



DENIS SANTOS DA SILVA

DESCRIÇÃO, FUNÇÃO E EVOLUÇÃO DO TARSOS PROTORÁDICOS EM
HELICONÍNEOS (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada
Orientador: Prof. Dr. Gilson Rudinei Pires
Moreira

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre

2015

DESCRIÇÃO, FUNÇÃO E EVOLUÇÃO DO TARSOS PROTORÁDICOS EM
HELICONÍNEOS (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)

DENIS SANTOS DA SILVA

Aprovada em

Prof^a. Dr^a. Elisete Ana Barp
(PPG Fisiologia / UFRGS)

Prof. Dr. Luiz C. Kucharski
(PPG Fisiologia / UFRGS)

Prof^a. Dr^a. Aline Ferreira de Quadros
(PPG Biologia Animal / UFRGS)

Prof. Dr. Luiz Alexandre Campos
(PPG Biologia Animal / UFRGS)

“Aprender a idade da Terra, a distância das estrelas ou como a vida evoluiu...

Que diferença isso faz?

Depende do tamanho do universo em que você quer viver.

Alguns preferem menor. Tudo bem. Compreensível.

Eu prefiro o maior.

E quando levo isto para o meu coração e mente, fico enaltecido!

E quando sinto isso, quero saber que é real, que não é algo da minha cabeça.

Porque a verdade importa, e nossa imaginação não é nada comparada com a realidade maravilhosa da natureza.”

Neil deGrasse Tyson

Dedico este trabalho aos meus pais, Ernandes e Loreni, e a meu irmão Nilson em agradecimento por todo o amor e imenso apoio que dedicaram em toda a minha vida e paciência especial durante a realização deste doutorado.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Gilson R. P. Moreira pela orientação dispensada neste período de doutorado, e até mesmo antes, quando ainda era um recém chegado aluno para a iniciação científica. Obrigado pelos conselhos, pelo incentivo, pelo entusiasmo e profissionalismo sempre demonstrado enquanto estive sob sua tutela acadêmica.

À Prof^a. Dr^a. Paula Beatriz de Araújo, que oportunizou a atividade didática durante na disciplina de Zoologia de Invertebrados II, mas em especial à atenção sempre dispensada ao longo de todo o curso. Aos professores das disciplinas que cursei durante o doutorado, e que de alguma forma contribuíram para o meu aprendizado. Aos demais professores, secretários, funcionários e colegas do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica da UFRGS, em especial à Carlos Barboza dos Santos, Leandro Gianluppi, Moema Q. Vieira pela ajuda na preparação e metalização das amostras, e operação do microscópio eletrônico de varredura.

Aos colaboradores, colegas e ex-colegas do Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos (LMCI) Carolina Millán, Cristiano Marcondes Pereira, Daniel Basílio, Fernando Luz, Gabriela Thomaz da Silva, Gislene Lopes Gonçalves, Marina Mainardi, Sabrina Campos e Kim R. Barão, pela convivência, amizade, coleguismo e os muitos risos compartilhados durante todos os momentos de descontração. Em especial a três queridas amigas muito especiais: Bruna Ramos, que mesmo à distância sempre se faz presente; Darli Massardo que foi buscar seus sonhos em terras americanas; e Rosângela Britto que veio de Bento fazer um grande amigo em Porto. Às amigas Danessa S. Boligon e a Daiana Castiglioni, esta última por ter me ajudado a entrar no mercado de trabalho. Aos coorientados Bernardo Saldanha Henkin,

Gabriel Martins, Gabriel Matte de Oliveira, Natielle Claudino Pires, Louise Tocchetto Pereira, que me proporcionaram a valiosa experiência de ser seu coorientador durante seus estágios na iniciação científica no LMCI.

A todos os colegas e ex-colegas dos laboratórios de Entomologia Sistemática da Prof^a Jocélia Grazia e Prof. Luiz Alexandre Campos e de Carcinologia da Prof^a. Paula Beatriz de Araújo que de alguma forma contribuíram com o seu tempo para comigo, além, claro, pelos cafezinhos e companhia durante os finais de semana de muito trabalho no Departamento de Zoologia. Mas, em especial, a Adriano Cavalleri, Augusto Ferrari, Carolina Greve, Felipe Lorenz Simões, Filipe Michels Bianchi, Ivanklin S. Campos, Luciana Weiler, Marcus Guidoti e Viviane Matesco.

Aos vigilantes da UFRGS, pela segurança e escolta proporcionada sempre que precisei.

À CAPES Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

Às grandes amigas Paula Bittencourt e Dona Eda pelas sessões de cinema, conversas e risadas. Aos amigos Shana, Fernando, Geraldo, Mateus, Paula, Mônica, Marquinhos, Betinho e Thiago, pelos encontros com almoços e jantas, embora o tempo corrido. Aos queridos Andrei e Daniele, Vinícius e Virgínia, Leonardo e Gisele, Lima e Manú, pelos momentos únicos, os achocolatados e joguinhos, pelos vinhos, pelas tentativas de pôquer e o inestimável incentivo.

A todos os familiares que foram compreensivos com minhas ausências em reuniões de famílias, ou mesmo num final de semana trivial, ao qual eu não pude comparecer por motivos relacionados ao doutorado.

Agradeço aos meus amados e responsáveis pais, Ernandes e Loreni, e ao meu irmão Nilson, todos foram imensamente compreensivos, em especial nos momentos estressantes do final do curso.

Minha gratidão à Vida e à Evolução, sem os quais eu não estaria agradecendo aos demais.

SUMÁRIO

1. RESUMO	vi
2. INTRODUÇÃO GERAL	1
2.1. Interação Heliconini-Passifloraceae	1
2.2. Reconhecimento sensorial durante a oviposição	2
2.3. Morfologia das pernas de Nymphalidae	3
2.4. Morfologia das pernas de Heliconiini	4
2.5. Alometria	5
2.6. Filogenia de Heliconiini	7
2.7. Hipóteses	7
2.8. Objetivo geral	8
2.9. Objetivos específicos	8
2.10. Referências bibliográficas	9
3. CAPÍTULO 1 Sensing the plant surface – external ultrastructure and function of <i>Heliconius erato</i> tarsi	17
3.1. Resumo	18
3.2. Introdução	19
3.3. Material & Métodos	21
3.4. Resultados	26
3.5. Discussão	29
3.6. Referências	34
4. CAPÍTULO 2 Tracing podite fusions, losses and negative size allometries on the evolution of heliconian butterfly prothoracic legs	48
4.1. Resumo	49
4.2. Introdução	50

4.3. Material & Métodos	51
4.4. Resultados	56
4.5. Discussão	59
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	86

RESUMO

As espécies de Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae), devido à sua coloração aposemática no estágio adulto, impalatabilidade, participação em anéis miméticos, estreita interação com maracujazeiros (Passifloraceae), bem como a facilidade de cultivo destas plantas hospedeiras e da adaptação em insetário, têm sido alvo de diversos estudos em interação inseto-plantas. A existência de alometria e de dimorfismo sexual nas pernas anteriores destes insetos é há tempo conhecida, mas não foram explorados quanto à morfologia, variação na forma e função, e evolução. Sensilas tricóides, associadas a espinhos cuticulares nos tarsos, presentes somente nas fêmeas, estariam supostamente associados ao reconhecimento de plantas-hospedeiras para oviposição, assim como o comportamento de tamborilamento. As pernas medianas e posteriores ainda não foram abordadas em detalhe nem quanto a sua morfologia ou quanto as suas funções quimiossensoriais. Não foram realizadas ainda mensurações, bem como a descrição das estruturas morfológicas nas pernas da grande maioria das espécies de Heliconiini. Objetivamos com este trabalho caracterizar e quantificar a variação morfológica geral, morfométrica e ultraestrutural das pernas de Heliconiini neotropicais, bem como estabelecer as possíveis trajetórias ontogenéticas, filogenéticas e padrões alométricos destas estruturas. Assim como entender a morfofuncionalidade associada aos diferentes pares de pernas, utilizando como modelo de estudo *Heliconius erato*. Foi ilustrado a morfologia ultraestrutural dos tarsos, incluindo os pré-tarsos, de *Heliconius erato*, bem como o padrão de distribuição das sensilas tarsais das pernas pro-, meso e metatorácica, para ambos os sexos. Os resultados confirmam a função quimiossensoria dos tarsos deste Heliconiini, sugerindo que a função das pernas anteriores seria fundamental na seleção do substrato de oviposição e de que as pernas medianas e posteriores estão envolvidas na identificação de alimento (néctar e/ou

pólen). As principais linhagens de Heliconiini também foram ilustradas e comparadas, quanto a morfologia dos tarsos e pré-tarsos, no que incluiu espécies representativas de todos os gêneros neotropicais desta tribo (*Agraulis*, *Dione*, *Dryadula*, *Dryas*, *Eueides*, *Heliconius*, *Laparus*, *Neruda*, *Philaethria* e *Podotricha*). A diferenciação e variação nos tecidos tarsais das diferentes pernas foi observada ainda no quinto instar larval. Encontramos alometria negativa (estática, ontogenética e filogenética), sendo mais pronunciada nos machos. Linhagens mais derivadas apresentaram tarsos anteriores com tamanhos menores, quando comparadas as linhagens mais basais. Os resultados deste estudo suporta a hipótese de que a evolução das pernas protorácicas vem sendo direcionado pelas fêmeas, estando associado a reduções e fusionamento dos poditos destes.

INTRODUÇÃO GERAL

Interação Heliconiini-Passifloraceae

A tribo Heliconiini, conhecida popularmente por borboletas-do-maracujá, constitui-se num dos grupos de borboletas mais conhecidos (BELTRÁN *et al.* 2007). O fácil cultivo de suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) e adaptação às condições de insetário, tornaram os heliconíneos modelos experimentais muito utilizados em diversos estudos sobre interação inseto-plantas (GILBERT 1971, 1975, BENSON *et al.* 1975, SPENCER 1988, MUGRABI-OLIVEIRA & MOREIRA, 1996a, b), dentre outros aspectos, tais como mimetismo, biogeografia, ecologia e comportamento (CRANE 1957, BENSON *et al.* 1975, BROWN 1981, GILBERT 1991, HERNANDEZ & BENSON 1998, RODRIGUES & MOREIRA 2002, 2004, KERPEL & MOREIRA 2005).

BENSON *et al.* (1975) propôs um sistema de evolução paralela, ocasionado pela pressão da herbivoria das larvas dos heliconíneos sobre as passifloráceas. Neste sistema, as espécies consideradas ancestrais entre os heliconíneos estariam associados a subgêneros mais ancestrais dentre as passifloráceas, da mesma forma para as mais derivadas. Porém, tal cenário não foi testado após os avanços alcançados recentemente a cerca da filogenia tanto dos próprios heliconíneos (*e.g.* BELTRÁN *et al.* 2007) quanto das passifloráceas hospedeiras (*e.g.* MUSCHNER 2005).

Apesar disso, trabalhos que registrem a associação das espécies de passifloráceas e de heliconíneos são poucos (*e.g.* BROWN & MIELKE 1972, BROWN 1979, BECCALONI *et al.* 2008). BROWN (1981), em revisão a respeito, apresentou informações gerais sobre as passifloráceas utilizadas pelas diferentes espécies de heliconíneos nas regiões Neotropical e Neártica. Para o Rio Grande do Sul (RS), os dados existentes são fragmentados (GARCIAS 1983, MENNA-BARRETO & ARAÚJO 1985, MIRANDA 1997,

PÉRICO 1995, PÉRICO & ARAÚJO 1991, BIANCHI & MOREIRA 2005, DELL'ERBA *et al.* 2005).

Reconhecimento sensorial durante a oviposição

O comportamento de seleção da planta hospedeira para oviposição nos insetos desenvolve-se numa sequência de fases, resultantes de estímulos externos e eventos corporais internos, a saber: 1) localização do hábitat da planta-hospedeira; 2) localização da hospedeira potencial; 3) aceitação ou rejeição desta. As duas primeiras etapas estão baseadas na visão e no olfato, e a terceira nas informações químicas obtidas da planta através dos receptores sensoriais associados ao contato com esta, culminando na estimulação ou não à oviposição (DETHIER 1982, MILLER & STRICKLER 1984, RAMASWAMY 1988, RENWICK & CHEW 1994).

Os olhos compostos das borboletas estão envolvidos na localização da planta-hospedeira, e as antenas na percepção olfativa, características sensoriais que combinadas permitem a localização do alimento, bem como o local de oviposição a uma considerável distância (CHAPMAN 1982, RAMASWAMY 1988). Vários estudos determinaram que a visão é bastante desenvolvida nos heliconíneos. Os adultos de *Heliconius erato* (Linnaeus, 1758), por exemplo, podem responder e identificar tonalidades de cor nos comprimentos de onda na faixa azul-vermelho (CRANE 1955, SWIHART 1971, SWIHART & GORDON 1971, STRUWE 1972). Tal modalidade sensorial foi abordada em trabalhos mais recentes desenvolvidos no Laboratório de Morfologia e Comportamento de Insetos (LMCI-UFRGS), nos quais também mostrou-se diretamente associada a escolha da planta hospedeira das larvas e a fontes de alimento dos adultos, incluindo o aprendizado correspondente (KERPEL 1999, RODRIGUES 1999, GAUER 2000).

FOX (1966) propôs uma hipótese no qual as fêmeas de Nymphalidae bateriam (comportamento de “drumming”) na superfície das folhas, utilizando espinhos presentes nos tarsos anteriores (porção proximal do quarto tarsômero), para liberar substâncias químicas das plantas que seriam captadas por agrupamentos de sensilas, situados na base desses. Outros trabalhos também apontaram a importância de tais receptores sensoriais (ex.: quimio- e mecanoreceptores) durante o processo de oviposição em lepidópteros noturnos, sendo muitos destes localizados nos tarsos, não modificados (*e.g.* RAMASWAMY *et al.* 1987, RAMASWAMY & BAKER 1990).

PÉRICO & ARAÚJO (1991) relataram que as fêmeas de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775) tamborilam o substrato com as pernas anteriores antes de ovipositar, mecanismo pelo qual supostamente a planta é reconhecida. Em *Heliconius charithonia* (Linnaeus, 1767), também foi observado o fenômeno de tamborilamento (RENOU 1983). Segundo este autor, em testes eletrofisiológicos, observou-se uma função quimiossensora nestas sensilas, tanto para sais quanto para extratos das folhas de Passifloraceae, hospedeiras das larvas.

Morfologia das pernas de Nymphalidae

A família Nymphalidae (Lepidoptera) apresenta distribuição cosmopolita e inclui aproximadamente 7200 espécies, ocorrendo em todos os habitats e continentes, exceto na Antártida e tendo maior diversidade nos neotrópicos (DEVRIES 1987, SHIELDS 1989, HEPPNER 1991, FREITAS & BROWN 2004). Os ninfalídeos possuem a mais diversa relação de plantas hospedeiras e maior diversidade de formas larvais. Diferentemente dos riodinídeos e licenídeos, são quase que inteiramente fitófagos. São também diversos em estruturas e padrões de asas, em relação às demais famílias de borboletas no mundo. Não obstante toda esta diversidade e variedade, seus membros podem ser reconhecidos

por somente quatro pernas locomotoras, sendo as anteriores grandemente reduzidas e, muitas vezes, semelhantes a uma pequena pluma (DEVRIES 1987, GRIMALDI & ENGEL 2005).

Ou seja, as pernas protorácicas são altamente modificadas nos ninfalídeos. Ao contrário dos machos, onde até o momento não parece haver qualquer função para as pernas anteriores, nas fêmeas tais apêndices estão supostamente associados à identificação do substrato de oviposição, por tamborilamento das folhas das plantas hospedeiras (= “drumming”) (CALVERT 1974, FEENY *et al.* 1983, PÉRICO & ARAÚJO 1991, RENWICK & CHEW 1994).

Morfologia das pernas de Heliconiini

EMSLEY (1963) estudou aspectos da morfologia geral dos adultos da tribo, além de pioneiramente apresentar uma filogenia para o grupo baseada em alguns desses caracteres. A variação na proporção dos comprimentos entre os segmentos das pernas de várias espécies são por demais características, embora isto não contribua para a compreensão das relações de parentescos específicas, mas podendo assim representar convergências adaptativas (quanto à seleção da planta hospedeira) GODMAN & SALVIN (1901).

Segundo EMSLEY (1963), as pernas protorácicas dos heliconíneos são sexualmente dimórficas. Nos machos, o tarso é constituído de somente um podito, não apresentando evidências de um pré-tarso, e é imóvel, fusionado à tíbia.

Nas fêmeas, a redução das pernas anteriores é principalmente devida à compactação dos tarsos, que são grandemente limitados em seus movimentos. Os tarsômeros apresentam-se em número de cinco: o segmento proximal é também o mais longo; os segmentos dois, três e quatro são reduzidos; e, o segmento cinco, muito

reduzido a quase ausente. O tarsômero mais distal apresenta uma projeção espiniforme, algumas vezes reduzida a uma proeminência, o que poderia corresponder ao pré-tarso modificado (EMSLEY 1963).

As pernas meso- e metatorácicas não apresentam dimorfismo sexual acentuado; ou seja, os tarsos são típicos, não apresentando fusionalidade, nem redução acentuada dos seus segmentos. Os pré-tarsos são morfologicamente distintos, e semelhantes em ambas as pernas.

Desconhecemos a existência de estudos a respeito da existência de alometria nas pernas dos heliconíneos, embora uma análise preliminar tenha revelado prontamente tal existência quanto ao tamanho, tanto em nível filogenético quanto estático, bem como em relação à existência de dimorfismo quanto ao tamanho entre os componentes de tais apêndices (MOREIRA, G.R.P., UFRGS, dados inéditos). O pré-tarso de praticamente todos os gêneros de heliconíneos apresenta um par de garras longas e curvas, e no meio destas, um arólio conspícuo, e um par de pulvilos bífidos (EMSLEY 1963). A análise comparativa realizada por PENZ (1999) aponta para a existência de considerável variação nessas estruturas, que também pode ser explorado no grupo.

Alometria

A alometria é definida como taxas de crescimento diferenciadas entre partes do corpo de um dado organismo (NIJHOUT & WHEELER 1996, GAYON 2000). REISS (1989) expressou a alometria através da seguinte expressão matemática: $Y = \alpha X^\beta$, onde X e Y são mensurações associadas ao tamanho, e α e β são constantes. Se a equação for linearizada, teremos então: $\log Y = \log \alpha + \beta \log X$. Um gráfico de $\log Y$ em função de $\log X$ produz uma reta com inclinação β . Na equação, β é o coeficiente alométrico. Se o coeficiente alométrico for maior que 1, a alometria é positiva. Se o coeficiente

alométrico for menor que 1, a alometria é negativa. E se tal coeficiente for igual a 1, temos isometria. Na equação, α é o coeficiente de proporcionalidade (intersecção), é específico taxonomicamente e também para a característica em estudo (SCHMIDT-NIELSEN 1984).

A alometria pode ser de três diferentes tipos: ontogenética – considera a variação entre características ao longo do desenvolvimento de uma espécie; estática – compara a variação na taxa de crescimento de determinadas estruturas, intraespecificamente, em um mesmo estágio ontogenético; filogenética (ou evolutiva) – relaciona a covariação dos crescimentos relativos, em um mesmo estágio ontogenético, ao nível interespecífico (CHEVERUD 1982, KLINGENBERG & ZIMMERMANN 1992).

Muitos padrões alométricos são adaptativos (NIJHOUT & WHEELER 1996, NIJHOUT & EMLÉN 1998, STERN & EMLÉN 1999, FRANKINO *et al.* 2005), o que faz da alometria uma interessante abordagem na compreensão de padrões de desenvolvimento, em relação a fatores comportamentais e/ou ecológicos (SINERVO & HUEY 1990, MCKINNEY & MCNAMARA 1991, EMLÉN 1996, 1997, HALL *et al.* 2003, FRANKINO *et al.* 2007). Como exemplo, no estágio larval de *H. erato phyllis*, onde o músculo adutor da mandíbula apresenta um crescimento alométrico positivo da sua altura, em relação à largura; o que se reflete externamente na cápsula cefálica, com crescimento maior da altura, se comparado com a largura. Esta alometria está intimamente associada à alimentação diferenciada neste estágio de desenvolvimento, com os primeiros instares ingerindo folhas mais jovens e tenras e os instares finais as mais velhas e rígidas (AYMONE 2006).

Filogenia de Heliconiini

Os Heliconiini (Nymphalidae, Heliconiinae) (*sensu* PENZ & PEGGIE 2003) se distribuem na região Neotropical, do sul dos Estados Unidos até o Uruguai (DEVRIES 1987). Atualmente o grupo apresenta cerca de 70 espécies distribuídas em 10 gêneros: *Agraulis* Boisduval & Le Conte, *Dione* Hübner, *Dryadula* Michener, *Dryas* Hübner, *Eueides* Hübner, *Heliconius* Kluk, *Laparus* Billberg, *Neruda* Turner, *Philaethria* Billberg e *Podotricha* Michener (BROWN 1981, PENZ 1999, LAMAS 2004).

Até o presente momento, os trabalhos mais relevantes, com enfoque sistemático-filogenético em Heliconiini, foram: MICHENER (1942), EMSLEY (1963), BROWN (1981), LEE *et al.* (1992), BROWER (1994), BROWER & EGAN (1997), PENZ (1999) e BELTRÁN *et al.* (2007).

No estudo de BELTRÁN *et al.* (2007), os autores reavaliaram as relações filogenéticas de 60 espécies de heliconíneos através de genes mitocondriais (Citocromo Oxidase e 16S) e nucleares (*Elongation factor-1 α* , *apterous*, *decapentaplegic* e *wingless*). Com base na filogenia obtida, foi discutida a evolução da alimentação à base de pólen, o cruzamento pupal e a gregariedade larval.

Hipóteses

Espera-se encontrar uma morfofuncionalidade diferenciada nas pernas protorácicas quando comparadas as meso- e metatorácicas, associando a esta característica, padrões diferenciados das sensilas presentes nos tarsos de *Heliconius erato phyllis*. Ainda que os tarsos protorácicos sejam fundamentais na seleção da planta hospedeira e subsequente oviposição. E que os tarsos meso- e metatorácicos estejam associados na detecção de sacarose.

De que a redução das pernas anteriores em relação às demais seja identificada no estágio de pupa, onde tais apêndices deverão apresentar-se inicialmente de forma semelhante aos demais.

Ainda, que a alometria estática exista em ambos os sexos, e que seja mais pronunciada nos machos, cujas pernas anteriores não têm hoje função aparente, ao contrário das fêmeas, que apresentam tais apêndices associados ao processo de escolha de local de oviposição. Entre as fêmeas, quanto à comparação interespecífica, é esperada uma maior variação, do que se comparando os machos entre si.

Finalmente, que, do ponto de vista filogenético, a alometria seja mais pronunciada nas linhagens mais derivadas (*Heliconius*, *Eueides*, *Neruda* e *Laparus*), as quais são tidas como mais seletivas quanto à planta hospedeira, do que nas basais (*Agraulis*, *Dione*, *Philaethria*, *Podotricha*, *Dryas* e *Dryadula*), menos seletivas neste aspecto. Ou seja, a maior redução em alguns tarsômeros das pernas protorácicas estaria associada à espécies mais derivadas.

Objetivo geral

Caracterizar e quantificar a variação morfológica geral, morfométrica e ultraestrutural das pernas dos adultos de Heliconiini neotropicais.

Objetivos específicos

- Caracterização ultraestrutural dos tarsos dos adultos e o mapeamento e quantificação das sensilas tarsais de *Heliconius erato phyllis*;
- Testar a sensibilidade das pernas de *H. erato phyllis* à sacarose, bem como a importância destas na detecção do substrato de oviposição;

- Comparar a variação obtida entre os sexos, e entre os pares de pernas das diversas espécies analisadas, com vistas a inferir a função dessas estruturas frente à seleção da planta hospedeira e alimentação dos adultos;

- Identificar padrões alométricos (estático, ontogenético e/ou filogenético) para estas estruturas, inferindo o mecanismo de evolução correspondente.

Referências bibliográficas

- AYMONE, A.C.B. 2006. **Alometria cefálica na ontogênese de *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae)**. Trabalho de Conclusão, UFRGS, Porto Alegre.
- BECCALONI, G. W.; A. L. VILORIA; S. K. HALL & G. S. ROBINSON. 2008. Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales. London: **Natural History Museum 8**: 218-429.
- BELTRÁN, M.; C.D. JIGGINS; A.V.Z. BROWER; E. BERMINGHAM & J. MALLETT. 2007. Do pollen feeding, pupal-mating and larval gregariousness have a single origin in *Heliconius* butterflies? Inferences from multilocus DNA sequence data. **Biological Journal of the Linnean Society 92**: 221-239.
- BENSON, W.W.; K.S., BROWN JR. & L.E. GILBERT. 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flowers butterflies. **Evolution 29**: 659-680.
- BIANCHI, V. & G.R.P. MOREIRA. 2005. Preferência alimentar, efeito da planta hospedeira e densidade larval na sobrevivência e desenvolvimento de *Dione juno* (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia 22**: 43-50.
- BROWER, A.V.Z. 1994. Phylogeny of *Heliconius* butterflies inferred from mitochondrial DNA sequences (Lepidoptera: Nymphalidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution 3**: 159-174.

- BROWER, A.V.Z. & M.G. EGAN. 1997. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiini): a revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and a nuclear gene. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** **264**: 969–977.
- BROWN JR., K.S. 1979. **Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Vols. 1 e 2.** Tese de Livre Docência, UNICAMP, Campinas.
- _____. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. **Annual Review of Entomology** **26**: 427-456.
- BROWN JR, K.S. & O.H.H. MIELKE. 1972. The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. **Zoologica** **57**: 1-40.
- CALVERT, W.H. 1974. The external morphology of foretarsal receptors involved with host discrimination by the nymphalid butterfly *Chlosyne lacinia*. **Annals of the Entomological Society of America** **67**: 853-856.
- CHAPMAN, R.F. 1982. **The insects: structure and function.** 3ed. Cambridge, Harvard University Press.
- CHEVERUD, J.M. 1982. Relationships among ontogenetic, static and evolutionary allometry. **American Journal of Physical Anthropology** **59**: 139–149.
- CRANE, J. 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. **Zoologica** **40**: 167-195.
- _____. 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiinae: changing social patterns and irrelevant actions. **Zoologica** **42**: 135-145.
- DELL'ERBA, R.; L.A. KAMINSKI & G.R.P. MOREIRA. 2005. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia**,

Série Zoologia 95: 29-46.

DETHIER, V.G. 1982. Mechanism of host-plant recognition. **Entomologia Experimentalis et Applicata 31:** 49-56.

DEVRIES, P.J. 1987. **The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae.** Princeton, Princeton University Press, xxii + 327p.

EMLEN, D. J. 1996. Artificial selection on horn length - body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Evolution 50:** 1219-1230.

EMLEN, D.J. 1997. Diet alters male horn allometry in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Proceedings of the Royal Society of London 264:** 567-574.

EMSLEY, M. 1963. A morphological study of imago Heliconiinae (Lepidoptera, Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. **Zoologica 48:** 85-130.

FEENY, P.; L. ROSENBERRY; & M. CARTER. 1983. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies. p.27-26. *In:* AHMAD, S. **Herbivorous insects: host-seeking behavior mechanisms.** Academic Press.

FOX, R.M. 1966. Foreleg of butterflies. I. Introduction: chemoreception. **Journal of Research on the Lepidoptera 5:** 1-12.

FRANKINO, W.A.; B.J. ZWAAN; D.L. STERN & P.M. BRAKEFIELD. 2005. Natural selection and developmental constraints in the evolution of allometries. **Science 307:** 718-720.

FRANKINO, W.A.; B.J. ZWAAN; D.L. STERN & P.M. BRAKEFIELD. 2007. Internal and external constraints in the evolution of morphological allometries in a butterfly.

Evolution **61**: 2958-2970.

FREITAS, A.V.L. & K.S. BROWN JR. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera).

Systematic Biology **53**: 363-383.

GARCIAS, L.G. 1983. **Aspectos da biologia populacional de cinco espécies de heliconíneos do anel mimético “laranja” (Lepidoptera: Nymphalidae)**.
Dissertação de Mestrado em Genética, UFRGS, Porto Alegre.

GAUER, E.A.B. 2000. **Caracterização de duas formas de *Passiflora suberosa* Linnaeus (Passifloraceae) e seleção por *Heliconius erato phyllis* Fabricius (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Dissertação de Mestrado em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.

GAYON, J. 2000. History of the concept of allometry. **American Zoology** **40**: 748-758.

GILBERT, L.E. 1971. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiini butterflies? **Science** **172**: 585-586.

_____. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants, p.210-240. *In*: L.E. GILBERT & P.H. RAVEN (eds.). **Coevolution of animals and plants**, Austin, University of Texas Press, 263p.

_____. 1991. Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: pattern, process, and problems, p.403-427. *In*: P.W. PRICE; T.M. LEWINSOHN; G.W. FERNANDES & W.W. BENSON (eds.). **Evolutionary ecology of tropical herbivores: a tropical temperate comparison**. New York, John Wiley and Sons, 639p.

GODMAN, F.D. & O. SALVIN. 1879-1901. **Biologia Centrali-Americana**.

GRIMALDI, D. & M.S. ENGEL. 2005. **Evolution of the insects**. New York, Cambridge University Press, 755p.

HALL, B.K.; R. PEARSON & G.B. MÜLLER. 2003. **Environment, evolution and development: toward a synthesis**. Cambridge, MIT Press, 352p.

- HEPPNER, J.B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. **Tropical Lepidoptera**: 1-85.
- HERNANDEZ, M.I.M. & W.W. BENSON, 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxal strategy? **Animal Behaviour** **56**: 533-540.
- KERPEL, S.M. 1999. **Mecanismos ecológico-comportamentais envolvidos na seleção da planta hospedeira por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Dissertação de Mestrado em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- KERPEL, S.M. & G.R.P. MOREIRA. 2005. Absence of learning and local specialization on host plant selection by *Heliconius erato*. **Journal of Insect Behavior** **18**: 433-452.
- KLINGENBERG, C.P. & M. ZIMMERMANN. 1992. Static, ontogenetic and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. **American Naturalist** **140**: 601-620.
- LAMAS, G. 2004. Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea. *In*: J.B. HEPPNER (ed.). **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Volume 5A**. Gainesville, Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers, xxxiv + 428 p.
- LEE, C.S.; B.A. MCCOOL; J.L. MOORE; D.M. HILLIS & L. GILBERT. 1992. Phylogenetic study of heliconiine butterflies based on morphology and restriction analysis of ribosomal RNA genes. **Zoological Journal of the Linnean Society** **106**: 17-31.
- MCKINNEY, M.L. & K.J. MCNAMARA. 1991. **Heterochrony: the evolution of ontogeny**. New York, Plenum Press, 437p.
- MENNA-BARRETO, Y. & A.M. ARAÚJO. 1985. Evidence for host preferences in *Heliconius erato phyllis* from Southern Brazil (Nymphalidae). **Journal of Research on the Lepidoptera** **24**: 41-46.

- MICHENER, C.D. 1942. A generic revision of the Heliconiinae (Lepidoptera, Nymphalidae). **American Museum Novitates 1197**: 1-8.
- MILLER, J. R. & K. L. STRICKLER. 1984. Finding and accepting host plants. *In*: BELL, W.J. & R.T. CARDÉ (eds.). **Chemical Ecology of Insects**. Massachussets, Sinauer, Sunderland.
- MIRANDA, G.B. 1997. **Associação entre componentes do valor adaptativo de *Heliconius ethilla narcaea* (Lepidoptera, Nymphalidae) e Passifloráceas utilizadas na alimentação das larvas**. Dissertação de Mestrado em Biologia Animal, UFRGS, Porto Alegre.
- MUGRABI-OLIVEIRA, E. & G.R.P. MOREIRA. 1996a. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia 13**: 929-937.
- _____. 1996b. Size of and damage on shoots of *Passiflora suberosa* (Passifloraceae) influence oviposition site selection of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia 13**: 939-953.
- MUSCHNER, V.C. 2005. **Filogenia molecular, taxas evolutivas, tempo de divergência e herança organelar em *Passiflora* L. (Passifloraceae)**. Porto Alegre, Tese de Doutorado em Genética e Biologia Molecular, UFRGS.
- NIJHOUT, H.F. & D.J. EMLÉN. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 95**: 3685-3689.
- NIJHOUT, H.F. & D.E. WHEELER. 1996. Growth models of complex allometries in holometabolous insects. **American Naturalist**, Chicago, **148**: 40-56.
- PENZ, C.M. 1999. Higher level phylogeny for passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. **Zoological Journal of**

the Linnean Society 127: 277-344.

PENZ, C.M. & D. PEGGIE 2003. Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). **Systematic Entomology 28: 451-479.**

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.**

PÉRICO, E. & A.M. ARAÚJO. 1991. Suitability of host plants (Passifloraceae) and their acceptableness by *Heliconius erato* and *Dryas iulia* (Lepidoptera, Nymphalidae). **Evolución Biológica 5: 59-74.**

RAMASWAMY, S.B. 1988. Host finding by moths: sensory modalities and behaviours. **Journal of Insect Physiology 34: 235-249.**

RAMASWAMY, S.B. & G.T. BAKER. 1990. Tarsal and ovipositor sensilla of *Heliothis virescens* and *H. subflexa* (Lepidoptera: Noctuidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington 92: 521-529.**

RAMASWAMY, S.B.; W.K. MA & G.T. BAKER. 1987. Sensory cues and receptors for oviposition by *Heliothis virescens*. **Entomologia Experimentalis et Applicata 43: 159-168.**

REISS, M.J. 1989. **The allometry of growth and reproduction.** Cambridge, Cambridge University Press, 182p.

RENOU, M. 1983. Les récepteurs gustatifs du tarse antérieur de la femelle d'*Heliconius charitonius* (Lep.: Heliconiidae). **Annales de la Societe Entomologique de France 19: 101-106.**

RENWICK, J.A.A. & F.S. CHEW. 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. **Annual Review of Entomology 39: 377-400.**

- RODRIGUES, D. 1999. **Fatores envolvidos na variação do tamanho corporal e conseqüências na história de vida de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Dissertação de Mestrado em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- RODRIGUES, D. & G.R.P. MOREIRA. 2002. Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) and consequences for adult life history. **Brazilian Journal of Biology** **62**: 321-322.
- _____. 2004. Seasonal variation in larval host plants and consequences for *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae) adult body size. **Austral Ecology** **29**: 437-445.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1984. **Scaling. Why is animal size so important?** New York, Cambridge University Press, 241p.
- SHIELDS, O. 1989. World numbers of butterflies. **Journal of the Lepidoptera Society** **43**: 178-183.
- SINERVO, B. & R. HUEY. 1990. Allometric engineering: an experimental test of the causes of interpopulational differences in performances. **Science** **248**: 1106-1109.
- SPENCER, K.C. 1988. Chemical mediation of coevolution in the *Passiflora-Heliconius* interaction, p.167-239. *In*: K.C. SPENCER (ed.). **Chemical mediation of coevolution**. New York, Academic Press, 609p.
- STERN, D.L. & D.J. EMLÉN. 1999. The development basis for allometry in insects. **Development** **126**: 1091-1101.
- STRUWE, G. 1972. Spectral sensitivity of the compound eye in butterfly (*Heliconius*). **Journal of Comparative Physiology** **79**: 191-196.
- SWIHART, S. L. 1971. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. **Animal Behaviour** **19**: 156-164.
- SWIHART, S. L. & W. C. GORDON. 1971. Red photoreceptor in butterflies. **Nature** **231**: 126-127.