dessas cores foi feita medindo-se a reflectância (nm; Fig. 1) de um quadrado (1mm²), removido dos copos pintados, utilizando-se espectrofotômetro Dataflasch 100[®], com lâmpada padrão D65 e software Chromacalc[®], no laboratório de desenvolvimento da empresa Renner Sayerlacy S/A (Gravataí, RS). As concentrações e as respectivas cores foram sorteadas utilizando-se a tabela de números aleatórios. Durante o teste, realizado das 10 às 14 horas, os alimentadores foram dispostos no centro dos compartimentos, sobre uma plataforma de madeira branca, de 1,5 m de comprimento e 0,2 m de largura. A frequência de alimentação (inserção da probóscide num dado alimentador) foi quantificada concomitantemente para todas as concentrações. Com o objetivo de evitar o condicionamento das borboletas à uma determinada posição, os alimentadores foram trocados de lugar a cada 48 minutos. Este período foi determinado a partir do tempo destinado ao teste e o número de alimentadores utilizados. Os resultados obtidos foram comparados pelo teste χ^2 , os quais seguiram os critérios descritos em Sokal & Rohlf (1981).

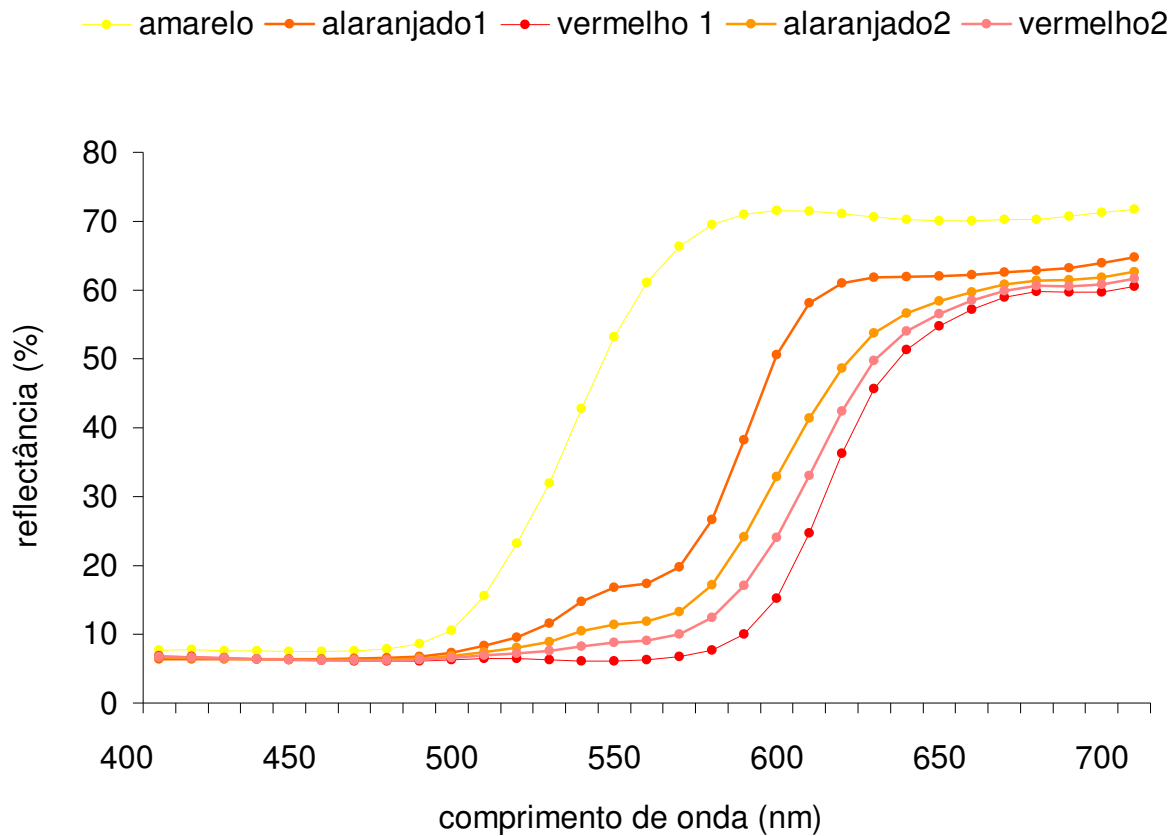


Figura 1. Curva de reflectância das cores utilizadas no experimento de preferência por *Heliconius erato phyllis* em relação à diferentes concentrações de sacarose.

Associação entre cor e concentração de sacarose

Para avaliar indiretamente a capacidade de associação entre cor da flor e concentração de sacarose no néctar por *H. erato phyllis*, adultos adicionais foram capturados aos arredores do Morro Santana, conforme já descrito. Foram levados ao insetário e mantidos por 24 horas para aclimação, onde foram conduzidos testes de escolha em condições similares às utilizadas para o teste de preferência por concentração de sacarose, nos meses de março e abril de 2005, conforme descrito anteriormente. Para este teste, porém, foram utilizados alimentadores das cores preferidas (amarelo, alaranjado e vermelho) e de cores não preferidas (branco e lilás) (Barp *et al.* submetido b). A padronização dessas cores foi obtida como no experimento anterior, cujas curvas de reflectâncias encontram-se na Fig. 2. As concentrações de sacarose utilizadas foram de 0, 10, 20, 40 e 80%, totalizando cinco ensaios, para permitir que cada cor fosse associada a todas as concentrações utilizadas (Tabela 1).

Os alimentadores foram dispostos na plataforma branca descrita anteriormente e trocados de posição a cada 48 min para evitar o condicionamento das borboletas a uma determinada posição. As borboletas (n=10 para cada ensaio; total de 50 indivíduos) foram observadas durante três dias, das 10 às 14 horas, sendo quantificado o número de alimentações realizadas em cada alimentador. Após este período, os alimentadores foram recolhidos e oferecidos novamente no outro dia, no início do teste.

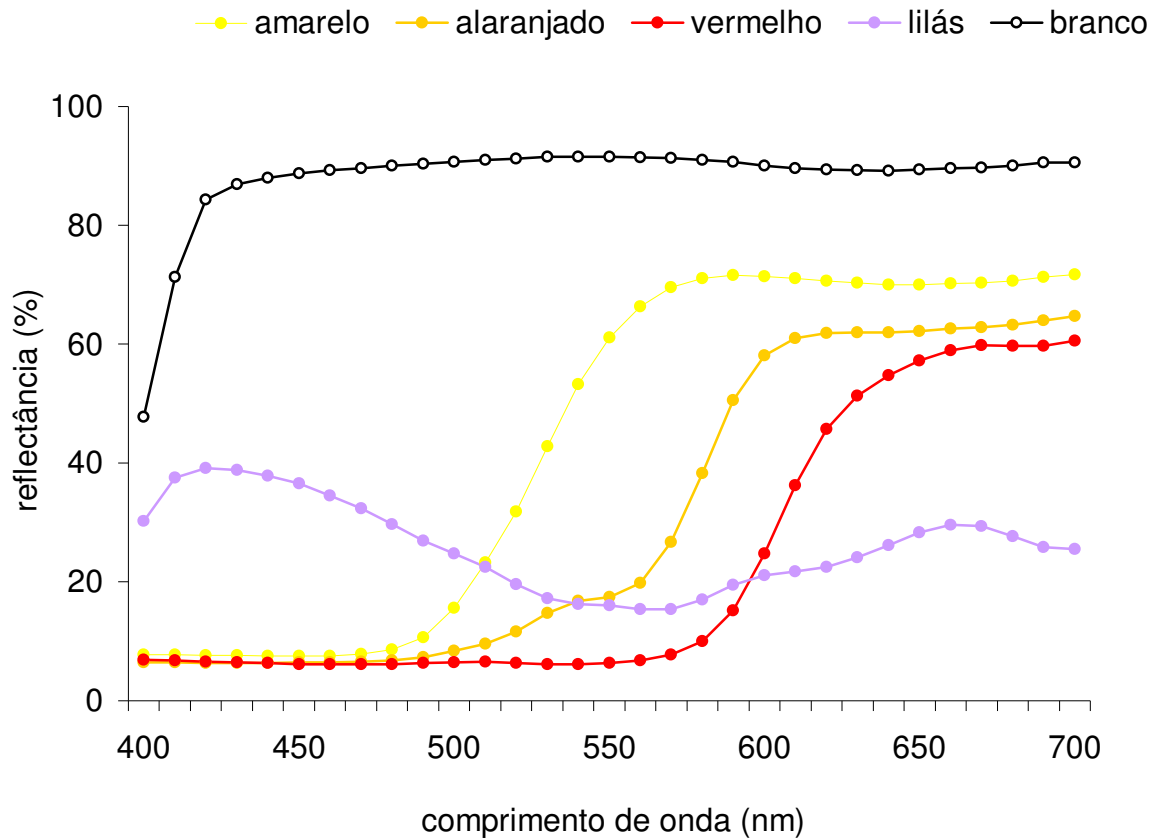


Figura 2. Curva de reflectância das cores utilizadas nos testes de associação entre cor e concentração de sacarose por *H. erato phyllis*.

Tabela 1. Delineamento experimental utilizado para avaliar a aprendizagem associativa entre cor e concentração de sacarose por *Heliconius erato phyllis* (n=10 para cada teste).

experimento	cor	concentração de sacarose (%)
I	Lilás	80
	Branco	40
	Amarelo	0
	Alaranjado	10
	Vermelho	20
II	Lilás	20
	Branco	10
	Amarelo	80
	Alaranjado	40
	Vermelho	0
III	Lilás	0
	Branco	20
	Amarelo	40
	Alaranjado	80
	Vermelho	10
IV	Lilás	40
	Branco	0
	Amarelo	10
	Alaranjado	20
	Vermelho	80
V	Lilás	10
	Branco	80
	Amarelo	20
	Alaranjado	0
	Vermelho	40

RESULTADOS

Avaliações dos recursos florais

A produção de néctar pelas flores de *L. camara* protegidas dos visitantes florais aumentou progressivamente durante o dia. O volume máximo foi de 1,7 μL e o mínimo de 0,35 μL . Em média (\pm erro padrão), as flores protegidas produziram $0,98 \pm 0,10$ $\mu\text{L}/\text{flor}$ (Fig. 3A). O volume máximo de néctar produzido pelas flores expostas aos visitantes florais foi de 0,60 μL , havendo um decréscimo a partir das 9 horas. O volume mínimo constatado foi de 0,01 μL . Em média, as flores de *L. camara* expostas aos visitantes florais produziram $0,31 \pm 0,02$ $\mu\text{L} /\text{flor}$ (Fig. 3B).

Nas flores de *S. cayennensis* que foram protegidas dos visitantes florais, a produção de néctar também aumentou progressivamente ao longo do dia. O volume máximo foi de 1,0 μL e o mínimo de 0,06 μL . O volume médio de néctar produzido foi de $0,40 \pm 0,01$ $\mu\text{L}/\text{flor}$ (Fig. 3A). As flores que permaneceram expostas aos visitantes florais apresentaram volume máximo de 0,55 μL e mínimo de 0,06 μL . Em média, tais flores apresentaram $0,14 \pm 0,007$ μL de néctar/flor (Fig. 3B).

Nas flores de *L. camara* protegidas dos visitantes florais, a disponibilização dos grãos de pólen manteve-se uniforme ao longo do dia. O número máximo de grãos de pólen disponibilizados por uma dada flor foi de 602 e, o mínimo, de dois. Em média, as flores apresentaram $133 \pm 6,8$ grãos de pólen/flor (Fig. 4A). O máximo de grãos de pólen disponibilizados pelas flores

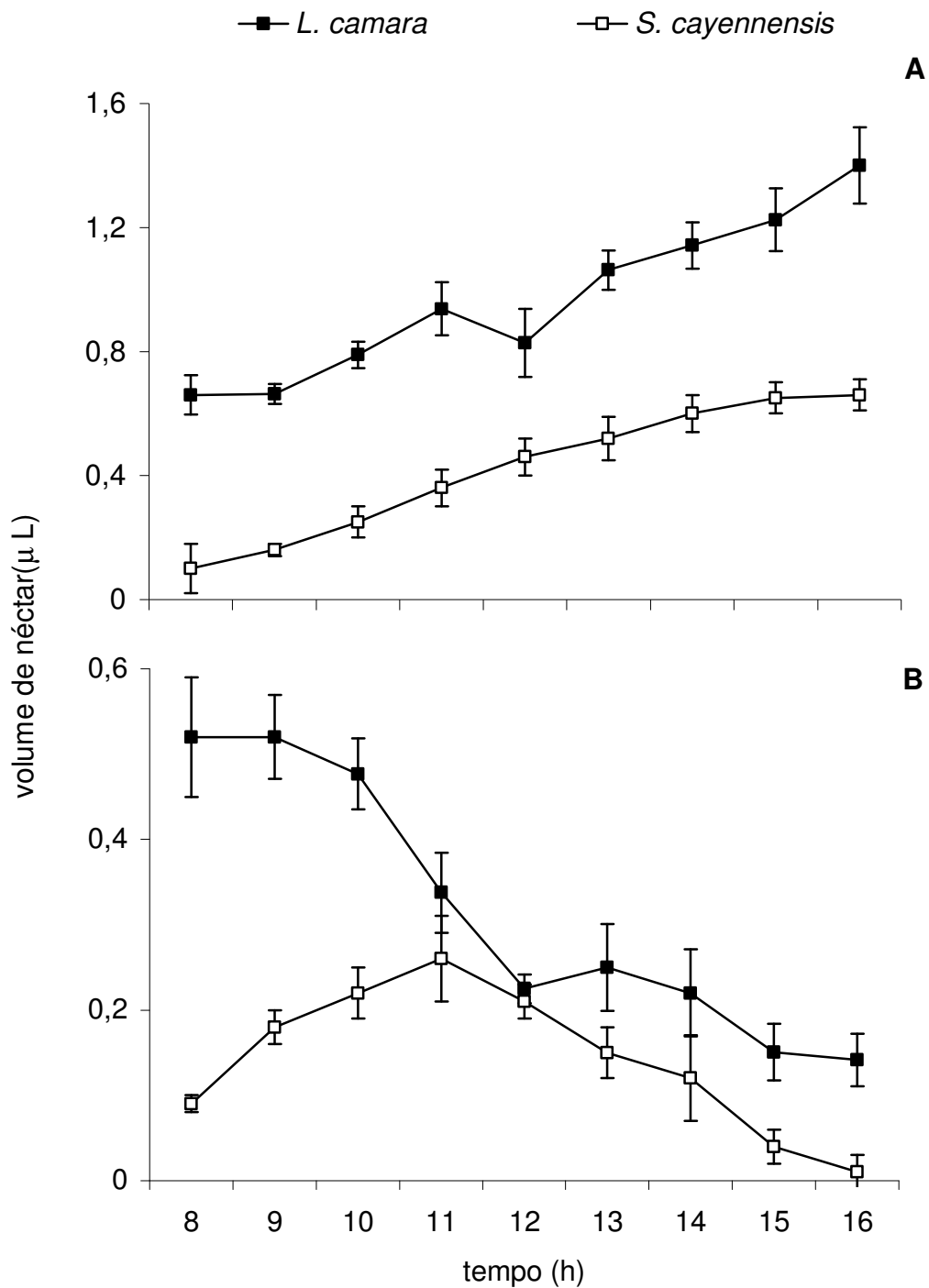


Figura 3. Variação diária (média \pm erro padrão) no volume de néctar floral produzido pelas plantas de *L. camara* e *S. cayennensis*. **A**, isoladas dos visitantes florais; **B**, expostas aos visitantes florais.

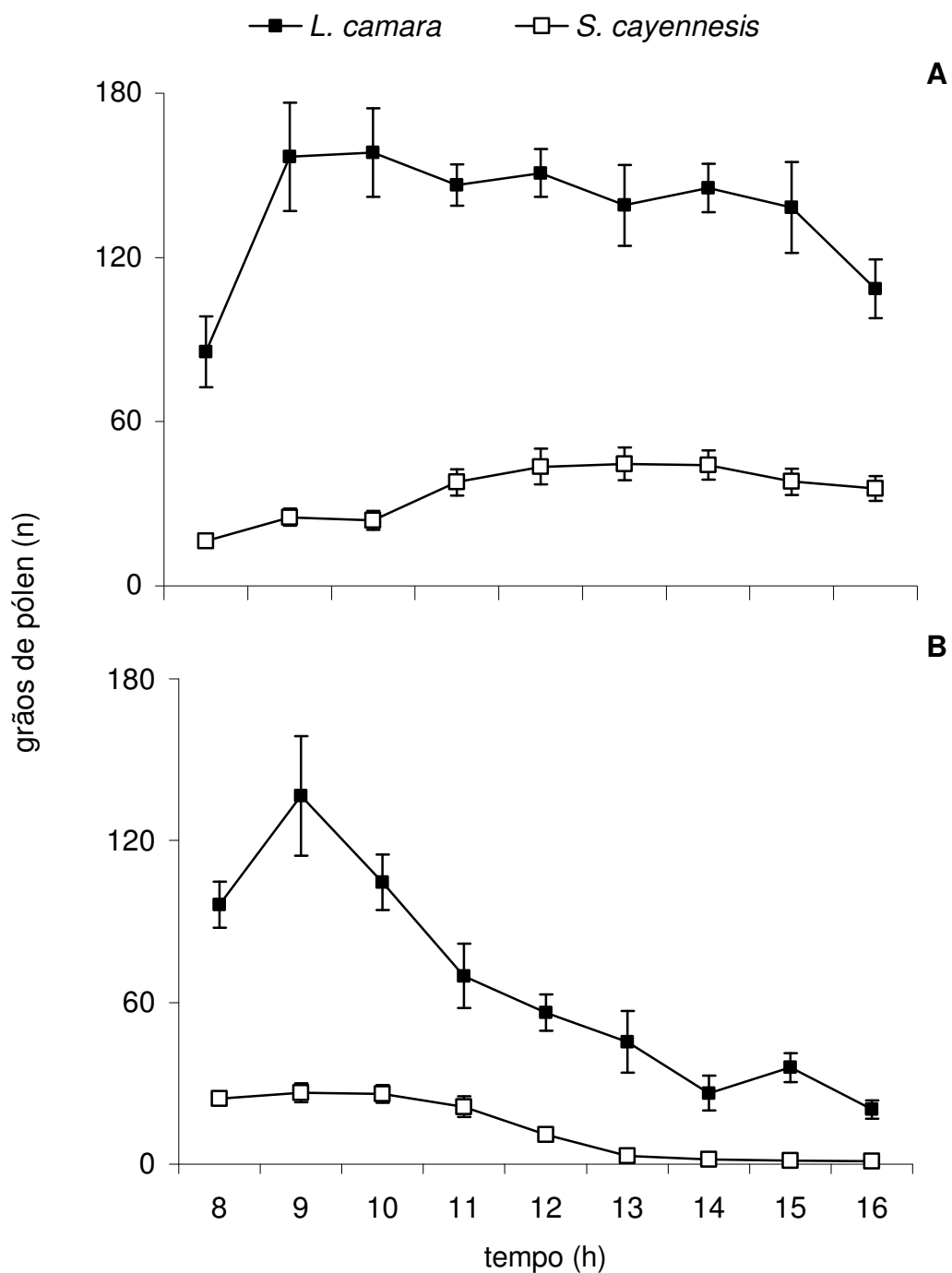


Figura 4. Variação diária (média \pm erro padrão) no número de grãos de pólen disponibilizados pelas plantas de *L. camara* e *S. cayennensis*. **A**, protegidas dos visitantes florais; **B**, expostas aos visitantes florais.

que ficaram expostas foi de 373 e o mínimo de dois. Em média, disponibilizaram $62,9 \pm 5,6$ grãos de pólen/flor (Fig. 4B).

A quantidade de grãos de pólen coletados das flores de *S. cayennensis* protegidas dos visitantes florais pouco variou ao longo do dia, apresentando quantidade máxima de 98 e mínima de três. A quantidade média de grãos disponibilizados pelas flores foi de $34,4 \pm 1,37$. Nas flores expostas aos visitantes florais houve um decréscimo progressivo na quantidade de pólen disponibilizada ao longo do dia. O número máximo de grãos de pólen amostrado foi de 63 e o mínimo de dois. Em média, as flores expostas disponibilizaram $13,58 \pm 0,98$ grãos de pólen/flor (Fig. 4B).

O maior percentual (29,5 %) de flores de *L. camara* em início de antese ocorreu às 10 horas. Porém, em diferentes horários do dia, novas flores foram abrindo, até às 14 horas (Fig. 5A). Em *S. cayennensis*, 100% das flores encontravam-se abertas às 8 horas. Diferentemente de *L. camara*, que mantém as flores junto a inflorescência após a fertilização, em *S. cayennensis* ocorre abscisão da corola a partir das 14 horas, sendo que às 18 horas todas encontravam-se desprovidas dessa estrutura (Fig. 5B).

O néctar floral de *S. cayennensis* apresentou maior concentração de sacarose em relação às flores de *L. camara* (média \pm erro padrão de 336 ± 90 e 242 ± 73 mg/ml por flor respectivamente, $t = 7,84$; $p = 0,0001$).

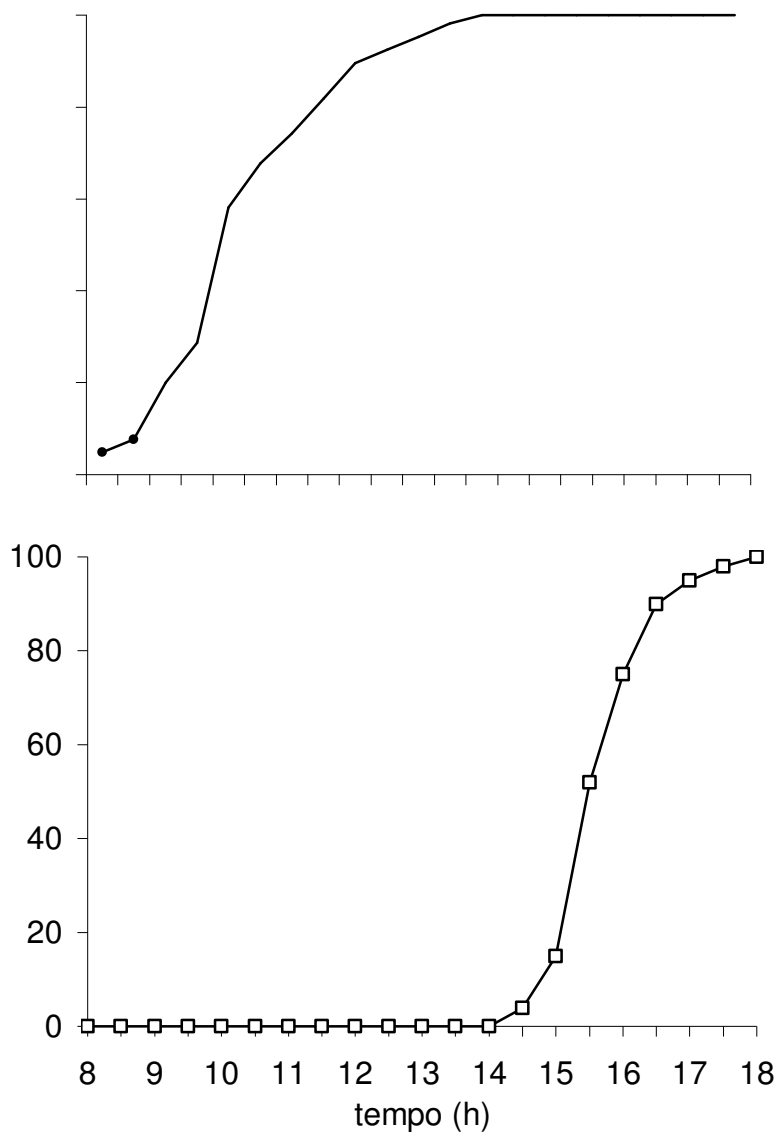


Figura 5. Variação diária na freqüência de botões florais em início de antese em *L. camara* (A); variação diária na freqüência de abscisão da corola em flores de *S. cayennensis* (B).

Utilização dos recursos florais

Em três dias de observação, 89 borboletas foram acompanhadas frente a 776 eventos de alimentação. Destes, 712 ocorreram em flores de *L. camara* e 64 em *S. cayennensis*, resultado que diferiu estatisticamente ($\chi^2_{1; 0,05} = p < 0,0001$). *H. erato phyllis* visitou as flores de *L. camara* em busca de recurso alimentar durante o dia todo. Em *S. cayennensis*, a utilização das flores ocorreu somente das 8 às 13 horas (Fig. 6).

Preferência alimentar frente a concentrações de sacarose

As borboletas utilizaram com maior frequência os alimentadores contendo soluções de sacarose 10 e 20%, os quais não diferiram entre si quanto ao uso. A frequência de utilização do alimentador sem sacarose foi significativamente menor em relação às demais concentrações. Os alimentadores contendo solução de sacarose 5 e 40%, tiveram uso em nível intermediário, não diferindo entre si (Fig. 7).

Associação entre cor e concentração de sacarose

Em todas as combinações entre concentrações de sacarose e cores de alimentadores ocorreu grande variação na frequência de alimentação por *H. erato phyllis*. Uma baixa frequência de utilização foi constatada quando o alimentador continha apenas água, independente da cor (Fig. 8). As borboletas selecionaram com maior frequência os alimentadores que continham solução de sacarose 20% quando estes eram das cores amarelo, alaranjado e

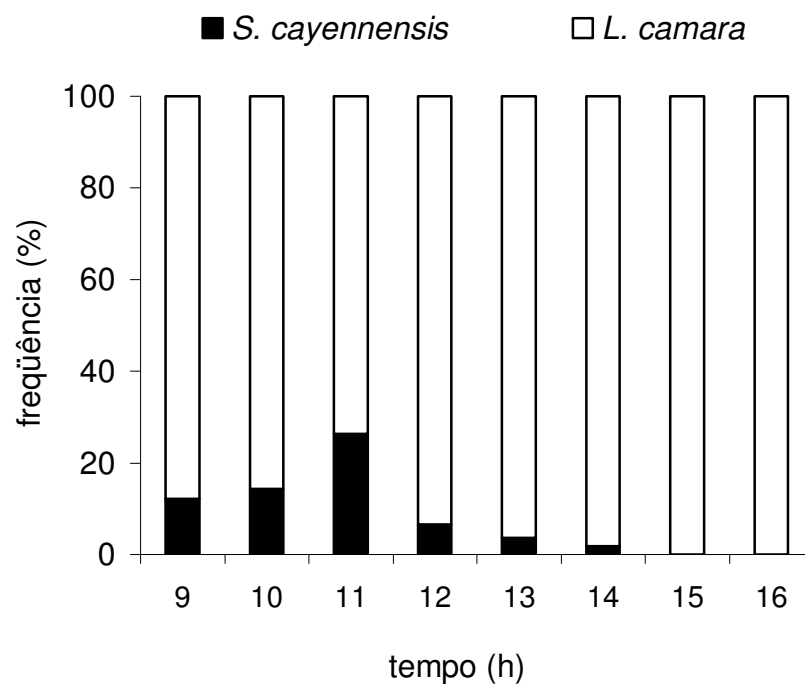


Figura 6. Variação no uso diário por *H. erato phyllis* em relação às flores de
 □ *L. camara* e ■ *S. cayennensis*.

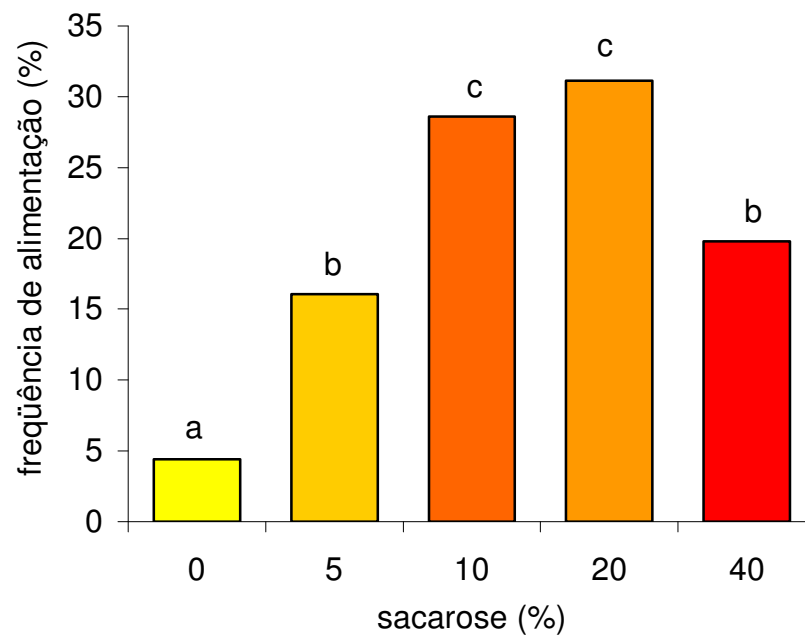


Figura 7. Preferência de *H. erato phyllis* em relação a diferentes concentrações de sacarose. As cores utilizadas estão na faixa de comprimento de onda onde não há diferença na preferência inata por esta borboleta. Barras seguidas de letras distintas diferem estatisticamente (testes de $\chi^2_{0,005;1}$ seguido de correção de Yates).

vermelho. Os alimentadores branco e lilás foram menos visitados em todas as combinações entre a concentração de sacarose e estas cores.

DISCUSSÃO

L. camara e *S. cayennensis* produzem qualitativa e quantitativamente pólen e néctar de forma diferenciada ao longo do dia. Assim, os visitantes florais precisam ajustar suas buscas de acordo com a variação temporal diária na disponibilização destes recursos. *H. erato phyllis* utiliza com maior frequência e durante um período maior do dia, as flores de *L. camara* como recurso alimentar, quando comparado com *S. cayennensis*. Tal fato pode estar associado à ocorrência de flores em início de antese, que ocorre continuamente até às 14 horas e também à maior produção de pólen e néctar em *L. camara*. As flores de *S. cayennensis*, além de produzirem menor quantidade de pólen e néctar, apresentam abertura sincronizada anterior ao período de atividade de *H. erato phyllis*, razão pela qual utilizam estas flores no início da manhã. Assim, é provável que o período e a frequência de visita desta borboleta estão sendo regulados pela variação temporal na disponibilização do pólen e do néctar floral de ambas as plantas.

Estudos sobre a interação entre *Heliconius ethilla* (Godart) e as flores de duas cucurbitáceas foram desenvolvidos em Trinidad por Gilbert (1975). *Gurania spinulosa* (Poepp. & Endl.) Cogn. disponibiliza o pólen nas primeiras horas do dia e a maior quantidade de néctar é produzida até às 12 horas. Neste período, *H. ethilla* visita com maior frequência estas flores em relação às de

Anguria triphylla Miq., que disponibiliza o pólen próximo ao meio dia e produz maior volume de néctar após este horário. Nesta espécie, a maior frequência de visitas das borboletas coincide também com os horários de maior disponibilização de pólen e néctar, ou seja, após às 12 horas. Desta forma, ocorre uma separação temporal na produção de néctar e na disponibilização de pólen nas duas espécies e sua utilização por *H. ethilla*.

Quanto à utilização dos recursos florais, muitos lepidópteros são considerados oportunistas, pois visitam grande diversidade de flores (Sharp & Parks, 1974; Courtney, 1986), moldando a utilização de acordo com a disponibilidade das mesmas. Apesar disso, algumas borboletas não visitam as flores ao acaso, mas utilizam com maior frequência as que apresentam algum tipo de sinalização da presença do recurso (Murph *et al.* 1984). Vários fatores são apontados como responsáveis por esta utilização seletiva. Entre eles, destacam-se, de forma não excludente, a preferência inata por cores (Crane, 1955; Weiss, 1997; Kinoshita *et al.* 1999), o comprimento do tubo da corola e da probóscide (Weiss, 1995b; Corrêa *et al.* 2001), o aroma floral (Anderson & Dobson, 2003) e a qualidade e quantidade do néctar produzido (Rusterholz & Erhardt, 2000). Além destes fatores, os heliconíneos, como, por exemplo, *H. ethilla*, apresentam a capacidade de memorizar rotas e com isso utilizar diariamente as mesmas plantas na busca de pólen e néctar, bem como de plantas hospedeiras para oviposição (Gilbert, 1975).

O padrão de coloração das flores de *L. camara* e *S. cayennensis* é bastante distinto. As inflorescências da primeira são formadas por flores de cor

amarela, alaranjada e vermelha (Mathur & Mohan Ram, 1986; Weiss, 1991). Já, as de *S. cayennensis* são azul-violeta nas bordas da corola, tornando-se mais claras no centro do tubo floral. Vários estudos indicam a existência de preferência inata por cores, relacionadas à alimentação, em diversas famílias de Lepidoptera, incluindo Nymphalidae, Papilionidae e Pieridae (ver Crane, 1955; Swihart, 1970; Scherer & Kolb, 1987; Weiss, 1995a; Kinoshita *et al.* 1999). Alguns ninfalídeos também associam cor com a presença de néctar (Swihart, 1971; Goulson & Cory, 1993; Weiss, 1995a). *H. erato phyllis* apresenta preferência inata por amarelo, laranja e vermelho, que são as cores das flores de *L. camara* (Barp *et al.* submetido b). Este aspecto pode estar intermediando a maior freqüência de utilização de *L. camara* em relação a *S. cayennensis*.

A capacidade de aprendizado dos insetos pode ser classificada em diversos tipos, como, habituação, sensitização, comportamento associativo ou condicionamento, comportamento de aversão e indução da preferência (Bernays & Chapman, 1994; Bernays & Weiss, 1996). Vários estudos têm demonstrado que os lepidópteros são capazes de discriminar e serem condicionados a uma determinada cor, bem como associar a cor das flores com variações na concentração do néctar (Ilse, 1937; Crane, 1955; Swihart, 1963; Goulson & Cory, 1993; Weiss, 1995a; Kelber & Pfaff, 1997; Kinoshita, *et al.* 1999; Weiss & Papaj, 2003).

Tratando-se de *H. erato phyllis*, sugere-se que a maior freqüência de utilização das flores de *L. camara* também está relacionada a capacidade de condicionamento desta borboleta a uma determinada cor (Barp *et al.* submetido

b). As flores de *L. camara* ocorrem continuamente ao longo do tempo, possibilitando um contato visual contínuo e conseqüentemente a ocorrência desta forma de aprendizagem. A utilização das flores de *Asclepias curassavica* (Apocinaceae) e *Epidendrum fulgens* (Orchidaceae) (Ramos & Freitas, 1999), as quais apresentam o mesmo padrão de coloração de *L. camara*, reforçam a evidência de condicionamento desta borboleta. No entanto, o pólen destas espécies não é utilizado nutricionalmente, uma vez que encontra-se inacessível, pois apresenta-se agrupado em polinários, aderentes ao corpo do inseto (Wyatt & Broyles, 1994).

Além da cor, os insetos polinizadores percebem e aprendem sinais que são emitidos pelas plantas, como odor, tamanho e forma, e associam estas características com a presença néctar e pólen das flores (Faegri & Pijil, 1971; Laverty, 1994; McNeely & Singer, 2001). Porém, estes sinais não são igualmente percebidos (Gould, 1993). Em abelhas, por exemplo, a percepção do odor precede a discriminação da cor e da forma das flores (Gould, 1993). Assim, para forragear, as abelhas provavelmente integram informações sobre a localização dos recursos alimentares com a percepção do odor e das características físicas das plantas (Frisch, 1950; Chittka & Geiger, 1995; Ney-Nifle *et al.* 2001).

Na maioria das angiospermas, as flores abrem e produzem néctar e pólen até o estigma permanecer receptivo. Após a fertilização, ocorre a redução na quantidade de néctar produzido e a perda da viabilidade do pólen. Na seqüência, as corolas murcham e sofrem abscisão, o que diminui a atratividade

aos visitantes florais (Fægri & Pijl, 1971). Em algumas plantas, como por exemplo em *L. camara*, entretanto, as corolas não sofrem abscisão imediatamente após a fertilização e a retenção desse verticilo externo de proteção, associado à sua mudança da cor, contribuem para aumentar a atratividade dos visitantes florais (Barrows, 1976; Schemske, 1976; Weiss, 1991). Em relação às duas espécies estudadas, numa escala diária, *L. camara* disponibiliza néctar e pólen durante um maior período de tempo e as flores permanecem na inflorescência após a fertilização por até sete dias (Mathur & Mohan Ram, 1986). Já as flores de *S. cayennensis* sofrem abscisão das corolas ainda durante o período de atividade de *H. erato phyllis*.

Vários aspectos da biologia de *Heliconius* podem estar relacionados com a utilização do pólen na alimentação. Em função deste comportamento, apresentam maior longevidade e a taxa de oviposição permanece constante ao longo da vida (Gilbert, 1972). Dunlap-Pianka *et al.* (1977) constataram que *Heliconius charitonius*, a qual utiliza pólen e néctar das flores, vive até 75 dias, período no qual seus ovários não são alterados em tamanho. Porém, *Dryas iulia* que utiliza exclusivamente néctar na sua dieta alimentar possui um período de vida curto (de até 40 dias) e seus ovários sofrem progressiva redução no tamanho com a idade, diminuindo, também a fecundidade. Variação na longevidade e fecundidade também ocorrem em fêmeas de *H. erato phyllis* quando alimentadas com diferentes proporções de água, mel e pólen. As fêmeas alimentadas com água vivem sete vezes menos e apresentam menor taxa de oviposição diária do que as que recebem dietas contendo pólen e mel.

Dessa forma, a alimentação a base de pólen permite maximizar a taxa de oviposição ao longo do período reprodutivo dos adultos, bem como uma maior expectativa de vida (Dunlap-Pianka *et al.* 1977; Ferro, 1998).

Em termos de fornecimento de pólen, é provável que *L. camara* apresente também maior quantidade de recurso, pois, em média, disponibiliza maior número de grãos em relação a *S. cayennensis*. Aparentemente, porém, existem diferenças no tamanho do grão de pólen das duas espécies, o que pode gerar diferenças na quantidade de compostos nutricionais, aspecto que ainda precisa ser investigado.

O néctar é formado basicamente por açúcares, pequenas quantidades de aminoácidos, fenóis, lipídios, antioxidantes e água, podendo variar entre espécies de plantas. A sacarose é o açúcar presente em maior quantidade, com concentrações de 5 a 66% (Baker, 1975; Koptur, 1992; Nicolson & Fleming, 2003; Galetto & Bernardello, 2004). Kingsolver & Daniel (1995) indicam que para lepidópteros que se alimentam de néctar, a concentração ótima de sacarose está entre 35 e 45%. Esta é independente do raio do canal do cibário, porém dependente do raio do canal da probóscide, ou seja, quanto maior o diâmetro desse canal, maior será a capacidade de sugar líquidos mais concentrados (sacarose), aumentando assim o ganho de energia.

Nas avaliações de preferência por diferentes concentrações de sacarose realizadas no presente estudo, *H. erato phyllis* preferiu concentrações que se aproximam das que são encontradas em *L. camara*. Além disso, esta borboleta visitou com maior frequência os alimentadores que continham concentrações de

10 e 20% de sacarose quando estes eram das cores amarelo, alaranjado e vermelho, demonstrando assim capacidade de associar a cor preferida com a concentração também preferida. Acima e abaixo desta faixa, a frequência de visitas foi menor, mesmo nas cores preferidas. Desta forma, este comportamento pode constituir-se em mais um dos fatores a contribuir para seleção das flores de *L. camara* por *H. erato phyllis*. É de se salientar também que estudos em andamento em nosso laboratório sugerem que a preferência por tais concentrações se expressa mesmo com o uso de alimentadores de mesma cor (E. Giani, UFRGS, dados inéditos).

AGRADECIMENTOS

À Nair Maria Nunes de Oliveira do Laboratório de Desenvolvimento da Renner S/A pela determinação das reflectâncias das cores. À Aracruz pela disponibilização da área. À Solange Maria Kerpel (UFRGS) pelas leituras iniciais do manuscrito. À Universidade do Contestado pelo incentivo e a CAPES pela bolsa de doutorado concedida ao primeiro autor.

LITERATURA CITADA

Acioli, M.F. 2003. Ecologia da polinização de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae). Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, 69p.

- Anderson, S. & H.E.M. Dobson. 2003.** Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. J. Chem. Ecol. 29: 2303-2318.
- Antonini, Y., H.G. Souza, C.M. Jacobi & F.B. Mury. 2005.** Diversidade e comportamento dos insetos visitantes florais de *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), em uma área de campo ferruginoso, Ouro Preto, MG. Neotrop. Entomol. 34: 555-564.
- Baker, H.G. 1975.** Sugar concentration in nectars from hummingbird flowers. Biotropica 7: 37-41.
- Barp, E.A.; Macedo, J. H.; Baldissera R.; Soares, G.L.G. & Moreira, G.R.P.** Distribuição espacial, variação sazonal dos recursos florais e uso por *Heliconius erato phyllis*. Ecol. Entomol. (submetido a).
- Barp, E.A.; Soares, G.L.G. & Moreira, G.R.P.** Preferência inata e aprendizagem de cores por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae) frente à oviposição e alimentação. Anim. Behav. (submetido b).
- Barrows, E. 1976.** Nectar robbing and pollination of *Lantana camara* (Verbenaceae). Biotropica 8: 132-135.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1994.** Host plant selection by phytophagous insects. New York, Chapman & Hall, 312p.
- Bernays E.A. & M.R. Weiss. 1996.** Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. Entomol. Exp. Appl. 78: 1-8.

- Brack, P., R.S. Rodrigues, M. Sobral & S.L.C. Leite. 1998.** Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Sér. Bot.* 51: 139-166.
- Cerveira, J.F., R. Baldissera, S.M. Kerpel, V. Bianchi, E.B. Gauer, G. Horn, A. Beatrici, M. Mazzoli, M.A.F. Corrêa, A.P. Brandt, S.M. Hartz & G.R.P. Moreira. 2003.** Efeito da distribuição espacial sobre a agregação dos adultos em *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). In VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, p. 270-272. (Anais de trabalhos completos).
- Chittka, L. & K. Geiger. 1995.** Can honey bees count landmarks? *Anim. Behav.* 49: 159-164.
- Corrêa, C.A., B.E. Irgang & G.R.P. Moreira. 2001.** Estrutura floral das angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul. *Iheringia Sér. Zool.* 90: 71-84.
- Courtney, S.P. 1986.** The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. *Adv. Ecol. Res.* 15: 51-131.
- Crane, J. 1955.** Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. *Zoologica* 40: 167-196.
- Dafni, A. 1992.** Pollination ecology: a practical approach. New York. Oxford University Press, 250p.

- Delph, F.L. 1989.** The evolution of floral color change: pollinator attraction versus physiological constraints in *Fuchsia excorticata*. *Evolution* 43: 1252-1262.
- Dias-Filho, M.B. 1994.** How is fecundity affected by mowing in the tropical weed *Stachytarpheta cayennensis* (Verbenaceae)? *Pesq. agropec. bras.* 29: 1675-1679.
- Dunlap-Pianka, H., C.L. Boggs & L.E. Gilbert. 1977.** Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. *Science* 197: 487-490.
- Fægri, K. & L.V. Pijl. 1971.** The principles of pollination ecology. Oxford, Pergamon Press, 291p.
- Ferro, V.G. 1998.** Criação de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae) em condições semi-naturais. Dissertação (Bacharelado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, 49p.
- Frisch, K. von. 1950.** Bees: their vision, chemical sense, and language. New York, Cornell University Press, 119p.
- Futuro, D.O. 1992.** Estudo comparativo de duas populações de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl gervão roxo. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Botânica) – Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 117p.

- Galetto, L. & G. Bernardello. 2004.** Floral nectarines, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Ann. Bot.* 94: 269-280.
- Gardener, M.C. & M.P. Gillman. 2002.** The taste of nectar – a neglected area of pollination ecology. *Oikos* 98: 552-557.
- Ghisalberti, E.L. 2000.** *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Fitoterapia* 71: 467-486.
- Gilbert, L.E. 1972.** Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 69: 1403-1407.
- Gilbert, L.E. 1975.** Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants, p. 210-240. In L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.), *Coevolution of animals and plants*. Austin, Univ. of Texas Press.
- Gori, D.F. 1989.** Floral color change in *Lupinus argenteus* (Fabaceae): why should plants advertise the location of unrewarding flower to pollinators? *Evolution* 43: 870-881.
- Gould, J.L. 1993.** Ethological and comparative perspective on honey bee learning, p. 18-50. In D.R. Papaj & A.C. Lewis (eds.), *Insect learning: ecological and evolutionary perspective*. New York, Chapman & Hall, 398p.
- Goulson, D. & J.S. Cory. 1993.** Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecol. Entomol.* 18: 315-320.
- Holzinger, H. & R. Holzinger. 1994.** *Heliconius* and related genera. *Venette, Sciences Nat.*, 328p.

- Ilse, D. 1937.** New observations on responses to colours in egg-laying butterflies. *Nature* 25: 544-545.
- Kearns, C.A. & D.W. Inouye. 1993.** Techniques for pollination biologists. Niwot, University Press of Colorado, 583p.
- Kelber, A. & M. Pfaff. 1997.** Spontaneous and learned preferences for visual flower features in a diurnal hawkmoth. *Israel J. Plant Sci.* 45: 235-245.
- Kerpel, S.M. 1999.** Aspectos ecológicos e comportamentais envolvidos na seleção da planta hospedeira por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, 75p.
- Kingsolver, J.D. & T.L. Daniel. 1995.** Mechanics of food handling by fluid-feeding insects, p.32-73. In R.F.Chapman & G. Boer (eds), *Regulatory mechanisms in insects feeding*. New York, Chapman & Hall, 398p.
- Kinoshita, M., N. Shimada & K. Arikawa. 1999.** Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *J. Exp. Biol.* 202: 95-102.
- Koptur, S. 1992.** Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants, p. 81-130 In E. Bernays (ed.), *Insect-plant interactions*. Boca Raton, CRC Press.
- Krenn, H.W. & C.M. Penz. 1998.** Mouthparts of *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a search for anatomical adaptations to pollen-feeding behavior. *Int. J. Insect Morphol.* 27: 301-309.
- Laverty, T.M. 1994.** Bumble bee learning and flower morphology. *Anim. Behav.* 47: 531-545.

- Lewis, A.C. 1993.** Learning and the evolution of resources: pollinators and flower morphology, p. 219-245. In D.R. Papaj & A.C. Lewis (eds.), *Insect learning: ecological and evolutionary perspective*. New York, Chapman & Hall, 398p.
- Lorenzi, H. 2000.** Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais. 3. ed. Nova Odessa, Plantarum, 602p.
- Mabberley, D.J. 1997.** The plant-book, a portable dictionary of the vascular plants. London, Cambridge University Press, 857p.
- Mathur G. & H.Y. Mohan Ram. 1986.** Floral biology and pollination of *Lantana camara*. *Phytomorphology* 36: 79-100.
- McNeely, C. & M.C. Singer. 2001.** Contrasting the roles of learning in butterflies foraging for nectar and oviposition sites. *Anim. Behav.* 61: 1-7.
- Mesia-Vela, S., C. Souccar, M.T.R. Lima-Landman & A.J. Lapa. 2004.** Pharmacological study of *Stachytarpheta cayennensis* Vahl in rodents. *Phytomedicine* 11: 616-624.
- Mohan Ram, H.Y. & G. Mathur. 1984.** Flower colour changes in *Lantana camara*. *J. Exp. Bot.* 35: 1656-1662.
- Moreira, G.R.P., C. Corrêa & E. Mugarib-Oliveira. 1996.** Pollination of *Habenaria pleiophylla* Hoehne & Schlechter (Orchidaceae) by *Heliconius erato phyllis* Fabricius (Lepidoptera; Nymphalidae). *Revta. bras. Zool.* 13: 791-798.

- Murphy, D.D., M.S. Menninger & P.R. Ehrlich. 1984.** Nectar source distribution as determinant of oviposition host species in *Euphydryas chalcedona*. *Oecologia* 56: 269-271.
- Ney-Nifle, M., T. Keasar & A. Shmida. 2001.** Location and color learning in bumblebees in a two-phase conditioning experiment. *J. Insect Behav.* 14: 697-711.
- Nicolson, L.M. & P.A. Fleming. 2003.** Nectar as food for birds; the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Syst. Evol.* 238: 139-153.
- Opler, P. 1983.** Nectar production in a tropical ecosystem, p. 30-79. In B. Bentley & T.S. Elias (eds.), *The biology of nectarines*, New York, Columbia University Press, 259 p.
- Penz, C.M. & H.W. Krenn. 2000.** Behavioral adaptations to pollen-feeding in *Heliconius* butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae): an experiment using *Lantana* flowers. *J. Insect. Behav.* 13: 865-880.
- Ramos R.R. & A.V.L. Freitas. 1999.** Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). *J. Lepidop. Soc.* 53: 11-21.
- Romanowski, H.P., R. Gus & A.M. Araújo. 1985.** Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph:). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. *Rev. Bras. Bio.* 45: 563-569.
- Rücker, A., D. Fuhro, D. Vargas, R. Leonel, R. Jr. Rodrigues & P.L. Oliveira. 2003.** Composição florística de um fragmento florestal no Morro Santana,

- Porto Alegre, RS. In VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, p. 410-411 (Anais de trabalhos completos).
- Rusterholz, H.P. & A. Erhardt. 2000.** Can nectar properties explain sex-specific flower preferences in the adonis blue butterfly *Lysandra bellargus*? Ecol. Entomol. 25: 81-90.
- Ruszczuk, A. 1986.** Hábitos alimentares de borboletas adultas e sua adaptabilidade ao meio urbano. Rev. Brasil. Bio. 46: 419-427.
- Sanders, R.W. 2001.** The genera of Verbenaceae in the Southeastern United States. Harvard Pap. Bot. 5: 303 –358.
- Santos, C.G. 2002.** Aspectos do comportamento e morfologia envolvidos na alimentação dos adultos de *Dryas iulia alcionea* e *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, 36p.
- Schapoal, E.E.S., M.R.W. Vargas, C.G. Chaves, R. Bridi, J. A. Zuanazzi & A.T. Henriques. 1998.** Antiinflammatory and antinociceptive activities of extracts and isolated compounds from *Stachytarpheta cayennensis*. J. Ethnopharmacol. 60: 53-59.
- Schemske, D.W. 1976.** Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia* (Verbenaceae). Biotropica 8: 260-264.
- Scherer, C. & G. Kolb. 1987.** Behavioral experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). J. Comp. Physiol. 160: 645-656.

- Sharp, M.A. & D. Parks. 1974.** Plant resources and butterfly habitat selection. Ecology 55: 870-875.
- Sinha, S. & A. Sharma. 1984.** *Lantana camara* L. – a review. Feddes Repertorium 95: 621-633.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981.** Biometry. 2.ed. New York, W.H. Freeman and Company. 859p.
- Swihart, C.A. 1971.** Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. Anim. Behav. 19: 156-164.
- Swihart, S.L. 1963.** The electroretinogram of *Heliconius erato* (Lepidoptera) and its possible relation to established behavior patterns. Zoologica 11: 155-164.
- Swihart, S.L. 1970.** The neural basis of colour vision in butterfly, *Papilio troilus*. J. Insect Physiol. 16: 1623-1636.
- Weiss, M.R. 1991.** Floral colour changes as cues for pollinators. Nature 354: 227-229.
- Weiss, M.R. 1995a.** Associative colour learning in a nymphalid butterfly. Ecol. Entomol. 20: 298-301.
- Weiss, M.R. 1995b.** Floral color change: a widespread functional convergence. Am. J. Bot. 82: 167-185.
- Weiss, M.R. 1997.** Innate colour and flexible colour learning in the pipevine swallowtail. Anim. Behav. 53: 1043-1052.
- Weiss, M.R. & D.R. Papaj. 2003.** Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind? Anim. Behav. 65: 425-434.

Wyatt, R. & S.B. Broyles. 1994. Ecology and evolution of reproduction in milkweeds. *Annu. Rev. Ecol Syst.* 25: 423-441.

CAPÍTULO 4

PREFERÊNCIA INATA E APRENDIZAGEM DE CORES POR *Heliconius erato phyllis* (FABRICIUS) (LEPIDOPTERA; NYMPHALIDAE) FRENTE À OVIPOSIÇÃO E ALIMENTAÇÃO*

BARP, E. A.^{1,2}; SOARES, G. L. G³. & MOREIRA, G. R. P.^{4,5}

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.
2. Universidade do Contestado, Rua Victor Sopelsa, 3000, CEP 89.700.000 Concórdia, SC, Brazil.
3. Depto de Botânica, Instituto de Biociências UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, RS, Brazil.
4. Depto. De Zoologia, Instituto de Biociências UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.
5. Correspondência para: Prof. Dr. Gilson R. P. Moreira, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, prédio 43435, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

* Submetido à revista *Animal Behaviour*

ABSTRACT

Choice experiments were performed under insectary conditions to investigate the ability of *Heliconius erato phyllis* to discern colors of plants for oviposition (leaves), the innate preference for colors of flowers, and learning (conditioning) between color and presence of food (nectar). In the oviposition experiments, artificial green and purple passion vine shoots, similar to the branches of *Passiflora suberosa* Linnaeus, were offered to the insects. In the innate preference experiments, feeders in the colors purple, lilac, green, yellow, orange, red, black, and white containing sucrose at 1M were offered to the butterflies. The same set up was used in the associative learning experiments. Butterflies were kept for six days in the insectary and tested between 10 am and 2 pm. In the first three days, sucrose was offered in the red feeder and the others were filled with distilled water. In the fourth day of experiment, for each case, food was transferred to the other color feeders. In single choice tests, *H. erato phyllis* laid a significantly higher number of eggs on green shoots in comparison to purple ones. It also presented an innate preference for a group of colors of the feeders (red, yellow, and orange), demonstrating high ability of being conditioned to use the feeders that had sucrose. Moreover, it showed to be able to search for food, using color as a cue to locate saccharose. Thus, our data suggest vision is an important sensory modality for these butterflies, not only to select food resources but also plants for oviposition.

Key-words: associative learning, conditioning, heliconian butterflies, vision

RESUMO

Com base em testes de escolha em insetário, investigou-se a habilidade de *Heliconius erato phyllis* em discriminar as cores das plantas para oviposição (folhas), a preferência inata por cores florais e aprendizagem associativa entre cor e presença de alimento (néctar). Para os testes de oviposição, foram oferecidos ramos artificiais de cor verde e roxa, semelhantes aos de *Passiflora suberosa* Linnaeus. Para o teste de preferência inata, foram oferecidos alimentadores das cores roxo, lilás, verde, amarelo, alaranjado, vermelho, preto e branco contendo sacarose 1M. Estes foram utilizados nos testes de aprendizagem associativa. As borboletas foram mantidas durante seis dias e testadas das 10 às 14h. Nos primeiros três dias, a sacarose foi oferecida no alimentador vermelho e os demais foram preenchidos com água destilada. No 4º dia, em cada ensaio, o alimento foi transferido para os alimentadores das demais cores. *H. erato phyllis* depositou maior número de ovos nos ramos verdes, apresentou preferência inata por um conjunto de cores (vermelho, amarelo e alaranjado). Este heliconíneo foi condicionado a utilizar o alimentador que continha sacarose. Além disso, foi demonstrada a habilidade em mudar o sentido de busca, utilizando alimentadores de outras cores. Dessa forma, os resultados demonstram que para *H. erato phyllis*, a visão é uma modalidade sensorial importante não somente para a alimentação, mas também para a oviposição.

Palavras-chave: aprendizagem associativa, condicionamento, heliconíneo, visão.

INTRODUÇÃO

Tanto para a seleção de um substrato para oviposição, quanto para o encontro de um recurso alimentar por insetos adultos, ocorre a detecção de sinais químicos e físicos das plantas potencialmente hospedeiras. Esse processo de comunicação ocorre através da percepção destes sinais pelos órgãos sensoriais dos insetos (Prokopy & Owens 1983; Ramaswamy 1988; Papaj & Lewis 1993; Bernays & Chapman 1994).

Espécies de borboletas podem discriminar cores e formas quando forrageiam por néctar ou quando buscam uma planta hospedeira para oviposição (Crane 1955; Rausher 1978; Traynier 1986; Weiss 1995; Kelber 1999). Assim, pode-se esperar que sejam capazes de aprender um dado estímulo em contextos comportamentais distintos como alimentação e oviposição. A aprendizagem de cores relacionada à alimentação e oviposição já foi demonstrada em papilionídeos (Weiss & Papaj 2003). Após um período de condicionamento em diferentes cores, estas desencadearam em *Battus philenor* (Lepidoptera) o comportamento de oviposição ou de alimentação. Do ponto de vista ecológico, tal resultado indica que este lepidóptero utiliza um sinal visual (cor) para o reconhecimento das plantas hospedeiras para oviposição e para a localização das flores que são utilizadas como fonte de néctar e de pólen.

A capacidade de aprendizagem dos insetos herbívoros desempenha uma importante função no reconhecimento do local para oviposição e recursos alimentares (Papaj & Lewis 1993). As borboletas podem localizar as flores

quando procuram por néctar, associando cor com a presença de açúcares (Lewis 1986; Weiss 1995, 1997; Kinoshita et al. 1999) e seguir um padrão temporal diário de visita a flores, sugerindo a existência de condicionamento em relação à localização espacial dos recursos (Gilbert 1975).

A existência de preferência inata por cores relacionadas ao recurso alimentar (néctar e pólen) tem sido utilizada indiretamente para demonstrar que os lepidópteros têm capacidade de discriminar cores (Kelber & Pfaff 1997; Kinoshita et al. 1999). Entretanto, o uso de uma dada cor pode ser alterado por aprendizagem (Weiss 1995, 1997), o que está relacionado à capacidade sensorial desses insetos (Swihart & Swihart 1970). Em relação à oviposição, alguns trabalhos indicam a associação entre a forma e a cor da folha com o número de ovos depositados (Rausher 1978; Traynier 1986; Roessingh & Städler 1990). Assim, a capacidade em discriminar e relacionar cores, combinado com outros sinais, permite que os lepidópteros encontrem as plantas hospedeiras mais adequadas (Rausher 1978).

A capacidade de aprendizado em insetos pode ser classificada em diversos tipos: aprendizagem associativa ou condicionamento, indução da preferência e “princípio de Hopkins” (Bernays & Chapman 1994; Bernays & Weiss 1996; Kerpel & Moreira 2005). Quando certo evento aprendido é armazenado no sistema nervoso central durante certo período de tempo, tem-se a manifestação da memória (Weiss & Papaj 2003).

A aprendizagem associativa ou condicionamento ocorre quando um animal aprende a associar um estímulo que não tem um significado específico

com outro significativo. Após a experiência, o animal passa a utilizar o novo estímulo. A indução da preferência é um termo utilizado especialmente em estudos com insetos fitófagos, os quais tendem a preferir a planta já experienciada (Bernays & Chapman 1994). O princípio de “Hopkins”, é uma teoria que sugere que a fêmea de um dado inseto ovipositará, preferencialmente, sobre a planta hospedeira da qual foi alimentada quando era larva, frente a uma situação de escolha (Fox & Morrow 1981; Turlings et al. 1993).

As borboletas do gênero *Heliconius* utilizam néctar e pólen como recurso alimentar obtidos de um grande número de espécies vegetais (Gilbert 1972; Krenn & Penz 1998; Corrêa et al. 2001). As fêmeas de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) ovipositam exclusivamente em espécies de *Passiflora* (Passifloraceae) e avaliam características intra- e interespecíficas de suas plantas hospedeiras. São capazes de avaliar visualmente vários caracteres morfológicos da hospedeira e de reconhecer a presença de ovos de coespecíficos (Benson et al. 1976; Benson 1978; Mugarbi-Oliveira & Moreira 1996 a,b; Gauer 2000).

Passiflora suberosa Linnaeus é uma das espécies mais utilizadas como hospedeira por *H. erato phyllis* no Rio Grande do Sul. Apresenta dois morfotipos, denominados de formas “verde” e “roxa”, o que deve-se principalmente à variações de incidência de luz. Plantas de ambientes iluminados apresentam menor tamanho dos ramos, folhas de cor roxa, maior densidade de tricomas e menor área foliar, quando comparada com às plantas

da forma verde que ocorrem em ambientes sombrios (Barp et al. no prelo). Em relação à fonte de néctar e pólen, este heliconíneo utiliza preferencialmente flores de *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae) e *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl (Verbenaceae) em quatro áreas estudadas no Rio Grande do Sul (Corrêa et al. 2001).

Os heliconíneos possuem um sistema visual bem desenvolvido, com capacidade de discriminar cores correspondentes a comprimentos de onda de 370 a 570nm (Swihart 1971). Assim, resta saber se a preferência por oviposição de *H. erato phyllis* por *P. suberosa* da forma verde está relacionada à discriminação das cores (verde e roxo) e não a outros atributos das duas formas, bem como a existência de preferência inata e condicionamento a cores associada à fonte de recurso alimentar para os adultos, que são objetivos do presente estudo.

MATERIAL E MÉTODOS

Oviposição

Testes de oviposição foram realizados em condições de insetário no período de fevereiro a março de 2003. Este encontrava-se dividido em compartimentos de 2,0 x 2,0 x 2,7 m, construídos com tela sombrite 50%, de cor preta (Kerpel, 1999). As fêmeas de *H. erato phyllis* utilizadas nos testes foram capturadas nas bordas de uma mata localizada no Morro Santana, Porto Alegre, RS (Barp et al. submetido a).

As borboletas foram marcadas no lado ventral da asa esquerda anterior, com caneta do tipo marcador permanente e testadas durante quatro dias. Diariamente eram alimentadas com uma dieta composta de mel, pólen e água destilada numa proporção de 2:1:7 (Ferro 1998).

Para avaliar o papel da visão na seleção das cores verde e roxa de *P. suberosa*, foram confeccionadas folhas artificiais com papel filtro, que foram fixadas em uma haste de arame forrada com o mesmo papel. Esse conjunto foi pintado com tinta atóxica Acrilex[®] das cores verde e roxo, códigos 545 e 565, respectivamente (Fig. 1C). As reflectâncias destas tintas após a secagem encontram-se representada na Figura 2 e foram obtidas de 1mm² do material pintado. As análises foram realizadas em espectrofotômetro Dataflasch 100[®], com lâmpada padrão D65 e software chromacalc, no laboratório de desenvolvimento da empresa Renner Sayerlacy S/A (Tintas Renner) em Gravataí, RS.

Para a construção do ramo artificial foram utilizadas hastes de arame com cerca de 36 cm e quatro folhas. Em cada ramo artificial foi afixado um ramo de *P. suberosa* do tipo verde, cujas folhas foram removidas, mas com a região apical mantida intacta, com vistas a atrair as fêmeas para oviposição (Rodrigues & Moreira, 1999). Esses ramos naturais foram obtidos de plantas cultivadas nas mesmas condições ambientais.

Para os testes com chance de escolha, foram oferecidos concomitantemente às fêmeas (n=20), cinco ramos artificiais de cor verde

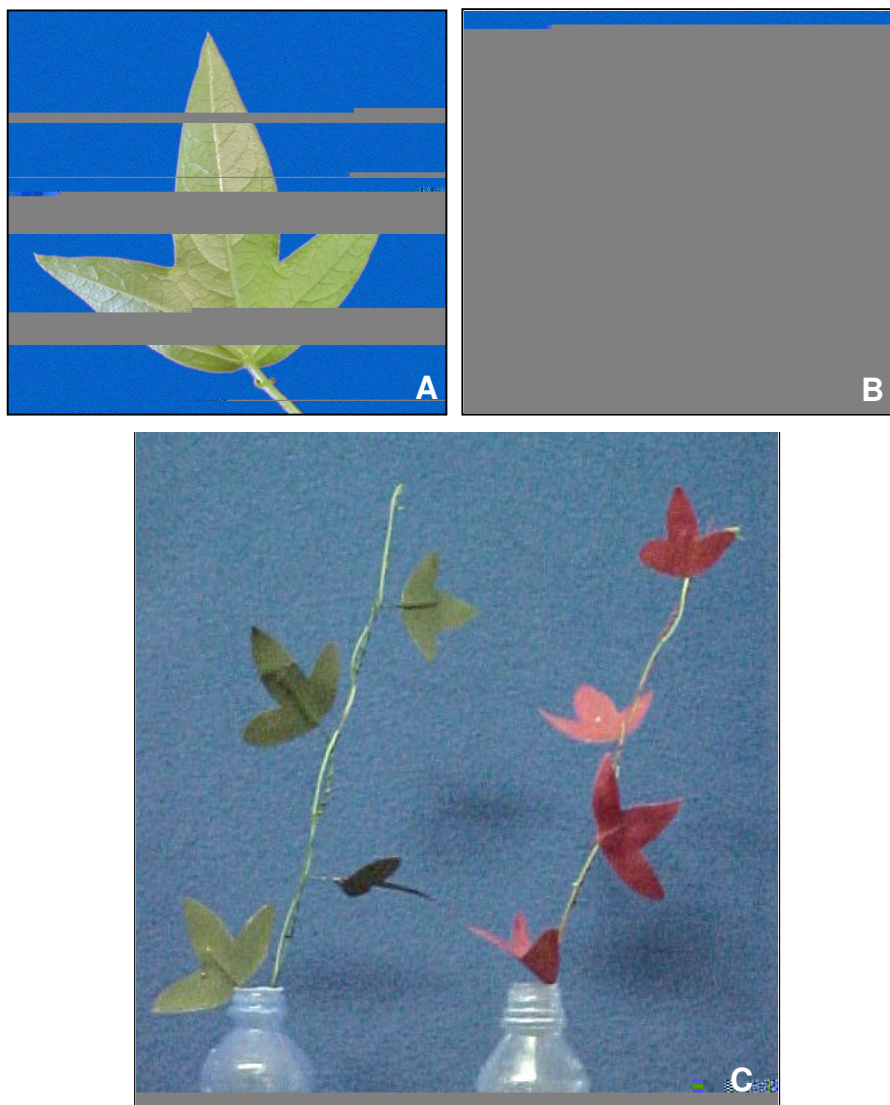


Figura 1. Formas “verde” e “roxa” de *Passiflora suberosa*. **A** e **B**, folhas naturais; **C**, ramos artificiais.

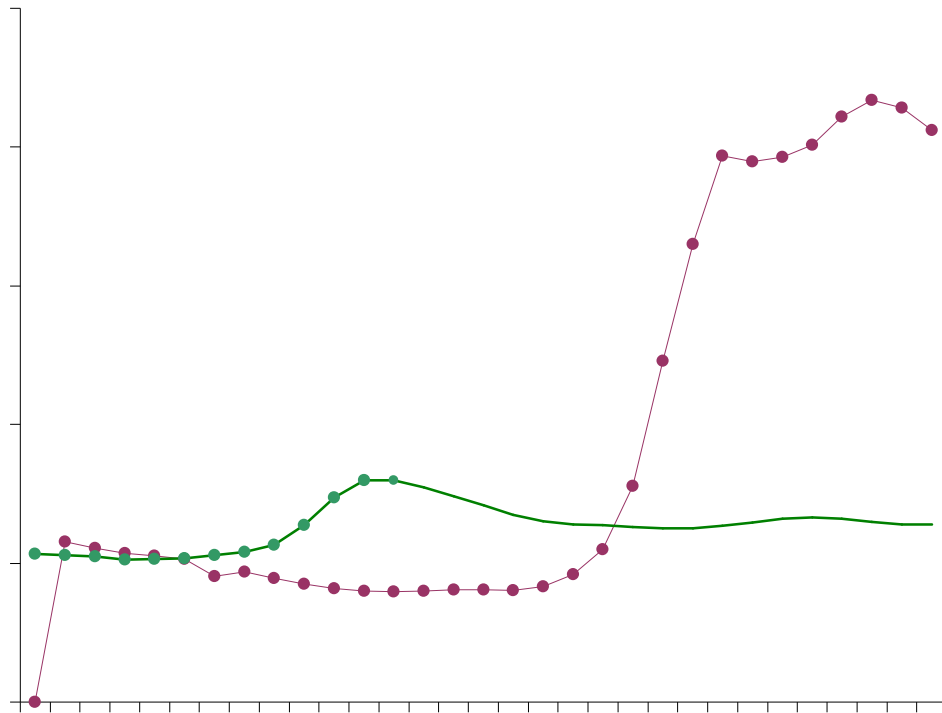


Figura 2. Curva de reflectância das cores verde e roxa do papel colorido utilizado para confeccionar as folhas para os testes de oviposição por *Heliconius erato phyllis*.

concomitantemente às fêmeas (n=20), cinco ramos artificiais de cor verde e cinco de cor roxa. A porção basal desses ramos foi mantida dentro de garrafas plásticas contendo água e um suporte de arame com o objetivo de uniformizar a posição (vertical) dos ramos. Os ramos foram dispostos nos compartimentos do insetário através de sorteio e posicionados de maneira eqüidistante entre si. Para determinar o número de ovos postos, cada tipo de ramo testado foi examinado diariamente durante quatro dias (período de duração do teste). Os testes sem chance de escolha foram realizados de forma similar ao teste anterior. Contudo, foram oferecidos às fêmeas (n=20 para cada cor) ramos de apenas uma cor (verde ou roxa). Os dados obtidos foram testados quanto a normalidade e homocedasticidade das variâncias pelos testes de Kolmogorov-Smirnov e Bartlett, respectivamente. Estes não apresentaram distribuição normal, portanto foram comparados através de testes "U" de Mann-Whitney (Zar 1999).

Preferência inata

Para avaliar a preferência inata dos adultos de *H. erato phyllis* pelas cores roxo, lilás, verde, amarelo, alaranjado, vermelho, preto e branco, larvas recém-eclodidas foram alimentadas com ramos de *P. suberosa* até a emergência do imago. Os adultos foram mantidos em gaiolas de tela transparente de 1,30 m de altura e 30 cm de largura, onde permaneceram durante 24 h sem receber alimentação. Após este período, as borboletas foram transferidas para o insetário. Para realização do teste de preferência, foram oferecidos, aleatoriamente, oito alimentadores contendo sacarose 1M. Os

alimentadores foram constituídos por dois recipientes circulares, um com 5 cm de diâmetro e 2,5 cm de altura, e outro com 2,5 cm de diâmetro e de mesma altura. O maior foi confeccionado com copo de plástico descartável de poliestireno atóxico (Conserv[®]) e pintado com tinta acrílica fosca (Renner[®]) das cores preto, roxo, lilás, verde, branco, amarelo, alaranjado e com curva de reflectância determinada (Fig. 3), conforme método descrito anteriormente. O recipiente menor, de acrílico, incolor, também foi pintado com as mesmas tintas e cores e colocado no centro do maior. O primeiro foi preenchido com sacarose e o segundo com água para evitar o acesso das formigas à sacarose. Os alimentadores das diferentes cores foram dispostos no centro dos compartimentos sobre uma plataforma de madeira branca, de 1,5 m de comprimento e 0,2 m de largura a 20 cm do solo (Fig. 4). As borboletas foram observadas das 10 às 14 h, período de maior atividade desta espécie (Mugrabi-Oliveira 1996), registrando-se a cor do alimentador visitado. Foi considerado como alimentação a extensão da probóscide dirigida para dentro recipiente que continha sacarose. A primeira cor visitada foi considerada como aquela de preferência inata. Os dados foram analisados pelo teste G. Os resultados referentes à alimentação diária foram comparados através do teste de Kruskal-Wallis, seguido de testes múltiplos de Dunn (Zar 1999).

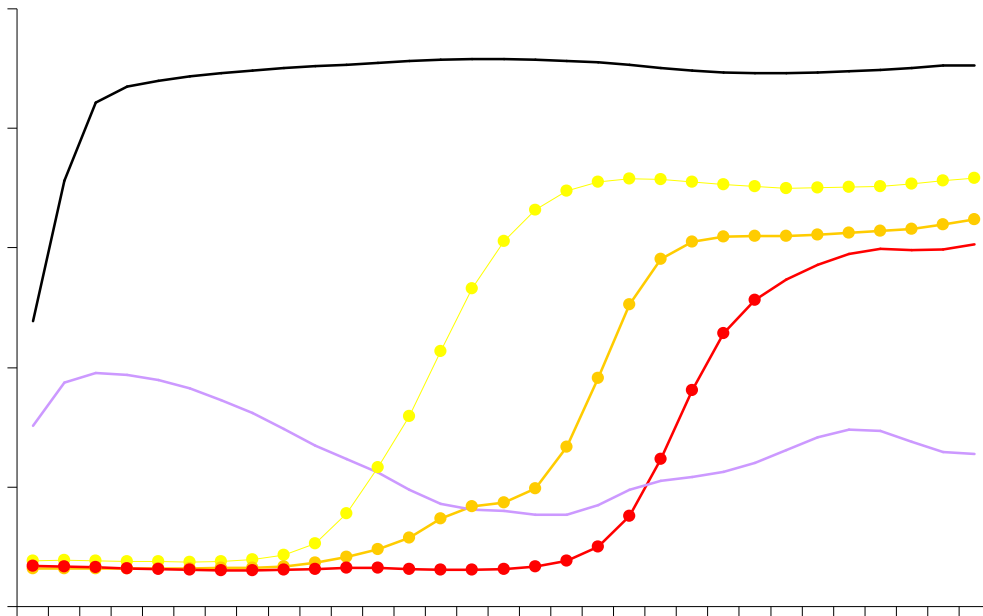


Figura 3. Curva de reflectância das cores dos alimentadores utilizados nos testes de preferência inata e aprendizagem associativa de *Heliconius erato phyllis*.

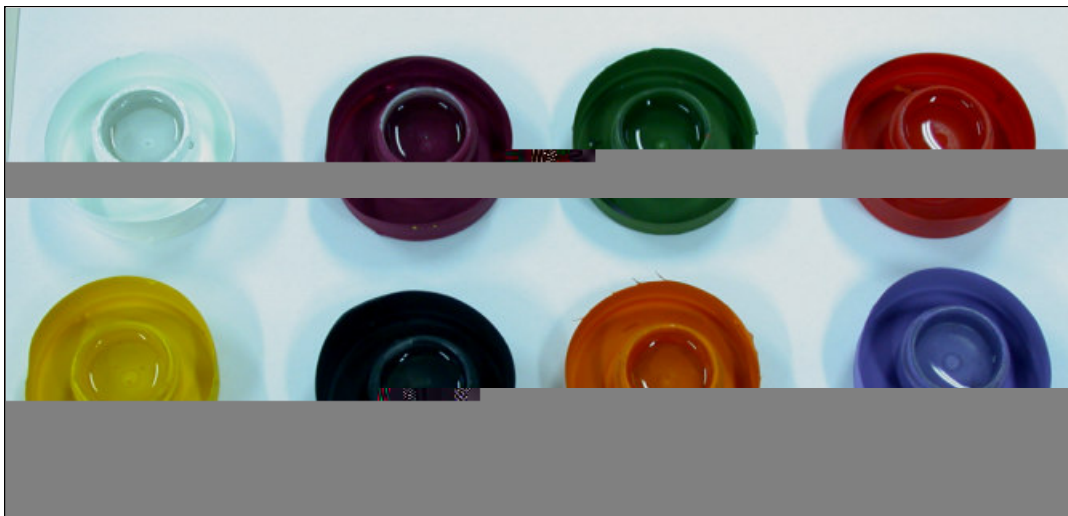


Figura 4. Alimentadores utilizados nos testes de preferência inata e aprendizagem associativa de *Heliconius erato phyllis*.

Aprendizagem associativa

Para avaliar a existência aprendizagem associativa em relação às cores, adultos de *H. erato phyllis* foram capturados nas bordas de uma mata localizada no Morro Santana, Porto Alegre, RS, mantidos em condições de insetário (Barp et al. Submetido a) e testadas das 10 às 14h, nos meses de janeiro a março de 2004.

Em função dos resultados obtidos nos testes de preferência inata, optou-se por utilizar a cor vermelha para os três primeiros dias do experimento (condicionamento). Neste período, as borboletas (n= 18 para cada cor testada) receberam alimento (sacarose 1M) apenas no alimentador vermelho e os demais (preto, roxo, lilás, verde, amarelo, alaranjado, vermelho e branco) foram preenchidos com água destilada. Estes foram distribuídos de forma equidistante sobre uma plataforma branca, conforme descrito anteriormente. A posição dos alimentadores das diferentes cores foi distribuída por sorteio, utilizando-se tabela de números aleatórios. Com o objetivo de evitar o condicionamento das borboletas a uma determinada posição, os alimentadores foram trocados de lugar a cada 30 minutos. Este período foi determinado a partir do tempo destinado ao teste e o número de alimentadores utilizados.

Após este período (4^o dia), para cada um dos ensaios em que a sacarose foi oferecida em alimentadores das diferentes cores, foi considerado como condicionamento quando a alimentação foi mantida na cor vermelha mesmo sem sacarose.

RESULTADOS

Oviposição

No teste com chance de escolha, o número de ovos depositados pelas fêmeas de *H. erato phyllis* foi significativamente maior nos ramos artificiais de cor verde em relação aos de cor roxa (Fig. 5A). No teste sem chance de escolha, o número de ovos depositados nos ramos das duas cores não diferiu estatisticamente (Fig. 5B).

Preferência inata

Para primeira alimentação, *H. erato phyllis* utilizou com maior frequência os alimentadores das cores amarelo, alaranjado e vermelho em relação às demais cores (preto, roxo, lilás, verde e branco) (Fig. 6). Quando avaliou-se a alimentação diária, a frequência de visitas deste heliconíneo aos alimentadores alaranjado, amarelo e vermelho diferiu dos alimentadores branco e roxo. A frequência de utilização do alimentador lilás não diferiu do amarelo e do vermelho (Fig. 7).

Aprendizagem associativa

Tanto na primeira fase do experimento, em que a sacarose foi oferecida no alimentador vermelho, quanto na segunda, onde em diferentes ensaios, o alimento foi oferecido em alimentadores das cores alaranjado, amarelo, branco,

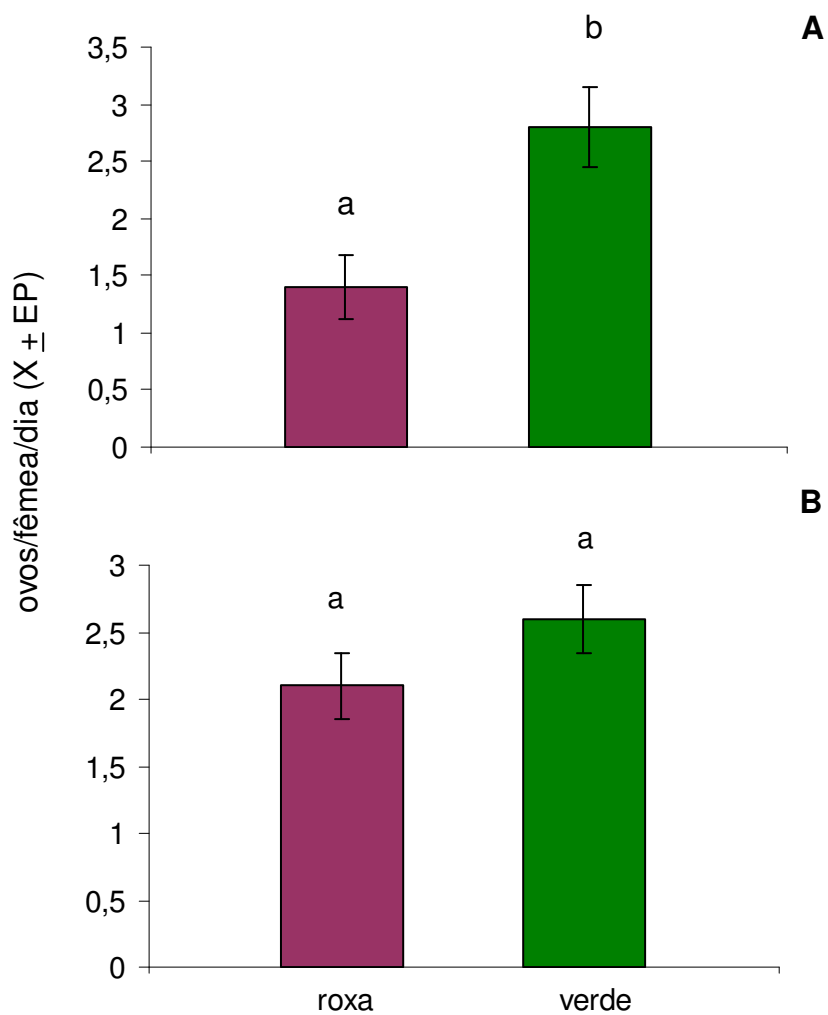


Figura 5. Intensidade de oviposição por *Heliconius erato phyllis* em ramos artificiais das cores roxo e verde. **A**, com chance de escolha; **B**, sem chance de escolha. Colunas seguidas de letras distintas diferem estatisticamente. Testes “U” de Mann-Whitney.

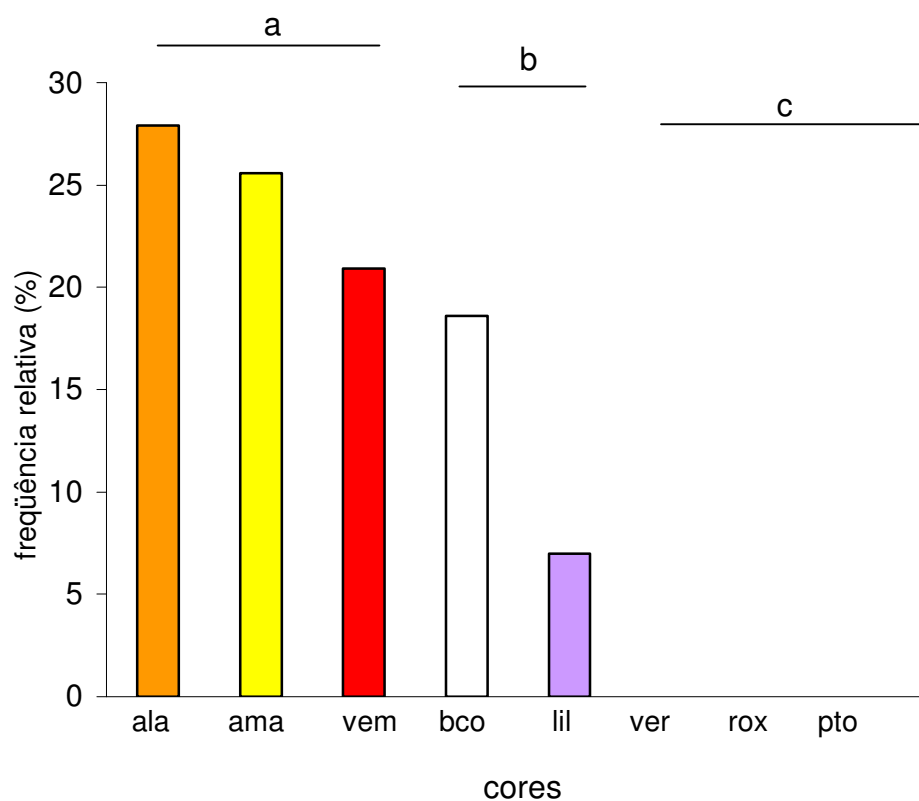


Figura 6. Percentual de borboletas que escolheram para primeira alimentação os alimentadores das cores: **ala**, alaranjado; **ama**, amarelo; **vem**, vermelho; **bco**, branco; **lil**, lilás; **ver**, verde; **rox**, roxo e **pto**, preto. Letras distintas sobre os blocos de barras indicam diferença estatística (teste G = 11,4; $p < 0,001$).

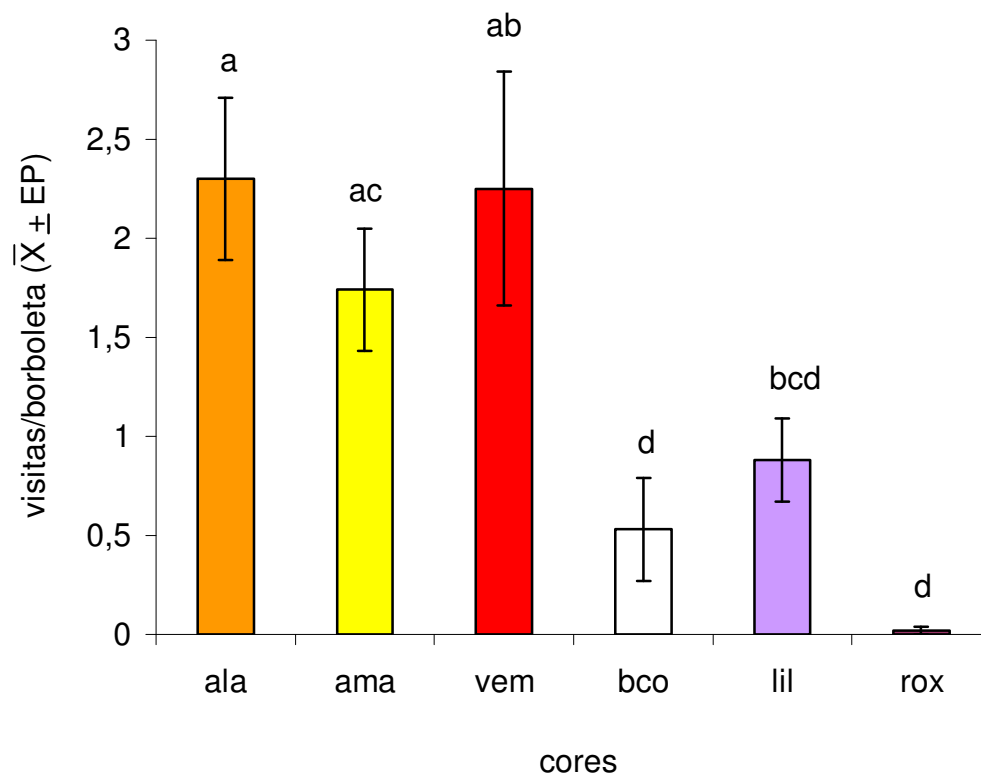


Figura 7. Visitas efetuadas por *Heliconius erato phyllis* em relação aos alimentadores das cores: **ala**, alaranjado; **ama**, amarelo; **vem**, vermelho; **bco**, branco; **lil**, lilás e **rox**, roxo. Letras distintas sobre as barras indicam diferença significativa (teste de Kruskal-Wallis, seguido de testes múltiplos de Dunn, $\alpha = 0,05$).

verde, lilás, roxo e preto, nas primeiras quatro horas de teste, a frequência de visitas variou entre os alimentadores das diferentes cores, sendo o alimentador vermelho o mais visitado por *H. erato phyllis* (Fig. 8).

No ensaio em que no quarto dia a sacarose foi oferecida no alimentador alaranjado, nas primeiras duas horas, as borboletas continuaram escolhendo o alimentador vermelho, mesmo contendo apenas água. Doze horas após a troca, 96,8% das visitas passaram a ocorrer no alimentador alaranjado (Fig. 8A). Duas horas após a troca da sacarose do alimentador vermelho para o amarelo,

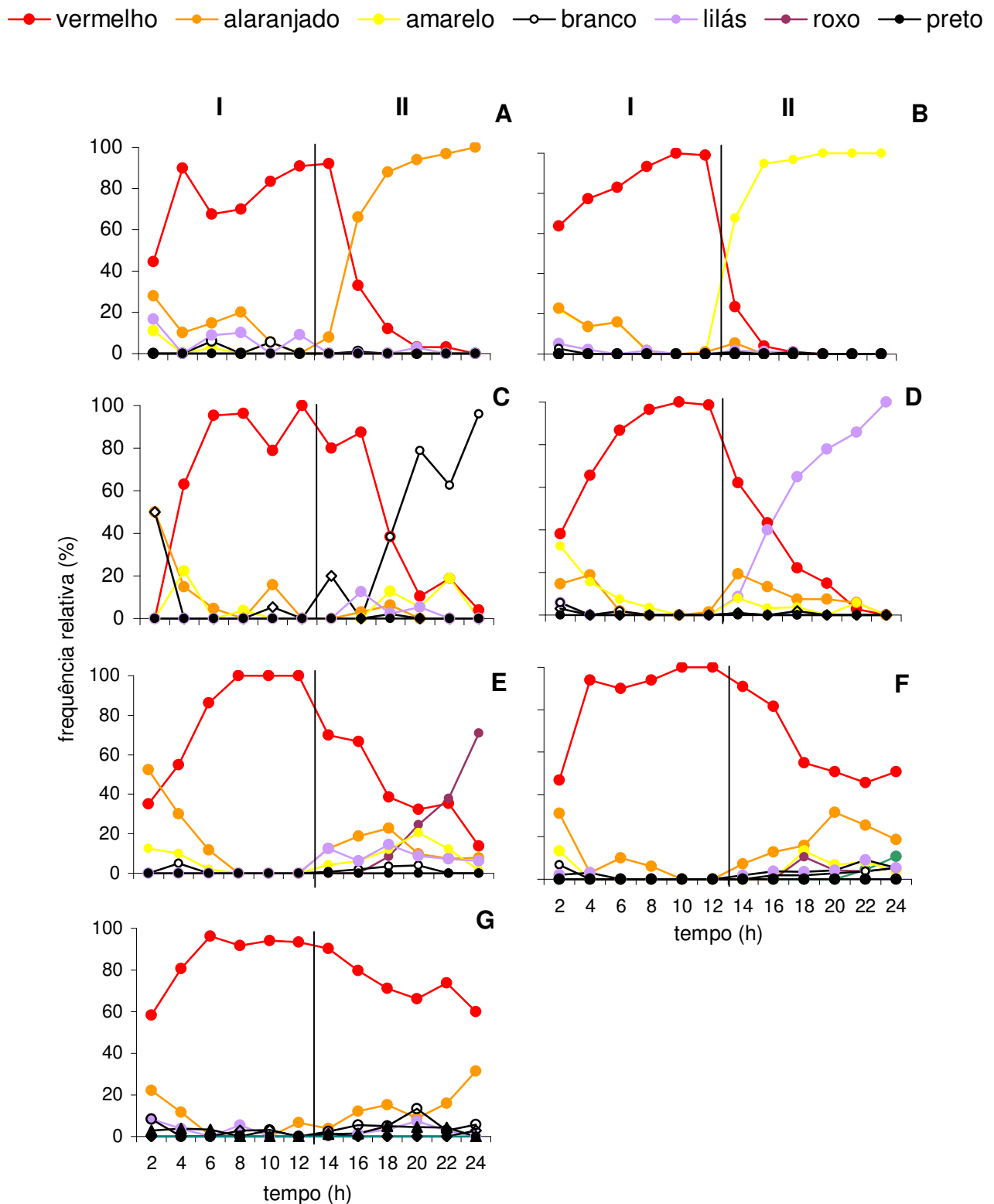


Figura 8. Percentual de visitas de *Heliconius erato phyllis* aos alimentadores de diferentes cores. I, primeira etapa do teste (alimentador vermelho contendo sacarose). II, Segunda etapa do teste (alimentador de diferentes cores contendo sacarose): **A**, alaranjado; **B**, amarelo; **C**, branco; **D**, lilás; **E**, roxo; **F**, verde; **G**, preto.

visitando o alimentador vermelho, mesmo contendo apenas água (Fig. 8F). No ensaio em que na segunda fase o alimento foi oferecido no recipiente preto, as borboletas continuaram a utilizar o alimentador vermelho (Fig. 8G). O alimentador preto não foi visitado pelas borboletas em nenhum dos ensaios.

Após três dias em que a sacarose foi oferecida no alimentador vermelho, o amarelo foi escolhido em tempo significativamente menor, quando comparado com os alimentadores das demais cores. As borboletas levaram mais tempo para encontrar o alimento quando a sacarose foi oferecida na cor verde (Fig. 9).

DISCUSSÃO

Os ramos de *P. suberosa* das formas verde e roxa são discriminados pelas fêmeas de *H. erato phyllis* durante o processo de escolha da planta hospedeira. Tal comportamento já havia sido quantificado por Gauer (2000), usando substratos naturais (ramos intactos de *P. suberosa*). A cor roxa dos ramos pode estar interferindo no reconhecimento visual e/ou sinalizando a presença de compostos químicos e ou estruturas morfológicas indesejáveis, evitando assim a oviposição. Este comportamento pode estar associado à diminuição na sobrevivência e performance dos imaturos, pois os ramos da forma roxa apresentam maior dureza e menor área foliar quando comparado com a forma verde. A ocorrência desta cor nas folhas de *P. suberosa* é resultado da fotoativação da biossíntese de antocianinas (Barp *et al.* no prelo).

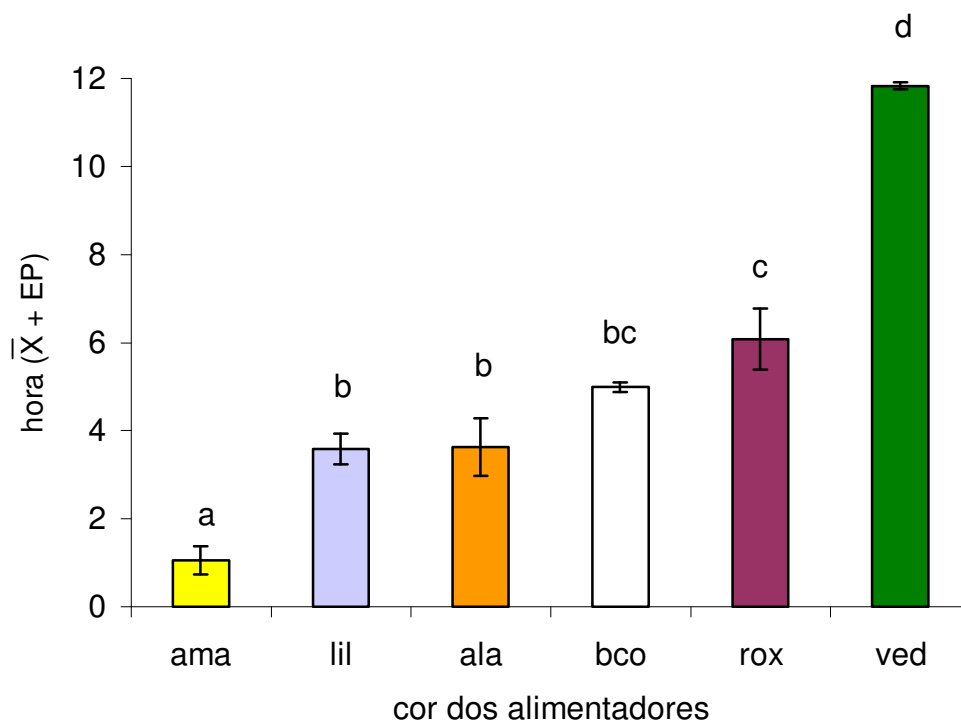


Figura 9. Tempo necessário para o encontro do alimento por *Heliconius erato phyllis* quando, após três dias de condicionamento na cor vermelha, a sacarose foi oferecida em alimentadores das cores: **ama**, amarelo; **lil**, lilás; **ala**, alaranjado; **bco**, branco; **rox**, roxo e **ved**, verde (ANOVA seguido de testes múltiplos de Tukey, $\alpha = 0,05$).

Além das cores dos ramos de *P. suberosa*, *H. erato phyllis* também discrimina o tamanho dos ramos, a presença de região apical e de coespecíficos das plantas hospedeiras (Mugrabi-Oliveira & Moreira 1996 a,b; Kerpel & Moreira 2005). A habilidade em avaliar as características físicas das plantas é atribuída à existência de um cérebro avantajado e um sofisticado sistema visual (Swihart 1971; Gilbert 1975). Os heliconíneos apresentam capacidade em discriminar cores (Ilse 1937; Crane 1955; Swihart 1971), na faixa de comprimentos de onda de 370 a 570 nm (Struwe 1972).

A preferência por cores tem sido demonstrada para várias espécies de lepidóptera, por exemplo *Heliconius erato hydara* apresenta preferência inata pelo amarelo (Crane, 1955), *Heliconius charitonius* prefere as cores vermelho/alaranjado, seguido por azul e azul/esverdeado (Swihart & Swihart 1970), *Battus philenor* tem preferência inata pela cor amarela, tanto em flores naturais de *L. camara*, quanto em artificiais (Weiss 1997).

No presente estudo, *H. erato phyllis* demonstrou preferência inata pelas cores amarelo, alaranjado e vermelho, tanto na primeira alimentação, quanto ao longo do dia. Esta preferência pode estar relacionada às cores de *L. camara*, uma das flores mais utilizada por este ninfalídeo, tanto em escala sazonal quanto diária (Barp et al. submetido b).

Segundo Weiss (1995), existem pelo menos 23 espécies de cinco famílias de Lepidoptera (Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae, Hesperidae e Sphingidae) que selecionam as flores amarelas de *L. camara*, sugerindo a existência de aprendizagem associativa. A aprendizagem associativa ou

condicionamento ocorre quando um animal aprende a associar o estímulo com uma recompensa. Após esta experiência o indivíduo passa a utilizar o novo estímulo aprendido (Turlings et al. 1993) e quando este evento é armazenado no sistema nervoso central durante certo período de tempo, tem-se a manifestação da memória (Dukas & Real 1993).

No caso de *H. erato phyllis*, os adultos ficaram condicionados a utilizar os alimentadores vermelhos quando o alimento foi oferecido nesta cor por três dias consecutivos. Após este período, as borboletas demonstraram habilidade de mudar o comportamento de busca, procurando em alimentadores de outras cores até encontrar o alimentador que continha sacarose. Além disso, na primeira alimentação diária os indivíduos visitaram a mesma cor utilizada no dia anterior, manifestando assim a existência de memória. A habilidade em aprender e associar a cor com a presença de açúcar também foi demonstrada experimentalmente em *Pieris napi* (Goulson & Cory 1993), em *Heliconius charitonus* (Swihart 1971) e *Agraulis vanillae* (Weiss 1995).

O menor tempo de busca pelo alimento foi registrado quando, após o período de condicionamento na cor vermelha, a sacarose foi oferecida no alimentador amarelo. Tal fato pode estar relacionado à preferência inata deste heliconíneo. Além disso, as flores desta cor, no caso de *L. camara*, são as que contêm pólen e néctar (Mathur & Mohan Ram 1986).

A plasticidade comportamental torna as borboletas capazes de mudar a freqüência de uso de uma flor após um período de condicionamento, similar ao demonstrado em abelhas por Frisch (1950) e Menzel & Erber (1978). A

flexibilidade na estratégia de forrageamento aumenta o valor adaptativo, pois um inseto nectarífero que é incapaz de aprender a localizar o recurso em flores com padrões diferentes das que está habituado, gastará mais tempo e energia visitando repetidamente flores que disponibilizam poucos recursos. Além disso, a variação sazonal na disponibilidade de flores pode afetar o encontro do alimento.

Em condições naturais, *H. erato phyllis* utiliza com maior frequência as flores que apresentam as cores preferidas (Barp et al. submentido b). Dessa forma, a cor das flores se apresenta como um sinal que intermedia o uso dos recursos florais no espaço e no tempo. Assim, a habilidade de *H. erato phyllis* em discriminar cores, seja para alimentação ou oviposição, possibilita o encontro de uma planta hospedeira adequada e um recurso alimentar em outra cor. Dessa forma, infere-se que a capacidade de aprender e de relacionar cor com presença de alimento constitui-se uma vantagem adaptativa para esta espécie.

AGRADECIMENTOS

À Nair M. Nunes de Oliveira do Laboratório de Desenvolvimento – Renner Sayerlacy SA, pela determinação da reflectância das cores. À Solange Maria Kerpel, Danessa Boligon, Abner Elpino-Campos, Josielma Macedo, Dênis da Silva, Lucas Kaminski e Cléber Ribeiro Júnior pelo auxílio na capturas das borboletas e observações em insetário.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcock, J.** 1993. *Animal behaviour: an evolutionary approach*. 6^a ed. Sinauer, Sunderland.
- Barp, E. A.; Soares, G. L. G.; Gosmann, G.; Machado, A. M.; Vecchi, C. & Moreira, G. R. P.** Phenotypic plasticity in *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae): induction and reversion of two morphs by variation in light intensity. *Brazilian Journal of Biology* (no prelo).
- Barp, E. A.; Soares, G. L. G. & Moreira, G. R. P.** Variação na cor das flores, oferta de recurso e resposta no uso diário das flores de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich) Vahl e *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae) por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera; Nymphalidae). *Neotropical Entomology* (submetido a).
- Barp, E. A.; Macedo, J. H.; Baldissera, R.; Soares, G. L. G. & Moreira, G. R. P.** Distribuição espacial, variação sazonal dos recursos florais e uso por *Heliconius erato phyllis*. *Ecological Entomology* (submetido b).
- Benson, W. W.** 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution*, **32**, 493-518.
- Benson, W. W.; Brown, K. S. & Gilbert, L. E.** 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion vine butterflies. *Evolution*, **29**, 659-680.
- Bernays, E. A. & Chapman, R. F.** 1994. *Host Plant Selection by Phytophagous Insects*. New York: Chapman & Hall.

- Corrêa, C. A.; Irgang, B. E. & Moreira, G. R. P.** 2001. Estrutura floral das angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul. *Iheringia Série Zoológica*, **90**, 71-84.
- Crane, J.** 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use color. *Zoologica*, **40**, 167-196.
- Dukas, R. & Real, L.** 1993. Cognition in bees: from stimulus reception to behavioral change. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspective* (Ed. by D. R. Papaj & C. Lewis), pp. 343-373. New York: Chapman & Hall.
- Ferro, V. G.** 1998. Criação de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae) em condições semi-naturais. Dissertação (Bacharelado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Fox, L. R. & Morrow, P. A.** 1981. Specialization: species property or local phenomena? *Science*, **211**, 887-893.
- Frisch, K. von.** 1950. *Bees: Their Vision, Chemical Sense, and Language*. New York: Cornell University Press.
- Gauer, E. A. B.** 2000. Caracterização de duas formas de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae) e seleção por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Gilbert, L. E.** 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, **69**, 1403-1407.

- Gilbert, L. E.** 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: *Coevolution of Animals and Plants* (Ed. by L. E. Gilbert & P. H. Raven), pp. 210-240. Austin: Univ. of Texas Press.
- Goulson, D. & Cory, J. S.** 1993. Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pieris napi*. *Ecological Entomology*, **18**, 315-320.
- Ilse, D.** 1937. New observations on responses to colours in egg-laying butterflies. *Nature*, **25**, 544-545.
- Kelber, A. & Pfaff, M.** 1997. Spontaneous and learned preferences for visual flower features in a diurnal hawkmoth. *Israel Journal Plant Sciences*, **45**, 235-245.
- Kelber, A.** 1999. Ovipositing butterflies use a red receptor to see green. *Journal of Experimental Biology*, **202**, 2619-2630.
- Kerpel, S. M. & Moreira, G. R. P.** 2005. Absence of learning and local specialization on host plant selection by *Heliconius erato*. *Journal of Insect Behavior*, **18**, 433-451.
- Kinoshita, M.; Shimada, N. & Arikawa, K.** 1999. Colour vision of the foraging swallowtail butterfly *Papilio xuthus*. *Journal of Experimental Biology*, **202**, 95-102.
- Krenn, H. W. & Penz, C. M.** 1998. Mouthparts of *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a search for anatomical adaptations to pollen-feeding behavior. *International Journal Insect Morphology & Embryology*, **27**, 301-309.

- Lewis, A. C.** 1986. Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science*, **232**, 863-865.
- Mathur G. & H. Y. Mohan Ram.** 1986. Floral biology and pollination of *Lantana camara*. *Phytomorphology*, **36**, 79-100.
- Menzel, R. & Erber, J.** 1978. Learning and memory in bees. *Scientific American*, **239**, 102-110.
- Mugrabi-Oliveira, E.** 1996. Seleção do local de oviposição por *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) em *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae). Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) Universidade Federal do Paraná.
- Mugrabi-Oliveira, E. & Moreira, G. R. P.** 1996, a. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **13**, 929 –937.
- Mugrabi-Oliveira, E. & Moreira, G. R. P.** 1996, b. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **13**, 939-953.
- Papaj, D. & Lewis, A.** 1993. *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. New York: Chapman & Hall.
- Prokopy, R. J. & Owens, E. D.** 1978. Visual generalist with visual specialist phytophagous insects: host selection behaviour an application to management. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **24**, 409-420.

- Ramaswamy, S. B.** 1988. Host finding by moths: sensory modalities and behaviours. *Journal of Insect Physiology*, **34**, 235-249.
- Rausher, M.** 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science*, **200**, 1071-1073.
- Rodrigues, D. & Moreira, G. R. P.** 1999. Feeding preference of *Heliconius erato* (Lep.:Nymphalidae) in relation to leaf age and consequences for larval performance. *Journal of the Lepidopterist's Society*, **53**, 108-113.
- Roessingh, P. Städler, E.** 1990. Foliar form, colour and surface characteristics influence oviposition behaviour in the cabbage root fly *Delia radicum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **57**, 93-100.
- Scherer, C. & Kolb, G.** 1987. Behavioral experiments on the visual processing of color stimuli in *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera). *Journal of Comparative Physiology*, **160**, 645-656.
- Struwe, G.** 1972. Spectral sensitivity of the compound eye in butterflies (*Heliconius*). *Journal of Comparative Physiology*, **79**, 191- 196.
- Swihart, C. A. & Swihart, S. L.** 1970. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. *Animal Behaviour*, **18**, 60-64.
- Swihart, C. A.** 1971. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. *Animal Behaviour*, **19**, 156-164.
- Traynier, R. M. M.** 1986. Visual learning in assays of sinigrin as na oviposition releaser for the cabbage butterfly, *Pieris rapae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **40**, 25-33.

Turlings, T. C. J.; Wäckers, F. L.; Vet, L. E. M.; Lewis, W. J. & Tumlinson, J.

H. 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 51-78. New York: Chapman & Hall.

Weiss, M. 1995. Associative colour learning in nymphalid butterfly. *Ecological Entomology*, **20**, 298-301.

Weiss, M. 1997. Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipevine swallowtail. *Animal Behaviour*, **53**, 1043-1052.

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

Zar, J. H. 1999. *Bioestatistical Analysis*. 4. ed. New Jersey: Prentice Hall.

CAPÍTULO 5

CONCLUSÕES

Os resultados demonstram que *Lantana camara* é um recurso importante para os adultos de *Heliconius erato phyllis*, tanto numa escala espacial, quanto temporal. Esta verbenácea apresenta flores o ano todo, acentuando-se o número de inflorescências no inverno, período em que as demais espécies utilizadas (*Stachytarpheta cayennensis*, *Glandularia tenuisecta*, *Melothria cucumis* e *Dicliptera tweediana*) encontram-se em estágio vegetativo. A presença de grãos de pólen aderidos à probóscide deste ninfalídeo coincide com o estágio reprodutivo de cada espécie vegetal estudada. Dentre estas, o pólen de *L. camara* foi encontrado em todos os meses do ano e em maior quantidade. Soma-se a isso, o comportamento de coletar pólen de forma ativa nessa planta (Gilbert, 1972), o que aumenta a possibilidade de *H. erato phyllis* ser um polinizador efetivo desta verbenácea, o que precisa ser elucidado.

O padrão de distribuição das seis espécies estudadas mostrou-se agregado. Para *H. erato phyllis*, a distribuição está associada à ocorrência das flores de *L. camara*, especialmente no verão; ou seja, especialmente concentra suas atividades de coleta diária nas proximidades dos recursos florais utilizados pelos adultos. Embora *H. erato phyllis* tenha utilizado com maior frequência as flores de *L. camara*, foi observada a presença de grãos de pólen de, pelo menos, quinze angiospermas aderidos a sua probóscide. Tal fato pode indicar a

grande capacidade em reconhecer e memorizar novos recursos, supostamente através das cores das flores.

L. camara e *S. cayennensis* produzem qualitativa e quantitativamente pólen e néctar de forma diferenciada ao longo do dia. O néctar floral de *S. cayennensis* contém maior concentração de sacarose em relação ao das flores de *L. camara*. Esta apresentou maior quantidade de pólen e néctar, ocorrendo continuamente flores em início de antese até às 14 horas. As flores de *S. cayennensis*, além de produzirem menor quantidade de pólen e néctar, apresentam abertura sincronizada anterior ao período de atividade de *H. erato phyllis*, razão pela qual utilizam estas flores no início da manhã e as de *L. camara* são visitadas durante todo o período. Assim, este lepidóptero ajusta a frequência e o período de uso dos recursos florais destas duas verbenáceas de acordo com os horários de maior disponibilização do pólen e do néctar.

H. erato phyllis demonstrou preferência inata pelo amarelo, alaranjado e vermelho, coincidindo com o padrão de coloração das inflorescências de *L. camara*. As flores desta verbenácea são amarelas na antese e, 24 horas depois, as corolas tornam-se alaranjadas, mudando após para o vermelho. Apenas as flores amarelas apresentam pólen e néctar. Esta mudança de coloração se dá após a fertilização, sendo ocasionada pela produção de antocianinas e β -caroteno (Mohan Ram & Mathur, 1984; Mathur & Mohan Ram, 1986; Weiss, 1995). Este mesmo padrão de coloração é encontrado nas inflorescências de *Asclepias curassavica* (Apocinaceae) e *Epidendrum fulgens* (Orchidaceae), as quais também são visitadas por *H. erato phyllis* (Ramos &

Freitas, 1999). Bierzychudek (1981) sugere a existência de mimetismo Müllleriano entre estas espécies vegetais. *A. curassavica* e *E. fulgens* estariam sendo beneficiadas pelo seu padrão de coloração, pois, *H. erato phyllis*, transporta seus polinários aderidos ao corpo, porém o pólen está inacessível para sua utilização (Wyatt & Broyles, 1994). A inclusão do pólen na dieta deste heliconíneo representa maior longevidade e taxa de oviposição constante ao longo da vida (Dunlap-Pianka *et al.* 1977; Ferro, 1998). Em termos de fornecimento de pólen, *L. camara* apresenta maior quantidade de recurso, pois, em média, disponibiliza maior número de grãos em relação a *S. cayennensis*.

H. erato phyllis distingue cores, tanto para o encontro de uma planta hospedeira, discriminando as cores verde e roxa de *P. suberosa*, quanto para a alimentação associando a cor preferida com a concentração de sacarose também preferida. Com exceção ao preto, este heliconíneo pode ser condicionado a uma dada cor, quando a esta estiver associado a presença de sacarose. Além disso, demonstrou habilidade em mudar o comportamento de busca, quando a sacarose foi oferecida em um recipiente de outra cor. Dependendo da cor do alimentador, essa mudança pode ser mais rápida ou mais lenta. Neste caso, o alimentador amarelo foi o que desencadeou essa mudança com maior rapidez. Esta escolha pode estar relacionada à preferência inata de *H. erato phyllis* e à presença de pólen e néctar, principalmente nas flores amarelas de *L. camara* (Mathur & Mohan Ram, 1986).

Como as flores de *L. camara* apresentam um padrão de coloração preferido e disponibilizam quali e quantitativamente recursos alimentares para

os adultos de *H. erato phyllis*, tanto em escala espacial quanto temporal, é possível que características comportamentais desta borboleta foram sendo selecionadas para o uso eficiente desta flor. E, por outro lado, em *L. camara*, a coloração, a morfologia floral e o padrão de produção de néctar e disponibilização de pólen, permite que, possivelmente, *H. erato phyllis* atue como um polinizador efetivo desta verbenácea, o que ainda precisa ser investigado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BIERZYCHUDEK, P. *Asclepias, Lantana and Epidendrum: a floral mimicry complex*. Biotropica: 54-58.1981.

MATHUR, G. & MOHAN RAM, H.Y. Floral biology and pollination of *Lantana camara*. Phytomorphology 36: 79-100. 1986.

MOHAN RAM, H.Y. & MATHUR, G. Flower colour changes in *Lantana camara*. J. Exp. Bot. 35: 1656-1662. 1984.

GILBERT, L.E. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* but1m ()-Rp32(L)-4(.)-3(T)

ANEXOS

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)