

*Este exemplar
compõe o volume
de 1988 da série
de 1988 da série de
publicações. Foi
revisado pelo
Comitê de
Editoração.*



Universidade Estadual de Campinas

04/05/90

**"Orientação de vôo de lepidópteros migratórios
na região de Carajás, Pará"**

Evandro Gama de Oliveira

Orientador: Prof. Dr. Keith S. Brown Jr.

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE BIOLOGIA
DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS, COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS,
ÁREA DE ECOLOGIA.

Campinas - São Paulo

1990

9100901
OL4o
v.1
13143/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meus pais

e, em especial,

à Lygia (in memoriam), minha irmã.

Agradecimentos:

Ao Prof. Dr. Keith S. Brown Jr. (Unicamp), pelo trabalho de orientação desta tese.

Ao Prof. Dr. Woodruff W. Benson (Unicamp), que me mostrou a migração das borboletas e, com suas observações, indicou muitos "caminhos" nesta pesquisa.

Ao Prof. Dr. Ronald Ranvaud (USP), pelo auxílio no uso da estatística circular para análise dos dados, pelas aulas "transparentes" sobre a orientação animal, e pela sua amizade.

Ao Prof. Dr. Pierre C. G. Montouchet (in memorian), pelo convite para que eu viesse estudar na Unicamp, e pela sua amizade.

Aos Profs. João Vasconcellos Neto (Unicamp), W.W. Benson, R. Ranvaud e Pierre Montouchet, pelas sugestões e críticas feitas durante a análise prévia deste trabalho. Aos Profs. Arício Xavier e Flávio Santos pelo trabalho de revisão de parte do texto.

Ao CNPq, FAPESP, CAPES e FAP/UNICAMP, órgãos financiadores desta pesquisa.

À CVRD e DOCEGED-CARAJÁS, pelo apoio logístico (alojamento, alimentação e transporte) na área de realização da pesquisa.

À FAB, pelas viagens Campinas-Serra Norte em 84 e Brasília-Serra Norte em 85.

Aos Profs. Joerg Ganzhorn (Universidade de Tübingen) e Odival Gasparotto (Universidade Federal de Santa Catarina) pelas sugestões para a análise dos dados.

Aos colegas Paulo César Motta e Anne Ganzhorn, pelos programas de computador para a análise dos dados com estatística circular.

Aos companheiros da equipe "Camponotus": Verinha, Maricy, Luiz A., Cláudio Z., e Prof. Benson; aos colegas Maristerra, Patrícia, Ana Lucia, Maria Cristina, Jennifer e Jáder, e ao Prof. Brown, que, em algum momento, estiveram comigo no "front" e ajudaram na obtenção de parte dos dados desta tese.

À Ciça Ohno, Dani, Dulce e Marquinhos, pela colaboração na confecção de parte das figuras.

Ao Márcio Zikán pela ajuda no "summary".

Aos amigos Zé Roberto, Ciça, Tri Legal (Paulo Motta), Maricy, Marquinhos, Dulce, Martinho, Claudio, Rosebel, Alex (tchê), Jáder, Cris S., Cláudia, Márcio, Sérgio, Soraia, Lú (das abelhas), Alex Bamberg, Ana Beatriz, Zé Sabino, Su, Tulio, Natalia, Ciça Ohno, Dani, Cris, Paulo e Irene, pelo alegre convívio de que desfrutei em sua companhia.

À Marlene, Miguel e Cia., minha "família" de Campinas, pelos deliciosos almoços de domingo e todo o carinho.

Ao "CNPapai", por ter "segurado a barra" depois que a bolsa acabou.

Aos meus pais, irmãos e sobrinhos, por todo o contato carinhoso de que desfruto em sua companhia.

À Fu, pela companhia, por todo amor e carinho.

CONTEÚDO.

I - Introdução.....	1
A. Os problemas para a definição do termo migração.....	2
B. A migração como uma resposta às variações climáticas.....	7
C. As migrações sazonais dos insetos.....	9
D. O significado da migração entre os insetos.....	11
E. O estudo da orientação e navegação nos animais.....	14
1. O sol como um sinal para orientação.....	17
F. Migração e orientação nos lepidópteros.....	21
G. A família Pieridae.....	30
H. Objetivos.....	36
II - Materiais e Métodos.....	38
A. Caracterização da área de estudo.....	38
1. Localização e características físicas.....	38
2. Padrões climáticos.....	41
B. Organismos estudados.....	47
C. Orientação do vôo.....	47
1. Orientação do vôo em trechos de estradas atravessando áreas de floresta.....	49
2. Orientação do vôo em áreas abertas.....	50
3. Experimentos de orientação com gaiola circular.....	53
D. Velocidade e altura do vôo.....	58

E. Medidas abióticas.....	59
III - Resultados.....	62
A. Espécies observadas e sua abundância relativa.....	62
B. Padrão diário de atividade, razão sexual e diferença entre os sexos no comportamento.....	65
C. Padrão geral do voo.....	68
D. Variações climáticas nas diferentes áreas estudadas e atividade das borboletas.....	70
E. Plantas hospedeiras e ciclo de vida.....	75
F. Velocidade e altura de voo.....	78
G. Orientação do voo em áreas abertas.....	88
H. Orientação do voo ao longo de estradas que atravessavam áreas florestadas da região.....	146
I. Comportamento de orientação em gaiola circular.....	164
IV - Discussão.....	172
A. Sobre o "status" migratório dos indivíduos observados.....	172
B. Sobre a atividade de voo e os fatores climáticos.....	175
C. Sobre a orientação do voo.....	177
1. Orientação do voo em áreas abertas.....	179
2. Orientação do voo em trechos de estradas em áreas florestadas.....	182
3. Comportamento de orientação na gaiola experimental.....	188
D. Sobre as causas evolutivas da migração.....	193

V - Conclusões.....	201
VI - Resumo.....	205
VII - Summary.....	208
VIII - Literatura citada.....	211
IX - Apêndice (em volume separado).	

ÍNDICE DE FIGURAS:

Fig. 1. Região de Serra Norte (Carajás), Pará, com as áreas de estudo mencionadas neste trabalho.....	39
Fig. 2. Perfil esquemático de um morro sobre mina de ferro na Serra Norte.....	40
Fig. 3. Chuva registrada em Serra Norte entre janeiro/71 e junho/85.....	42
Fig. 4. Umidade relativa do ar registrada em Serra Norte entre abril/82 e junho/85.....	43
Fig. 5. Temperatura registrada em Serra Norte entre abril/82 e junho/85.....	44
Fig. 6. Total de horas de insolação mensal registrado em Serra Norte no ano de 1984.....	45
Fig. 7. Situação aproximada da serra dos Carajás em relação aos domínios morfoclimáticos do Brasil.....	46
Fig. 8. Desenho esquemático dos diferentes modelos de gaiola circular utilizados nos experimentos sobre o uso de sinais visuais na orientação das borboletas.....	54

- Fig. 9. Esquema mostrando as diferentes situações a que foram submetidas as borboletas no experimento com gaiola circular que utilizou um anteparo de madeira e um espelho para inversão artificial da posição aparente do sol.....56
- Fig. 10. O analema.....61
- Fig. 11. Abundância relativa das espécies de lepidópteros observadas voando em diferentes trechos de estradas da região de Serra Norte.....64
- Fig. 12. Temperatura média do ar registrada na região de Serra Norte entre 16/7 e 6/8 de 1985.....72
- Fig. 13. Umidade relativa do ar média registrada na região de Serra Norte entre 16/7 e 6/8 de 1985.....73
- Fig. 14. Temperatura média do ar registrada na região de Serra Norte entre 15/8 e 6/9 de 1985.....74
- Fig. 15. Correlação entre velocidade de vôo e volume do corpo de 4 espécies do gênero Phoebis.....85
- Fig. 16. Correlação entre altura de vôo e volume do corpo de 4 espécies do gênero Phoebis.....86

- Fig. 17. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-1 em 28/7/84.....89
- Fig. 18. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através da região de Carajás entre 16/7 e 2/9/85....90
- Fig. 19. Direção média de vôo de P. statira através da região de Carajás em julho-agosto/84 e julho-setembro/85.....92
- Fig. 20. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através de platô N-1 em 16/7-2/8/85.....101
- Fig. 21. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-3 em 29-30/7/85.....102
- Fig. 22. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-1 em 16-25/8/85.....103
- Fig. 23. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do Pojuca em 1/9/85.....104
- Fig. 24. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do Aeroporto Carajás em 26/8-2/9/85.....105
- Fig. 25. Mapa da região de Serra Norte com detalhes da rede hidrográfica.....108

- Fig. 26. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9-10/8/84.....115
- Fig. 27. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de Phoebis statira através do platô N1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8 de 1984.....116
- Fig. 28. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8/84.117
- Fig. 29. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do platô N1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8 de 1984.....118
- Fig. 30. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29-30/7/85.....119
- Fig. 31. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7 de 1985.....120
- Fig. 32. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7 de 1985.....121

- Fig. 33. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7 de 1985.....122
- Fig. 34. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985 (1º total parcial de N1 em 85).....123
- Fig. 35. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985.....124
- Fig. 36. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 02/8 de 1985.....125
- Fig. 37. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985.....126
- Fig. 38. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8/85 (2º total parcial de N1 em 85).....127
- Fig. 39. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985.....128

- Fig. 40. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985.....129
- Fig. 41. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985.....130
- Fig. 42. Direção média de vôo de borboletas Phoebis statira através da área do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9/85.....131
- Fig. 43. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de P. statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985.....132
- Fig. 44. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985.....133
- Fig. 45. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985.....134
- Fig. 46. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9/85.....135

- Fig. 47. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985.....136
- Fig. 48. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985.....137
- Fig. 49. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9/85.....138
- Fig. 50. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985.....139
- Fig. 51. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985. Obs.: excluídos os dados do platô N-3.....140
- Fig. 52. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 16 e 31 de julho de 1985.....141
- Fig. 53. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 1 e 15 de agosto de 1985.....142

- Fig. 54. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 16 e 31 de agosto de 1985.....143
- Fig. 55. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 21 de agosto e 6 de setembro de 1985.....144
- Fig. 56. Taxa de migração de borboletas Phoebis statira ao longo de um trecho da Rodovia PA-275 de direção NO-SE na região de Carajás.....149
- Fig. 57. Orientação do vôo de Phoebis statira em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....150-151
- Fig. 58. Orientação do vôo de Phoebis trite em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....152-153
- Fig. 59. Orientação do vôo de Phoebis argante em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....154-155
- Fig. 60. Orientação do vôo de Phoebis philea em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....156-157
- Fig. 61. Orientação do vôo de Appias drusilla em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....158-159
- Fig. 62. Orientação do vôo de Marpesia chiron em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....160-161

- Fig. 63. Orientação do vôo de Dryas iulia em diferentes trechos de estradas na região de Serra Norte.....162-163
- Fig. 64. Orientação de borboletas Phoebis statira em diferentes modelos de gaiola circular.....165
- Fig. 65. Orientação de borboletas P. argante em gaiola circular.....167
- Fig. 66. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular no experimento com uso de anteparo e espelho.....169
- Fig. 67. Orientação de P. statira em gaiola circular que não permitia visão do setor do céu mais próximo do zênite.....171
- Fig. 68. Orientação de P. statira em gaiola circular usando indivíduos capturados na tarde do dia anterior.....171
- Fig. 69. Esquema demonstrando como diferentes indivíduos que tomam parte numa população que apresenta vôo altamente direcional em área aberta podem tomar rumos opostos em um dado caminho que cruza área de mata.....186

ÍNDICE DE TABELAS.

Tabela 1. Plantas hospedeiras citadas na literatura como sendo utilizadas por algumas das espécies de lepidópteros analisadas neste trabalho.....	48
Tabela 2. Lista das espécies de lepidópteros observadas em comportamento migratório na região de Carajás, Pará.....	63
Tabela 3. Frequência de machos e fêmeas de <u>P. statira</u> voando ao longo dos trechos de estrada em áreas de floresta na região de Carajás.....	67
Tabela 4. Plantas hospedeiras de 4 espécies de borboletas do gênero <u>Phoebis</u> (Pieridae) observadas em comportamento migratório na região de Carajás.....	77
Tabela 5. Velocidade média de voo de 4 espécies de borboletas (Pieridae) voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, em 27/7/84.....	79
Tabela 6. Velocidade média de voo de 9 espécies de borboletas (Pieridae) voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, em 15/8/84.....	80

Tabela 7. Velocidade e altura médias de voo de 9 espécies de borboletas voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, em 22/7/85.....	81
Tabela 8. Análise de variância de um fator para diferenças em velocidade entre as espécies em 22/7/85.....	82
Tabela 9. Velocidade média de voo de 8 espécies de borboletas voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, em 11/8/85... ..	83
Tabela 10. Volume corporal médio (\pm desvio padrão) de 9 espécies de borboletas capturadas na região de Serra Norte.....	84
Tabela 11. Direção média de voo de diferentes espécies de borboletas voando através do platô N-1 em 28/7/84.....	91
Tabela 12. Direção média de voo de diferentes espécies de borboletas voando através de áreas abertas na região de Carajás em julho-setembro de 1985.....	91
Tabela 13. Direção média de voo de <u>Phoebis statira</u> através de áreas abertas na região de Carajás em julho-agosto/84 e julho-setembro/85.....	94
Tabela 14. Direção média de voo de <u>P. trite</u> através de áreas abertas na região de Carajás em julho-setembro/85.....	95

- Tabela 15. Direção média de voo de P. argante através de áreas abertas na região de Carajás em julho/84 e julho-setembro/85...96
- Tabela 16. Direção média de voo de P. philea através de áreas abertas na região de Carajás em agosto/84 e julho-setembro/85...97
- Tabela 17. Direção média de voo de Appias drusilla através de áreas abertas na região de Carajás em julho/84 e julho-setembro/85.....98
- Tabela 18. Direção média de voo de Ascia buniae através de áreas abertas na região de Carajás em julho-setembro/85.....99
- Tabela 19. Direção média de voo de Marpesia chiron através de áreas abertas na região de Carajás em julho/84 e julho-setembro/85.....100
- Tabela 20. Direção média de voo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8/84.....111
- Tabela 21. Direção média de voo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7/85.....111
- Tabela 22. Direção média de voo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia em 16/7-2/8/85.....112

Tabela 23. Direção média de vôo de <u>P. statira</u> através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8/85.....	112
Tabela 24. Direção média de vôo de <u>P. statira</u> através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26 e 2/9/85....	113
Tabela 25. Direção média de vôo de <u>P. statira</u> através de áreas abertas na região de Carajás em diferentes horários do dia em 16/7-2/9/85 (incluídos os dados do platô N-3).....	114
Tabela 26. Direção média de vôo de <u>P. statira</u> através de áreas abertas na região de Carajás em diferentes horários do dia em 16/7-2/9/85 (excluídos os dados do platô N-3).....	114
Tabela 27. Orientação de <u>P. statira</u> e <u>P. argante</u> nos diferentes modelos de gaiola circular.....	166
Tabela 28. Orientação de <u>P. statira</u> em gaiola circular no experimento que utilizou anteparo e espelho para criação de uma imagem do sol em posição invertida da real.....	166

I - INTRODUÇÃO.

A migração animal é um dos fenômenos mais fascinantes e espetaculares da Terra. Em virtude de que muitas vezes os migrantes afetam profundamente a sua vida, os homens (leigos e cientistas) interessam-se pelas migrações dos animais desde a Antiguidade. Exemplo clássico são as migrações em massa de gafanhotos praga na África e Oriente Médio. As migrações sazonais são particularmente frequentes entre os animais voadores -- pássaros, morcegos e insetos. Muitos destes animais apresentam uma capacidade impressionante de navegação de longa distância, que há muito tempo vem intrigando os homens (Cloudsley-Thompson 1978; Schmidt-Koenig & Keeton 1978; Alcock 1979; Gauthreaux 1980; Cox 1985; Able & Bingman 1987).

Entre os Arthropoda terrestres, o comportamento migratório é largamente espalhado, e evoluiu independentemente diversas vezes (Southwood 1962; Dingle 1972, 1974). Entre os insetos, as migrações ocorrem com maior frequência nos Odonata (Dumont & Hinnekint 1973; Dumont 1977), Orthoptera (Rainey 1951 et seq.) e Lepidoptera (Williams 1930, 1957; Johnson 1969; Baker 1984; Dingle 1978). Embora o assunto seja bastante pesquisado, a fenologia da migração dos insetos é bem menos entendida que a de outros grupos de migrantes (Schmidt-Koenig 1979).

A. Os problemas para a definição do termo migração.

Segundo Swingland (Swingland & Greenland 1984), a terminologia é a "perdição" no estudo do deslocamento dos animais, e existe ainda hoje grande controvérsia entre os autores sobre os termos e definições que devem ser usados. Migração, imigração, emigração, dispersão, filopatria, nomadismo e trajetória do tempo de vida são, por exemplo, termos que variam em uso dependendo do aspecto, organismo, escola, e inclinação do pesquisador. Outros autores preferem evitar este debate incluindo todos os padrões observados sob o termo geral "deslocamento" ("movement" em inglês, com referencial externo) (Rankin & Singer 1984; Swingland & Greenwood 1984).

As primeiras definições de migração vieram dos ornitologistas, que usaram o termo para a ida e volta numa escala geográfica ampla, estabelecendo deste modo o retorno como um critério para "migração verdadeira". Devido ao fato de que tais retornos eram desconhecidos, à exceção de poucos casos, os insetos e a maioria dos mamíferos eram especificamente excluídos. Nestes casos os autores se referiam aos deslocamentos como "emigração", "nomadismo" ou "dispersão passiva" (Heape 1931 apud Taylor & Taylor 1984; Williams 1957). Estudos mais recentes, especialmente sobre insetos e zooplâncton, revelaram que deslocamentos sem retornos têm a mesma função das chamadas "migrações verdadeiras", ou seja, permitir a exploração de diferentes habitats na medida em que as exigências da história de vida alteram-se ou os ambientes mudam sazonalmente ou

sucessionalmente (Dingle 1980).

Contudo, mesmo os entomologistas, que procuraram definir migração de um modo mais abrangente, não concordavam entre si sobre a definição a ser seguida. Os lepidopterologistas tenderam a escolher ou "o vôo direcional sob o controle do animal" (ver Williams 1930, 1957), ou "a existência de um pico na direção geográfica do vôo" (ver Baker 1969), como critério para a migração. Williams (1930) reuniu grande número de evidências de "vôos unidirecionais" em borboletas, com as direções sendo altamente específicas. Indivíduos de diferentes espécies eram observados voando em diferentes direções no mesmo local e ao mesmo tempo. As migrações de retorno, neste caso, quando podiam ser reconhecidas, eram difusas e raramente pelas mesmas rotas. Observações sistemáticas da borboleta Ascia monuste (Pieridae) na Flórida, mostraram ser a ontogenia da migração um progressivo incremento do vôo para um êxodo completo, mas que não era um deslocamento regular de ida-e-volta (Nielsen 1961).

Por volta de 1930, já existia também uma massa convincente de dados sobre "migração com o vento" de diminutos insetos, que eram encontrados tão alto na atmosfera (e perfeitamente saudáveis) que o controle efetivo sobre a orientação era inconcebível (Felt 1928 apud Taylor & Taylor 1984; Johnson 1969; Taylor 1974). Williams (1957), entretanto, rejeitava este "transporte passivo" como sendo migração.

Em muitos insetos, tais como gafanhotos (Rainey 1951 et seq.; Waloff 1972) e mariposas (Johnson 1969; Taylor et al. 1979) ocorre um comportamento específico tal que faz com que os

migrantes sejam carregados por correntes de vento "preferidas". É conhecido que estes insetos podem selecionar correntes de vento pelo seu conteúdo de umidade (Gauthreaux 1980). Foi também observado que, mesmo os organismos aparentemente frágeis têm participação ativa no processo de migração (Kennedy 1961; Johnson 1969; Taylor 1974; Washburn & Washburn 1984). Afídeos Aphis fabae, por exemplo, na geração assexuada de verão exibem uma sequência inteira de vôo e fixação posterior que envolve uma série discreta de eventos. Os afídeos sobem até o topo da planta e se soltam no ar, sendo neste tempo atraídos pela cor azul. Depois de um período de vôo os indivíduos tornam-se sensitivos aos comprimentos de onda amarelos refletidos pelas superfícies das folhas, e descem para procurar uma planta hospedeira (Kennedy 1961).

Taylor (1974) usou pela primeira vez o termo "camada limítrofe de vôo" ("flight boundary layer") para se referir à uma camada de ar próxima à superfície do solo, variando em profundidade com a velocidade do vento e com o tamanho do inseto, dentro da qual a velocidade do vôo excede a velocidade do vento e o controle da direção do vôo é absoluto. Fora desta camada a direção do vôo tem sempre uma resultante "vento a baixo". Embora isto não signifique a perda total do controle, o vôo contra o vento torna-se impossível. Este conceito tem sido amplamente usado nas discussões sobre migração dos insetos (ver Drake & Farrow 1988). Os insetos diminutos, embora os ventos dominem a direção do seu vôo, exercem um controle sobre a direcionalidade caso sejam capazes de escolher se e quando se soltar no ar

(Taylor 1974; Washburn & Washburn 1984). O conceito de "camada limítrofe de vôo" pode ser também aplicado para aves migratórias (ver Williams & Williams 1978).

Em ambientes sazonalmente hostis, a estratégia de sobrevivência é frequentemente a diapausa (um estado de baixa atividade metabólica mediado por hormônios e associado com a redução da morfogênese, aumento da resistência aos extremos ambientais e atividade alterada ou reduzida; ver Tauber & Tauber 1981). Kennedy (1961) foi o primeiro a apontar a analogia entre a migração e a diapausa (Dingle 1972, 1978; Southwood 1978; Rogers 1984; Tauber et al. 1984) na falta inicial de resposta aos estímulos que são atrativos ao inseto que não está em migração ou diapausa ("estímulos vegetativos"), tais como alimento e reprodução.

Uma vez que o comportamento durante a migração reúne características altamente visíveis, alguns autores procuraram encontrar uma definição em termos de comportamento para migração (Kennedy 1961; Johnson 1969). Taylor e Taylor (1984) notaram que as componentes do comportamento tipicamente enfatizadas foram "iniciação ativa do vôo" (Johnson 1960), "vôo linear persistente" (Kennedy 1961), "vôo não apetitivo" (Provost 1953) e "vôo não trivial" (Heape 1931).

A partir da observação de que a migração em muitos insetos é restrita ao período pós-teneral (isto é, o período seguinte ao endurecimento da cutícula após a eclosão do adulto) e pré-reprodutivo, Johnson (1969) propôs a existência de uma "síndrome oogênese-vôo" ("oogenesis-flight syndrome") como uma

característica da migração dos insetos. O autor refere-se a esta síndrome como sendo uma redução temporária do desenvolvimento ovariano durante o período de máxima atividade de vôo. Para Johnson (1960), a migração não era uma reação à adversidade do meio, mas uma função fundamental com uma longa história evolutiva que se expressa diferentemente em diferentes espécies, tendo como única característica comum um êxodo ativo dos adultos jovens. Em uma revisão recente, Rankin et alii (1986) mostraram que as respostas fisiológicas antagônicas observadas na síndrome descrita por Johnson são controladas por um sistema endócrino, no qual o hormônio juvenil (HJ) exerce o papel principal. As características comportamentais descritas na "síndrome oogênese-vôo" têm sido observadas em diferentes insetos, mesmo em alguns conhecidos por exibirem baixas taxas de deslocamento [borboletas Heliconius, por exemplo (Mallet 1986)]. Em outros casos, contudo, esta síndrome parece não se aplicar totalmente, visto que fêmeas podem depositar ovos ao longo do trajeto da migração (Baker 1978). Por exemplo, as migrações de outono para o sul na América do Norte das borboletas Danaus plexippus, Cynthia cardui e Vanessa atalanta são realizadas por indivíduos em diapausa reprodutiva, enquanto que durante as migrações para o norte na primavera as borboletas são observadas depositando ovos.

Mais recentemente, alguns autores têm questionado a validade das definições de migração feitas em termos comportamentais ou fisiológicos. Argumentando que migração deva ser um conceito puramente espacial, tais autores têm procurado uma definição mais "ecológica" para o termo, com base apenas nos

resultados da migração. Baker (1978) define migração como "o ato de deslocar de uma unidade espacial para outra". Taylor e Taylor (1984) a definem como "troca persistente de um local que é deixado quando todas as outras excursões menores são removidas, não importa qual seja sua causa ou função". Dingle (1984) diz que os deslocamentos acidentais ou não intencionais, incluídos nestas definições, não podem sofrer ação da seleção natural, e prefere definir migração como "um comportamento especializado evoluído para o deslocamento do indivíduo no espaço", enfatizando que este comportamento especializado também envolve uma fisiologia especializada.

B. A migração como uma resposta às variações climáticas.

Gadgil (1971 apud Krebs & Davies 1984) considerou a dispersão como adaptativa em um ambiente que sofre mudanças de uma maneira espacialmente não correlacionada, de tal modo que enquanto um local deteriora, melhores condições estão disponíveis em outro local. Segundo Grant (1977 apud Gauthreaux 1980), quando as condições ambientais caem abaixo de um limite crítico, uma população de organismos depara com três possibilidades: migração, evolução de tolerância, ou extinção in situ. Se os organismos têm a habilidade de se deslocar, a evolução da migração torna mais provável.

Quando os habitats em outra área têm uma favorabilidade média mais alta que o habitat já ocupado, a seleção favorecerá os

traços que servem para aumentar a expectativa de chegar e sobreviver para reproduzir-se no novo habitat (Southwood 1977). Taylor & Taylor (1977) consideram o deslocamento como uma resposta biológica fundamental à adversidade do meio, e que todas as populações são espacialmente fluidas em alguma medida.

Os tipos de mudanças ambientais que fazem as migrações necessárias são diversos. Estes consistem de fatores físicos, tais como temperatura e umidade, e fatores biológicos, tais como alimento e predadores.

Os fatores meteorológicos responsáveis pela mudança da favorabilidade de um habitat no tempo e no espaço podem ser em grande parte os mesmos fatores que modelam as características espaciais e temporais dos deslocamentos migratórios. As mudanças climáticas podem controlar a distribuição espacial e a favorabilidade dos habitats e, por fazerem isto, influenciam direta ou indiretamente a direção e a extensão dos deslocamentos (Gauthreaux 1980). Do mesmo modo, as mudanças climáticas podem ditar a heterogeneidade dos habitats no tempo (duração dos períodos favoráveis e desfavoráveis) e influenciar a fenologia (sincronização e ritmo) dos deslocamentos. Por acompanhar as mudanças climáticas e meteorológicas através do deslocamento, os organismos podem maximizar a expectativa de encontrar um novo habitat ou retornar à um habitat após um período desfavorável.

Embora os fatores climáticos sejam normalmente considerados independentes da densidade, as mudanças no clima podem influenciar a operação dos fatores dependentes da densidade, resultando em diferenças na capacidade de suporte

entre diferentes locais. O clima pode também alterar a ação dos processos dependentes da densidade, por exemplo, afetando a disponibilidade dos recursos (Pianka 1978; Ricklefs 1979; Krebs & Davies 1984)

C. As migrações sazonais dos insetos.

A sincronização das fases recorrentes do ciclo anual (migração e reprodução, por exemplo), as causas (imediatas e remotas) de sua sincronização com relação aos fatores bióticos e abióticos, e a interrelação entre as fases da mesma ou de diferentes espécies compreendem o estudo da fenologia (Lieth 1974). As mudanças meteorológicas anuais têm uma alta previsibilidade (porque são correlacionadas com as forças resultantes da inclinação do eixo de rotação da Terra em relação ao plano da eclíptica) e há uma evidência crescente de que muitos organismos possuem, além de relógios circanuais, ritmos anuais endógenos de comportamento migratório e reprodutivo. O fotoperíodo e a temperatura fornecem os principais sinais ambientais utilizados para sincronizar o comportamento às mudanças ambientais (Johnson 1969; Dingle 1974; Saunders 1976, 1981; Ricklefs 1979; Beck 1980, 1983; Tauber & Tauber 1981; Farner 1985).

Muitos insetos escapam das fases rigorosas do ciclo anual entrando em diapausa, mas muitos outros realizam migrações que levam-nos a habitats apropriados. A diapausa e a migração

podem ser vistas como estratégias alternativas de "fuga" no tempo ou no espaço (Southwood 1976; Dingle 1978; Rogers 1984). Nas migrações os organismos tendem a acompanhar os seus ambientes preferidos, e quando seus ambientes mudam sazonalmente, o padrão de migração também tende a ser sazonal (Gauthreaux 1980; Tauber et al. 1984).

As mudanças sazonais no clima são associadas com as mudanças na dominância de diferentes massas de ar com elementos atmosféricos característicos (temperatura, umidade relativa, precipitação). Os deslocamentos destas massas de ar estão frequentemente relacionados com os deslocamentos migratórios sazonais dos insetos. Nas regiões tropicais, as migrações de muitos insetos são associadas com os deslocamentos da zona de convergência intertropical (ZCIT) (Rainey 1963; 1974; Baker 1978; Gautreaux 1980; Drake & Farrow 1988). Em trabalho clássico, Rainey (1951 et seq.) mostrou que gafanhotos do deserto (Schistocerca gregaria) migram de áreas que estão sendo devastadas pela seca para áreas onde ocorreram chuvas recentes, usando os ventos que geram chuvas para orientar os seus deslocamentos na ZCIT. Em algumas populações, este ciclo toma a forma de um circuito de migração e em outras, a migração é mais ou menos de ida e volta envolvendo diferentes gerações (Baker 1978; Taylor & Taylor 1984). Rainey (1976) concluiu que as migrações de longa distância dos insetos não poderão ser completamente entendidas até que sejam feitos estudos rigorosos dos fatores físicos atmosféricos, assim como fazem os oceanógrafos para o ambiente marinho.

D. O significado da migração entre os insetos.

Ocorrem grandes variações intra e inter-específica na migração dos insetos, que podem ser vistas como parte da história natural de cada espécie que é influenciada por uma complexa interação entre os fatores ambientais e genéticos. A evolução da migração parece ser determinada pela ação da seleção natural sobre estas interações (Dingle 1980, 1984, 1986).

A noção de que a migração dos insetos representa uma síndrome adaptativa apenas se firmou nas últimas poucas décadas (Dingle 1986). À exceção dos espetaculares deslocamentos de gafanhotos e borboletas, os deslocamentos eram considerados serem "um processo monótono resultante da vida normal dos animais" (Elton 1927 apud Dingle 1986). Esta perspectiva mudou radicalmente, com a migração hoje sendo vista como um elemento fundamental na estrutura da história de vida e ecologia do inseto (Johnson 1969; Tauber & Tauber 1981; Taylor & Taylor 1984; Dingle 1984).

A migração dos insetos serve não somente para escapar de condições desfavoráveis para sobrevivência, como para ativa exploração de habitats temporários e colonização de novos habitats. Como resultado, há uma íntima relação entre fisiologia e ecologia nesta síndrome (Southwood 1962, 1977; Rankin 1978; Dingle 1980, 1982, 1984; Rogers 1984). Segundo Taylor e Taylor (1977, 1984) e Taylor (1986), a capacidade dos migrantes de colonizar novos habitats adiciona uma nova dimensão à dinâmica das populações. Devido ao mosaico de mudanças ambientais, as

populações flutuam tanto no tempo como no espaço, com indivíduos sendo reintroduzidos nas populações tanto por nascimentos como por imigrações. As estratégias espaciais resultam de um balanço seletivo entre fazer uso dos recursos disponíveis e se dispersar para encontrar novos recursos exploráveis. A interação destas pressões determina o deslocamento dos indivíduos e o padrão espacial da população (Dingle 1980). Quando a migração envolve colonização de novos habitats, a seleção natural favorece os indivíduos com alta fecundidade e que se reproduzem cedo. As espécies migratórias, deste modo, tendem a ser mais "estrategistas-r" que "estrategistas-k" e a mostrarem alta taxa intrínseca de crescimento (r) (ver Pianka 1978; Ricklefs 1979).

Segundo Rogers (1984), todas as hipóteses correntes sobre a migração dos insetos salientam sua importância evolutiva, mas existe uma diferença de ênfase sobre os componentes bióticos e abióticos. Southwood (1977) salienta o componente abiótico e sugere que o deslocamento é uma consequência necessária para a exploração de habitats temporários (sucessional ou sazonalmente). Southwood (1977) expressou isto em termos de H/t , onde H é o comprimento do tempo em que o habitat permanece favorável, e t é o tempo de geração. Quando esta razão aproxima do valor 1 (um) a estratégia da migração é favorecida. O grau ao qual a resposta de emigrar é genotipicamente ou fenotipicamente influenciada pode depender da qualidade dos sinais ambientais, com os sinais pouco precisos favorecendo um estereótipo genotípico, e sinais precisos favorecendo plasticidade fenotípica (Dingle 1980). Nestas idéias, portanto, o habitat é a força diretriz do deslocamento, com os

migrantes procurando fugir das condições em deterioração.

Taylor e Taylor (1977) e Taylor (1978), ao mesmo tempo que admitem o componente abiótico durante a evolução passada e presente do hábito de migração, sugerem que os animais usam sua própria densidade como um sinal indicador da favorabilidade corrente e futura. Estas idéias indicam que o deslocamento é uma resposta à natureza do crescimento populacional das regiões habitadas que resulta num deslocamento para fora das áreas de alta densidade populacional. Deste modo, o animal em si, ou melhor, sua abundância, é o fator que determina o deslocamento, e a ênfase é sobre o papel colonizador da migração. Rogers (1984) considera que os insetos migratórios são tão "fugitivos" quanto "colonizadores".

Baker (1978, 1984) menciona a estratégia adotada por borboletas muito vageis, tais como Pieris rapae e P. brassicae, e a migração de primavera para o norte de D. plexippus, que envolvem uma progressão constante pelos campos, com a deposição de ovos ou esperma ao longo de suas "trajetórias do tempo de vida" ("life-time track"), produzindo uma prole que irá, da mesma forma, viajar inexoravelmente pelos campos. Segundo ele, tais idéias (estrategistas "k" e "r", papel colonizador dos migrantes) são irrelevantes para o comportamento do indivíduo e não fazem sentido pois, nem o adulto, seu parceiro, ou a sua prole, permanecerão em qualquer lugar o tempo suficiente para que tais parâmetros sejam importantes para aquele local (ver também Shapiro 1980).

Ainda segundo Baker (1978), a migração nos insetos pode ser facultativa ou obrigatória. Na migração facultativa o animal inicia a migração em resposta à uma situação adversa, enquanto que na migração obrigatória ele inicia a migração sem referência aparente à favorabilidade do habitat (e muitas vezes em uma situação que um observador interpreta como sendo favorável sob todos os aspectos).

E. O estudo da orientação e navegação nos animais.

As condições físicas da biosfera sofrem grandes variações no espaço e no tempo. A complexidade deste padrão é ainda fortemente ampliada pela diversidade biológica. Ao longo do processo evolutivo os animais desenvolveram mecanismos, em alguns casos extremamente complexos, de orientação no espaço, dos quais ainda hoje não se tem um entendimento completo (Cloudsley-Thompson 1978; Schmidt-Koenig & Keeton 1978; Able 1980; McFarland 1981; Able & Bingman 1987).

O comportamento de orientação, definido como deslocamento ativo e auto-controlado no espaço, ocorre em todos os organismos móveis, e é geralmente adaptativo. Com base nestas premissas, e sem considerar algumas limitações, Jander (1975, 1977) definiu o termo "aptidão de orientação" como a capacidade de um organismo minimizar sua distância dos recursos e maximizar sua distância das fontes de stresse, ou seja, a capacidade do organismo de estar no lugar certo e no tempo certo. O ecólogo da

orientação estuda como e até que ponto os sistemas de orientação dos organismos estão coordenados com as estruturas espaço-temporais de seus nichos.

É comum fazer-se uma distinção entre "orientação próxima" e "orientação distante" (McFarland 1981). A orientação próxima implica acesso sensorial direto aos sinais que marcam o destino do deslocamento (por ex., uma mariposa voando à noite guiada para uma flor orientada pelo seu perfume). Nas migrações de longa distância, a orientação é normalmente controlada por sistemas de orientação distante.

O controle espacial da direção dos deslocamentos é chamado de navegação. Um curso cuja orientação é feita em relação ao sol é chamado curso com bússola solar. O termo orientação de bússola (Santschi 1911 apud Wehner 1984) foi inventado para a primeira observação de orientação em formigas (Lasius niger), a qual é comparada com o nosso uso de uma bússola magnética para definir direções.

A capacidade de navegar é claramente importante para os animais migratórios. Em muitos casos, marcas terrestres ou o senso magnético são usados, mas quando distâncias muito grandes precisam ser percorridas, a navegação celestial tempo-compensada (ver adiante) torna-se o principal meio de navegação (Cloudsley-Thompson 1978; Alcock 1979; Gould 1984b). O esquema de classificação de orientação de longa distância adotado por Griffin (1955 apud Able 1980 e McFarland 1981) é ainda hoje o mais largamente utilizado. Ele reconhece três categorias diferentes: **Pilotagem** (tipo I de orientação) é dirigir um curso

usando marcas terrestres familiares; **orientação de bússola** (tipo II de orientação) é a capacidade de rumar numa dada direção de bússola sem referência a marcas terrestres; e **navegação verdadeira** (tipo III de orientação) refere-se à capacidade do organismo orientar-se na direção de uma meta (por ex., o ninho, uma área de acasalamento, ou um sítio favorável para passar o inverno) independente de sua direção, por meios outros que o reconhecimento de marcas terrestres. A navegação, como um termo usado por biólogos, denota a mais avançada forma de orientação de longa distância usada pelos animais.

Entretanto, nem sempre é fácil distinguir entre navegação e os outros dois tipos de orientação de longa distância. Estorninhos (*Sturnus vulgaris*), na Europa, migram no outono de sua área natal ao redor do Mar Báltico para as áreas onde costumam passar o inverno, no sul da Inglaterra, Bélgica e norte da França. Experimentos feitos com estas aves mostraram que os jovens contam com uma orientação de bússola simples, e que os adultos usam navegação verdadeira para corrigir o deslocamento ao qual foram submetidos (Perdeck 1958). Ao que parece, os pássaros de um modo geral podem algumas vezes realizar navegação verdadeira, e em outros momentos usar tipos mais simples de orientação, tal como orientação de bússola ou pilotagem, isto irá depender da idade ou experiência dos pássaros, do estágio da jornada migratória, e provavelmente, das condições meteorológicas ou outros fatores locais (Able 1980; McFarland 1981; Able & Bingman 1987).

1. O sol como uma "pista" para orientação.

Santschi (1911) foi o primeiro a demonstrar experimentalmente que o sol é usado para a orientação nos animais. Ao inverter a posição aparente do sol com o uso de um espelho alterou os deslocamentos de volta ao ninho de formigas. Esta linha de pesquisa reuniu força somente 40 anos mais tarde, com a descoberta da orientação por bússola solar tempo-compensada em abelhas (Apis mellifera) (Frisch 1950 apud Frisch 1953), e em pássaros (Sturnus vulgaris) (Kramer 1950 apud Kramer 1952, 1957). A demonstração de que abelhas usam o padrão de luz polarizada do céu para orientação quando o sol não é diretamente visível (Frisch 1953), e que artrópodos noturnos, tais como crustáceos anfípoda, utilizam a lua como pista para navegação (Papi & Pardi 1953), abriu caminho para o surgimento de trabalhos experimentais numa variedade de espécies (ver Wehner 1984). Recentes avanços no entendimento da orientação e comunicação nas abelhas são encontrados nos trabalhos de Gould (1980 et seq.). Vários artigos tratam do uso da luz polarizada para orientação (Van der Glas 1976; Wehner 1976, 1984; Brines & Gould 1979, 1982, Able 1980; Brines 1980).

Os animais superiores navegam dentro do seu ambiente usando pistas geográficas ou espaciais. Quando as distâncias percorridas são maiores que o alcance imediato da percepção sensorial, eles frequentemente usam o sol como pista principal, ajustando sua direção em algum ângulo específico a ele. Comumente é o azimute do sol (o rumo de bússola do ponto onde uma linha

traçada verticalmente do sol para baixo encontra o horizonte) que é usado, mais que outra característica de sua elevação. Ao que parece, alguns animais usam o sol essencialmente como um ponto de referência fixo (orientação pelo sol sem compensação de tempo), ao passo que outros possuem um sistema de "bússola ajustável" que compensa a mudança da posição do sol durante o dia (orientação pelo sol com compensação de tempo). Para um organismo manter um curso numa dada direção de bússola seguindo orientação pelo sol apenas, ele precisa compensar o deslocamento aparente do sol através do céu. Os animais que fazem isto são ditos possuírem uma bússola solar tempo-compensada ("time-compensated sun compass") ou simplesmente bússola solar, hoje verificada em um grande número de espécies (Braemer 1960; Cloudsley-Thompson 1978; Alcock 1979; Able 1980; McFarland 1981; Wehner 1984).

O sol se desloca através do céu à uma média de 15° de azimute por hora, mas a mudança horária em azimute na verdade varia marcadamente com a estação do ano e com a latitude (no equador, de $0^{\circ}/h$ antes e depois do meio-dia até $180^{\circ}/h$ ao meio-dia; nos polos, sempre $15^{\circ}/h$). Para poderem manter um rumo de bússola fixo, os animais precisam continuamente recalibrar e mudar seu ângulo de orientação em relação ao sol. Eles precisam ser capazes de "consultar" um relógio em qualquer tempo do dia para assim prever onde o sol deveria estar. Tem sido mostrado que os animais utilizam um cronômetro endógeno de natureza circadiana para efetuar esta tarefa (Braemer 1960; Schmidt-Koenig 1960 et seq.; Saunders 1976; Brady 1979; Cloudsley-Thompson 1978; Alcock 1979). Os principais estudos neste campo foram feitos com abelhas

e pássaros. Entre os insetos, permanece ainda impreciso o quão acurada é feita a compensação para o deslocamento do sol (Cloudsley-Thompson 1978; Able 1980; McFarland 1981; Wehner 1984).

A demonstração experimental de orientação por uma bússola solar nos animais ocorre quando mudanças previstas de direção são obtidas pelo uso de espelhos (Santschi 1911; Kramer 1952, 1957; Frisch 1967), por defasagem do relógio interno em relação ao tempo solar (Matthews 1953; Braemer 1960; Schmidt-Koenig 1960, 1972), ou por translocamento longitudinal (através das zonas de tempo) e latitudinal (ver Wehner 1984). Abelhas treinadas a buscar alimento em uma determinada direção a partir da colméia, após terem seu relógio interno defasado, mostram uma mudança prevista na direção do vôo de acordo com o valor da mudança de fase do seu relógio interno (Saunders 1976; Gould 1980). Sob condições naturais, a observação de que uma direção de bússola é mantida em diferentes horários do dia, e portanto em relação a diferentes posições do sol, é também evidência do uso de uma bússola solar pelos animais (Able 1980).

Os clássicos experimentos de Kramer (1952, 1957) foram possíveis devido à descoberta de que os estorninhos (*Sturnus vulgaris*) em gaiolas exibiam uma "agitação migratória" (na época da migração os pássaros apresentam uma intensa atividade tentando escapar na direção natural da migração) espontânea, que era orientada na direção apropriada quando os pássaros eram capazes de ver o sol. Sendo assim, Kramer alterou a posição aparente do sol com o uso de espelhos e, a direção dos saltos dos estorninhos

foi alterada pela quantidade prevista.

Matthews (1953) formulou a "hipótese do arco solar" ("sun arc hypothesis") como um método de navegação por bicoordenadas que seria adotado pelos animais. Segundo esta hipótese, um pombo-correio, por exemplo, poderia determinar o seu deslocamento latitudinal pela comparação da altura do sol em sua culminação no local em que foi solto com aquela observada na região do pombal, e o seu deslocamento longitudinal pela comparação da hora solar local no ponto de solta (indicada pela posição do sol no seu arco) com a hora no pombal, como indicada pelo seu relógio interno. Os resultados de muitos experimentos realizados nas últimas décadas, entretanto, não confirmam esta hipótese. Na realidade, os pássaros e outros tipos de animais usam o sol mais como uma bússola, como é demonstrado nos experimentos de defasagem do seu relógio interno.

Como o sol, o campo magnético da terra pode também potencialmente fornecer informação suficiente para uma navegação bicoordenada. Há hoje muita evidência para sensibilidade magnética de alta precisão em abelhas e pombos-correio, e pelo menos um senso de bússola em muitas outras espécies (Able 1980; Gould 1984b). Segundo Griffin (1982), porém, os dados disponíveis não mostram inequivocamente o uso de uma bússola magnética na orientação dos animais.

Contudo, uma bússola somente, seja ela solar ou magnética, não é suficiente para a navegação para uma meta. O animal necessitaria também do análogo de um mapa, como foi inicialmente proposto por Kramer (1952). Embora os autores usem a

idéia do mapa-e-bússola para descrição do que é conhecido sobre a navegação animal (por ex., Gould 1982, 1986; Collett 1987), a natureza do componente "mapa" permanece desconhecida (McFarland 1981; Able & Bingman 1987).

Para um inseto em migração de longo alcance, a utilização de uma bússola celeste torna-se ainda mais complexa, e requer que ele seja continuamente capaz de recalibrar sua função diária de azimute do sol/tempo (devido às mudanças na latitude) e acertar seu relógio interno (devido às mudanças na longitude). Além disso, devido ao fato de que o ar é um meio que é móvel em si, uma dada direção de voo, uma vez selecionada por qualquer sistema de bússola, dificilmente pode ser mantida sem uma retroalimentação optomotora do solo. É conhecido que muitos insetos ajustam sua velocidade relativa ao solo por controle optomotor, mas até que ponto tal controle é usado para manter direções de voo ainda não foi estudado (Wehner 1984).

F. Migração e orientação nos lepidópteros.

A migração das borboletas é frequentemente um fenômeno espetacular, mas ainda assim, a fenologia, origem, destino e mecanismo de orientação das borboletas migratórias são pobremente entendidos, particularmente nas espécies tropicais (Baker 1978, 1984; D'Abbrera 1984; Wehner 1984; Smart 1985; Sbordoni & Forestiero 1985; Schmidt-Koenig 1985; Scott 1986; DeVries 1987; Burk 1988).

Williams (1930, 1957), pioneiro no estudo, reuniu grande número de registros relatando vôos migratórios de lepidópteros de várias espécies em várias partes do mundo. Nas regiões mais quentes, os deslocamentos "em massa" de lepidópteros são comparativamente frequentes.

Para a Região Neotropical existem alguns estudos de migrações de Marpesia (Nymphalidae), Anteos, Ascia e Phoebis (Pieridae), e Urania (Uraniidae) (Williams 1930, 1937, 1946; Hayward 1953; Barcant 1970; Owen 1971; Smith 1972, 1983; Odendaal & Ehrlich 1985; Carrera 1984; DeVries 1987; Negret 1988), além de vários outros registros, especialmente de membros da família Pieridae, alguns dos quais feitos por conhecidos pesquisadores [Darwin 1837 (1937:161-162); Bates 1862 (1944:280-281); Goeldi 1904; Zikán 1941]. Contudo, apesar das muitas ocasiões em que migrações de borboletas foram observadas, as informações sistemáticas e quantitativas quase inexistem. Até 1946, Williams havia reunido registros relatando vôos migratórios de 24 espécies na América do Sul e, segundo ele, este número representava apenas uma fração das espécies que realizam migrações neste continente (ver também Baker 1984; DeVries 1987).

Em Rancho Grande, na Venezuela, Beebe (1951) observou migrações de borboletas pertencendo a aproximadamente 250 espécies, para muitas das quais são raros os registros de migração em outras regiões. Ao que parece trata-se de um fenômeno muito localizado. Os vôos tinham direção sul, e eram realizados quase ininterruptamente entre maio e setembro todos os anos. Ainda hoje, nada é conhecido sobre a origem e o destino de tais

deslocamentos, ou de um possível vôo de retorno (DeVries 1987).

O caso mais conhecido nos Neotrópicos é o da mariposa diurna Urania (Young 1970; Smith 1972). Existe ainda um debate sobre as razões para a ocorrência de tais migrações. Odendaal & Ehrlich (1985) sugerem que uma das razões pode estar relacionada com a disponibilidade das plantas de alimentação das larvas modulada de modo sazonal.

Negret (1988) fez observações sistemáticas dos vôos migratórios de Phoebis statira e Anteos clorinde no Distrito Federal, Brasil, no período entre 1976 e 1983. Os vôos apresentavam uma periodicidade anual e eram, de um modo geral, realizados contra o vento. Na primavera, borboletas P. statira migravam consistentemente com rumo sudeste, enquanto no verão, os indivíduos de A. clorinde seguiam para sudoeste.

Um dos casos mais estudados, e atualmente um clássico exemplo de migração animal, é o da borboleta monarca norteamericana Danaus plexippus (Nymphalidae: Danaidae). Foi demonstrado através de numerosas recapturas de indivíduos migratórios marcados, que borboletas do leste dos EUA voam no outono para "sítios de hibernação" ("overwintering sites") no México e Flórida, enquanto as populações do oeste voam para áreas na costa Pacífica da Califórnia (Urquhart 1960, 1976; Brower 1977). Alguns indivíduos foram recapturados até 3000 km distantes dos pontos onde haviam sido marcados, e voaram além de 130 km/dia. Nestes "sítios de hibernação" as borboletas ficam aglomeradas nos troncos e ramos de árvores de diferentes espécies de coníferas. Uma estimativa feita em 1977 (Brower 1977) revelou

que estavam reunidas numa área de 1,5 ha no estado de Michoacán, México, mais de 14 milhões de borboletas. Brower (1961) observou ocorrência de reprodução próximo aos locais de invernada. Não há muita informação disponível sobre o vôo de retorno na primavera, que é menos óbvio. Hoje, entretanto, não há dúvida de que a maior parte dos indivíduos que retornam para povoar o nordeste americano na primavera são os mesmos que voaram para o sul no outono. As borboletas que migram para o sul no outono seguinte são descendentes por muitas gerações dos seus ancestrais que migraram para o norte na primavera anterior. As borboletas realizam oviposições enquanto migram na primavera com rumo norte (Baker 1984; Sbordoni & Forestiero 1985; Scott 1986).

Muitos estudos mostraram que nas migrações de longo alcance de mariposas, a direção do deslocamento é determinada predominantemente pela direção do vento (Johnson 1969; Taylor *et al.* 1979; Riley *et al.* 1983; Drake 1985; Rose *et al.* 1985; Drake & Farrow 1988). Em contraste, as borboletas são vistas muitas vezes migrar próximo ao nível do chão, onde os ventos são mais fracos, e com trajetórias que são em grande parte independente da direção do vento, embora possam também utilizar os ventos favoráveis como mecanismo de transporte (Williams 1930, 1957; Nielsen 1961; Balciunas & Knoop 1977; Baker 1978; Walker 1980, 1985; Walker & Riordan 1981; Gibo 1981; Gibo & Pallett 1979). Walker (1980) mostrou que estas diferentes estratégias de migração ocorrem exatamente em função das mariposas voarem à noite e as borboletas voarem durante o dia, e são consequência das diferenças de circulação atmosférica e condições de

visibilidade entre estes dois períodos (ver também Drake & Farrow 1988).

Baker (1968a, b, 1969) observou que a direção do voo de algumas borboletas européias migrantes de curta distância era mantida em um ângulo mais ou menos constante com o azimute solar. A orientação do voo, tal como Baker descreve, se mantida por todo o decorrer do dia, levaria à borboleta se deslocar numa trajetória curva (Baker 1978, Able 1980). Baker sugere que este mecanismo de orientação seria adaptativo para indivíduos de espécies vivendo em áreas nas quais os recursos (planta hospedeira, sítios de pouso ou de hibernação) estariam distribuídos em manchas pelo ambiente, e neste caso, o mais importante seria o fato de que tal mecanismo de orientação possibilita aos indivíduos evitar retornar a áreas já visitadas. Estes resultados e interpretações foram questionados por alguns autores. Able (1980) considera difícil que um mecanismo de orientação pelo sol sem compensação de tempo exista nas borboletas, porque apenas seria conveniente para espécies vivendo em uma área muito grande de recursos exploráveis. Johnson (1969) comenta que em algumas das espécies que Baker estudou não é conhecido o hábito de migrar, e em outras não estava claro que ele estava sempre observando insetos em migração. Dingle (1979) e Able (1980) consideram que os argumentos de Baker (1978) sobre a evolução e manutenção em uma população de uma orientação em um ângulo fixo em relação ao sol se apóiam numa seleção de grupo e são inconvincentes. Baker (1984) nega isto, primeiro argumentando que o indivíduo ganha por voar em linha reta, depois que cada

indivíduo não ganha qualquer vantagem por voar na sua direção preferida, exceto no sentido de que se ele voasse em alguma outra direção, ele sofreria uma desvantagem por romper uma presumida razão direcional estável, e finalmente que, enquanto pais, os indivíduos ganham por produzirem uma prole com uma razão direcional apropriada para se encaixar na situação estável.

Para um migrante de longa distância para o qual é necessário um deslocamento altamente direcional, o sistema de orientação descrito acima seria ineficiente (Baker 1978, 1984; Able 1980). Casos em que borboletas migrantes mantêm uma dada direção de bússola por muitas horas são numerosos, especialmente em migrantes de longa distância; por ex., Danaus plexippus, Vanessa cardui e Ascia monuste (Williams 1930; Johnson 1969; Schmidt-Koenig 1979, 1985). Segundo Baker (1978, 1984), desde que se tem interesse nos mecanismos de orientação, contudo, observações sistemáticas das direções de migração em diferentes horários do dia não foram feitas, e ainda não existem evidências para orientação por bússola tempo-compensada ou magnética durante a migração de borboletas (ver também Scott 1986).

Kanz (1977) realizou experimentos com uso de arena circular para estudar a reação de borboletas D. plexippus migrantes e não migrantes em relação aos sinais (ou pistas) terrestres e celestes que servem à orientação. Os resultados mostraram que os exemplares migrantes se orientam para o azimute solar tanto na presença como na ausência das marcas terrestres, e que os indivíduos não migrantes se orientam pelo sol na ausência dos sinais terrestres, mas na presença tanto dos sinais celestes

quanto dos terrestres se orientam aleatoriamente. Foi sugerido que a orientação dos migrantes pelo sol seria uma resposta migratória que influencia o deslocamento para o sul no outono. Segundo Schmidt-Koenig (1985), os resultados obtidos por Kanz (1977) são consistentes com a hipótese do uso de uma bússola solar, mas lamentou que em tais estudos tenham faltado manipulações experimentais que pudessem conduzir a resultados mais conclusivos.

Schmidt-Koenig (1979) inicialmente propôs que na migração de outono, as borboletas D. plexippus deslocam-se persistentemente na direção ortodrômica (ou de "grande círculo", pela qual traça-se uma linha reta entre dois pontos sobre a superfície do planeta). Mais recentemente (Schmidt-Koenig 1985), contudo, aderiu às idéias de Gibo e Pallett (1979) e Gibo (1981), de que as monarcas utilizam os ventos favoráveis como mecanismo principal de transporte. Segundo Schmidt-Koenig (1985), as borboletas parecem também ser capazes de determinar diretamente a direção da migração, e sugeriu que, para tal, elas usam um sistema magnetoclínico de acordo com o modelo proposto por Kiepenheuer (1984) para aves. Segundo Schmidt-Koenig (1985), pela extrapolação dos resultados obtidos com outros insetos, pode-se afirmar que as monarcas utilizam uma bússola solar mas, uma vez que elas mantêm o vôo orientado mesmo sob céu encoberto, devem possuir outros meios para orientação. Estudos feitos com Ascia monuste e Phoebis sennae mostraram que, como no caso de D. plexippus, embora as borboletas evitem voar sob céu encoberto, podem fazê-lo e manter boa orientação (Hayward 1953; Gaddy 1983).

Foi já verificado a presença de material magnético em borboletas Danaus (Jones & MacFadden 1982). Jungreis (1987), entretanto, comparando espécies de insetos migratórios (borboletas e mariposas) com não migratórias (grilos), mostrou não existir correlação entre a presença de partículas magnéticas e o comportamento migratório. Sotthibandhu & Baker (1979) mostraram que a mariposa Noctua pronuba usa o azimute da lua como referência durante a migração. Segundo Baker & Mather (1982), tais mariposas em noites nubladas fazem uso do campo magnético para orientação.

Segundo Wehner (1984), virtualmente não existem estudos experimentais envolvendo migração de borboletas. A observação de que as borboletas enquanto migram orientam-se em um ângulo constante em relação ao sol (Baker 1968a, b; 1969; Kanz 1977) não é prova suficiente para dizer que a seleção do rumo da migração é governada por uma bússola celeste. Ainda não foram feitos experimentos (mesmo para Danaus) investigando se direções de migração podem ser modificadas em animais em gaiolas, por defasagem do relógio interno das borboletas. Também não é conhecido se a luz polarizada pode ser usada para orientação.

A direção da migração das borboletas é também uma questão não resolvida (Taylor & Taylor 1984; Schmidt-Koenig 1985). A orientação e o encontro com uma meta definida são convincentemente demonstrados; a primeira em muitos lepidópteros diurnos, especialmente os tropicais, e a segunda, de Danaus plexippus para determinados sítios no México. Sobre a direção da migração, Baker (1978, 1984) coloca que pode ser demonstrado

matematicamente que somente se o gradiente ambiental favorece a migração em uma direção durante uma parte do período de vôo de uma dada espécie, mas em alguma outra direção deslocada de mais de 90° da primeira em algum outro tempo do ano, pode evoluir uma tendência de vôo para uma determinada direção. Baker acrescenta ainda que somente quando os gradientes ambientais favorecem uma segunda direção que é mais ou menos oposta à primeira, e as borboletas viajam uma distância mais ou menos igual em cada direção, é possível evoluir uma razão direcional de 100:0:0:0 (todos os indivíduos voando na direção principal). Os primeiros exemplos são de borboletas tropicais que vivem em áreas sazonalmente áridas [Andronymus neander (Williams 1976) e Belenois aurota (Baker 1978)]. Segundo Baker (1984), tal tendência para uma direção média em borboletas tropicais levanta interessantes, mas ainda não resolvidas questões. O grau da tendência indicaria um retorno bastante preciso de uma futura geração à área de origem da geração inicial. Contudo, muitas das espécies são sempre vistas voar somente em uma direção. Para Baker (1984) a explicação mais provável é que gerações sucessivas destas espécies executam um circuito anual de migração similar a aqueles apresentados por populações dos gafanhotos do deserto Shistocerca gregaria (ver Rainey 1963, Baker 1978, Taylor & Taylor 1984) e vários pássaros e grandes mamíferos que habitam as mesmas áreas. Até aqui, tais circuitos de migração em borboletas permanecem apenas como conjectura.

Segundo Baker (1978, 1984), borboletas, para as quais a distância da migração é facultativa, realizam orientação primária

pelo azimute do sol, mas também se orientam secundariamente por "linhas guia" (estradas, cercas), sem compensarem o deslocamento do sol. Neste caso, o ângulo de orientação em relação ao sol seria específico de cada indivíduo. Já, borboletas, para as quais a distância da migração é obrigatória, provavelmente também se orientam pelo sol, mas compensando o deslocamento aparente do sol. Baker sugere que borboletas vivendo em regiões sazonalmente áridas em áreas tropicais, que precisam viajar entre habitats apropriados, são as primeiras candidatas a tal tipo de seleção. Para elas, segundo Baker (1984), tal como para Danaus plexippus, uma orientação pelo sol tempo-compensada parece ser uma adaptação inevitável.

G. A família Pieridae.

A família Pieridae é cosmopolita e compreende mais de 1000 espécies, algumas delas bastante numerosas, especialmente nos gêneros Phoebis, Eurema e Pieris. Embora bem representada nas regiões temperadas, é uma família predominantemente tropical, com radiações extensivas na África e nos Neotrópicos. Entre os lepidópteros a parente mais próxima é a família Papilionidae. São reconhecidas três sub-famílias principais -- Dismorphiinae, Coliadinae e Pierinae -- e um quarto taxon pequeno e muito pouco conhecido -- Pseudopontiinae -- que ocorre somente na África. Os Pierinae e os Coliadinae são cosmopolitas, enquanto os Dismorphiinae são basicamente neotropicais (Sbordoni & Forestiero

1985; DeVries 1987).

Os insetos deste grupo são de interesse por uma série de razões: são comuns, facilmente estudados, frequentemente de importância econômica, e (em decorrência de tudo isto) têm contribuído materialmente para muitos dos grandes temas da ecologia dos últimos trinta anos (Courtney 1986). A maior parte dos estudos ecológicos dos pierídeos foi conduzida com espécies de regiões temperadas, especialmente aquelas que se tornaram pragas das lavouras, por exemplo, as espécies de Pieris e Colias, que se utilizam, respectivamente, de crucíferas e capparidáceas, ou leguminosas como plantas hospedeiras. Muito pouco é conhecido sobre os pierídeos tropicais, incluindo aqueles com o "status" de praga. Aparentemente, nenhum trabalho de biologia de populações foi publicado para qualquer espécie de Coliadinae dos Neotrópicos (Courtney 1986; DeVries 1987).

Os pierídeos adultos tipicamente voam em áreas abertas e visitam as flores para obterem néctar, como resultado estão entre as borboletas mais comumente observadas do mundo. Esta família exibe uma grande diversidade de cores e padrões, mas a maioria das espécies é branca ou amarela, com ou sem mistura de vermelho, laranja e preto, sendo as pterinas (ou pteridinas) os pigmentos responsáveis por suas cores (Sbordoni & Forestiero 1985; Smart 1985; Scott 1986; DeVries 1987). Muitas destas borboletas mostram reflectância de padrões de ultra-violeta (visíveis ao olho humano apenas indiretamente), especialmente bem desenvolvidos nos Coliadinae, que são importantes no processo de acasalamento (Silberglied 1984).

As principais famílias de plantas hospedeiras dos pierídeos neotropicais são: Mimosaceae, para os Dismorphiinae; Fabaceae, Caesalpinaceae, Mimosaceae e Simaroubaceae, para os Coliadinae; e Capparidaceae, Brassicaceae, Tropaeolaceae, e Loranthaceae, para os Pierinae (DeVries 1987). Algumas destas últimas plantas contém um grupo distinto de toxinas (glicosinolatos), que em alguns casos foi demonstrado ser importante na determinação da escolha do sítio para oviposição nas fêmeas e estímulo para alimentação das larvas (Chew 1975, 1977, 1980; Chew & Robins 1984; Singer 1984). Alguns autores falam de "coevolução" entre os pierídeos e plantas da família Cruciferae (Chew 1975, 1977; Courtney 1982). Algumas evidências experimentais indicam que certos pierídeos (Pierinae) neotropicais são rejeitados por aves insetívoras (Galbula ruficauda, por exemplo), e que poderia existir um "anel mimético Muelleriano branco", enquanto os Coliadinae são aceitos como presas (Rothschild 1972; Chai 1986, 1988). F. M. Santos e W.W. Benson (comunicação pessoal), no Brasil, obtiveram dados sobre a predação de borboletas por G. ruficauda que reforçam esta hipótese.

Os ovos são alongados e fusiformes, brancos ou amarelos, com ranhuras longitudinais, e depositados isoladamente ou em grupos. As larvas têm pêlos curtos e são cripticamente coloridas, com listras longitudinais nas larvas solitárias. As pupas são sempre crípticas, lembrando partes das plantas (botões, folhas jovens, flores) ou fezes de pássaros. Muitas espécies têm coloração na face inferior das asas que as fazem parecidas com

folhas enquanto visitam as flores (Anteos, Phoebis trite) e ao pousarem na vegetação no fim do dia (W.W. Benson, comunicação pessoal e observação pessoal). Muitos gêneros e espécies apresentam marcante dimorfismo sexual (Colias, Dismorphia) ou variação sazonal (Pieris napi); algumas são polimórficas (Colias) ou exibem mimetismo (Dismorphia) (Sbordoni & Forestiero 1985; Scott 1986).

Entre os pierídeos que utilizam Cruciferae e Capparidaceae como plantas hospedeiras ocorrem duas guildas distintas, uma se alimenta de folhas e a outra de inflorescências. Várias espécies de cada guilda podem coexistir em proximidade. Níveis substanciais de canibalismo e predação inter-específica ocorrem entre as larvas que se alimentam nas inflorescências. Este fato foi correlacionado com o fato de serem as inflorescências recursos efêmeros. Segregação devido à competição entre as espécies desta guilda é mais provável de ser por tipo de habitat que por planta hospedeira (Courtney 1986; Courtney & Chew 1987).

Os adultos são geralmente de tamanho pequeno a médio, fortes e rápidos voadores, inclusive nas espécies de Eurema, que são relativamente menores. Machos e fêmeas ocupam frequentemente diferentes habitats e diferem na sua dispersão. Estudos sobre o comportamento de termorregulação dos adultos em climas frios (Kingsolver, 1983, 1985, 1987; Kingsolver & Watt 1984) demonstraram que, para muitas espécies, o vôo só é possível durante os períodos de insolação direta. Especula-se que isto seja uma causa para a baixa fecundidade observada (Jones 1977;

Root & Kareiva 1984). Os machos de muitas espécies se agregam em bancos de areia úmida ou poças de lama (ver Shapiro 1979). Foi sugerido que os indivíduos procuram obter sais nestes locais, como ocorre em Papilio (Arms et al. 1974). De Vries (1987) sugere que os machos precisam de íons de sodio para o comportamento de acasalamento, como foi demonstrado para os machos de Ithomiinae (Nymphalidae) em relação aos alcalóides pirrolizidínicos (Pliske 1975).

O estágio de ovo é normalmente de curta duração. Durante o inverno os indivíduos podem ou não entrar em diapausa nos estágios de larva, pupa ou adulto. Existe uma suposição de que o estágio adulto é de longa duração nos trópicos (Young 1972; Courtney 1986). No gênero Phoebis ocorrem 10 a 12 gerações por ano. As estruturas das populações variam de demes pequenos e isolados, altamente susceptíveis às variações ambientais, à populações panmíticas, com os indivíduos migrando centenas de quilômetros (Williams 1930; Courtney 1986). Neste último caso, o fluxo gênico resultante do deslocamento de indivíduos entre populações pode retardar a taxa de diferenciação genética local, e também afetar os modos de ação e as consequências da seleção natural (Shapiro 1980; Rankin & Singer 1984; Swingland & Greenwood 1984).

A migração exerce um papel importante na biologia dos pierídeos (D'Abbrera 1984; Sbordoni & Forestiero 1985; Smart 1985; Courtney 1986; Scott 1986; DeVries 1987). Deslocamentos migratórios de longa distância, frequentemente realizados em grandes bandos, são bem conhecidos para muitos pierídeos de áreas

temperadas e tropicais (Williams 1930; Johnson 1969; Owen 1971; Baker 1984). Os gêneros migratórios mais bem conhecidos são Ascia e Phoebis no Novo Mundo e Catopsilia no Velho Mundo. DeVries (1987) acredita que muitas, se não todas as espécies de Coliadinae e muitos Pierinae sejam migratórias, embora isto ainda não tenha sido provado.

Inicialmente, pensava-se que as migrações eram em grande parte "involuntárias", ou que envolviam o transporte pelos ventos acima da "boundary layer" (ver Seção I-A). Baker (1968a, 1969) argumentou que em muitas borboletas européias, especialmente nas notadas migratórias Pieris brassicae, P. rapae, Pontia daplidice, e Colias crocea, tais deslocamentos eram em sua maioria "voluntários", e que, ao contrário da distinção dicotômica migratória/não migratória, um contínuo de tendências de dispersão pode ser reconhecido. Baker deduziu que a seleção causada pela dispersão da planta hospedeira exercia a maior influência no grau de dispersão e padrões de deslocamentos de uma espécie de borboleta. Esta generalização pareceu ser confirmada em outros trabalhos (Jones 1977; Courtney 1986). Muitos autores (Baker 1968b; Jones 1977a; Root & Kareiva 1984) enfatizam que os caminhos lineares de vôo são ótimos em promover o máximo deslocamento linear. Baker (1968b) sugeriu que a navegação solar efetua isto em alguns pierídeos (ver Seção I-F). Jones et alii (1980) mostraram que as fêmeas de Pieris rapae podem perder muito tempo à procura de plantas para oviposição, e que num experimento de dispersão tiveram êxito em depositar somente 10% de seu estoque de ovos.

H. Objetivos.

Há vários anos têm sido observados grupos de diversas espécies de borboletas deslocando-se ao longo de estradas, rios e através de áreas abertas na região de Carajás, Pará. Para se conhecer as espécies migratórias e procurar entender os fatores que estimulam a migração e determinam a direcionalidade do vôo, realizei estudos sobre tais deslocamentos nos períodos julho-agosto de 1984 (Oliveira et al. 1985) e julho-setembro de 1985. No presente trabalho, o comportamento migratório nas borboletas foi reconhecido seguindo os seguintes critérios: (1) a unidirecionalidade estatística do deslocamento da população amostrada (ou a existência de um "pico" na direção geográfica do vôo), e (2) o padrão de vôo dos indivíduos, ou seja, com direção definida e, quando atravessando áreas abertas, com trajetória retilínea.

Mais especificamente, procurei alcançar os seguintes objetivos:

(a) determinar a abundância relativa das espécies e a razão sexual na migração; comparar o comportamento migratório entre os sexos; verificar a condição reprodutiva dos indivíduos migrantes; observar o ciclo diário de atividade dos indivíduos procurando correlacioná-lo com fatores ambientais (temperatura, umidade relativa do ar, pluviosidade e quantidade de insolação);

(b) realizar estudos quantitativos sobre a direção do vôo das borboletas em diferentes horários do dia, em diferentes locais, e ao longo da estação; comparar a direção do vôo entre as espécies; procurar correlacionar o direcionamento do vôo com pistas ambientais que servem à orientação e navegação (direção do vento, azimute do sol); comparar a orientação do vôo nas áreas de "canga" (campos de afloramento ferrífero) com a observada em outras áreas, procurando verificar se a orientação das borboletas é afetada pela presença daquele campo com magnetismo; procurar estabelecer correlações entre os rumos de vôo e os padrões climáticos existentes nas áreas possíveis de ser origem e destino dos deslocamentos migratórios;

(c) realizar estudos sobre velocidade e altura do vôo das borboletas comparando as diferentes espécies; correlacionar velocidade e altura do vôo com o tamanho da borboleta e com fatores ambientais;

(d) estudar a influência de estímulos direcionais sobre a orientação e navegação das borboletas através da realização de experimentos usando indivíduos em arena circular;

(e) fazer observações sobre o ciclo de vida das espécies; identificar as plantas de alimentação das larvas; procurar estabelecer relações entre as plantas hospedeiras e as vantagens da migração.

II - MATERIAIS E MÉTODOS.

A. Caracterização da área de estudo.

1. Localização e características físicas.

Os trabalhos de campo foram conduzidos na região de Serra Norte (Carajás), Pará (Fig. 1), nos períodos de julho-agosto de 1984 e julho-setembro de 1985.

A Serra dos Carajás é uma das muitas pequenas serras ou maciços existentes entre os vales do médio Xingu e o chamado baixo Araguaia, atingindo altitudes não superiores a 650 m. Quase sempre, entretanto, suas cumiadas estão entre 400 e 500 m acima das colinas e patamares baixos florestados na base das vertentes, o que confere às encostas uma amplitude topográfica equivalente à metade da Serra do Mar em São Paulo (Ab'Sáber 1986).

A região está coberta principalmente por floresta densa tropical úmida (Holdridge 1967), embora com uma estação seca bem definida. Vista do alto, apresenta um "continuum" verde-escuro, sendo que existe uma deciduidade parcial e renovação de folhas durante a seca. A Serra dos Carajás apresenta topos quase planos, em altitudes que variam de 620 a 660 m. Nestes "platôs" de rochas ferruginizadas ("cangas") aparece campo rupestre (Fig. 2), com vegetação peculiar em relação às florestas predominantes nos

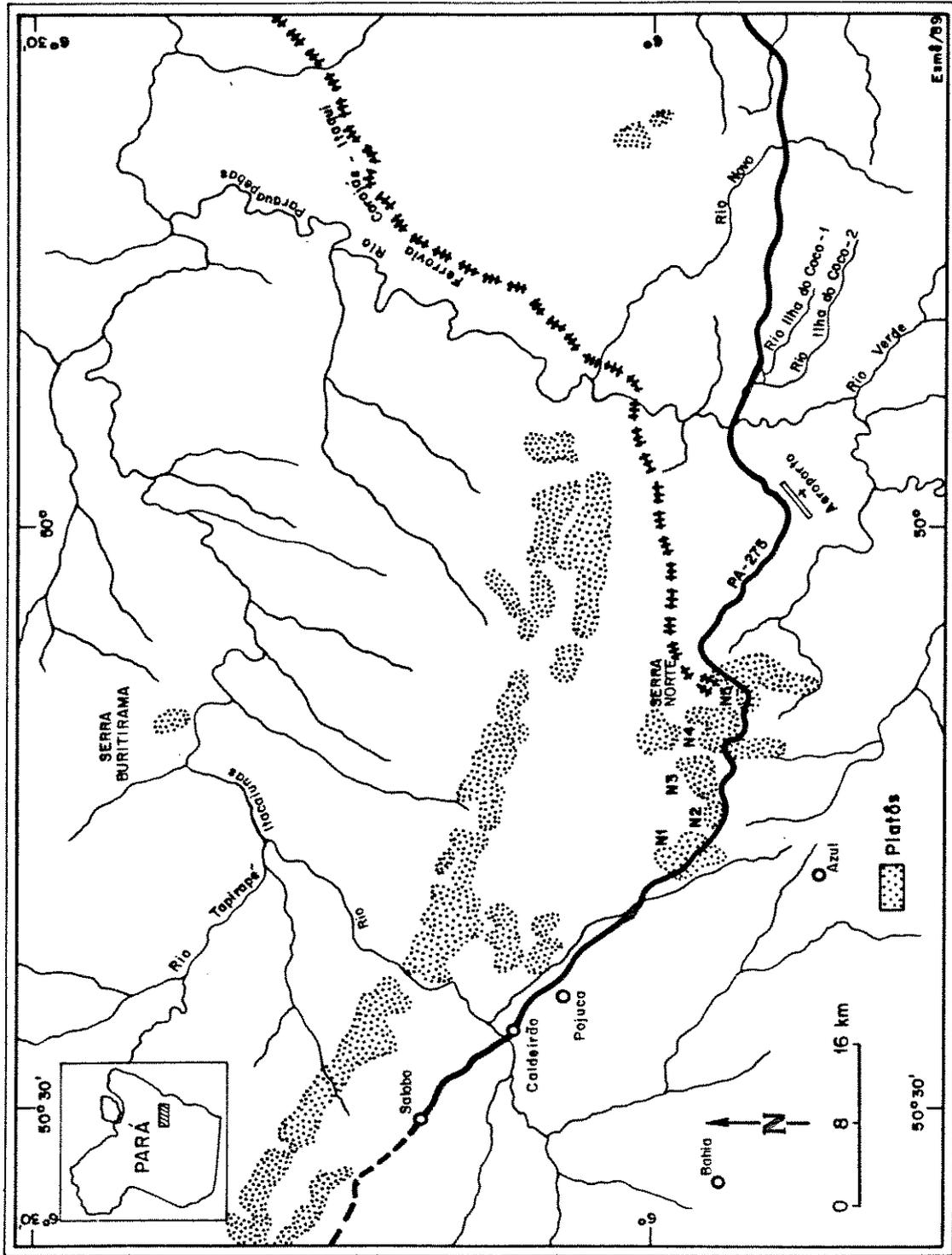


Figura 1. Região de Serra Norte (Carajás), Pará, com as áreas de estudo mencionadas neste trabalho (N-1, N-3, Caldeirão, Pojuca e Aeroporto). Modificado de Simões (1986).



Figura 2. Perfil esquemático de um morro sobre mina de ferro na Serra Norte, Carajás. Modificado de Silva *et alii* (1986).

bordos. A vegetação de canga inclui pequenos cactos, velosiáceas, bromélias anãs, orquídeas de nichos rochosos, musgos, e arbustos de folhas largas e de folhas finas (Silva *et al.* 1986). Estas clareiras ocorrem em ilhas restritas aos topos da serra, e não representam mais que 2 a 3% da área total da serra. As vertentes externas do maciço são bastante íngremes, apresentando declividades de 18 a 30°, enquanto que em grandes setores dos platôs a declividade é inferior a 2° (Ab'Sáber 1986).

2. Padrões climáticos.

A Serra dos Carajás está localizada numa área geográfica caracterizada por uma estação seca curta (3 a 4 meses), havendo uma média anual de precipitação em torno de 2200 mm, ambos mostrando uma forte variação em cada ano. A temperatura média anual gira em torno de 23 a 24°C com uma amplitude térmica das médias mensais em torno de 3°C. Com base nos dados cedidos pela estação meteorológica com sede em Serra Norte (Figs. 3 a 6) observa-se que o período mais seco do ano estende-se normalmente de junho a agosto, com a média mensal de precipitação abaixo de 50 mm (Fig. 3). Neste mesmo período são registrados os menores valores de umidade relativa do ar (média mensal em torno de 70%) (Fig. 4), os maiores valores de temperatura do ar (média mensal entre 24 e 25°C) (Fig. 5), e o maior número de horas de insolação (220 a 250 horas/mês) (Fig. 6). As variações no período diurno (fotoperíodo) são pequenas ao longo do ano. A Tabela A-39, no Apêndice, mostra o número total de horas que o brilho solar atinge a superfície em 3 estações meteorológicas no Pará. Na região predominam os ventos alíseos, que sopram predominantemente de sudeste.

Ab'Sáber e Vanzolini discordam no que se refere à situação da Serra dos Carajás em relação aos domínios morfo-climáticos intertropicais do Brasil (Fig. 7). Segundo Ab'Sáber (1986), "pelo conjunto de suas condições climáticas, a serra dos Carajás está mergulhada nas condições ambientais do domínio morfoclimático da Amazônia". Segundo Vanzolini e Brandão (1986),

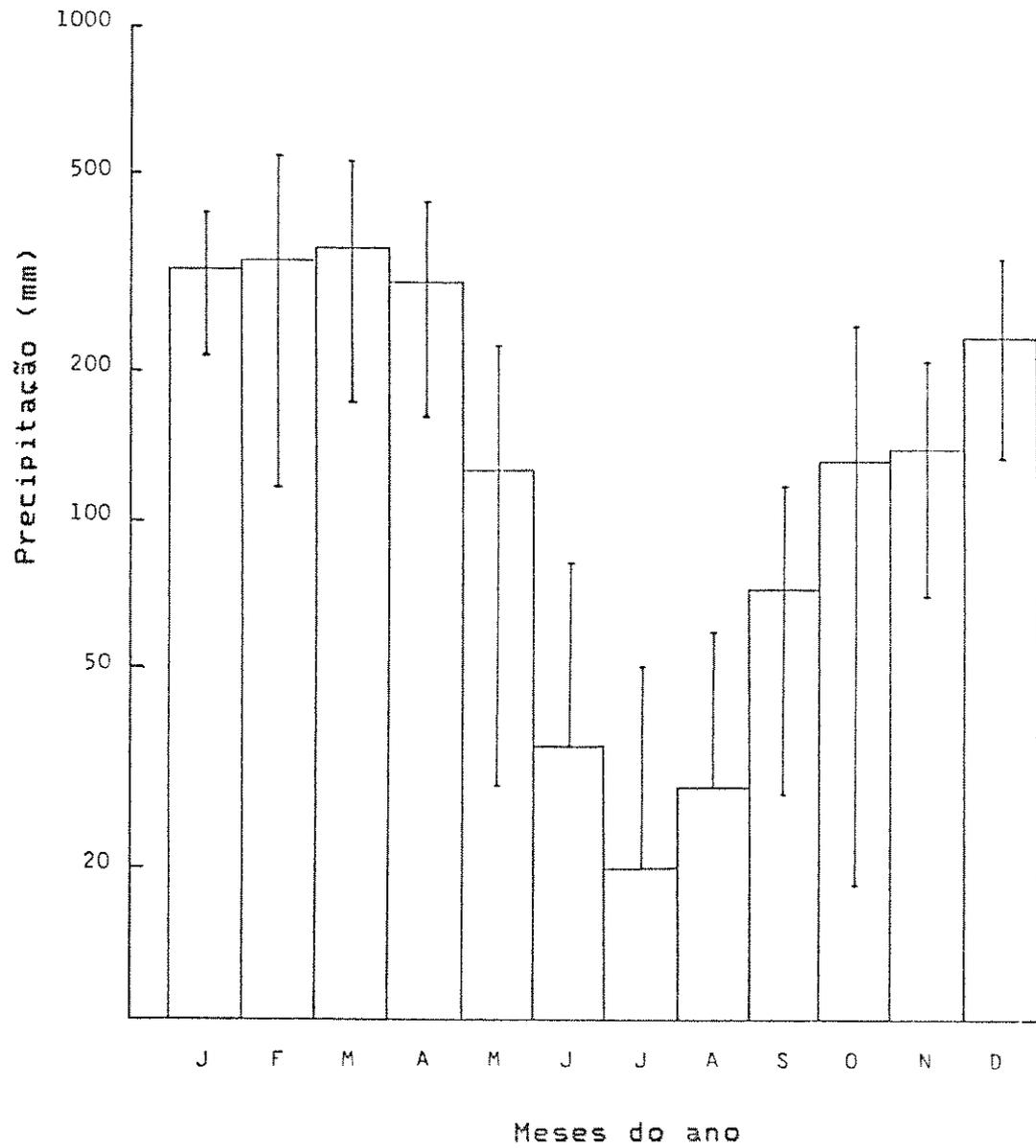


Figura 3. Chuva registrada em Serra Norte, Pará, entre janeiro/71 e junho/85 (média mensal em escala logarítmica \pm desvio padrão das observações).

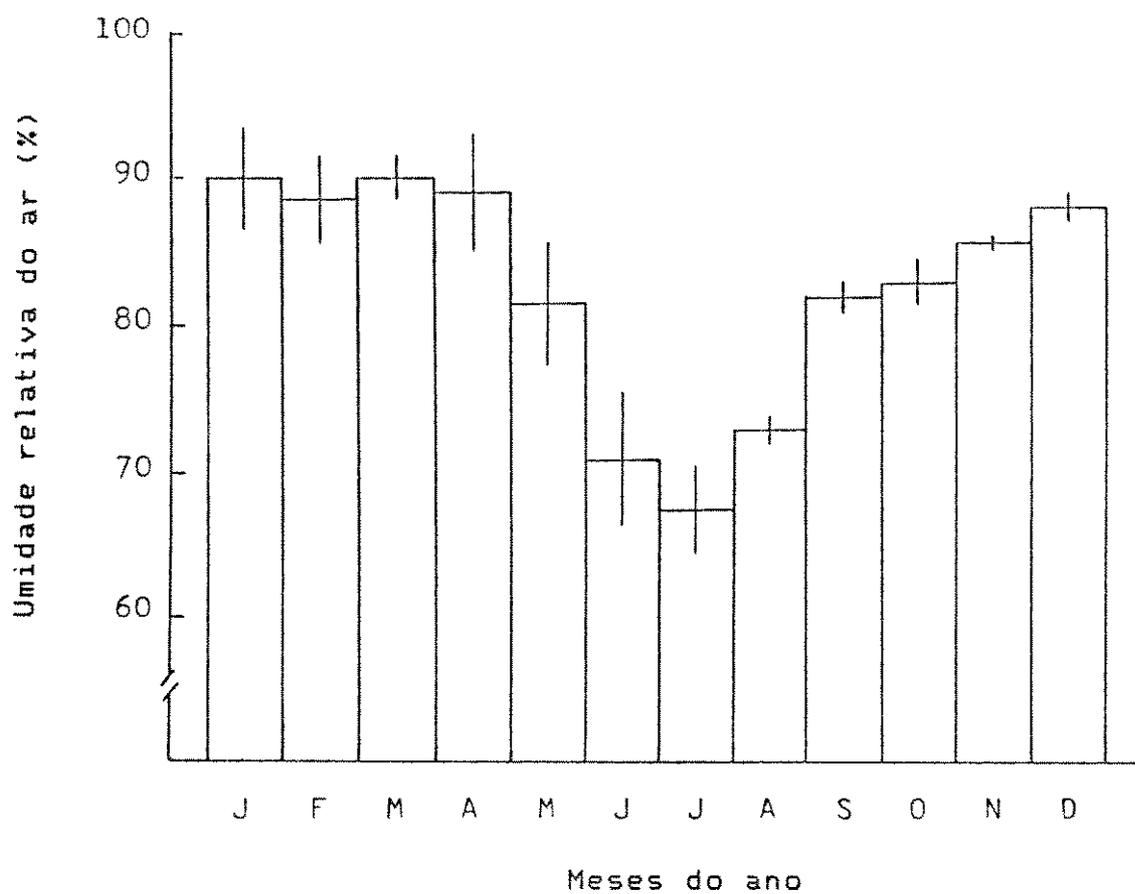


Figura 4. Umidade relativa do ar registrada em Serra Norte, Pará, entre abril/82 e junho/85 (média mensal \pm desvio padrão).

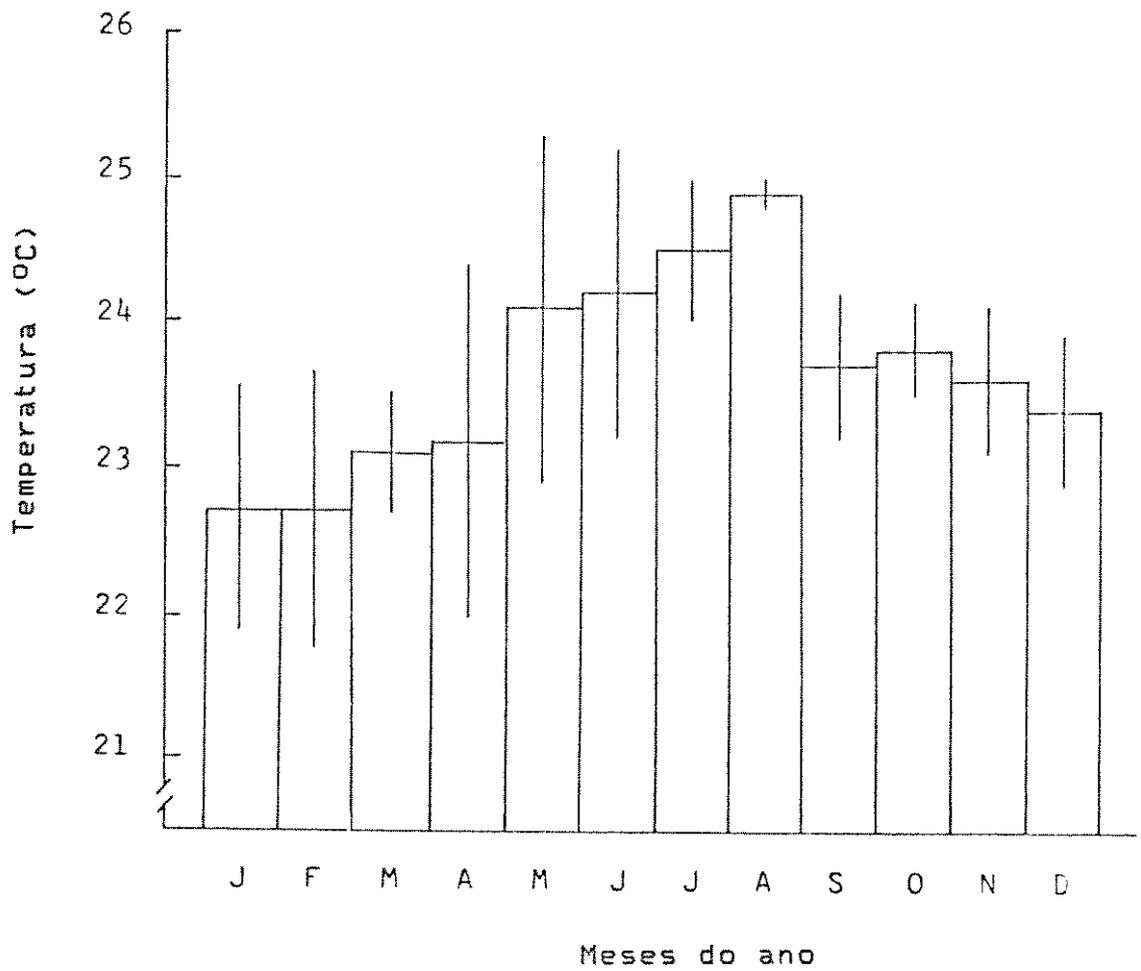


Figura 5. Temperatura registrada em Serra Norte, Pará, entre abril/82 e junho/85 (média mensal \pm desvio padrão).

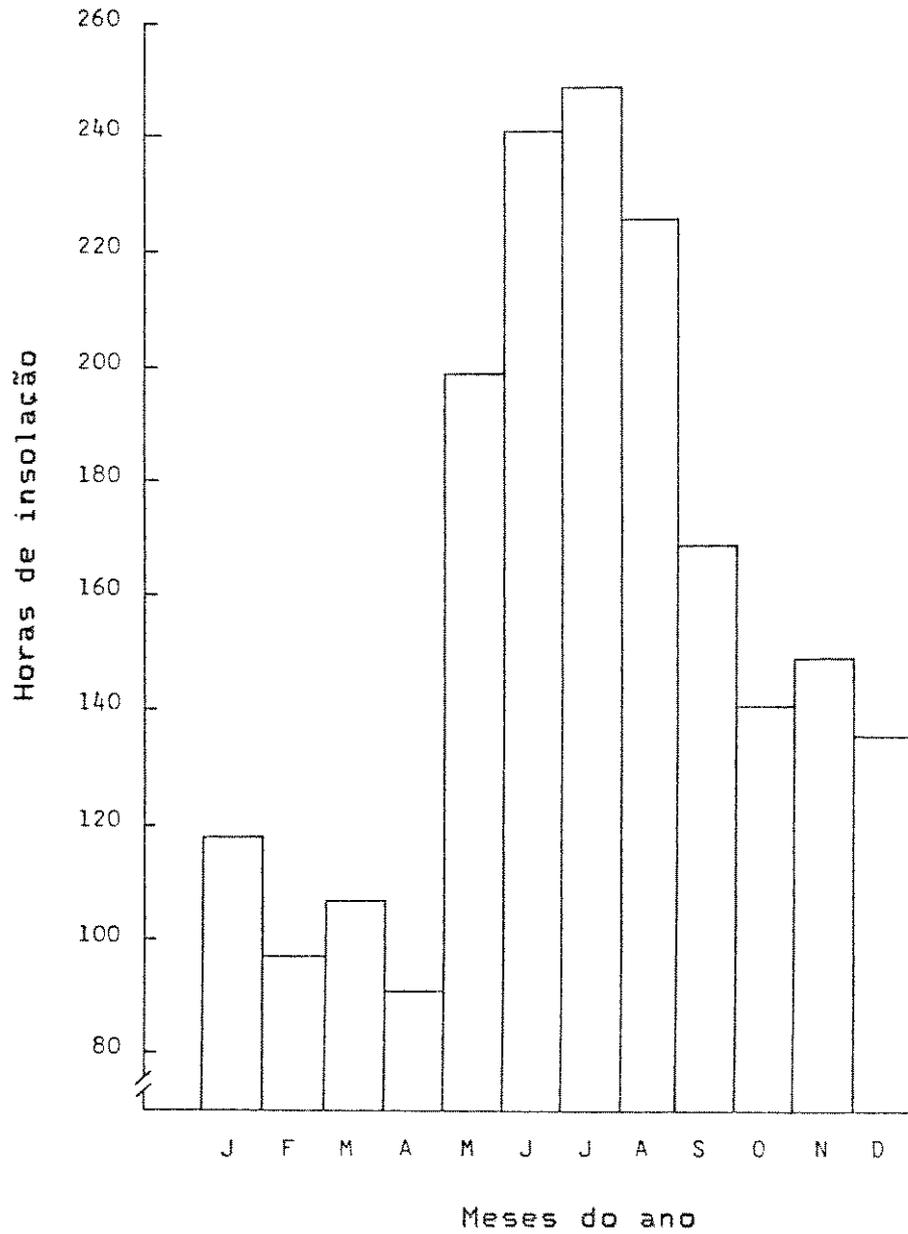


Figura 6. Total de horas de insolação mensal registrado em Serra Norte, Pará, no ano de 1984.

"apesar de predominantemente florestada por matas de tipo amazônico, não pertence ao domínio da hileia. Está entre esta, que alcança a depressão periférica do sul do Pará, e o domínio dos cerrados, muito próximo a leste".



Figura 7. Situação aproximada da serra dos Carajás em relação aos domínios morfoclimáticos do Brasil. Modificado de Ab'Sáber apud Vanzolini e Brandão (1986).

B. Organismos estudados.

Neste estudo foram observadas em migração espécies de lepidópteros pertencendo às famílias Pieridae, Nymphalidae, Hesperidae, Papilionidae, Lybythidae e Uraniidae (ver Tabela 2 na Seção III). A maior parte dos dados, entretanto, refere-se a espécies da família Pieridae, especialmente do gênero Phoebis. Praticamente todas as espécies estudadas são restritas à América Tropical. A Tabela 1 apresenta as plantas mais frequentemente citadas na literatura como hospedeiras das espécies de borboletas tratadas mais detalhadamente neste estudo.

C. Orientação do voo.

A partir das observações preliminares sobre a utilização dos rios e estradas como "vias" de deslocamento por machos das diferentes espécies de lepidópteros citadas acima quando voando através de áreas florestadas (Oliveira et al. 1985), e dos diferentes tipos de ambiente em Carajás (áreas florestadas e campos rupestres), o estudo da orientação do voo das borboletas sob condições naturais baseou-se em dois tipos de levantamentos. O primeiro deles tratou da análise da variação do fluxo dos indivíduos machos em diferentes segmentos (com diferentes direcionamentos) de estradas, e o segundo, do direcionamento do voo dos lepidópteros através de áreas abertas ("platôs" e clareiras grandes abertas pelo homem em áreas de

Tabela 1. Plantas hospedeiras mais frequentemente citadas na literatura como sendo utilizadas por algumas das borboletas observadas em comportamento migratório na região de Carajás, Pará.

Lepidópteros	Plantas hospedeiras
Pieridae	
<u>Phoebis statira</u>	Bignoniaceae <u>Callichamys latifolia</u>
	Leguminosae <u>Cassia</u> <u>Dalbergia</u>
	Mimosaceae <u>Calliandra</u>
<u>Phoebis trite</u>	Mimosaceae <u>Pentaclethra macroloba</u>
<u>Phoebis philea</u>	Leguminosae <u>Cassia grandis</u> <u>C. alata</u> <u>C. leptocarpa</u> <u>C. hayesiana</u> <u>C. fruticosa</u>
<u>Phoebis argente</u>	Leguminosae <u>Inga spp</u>
<u>Phoebis sennae</u>	Leguminosae <u>Cassia biflora</u> <u>C. obtusifolia</u>
<u>Anteos sp</u>	Leguminosae <u>Cassia</u>
<u>Appias drusilla</u>	Leguminosae Várias espécies cultivadas
Nymphalidae	
<u>Dryas iulia</u>	Passifloraceae <u>Passiflora</u>
<u>Dione juno</u>	Passifloraceae <u>P. serratodigitata</u>

floresta). Nestes últimos locais fêmeas também foram observadas.

Teoricamente, em cada segmento de estrada os indivíduos machos, que reconhecem a densa floresta como barreira à dispersão, teriam apenas duas opções de rumo, os dois sentidos da estrada, ao passo que nos campos abertos as borboletas estariam "livres para escolher" o rumo a ser tomado. A seguir serão descritos os métodos utilizados em cada tipo de levantamento.

1 - Orientação do vôo em trechos de estradas atravessando áreas de floresta.

Ao longo do período diário de atividade migratória, normalmente entre 1000 e 1500 hs, foram feitas amostragens do número de borboletas das diferentes espécies voando em cada sentido de diferentes segmentos de estradas dentro da floresta (mais especificamente, no trecho da Rodovia PA-275 entre o platô N-1 e o Caldeirão e vias secundárias a ele; ver Fig. 1). A orientação de cada segmento de estrada amostrado foi tomada com o uso de bússola. Com contador manual foram contadas as borboletas das diferentes espécies que cruzavam, em cada sentido, uma linha transversal à estrada logo à frente do observador. Os intervalos de contagens dos indivíduos voando num e noutro sentido da estrada foram, geralmente, feitos um imediatamente seguido do outro. Quando se pôde contar com um ajudante no campo, ou quando o número de indivíduos era bastante reduzido, estas contagens foram feitas simultaneamente. As contagens tiveram duração de 2

min sendo feitas em intervalos regulares (pelo menos uma a cada meia hora). Em algumas ocasiões tiveram duração de 5 min. Os dados do número de indivíduos de cada espécie voando em cada sentido da estrada por tempo foram analisados com relação à: (1) direção do segmento amostrado, (2) azimute do sol (tempo) e (3) fatores climáticos (temperatura, umidade relativa do ar, intensidade luminosa, força e direção do vento; ver seção II-E). Foram ainda comparados com a direção média de vôo observada em campo aberto, e com o comportamento apresentado na gaiola experimental.

2. Orientação do vôo em áreas abertas.

Para o estudo da direcionalidade do vôo das borboletas em áreas abertas, foram feitas amostragens dos rumos de vôo nos "platôs" N-1 e N-3, e no Pojuca, Aeroporto e S. Pelada, clareiras abertas pelo homem em áreas de floresta. Estas amostragens consistiam da tomada dos "rumos de sumida" (o rumo de bússola no qual o indivíduo desaparecia no horizonte) dos indivíduos que cruzavam um círculo de 40 m de diâmetro demarcado no chão. Era feita a interceptação da linha de vôo de cada borboleta no interior do círculo e, dali, ela foi visualmente acompanhada à medida que se afastava. Através de visada com bússola magnética, registrava-se o rumo em que cada indivíduo desaparecia à distância (normalmente entre 100 e 200 m). Foram anotados a espécie e, quando possível, o sexo do indivíduo, e o horário de

cada observação. Estas observações se estendiam até que o número de borboletas cruzando o "círculo de amostragem" se tornasse muito reduzido. Em duas ocasiões, foram feitas duas amostragens simultâneas em pontos diferentes do platô N-1.

Tratamento dos dados.

Os dados foram analisados utilizando-se métodos estatísticos específicos para distribuições que se repetem no plano ou no espaço, a chamada Estatística Circular (Batschelet 1981; Zar 1984). Para tanto, considerou-se o rumo de sumida de cada indivíduo observado como um vetor unitário e obteve-se o rumo médio pela sua soma vetorial onde temos então o ângulo médio (α^0) e um módulo (r). O ângulo médio reflete a direção preferencial que o grupo de borboletas amostrado tomou e o módulo, representado pelo comprimento do vetor médio, é função inversamente proporcional ao espalhamento dos rumos individuais. O intervalo de confiança do ângulo médio foi estimado com um coeficiente de confiança de 95%. Os dados de direções de vôo sofreram correção para a declinação magnética, de modo que os resultados são apresentados como direções geográficas.

Com a aplicação do teste Rayleigh (R) foi possível verificar se as populações amostradas eram uniformes (evidência de não direcionamento). O teste Watson-Williams (F) foi usado para comparar os rumos médios de diferentes populações amostradas. Para melhor descrição dos resultados, foi também

calculada a razão direcional [$a^0 \pm 45^0$; $(a^0 - 90^0) \pm 45^0$; $(a^0 + 90^0) \pm 45^0$; $(a^0 - 180^0) \pm 45^0$; ver Baker, 1978] do deslocamento dos lepidópteros através daquela região.

Para cada espécie, o tratamento estatístico descrito acima foi feito com base nos seguintes agrupamentos de dados: (a) total por horário (o período diário de atividade das borboletas foi dividido em intervalos de meia hora) em cada dia de observação; (b) total em cada dia; (c) total em cada localidade (os dados obtidos no platô N-1 em 1985 foram parcelados em dois grupos representando diferentes fases do período da coleta dos dados); (d) total por horário obtido em cada localidade; (e) total por horário no ano de 1985; (f) total em cada ano. As análises com os agrupamentos (a) e (d) foram feitas apenas para a espécie Phoebis statira, para a qual foi disponível um maior número de dados.

Com os dados da espécie P. statira, além dos cálculos da estatística circular para análise da orientação do voo medida nas áreas abertas, foram feitos cálculos de regressão linear procurando correlacionar a direção média do voo com as horas do dia e o azimute do sol. Os cálculos de regressão linear foram feitos para as seguintes correlações: (1) "rumo médio de voo vs horas do dia"; (2) "rumo médio de voo vs azimute solar"; (3) "diferença entre o rumo médio de voo e o azimute solar vs horas do dia". Para esta última correlação foram traçadas duas retas, uma com os dados de todo o período de atividade, e a outra com os dados obtidos até as 1200 hs. Para efeito de cálculo, a diferença angular entre o azimute do sol e o rumo médio de voo dos insetos

foi considerada positiva quando o sol se encontrava à esquerda do rumo de vôo e negativa quando se encontrava à direita. O azimute do sol e o rumo médio de vôo foram medidos no sentido anti-horário a partir do sul, e o tempo (horas do dia) foi medido em minutos a partir de 0900 hs. Estes cálculos foram feitos para os seguintes grupos de amostragens: (1) N-1; 28/7/84; (2) N-1; 9-10/8/84; (3) N-3; 29-30/7/85; (4) N-1; 16/7-2/8/85; (5) N-1; 16-21/8/85; (6) Pojuca; 1/9/85; (7) Aeroporto; 26/8-2/9/85; (8) total dos dados obtidos em 1985; e (9) total dos dados obtidos em 1985 excluídos os dados do platô N-3.

3. Experimentos de orientação com gaiola circular.

Tendo como base o trabalho de Kanz (1977), foram realizados alguns experimentos utilizando gaiola circular, para o estudo da influência do sol como estímulo direcional sobre a orientação de borboletas Phoebis statira e P. argante. A gaiola circular (diâmetro = 60 cm e altura = 17 cm) foi feita com o uso de 2 peneiras comerciais (malha = 3 mm) unidas por 4 piquetes de madeira e lateral fechada com tecido filó (malha fina). Foram utilizadas várias modificações da gaiola que, a cada experimento, permitiam à borboleta ter acesso visual somente de partes desejadas da paisagem (Fig. 8). Estas modificações experimentais na gaiola circular foram feitas com o uso de cartolina preta para cobrir determinados setores da superfície da gaiola.

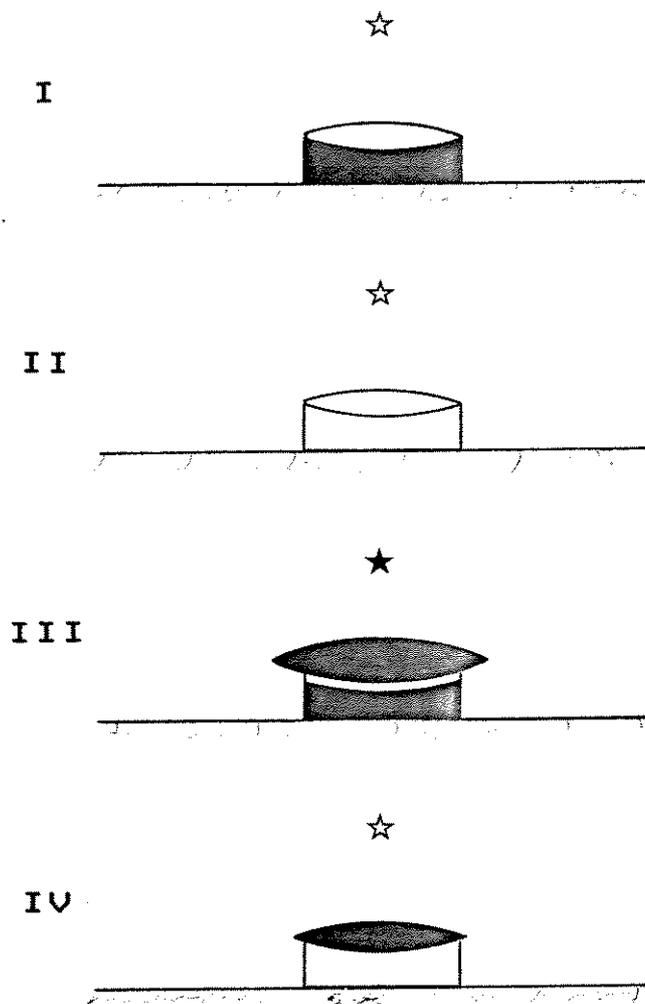


Figura 8. Esquema dos diferentes modelos de gaiola circular utilizados nos experimentos sobre o uso de pistas visuais na orientação das borboletas: (I) com teto opaco e lateral transparente, que permitia visão do céu somente; (II) com lateral e teto transparentes, que permitia visão do céu e da paisagem terrestre ao redor; (III) com teto opaco e avançando (aproximadamente 15 cm) sobre a lateral da arena, lateral esta transparente apenas no terço superior, de modo a não permitir visão do céu além de um anel ao nível do horizonte, com o sol não sendo visível; (IV) com teto opaco e lateral transparente e recuada (aproximadamente 5 cm) da borda do teto, que não permitia visão do setor do céu mais próximo do zênite, com o sol deixando de ser visível apenas nos instantes próximos de sua culminação; (☆) sol visível; (★) sol não visível.

As borboletas foram colocadas individualmente no interior da gaiola (previamente orientada em relação ao norte magnético e apoiada sobre uma caixa ou diretamente no solo) e, após 1 min, foi anotado o rumo de pouso do indivíduo na borda da gaiola. Se, ao final daquele tempo, a borboleta ainda se debatia contra diferentes pontos da parede da gaiola, dava-se mais 1 min ou libertava-se o indivíduo. Para cada rumo foi feita anotação do horário. As anotações dos rumos de pouso das borboletas, bem como das principais direções cardeais (norte, sul, leste, oeste), foram feitas em uma fita que circundava o anel superior da gaiola. Evitava-se, deste modo, o trabalho de fazer medição com bússola para cada indivíduo observado. Os pontos na fita foram posteriormente transformados em ângulos. As borboletas, quando no interior das gaiolas, mostravam instinto de "subir" (geotropismo negativo -- comportamento apresentado pela maioria dos insetos quando deparados com algum obstáculo) e, devido ao formato convexo do teto (Fig. 8), quase sempre pousavam junto à borda superior da arena. Estes experimentos foram em sua maioria conduzidos no Caldeirão, às margens do Rio Itacaiunas, onde os indivíduos podiam ser facilmente capturados junto aos aglomerados formados no chão, e no platô N-1, onde os indivíduos foram capturados durante o voo.

Outro experimento utilizou um anteparo de madeira e um espelho, com o intuito de inverter artificialmente em 180° a posição do azimute solar observável pelas borboletas no interior da gaiola (Fig. 9). As borboletas foram colocadas individualmente na gaiola e submetidas a três situações consecutivas diferentes:

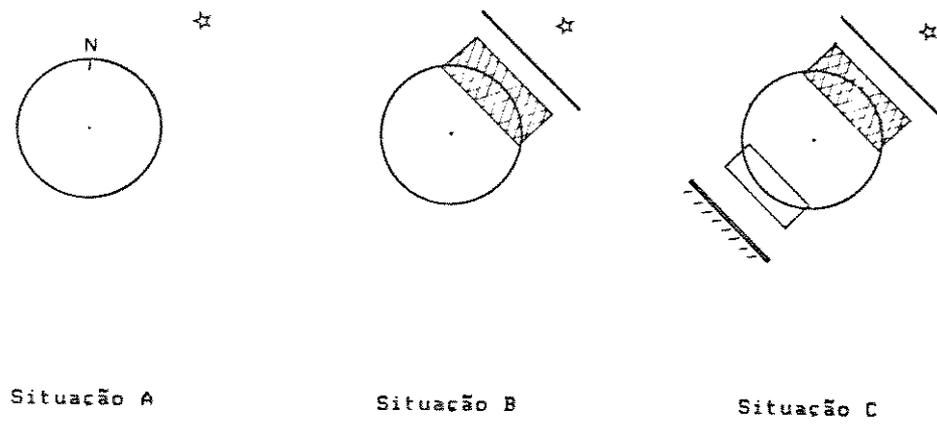


Figura 9. Esquema mostrando as diferentes situações a que foram submetidas as borboletas no experimento com gaiola circular (modelo com lateral e teto transparentes) que utilizou um anteparo e um espelho para inversão artificial da posição aparente do sol. O círculo representa a gaiola; (N) norte geográfico; (☆) azimute do sol; (—) anteparo; (▨) área aproximada sombreada pelo anteparo; (—) espelho; (□) área aproximada do reflexo especular do sol.

(A) sol visível a partir de qualquer parte da gaiola; (B) a parte da gaiola voltada para o sol foi sombreada por um anteparo de madeira colocado "entre" o sol e a gaiola; (C) a parte da gaiola voltada para o sol foi sombreada pelo anteparo e a parte oposta atingida por um reflexo do sol provocado por um espelho colocado "atrás" da gaiola, em posição oposta (180°) ao sol. O anteparo consistiu de uma placa de madeira (65x48 cm) forrada com cartolina preta apoiada num suporte que permitia o ajuste de sua altura. Este suporte ficava distante da gaiola aproximadamente 20 cm. O espelho (49x49 cm) foi segurado pelo pesquisador (distante aproximadamente 1 m da gaiola) de modo a provocar o reflexo do sol na área desejada da gaiola.

Em outro experimento foram utilizados indivíduos que haviam sido capturados na tarde do dia anterior e mantidos em um quarto. As condições de luminosidade, contudo, não foram controladas, apenas as borboletas não tiveram acesso direto à luz do dia entre 1600 e 0800 hs.

Para a análise dos dados dos experimentos que utilizaram gaiola circular foi usada também a estatística de distribuições circulares (Batschelet 1981). Foram aplicados os testes Rayleigh para o total dos rumos obtidos em cada intervalo de meia-hora para os diferentes modelos de gaiola, e os testes Rayleigh e Watson U^2 para o total geral (todos os intervalos de tempo) de rumos obtidos em cada experimento. Neste último caso, os rumos individuais foram reunidos em relação ao azimute solar fixado no ângulo zero.

À época da realização dos experimentos, a declinação magnética na região onde foram feitos os estudos era de aproximadamente 17° à oeste, para a qual foi aplicada a correção em todas as medidas feitas com uso de bússola magnética. Deste modo, todos os resultados referentes a "direções" (do vôo das borboletas no campo, do pouso na arena circular, dos trechos de estrada, do vento, ou do azimute solar) neste trabalho são direções geográficas.

Para verificar se as medidas feitas com a bússola nos campos de afloramento ferrífero ("cangas" ou "platôs") não sofriam interferência magnética, foram comparadas as medidas do azimute solar feitas, num mesmo horário em dias consecutivos, nos platôs e em áreas com solo normal, o que revelou não haver qualquer diferença perceptível.

D. Velocidade e altura do vôo.

Para estimativa da velocidade do vôo das diferentes espécies de lepidópteros, foram feitas cronometragens do tempo gasto para, cada indivíduo observado, percorrer um segmento de 60 m demarcado num trecho de estrada. Com um observador em cada extremidade do segmento, eram feitos sinais com o braço para facilitar a cronometragem de indivíduos que cruzavam a linha de "entrada" e "saída" daquele trecho. A extensão do segmento permitia boa comunicação entre os observadores. A análise estatística dos dados foi feita através de análise de variância

unifatorial (Sokal & Rohlf 1969).

A altura média do voo das borboletas foi estimada com base em marcas feitas em barranco, tronco de árvore ou estaca fincada à margem da estrada.

Para testar a correlação da velocidade e altura do voo de 4 espécies de Phoebis com o volume corporal, calculou-se o volume corporal médio para cada espécie a partir de medidas feitas por imersão do corpo (sem as asas) fresco em água numa bureta e anotação do volume de água deslocado.

E. Medidas abióticas.

Foram feitas medidas de temperatura, umidade relativa do ar, intensidade luminosa, direção e velocidade do vento (Escala Beaufort; Blair & Fite 1964) e azimute do sol, a cada 30 minutos nos locais onde eram efetuadas as observações. Para isto foram utilizados psicrômetro manual, fotômetro fotográfico e bússola (precisão de $0,5^{\circ}$) respectivamente. A direção do vento (sua origem), mais ou menos à altitude em que voavam as borboletas (em torno de 1,5 m), foi estimada com o uso do puçá entomológico servindo de "biruta". O puçá foi apoiado com a ponta do cabo no chão e, frouxamente seguro com a mão, mantido na vertical. Desta forma, a rede girava livremente até ficar com sua abertura voltada contra o vento. Devido à quebra do aparelho, as medidas de umidade relativa do ar são incompletas.

Com base nas medidas feitas no campo, mais os dados de latitude e longitude daquela região e consulta ao analema (Fig. 10), foram feitas curvas do "azimute solar vs horas do dia" (Figs. 52-55 na Seção III-G) para diferentes intervalos do período de coleta de dados na região.

Dados climáticos da região de Carajás foram cedidos pela estação meteorológica localizada na sede do município de Serra Norte. Para padrões climáticos da região foi também consultado Almeida (1986).

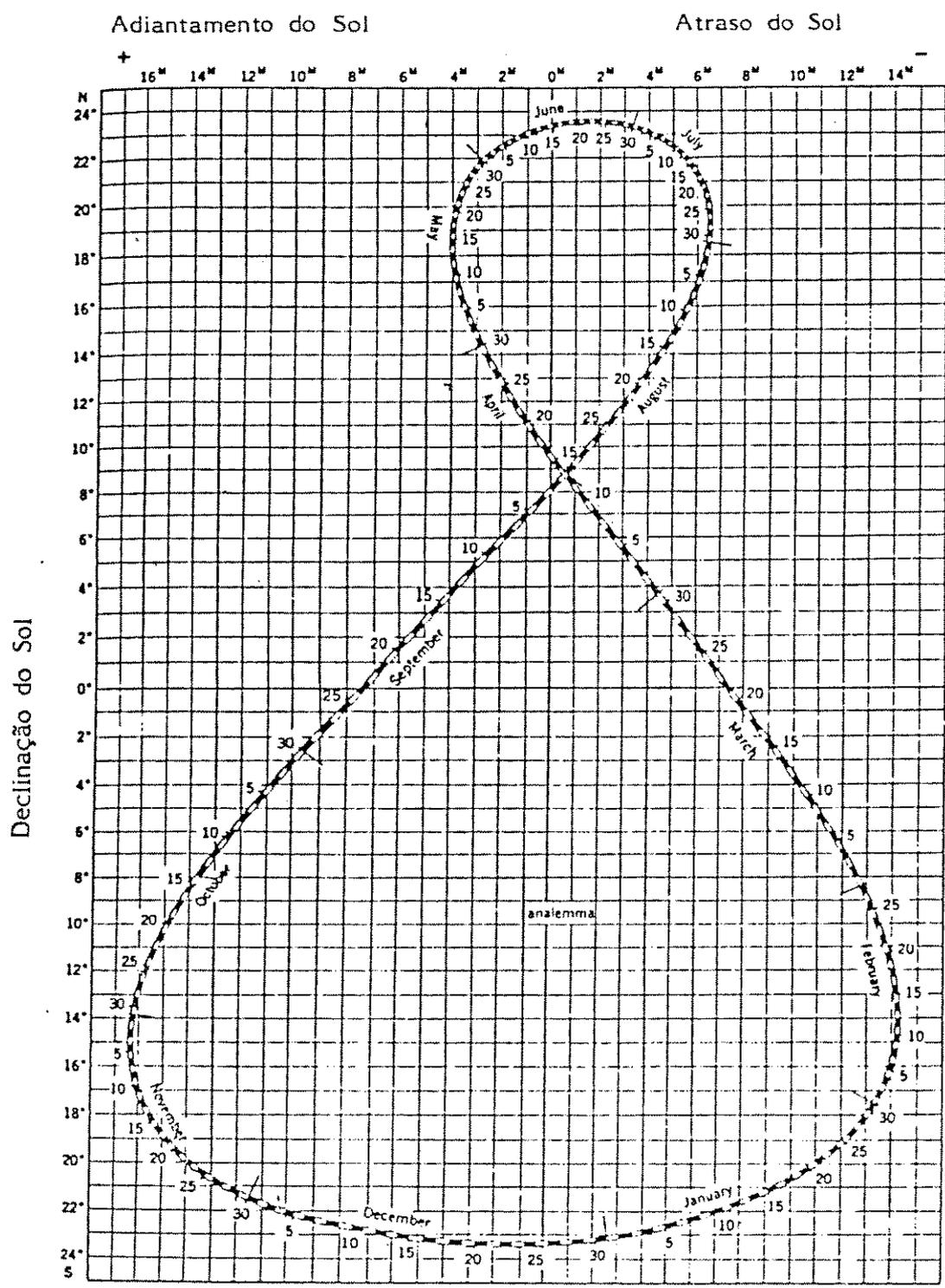


Figura 10. O analema mostra a variação da posição do sol durante o ano. Na abscissa temos quanto o sol adianta (+) ou atrasa (-) em minutos de hora, e na ordenada a declinação do sol. Com as informações deste analema mais a latitude e longitude do local onde foram feitos os estudos foi calculado o momento da culminação do sol para diferentes intervalos do período de coleta de dados na região (ver Figuras 52 a 55 na Seção III).

III - RESULTADOS.

A. Espécies observadas e sua abundância relativa.

Embora não tenham sido feitas amostragens em outras épocas do ano, as informações obtidas indicam que o fluxo mais intenso de borboletas migratórias através daquela região ocorre no período mais seco do ano, que normalmente se estende de junho a setembro (ver Fig. 3). O número de borboletas em migração, entretanto, pode variar fortemente de ano para ano (W.W. Benson, comunicação pessoal).

Foram observadas em comportamento migratório borboletas pertencendo a 28 espécies das famílias Pieridae, Nymphalidae, Hesperidae, Papilionidae e Lythidae, e uma mariposa da família Uraniidae (Tabela 2).

O gênero Phoebis, com 5 espécies (P. statira, P. argante, P. trite, P. philea e P. sennae) da sub-família Coliadinae (Pieridae), foi o grupo mais bem representado, englobando aproximadamente 90% dos indivíduos em atividade migratória (Fig. 11). A espécie Phoebis statira foi, de longe, a mais numerosa, com aproximadamente 70% do total de indivíduos. Appias drusilla (Pieridae: Pierinae) e Marpesia chiron (Nymphalidae: Nymphalinae) foram relativamente frequentes, contribuindo cada uma com aproximadamente 5% do grupo amostrado. Os Hesperidae representavam aproximadamente 2% dos indivíduos. Estas proporções foram estimadas com base em 6 dias de

Tabela 2. Lista das espécies de lepidópteros observadas em comportamento migratório na região de Carajás, Pará, nos períodos de julho-agosto de 1984 e julho-setembro de 1985.

Posição taxonômica	Espécie
Rhopalocera (borboletas)	
Papilionoidea	
Libytheidae	<u>Libytheana carinenta</u> (Cramer 1779)
Nymphalidae	
Heliconiinae	<u>Agraulis vanillae maculosa</u> (Stichel 1907) <u>Dione juno</u> (Cramer 1779) <u>Dryas iulia</u> (Linnaeus 1758)
Nymphalinae	<u>Marpesia chiron</u> (Fabricius 1775) <u>Marpesia norica</u> (Hewitson 1852) <u>Marpesia orsilochus</u> (Fabricius 1776)
Papilionidae	<u>Eurytides protesilaus</u> (Linnaeus 1758)
Pieridae	
Coliadinae	<u>Anteos menippe</u> (Hubner 1818) <u>Eurema dina leuce</u> (Boisduval 1836) <u>Phoebis argante</u> (Fabricius 1775) <u>Phoebis philea</u> (Linnaeus 1763) <u>Phoebis sennae</u> (Linnaeus 1758) <u>Phoebis (Aphrissa) statira</u> (Cramer 1777) <u>Phoebis trite</u> (Linnaeus 1758)
Dismorphinae	<u>Dismorphia licinia</u> (Cramer 1777) <u>Pseudopieris nehemia</u> (Boisduval 1836)
Pierinae	<u>Appias drusilla</u> (Cramer 1779) <u>Ascia buniae</u> (Hubner 1816) <u>Hesperocharis hirlanda</u> (Stoll 1790) <u>Hesperocharis nera</u> (Hewitson 1856) <u>Melete lycimnia</u> (Fruhstorfer 1907) <u>Perrybris pamela</u> (Stoll 1782)
Lycaenidae	
Riodininae	<u>Caria</u> sp
Hesperioidea	
Hesperiidae*	<u>Chiomara punctum</u> (Mabilde 1878) <u>Gesta</u> sp <u>Heliopetes arsalte</u> (Linnaeus 1758) <u>Mylon pelopidas</u> (Fabricius 1793)
Heterocera (mariposas)	
Uraniidae	<u>Urania leilus</u> (Linnaeus 1758)

As espécies foram identificadas pelo Prof. Dr. K.S. Brown Jr. A posição taxonômica das espécies segue Scott (1985). Para nomes dos autores foram consultados Bridges (1988) e Watson & Whalley (1975), entre outros. (*) identificação das espécies deste grupo ainda por ser confirmada com um especialista.

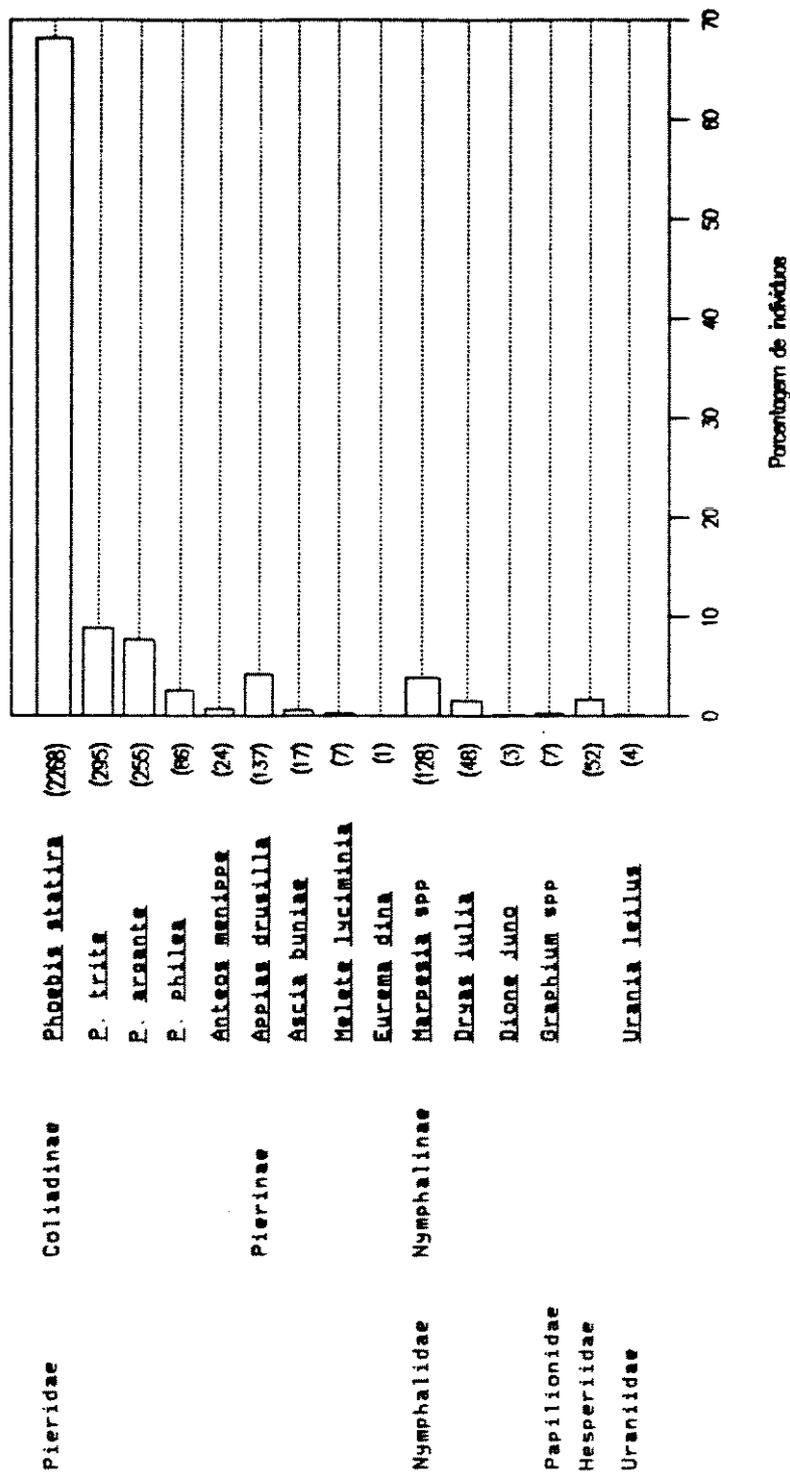


Figura 11. Abundância relativa das espécies de lepidópteros observadas voando em diferentes trechos de estradas da região de Serra Norte (como porcentagem de indivíduos por espécie presente nas amostragens feitas em 6 dias em julho-agosto/85). Entre parênteses o número de indivíduos por espécie observado.

amostragens do número de indivíduos voando ao longo de estradas nas áreas de floresta.

Curiosamente, Phoebis sennae, que foi observada com relativa frequência em 1984, à exceção de raros indivíduos (um casal em cópula e umas poucas larvas em Cassia), não foi vista em 1985, seja entre os indivíduos voando nas estradas em áreas de mata e nas áreas abertas, seja nos aglomerados no chão.

B. Padrão diário de atividade, razão sexual e diferença entre os sexos no comportamento.

A atividade migratória concentrava-se principalmente entre 1000 e 1400 hs, sempre em condições de sol brilhante, e com o pico ocorrendo por volta do meio-dia. Mariposas Urania leilus foram muitas vezes os primeiros indivíduos a serem observados em atividade de vôo pela manhã, por volta de 0830 hs. Em áreas de mata, aproximadamente entre 0900 e 1000 hs da manhã, borboletas das diferentes espécies eram observados em comportamento de termorregulação (ver Kingsolver 1983 et seq.), ou realizando vôos mais ou menos ao acaso ao longo das trilhas e clareiras e visitando flores, especialmente Passiflora coccinea (Passifloraceae). Após este período de aquecimento corporal, as borboletas ingressavam num vôo rápido e com direção definida, formando um fluxo mais ou menos contínuo de milhares de indivíduos ao longo de rios, estradas e em áreas abertas.

Os indivíduos em migração apresentavam em sua grande maioria um aspecto jovem e exibiam grande disposição para o voo. Em áreas florestadas, enquanto os machos seguiam pelos cursos de água e estradas (mais que 90% dos indivíduos observados nestes locais eram machos) utilizando-os como "vias" principais de deslocamento, as fêmeas seguiam aparentemente por dentro da mata. Já nas áreas abertas, embora a frequência de machos fosse maior, fêmeas eram também observadas voando em grande número (Tabela 3). Ao longo de sua trajetória as fêmeas podiam ser vistas com frequência inspecionando as plantas hospedeiras e realizando oviposições.

Todos os dias, especialmente a partir do meio-dia, podiam ser observados vários aglomerados de machos das diferentes espécies em bancos de areia úmida nas margens do Rio Itacaiunas e em determinados trechos de estradas. Nos aglomerados de pierídeos, que podiam conter centenas de indivíduos, as borboletas das diferentes espécies se agrupavam formando sub-grupos por espécie, particularmente se a coloração diferia muito (por exemplo, P. statira e P. trite de cor amarelo-limão vs P. argante e P. philea, de cor amarelo-ocre). Também os ninfalídeos Dryas iulia e Marpesia spp, de cores predominantemente vermelha e marron respectivamente, formavam agregados separados. Os indivíduos reunidos nestes aglomerados dispersavam-se rapidamente quando um potencial predador se aproximava daquele local. Em determinados locais, geralmente próximos a estes agregados, eram encontradas dezenas de asas de pierídeos, especialmente da sub-família Coliadinae, que haviam sido aparentemente predados por

Tabela 3. Frequência de machos e fêmeas de Phoebastria immutabilis voando ao longo de trechos de estradas cruzando áreas de mata e em áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 16/8 e 2/9 de 1985.

Local	Data	Número de indivíduos amostrados	
		machos	fêmeas

Trechos de estrada:			
	27/8	304	0
	28/8	203	0
	29/8	110	0
	Total	617	0
Clareiras:			
Platô N-1	16/8	78	38
" "	21/8	36	14
" "	25/8	13	5
Aeroporto	26/8	18	15
"	2/9	72	14
	Total	217	86

A frequência de machos e fêmeas nas clareiras é diferente da razão 1:1 ($\chi^2 = 56,637$; $p < 0,001$).

Galbula ruficauda (Aves: Galbulidae).

Ao cessar a atividade migratória no período da tarde as borboletas procuravam locais de pouso na vegetação, onde permaneciam até a manhã seguinte. Normalmente pousavam na face inferior de folhas com coloração semelhante a de suas asas (folhas amareladas no caso de alguns Coliadae). Eventualmente, puderam ser observados indivíduos escolher cuidadosamente seu "sítio para pernoite". Realizavam vôos aleatórios pela vegetação até "decidirem" por determinado arbusto ou ramo. Contornavam várias vezes aquele local realizando pousos rápidos em diferentes folhas (muitas vezes não chegavam a pousar), até pousarem definitivamente num dado "sítio", que frequentemente era aquele no qual o indivíduo tornava-se bastante críptico.

C. Padrão geral do vôo.

As borboletas machos voavam isoladamente ou em "fileiras", que geralmente eram constituídas por 2 a 8 ou mais indivíduos da mesma espécie (distanciados entre si aproximadamente 0,5 m) seguindo na mesma "linha de vôo", o que fazia lembrar, como sugeriu Negret (1988), "caldas de pipas" em movimento. O vôo era realizado a poucos metros do chão e, de um modo geral, em sentido contrário ou transversal ao vento. Quando o vento contrário soprava com muita força, o vôo tendia a ser feito mais rente ao solo. As borboletas tendiam a acompanhar o perfil do relevo mantendo uma mesma altura média de vôo em relação ao

solo. Este comportamento foi particularmente documentado a partir da observação de alguns indivíduos cruzando o garimpo "Cava da Babilônia" da Serra Pelada (Carajás, Serra Leste).

Ao atravessarem áreas abertas na região (os campos de altitude ou "platôs" e grandes áreas desmatadas), machos e fêmeas das diferentes espécies voavam praticamente em uma linha reta por toda a extensão da área em que podiam ser acompanhados visualmente. As borboletas contornavam os obstáculos (por ex., construções ou grupo denso de arbustos) voando preferencialmente por cima destes (em vez de contorná-los lateralmente), mantendo assim a trajetória retilínea do voo.

Machos de uma mesma espécie voando em sentidos contrários ao longo de estradas nas áreas de matas "brigavam" frequentemente ao se cruzarem, realizando vôos em círculos pequenos e ascendentes por alguns segundos e, ao retomarem a rota faziam-no no mesmo sentido em que vinham originalmente. As borboletas eram frequentemente atraídas durante o voo por pequenos objetos de cor clara caídos no chão (por ex., pedaços de papel branco, cascas de laranja, outras borboletas mortas) ou objetos de cor vermelha.

Ao escaparem de uma primeira tentativa de captura por parte do pesquisador as borboletas passavam a exibir um padrão de voo mais rápido e irregular, o que tornava-as praticamente impossíveis de serem capturadas. Este comportamento pode ser uma resposta adaptativa à pressão do ataque dos predadores naturais.

As borboletas cessavam o voo temporariamente quando uma nuvem passageira sombreava a área por onde percorriam. Por

exemplo, trechos de estrada sob condições de insolação direta (intensidade luminosa acima de 90000 lux), ao longo dos quais podiam ser observadas centenas de borboletas em vôo, tornavam-se totalmente desertos, em questão de segundos, quando sombreados pelas nuvens (intensidade luminosa abaixo de 30000 lux). As borboletas alçavam vôo mais alto e dirigiam-se à mata, onde pousavam na vegetação. Assim que a nuvem se afastava, e a estrada tornava-se novamente iluminada, as borboletas reapareciam, quase que simultaneamente com o sol. Este fato repetiu-se várias vezes ao longo do período da coleta dos dados na região.

D. Variações climáticas nas diferentes áreas estudadas e atividade das borboletas.

A atividade de vôo das borboletas nas áreas de floresta estendia-se normalmente até mais tarde do que nas áreas de canga. Ao longo das estradas e rios e nas clareiras em áreas florestadas, até aproximadamente 1500 hs podia-se ver ainda um bom número de borboletas voando, ao passo que nos platôs, já por volta de 1300 hs era bastante reduzido o número de indivíduos observados em vôo. Esta diferença no período de atividade dos indivíduos entre estes dois ambientes pareceu estar ligada às diferenças microclimáticas descritas a seguir.

Para uma análise mais detalhada das variáveis climáticas nas diferentes áreas estudadas durante o período da coleta dos dados na região, foram usados principalmente os dados

das medições feitas em 1985 (Figs. 12 a 14). Ao longo do dia, durante aquela estação seca, a temperatura do ar elevava-se gradualmente no período da manhã, até atingir um pico por volta das 1400 hs. No período entre 16 de junho e 6 de agosto, observou-se que este aquecimento do ar no período da manhã, dava-se mais lentamente nas áreas florestadas em relação aos platôs. Por volta de 0900 hs, por exemplo, o ar já se encontrava relativamente aquecido no alto dos platôs, o que não ocorria nas áreas de mata (Fig. 12). Este fato, aparentemente, fazia com que o pico de temperatura ao longo do dia fosse levemente retardado nas áreas de matas em relação às áreas de canga ("platôs"). Entre 0900 e 1600 hs, a variação da temperatura nas áreas de matas (21-31°C) foi maior que nas áreas de canga (27-31°C). Neste mesmo período, também os valores médios de umidade relativa do ar nas áreas de canga sofreram uma menor variação (de 65% a 50% aproximadamente), e estiveram sempre abaixo daqueles obtidos nas áreas com matas (de 90% a 65%) (Fig. 13).

Já entre 15 de agosto e 6 de setembro a temperatura média do ar era mais alta, especialmente nas áreas de florestas, onde, entre 0900 e 1600 hs, foram obtidas médias (28 a 32°C) superiores inclusive àquelas registradas nos platôs (27 a 31°C, igual ao período anterior) (Fig. 14). O padrão climático da região mostra que esta elevação de temperatura ocorre normalmente no fim da estação seca (ver Fig. 5).

Em uma única ocasião (25/8/85), observou-se um fluxo relativamente grande de indivíduos até em torno de 1700 hs da tarde, mesmo por sobre os platôs. Aparentemente, uma chuva forte

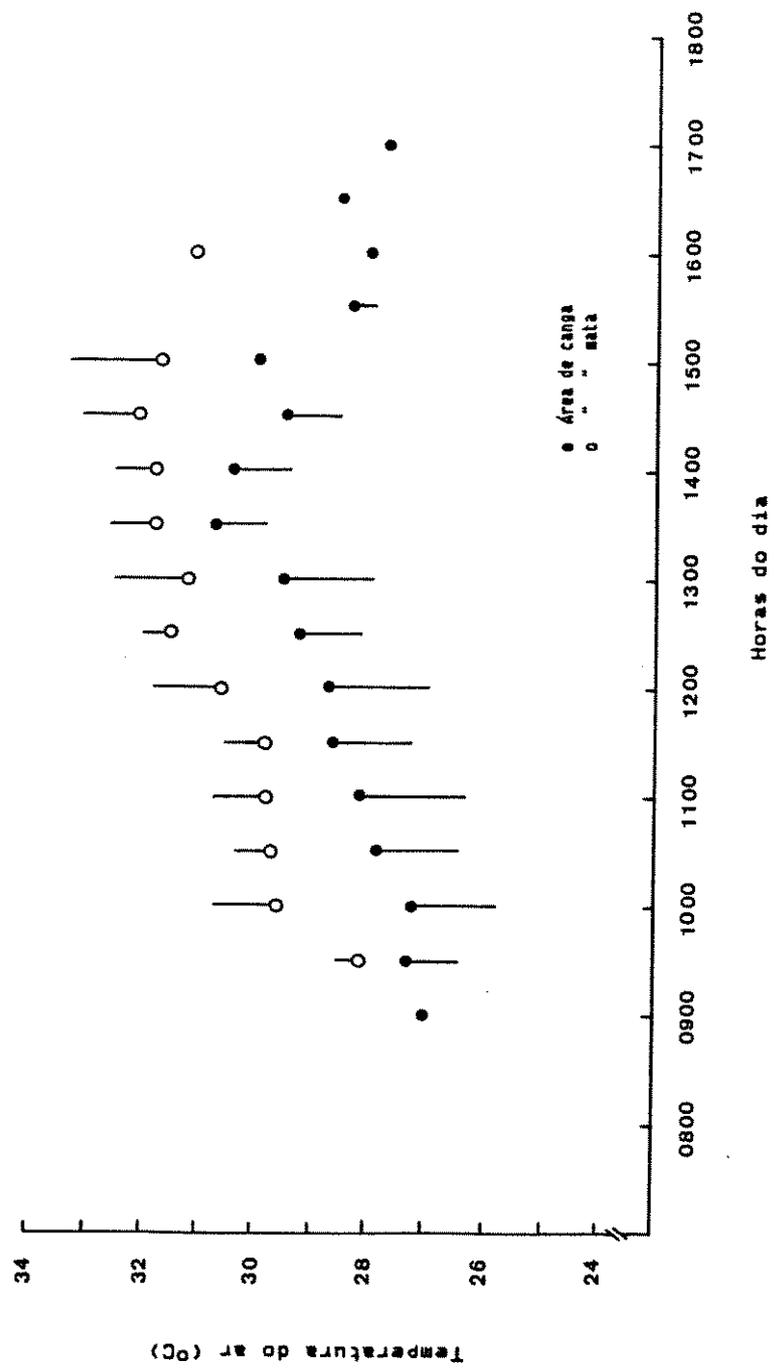


Figura 12. Temperatura média do ar registrada na região de Serra Norte (Carajás), Pará, entre 16/7 e 6/8 de 1985.

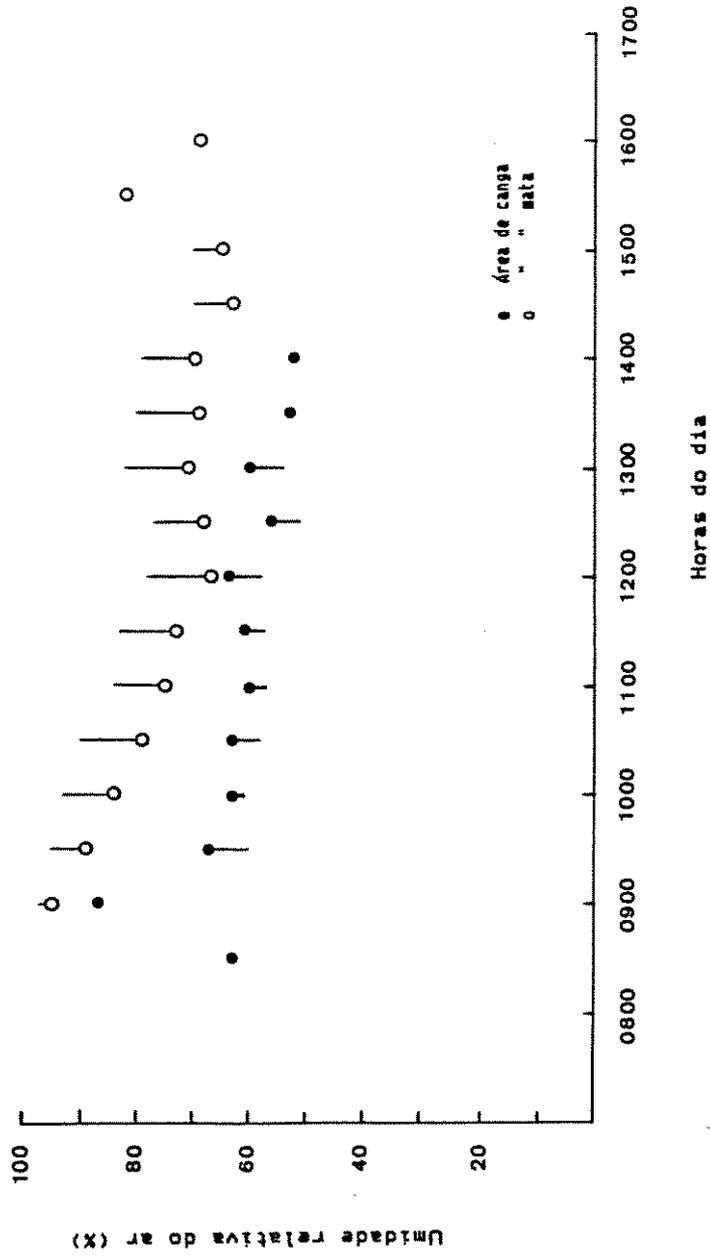


Figura 13. Umidade relativa do ar média registrada na região de Serra Norte (Carajás), Pará, entre 16/7 e 6/8 de 1985.

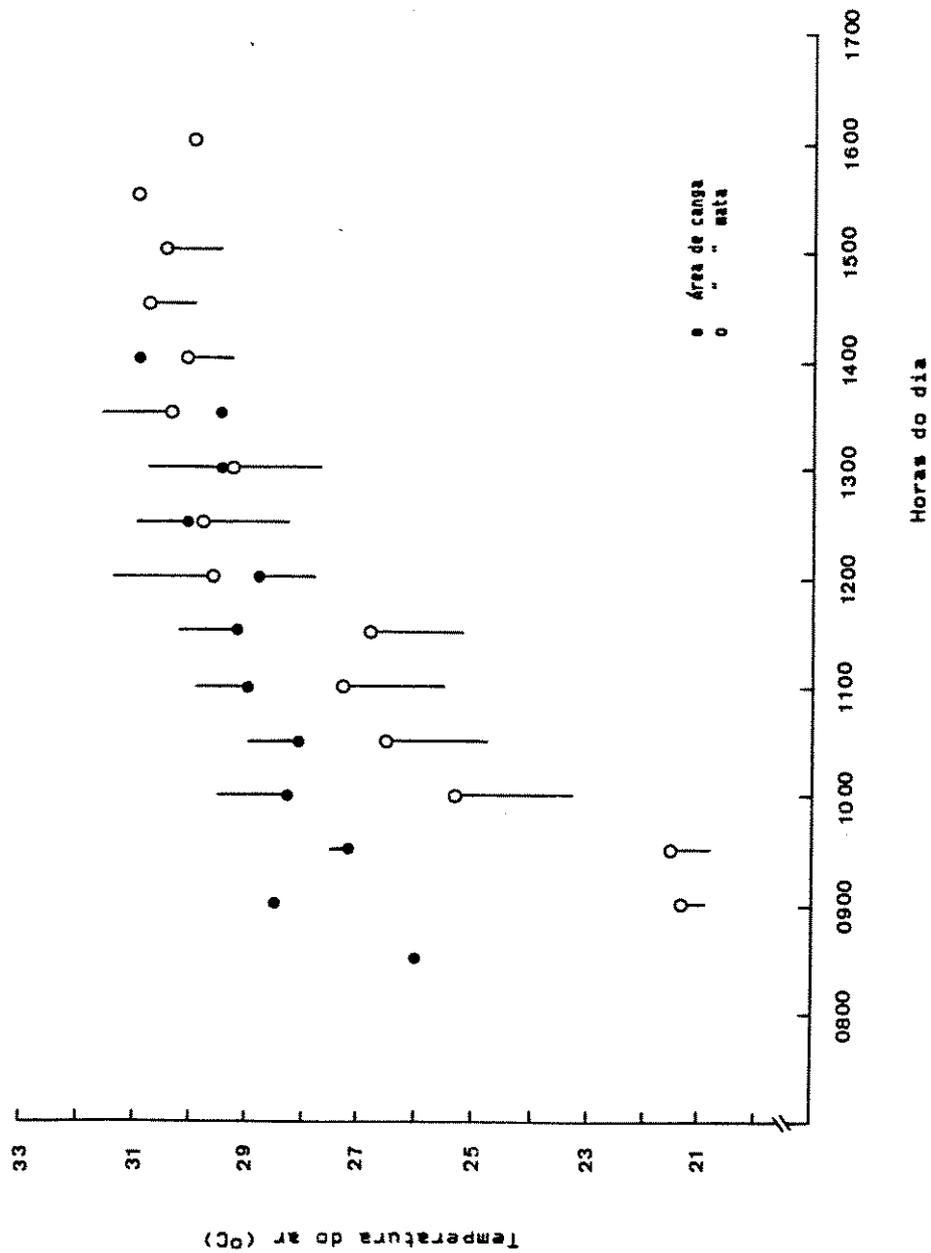


Figura 14. Temperatura média do ar registrada na região de Serra Norte (Carajás), Pará, entre 15/8 e 6/9 de 1985.

pela manhã propiciou condições adequadas de temperatura e umidade relativa do ar para o vôo à tarde.

Os ventos alíseos sopraram predominantemente de sudeste e leste até mais ou menos a metade do período da coleta dos dados na região (16/7-9/8: $\alpha^0=84^0$; $n=47$; $p<0,001$), e de nordeste e norte na fase final (16/8-6/9: $\alpha^0=35^0$; $n=72$; $p<0,001$) (ver também as Figuras A-1 a A-18 no Apêndice). Em 1984, predominaram os ventos de sudeste. Os ventos sopravam com maior força (força 3 na Escala Beaufort; velocidade entre 13 e 18 km/h) no alto dos platôs em relação às áreas de matas, onde, apenas em alguns trechos mais elevados das estradas foram mais sentidos.

No período final da coleta dos dados na região, entre meados de agosto e setembro de 1985, a atmosfera esteve bastante "enfumaçada" (com névoa seca). Isto se deveu possivelmente às queimadas feitas nas fazendas da região, e ao pó levantado pelo tráfego intenso de veículos pesados nas estradas de terra na área do Projeto Carajás, somados à falta de chuvas naquela época do ano.

E. Plantas hospedeiras e ciclo de vida.

Nas bordas das matas podiam ser observadas fêmeas de pierídeos explorando a vegetação e depositando ovos nas suas plantas hospedeiras. Nestas plantas eram encontrados com frequência ovos e larvas em diferentes estágios de desenvolvimento. A trepadeira Pleonotoma jasminifolium

(Bignoniaceae), planta observada ser utilizada por Phoebis statira (Tabela 4), crescia nas bordas das matas, trilhas, clareiras, e nas margens de estradas cruzando florestas. As fêmeas depositavam seus ovos isoladamente nas extremidades de crescimento das plantas. As larvas, de coloração verde-claro, alimentavam-se especialmente das folhas jovens.

Segundo DeVries (1987), existe uma possibilidade de haverem duas espécies sob o nome de Phoebis (Aphrissa) statira uma vez que ocorrem duas formas larvais que se alimentam em plantas de diferentes famílias, possivelmente espécies "irmãs". A forma larval que se alimenta em Bignoniáceas difere daquela que se alimenta em plantas da família Leguminosae. A descrição de DeVries para a forma larval que se alimenta em plantas da família Bignoniaceae coincide com a que foi observada neste estudo.

Outras espécies de Phoebis utilizavam diferentes espécies do gênero Cassia (Leguminosae: Caesalpinaceae) como plantas hospedeiras (Tabela 4). Larvas de P. philea e P. sennae eram encontradas principalmente sobre as inflorescências, alimentando-se de flores, folhas e botões florais. Devido à sua coloração amarela (com listras transversais negras nos estágios finais), estas lagartas ficavam camufladas sobre as flores amarelas, características do gênero Cassia. Larvas de P. philea encontradas alimentando-se de folhas em arbustos de Cassia desprovidos de flores apresentavam um padrão de coloração mais escuro, com o verde substituindo o amarelo, o que as tornava menos visíveis sobre aquele substrato e, possivelmente, mais protegidas contra seus potenciais predadores visualmente

Tabela 4. Plantas hospedeiras de 4 espécies de borboletas do gênero Phoebis (Pieridae: Coliadinae) observadas em comportamento migratório na região de Serra Norte (Carajás), Pará.

Espécie	Planta(s) hospedeira(s)*	Família	Hábito	Método de verificação**		Parte da planta atacada pela larva
				1	2	
<u>Phoebis statira</u>	<u>Pleonotoma jasminifolium</u> Miers	Bignoniaceae	trepadeira	+	+	folhas jovens
<u>Phoebis philea</u>	<u>Cassia fastuosa</u> Wild ex. Benth <u>Cassia racemosa</u> Mill. ou <u>Senna silvestris</u> (vel.) Irwin & Barnaby subsp. <u>silvestris</u> var. <u>silvestris</u> sensu Irwin & Barnaby <u>Cassia chrysocarpa</u> Desv. ou <u>Senna chrysocarpa</u>	Caesalpinaceae	arbusto	+	+	flores e folhas
<u>Phoebis argante</u>	<u>Cassia multijuga</u> Richard ou <u>Senna multijuga</u> (Richard) Irwin & Barnaby	Caesalpinaceae	árvore	+		folhas
<u>Phoebis sennae</u>	<u>Cassia chrysocarpa</u> Desv. ou <u>Senna chrysocarpa</u>	Caesalpinaceae	herbáceo	+	+	flores

(*) plantas identificadas por João Semir (Depto. de Botânica/Unicamp) e Nelson Rosa (Museu Paraense Emilio Goeldi); material com flor depositado no Herbario da Unicamp.

(**) (1) observação de fêmeas em comportamento de oviposição sobre a planta.
(2) criação de larvas coletadas sobre as plantas até emergirem adultas em laboratório.

orientados. R. Monteiro (comunicação pessoal), que vem estudando fenômeno semelhante em larvas de Lycaenidae que se alimentam inclusive de Cassia spp, observou que as larvas de algumas espécies mudam de cor após alguns dias quando transferidas de um substrato alimentar para outro de cor diferente, permanecendo crípticas. Recentemente, Herrera et alii (1987) obtiveram resultados semelhantes com larvas de Phoebis sennae.

Foram também encontradas larvas de pierídeos sobre Inga sp (Caesalpinaceae). Nenhuma destas plantas utilizadas pelos pierídeos como hospedeiras são normalmente encontradas nas áreas de canga.

F. Velocidade e altura de vôo.

No total, foram obtidos dados de altura e velocidade de vôo para 13 espécies, sendo 11 pierídeos e 2 ninfalídeos (Tabelas 5 a 9). A velocidade média de vôo das diferentes espécies variou entre 5 e 21 km/h. Os dados obtidos em 22/7/85 (Tabelas 7 e 8) para as 4 espécies do gênero Phoebis analisadas (P. statira, P. trite, P. argante e P. philea) mostraram uma correlação positiva entre o tamanho da borboleta (volume corporal) e a velocidade (Fig. 15) e a altura (Fig. 16) do vôo, a última estatisticamente significativa ao nível de 5%. Os dados de volume corporal utilizados nesta análise são apresentados na Tabela 10. Phoebis philea, a maior borboleta deste gênero ($0,37 \pm 0,12$ cc), foi a que, neste dia de amostragens, mostrou vôo mais rápido (17-21

Tabela 5. Velocidade média de vôo de 4 espécies de borboletas (Pieridae) migratórias voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, Pará, em 27/7 de 1984.

Espécie	Período		n	Tempo (s) para percorrer 60 m ($\bar{x} \pm s$)	Velocidade média (km/h)
	manhã	tarde			
Coliadinae					
<u>Phoebis statira</u> (1)	+		16	12,60 \pm 0,39	17,14
		+	14	15,80 \pm 2,93	13,67
<u>P. argante</u>	+	+	9	16,00 \pm 1,09	13,50
Pierinae					
<u>Appias drusilla</u>	+	+	5	13,80 \pm 0,97	15,65
<u>Melete lycimnia</u>	+	+	2	14,70 \pm 3,55	14,69

(1) Velocidade média de vôo de manhã e à tarde significativamente diferentes apenas para P. statira ($t=3,81$; g.l. = 28; $p(0,001)$).

Análise de variância de um fator para diferenças em velocidade entre as 4 espécies no período da manhã:

F.V.	S.Q.	G.L.	Q.M.	F	Prob.
Velocidade	28,538	3	9,513	2,893	0,0594
Resíduo	69,062	21	3,289		
Total	97,600	24			

$F_{0,05} = 3,10$
g.l. = 3;20

Tabela 6. Velocidade média de vôo de 9 espécies de borboletas (Pieridae) migratórias voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, Pará, em 15/8 de 1984.

Espécie	n	Tempo (s) para percorrer 60 m ($\bar{x} \pm s$)	Velocidade média (km/h)
Coliadinae			
<u>Anteos menippe</u>	7	12,76 \pm 2,55	16,93
<u>Phoebis statira</u>	157	13,73 \pm 2,67	15,74
<u>P. philea</u>	10	13,82 \pm 1,90	15,63
<u>P. trite</u>	22	14,86 \pm 3,36	14,53
<u>P. argante</u>	8	15,30 \pm 4,48	14,12
<u>P. sennae</u>	3	17,10 \pm 6,44	12,63
Pierinae			
<u>Melete lycimnia</u>	5	15,11 \pm 3,25	14,29
<u>Appias drusillas</u>	24	16,29 \pm 2,97	13,26
Dismorphiinae			
<u>Dismorphia licinia</u>	3	24,30 \pm 2,45	8,89

Análise de variância de um fator para diferenças em velocidade entre as nove espécies:

F.V.	S.Q.	G.L.	Q.M.	F	Prob.
Velocidade	507,924	8	63,491	7,690	<0,001
Resíduo	1898,933	230	8,256		
Total	2406,858	238			

$$F_{\alpha, 0,05} = 1,98$$

$$g.l. = 8;200$$

Tabela 7. Velocidade e altura médias de voo de 9 espécies de borboletas migratórias voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, Pará, em 22/7/85.

Espécie	Voando no sentido norte				Voando no sentido sul					
	n	Tempo (s) para percorrer 60 m (x ± s)	Velocidade média (km/h)	n	Altura (m) de voo (x ± s)	n	Tempo (s) para percorrer 60 m (x ± s)	Velocidade média (km/h)	n	Altura (m) de voo (x ± s)
Pieridae										
Coliadinae										
<i>Phoebis philea</i>	11	10,32 ± 1,55	20,92	9	2,8 ± 1,4	3	12,72 ± 0,80	16,96	3	3,3 ± 1,4
<i>P. litte</i>	21	11,04 ± 1,92	20,63	22	1,6 ± 0,8	28	15,16 ± 2,00	14,22	28	1,6 ± 0,7
<i>P. arsante</i>	27	11,98 ± 1,80	18,00	28	1,5 ± 0,8	16	18,07 ± 4,44	11,95	15	1,8 ± 1,0
<i>P. statira</i>	83	12,30 ± 2,10	17,53	73	0,8 ± 0,9	64	15,16 ± 2,94	14,22	62	1,2 ± 0,6
<i>Eurema dina</i>	2	29,23 ± 7,88	7,38	2	1,1 ± 1,2	1	47,28	4,57	1	0,2
Pierinae										
<i>Appias drusilla</i>	7	13,54 ± 2,57	15,95	7	0,4 ± 0,6	5	20,06 ± 5,21	10,76	5	1,3 ± 0,6
<i>Ascia buniae</i>	1	11,20	19,30	1	1,5					
Nymphalidae										
Nymphalinae										
<i>Marpesia chiron</i>	11	12,58 ± 1,85	17,21	11	0,4 ± 0,6	6	17,99 ± 3,33	12,02	6	0,9 ± 0,6
Heliconiinae										
<i>Dryas iulia</i>	7	15,03 ± 3,70	14,36	7	0,5 ± 0,6	2	17,06 ± 0,93	12,67	2	1,8 ± 0,4

Tabela 8. Análise de variância de um fator para diferenças em velocidade entre nove espécies de borboletas migratórias voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, Pará, em 22/7 de 1985.

A: indivíduos voando no sentido norte:

F.V.	S.Q.	G.L.	Q.M.	F	Prob.
Velocidade	714,320	8	89,290	19,199	<0,001
Resíduo	748,776	161	4,651		
Total	1463,095	169			

$F_{\alpha, 05} = 2,00$
 $g.l. = 8;150$

B: indivíduos voando no sentido sul:

F.V.	S.Q.	G.L.	Q.M.	F	Prob.
Velocidade	1251,390	7	178,770	18,773	<0,001
Resíduo	1114,144	117	9,523		
Total	2365,534	124			

$F_{\alpha, 05} = 2,19$
 $g.l. = 6;100$

Tabela 9. Velocidade média de 8 espécies de borboletas migratórias voando em um trecho da Rodovia PA-275, Serra Norte, Pará, em 11/8 de 1985.

Espécie	n	Tempo (s) para percorrer 60 m ($\bar{x} \pm s$)	Velocidade média (km/h)
Pieridae			
Coliadinae			
<u>Phoebis philea</u>	11	10,98 ± 1,89	19,67
<u>Phoebis trite</u>	9	12,93 ± 1,72	16,71
<u>Anteos menippe</u>	3	13,57 ± 2,78	15,92
<u>Phoebis statira</u>	37	14,13 ± 1,80	15,28
<u>Phoebis argante</u>	9	15,76 ± 2,67	13,71
Pierinae			
<u>Appias drusilla</u>	5	15,23 ± 1,25	14,18
<u>Ascia buniae</u>	1	15,40	14,03
Nymphalidae			
Heliconiinae			
<u>Dryas iulia</u>	6	16,49 ± 3,86	13,10

Análise de variância de um fator para diferenças em velocidade entre as 8 espécies:

F.V.	S.Q.	G.L.	Q.M.	F	Prob.
Velocidade	305,829	7	43,690	9,825	<0,001
Resíduo	551,405	124	4,447		
Total	857,234	131			

$F_{0,05} = 2,19$
 $g.l. = 6;100$

Tabela 10. Volume corporal médio (\pm desvio padrão) de machos de 9 espécies de borboletas migratórias capturadas na região de Serra Norte (Carajás), Pará.

Espécie	n	Volume corporal médio (cc) ($\bar{x} \pm s$)
Pieridae		
Coliadinae		
<u>Anteos menippe</u>	2	0,55 \pm 0,07
<u>Phoebis philea</u>	3	0,37 \pm 0,12
<u>Phoebis trite</u>	9	0,23 \pm 0,05
<u>Phoebis argante</u>	11	0,19 \pm 0,06
<u>Phoebis statira</u>	10	0,16 \pm 0,04
Pierinae		
<u>Ascia buniae</u>	2	0,20 \pm 0,00
<u>Appias drusilla</u>	10	0,11 \pm 0,02
Nymphalidae		
Heliconiinae		
<u>Dryas iulia</u>	6	0,21 \pm 0,05
Nymphalinae		
<u>Marpesia chiron</u>	6	0,13 \pm 0,05

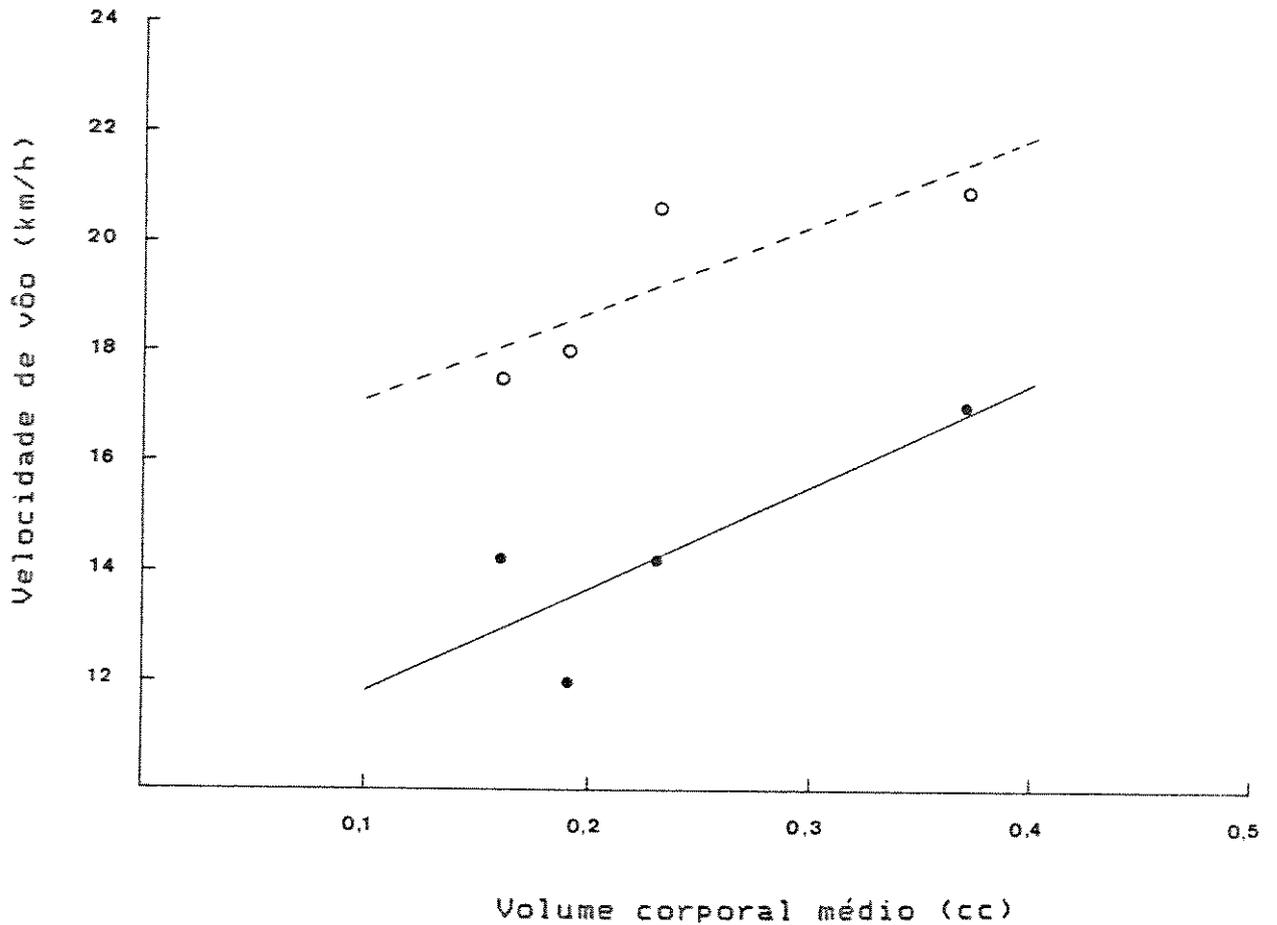


Figura 15. Correlação entre velocidade de vôo e volume do corpo de 4 espécies do gênero *Phoebis* observadas voando num segmento de estrada na região de Carajás em 22/7/85. Os pontos claros representam indivíduos voando no sentido norte ($y=15,45+16,12x$; $r=0,84$; $p=0,16$) e os pontos escuros os indivíduos voando no sentido sul ($y=9,88+18,79x$; $r=0,84$; $p=0,16$).

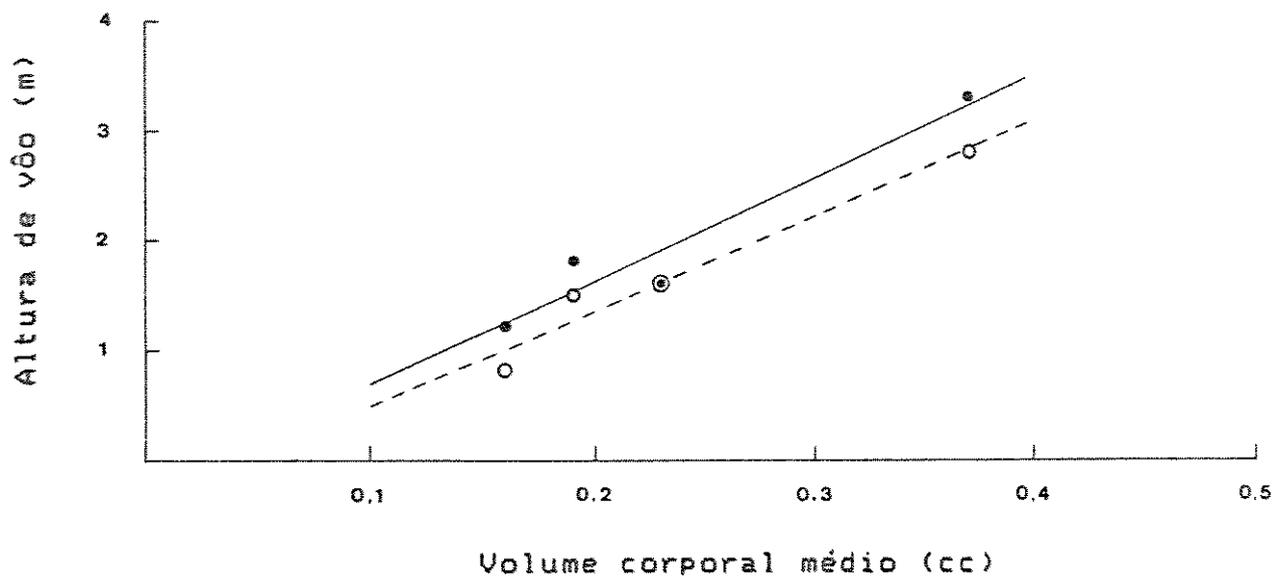


Figura 16. Correlação entre altura de vôo e volume do corpo de 4 espécies do gênero Phoebis observadas voando em um segmento de estrada na região de Carajás em 22/7/85. Os pontos escuros representam indivíduos voando no sentido sul ($y = -0,30 + 9,60x$; $r = 0,96$; $p = 0,04$) e os pontos claros os indivíduos voando no sentido norte ($y = -0,42 + 8,82x$; $r = 0,94$; $p = 0,03$).

km/h) e à uma maior altura do solo (em torno de 3,0 m), enquanto P. statira, a menor ($0,16 \pm 0,2$ cc), voava a uma velocidade média que variou entre 14 e 18 km/h, a uma altura entre 1,0 e 1,5 m. As borboletas eram nitidamente mais rápidas quando voavam com vento favorável (comparar "sentido norte" vs "sentido sul" na Tabela 7), e podiam, eventualmente, alcançar velocidades maiores do que as aqui apresentadas. Os hesperídeos, de um modo geral, apresentavam um vôo muito rápido.

A correlação entre o tamanho do corpo e a velocidade e a altura do vôo parece se manter mesmo se fossem incluídos naquela análise os dados das demais espécies de pierídeos observadas. Anteos menippe, por exemplo, a maior das borboletas (aproximadamente 0,55 cc) observadas, foi a que voou mais rápido (17 km/h) em um dia de amostragem, e era normalmente observada voando a uma altura entre 3 e 4 metros do solo, enquanto Dismorphia licinia e Eurema dina, duas das menores espécies de pierídeos estudadas, mostraram vôo mais lento (5 a 9 km/h) (Tabelas 6 e 7) e, geralmente, bem próximo ao chão (aproximadamente 0,5 m).

Os resultados obtidos em 15/8/84 (Tabela 6), entretanto, mostraram uma velocidade maior para P. statira em relação às demais espécies do mesmo gênero. Talvez exista uma interação entre o tamanho da borboleta, a velocidade e a altura do vôo, e a velocidade do vento, levando a resultados inconsistentes para velocidade de vôo, uma vez que a velocidade do vento não foi medida. A correlação positiva entre o tamanho da borboleta e a velocidade e altura do vôo talvez possa ser melhor

detectada em dias sem vento.

Nos platôs as fêmeas exibiam um vôo aparentemente mais lento e mais próximo ao solo que os machos, o que tornava-as mais fáceis de serem capturadas. Esta observação também fortalece a hipótese acima, uma vez que as fêmeas de muitos pierídeos são normalmente um pouco menores que os machos (D'Almeida 1939a et seq.) embora, neste caso, o peso dos ovos talvez seja mais importante.

G. Orientação do vôo em áreas abertas.

Para praticamente todas as espécies analisadas os dados mostram uma unidirecionalidade no deslocamento (com o teste Rayleigh significativo ao nível de 0,1% e a razão direcional tendendo para 100:0:0:0) dos lepidópteros através daquela região nos dois anos consecutivos. O rumo médio de vôo foi próprio de cada espécie, tendo sido significativamente diferente entre as diferentes espécies observadas tanto na estação seca de 1984 [teste Watson-Williams: $F(5,149)=2,78^*$; $p<0,005$] (Fig. 17 e Tabela 11) como na de 1985 [$F(6,1081)=26,65^*$; $p<0,005$] (Figs. 18 e Tabela 12). Borboletas de uma mesma espécie voaram com rumo semelhante nos dois anos consecutivos (também Figura 19).

Em 1984, as espécies Phoebis statira, Appias drusilla e Marpesia chiron rumavam para leste, enquanto Phoebis sennae rumava para sudeste. Os rumos médios de vôo de Phoebis argante e Phoebis philea foram sudeste e sul-sudeste respectivamente (Figs.

Platô N-1 (28/7/84)

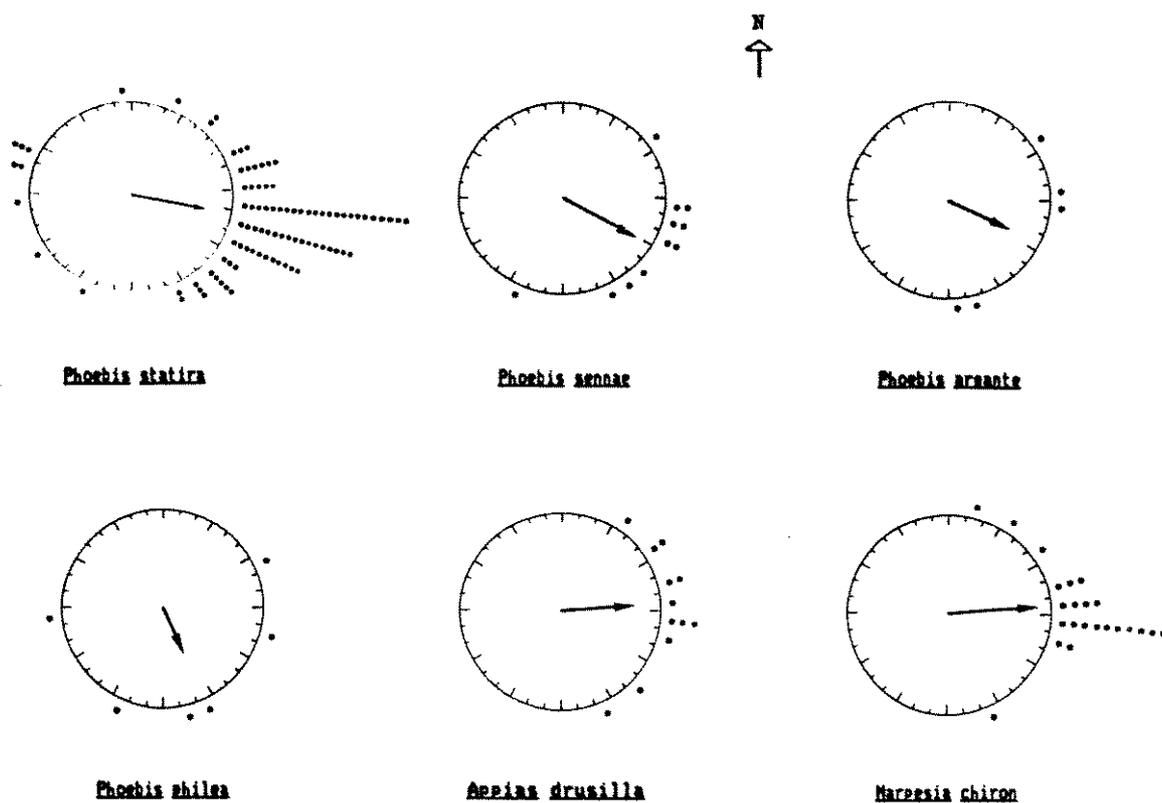


Figura 17. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-1 em 28/7/84. Os círculos representam o plano horizontal sendo o seu seu ponto central a posição do observador. A seta partindo do centro de cada círculo aponta a direção média da população amostrada e tem o comprimento (em relação ao raio do círculo) inversamente proporcional ao espalhamento dos rumos individuais; (•) rumo do vôo de cada indivíduo observado (aproximado de $\pm 5^\circ$). Rumos medidos em relação ao norte geográfico ("N"). Tratamento estatístico na Tabela 11.

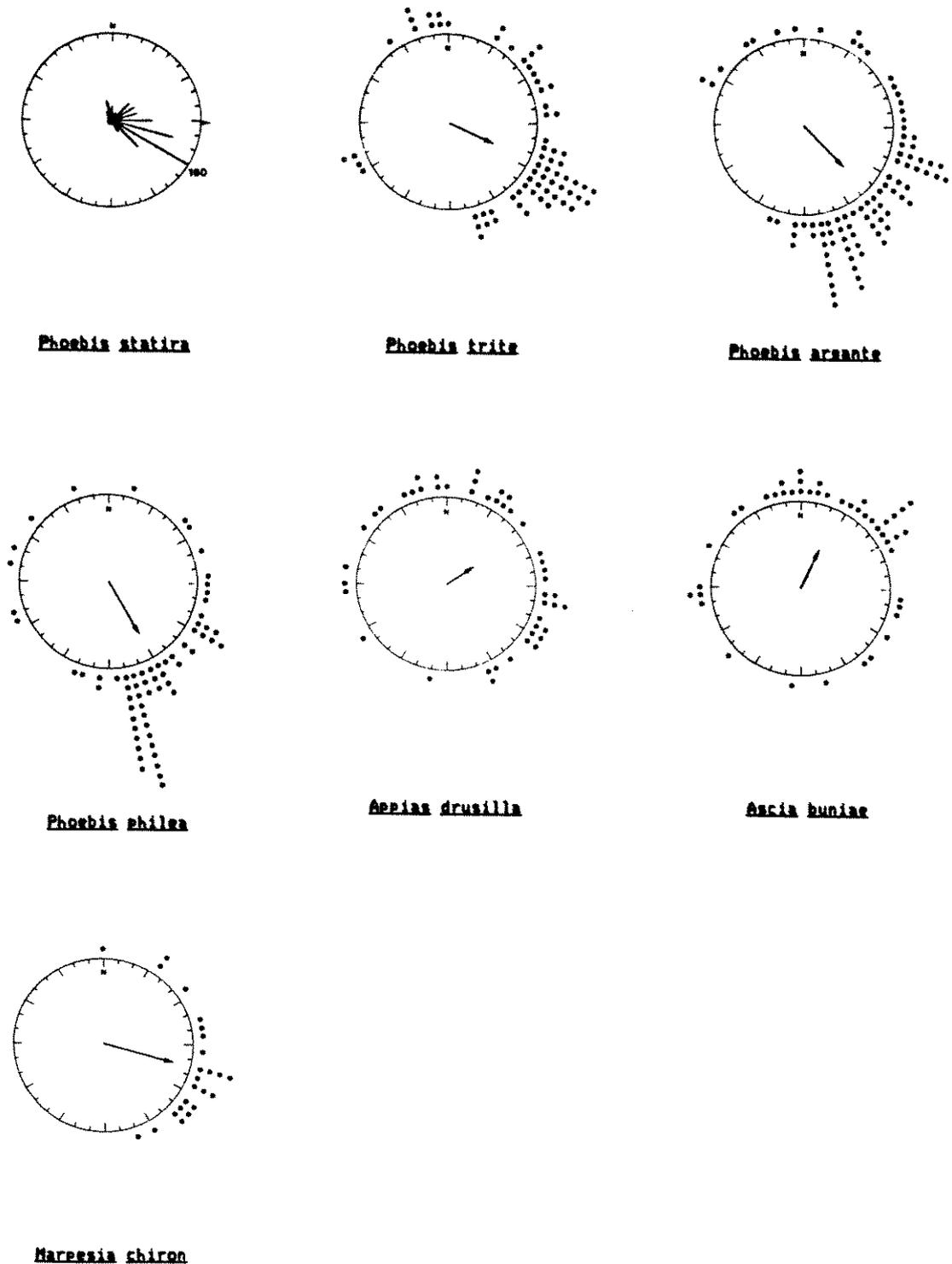


Figura 18. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através da região de Serra Norte (Carajás), Pará, entre 16 de julho e 2 de setembro de 1985. Símbolos usados seguem legenda na Figura 17. Tratamento estatístico na Tabela 12.

Tabela 11. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-1, Serra Norte (Carajás), Pará, em 28/7 de 1984. Nesta e nas tabelas seguintes: ["r" = comprimento do vetor médio; "n" = número de indivíduos amostrados; "a⁰" = rumo médio de vôo; "R" = teste de Rayleigh; "p" = nível de significância do rumo médio de vôo; "IC(,95)" = intervalo angular para estimativa do rumo médio da população amostrada com um coeficiente de confiança de 95%; "F" = teste de Watson-Williams].

Espécie	n	r	a ⁰	R	IC(,95%)±	p(
<u>Phoebis statira</u>	91	0,753	101,38 ⁰	68,533	11 ⁰	0,001
<u>P. sennae</u>	11	0,813	118,77 ⁰	8,840	29 ⁰	0,001
<u>P. argante</u>	5	0,690	113,74 ⁰	3,449	-	-
<u>P. philea</u>	6	0,488	157,22 ⁰	2,931	-	0,50
<u>Appias drusilla</u>	13	0,740	83,44 ⁰	9,619	28 ⁰	0,001
<u>Marpesia chiron</u>	23	0,908	86,74 ⁰	20,884	11 ⁰	0,001

Diferença entre os rumos médios de vôo das diferentes espécies é significativa:
 $F_{0,05}(5,143) = 2,7782 *$

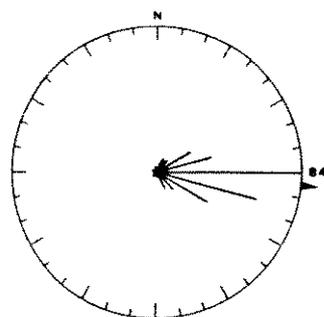
Tabela 12. Direção média de vôo de borboletas de diferentes espécies através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em julho-setembro de 1985.

Espécie	n	r	a ⁰	R	IC(,95%)±	p(
<u>Phoebis statira</u>	753	0,614	91,27 ⁰	463,266	5 ⁰	0,001
<u>P. trite</u>	69	0,565	105,01 ⁰	38,974	17 ⁰	0,001
<u>P. argante</u>	88	0,640	133,82 ⁰	56,316	11 ⁰	0,001
<u>P. philea</u>	64	0,690	151,81 ⁰	44,131	12 ⁰	0,001
<u>Appias drusilla</u>	45	0,376	56,55 ⁰	16,899	32 ⁰	0,002
<u>Ascia buniae</u>	44	0,483	27,31 ⁰	21,266	24 ⁰	0,001
<u>Anteos menippe</u>	9	0,523	85,25 ⁰	4,705	60 ⁰	0,10
<u>Hesperocharis nera</u>	8	0,415	66,09 ⁰	3,320	n.s.	0,50
<u>Eurema dina</u>	8	0,408	25,19 ⁰	3,264	n.s.	0,50
<u>Marpesia chiron</u>	24	0,809	103,86 ⁰	19,424	16 ⁰	0,001

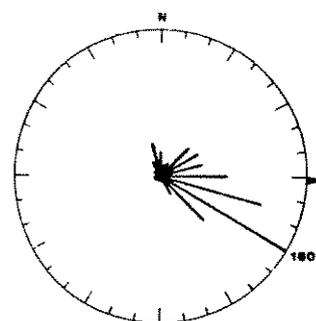
Diferença entre os rumos médios de vôo das diferentes espécies é significativa:

$F_{0,005}(6,1081) = 26,6536 *$

Razão direcional do total de indivíduos observados de cada espécie: P. statira = 68:20:7:5; P. trite = 59:23:12:6; P. argante = 73:13:7:8; P. philea = 77:11:6:6; A. drusilla = 42:24:27:7; A. buniae = 61:18:14:7; M. chiron = 75:17:8:0.



jul-ago/84



jul-set/85

Figura 19. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através da região de Serra Norte (Carajás) Pará, em julho-agosto de 1984 e julho-setembro de 1985. O raio do círculo equivale ao maior número de indivíduos em qualquer setor de 15°; (N) norte geográfico; (►) direção média da população amostrada. Tratamento estatístico na Tabela 13.

17 e 19 e Tabelas 11 e 13).

Em 1985, P. statira, M. chiron e Anteos menippe rumavam para leste, P. trite e P. argante para sudeste e P. philea para sul-sudeste. Borboletas das espécies Appias drusilla e Ascia buniae rumavam para nordeste (Figs. 18 e Tabela 12).

Ao longo da estação seca de 1985 houve um deslocamento do vetor médio do rumo de vôo no sentido horário (para direita) em praticamente todas as espécies analisadas (Figs. 20 a 24 e Tabelas 13 a 19). Para esta análise os resultados foram agrupados em 2 intervalos de tempo, o primeiro de 16 de julho a 2 de agosto e o segundo de 16 de agosto a 2 de setembro.

No primeiro período, borboletas da espécie Phoebis statira voavam para norte e nordeste nas localidades N-3 e N-1 respectivamente (Figs. 20 e 21), enquanto mais tarde, voavam para sudeste no N-1, no Pojuca e no Aeroporto (Figs. 22 a 24). Foi significativa ($p < 0,005$) a diferença entre os rumos médios de vôo obtidos no platô N-1 nestes dois intervalos de tempo (Tabela 13). Numa data intermediária (7/8) foram observados alguns indivíduos voando para leste em Serra Pelada, localidade distante aproximadamente 200 km de Serra Norte (Carajás). Os rumos médios de vôo das espécies Phoebis trite, Appias drusilla e Marpesia chiron seguiram mais ou menos este mesmo padrão. Já o rumo médio de vôo de Ascia buniae deslocou-se de norte para nordeste ao longo da estação.

No platô N-1, Phoebis argante e Phoebis philea mostraram rumos de vôo para sudeste entre 16/7 e 2/8 (Fig. 20). Já no período de 16/8 a 2/9 voavam para sul-sudeste tanto no N-1

Tabela 13. Direção média de vôo de *Phoebastria immutabilis* através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em julho-agosto de 1984 e julho-setembro de 1985.

Local	Data	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
N-1	28/7/84	91	0,753	101,40 ^o	68,533	11 ^o	0,001
	9/8/84	61	0,748	97,45 ^o	45,642	12 ^o	0,001
	10/8/84	137	0,866	91,37 ^o	118,696	4 ^o	0,001
	Total/84	289	0,801	95,15 ^o	230,741	5 ^o	0,001
N-1	16/7/85	11	0,531	41,29 ^o	5,840	50 ^o	0,05
	28/7/85	21	0,956	64,68 ^o	20,081	7 ^o	0,001
	31/7/85(1)	104	0,700	68,94 ^o	72,788	9 ^o	0,001
	1/8/85(1)	49	0,783	75,06 ^o	38,365	12 ^o	0,001
	2/8/85	35	0,416	76,79 ^o	14,552	33 ^o	0,002
	Total	220	0,679	69,31 ^o	149,313	8 ^o	0,001
N-3	29/7/85	92	0,403	6,17 ^o	37,088	22 ^o	0,001
	30/7/85	65	0,595	15,62 ^o	38,702	17 ^o	0,001
	Total	157	0,475	11,42 ^o	74,566	14 ^o	0,001
S. Pelada	7/8/85	10	0,616	87,17 ^o	6,160	43 ^o	0,02
N-1	16/8/85	116	0,948	121,79 ^o	109,942	3 ^o	0,001
	21/8/85	50	0,865	104,57 ^o	43,259	9 ^o	0,001
	25/8/85(2)	18	0,868	115,10 ^o	15,618	13 ^o	0,001
	Total	184	0,910	116,77 ^o	167,414	3 ^o	0,001
Pojuca	1/9/85	63	0,893	117,21 ^o	56,245	8 ^o	0,001
Aeroporto	26/8/85	33	0,851	106,10 ^o	28,079	12 ^o	0,001
	2/9/85	86	0,940	111,65 ^o	80,824	3 ^o	0,001
	Total	119	0,914	110,02 ^o	108,764	4 ^o	0,001
Total/85	16/7-2/9/85	753	0,614	91,27 ^o	463,266	5 ^o	0,001

Diferença entre os rumos médios de vôo obtidos com o total de dados em 84 vs 85 não é significativa: $F_{0,05}(1,1140) = 1,5393$ n.s.

Diferença entre os rumos médios de vôo obtidos no platô N-1 nos dois grupos amostrais em 85 é significativa: $F_{0,005}(1,402) = 139,0428$ *

Diferença entre os rumos médios de vôo nas diferentes áreas em 85 é significativa:

$F_{0,005}(4,738) = 114,5269$ *

Razão direcional do total de indivíduos observados nos diferentes grupos de amostras: N-1 (n=289) = 84:6:6:4; N-3 (n=157) = 64:10:13:14; N-1 (n=220) = 71:15:11:4; N-1 (n=184) = 95:2:2:2; Pojuca (n=63) = 92:5:2:2; Aeroporto (n=119) = 93:6:1:0; Total/85 (n=754) = 68:20:7:5.

(1) dados obtidos em dois "círculos de amostragem".

(2) vôo realizado entre 1400 e 1700 hs.

Tabela 14. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 28 de julho e 2 de setembro de 1985.

Local	Data	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
N-1	28/7	4	0,978	45,75 ⁰	-	-	-
	31/7(1 ⁰)	5	0,784	64,86 ⁰	-	-	-
	31/7(2 ⁰)	7	0,147	150,02 ⁰	-	-	-
	1/8	4	0,854	103,84 ⁰	-	-	-
	2/8	3	0,647	7,35 ⁰	-	-	-
	Total	23	0,454	64,12 ⁰	10,442	38 ⁰	0,01
N-3	29/7	5	0,783	305,44 ⁰ (1)	-	-	-
	30/7	4	0,510	20,22 ⁰	-	-	-
	Total	9	0,714	328,96 ⁰ (1)	6,427	38 ⁰	0,01
N-1	16/8	7	0,986	124,18 ⁰	6,986	-	0,001
	21/8	4	0,965	120,83 ⁰	-	-	-
	25/8	5	0,947	124,88 ⁰	-	-	-
	Total	16	0,967	123,26 ⁰	15,467	5 ⁰	0,001
Pojuca	1/9	6	0,905	101,90 ⁰	5,431	-	0,005
Aeroporto	26/8	5	0,992	155,01 ⁰	-	-	-
	2/9	10	0,796	118,17 ⁰	7,964	29 ⁰	0,001
	Total	15	0,820	132,10 ⁰	12,298	19 ⁰	0,005
Total	28/7-2/9	69	0,565	105,01 ⁰	38,974	17 ⁰	0,001

(1) distribuição bimodal.

Razão direcional: N-1 (n=23) = 48:17:22:13; N-1 (n=16) = 100:0:0:0; Aeroporto (n=15) = 87:7:7:0; Total (n=69) = 59:23:12:6.

Tabela 15. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em 28 de julho de 1984 e entre 16 de julho e 2 de setembro de 1985.

Local	Data	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
N-1	28/7/84	5	0,690	113,74 ⁰	3,449	-	-
N-1	16/7/85	2	0,688	342,50 ⁰	-	-	-
	31/7/85	1	-	198,00 ⁰	-	-	-
	31/7/85	5	0,444	122,58 ⁰	-	-	-
	1/8/85	5	0,884	136,67 ⁰	-	-	-
	1/8/85	2	0,891	134,67 ⁰	-	-	-
	2/8/85	7	0,507	345,70 ⁰	3,549	-	0,20
	Total	22	0,385	127,04 ⁰	8,478	49 ⁰	0,05
N-3	29/7/85	5	0,332	43,48 ⁰	-	-	-
	30/7/85	3	0,902	343,61 ⁰	-	-	-
	Total	8	0,467	6,63 ⁰	3,734	n.s.	0,20
S.Pelada	7/8/85	3	0,990	110,00 ⁰	-	-	-
N-1	16/8/85	16	0,887	128,75 ⁰	14,184	13 ⁰	0,001
	21/8/85	8	0,912	141,39 ⁰	7,292	24 ⁰	0,001
	25/8/85	10	0,924	156,94 ⁰	9,238	18 ⁰	0,001
	Total	34	0,385	140,51 ⁰	29,935	10 ⁰	0,001
Pojuca	1/9/85	2	0,986	132,50 ⁰	-	-	-
Aeroporto	26/8/85	8	0,851	151,75 ⁰	6,808	29 ⁰	0,001
	2/9/85	11	0,876	133,84 ⁰	9,630	20 ⁰	0,001
	Total	19	0,801	142,85 ⁰	15,213	17 ⁰	0,001
Total/85	16/7-2/9/85	88	0,640	133,82 ⁰	56,316	11 ⁰	0,001

Razão direcional: N-1 (n=22) = 46:18:18:18; N-1 (n=34) = 94:6:0:0; Aeroporto (n=19) = 90:10:0:0; Total (n=88) = 73:13:7:8.

Tabela 16. Direção média de vôo de *Phoebastria immutabilis* através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em agosto de 1984 e julho-setembro de 1985.

Local	Data	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
N-1	28/7/84	6	0,488	157,22	2,931	-	-
N-3	29/7/85	1	-	243,00 ⁰	-	-	-
	30/7/85	3	0,638	90,39 ⁰	-	-	-
	Total	4	0,265	113,47 ⁰	-	-	-
N-1	31/7/85(1 ^o)	1	-	88,00 ⁰	-	-	-
	31/7/85(2 ^o)	2	0,669	328,00 ⁰	-	-	-
	1/8/85	1	-	99,00 ⁰	-	-	-
	2/8/85	3	0,954	141,00 ⁰	-	-	-
	Total	7	0,469	112,70 ⁰	3,281	-	-
N-1	16/8/85	4	0,965	148,16 ⁰	-	-	-
	21/8/85	8	0,625	143,41 ⁰	5,002	48 ⁰	0,05
	25/8/85	15	0,862	150,49 ⁰	12,934	17 ⁰	0,001
	Total	27	0,806	148,56 ⁰	21,757	15 ⁰	0,001
Pojuca	1/9/85	8	0,488	142,13 ⁰	3,901	88 ⁰	0,20
Aeroporto	26/8/85	15	0,882	169,60 ⁰	13,230	15 ⁰	0,001
	2/9/85	3	0,904	162,13 ⁰	-	-	-
	Total	18	0,885	168,33 ⁰	15,922	13 ⁰	0,001
Total/85	31/7-2/9/85	64	0,690	151,81 ⁰	44,131	12 ⁰	0,001

Razão direcional: N-1 (n=27) = 89:7:0:4; Aeroporto (n=17) = 94:0:6:0; Total/85 (n=64) = 77:11:6:6.

Tabela 17. Direção média de vôo de Appias drusilla através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em 28 de julho de 1984 e entre 28 de julho e 2 de setembro de 1985.

Local	Data	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
N-1	28/7/84	13	0,740	83,44 ^o	9,619	28 ^o	0,001
N-1	28/7/85	1	-	38,00 ^o	-	-	-
	31/7/85(1 ^o)	7	0,532	82,01 ^o	3,726	-	0,20
	31/7/85(2 ^o)	3	0,381	130,87 ^o	-	-	-
	1/8/85	3	0,834	315,76 ^o	-	-	-
	Total	14	0,289	56,10 ^o	4,050	n.s.	0,50
N-3	29/7/85	15	0,546	12,45 ^o	8,192	39 ^o	0,001
	30/7/85	5	0,674	33,07 ^o	-	-	-
	Total	20	0,582	18,29 ^o	11,631	31 ^o	0,001
N-1	16/8/85	1	-	126,00 ^o	-	-	-
	25/8/85	2	0,992	91,00 ^o	-	-	-
	Total	3	0,957	101,53 ^o	-	-	-
Pojuca	1/9/85	1	-	127,00 ^o	-	-	-
Aeroporto	26/8/85	4	0,861	123,87 ^o	-	-	-
	2/9/85	3	0,384	135,75 ^o	-	-	-
	Total	7	0,654	126,83 ^o	4,579	-	0,05
Total/85	28/7-2/9/85	45	0,376	56,55 ^o	16,899	32 ^o	0,002

Razão direcional: N-1 (n=14) = 43:14:21:21; N-3 (n=20) = 60:10:20:10; Total/85 (n=45) = 42:24:27:7.

Tabela 18. Direção média de vôo de Ascia buniæ através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 30 de julho e 2 de setembro de 1985.

Local	Data	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
N-3	30/7	5	0,415	342,29 ⁰	-	-	-
N-1	31/7	1	-	29,00 ⁰	-	-	-
	1/8	4	0,555	338,43 ⁰	-	-	-
	Total	5	0,588	5,06 ⁰	-	-	-
N-1	16/8	2	0,999	138,00 ⁰	-	-	-
	21/8	8	0,846	8,42 ⁰	6,770	29 ⁰	0,002
	25/8	2	0,954	341,50 ⁰	-	-	-
	Total	12	0,600	13,32 ⁰	7,193	40 ⁰	0,02
Pojuca	1/9	2	0,018	315,00 ⁰	-	-	-
Aeroporto	26/8	6	0,358	79,42 ⁰	2,148	-	0,50
	2/9	14	0,644	46,22 ⁰	9,017	32 ⁰	0,002
	Total	20	0,543	52,20 ⁰	10,851	34 ⁰	0,002
Total	30/-2/9/85	44	0,483	27,31 ⁰	21,266	24 ⁰	0,001

Razão direcional: N-1 (n=12) = 67:8:25:0; Aeroporto (n=20) = 65:10:15:10; Total (n=44) = 61:18:14:7.

Tabela 19. Direção média de voo de Marpesia chiron através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em 28/7 de 1984 e entre 28/7 e 2/9 de 1985.

Local	Data	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
N-1	28/7/84	23	0,908	86,74 ⁰	20,884	11 ⁰	0,001
N-1	21/8/85	5	0,879	70,98 ⁰	-	-	-
	25/8/85	17	0,829	110,35 ⁰	14,092	18 ⁰	0,001
	Total	22	0,799	102,11 ⁰	17,577	18 ⁰	0,001
Aeroporto	2/9/85	2	0,961	119,00 ⁰	-	-	-
Total/85	21/8-2/9/85	24	0,809	103,86 ⁰	19,424	16 ⁰	0,001

Razão direcional: 28/7/84 (n=24) = 87:9:4:0; Total N-1/85 (n=22) = 77:14:9:8; Total/85 (n=24) = 75:17:8:0.

Platô N-1 (16/7-2/8/85)

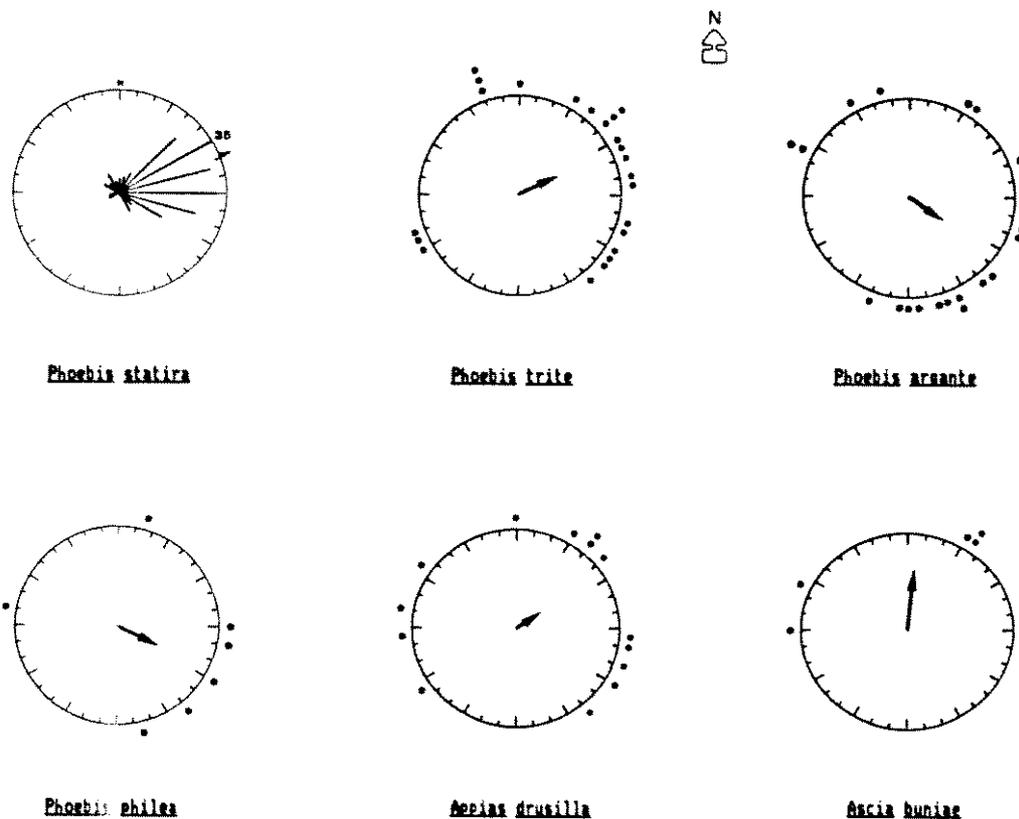


Figura 20. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-1 no período 16/7-2/8/85. Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 19. Tratamento estatístico nas Tabelas 13-19.

Platô N-3 (29-30/7/85)

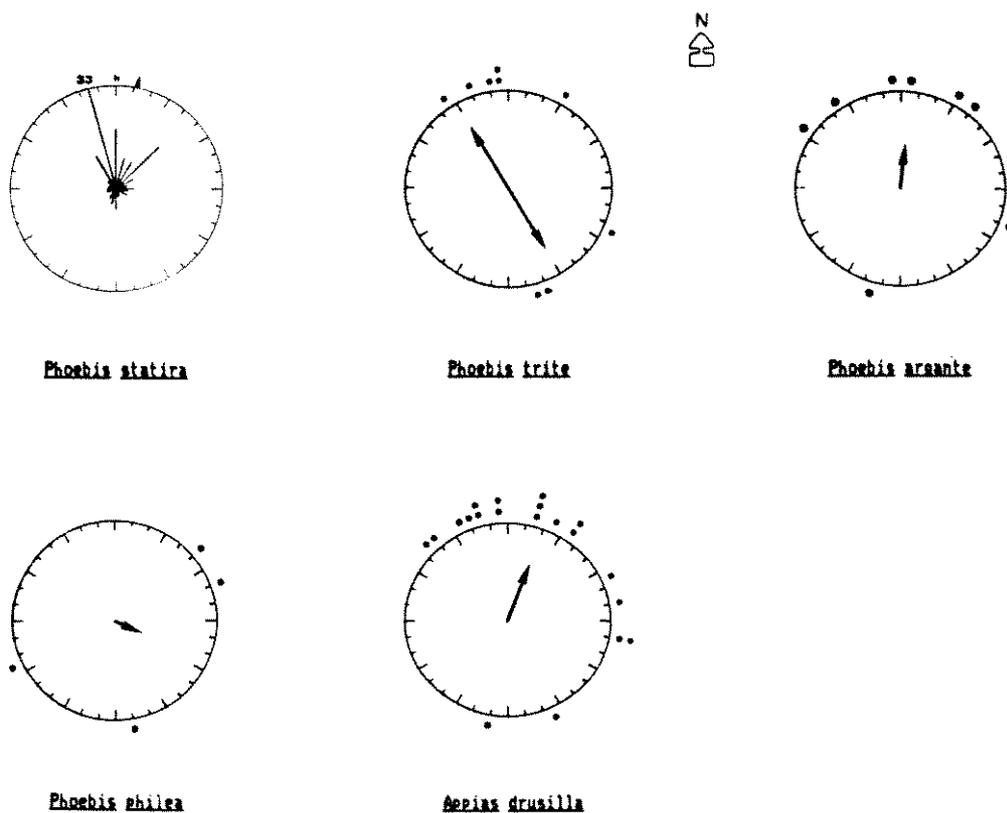


Figura 21. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-3 em 29-30/7/85. Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 19. Tratamento estatístico nas Tabelas 13-19.

Platô N-1 (16-25/8/85)

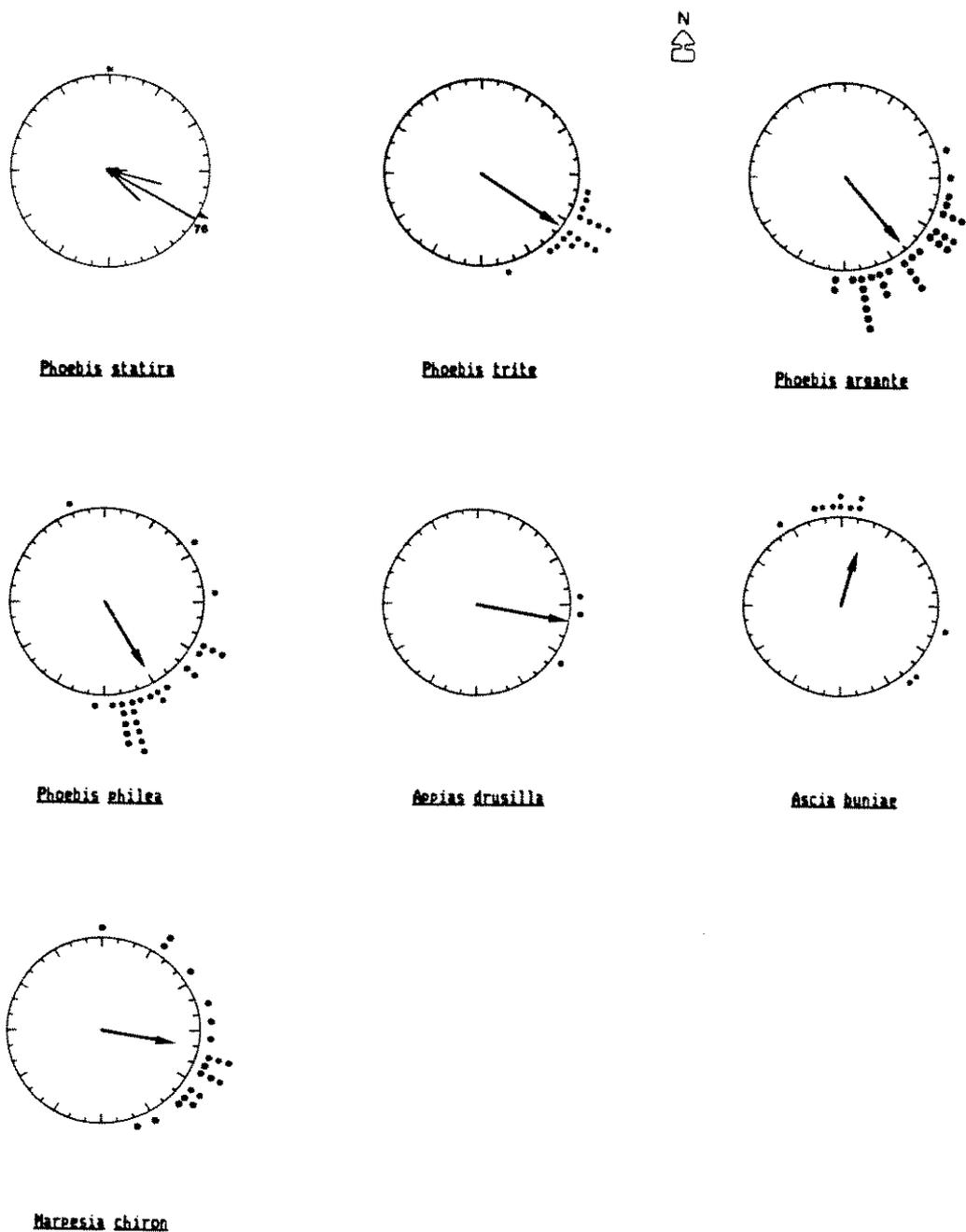


Figura 22. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do platô N-1 no período 16-25/8/85. Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 19. Tratamento estatístico nas Tabelas 13-19.

Pojuca (1/9/85)

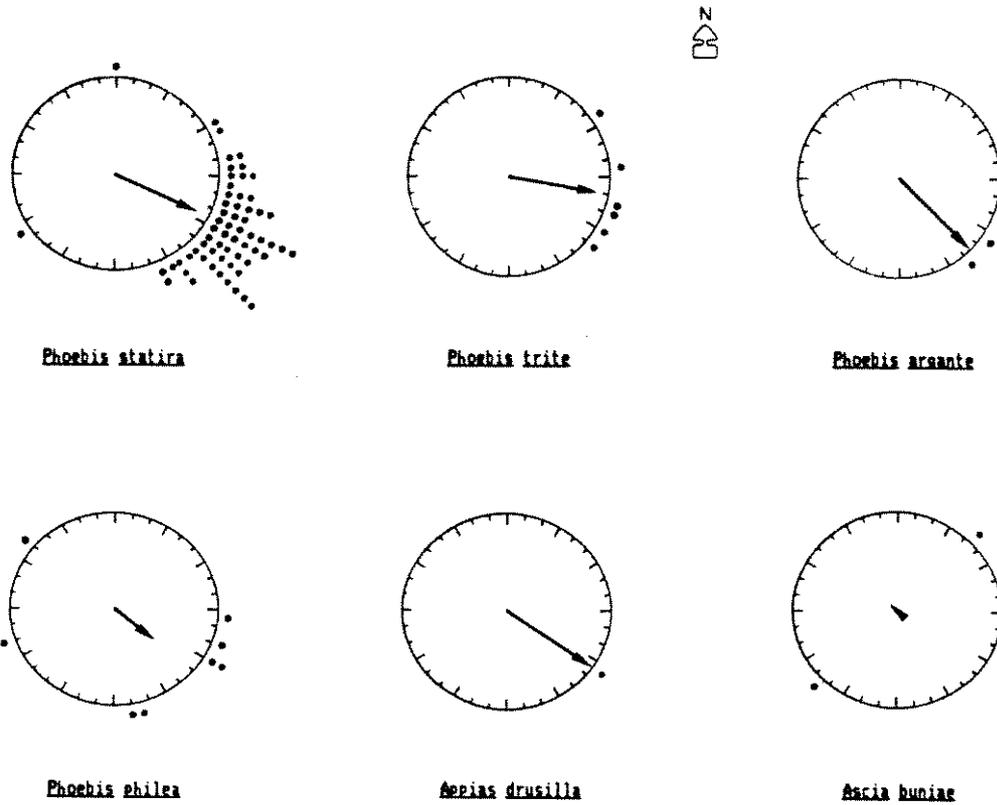


Figura 23. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do Pojuca no dia 1/9/85. Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 19. Tratamento estatístico nas Tabelas 13-19.

Aeroporto (26/8-2/9/85)

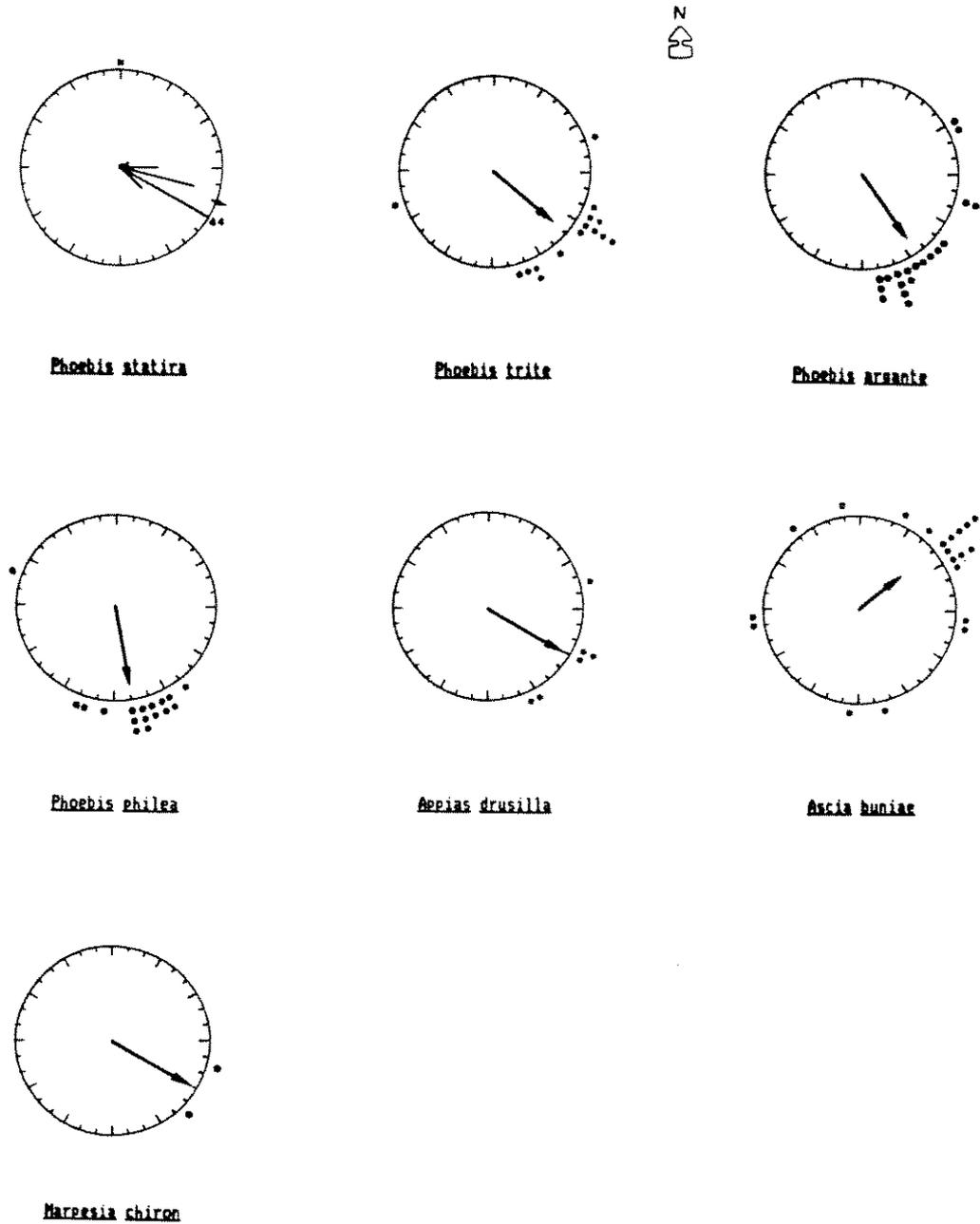


Figura 24. Direção média de vôo de diferentes espécies de borboletas através do Aeroporto Carajás em 26/8-2/9/85. Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 19. Tratamento estatístico nas Tabelas 13-19.

como no Aeroporto e no Pojuca (Figs. 22 a 24).

Os dados sobre rumos de vôo apresentados acima mostram que os indivíduos de uma mesma espécie voando em áreas diferentes, em uma mesma época, seguiam mais ou menos numa mesma direção média (ver comentários sobre a localidade N-3 a seguir), mesmo quando são comparados os resultados obtidos em localidades relativamente distantes e com características diferentes. Por exemplo, no período entre 16/8 e 2/9 P. statira rumava para sudeste tanto no N-1 (campo de canga) como no Pojuca e no Aeroporto (áreas desmatadas com solo normal) (ver mapa na Fig. 1). No período mais tardio daquela estação (16/8-2/9), com um maior número de indivíduos deslocando-se pela região, foi menor o espalhamento dos rumos de vôo.

A direcionalidade do vôo das borboletas através do platô N-3 (Fig. 21), observada em dois dias de amostragens (29 e 30/7/85), apresentou algumas particularidades evidenciáveis em diferentes espécies.

Em especial, a direção predominante do vôo foi norte: [P. statira: $a^0=11^0$; $n=157$; $p<0,001$; P. trite: $a^0=329^0$; $n=9$; $p<0,01$; P. argante: $a^0=7^0$; $n=8$; $p<0,20$; A. drusilla: $a^0=18^0$; $n=20$; $p<0,001$ (Tabelas 13 a 19). Note que, neste mesmo período, P. statira e P. trite, por exemplo, voavam para nordeste no platô N-1 (Fig. 20).

Também houve uma nítida tendência de distribuição bimodal dos rumos de sumida dos indivíduos, especialmente por volta de 1000 hs (P. statira: $a^0=350^0$; $n=16$; $p<0,02$) (Figs. A-6 e A-7 e Tabelas A-6 e A-7), com uma parte dos indivíduos voando

para o sul (ver também a Figura 30 mais adiante e os resultados referentes às demais espécies na Fig. 21 e Tabelas 14-19).

As particularidades referentes à orientação do voo dos lepidópteros observadas no platô N-3 pareceu ser o resultado da interação do comportamento dos machos de utilizarem os rios e drenagens como vias de migração com as características topográficas daquela área, especialmente a presença de um braço de rio com extensão aproximada de 15 km correndo no sentido norte-sul a partir da margem sul daquele platô (Fig. 25). Neste caso, boa parte dos indivíduos observados cruzar o N-3 teriam sido provenientes daquela "via". Isto é, com base nos dados obtidos no N-1 mais ou menos no mesmo período, que indicavam um rumo médio de voo para nordeste, e no mecanismo de orientação pelo sol adotado por aqueles organismos (ver adiante), provavelmente os machos daquelas espécies que voavam por um setor ao sul do N-3 ingressavam por aquele braço de rio tomando o sentido norte, especialmente a partir de 1000 hs, e cruzavam o platô mantendo mais ou menos aquele direcionamento.

Desde que, como mostrou Baker (1978), ocorre uma variação intra-específica entre os lepidópteros migratórios no que se refere ao ângulo de voo "preferido" em relação ao azimute do sol, os indivíduos de uma mesma população podem utilizar-se diferencialmente dos rios e drenagens como vias de migração. Neste sentido, o conjunto de diferenças da rede hidrográfica e perfil do relevo entre diferentes áreas pode selecionar populações diferentes no que se refere ao direcionamento do voo.

O direcionamento do vôo das borboletas mostrou ser em grande parte insensível às mudanças na direção dos ventos num mesmo dia ou entre dias próximos. Numa mesma área e ao mesmo tempo, borboletas de diferentes espécies eram observadas voando consistentemente com direções que divergiam significativamente entre si. De um modo geral, a direção predominante do vôo foi contrária ou transversal à direção dos ventos (para P. statira, ver Figs. A-1 a A-18).

No dia 25/8/85 (Fig. A-15 e Tabela A-15), ocasião em que a atividade do vôo ficou concentrada no período da tarde (entre 1400 e 1700 hs; ver comentários na Seção III-D), a direção média de vôo das borboletas (platô N-1) foi, de um modo geral, semelhante a aquela obtida nos dias próximos daquele, em período "normal" de atividade (entre 1000 e 1400 hs) (Figs. A-14 a A-18 e Tabelas A-14 a 18).

Embora não tenham sido coletados dados quantitativos sobre rumos de vôo de outras espécies em áreas abertas (Dryas iulia, Marpesia spp e pelo menos duas diferentes espécies de hesperídeos), pode-se dizer com segurança que apresentaram a mesma tendência de direcionamento, com rumo leste, que P. statira ao longo da estação seca de 1985.

A seguir, para cada grupo de amostragens sobre o rumo de vôo em área aberta referentes à espécie Phoebis statira são apresentados os resultados da análise de regressão linear correlacionando o rumo médio de vôo com as horas do dia e com o azimute solar. Para cada grupo de amostragens estes resultados são antecidos pelos resultados obtidos usando a estatística

circular. Os resultados estão apresentados da seguinte maneira: (1) N-1; 9-10/8/84 (Figs. 26-29 e Tabela 20); (2) N-3; 29-30/7/85 (Figs. 30-33 e Tabela 21); (3) N-1; 16/7-2/8/85 (Figs. 34-37 e Tabela 22); (4) N-1; 16-21/8/85 (Figs. 38-41 e Tabela 23); (5) Aeroporto; 26/8-2/9/85 (Figs. 42-45 e Tabela 24); (6) total dos dados de 85; 16/7-2/9 (Figs. 46-48 e Tabela 25); (7) total dos dados de 85, tendo sido excluídos os dados obtidos no platô N-3 (Figs. 49-51 e Tabela 26). Os valores do azimute solar utilizados nestas análises são mostrados nas Figuras 52 a 55.

A partir destas análises, observa-se que a direção média do vôo de Phoebis statira apresentou uma tendência de acompanhar o deslocamento do azimute solar, especialmente nas 2 primeiras horas de vôo (até aproximadamente 1200 hs). Nas Figuras 26, 30, 34, 38 e 42 (ver também Figs. A-1 a A-18) pode-se observar uma tendência do vetor rumo médio de vôo de se deslocar para a esquerda. Entre 0930 e 1200 hs naquela estação do ano, enquanto o azimute solar deslocava-se cerca de 40° para a esquerda (de 60° NE a 20° NE) a diferença entre este e o rumo médio de vôo das borboletas elevou-se em mais ou menos 25° nos diferentes grupos de amostras (ver reta tracejada nas Figs. 29, 33, 37, 41, 45, 48 e 51). Isto significa que, embora o deslocamento do rumo médio de vôo tenha acompanhado qualitativamente o deslocamento do azimute solar, este se deu numa taxa menor que o deslocamento do sol. Na análise que incluiu o total dos dados obtidos em 1985 foi praticamente nula a inclinação da reta "diferença entre o rumo médio de vôo e o azimute solar vs tempo" ($y = -0,02x + 54,15$; $n = 507$) no intervalo

Tabela 20. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8 de 1984.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p<
0930-1000	17	0,655	101,55 ⁰	11,137	28 ⁰	0,001
1000-1030	29	0,727	96,39 ⁰	21,069	18 ⁰	0,001
1030-1100	41	0,897	98,87 ⁰	37,686	8 ⁰	0,001
1100-1130	30	0,776	96,77 ⁰	23,266	15 ⁰	0,001
1130-1200	40	0,940	88,99 ⁰	37,583	6 ⁰	0,001
1200-1230	23	0,952	80,82 ⁰	21,905	7 ⁰	0,001
1230-1300	7	0,872	83,49 ⁰	6,102	-	0,002
1300-1330	6	0,678	99,25 ⁰	4,070	-	0,10
1330-1400	5	0,564	106,30 ⁰	2,821	-	-
Total	198	0,829	93,06 ⁰	164,153	4 ⁰	0,001

Razão direcional (n=198) = 87:5:6:2.

Tabela 21. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30 de julho de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p<
0930-1000	8	0,390	97,33 ⁰	3,120	n.s.	0,20
1000-1030	16	0,815	349,86 ⁰ (1)	13,042	19 ⁰	0,02
1030-1100	25	0,437	38,12 ⁰	10,930	38 ⁰	0,50
1100-1130	29	0,590	19,21 ⁰	17,093	25 ⁰	0,50
1130-1200	25	0,686	358,84 ⁰	17,153	22 ⁰	0,20
1200-1230	13	0,804	358,44 ⁰	10,445	23 ⁰	0,01
1230-1300	21	0,748	14,85 ⁰	15,703	20 ⁰	0,10
1300-1330	12	0,640	354,92 ⁰	7,685	36 ⁰	0,05
1330-1400	8	0,277	274,27 ⁰	2,217	n.s.	0,50
Total	157	0,475	11,42 ⁰	74,566	14 ⁰	0,001

(1) distribuição bimodal

Razão direcional (n=157) = 64:10:13:14

Tabela 22. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985 (1).

Hora	n	r	a°	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	24	0,616	74,31 ⁰	14,787	25 ⁰	0,001
1030-1100	33	0,624	67,53 ⁰	21,220	21 ⁰	0,001
1100-1130	50	0,754	76,74 ⁰	37,717	12 ⁰	0,001
1130-1200	62	0,742	60,15 ⁰	46,024	12 ⁰	0,001
1200-1230	30	0,661	71,73 ⁰	19,831	21 ⁰	0,001
1230-1300	19	0,516	78,90 ⁰	9,289	37 ⁰	0,01
1300-1330	2	0,843	52,50 ⁰	-	-	-
Total	220	0,679	69,31 ⁰	149,313	8 ⁰	0,001

(1) 1^o total parcial do platô N-1 em 85.

$F_{0,05}(5,214) = 0,8043$ n.s.

Razão direcional (n=220) = 71:15:11:4.

Tabela 23. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985 (1).

Hora	n	r	a°	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	5	0,984	131,96 ⁰	4,920	-	-
1000-1030	23	0,849	109,45 ⁰	19,527	14 ⁰	0,001
1030-1100	26	0,954	117,49 ⁰	24,804	8 ⁰	0,001
1100-1130	29	0,896	120,02 ⁰	25,972	10 ⁰	0,001
1130-1200	22	0,949	113,77 ⁰	20,874	8 ⁰	0,001
1200-1230	27	0,930	121,74 ⁰	25,114	9 ⁰	0,001
1230-1300	16	0,988	113,46 ⁰	15,805	3 ⁰	0,001
1300-1330	12	0,970	116,06 ⁰	11,635	7 ⁰	0,001
1330-1400	6	0,613	114,54 ⁰	3,679	-	0,20
Total	166	0,915	116,95 ⁰	151,803	3 ⁰	0,001

(1) 2^o total parcial do platô N-1 em 85.

Tabela 24. Direção média de vôo de Phoebis statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985.

Hora	n	r	α°	R	IC(,95) \pm	p(
0930-1000	19	0,934	116,50 ⁰	17,739	8 ⁰	0,001
1000-1030	23	0,961	112,79 ⁰	22,108	5 ⁰	0,001
1030-1100	22	0,895	108,38 ⁰	19,691	12 ⁰	0,001
1100-1130	28	0,970	108,49 ⁰	27,152	4 ⁰	0,001
1130-1200	8	0,743	102,16 ⁰	5,944	37 ⁰	0,01
1200-1230	12	0,936	118,81 ⁰	11,236	12 ⁰	0,001
1230-1300	7	0,820	87,63 ⁰	5,739	35 ⁰	0,005
Total	119	0,914	110,02 ⁰	108,764	4 ⁰	0,001

Razão direcional (n=119) = 93:2:2:2.

Tabela 25. Direção média de vôo de Phoebis statira através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em diferentes horários do dia no período de 16 de julho a 2 de setembro de 1985 (1).

Hora	n	r	α^0	R	IC(,95) \pm	p(
0930-1000	32	0,795	117,15 ⁰	25,429	13 ⁰	0,001
1000-1030	86	0,614	104,23 ⁰	52,811	13 ⁰	0,001
1030-1100	107	0,627	90,81 ⁰	67,050	11 ⁰	0,001
1100-1130	141	0,670	88,78 ⁰	94,482	9 ⁰	0,001
1130-1200	141	0,613	76,51 ⁰	86,421	10 ⁰	0,001
1200-1230	102	0,621	96,75 ⁰	63,318	11 ⁰	0,001
1230-1300	81	0,623	85,81 ⁰	50,441	14 ⁰	0,001
1300-1330	33	0,507	77,87 ⁰	16,717	28 ⁰	0,001
1330-1400	14	0,127	140,18 ⁰	1,775	n.s.	n.s.

(1) incluídos os dados do platô N-3.

Tabela 26. Direção média de vôo de Phoebis statira através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, em diferentes horários do dia no período de 16 de julho a 2 de setembro de 1985 (1).

Hora	n	r	α^0	R	IC(,95) \pm	p(
0930-1000	24	0,938	119,84 ⁰	22,519	8 ⁰	0,001
1000-1030	70	0,774	101,79 ⁰	54,174	10 ⁰	0,001
1030-1100	82	0,745	99,00 ⁰	61,048	10 ⁰	0,001
1100-1130	111	0,805	99,92 ⁰	89,341	6 ⁰	0,001
1130-1200	116	0,722	87,94 ⁰	83,741	8 ⁰	0,001
1200-1230	89	0,738	105,81 ⁰	65,647	10 ⁰	0,001
1230-1300	60	0,795	103,94 ⁰	47,685	10 ⁰	0,001
1300-1330	21	0,834	103,68 ⁰	17,521	18 ⁰	0,001
1330-1400	6	0,613	114,54 ⁰	3,679	-	0,20

(1) excluídos os dados do platô N-3.

Phoebis statira (9-10/8/84) Platô N-1

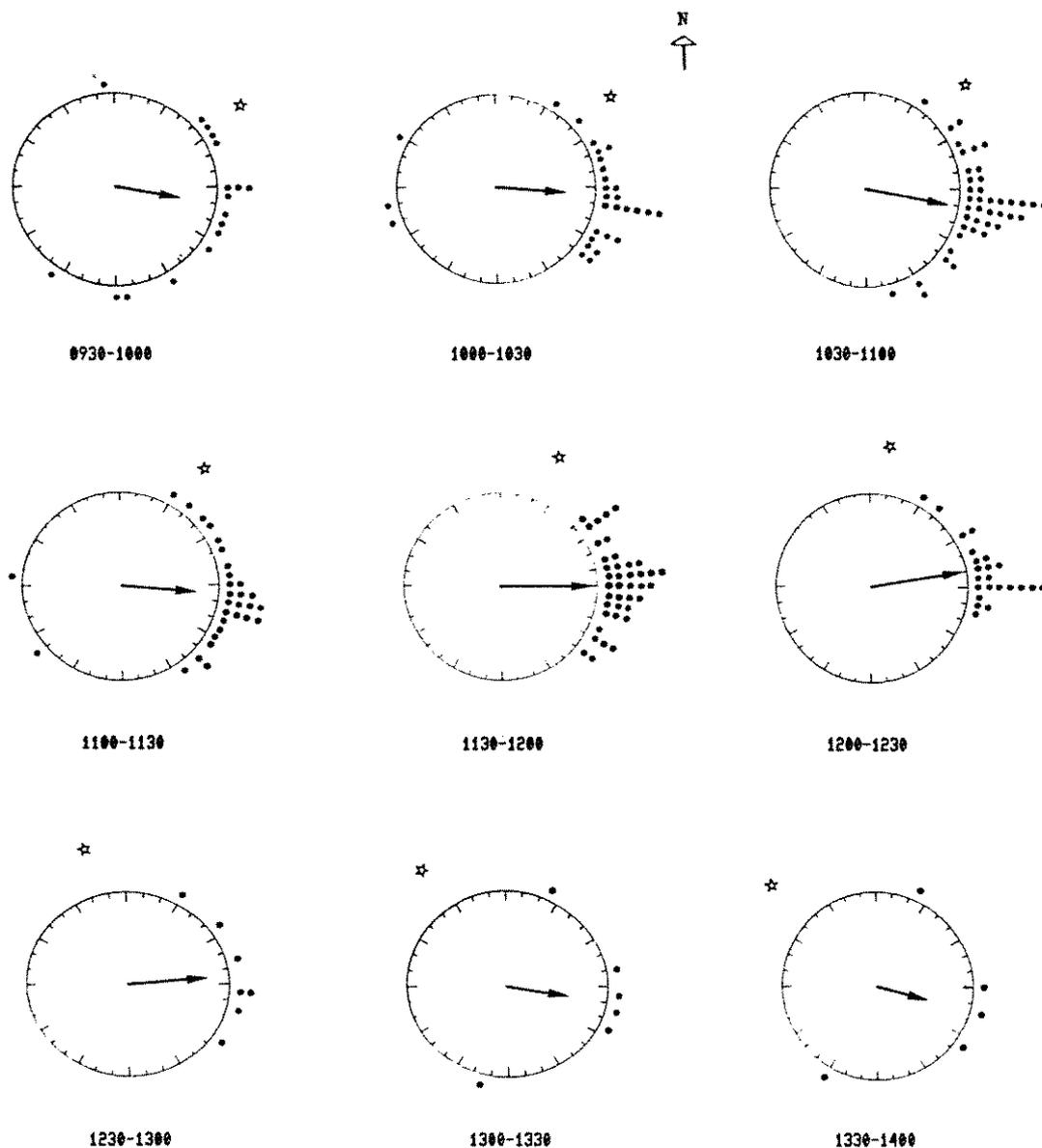


Figura 26. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9-10/8/84; (•) rumo de vôo de cada indivíduo observado (aproximado de $\pm 5^\circ$); (☆) azimute do sol. Rumos medidos em relação ao norte geográfico ("N"). Demais símbolos como na Figura 17. Tratamento estatístico na Tabela 20.

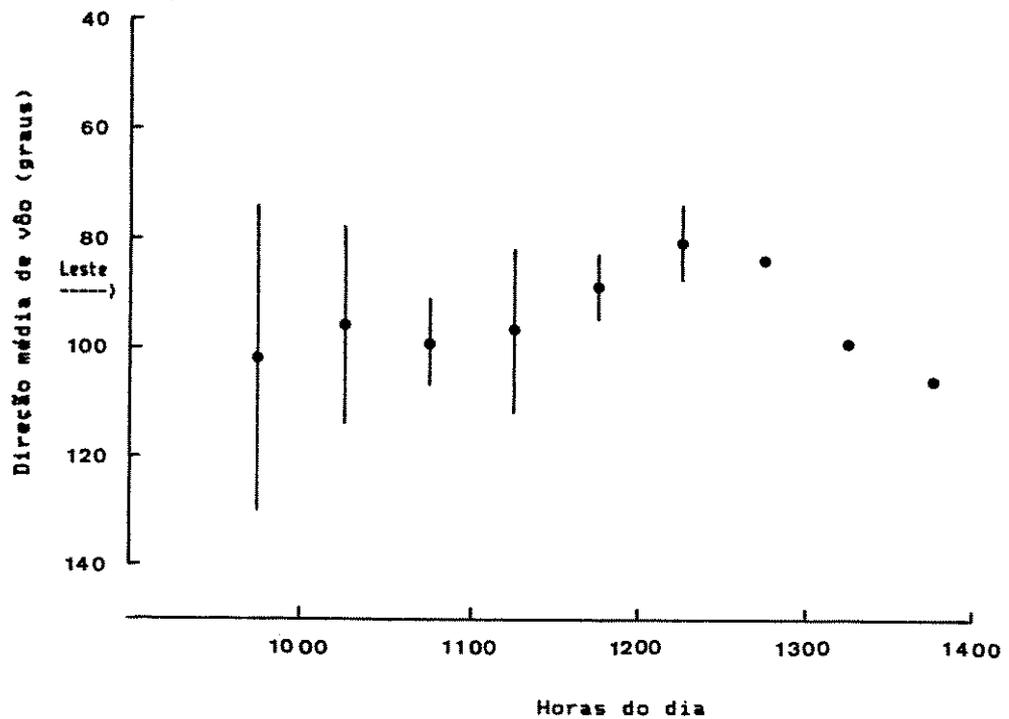


Figura 27. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de Phoebeis statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8 de 1984 ($n=198$; $y=83,70+0,01x$; $r=0,103$).

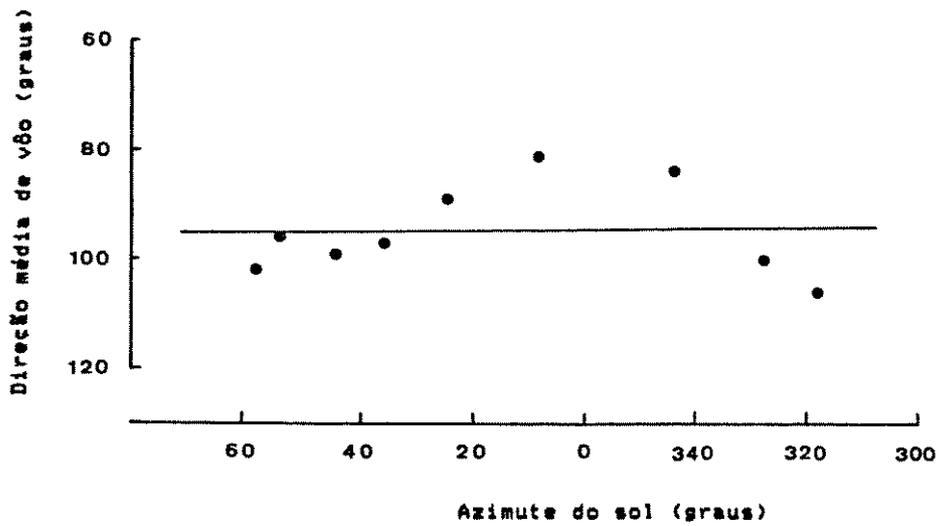


Figura 28. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8 de 1984 ($n=198$; $y=84,85+0,004x$; $r=0,016$).

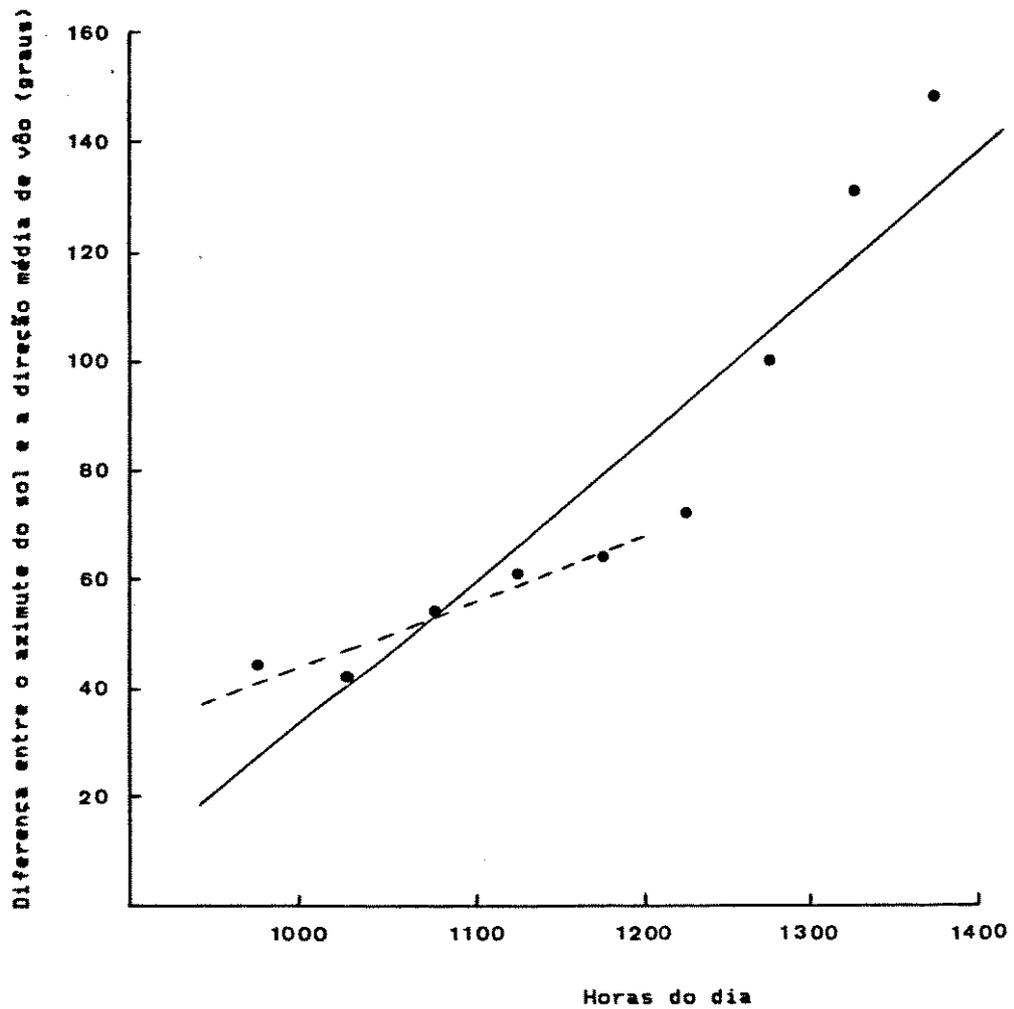


Figura 29. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 9 e 10/8 de 1984;

(—) 0930-1400 hs.: $n=198$; $y=7,51+0,44x$; $r=0,937$; $p=0,0002$;

(---) 0930-1200 hs.: $n=158$; $y=32,35+0,20x$; $r=0,970$; $p=0,001$

Phoebis statira (29-30/7/85) Platô N-3

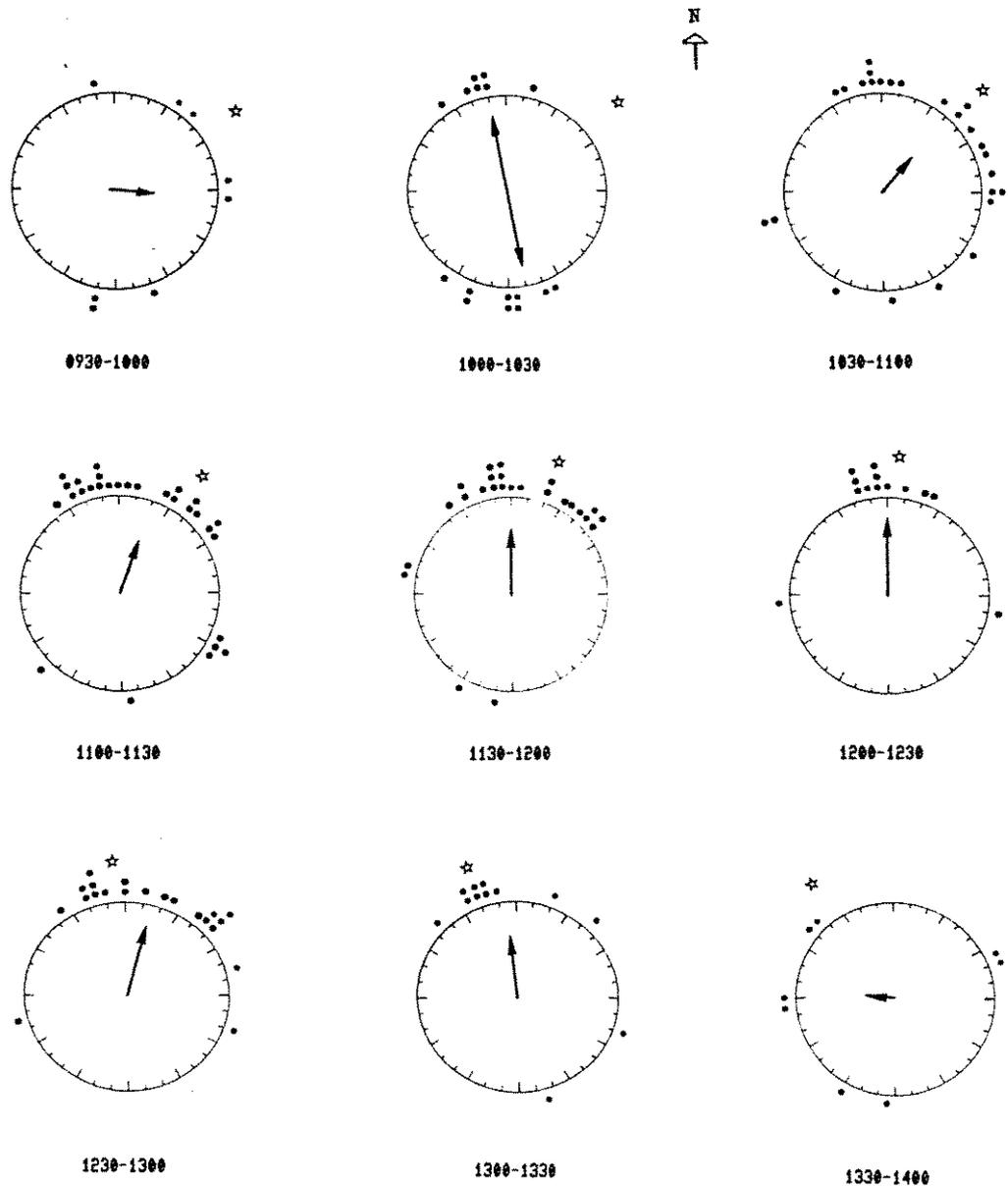


Figura 30. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29-30/7/85. A seta cruzando o centro do círculo indica distribuição bimodal dos rumos de sumida. Demais símbolos como nas Figuras 17 e 26. Tratamento estatístico na Tabela 21.

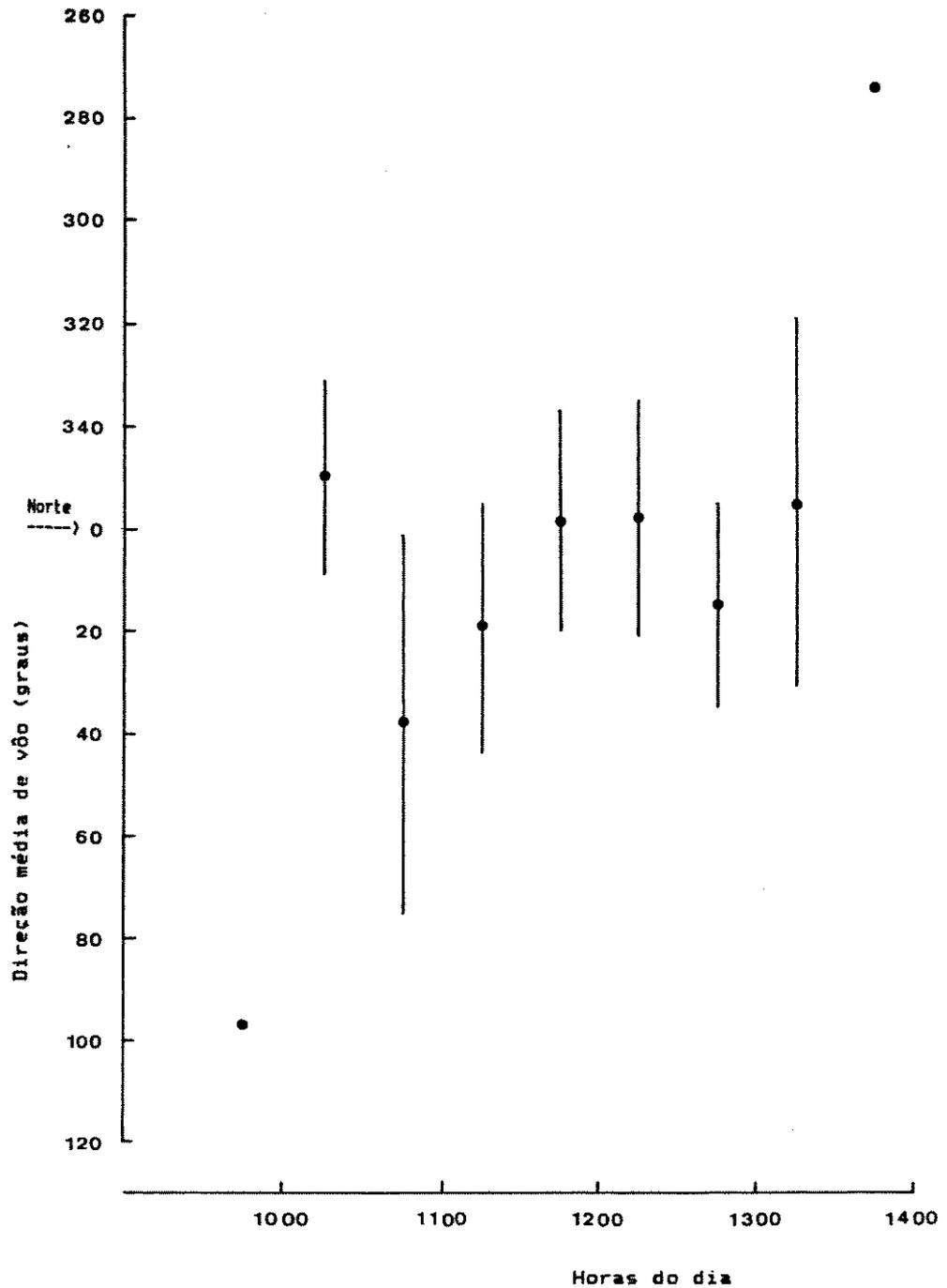


Figura 31. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de *P. statira* através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7 de 1985 ($n=157$; $y=100,91+0,44x$; $r=744$; $p<0,03$).

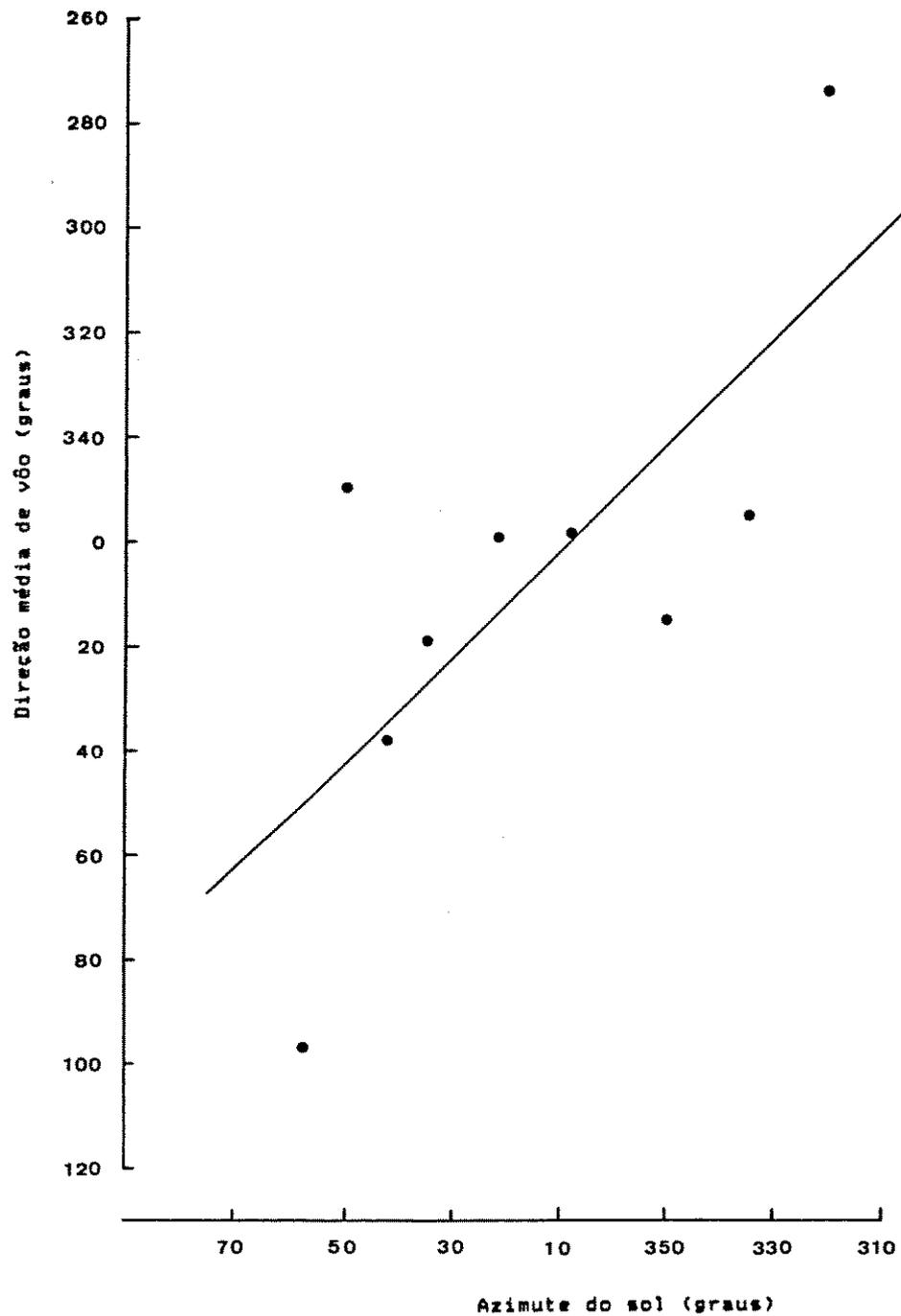


Figura 32. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7 de 1985 ($n=157$; $y=5,34+1,02x$; $r=0,734$; $p<0,03$).

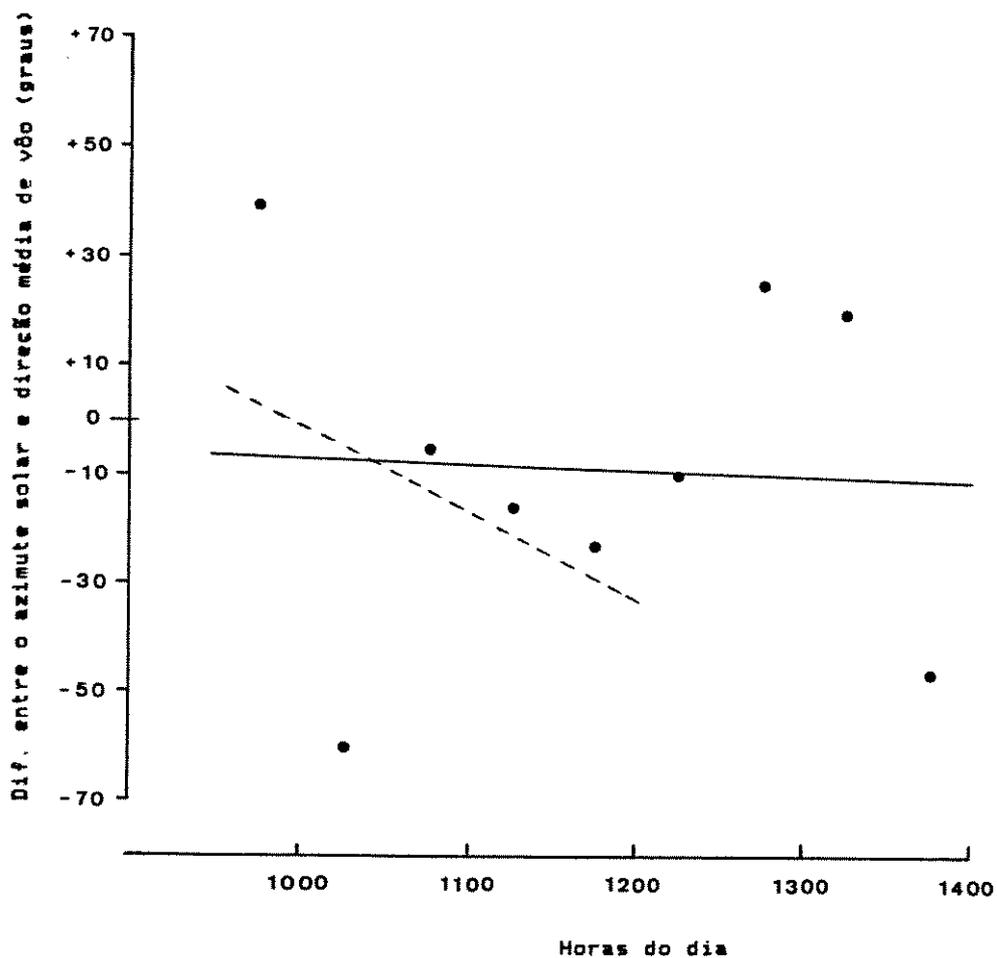


Figura 33. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em diferentes horários nos dias 29 e 30/7 de 1985;

(—) 0930-1400 hs.: $n=157$; $y=-5,33+(-0,02)x$; $r=-0,05$;

(---) 0930-1200 hs.: $n=103$; $y=15,00+(-0,27)x$; $r=-0,355$

Phoebis statira (16/7-2/8/85) Platô N-1

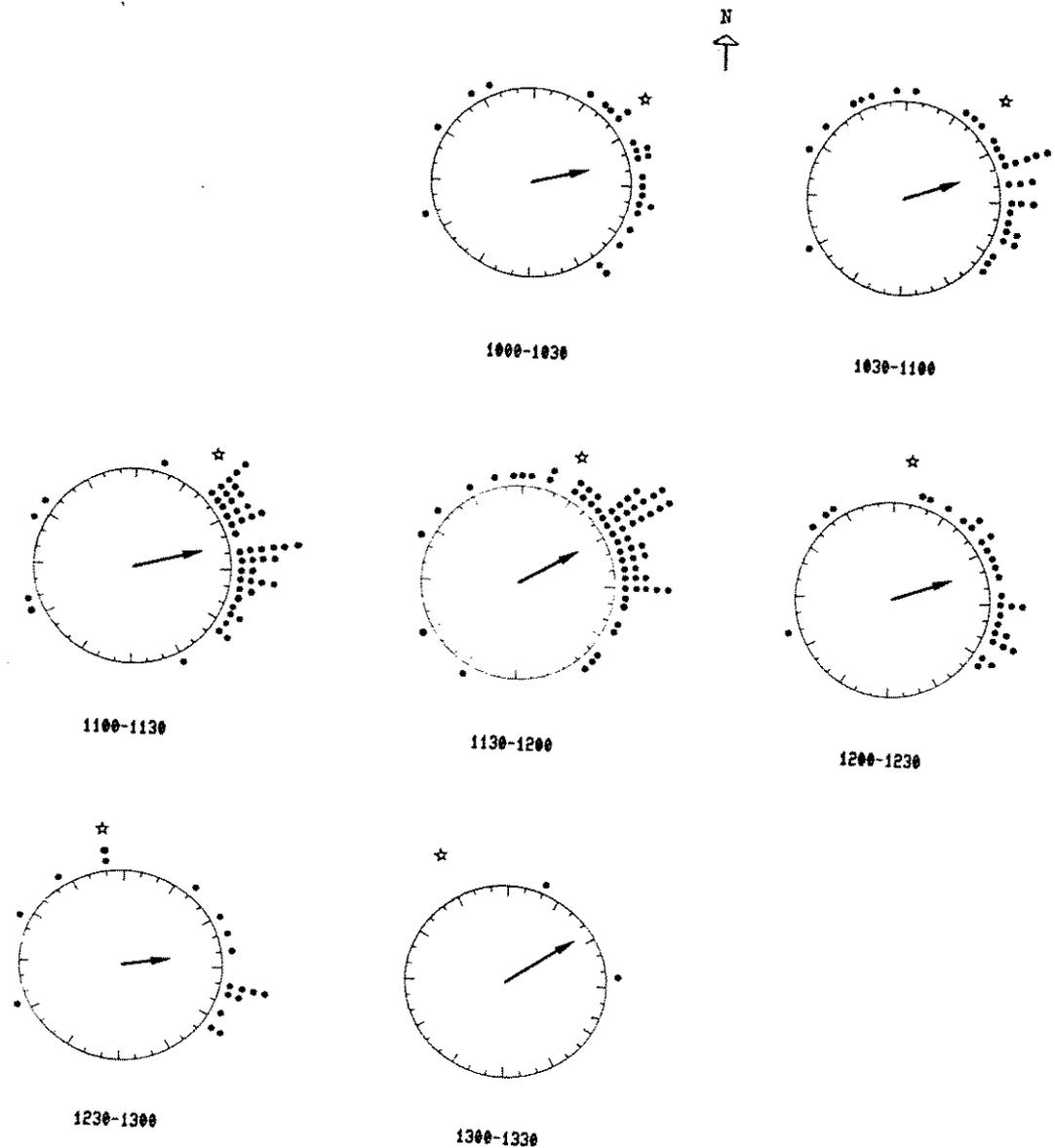


Figura 34. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985 (19 total parcial de N-1 em 85). Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 26. Tratamento estatístico na Tabela 22.

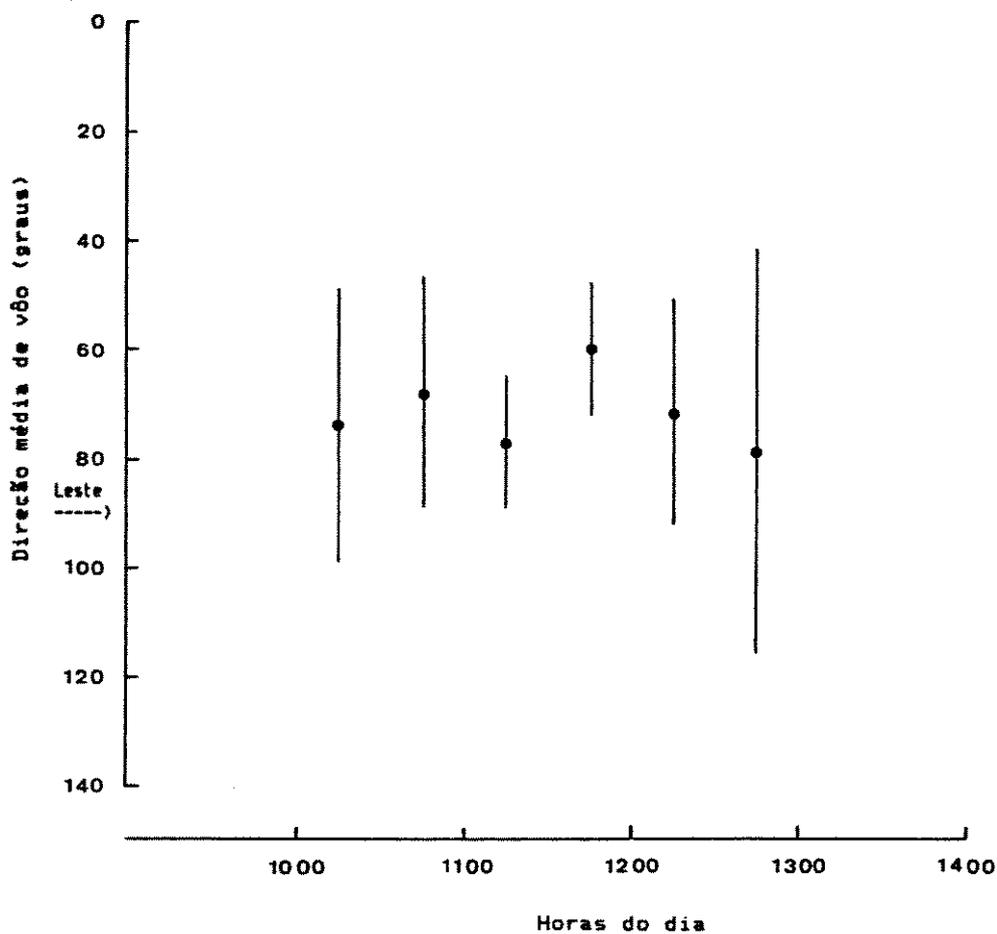


Figura 35. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de *P. statira* através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985 [$n=220$; $y=111,79+(-0,02)x$; $r=-0,18$].

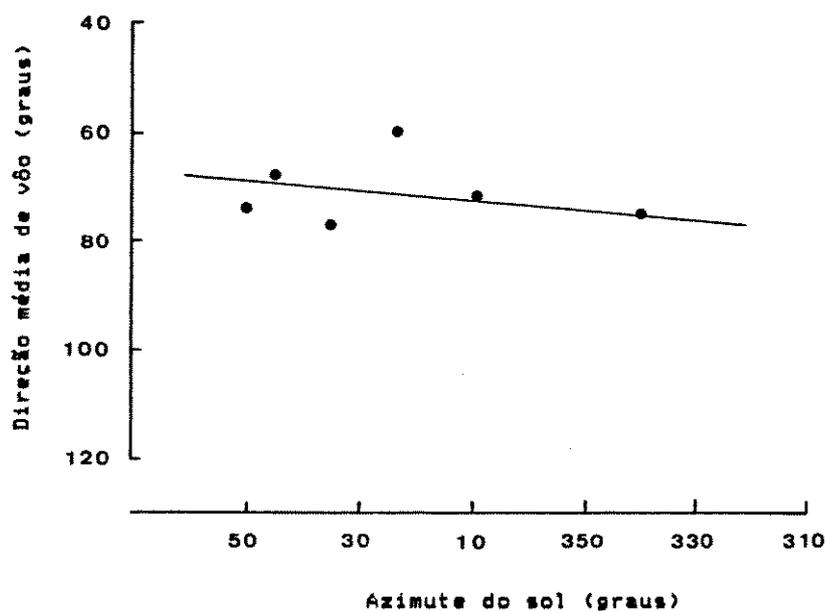


Figura 36. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985 [n=220; $y=121,30+(-0,08)x$; $r=-0,26$].

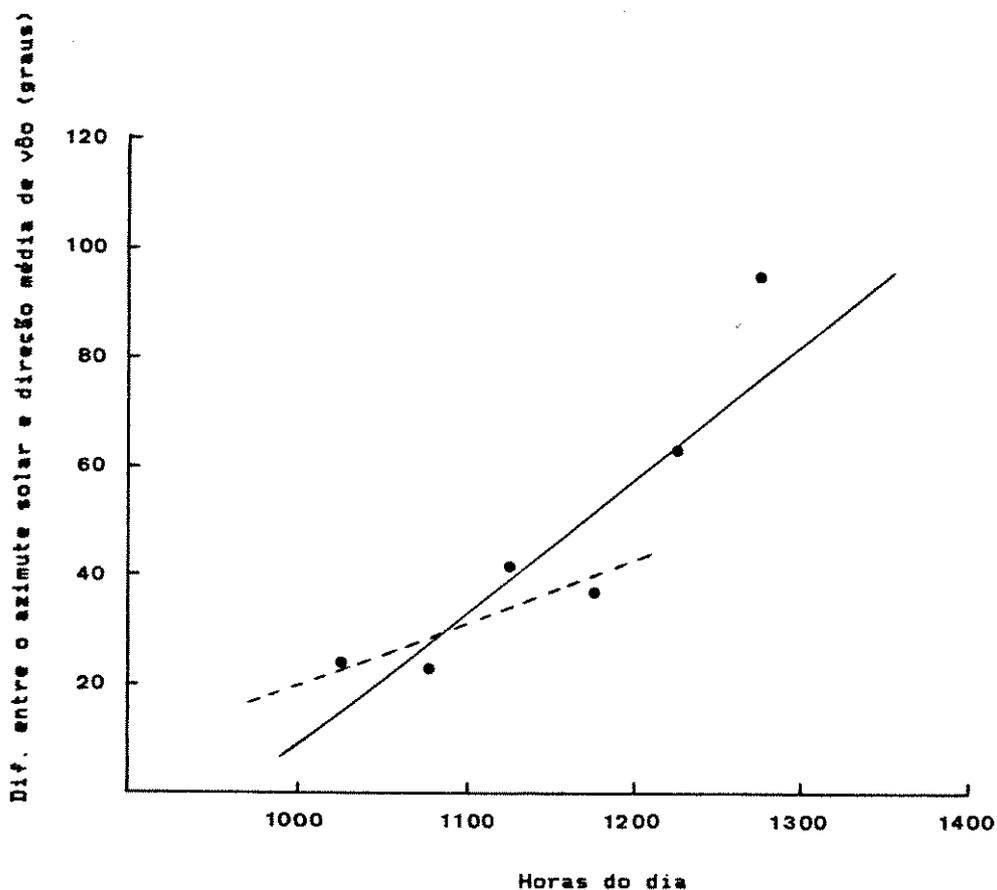


Figura 37. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/8 de 1985;

(—) 0930-1300 hs.: $n=220$; $y=-15,43+0,41x$; $r=0,926$; $p=0,008$;

(---) 0930-1200 hs.: $n=170$; $y=8,30+0,19x$; $r=0,791$; $p=0,209$

Phoebis statira (16-21/8/85) Platô N-1

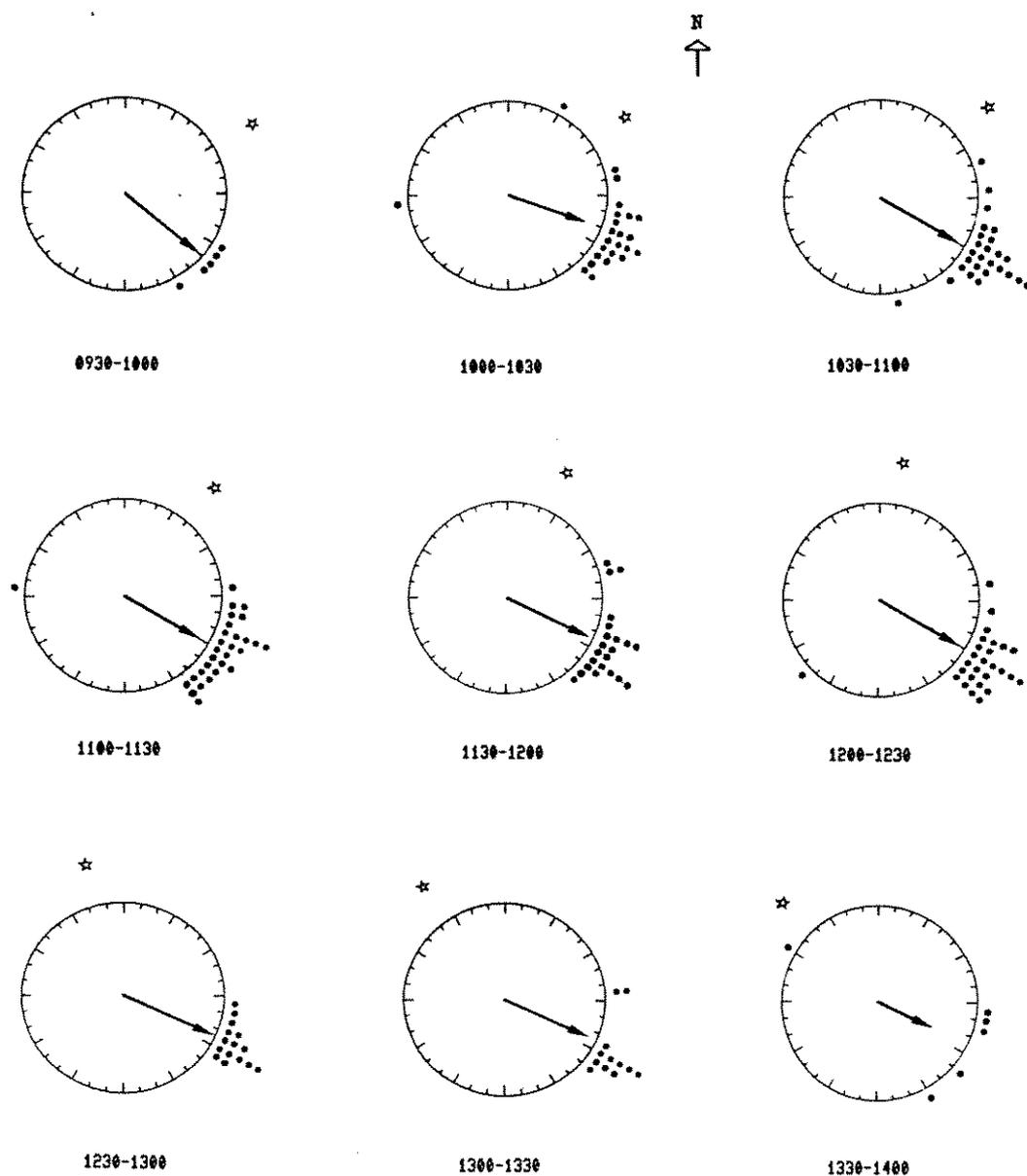


Figura 38. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8/85 (2^o total parcial do N-1 em 85). Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 26. Tratamento estatístico na Tabela 23.

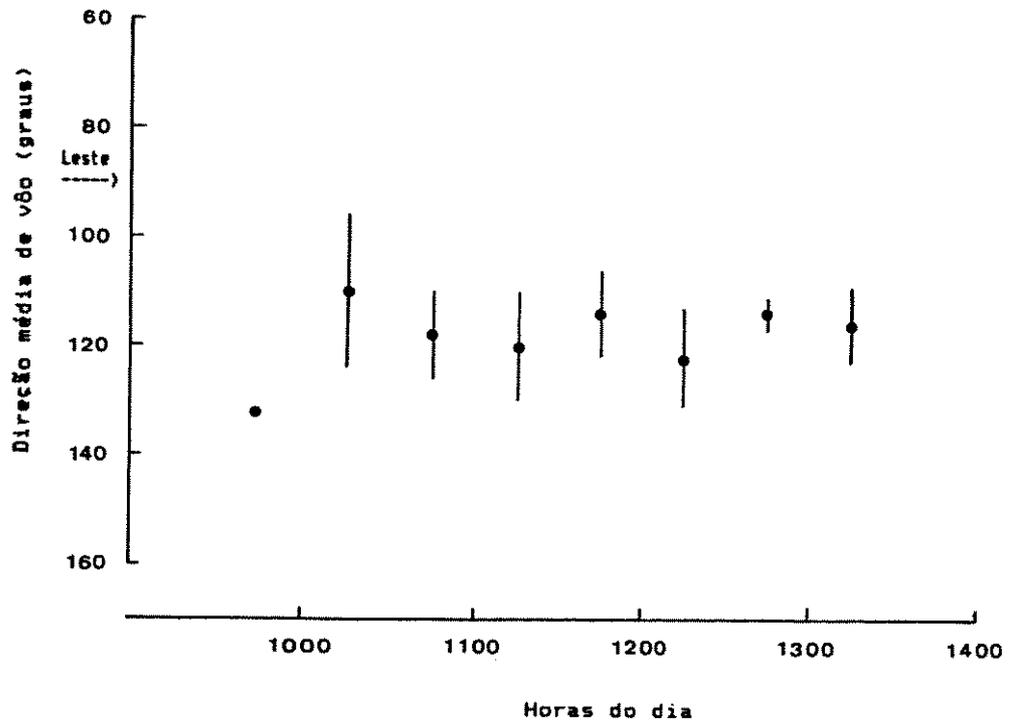


Figura 39. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de *P. statira* através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985 ($n=166$; $y=56,96+0,034x$; $r=0,036$).

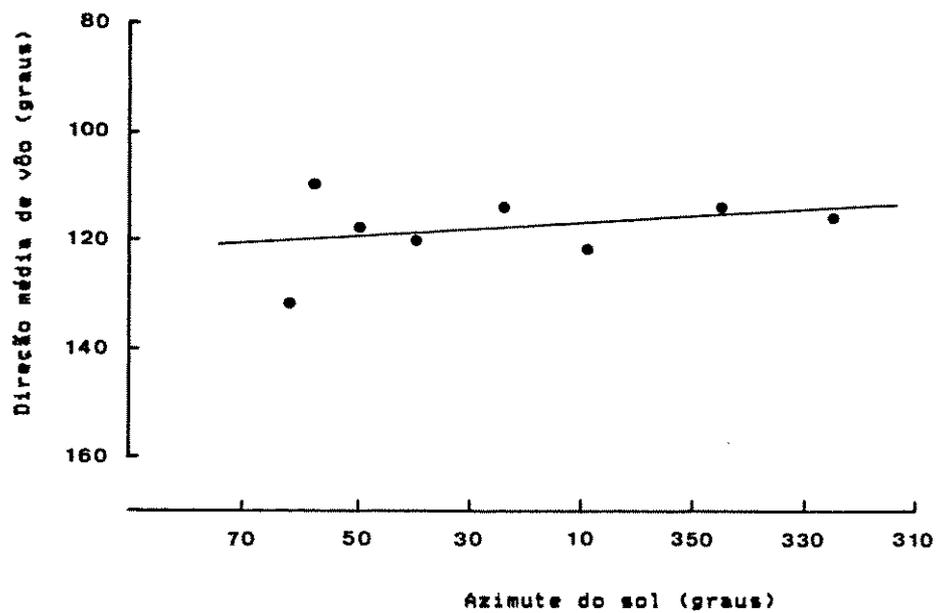


Figura 40. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985 ($n=166$; $y=53,21+0,06x$; $r=0,29$).

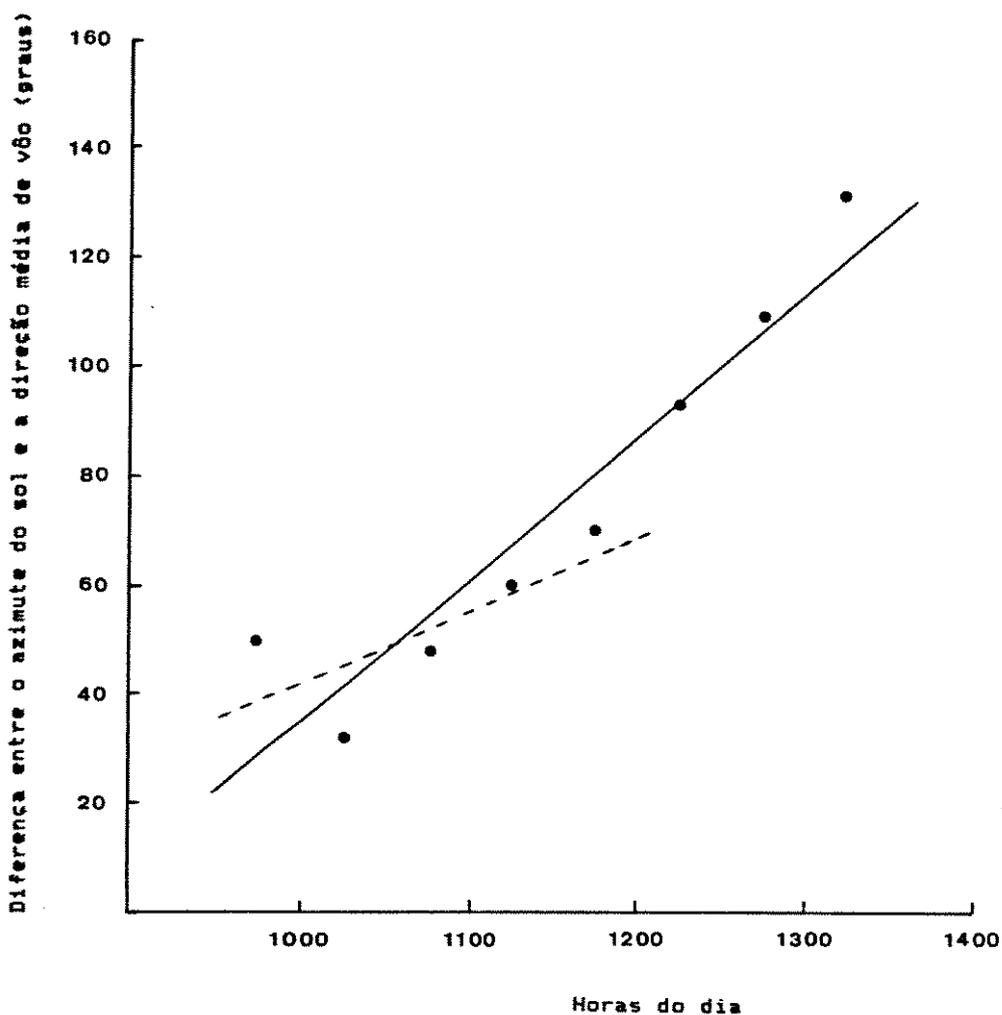


Figura 41. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em diferentes horários nos dias 16 e 21/8 de 1985;

(—) 0930-1330 hs.: $n=166$; $y=28,83+0,44x$; $r=0,943$; $p<0,001$

(- - -) 0930-1200 hs.: $n=105$; $y=48,20+0,23x$; $r=0,757$; $p=0,139$

Phoebis statira (26/8-2/9/85) Aeroporto

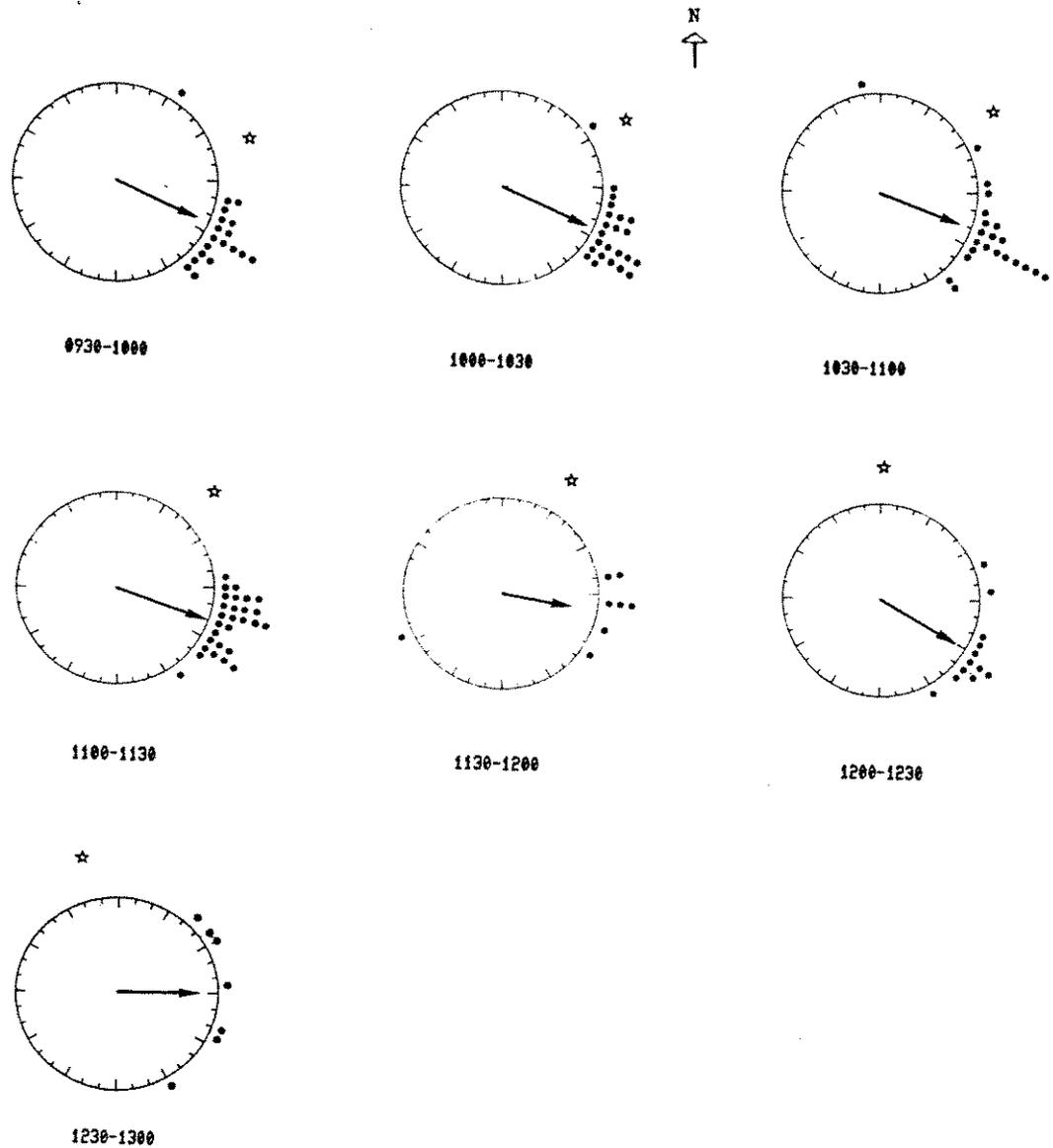


Figura 42. Direção média de vôo de borboletas Phoebis statira através da área do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9/85. Símbolos usados seguem legenda nas Figuras 17 e 26. Tratamento estatístico na Tabela 24.

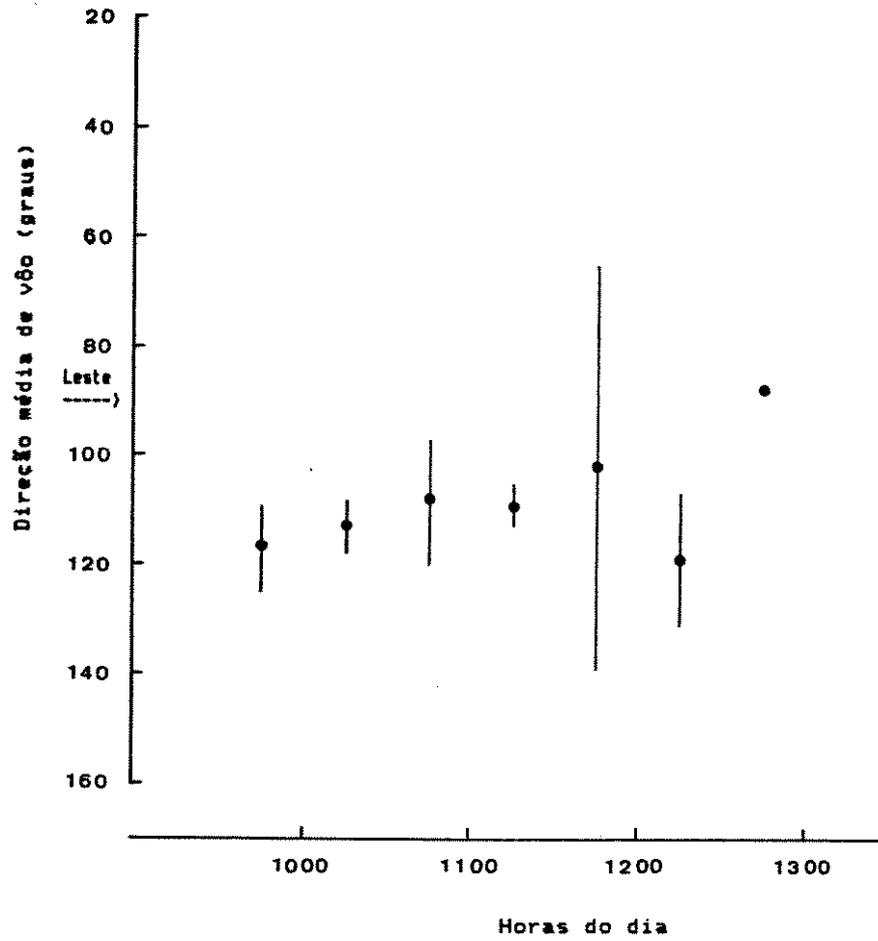


Figura 43. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de *P. statira* através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985 ($n=119$; $y=59,75+0,09x$; $r=0,580$; $p=0,172$).

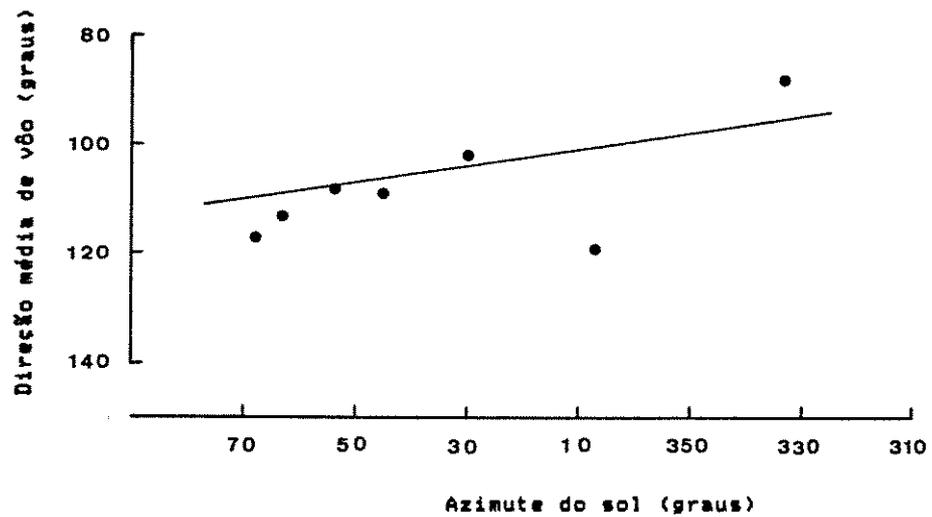


Figura 44. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985 ($n=119$; $y=44,00+0,19x$; $r=0,641$; $p=0,121$).

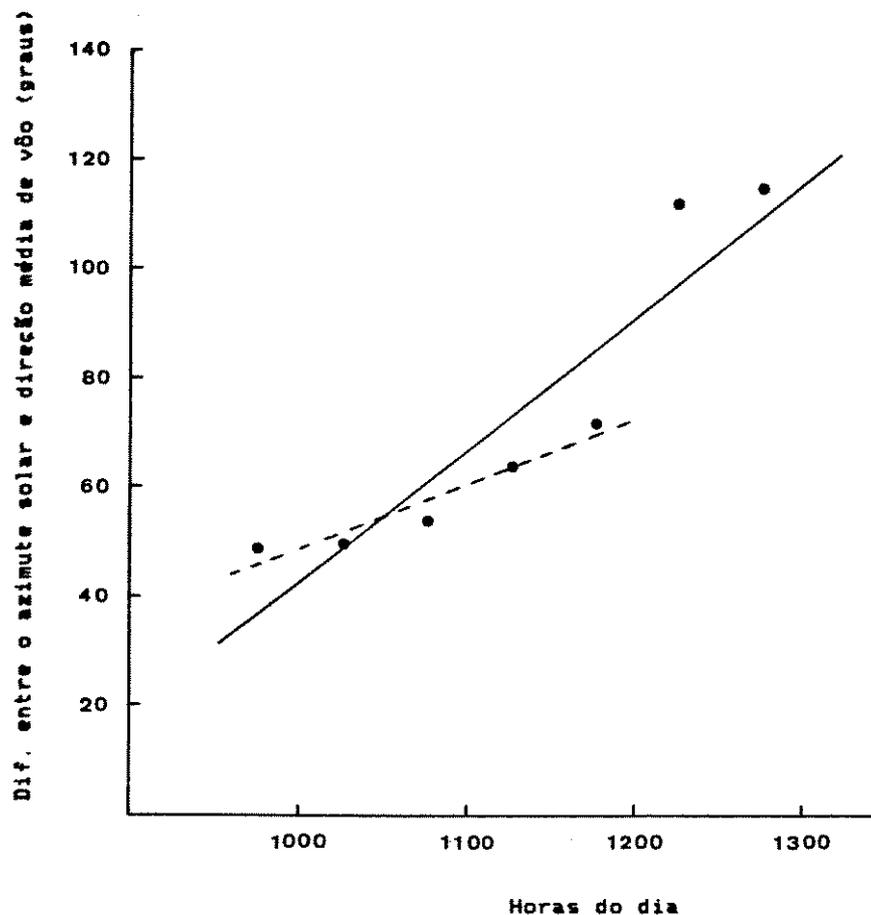


Figura 45. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de P. statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários nos dias 26/8 e 2/9 de 1985;

(—) 0930-1300 hs.: $n=119$; $y=19,07+0,41x$; $r=0,925$; $p=0,003$

(- - -) 0930-1200 hs.: $n=100$; $y=36,80+0,20x$; $r=0,957$; $p=0,011$

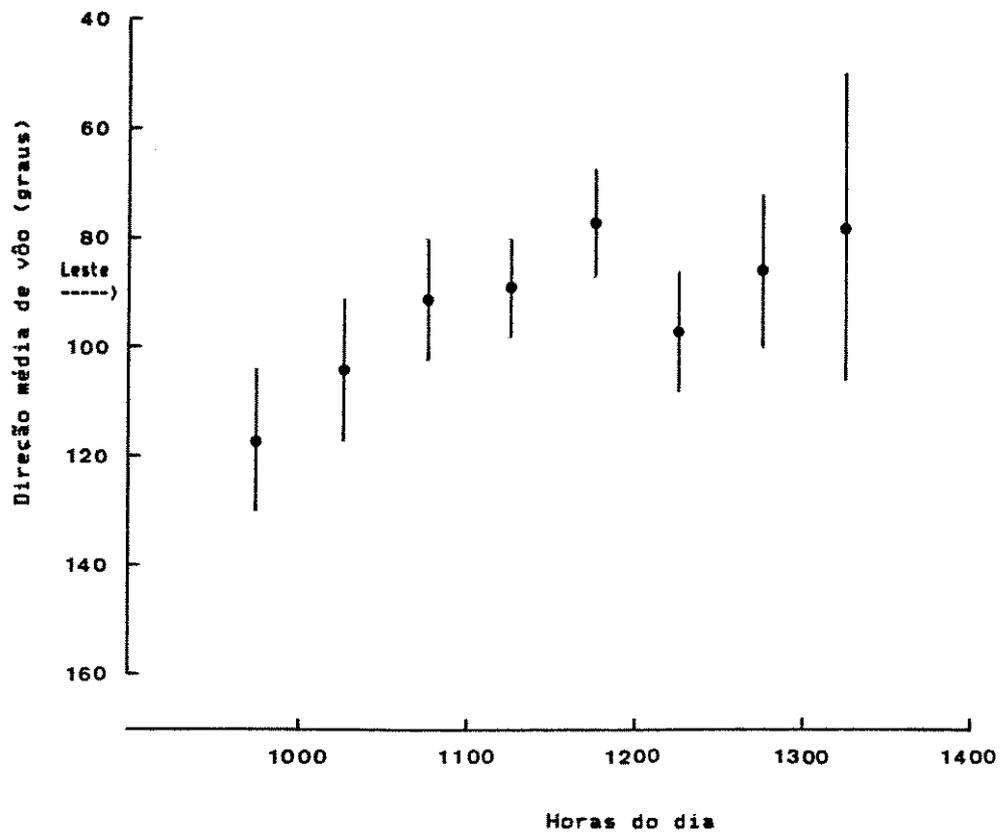


Figura 46. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de *P. statira* através de áreas abertas na região de Serra Norte (Carajás), Pará, em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985 (incluídos os dados do platô N-3) ($n=723$; $y=66,31+0,14x$; $r=0,773$; $p=0,024$). Tratamento estatístico na Tabela 25.

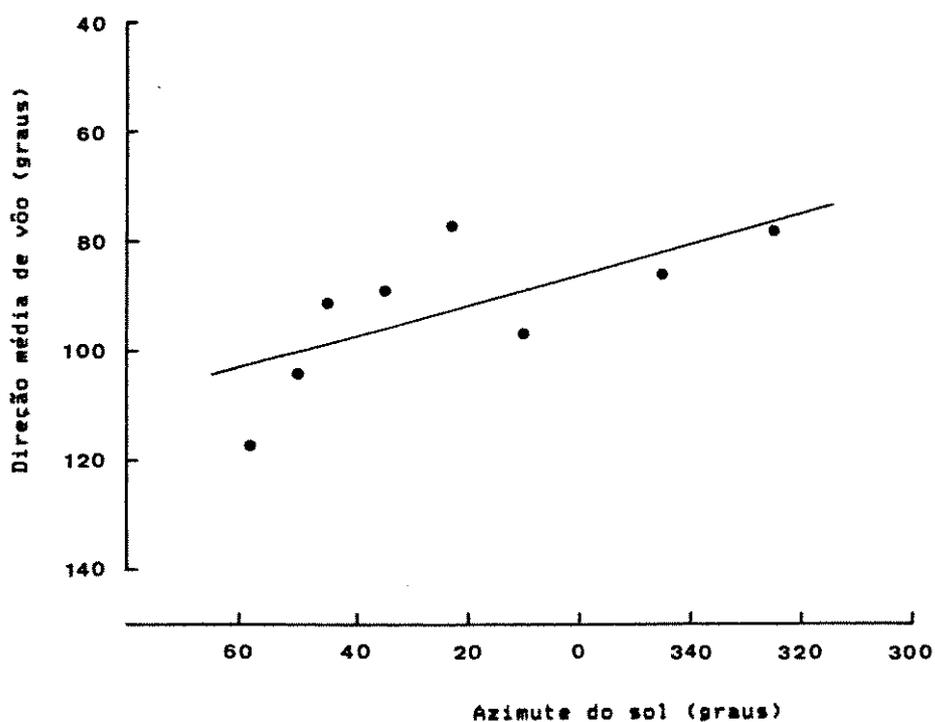


Figura 47. Azimute do sol e direção média de vôo de *P. statira* através de áreas abertas na região de Serra Norte (Carajás), Pará, em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985 ($n=723$; $y=43,68+0,28x$; $r=0,688$; $p=0,059$).

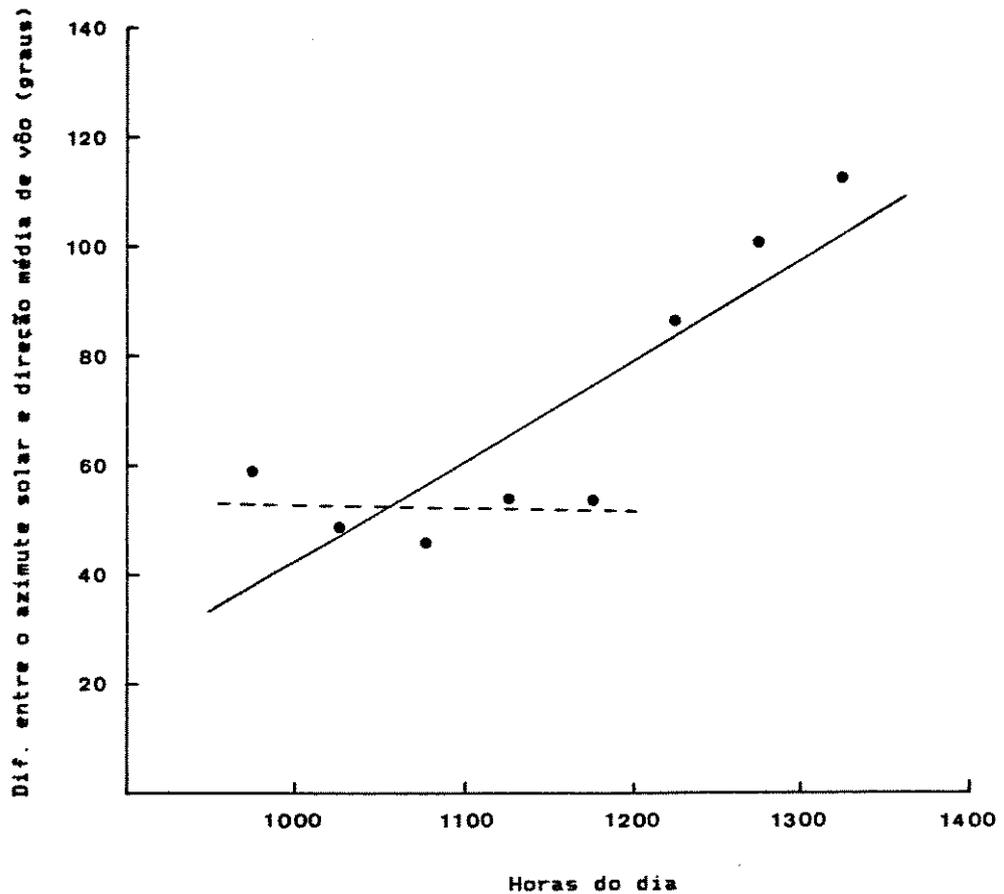


Figura 48. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de *P. statira* através de áreas abertas na região de Serra Norte (Carajás), Pará, em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985;

(—) 0930-1330 hs.: $n=723$; $y=25,08+0,30x$; $r=0,852$; $p=0,007$

(- - -) 0930-1200 hs.: $n=507$; $y=54,15+(-0,02)x$; $r=-0,16$

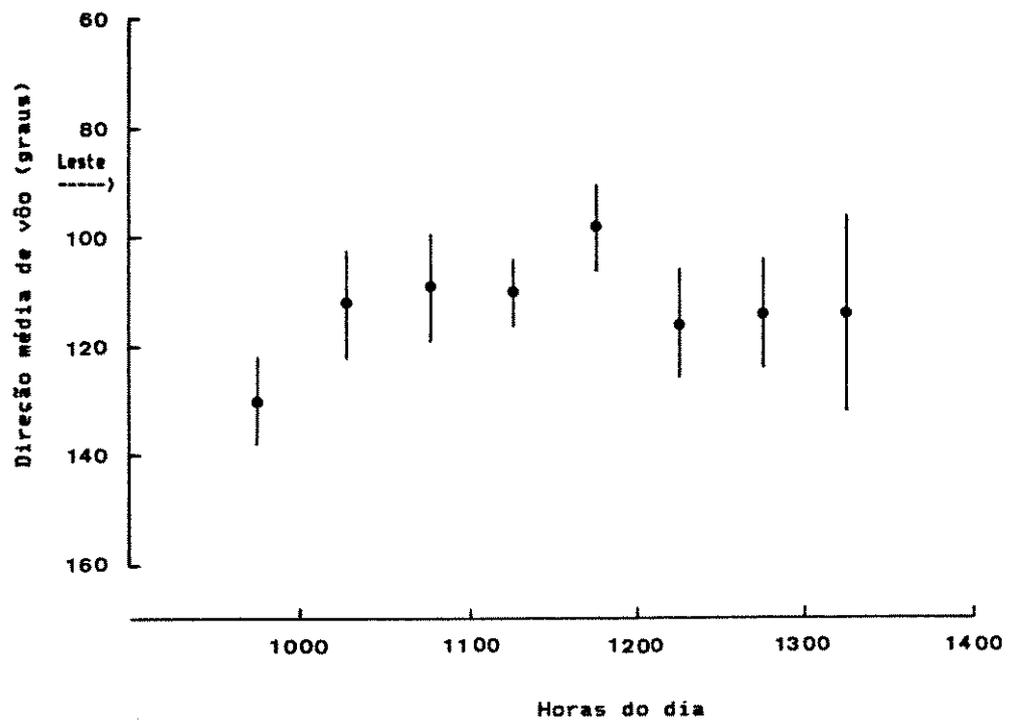


Figura 49. Direção média de vôo (\pm desvio angular com $Q=95\%$) de *P. statira* através de áreas abertas na região de serra Norte (Carajás), Pará, em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 2/9 de 1985 ($n=573$; $y=71,67+0,04x$; $r=0,310$). Obs.: excluídos os dados do platô N-3. Tratamento estatístico na Tabela 26.

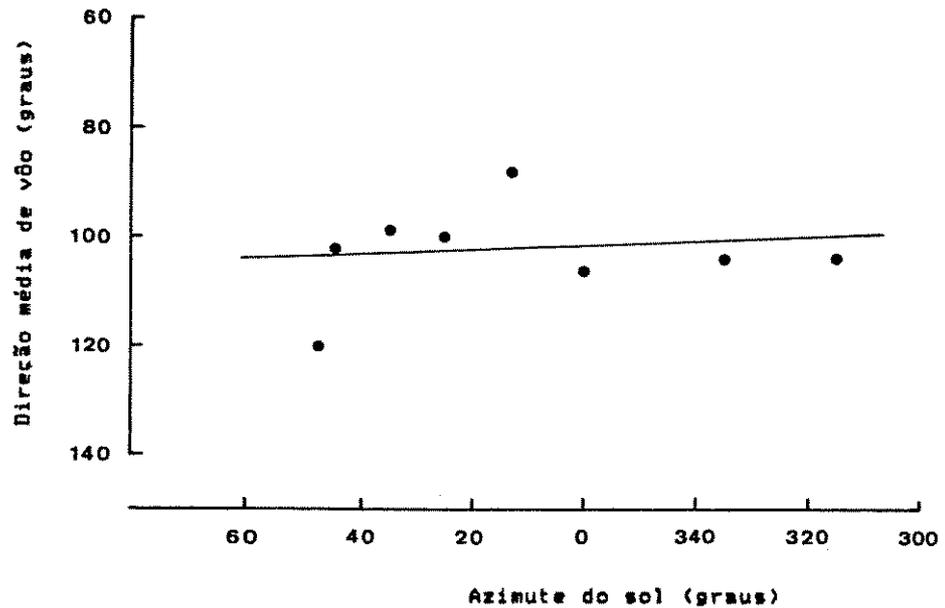


Figura 50. Azimute do sol e direção média de vôo de P. statira através de áreas abertas na região de Serra Norte (Carajás), Pará, em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 02/9 de 1985 ($n=573$; $y=70,97+0,04x$; $r=0,151$). Obs.: excluídos os dados do platô N-3.

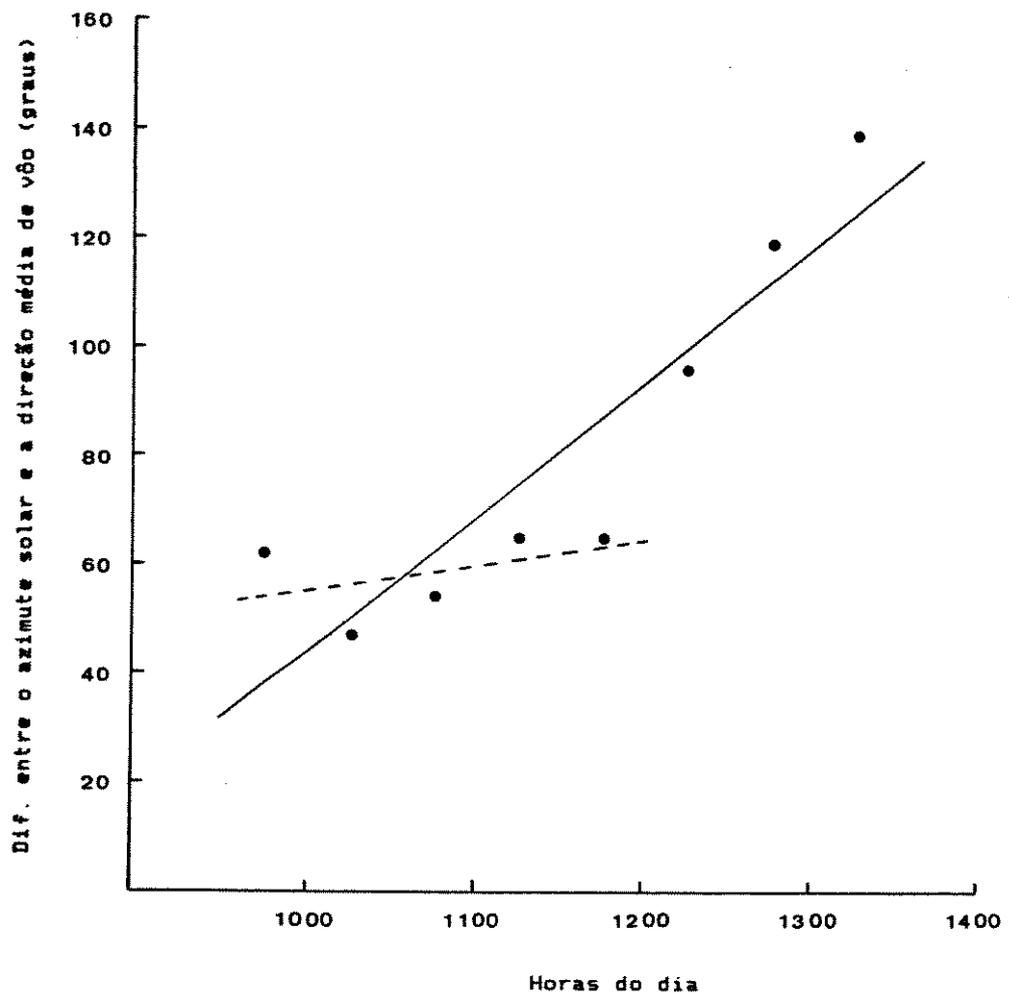


Figura 51. Diferença entre o azimute do sol e a direção média de vôo de *P. statira* através de áreas abertas na região de Serra Norte (Carajás), Pará, em diferentes horários do dia no período entre 16/7 e 02/9 de 1985. *Obs.*: excluídos os dados do platô N-3;
 (—) 0930-1330 hs.: $n=573$; $y=19,86+0,41x$; $r=0,896$; $p=0,003$
 (---) 0930-1200 hs.: $n=403$; $y=50,20+0,08x$; $r=0,481$

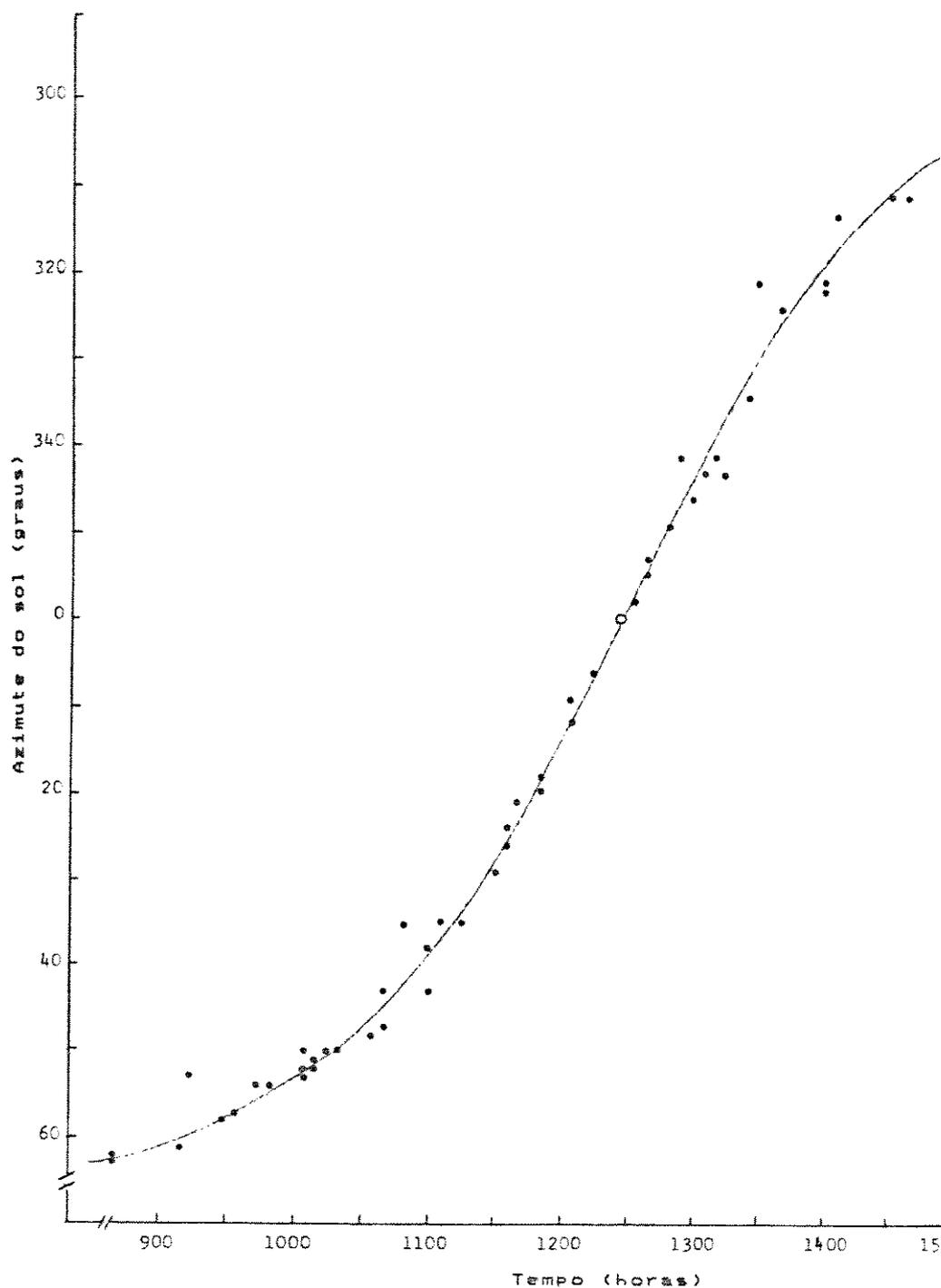


Figura 52. Azimute do sol em Serra Norte no período entre os dias 16 e 31 de julho de 1985; (•) pontos de medidas feitas no campo; (○) ponto de culminação do sol (calculado com base na latitude e longitude da área de estudo e mais consulta ao analema). Rumos em relação ao norte geográfico.

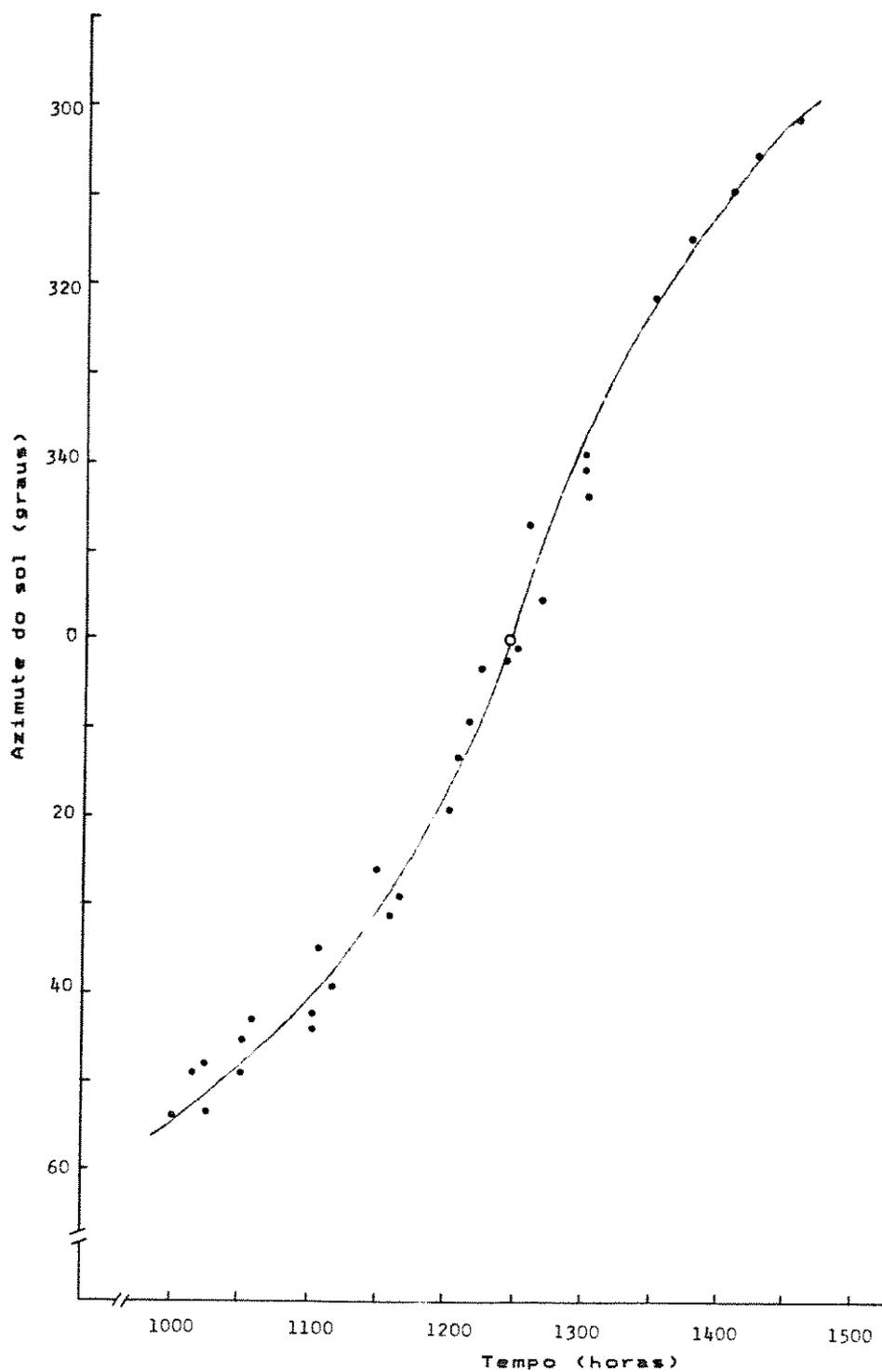


Figura 53. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 19 e 15 de agosto de 1985. Símbolos usados seguem legenda na Figura 52.

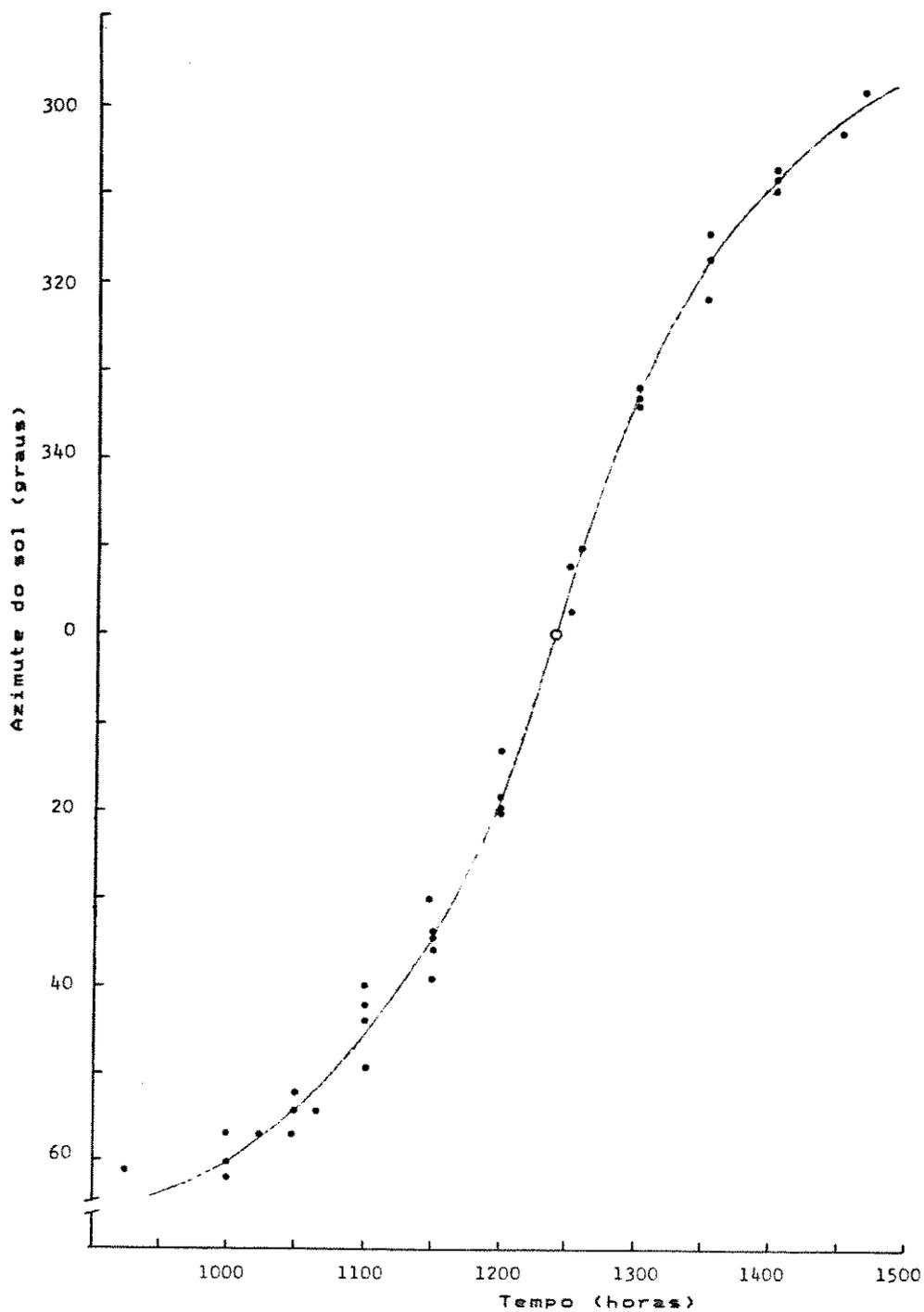


Figura 54. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 16 e 31 de agosto de 1985. Símbolos usados seguem legenda na Figura 52.

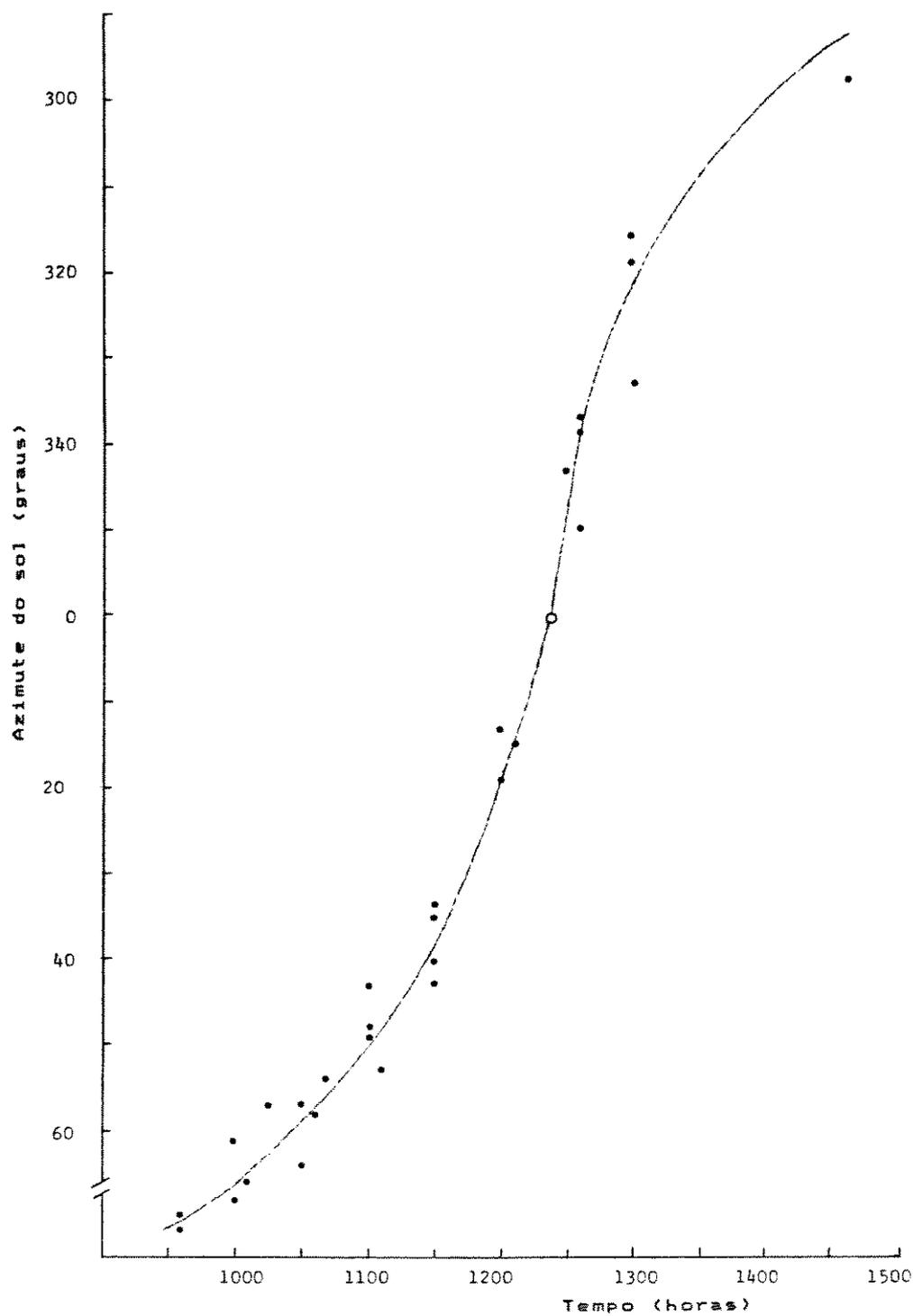


Figura 55. Azimute do sol em Serra Norte no período entre 21 de agosto e 6 de setembro de 1985. Símbolos usados seguem legenda na Figura 52.

0930-1200 hs, com o rumo médio de vôo das borboletas mantendo-se em torno de 50° à direita do sol (Fig. 48).

Por volta do meio-dia, entretanto, quando a taxa de deslocamento do azimute solar foi maior (passando rapidamente de 20° NE a 330° NO entre 1200 e 1300 hs; Figs. 52 a 55), ocorre uma "quebra" da situação descrita acima, com os indivíduos aparentemente "abandonando" o sol e "retomando" o seu rumo original (quando iniciaram o vôo por volta de 1000 hs; Figs. 27, 31, 35, 39, 43, 46 e 49). Esta "quebra" pode ser verificada pelo aumento relativamente brusco da diferença entre o rumo médio de vôo e o azimute solar que ocorre por volta do meio-dia (Figs. 29, 33, 37, 41, 45, 48 e 51). Como resultado disso, numa análise englobando os dados de todo o período diário da atividade migratória, verifica-se que aqueles indivíduos voavam consistentemente num rumo definido. Este fato pode ser verificado pela pequena inclinação das retas da correlação "rumo médio de vôo vs tempo" nos diferentes grupos de amostras (Figs. 27, 31, 35, 39, 43, 46 e 49), ou pela análise do rumo médio de vôo calculado com o total de dados obtidos em cada dia de amostragem, que foi quase sempre significativo ($p < 0,005$) (Figs. A-1 a A-18 e Tabelas A-1 a A-18). Nas Tabelas A-19 a A-23 pode-se observar tendência de orientação do vôo semelhante à de P. statira descrita acima nas demais espécies analisadas.

Outra análise sobre P. statira mostrou que não houve diferença significativa entre os rumos médios de vôo de machos e fêmeas [em 16/8/85: teste Watson-Williams; $F_{0,05}(1,114) = 0,4553$ não significativo (n.s.); em 21/8/85: $F_{0,05}(1,48) = 0,1149$ n.s.; em

25/8/85: $F_{0,05}(1,16)=0,0231$ n.s.; em 26/8/85: $F_{0,05}(1,31)=0,0349$ n.s.; em 2/9/85: $F_{0,05}(1,84)=2,4611$ n.s.] (Tabelas A-13 a A-18).

Foi também verificado que, num mesmo dia, em diferentes pontos de uma mesma área, pode ocorrer uma variação na direção média de vôo das borboletas [em 31/7/85 no platô N-1:

$F(1,102)=8,3701*$; $p<0,005$; Figs. A-8 e A-9 e Tabelas A-8 e A-9].

Estas diferenças são possivelmente devidas a feições topográficas limitando o acesso às áreas de amostragem para borboletas com certos rumos. Já em 1/8/85 na mesma área, contudo, quando os dois "círculos de amostragem" eram ainda mais distanciados entre si (aproximadamente 2 km) que no dia anterior (aproximadamente 200 m), não houve diferença significativa entre os rumos médios [$F_{0,05}(1,47)=0,0055$ n.s.; Figs. A-10 e A-11 e Tabelas A-10 e A-11].

H. Orientação do vôo ao longo de estradas que atravessavam áreas florestadas da região.

Para cada espécie, os dados referentes ao número de indivíduos (machos) voando nos sentidos opostos em diferentes trechos de estradas em áreas de mata ao longo do dia estão apresentados de duas formas distintas. Como na Figura 56, as Figuras do Apêndice A-21 a A-72 (P. statira: Figs. A-21 a A-29; P. trite: Figs. A-30 a A-35; P. argante: Figs. A-36 a A-41; P. philea: Figs. A-42 a A-47; A. drusilla: Figs. A-48 a A-53; A. buniae: Figs. A-54 e A-55; M. chiron: Figs. A-56 a A-61; D.

iulia: Figs. A-62 a A-67; A. menippe: Figs. A-68 a A-70; Hesperídeo: Figs. A-71 e A-72) apresentam, para cada dia de amostragens, o número de indivíduos voando em cada sentido da estrada em relação às horas do dia e ao direcionamento do segmento de estrada analisado. As Figuras 57 a 63 (P. statira: Fig. 57; P. trite: Fig. 58; P. argante: Fig. 59; P. philea: Fig. 60; A. drusilla: Fig. 61; M. chiron: Fig. 62; D. iulia: Fig. 63) mostram a porcentagem média (incluídas as amostragens feitas num dado horário nos diferentes dias) de indivíduos voando num dado sentido da estrada em relação ao direcionamento do trecho analisado e às horas do dia.

De um modo geral as borboletas voaram predominantemente naquele sentido da estrada que mais se aproximava do rumo tomado por elas nas áreas abertas. Entretanto, pela análise das Figuras A-21 a A-72, pode-se verificar que em determinados casos prevaleceu o voo em um único sentido da rodovia durante todo o período de atividade (Figs. A: 22, 27, 29, 34, 38, 43, 44, 45, 47, 50, 52, 59, 61, 71 e 72), enquanto em outros, no decorrer do dia, pareceu ocorrer uma "inversão" no rumo seguido pelas borboletas, isto é, num período do dia prevaleceu o voo num determinado sentido da rodovia, enquanto em outro prevaleceu o voo no sentido oposto (ver exemplo na Fig. 56 e Figs. A: 21, 23, 24, 25, 30, 35, 36, 41, 42, 46, 49, 58, 66 e 67). Em quase todas as ocasiões em que ocorreu esta "inversão" do rumo de voo tomado pelas borboletas naqueles trechos de estrada, esta se deu do sentido da estrada com uma componente direcional leste para o sentido oposto, com uma componente oeste. Às vezes,

observou-se apenas um aumento do número de indivíduos voando no sentido com componente direcional oeste no período final da atividade migratória, prevalecendo ainda o voo no sentido contrário (Figs. A: 29, 31, 34, 40, 54, 56, 66 e 71).

Nas Figs. 57 a 63 pode-se observar um padrão geral para as diferentes espécies nas retas de regressão "porcentagem de indivíduos voando no sentido da seta vs direção do segmento de estrada" por apresentarem uma inclinação positiva nas horas iniciais do período de atividade, e negativa ou próxima de zero nos intervalos de tempo mais próximos do final da atividade. Os pontos no gráfico, especialmente aqueles mais à esquerda, tendem a se distribuir num patamar mais alto com o passar das horas. Estas observações, como na apresentação anterior, indicam que um maior número de borboletas tendeu a voar mais no sentido da estrada com uma componente direcional leste nas horas iniciais da atividade de voo, e no sentido oposto nas horas finais.

Este padrão geral no comportamento de orientação, observado nas diferentes espécies voando ao longo de estradas atravessando áreas de floresta, foi correlacionado com o deslocamento aparente do sol, que traçava sua trajetória de leste para oeste passando pelo setor norte do céu nos momentos próximos de sua culminação, que ocorria por volta de 1220 hs (ver Figs. 52 a 55).

Pode-se verificar também que ocorreram diferenças entre as espécies com relação à orientação do voo tomada por elas naqueles trechos de estrada. Estas diferenças foram correlacionadas com as diferenças na direção média de voo medida

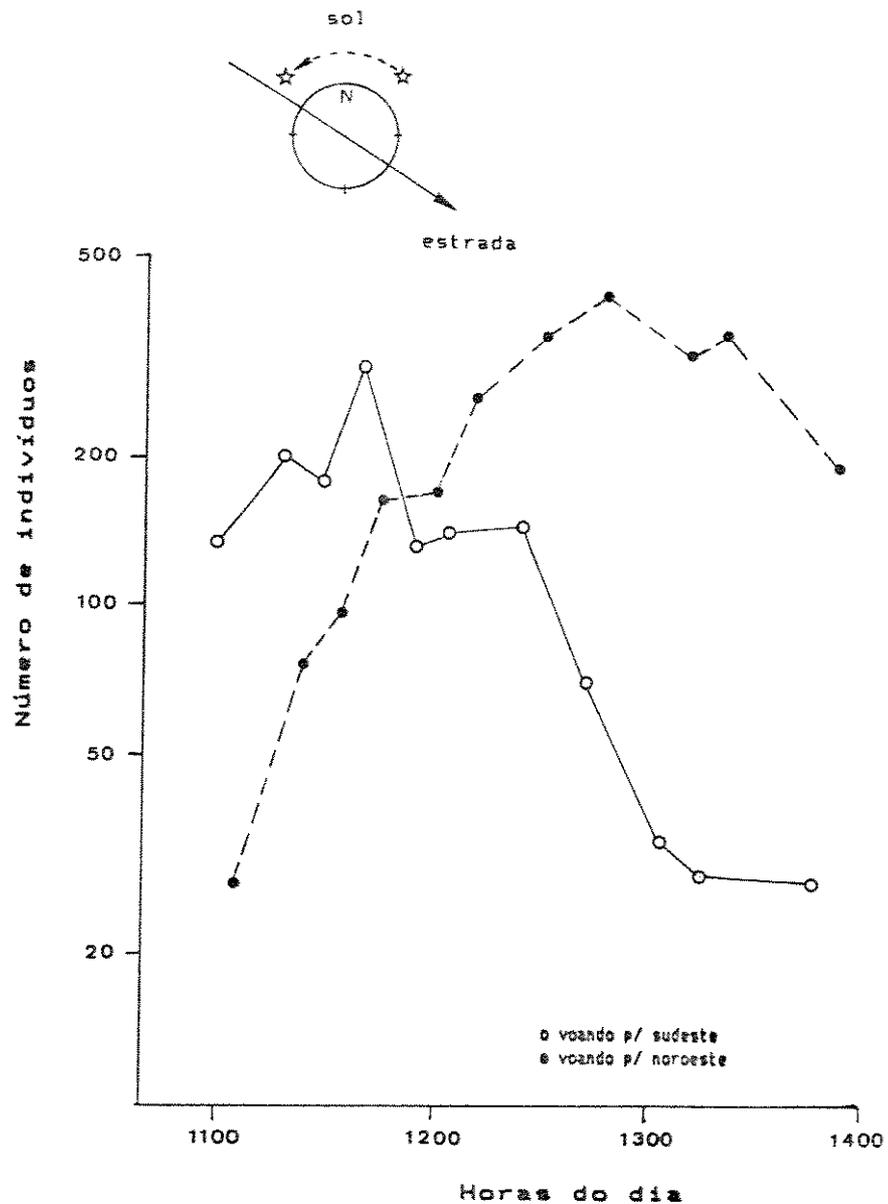
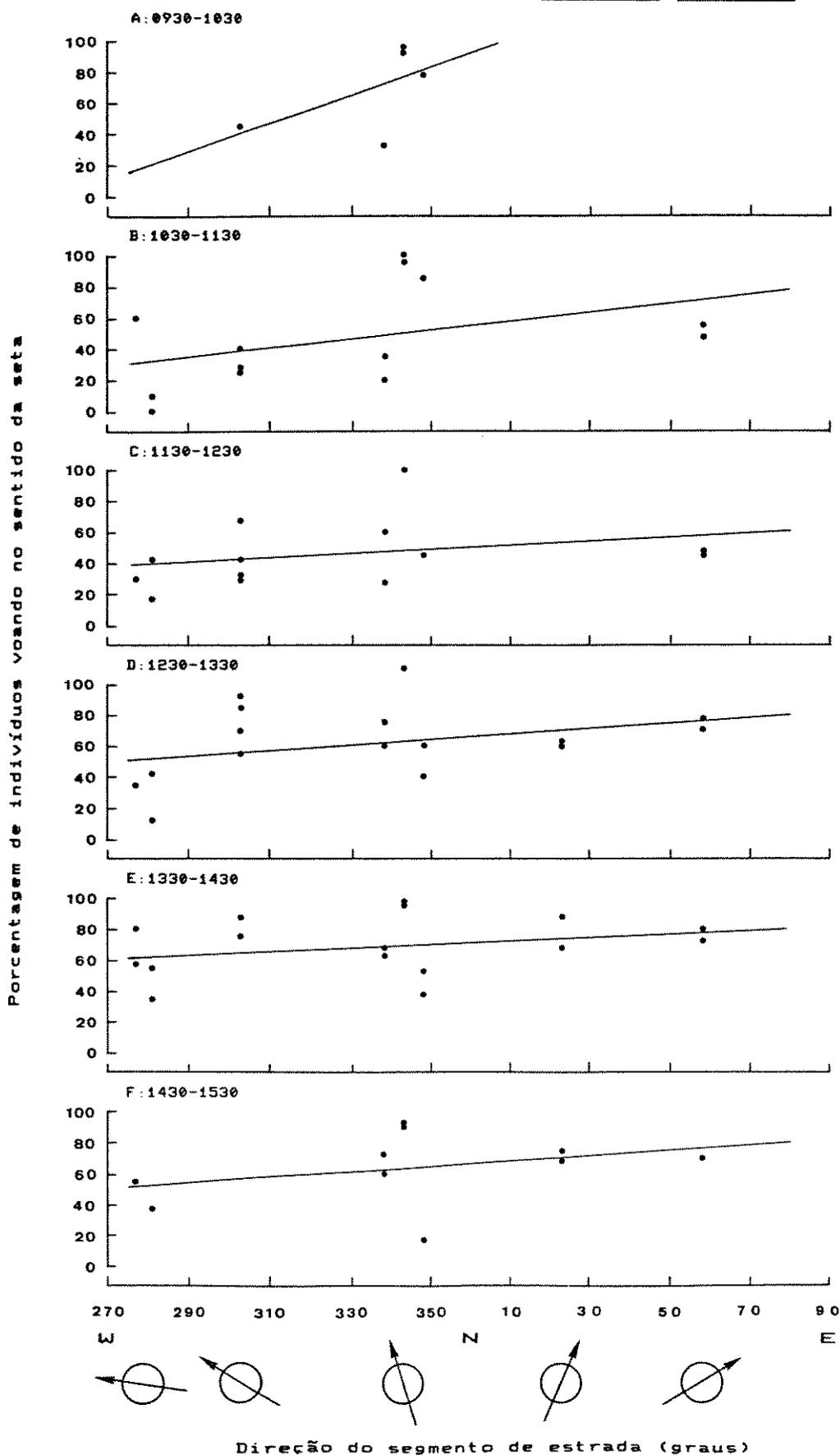
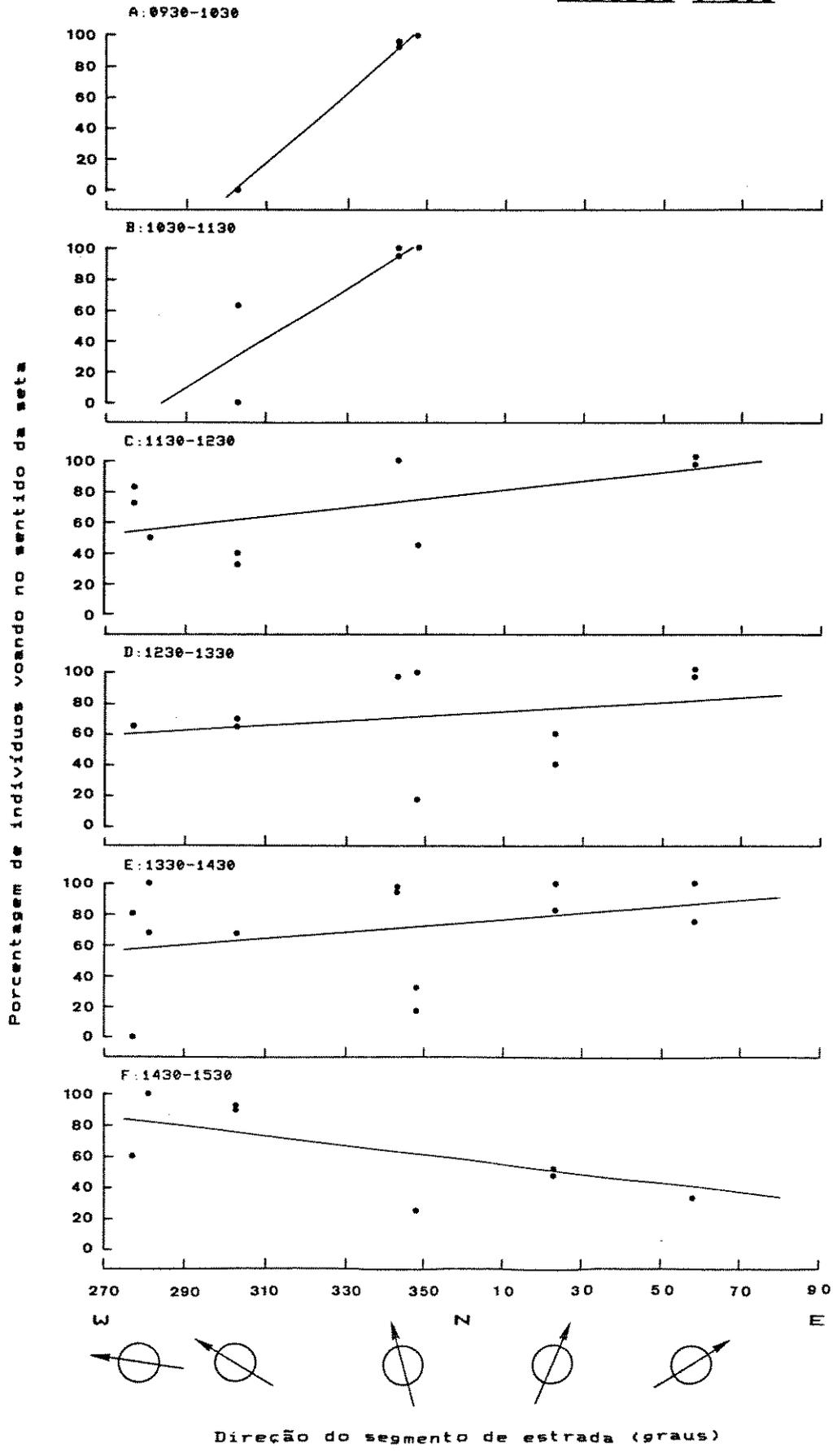


Figura 56. Taxa de migração de machos de *Phoebastria immutabilis* ao longo de um trecho da Rodovia PA-275 de direção NO-SE na região de Carajás, Pará, no dia 21/7/85. Cada ponto representa o número de indivíduos voando num sentido da estrada durante 5 min. A figura menor no alto mostra o deslocamento do azimute do sol durante o período de amostragens e a direção do segmento de estrada analisado em relação ao norte geográfico.

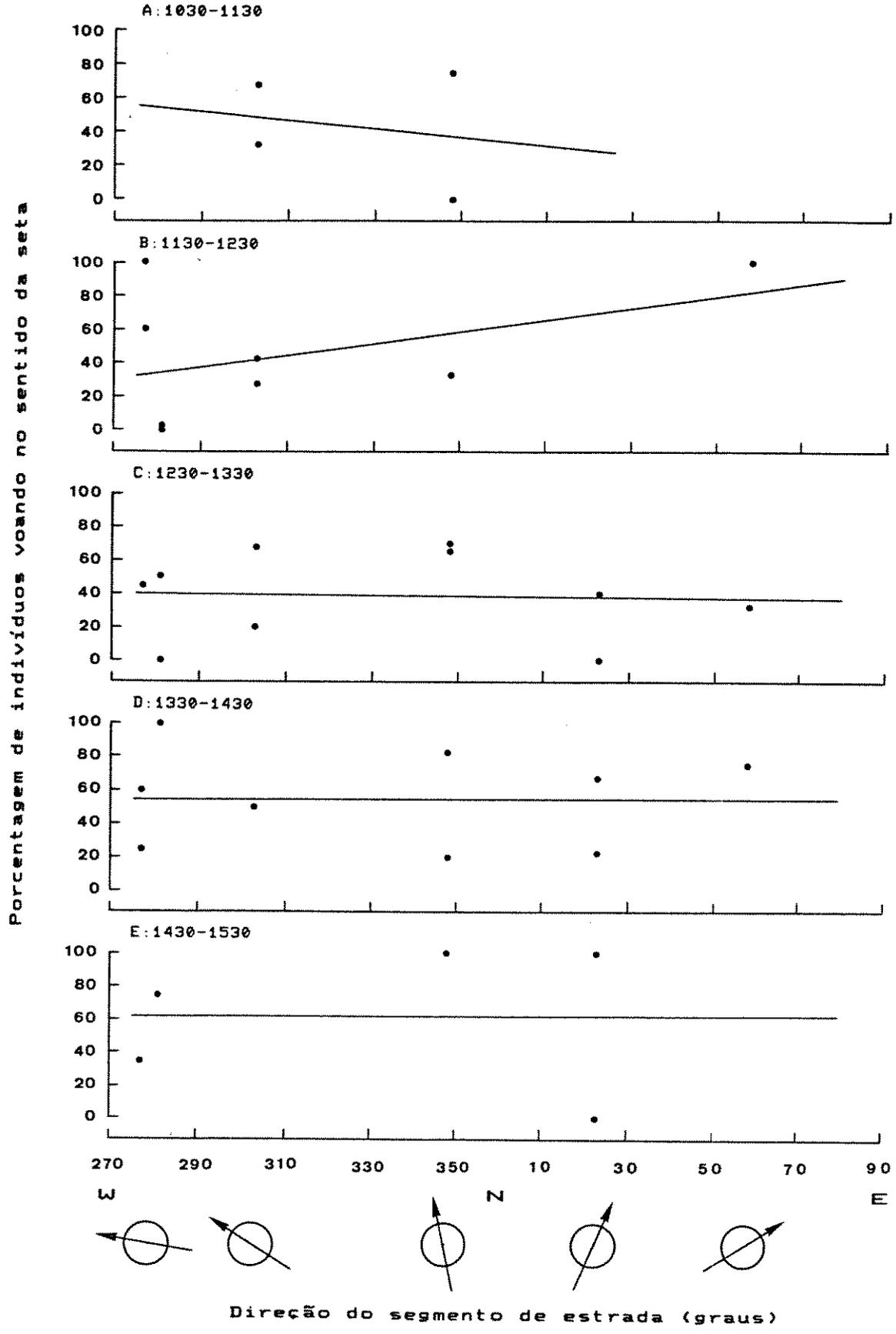
Phoebastria immutabilis



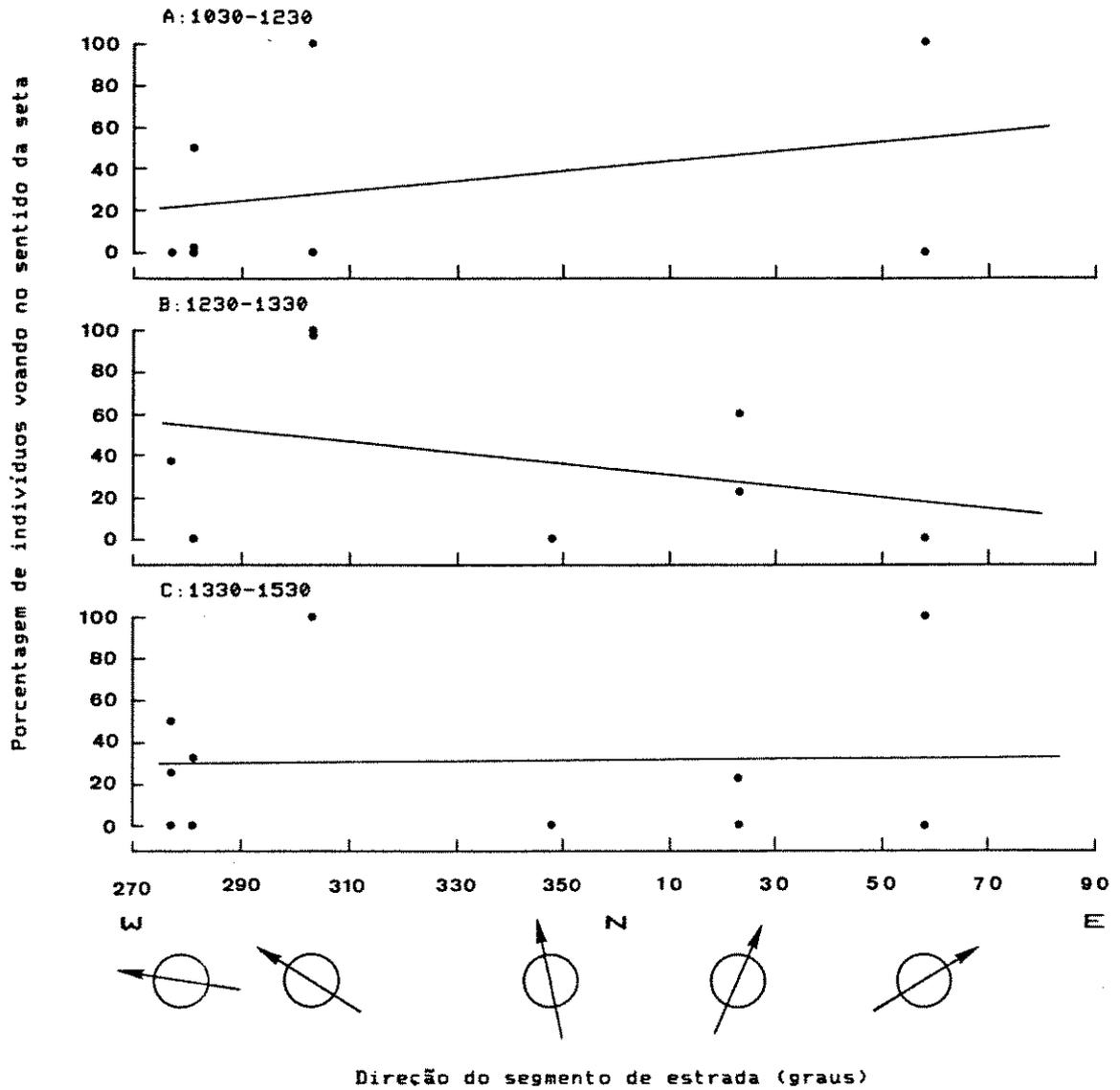
Phoebis trite



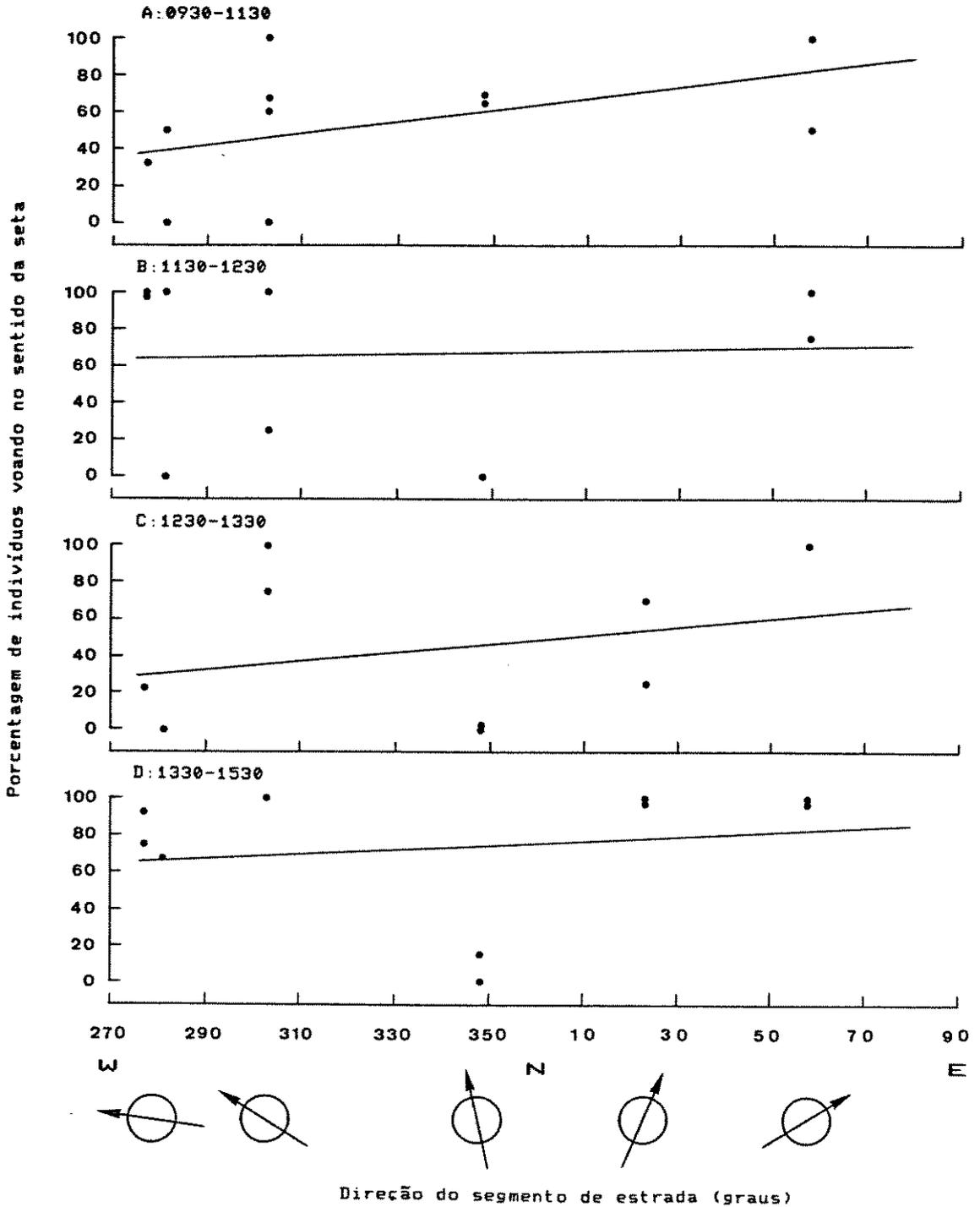
Phoebis argante



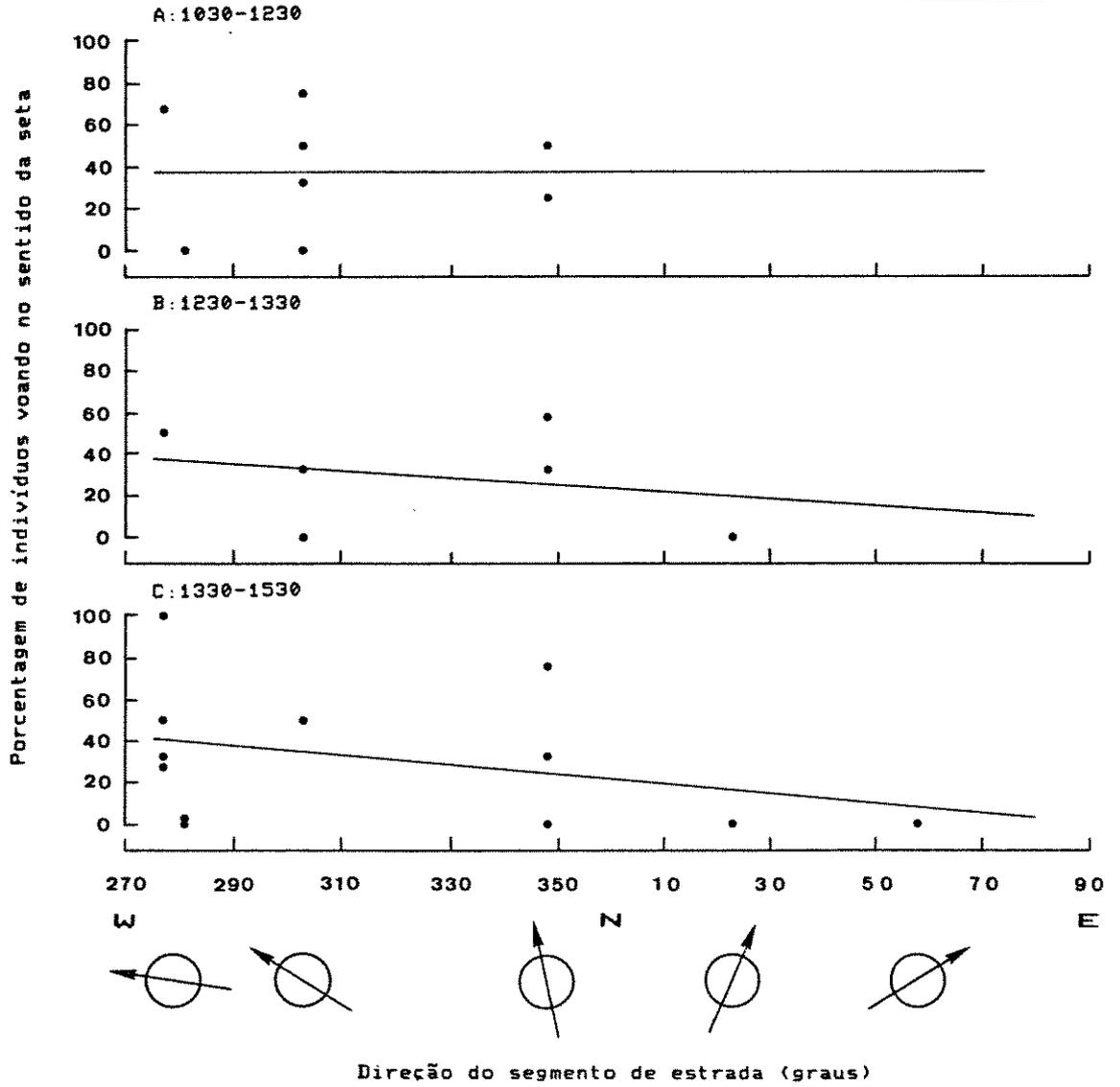
Phoebastria immutabilis



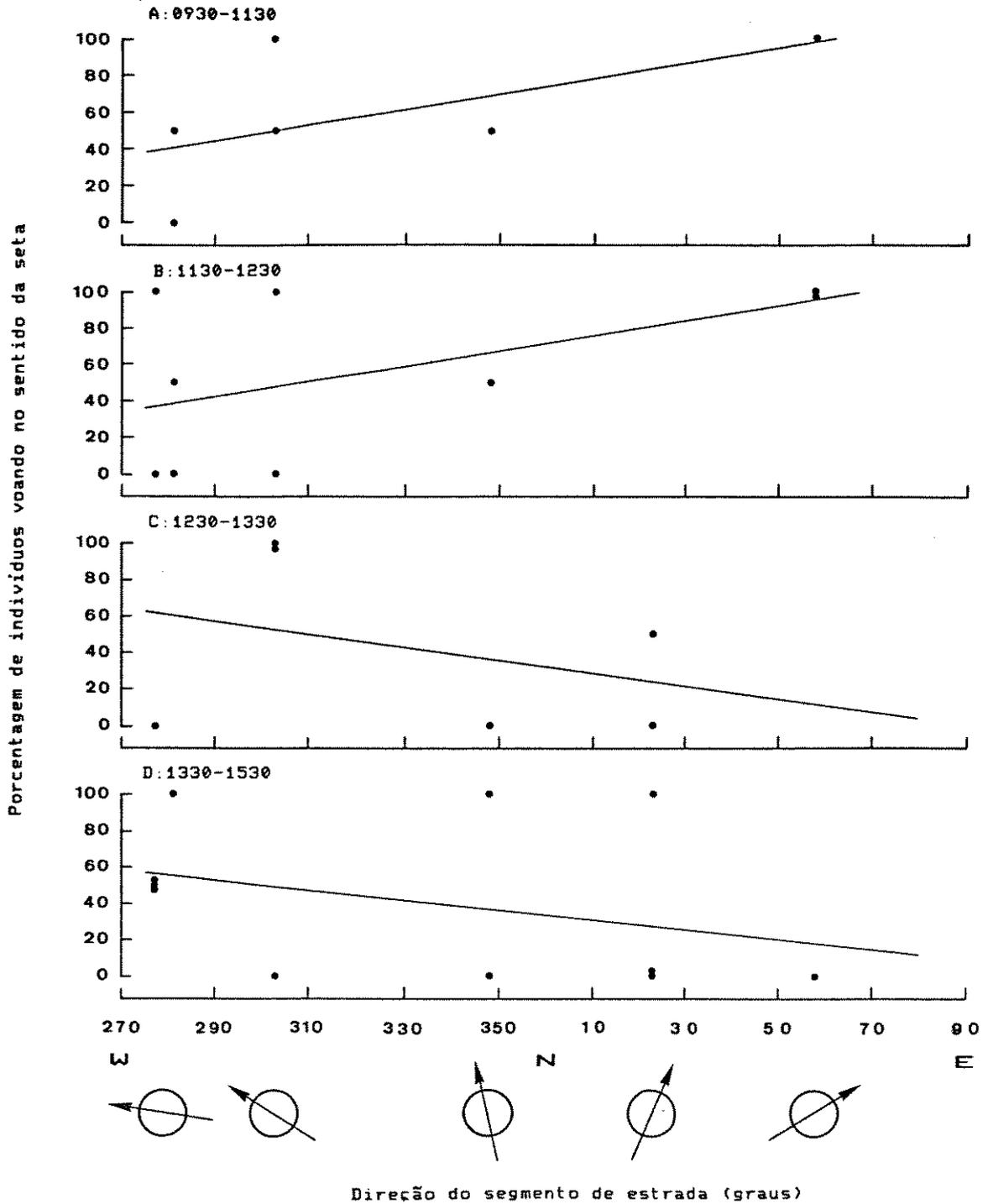
Appias drusilla



Marpesia chiron



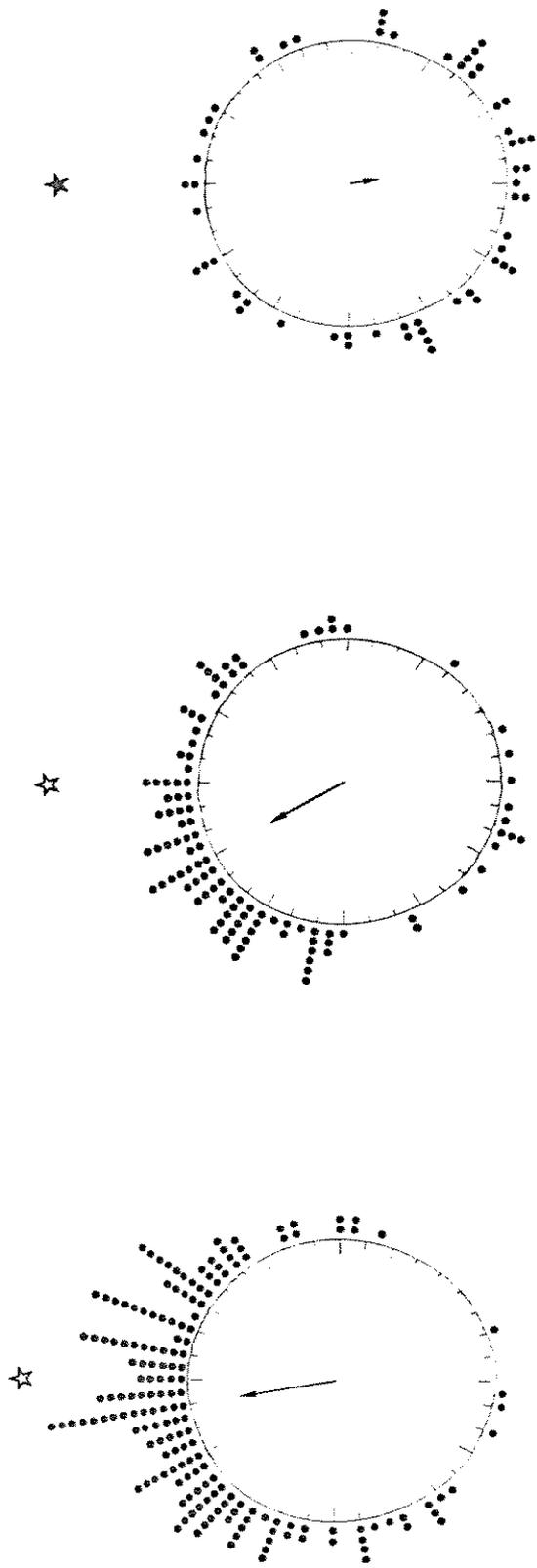
Dryas iulia



em áreas abertas. Por exemplo, P. philea (Fig. 60), que em áreas abertas voavam para o sul, nitidamente preferiram este direcionamento geral também nas estradas (observe que os pontos nos gráficos estão espalhados num patamar baixo); já A. drusilla (Fig. 61), que nas áreas abertas voavam preferencialmente para o norte, seguiram também neste rumo nas estradas (pontos espalhados num patamar alto).

I. Comportamento de orientação em gaiola circular.

Indivíduos de P. statira capturados nos aglomerados às margens do Rio Itacaiunas ou durante vôo linear no platô N-1 orientavam-se conforme a posição do sol tanto em gaiola com a lateral opaca (que não permitia visão da paisagem ao redor), como na gaiola com lateral transparente (com o céu e a paisagem sendo visíveis) (ver modelos I e II na Fig. 8). Durante o decorrer do dia, entre 1000 e 1500 hs, as borboletas ao pousarem na borda da arena faziam-no no rumo do sol ou levemente à esquerda deste (Fig. 64 e Tabela 27). Tanto o teste Rayleigh como o teste Watson U^2 , aplicados para o total de dados obtidos e reunidos em relação ao azimute solar fixado no ângulo zero, foram significativos ($p < 0,005$) em ambos os casos. O teste Rayleigh para o rumo médio de pouso na gaiola foi também significativo ($p < 0,05$) em quase todos os intervalos do decorrer do dia (reunidos os dados obtidos nos diferentes dias de realização de cada experimento; ver Tabelas A-24 a A-30) nestes dois casos (Figs. A-19 e A-20 e



I

II

III

Figura 64. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular cujas condições permitiam aos indivíduos no seu interior a visão do céu (I); do céu e da paisagem terrestre ao redor (II); apenas de um anel do céu ao nível do horizonte (III). Rumos individuais reunidos em relação ao azimute solar fixado no ângulo zero; (☆) sol podendo ser visto; (☆) sol não podendo ser visto. Esquema dos diferentes modelos de gaiola utilizados mostrado na Figura 8. Tratamento estatístico na Tabela 27.

Tabela 27. Orientação de borboletas Phoebis statira e P. argante nos diferentes modelos de gaiola circular (análise feita com os dados de rumo de pouso na gaiola reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero). Esquema dos diferentes modelos de gaiola mostrado na Figura 8.

Espécie	Modelo gaiola(1)	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(U ²	p(
<u>P. statira</u>	I	177	0,659	348,01 ^o	116,573	9 ^o	0,001	4,091	0,005
	II	105	0,562	328,00 ^o	59,014	13 ^o	0,001	1,818	0,005
	III	58	0,199	167,51 ^o	11,521	80 ^o	n. s.	0,145	n. s.
	IV	14	0,721	290,31 ^o	10,100	28 ^o	0,001	0,394	0,005
	II(2)	15	0,397	49,75 ^o	5,959	64 ^o	0,10	0,142	n. s.
<u>P. argante</u>	I+II	15	0,719	354,34 ^o	10,785	26 ^o	0,001	0,418	0,005

(1) I = teto transparente e lateral opaca, permitindo visão do céu apenas; II = teto e lateral transparentes, permitindo visão do céu e da paisagem ao redor; III = teto opaco e avançando sobre a borda lateral da arena, e lateral transparente apenas no seu terço superior, que permitia visão apenas do anel do céu ao nível do horizonte (o sol não era visível); IV = teto opaco e lateral transparente e recuada da borda do teto, que não permitia a visão do setor do céu próximo ao zênite (o sol deixava de ser visível apenas nos instantes próximos de sua culminação) (Fig. 8).

(2) os indivíduos utilizados no experimento haviam sido capturados na tarde do dia anterior.

Tabela 28. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com teto e lateral transparentes, e com o uso de um anteparo e de um espelho para criação de uma imagem do sol em posição invertida da real (Fig. 9); análise feita com os dados de rumo de pouso na gaiola reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero.

Tratamento(1)	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(U ²	p(
A	24	0,803	330,24 ^o	19,279	17 ^o	0,001	0,959	0,005
B	22	0,560	221,50 ^o	12,315	32 ^o	0,001	0,390	0,005
C	22	0,477	179,12 ^o	10,498	36 ^o	0,001	0,310	0,005

(1) A = gaiola apenas.

B = gaiola + anteparo contra o sol

C = gaiola + anteparo contra o sol + espelho

Tabelas A-31 e A-32). Observou-se também que se a gaiola era girada 180° após o pouso do indivíduo este voltava a pousar no rumo anterior. O espalhamento dos rumos de pouso na borda da arena foi um pouco maior na gaiola com a lateral transparente. Indivíduos da espécie P. argante comportaram-se semelhantemente aos de P. statira nestes dois modelos de gaiola (Fig. 65 e Tabelas 27 e A-33).

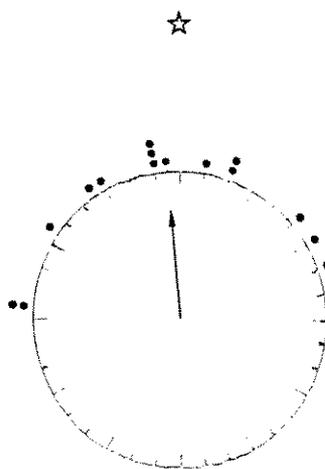


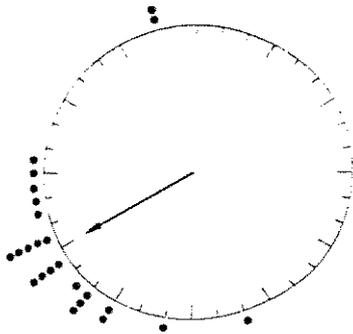
Figura 65. Orientação de borboletas P. argante em gaiola circular (reunidos os dados das gaiolas com lateral opaca e com lateral transparente). Dados reunidos em relação ao azimute solar fixado no ângulo zero. Tratamento estatístico na Tabela 27.

Já num terceiro modelo de gaiola, no qual os indivíduos não tinham acesso visual ao sol (apenas um anel do céu ao nível do horizonte era visível), se reunidos os dados de todos os intervalos de tempo dos dois dias de realização deste experimento (n=58), os rumos do pouso dos indivíduos na borda da gaiola estiveram uniformemente distribuídos, não tendo sido significativos os testes Rayleigh e Watson U^2 (Fig. 64 e Tabela 27). Os dados de alguns dos intervalos de tempo analisados separadamente, entretanto, mostraram um bom índice de concentração em torno do ângulo médio ou uma indicação de distribuição bimodal, especialmente entre 1100 e 1230 hs (Tabelas A-34 a A-36).

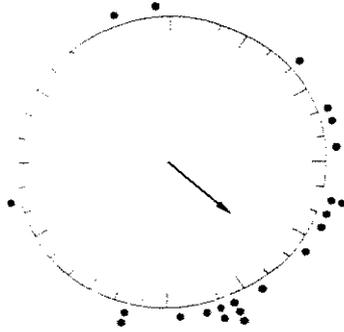
No experimento em que foram utilizados anteparo contra o sol e espelho, para criação de um sol artificial em posição oposta ao sol verdadeiro (ver Fig. 9), os indivíduos de P. statira responderam positivamente ao sol artificial, e se posicionaram na gaiola voltados para o espelho (Fig. 66 e Tabela 28). Foram significativos os testes Rayleigh ($p < 0,05$) e U^2 ($p < 0,005$) nas três situações a que foram submetidos os indivíduos, ou seja, (A) apenas a gaiola (com lateral transparente), (B) a gaiola mais o anteparo contra o sol e, (C) gaiola com anteparo e espelho. Sob a situação B (anteparo contra o sol) os indivíduos evitavam permanecer pousados na área sombreada da gaiola, posicionando-se ainda mais à esquerda do sol.

No modelo de gaiola que não permitia aos indivíduos o acesso visual do setor do céu mais próximo do zênite (modelo IV),

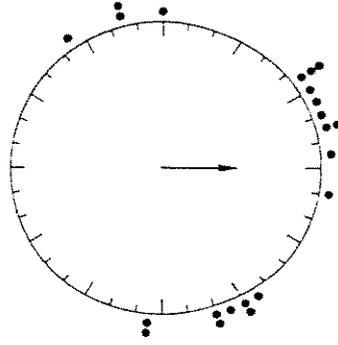
☆



☆



☆



Situação A

Situação B

Situação C

Figura 66. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com teto e lateral transparentes (A); após colocação do anteparo contra o sol (B); com o anteparo e mais o espelho em posição oposta ao sol (C). Dados reunidos em relação ao azimute solar fixado no ângulo zero. Um esquema do experimento é mostrado na Figura 9. Tratamento estatístico na Tabela 28.

o comportamento observado foi semelhante a aquele verificado para as gaiolas com lateral opaca e com lateral transparente, ou seja, as borboletas pousavam num rumo à esquerda do azimute solar (foram significativos os testes Rayleigh e U^2). O pequeno número de dados obtidos, entretanto, apresentou-se com um espalhamento maior (Fig. 67 e Tabelas 27 e A-37).

No experimento em que foram utilizados indivíduos que haviam sido capturados na tarde do dia anterior e mantidos em um quarto (condições de luminosidade não controladas) até o momento de serem testados na gaiola (com lateral transparente), não foi significativo o rumo médio de pouso que apontava à direita do azimute solar (Fig. 68 e Tabelas 27 e A-38).

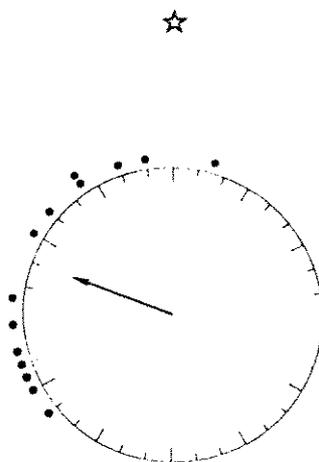


Figura 67. Orientação de P. statira em gaiola circular que não permitia visão do setor do céu mais próximo do zênite (o sol deixava de ser visível apenas nos instantes próximos de sua culminação). Dados reunidos em relação ao azimute solar fixado no ângulo zero. Tratamento estatístico na Tabela 27.

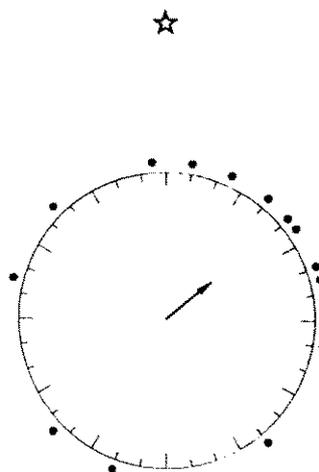


Figura 68. Orientação de P. statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes quando foram utilizados indivíduos que haviam sido capturados na tarde do dia anterior. Tratamento estatístico na Tabela 27.

IV - DISCUSSÃO.

A. Sobre o "status" migratório dos indivíduos observados.

Embora muito pouco estudadas na região Neotropical, as migrações das espécies aqui estudadas já foram mencionadas em diversos livros sobre a biologia dos lepidópteros (Williams 1930; Barcant 1970; Owen 1971; D'Abrebra 1984; Sbordoni & Forestiero 1985; Smart 1985; DeVries 1987).

Nielsen (1961) estudando a migração de borboletas Ascia monuste (Pieridae) notou que, como no caso aqui apresentado, os indivíduos não paravam habitualmente para se alimentar, embora ocasionalmente podiam se alimentar rapidamente antes de continuar a migração, sempre na mesma direção que vinham originalmente, e independentemente da direção do vento. Este mesmo autor escreveu que "o voo de uma borboleta migratória difere tanto de outros tipos de voo que mesmo um observador casual é capaz de identificar um migrante". O mesmo tipo de comentário fez Williams (1930) dizendo que "o voo de uma borboleta em migração é tão característico que a visão de um único indivíduo é o bastante para sugerir imediatamente que uma migração está se processando". Taylor e Taylor (1984), ao comentarem sobre a controvérsia existente em torno do uso do termo migração entre os insetos, afirmam que o padrão de voo em linha reta das borboletas -- como o apresentado pelos indivíduos em Carajás -- descrito por Williams (1930) é "obviamente migratório por qualquer critério".

As características do comportamento de vôo de uma borboleta migrante apontadas por Williams (1930), ou seja, sua "energia incomum", "natureza incansável", e "a disposição do inseto em seguir numa direção particular", embora sejam aparentemente subjetivas, podiam ser facilmente identificadas nos indivíduos observados no Pará. Evidência para migração entre borboletas tropicais vem de três tipos de observações (Owen 1971): (a) borboletas voando em uma direção fixa por um período de tempo, (b) ocorrência súbita de um grande número de indivíduos de uma dada espécie em uma área onde há pouco ou nenhum sinal de proliferação local extensiva, e (c) a ocorrência de indivíduos de espécies conhecidamente migratórias em outro local em áreas onde elas não são normalmente residentes. A unidirecionalidade do deslocamento das borboletas das diferentes espécies analisadas ficou comprovada pelos dados sobre rumos de vôo obtidos nas áreas abertas, onde a direção média de vôo foi estatisticamente significativa ($p < 0,005$) e a razão direcional próxima de 100:0:0:0 em boa parte dos grupos de amostragens. O fato das borboletas serem vistas em grande número voando sobre as "cangas" (incluindo fêmeas), ambiente onde não ocorrem suas plantas hospedeiras, cumpre o item "b" acima. As borboletas também apresentavam o comportamento de voar por cima dos obstáculos (construções, árvores, ou grupo denso de arbustos) em vez de contorná-los lateralmente (mantendo assim a mesma linha do vôo), que é frequentemente apontado como próprio de indivíduos migrantes (Williams 1930; Baker 1978; Walker 1985; Scott 1986).

Segundo DeVries (1987) as espécies de borboletas migratórias apresentam normalmente um grande número de gerações por ano. Este também é o caso de praticamente todas as espécies observadas, que têm de 10 a 12 gerações por ano (D'Almeida 1939a, b, 1940, 1945).

O grande número de indivíduos envolvidos no processo é outro ponto frequentemente salientado nos artigos tratando da migração dos insetos (muitas vezes os autores se referem às migrações "em massa" ou "espetaculares"). Alguns cálculos feitos com os dados referentes à espécie P. statira podem dar uma idéia da magnitude do fenômeno estudado. Tomando como base, por exemplo, o número médio de "rumos de sumida" (n=9) registrados em cada meia-hora nos "círculos de amostragem" (40 m de diâmetro) nas áreas abertas, e 4 hs diárias de atividade migratória, estima-se por exemplo que: (1) 180 mil indivíduos cruzavam uma faixa de 100 km de extensão (perpendicular à direção média do vôo) em um dia; (2) 12,6 mil indivíduos cruzavam uma faixa de 1 km em uma semana; (3) 10,8 milhões de indivíduos cruzavam uma faixa de 100 km de extensão em dois meses. Uma vez que na maior parte dos dias o número de indivíduos amostrados representou apenas uma fração (5-50% aproximadamente) do total de indivíduos que cruzavam o "círculo", os números apresentados acima são considerados subestimativas. As estimativas feitas com os dados relativos ao número de indivíduos voando nos trechos de estrada em áreas de mata (Figs. A-21 a A-29) indicam que, em dias de maior fluxo, em torno de 15-20 mil indivíduos cruzavam à frente do observador entre 1000 e 1400 hs.

Baseado em modelos matemáticos, Rogers (1984) fez algumas previsões sobre quais circunstâncias favoreceriam a migração ou a diapausa em insetos, como estratégia para sobrevivência frente a uma situação ambiental desfavorável. Verificou que em determinadas situações, como pareceu ser o caso das migrações dos lepidópteros observadas neste estudo, o "terreno da migração" que o inseto precisa transpor é "suave" o bastante para que os indivíduos possam, em resposta aos estímulos vegetativos, parar periodicamente para depositar ovos e se alimentar. Este "terreno da migração" é representado por uma sucessão de curvas correlacionando o potencial reprodutivo com o tempo de diapausa e com a distância de migração e ligando estes dois eixos. Neste caso, a "síndrome oogênese-vôo" (Johnson 1969) não seria completamente desenvolvida, ou seja, as migrações ocorreriam em seguida ao estágio teneral (os indivíduos apresentavam um aspecto bem jovem), mas não seriam pré-reprodutivas (fêmeas eram observadas depositando ovos). Pode ser que apenas os indivíduos que já haviam percorrido uma certa distância mínima na migração eram aqueles observados em atividade reprodutiva.

B. Sobre a atividade de vôo e os fatores climáticos.

O padrão diário de atividade das borboletas pareceu estreitamente relacionado com o horário e as condições microclimáticas correlatas. As borboletas apenas voavam em

condições de sol e dependiam de um aquecimento corporal antes de iniciarem o voo, por volta de 0930 hs da manhã, quando a temperatura do ar atingia aproximadamente 25°C. Observou-se também que indivíduos em voo pelas estradas, se capturados e mantidos por alguns minutos na sombra, ao serem libertados alteravam seu comportamento de voo dirigindo-se para a mata onde pousavam na vegetação. Aparentemente as borboletas tiveram a sua temperatura corporal esfriada, o que lhes reduzia tanto a agilidade que a atividade de voo não compensava o risco adicional de predação. Segundo Kingsolver (1983 et seq.) devido ao pequeno tamanho do seu corpo as borboletas são susceptíveis às variações meteorológicas de curto prazo (1 a 3 minutos), que podem rapidamente reduzir sua temperatura corporal e levar a zero a atividade de voo. O comportamento das borboletas migratórias de abandonarem o voo quando uma nuvem densa cobria a área está, ao que parece, relacionado com este fato. Em algumas ocasiões observou-se que as borboletas mantidas presas por alguns minutos, ao serem libertadas, exibiam um voo lento e em razão disto eram prontamente predadas por pássaros. Kingsolver (1987) mostrou que pierídeos nas áreas temperadas sofrem altas taxas de predação nas primeiras horas da manhã quando ainda não têm seu corpo aquecido para plena atividade de voo.

O calor excessivo pode também em alguns casos ser limitante à atividade de voo de alguns pierídeos (Courtney 1986). O fato do número de indivíduos voando na "canga" ter caído mais rapidamente no período da tarde do que nas áreas florestadas sugere que as condições de temperatura (acima de 30°C) e umidade

relativa do ar (abaixo de 50%) naqueles ambientes no início da tarde sejam limitantes para sua atividade. Embora a temperatura do ar fosse também muito elevada nas áreas de matas neste período do dia, a maior umidade relativa do ar aparentemente permitia a atividade do voo até mais tarde.

C. Sobre a orientação do voo.

A partir da análise dos dados de orientação do voo dos lepidópteros tanto nas áreas abertas como nos trechos de estradas em áreas de mata, ficou claro que o rumo da migração é próprio de cada espécie. Indivíduos de diferentes espécies eram observados cruzando uma mesma área e ao mesmo tempo voando com direções que divergiam significativamente entre si. Este fato é também evidência de que o rumo do voo em grande parte independe da direção do vento.

Os resultados obtidos sobre a orientação do voo das borboletas sob condições naturais reunidos com aqueles obtidos nos experimentos feitos com uso de gaiola circular, também não deixam dúvidas quanto ao fato de que aqueles insetos usam o azimute solar como uma referência direcional para sua orientação durante a migração.

Os resultados que mostram uma correlação positiva entre o volume corporal e a altura e talvez a velocidade de voo nas borboletas são semelhantes aos obtidos por Taylor *et alii* (1979) com mariposas migratórias. Resultados deste tipo são importantes

para interpretar a evolução do tamanho do corpo no contexto da orientação e da migração, bem como do papel da migração com o vento na dinâmica das populações.

A diferença entre os sexos no que se refere ao uso de diferentes rotas para migração quando voando em áreas de floresta (os machos seguindo por rios e estradas e as fêmeas pelo interior da mata) pode estar relacionada com outros aspectos da biologia destes insetos, tal como a dependência das fêmeas em relação às plantas hospedeiras e à diferença de coloração entre os sexos. Os machos, de coloração muito viva, poderiam estar muito expostos à predação se voassem pelo interior da mata. As fêmeas, de coloração mais críptica, em razão de encontrarem mais facilmente suas plantas hospedeiras seguiam pela mata.

O fato de não ter havido diferença significativa entre os rumos médios de vôo de machos e fêmeas de P. statira em áreas abertas é uma indicação de que, embora os machos tenham que seguir voando por cursos d'água ou estradas enquanto atravessando áreas de mata, a topografia do terreno não introduziu um "viés" no seu direcionamento de vôo. Isto porque, se tal fato ocorresse, seria esperado uma diferença na direção média de vôo dos machos em relação às fêmeas para compensar o "viés" trazido pela topografia, admitindo-se que ambos os sexos seguem com um mesmo destino.

1. Orientação do vôo em áreas abertas.

O fato do vetor médio do rumo de vôo de borboletas Phoebis statira ter apresentado uma tendência de acompanhar o deslocamento do azimute solar até aproximadamente o meio-dia e, a partir daí, retomar a direção original, mostra que tais organismos, não só utilizam o sol como uma pista de bússola para orientação, como também são capazes de compensar o seu deslocamento diário aparente, e voar num rumo definido ao longo do dia (e durante a migração). As borboletas mostraram também que podem manter a atividade migratória no período da tarde (1400-1700 hs) sem apresentarem alteração significativa no direcionamento do vôo em relação ao período "normal" de atividade (1000-1400 hs). Estes resultados indicam que estas borboletas são capazes de se orientar durante a migração por meio de uma bússola solar tempo-compensada (Baker 1978; Able 1980; McFarland 1981; Wehner 1984).

O fato das borboletas terem realizado uma compensação "maior" (as borboletas vinham já, em parte, realizando uma compensação, visto que, embora o rumo médio de vôo tenha acompanhado qualitativamente o deslocamento do sol, o seu deslocamento dava-se em uma taxa menor que o do sol) para o deslocamento diário aparente do sol por volta do meio-dia é sugestivo por dois motivos: (1) justamente neste período do dia (naquela latitude e estação do ano) o azimute solar apresenta uma taxa mais alta de deslocamento, e (2) em sua culminação (quando não ocorre no zênite) o sol fornece sua mais precisa indicação

direcional (o norte, no caso). Neste caso, a elevação do sol poderia ser um sinal indicador para as borboletas do momento de "abandonar" o comportamento de manterem o seu rumo de vôo num ângulo mais ou menos constante com o azimute solar, visto que a "quebra" desta situação ocorreu justamente nos momentos próximos da culminação do sol.

A capacidade das borboletas de compensarem o deslocamento do sol pode também ser uma indicação de que elas podem utilizar outras pistas do ambiente para sua orientação, tais como, o padrão de luz polarizada do céu (ver adiante na discussão sobre o comportamento nas gaiolas), o campo magnético da Terra, e a direção dos ventos.

Acredita-se que, se as borboletas podem utilizar o campo magnético da Terra como uma bússola (como tem sido sugerido em alguns casos), seria esperado que houvesse algum efeito dos campos de afloramento de minério de ferro ("canga" ou "platôs") sobre o seu direcionamento de vôo. Entretanto, num mesmo período (16/8-2/9/85), as médias do rumo de vôo obtidas tanto no platô N-1 como nas clareiras com solo normal (Pojuca, Aeroporto), foram muito semelhantes. Desta forma, parece que, ou o magnetismo da canga não é forte o suficiente para interferir na orientação das borboletas, ou que, se as borboletas efetivamente utilizam uma bússola magnética (o que tem sido sugerido mas ainda não foi inequivocamente demonstrado), o azimute do sol tem um valor hierárquico maior entre os sinais usados para orientação.

Os ventos alíseos, uma vez que sopram predominantemente de sudeste e leste (Blair & Fite 1964), podem também servir como

um indicador de direção de bússola. Se as borboletas orientassem seu vôo sempre contra o vento naquela região, tenderiam a voar no rumo sudeste. Contudo, nas áreas de mata por onde os indivíduos têm que se deslocar durante grande parte de seu percurso, estes ventos são pouco sentidos, o que diminui o seu valor como sinal para orientação. Além disso, embora estes ventos tenham uma direção predominante, esta pode variar consideravelmente entre diferentes dias e localidades, variação esta dificilmente previsível.

A diferença entre os rumos médios de vôo de *P. statira* medidos ao mesmo tempo em diferentes pontos de uma mesma área pode ser o resultado da interação de diferentes fatores. Uma população de borboletas tomando parte em um deslocamento de longa distância, entre duas grandes áreas (digamos da bacia Amazônica à costa Atlântica), pode ser composta por diferentes grupos de indivíduos utilizando diferentes rotas em sua jornada. Estas diferenças em rotas teriam origem na variação genética entre os grupos no que se refere ao mecanismo de orientação, ou porque seriam estes grupos provenientes de áreas diferentes. Além disso, em função da utilização pelos machos dos cursos d'água como vias de deslocamento, os vales podem funcionar como "corredores de migração", onde as borboletas se concentram, voando na mesma direção. Nos platôs, onde não existem vias com traçado definido, a direção do vôo tenderia a se tornar mais difusa, porque aí a variação individual no que se refere ao rumo de vôo poderia se expressar. Deste modo, diferentes pontos de amostragem em um mesmo platô podem detectar diferentes direcionamentos.

2. Orientação do voo em trechos de estradas em áreas florestadas.

Em uma excursão pelo Rio Capim, Pará, Goeldi (1904) observou grande número de Phoebis statira voando no sentido sul durante a manhã e à tarde voando ("de volta") na direção inversa. Williams (1946), que observou o mesmo fenômeno, acreditava que esta deveria ser uma ocorrência bastante "incomum". Scott (1986) comenta que dois pesquisadores (não faz referência) na América Tropical observaram indivíduos de P. statira voando em um sentido na parte da manhã e no sentido oposto à tarde. Gilbert (1985) comenta, com base nas informações de outros pesquisadores, que "inversões" de 180° na direção do voo entre a manhã e a tarde são ocasionalmente observadas nas migrações de Libytheana bachmanii (Libytheidae) nos Estados Unidos. Nenhum destes pesquisadores parece ter uma explicação clara para a ocorrência de tais "inversões" do rumo de voo, particularmente por que, tratando-se de borboletas em migração, este comportamento representa em princípio uma forte contradição. Mesmo porque, estes e outros lepidópteros são conhecidos por apresentarem vôos em linha reta (obviamente migratórios segundo Taylor & Taylor, 1984) em diversas ocasiões (Williams 1930; Baker 1978; Walker 1980; Schmidt-Koenig 1985; Oliveira et al. 1985). Há de se notar que não foram feitos estudos (do tipo marcação e recaptura, por exemplo) para mostrar se os indivíduos que eram observados voando numa dada direção pela manhã eram os mesmos que passavam na direção oposta à tarde.

No presente estudo, "inversões" do rumo de vôo das borboletas migratórias no decorrer do dia foram observadas em trechos de estradas que cortavam áreas de matas. Admitindo-se que o rumo médio de vôo das borboletas observado nas áreas abertas refletia o "ideal" para aquelas populações em termos de rumo de migração (geneticamente controlado), e uma vez que a floresta densa representa uma barreira à dispersão dos machos daquelas espécies, alguns segmentos de estrada tinham uma orientação mais "conveniente" que outros. Teoricamente, quanto mais próximo de perpendicular ao rumo do vôo das borboletas nas áreas abertas fosse o segmento de estrada, menos apropriado este seria para os indivíduos. Por exemplo, se as borboletas seguem para o sul nas áreas abertas, um segmento da estrada com direção norte-sul é mais apropriado ao vôo do que um de direção leste-oeste. Deste modo, as borboletas precisavam "adequar" o direcionamento do seu vôo ao direcionamento do trecho de estrada ao longo do qual estavam voando, especialmente se o trecho apresentava um direcionamento mais ou menos perpendicular ao rumo da migração.

Se as borboletas apresentavam uma tendência de manter a direção do seu vôo em um ângulo mais ou menos constante com o azimute solar (por exemplo, em torno de 50° à direita do sol, como foi observado para P. statira no período entre 1000 e 1200 hs), com o azimute solar deslocando-se à uma taxa de aproximadamente 15° /hora (maior por volta da culminação do sol), o rumo que as borboletas tenderiam tomar em um dado segmento de estrada com um direcionamento mais ou menos perpendicular ao rumo do vôo nas áreas abertas poderia mudar conforme a hora do dia.

Minha interpretação para a "inversão" do rumo durante o decorrer do dia é que, com o passar das horas o sol assumia novas posições em relação ao segmento de estrada analisado, fazendo inverter o rumo a ser seguido naquele trecho da estrada para as novas borboletas que ali chegavam, provenientes de outras estradas, trilhas, rios, clareiras, etc. Deste modo, a "inversão" da direção do voo seria consequência da chegada de novos indivíduos que, em função do deslocamento aparente do sol, voavam no sentido contrário ao tomado por seus co-específicos que passaram pelo local mais cedo. Um mesmo indivíduo chegando em um dado trecho de estrada pela manhã poderia tender a seguir numa certa direção, mas se ali chegasse no período da tarde tenderia a tomar a direção oposta.

Um mapa hidrográfico da região por onde percorrem as borboletas (como o mapa da Fig. 25), mostra a "rede" de caminhos de que dispõe os machos daquelas espécies para progredirem em sua migração. Deste modo, devido ao grande número de rios, afluentes e drenagens, somados às estradas, trilhas e clareiras, os machos contam com muitas possibilidades de corrigirem o direcionamento do seu voo, procurando sempre tomar o rumo mais próximo daquele que tomariam se estivessem em áreas abertas. Por exemplo, se é adaptativo para o indivíduo seguir para nordeste mas o trecho da estrada no qual ele se encontra tem uma direção norte-sul, ele precisa voar para o norte. Entretanto, penso que aquele indivíduo não hesitará em tomar a primeira trilha que surgir com um direcionamento para nordeste. Agindo assim, mesmo que em determinados trechos os indivíduos têm que voar numa direção não

muito favorável, o resultado final será um ganho líquido no rumo que lhes interessa. Além disso, como foi eventualmente observado, as borboletas podem também voar por cima da copa das árvores, comportamento que podem utilizar "em último caso" (por exemplo, num trecho de estrada ou rio que faz uma curva em forma de "U", e que não oferece outras "saídas" pela mata densa). Vale a pena lembrar aqui que, tanto nas estradas como nas áreas abertas, durante todo o período de estudos na região, jamais foi observado um indivíduo inverter o seu rumo de vôo.

Em síntese, o comportamento de orientação das borboletas observado nos trechos de estrada em áreas de mata pareceu ser o resultado da interação do comportamento dos machos daquelas espécies de utilizarem as estradas como vias para migração com diferentes parâmetros, entre eles: (1) o rumo inato da migração dos indivíduos da espécie sob consideração (incluindo as variações diárias e por estação); (2) direcionamento do segmento de estrada; (3) tempo (horas do dia) e (4) azimute do sol (sua posição em relação ao segmento de estrada analisado, variando em função do tempo). A direção e velocidade dos ventos (geralmente pouco significativos nestas áreas mais baixas) devem também interferir.

Um outro "parâmetro" que precisaria ser levado em consideração é a variação individual, que explica por que em um mesmo instante podiam ser observados indivíduos de uma mesma espécie voando em sentidos opostos da estrada. A Figura 69 demonstra como uma pequena variação populacional referente ao ângulo de vôo em relação ao sol, pode resultar em indivíduos

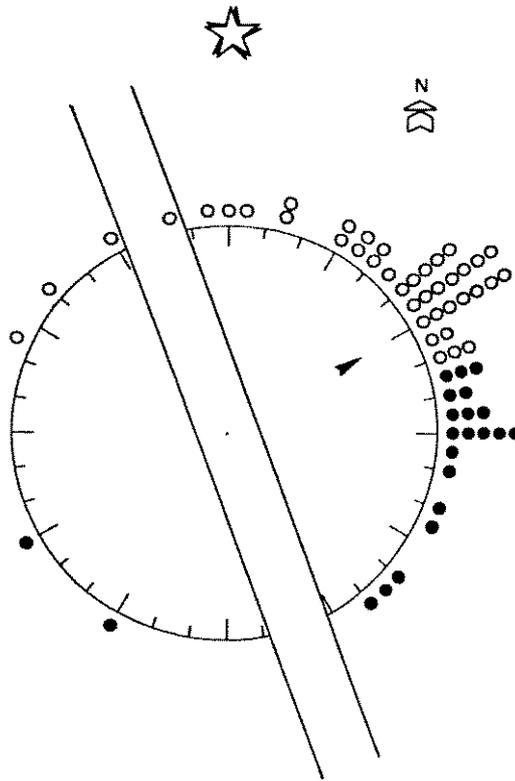


Figura 69. Esquema demonstrando como diferentes indivíduos que tomam parte numa população que apresenta vôo altamente direcional -- nordeste no caso -- em área aberta, podem, numa dada hora do dia, tomar rumos opostos em um dado caminho que corta área de mata. Neste exemplo, os indivíduos representados por pontos claros tenderiam tomar o sentido noroeste da estrada, enquanto aqueles representados por pontos escuros tenderiam tomar o sentido sudeste; (▶) rumo médio de vôo em área aberta; (☆) azimute do sol; (==) direção do trecho de estrada.

tomando rumos opostos em um dado trecho de estrada que cruza área de floresta.

O fato das diferentes espécies de borboletas analisadas terem apresentado um mesmo padrão geral de orientação nas estradas (ou seja, aumento do número de indivíduos voando no sentido da estrada que apresentava uma componente direcional oeste no decorrer do dia), correlacionado com o deslocamento aparente do sol, é uma indicação de que todas utilizam um mecanismo de orientação baseada no azimute solar como um sinal de bússola, embora com orientação diferente.

Como parte do mecanismo de navegação destes insetos, pode haver um ou mais fatores genéticos responsáveis pelo ângulo de vôo em relação ao azimute do sol. Este fator genético por sua vez poderia interagir com outros fatores ambientais tais como, fotoperíodo, temperatura, direção e velocidade do vento, o que serviria como um mecanismo de "ajuste" da direção do vôo dependendo da época. Neste caso, as variações entre os indivíduos e, a uma extensão maior entre as espécies, no que se refere ao direcionamento do vôo, seriam as diferentes expressões (o fenótipo) daquele fator genético.

Com base nos resultados obtidos sobre a diferença entre os sexos no que se refere a "rotas" de migração, com os machos voando por estradas e rios e as fêmeas por dentro da mata, e sobre a orientação pelo sol, parece-me que é de fundamental importância que os levantamentos sobre rumos de migração e razão sexual durante a migração em borboletas tropicais sejam feitos em áreas abertas. Como procurei explicar acima, os machos voando

pelas estradas precisam adequar o seu rumo de vôo com o direcionamento daquelas vias, e o rumo tomado por eles pode não necessariamente ser o "rumo da migração". Neste caso, alguns registros de rumos de migração de borboletas tropicais encontrados na literatura, se foram baseados apenas na observação de indivíduos voando ao longo de rios (ou estradas) em áreas de mata, podem não ser o suficientemente precisos. O mesmo pode-se dizer com relação às referências sobre a razão sexual durante a migração. Por exemplo, um observador em Carajás, se tomasse por base apenas os indivíduos que eram observados voando ao longo dos rios e estradas, poderia falsamente supor que a migração era realizada apenas pelos machos.

3. Comportamento de orientação na gaiola experimental.

A orientação de indivíduos de Phoebis statira e P. argante nos modelos de gaiola com lateral opaca e lateral transparente esteve tão nitidamente "presa" ao azimute do sol que poderia ser, inclusive, interpretada como um fototropismo simples. Entretanto, pelos resultados sobre a orientação do vôo obtidos em condições naturais, e pela comparação dos resultados obtidos nos experimentos com gaiola com aqueles obtidos por Kanz (1977), pode-se supor que este comportamento faz parte de um mecanismo mais complexo de orientação, além de ser uma resposta própria dos indivíduos migrantes. O trabalho de Kanz mostrou que borboletas Danaus plexippus em fase de migração de outono para o

sul orientavam-se para o azimute solar, enquanto indivíduos não migrantes das gerações de verão orientavam-se aleatoriamente em gaiola com lateral transparente. A inversão do rumo de pouso dos indivíduos (*P. statira*) na gaiola (modelo II) no experimento em que a posição do sol foi artificialmente invertida com uso de um espelho não deixa dúvidas quanto à capacidade daquelas borboletas de usar o sol como um sinal para sua orientação.

No modelo experimental de gaiola que apenas deixava visível para *P. statira* o anel do céu no nível do horizonte, com o sol (mais alto no céu) não podendo ser visível, o rumo do pouso foi aleatório, mostrando que as borboletas em grande parte dependem de ter o sol visível para se orientarem. Entretanto, análise separada de cada intervalo de tempo do período de experimentação nos dois dias em que este modelo de gaiola foi usado, mostra que em alguns daqueles intervalos foi bem direcionado o pouso dos indivíduos ($p < 0,05$), e em outros pareceu ser bimodal a distribuição dos rumos de pouso (Tabela A-36). Estes resultados sugerem que aquelas borboletas podem utilizar a luz polarizada do céu para sua orientação.

O padrão de luz polarizada do céu fornece uma informação de bússola ambígua (Wehner 1976; Brines & Gould 1979; Able 1980; Batschelet 1981). Formigas e abelhas, por exemplo, que dependem de saber a posição do sol para sua orientação nos deslocamentos de forrageio, se tiverem somente o padrão de luz polarizada disponível, podem saber que o sol está num dado rumo azimutal ou no rumo exatamente oposto. Sob condições naturais, entretanto, para os organismos capazes de utilizar a luz

polarizada para orientação, este "problema" é geralmente contornado porque quase sempre está presente no ambiente um outro referencial de direções (grau de polarização, intensidade de radiação ultra-violeta), ou outro não relacionado com o padrão de luz polarizada, tais como o vento e o campo magnético da Terra, que, mesmo que pouco preciso, será suficiente para definir a posição do sol (Wehner 1976).

Embora a indicação da distribuição bimodal dos rumos de pouso das borboletas neste modelo de gaiola nos intervalos entre 1100 e 1200 hs tenha sido feita com base em um número de dados reduzido, este fato já havia chamado a atenção devido a um comportamento "estranho" apresentado por algumas das borboletas utilizadas neste experimento, ou seja, de pousarem na gaiola num dado rumo e depois voarem direto para o lado oposto (para efeito de cálculo foi considerado apenas o rumo no qual o indivíduo se encontrava pousado ao final do tempo previamente estipulado).

O uso do padrão de luz polarizada do céu ajudaria explicar também a capacidade das fêmeas se deslocarem pelo interior da mata, onde o sol permanece frequentemente encoberto pela copa das árvores, e apenas manchas de céu azul são disponíveis para a navegação celeste. É também conhecido que algumas borboletas, como Ascia monuste, Danaus plexippus e Phoebis sennae, embora habitualmente não voem sob céu encoberto, podem manter o voo orientado sob tais condições (Hayward 1953; Johnson 1969; Schmidt-Koenig 1979; Gaddy 1983). Com base nestas informações, o fato das borboletas observadas em Carajás não manterem atividade de voo quando uma nuvem densa encobria o sol

parece mais associado com a queda da temperatura corporal do que com a falta de terem o sol visível para sua orientação. Embora seja de se esperar que, como muitos outros organismos, as borboletas possam também utilizar o padrão de luz polarizada do céu como um mecanismo auxiliar para orientação, esta hipótese ainda não foi devidamente avaliada (Wehner 1984).

O experimento com gaiola de lateral transparente que usou indivíduos que haviam sido capturados no dia anterior mostrou uma curiosidade no seu resultado. Nos três modelos de gaiola em que as borboletas tinham acesso visual ao sol (como neste caso), o rumo médio do pouso foi significativo à esquerda do sol (Figs. 64 e 67), enquanto que neste experimento o rumo médio do pouso foi à direita do sol. Embora com um pequeno número de dados e com um rumo médio de pouso dos indivíduos na borda da arena não significativo ($p < 0,10$), este resultado pode ser uma indicação de que as borboletas tiveram o seu relógio interno defasado naquele período em que permaneceram afastadas da luminosidade do dia, com a modificação do seu comportamento de orientação em relação ao sol tendo ocorrido em função desta defasagem. Se as borboletas utilizam um relógio interno na sua orientação pelo sol, pode-se explicar sua constância de orientação apesar da mudança aparente da posição (azimute) do sol no céu. É demonstrado que no uso de uma bússola solar tempo-compensada o organismo precisa fazer consultas contínuas à um cronômetro endógeno de natureza circadiana (Saunders 1976; Cloudsley-Thompson 1978; Brady 1979; Gould 1979). Estudos para resolver esta questão poderão ser feitos experimentalmente com

defasagens do relógio interno dos lepidópteros (larvas e adultos), mantendo-os em laboratório sob condições de ciclo claro-escuro defasado ou não do natural, com os indivíduos sendo posteriormente testados em gaiola circular e sobre o rumo do voo no campo após sua soltura (Oliveira 1989, em preparação).

Em comparação com os dados de rumo de voo obtidos nas áreas abertas, os resultados obtidos nos experimentos com gaiola circular apresentaram ainda alguns outros pontos curiosos e difíceis de serem explicados, que reunirei como uma resposta ao que chamarei "efeito gaiola". Por exemplo, as borboletas P. statira nas áreas abertas mantinham seu rumo de voo quase sempre à direita do sol enquanto nas gaiolas pousavam num rumo à esquerda ($10-30^\circ$) do azimute solar. Outro fato foi que, ao contrário do que foi observado no rumo do voo sob condições naturais, as borboletas não compensaram o movimento aparente do sol no comportamento de orientação apresentado na arena experimental (isto é, pousavam durante todo o período de realização dos experimentos -- entre 1000 e 1500 hs -- num rumo mais ou menos constante em relação ao sol). Este resultado sugere que aqueles insetos podiam depender de fatores "externos" à gaiola para efetuarem a compensação. Podiam depender, por exemplo, de estarem progredindo no espaço para perceberem um dado gradiente (o campo magnético da Terra, por exemplo), o qual não poderia ser detectado estando os indivíduos presos num ponto estático.

D. Sobre as causas evolutivas da migração.

Segundo Ehrlich (1984), a distribuição dos recursos nutricionais além de ser provavelmente o maior fator controlador da estrutura das populações de borboletas não migratórias, pode ser também a chave para o entendimento do comportamento migratório (ver também Dempster & Pollard 1981 e Dempster 1983).

Em razão de sobreviverem e reproduzirem os animais precisam antecipar as mudanças ambientais, mais que esperar elas ocorrerem (Ricklefs 1979). No decorrer da estação seca nas regiões tropicais muitas plantas perdem suas folhas, o que é acompanhado por um rebrotamento gradual de folhas jovens mais no final deste período (Janzen & Schoener 1968). É notado que fêmeas de pierídeos mostram discriminação contra plantas velhas ou senescentes, e que as larvas apresentam um melhor desenvolvimento alimentando-se dos tecidos jovens (Courtney 1986). Young (1983) descreve, por exemplo, o cuidado de fêmeas de Phoebis argante ao escolher os brotos foliares de Cassia fructicosa (Caesalpinaceae) para depositarem seus ovos. Neste caso, a disponibilidade de brotos para oviposição está associada à flutuação sazonal das chuvas. As únicas regiões tropicais para as quais os picos de direcões de migração de borboletas foram descritos são áreas sazonalmente áridas e, embora seja possível a temperatura ser um importante gradiente ambiental nestas áreas, parece mais provável que o fator crítico seja a distribuição sazonal das chuvas (Baker 1978). Negret (1988) sugeriu que os deslocamentos migratórios para sudeste realizados na primavera por P. statira, por ele

observados no Planalto Central brasileiro, estão relacionados com um gradiente longitudinal de fenologia das plantas hospedeiras, que ocorreria em função de um gradiente de precipitação no eixo leste-oeste na região Centro-Oeste, com as chuvas ocorrendo mais cedo no leste.

Na Região Norte do Brasil, em praticamente toda a área ao sul do Rio Amazonas e Rio Madeira a estação seca é bastante pronunciada, diferentemente do que ocorre no setor ao norte do Amazonas (IBGE 1977; Benson 1982). É verificado também um "corredor" de clima mais seco, que se estende de Roraima ao sul do Pará, passando pela chamada zona do médio Amazonas e os vales do Xingu e Tocantins (entre os quais está situada a Serra dos Carajás). Neste corredor, as médias de amplitude pluviométrica anual (diferença entre a pluviometria do mês mais chuvoso e do mês menos chuvoso) são das maiores do Brasil, sendo mais notáveis no sul, entre os Estados do Amazonas e Pará. Já que a estação seca é muito marcada nestas áreas, pode levar em poucos meses à uma condição ambiental desfavorável para a sobrevivência e/ou reprodução dos indivíduos, especialmente no que se refere aos recursos alimentares das larvas e dos adultos. Conseqüentemente, os indivíduos das gerações criadas naquela época do ano tenderiam a deslocar-se para outras áreas, em antecipação à deterioração do meio.

Na Região Nordeste do Brasil, particularmente na costa oriental, ao contrário do que ocorre na região Norte e Centro-Oeste, as chuvas são mais abundantes na época do ano em que os dias são mais curtos (de março a julho) (IBGE 1977). No Nordeste,

a abundância de borboletas de muitas espécies está estreitamente relacionada com a chegada das chuvas (Ebert 1969). Com base nos resultados obtidos sobre o direcionamento e velocidade do voo dos lepidópteros migratórios observados no Pará, e em outros estudos realizados no Brasil (Williams 1930, 1946; Negret 1988), acredito que muitos dos indivíduos que são observados voando no Leste e Sudeste do Brasil na época das chuvas sejam indivíduos que migraram vindos do Norte e Centro-Oeste.

O deslocamento para a direita do vetor médio do rumo de voo das diferentes espécies ocorrido em 1985 está também, ao que parece, correlacionado com os padrões climáticos das regiões Norte e Nordeste do Brasil. Na Região Norte, segundo dados do IBGE (1977), no setor ao sul dos paralelos 2 a 5° Lat. Sul o mínimo pluviométrico ocorre no trimestre junho-julho-agosto (meses de seca também na região Centro-Oeste), enquanto que ao norte dos referidos paralelos, este período mais seco se dá de setembro a novembro. Isto sugere um deslocamento espaço-temporal do "pico" de produção de indivíduos migrantes acompanhando a marcha da estação seca naquela Região, ou seja, primeiro no setor meridional e posteriormente no setor setentrional. Já na Região Nordeste, o período mais chuvoso se estende de fevereiro a abril no setor setentrional, enquanto que na região costeira do Rio Grande do Norte ao norte do Espírito Santo, este período de chuvas ocorre entre março e julho. Com base nestas observações, parece possível que, os vãos com rumo nordeste detectados em Carajás no início da estação seca eram parte de um deslocamento que se dava predominantemente do setor meridional da Região Norte

(e possivelmente do Estado do Mato Grosso) para o setor setentrional da região Nordeste, enquanto os vôos com rumo sudeste, observados no final daquela estação, eram parte de um deslocamento que se dava do setor setentrional da Região Norte para a costa oriental da Região Nordeste. Neste caso, as borboletas estariam abandonando áreas que começam a ser atingidas pela seca, e dirigindo-se para áreas onde ocorreram chuvas recentemente. Tais deslocamentos poderão ser futuramente demonstrados através de um estudo quantitativo sobre direções de vôo de indivíduos migrantes em diferentes pontos das regiões Norte, Centro-Oeste e Nordeste.

As borboletas migratórias apresentaram uma velocidade média de vôo em torno de 15 km/h, variando conforme a espécie e as condições de vento. Considerando o período diário de maior atividade, entre 1000 e 1400 hs, indicaria uma capacidade de deslocamento de cerca de 60 km/dia. Se as borboletas são capazes de manter este padrão de vôo por aproximadamente 30 dias (supondo que o estágio adulto seja de longa duração; ver Young 1983 e Courtney 1986), ao final deste período terão percorrido aproximadamente 1800 km. Se este deslocamento for feito em uma linha mais ou menos reta (e o mecanismo de navegação utilizado tende a assegurar isto), para as borboletas que foram observadas voando com rumo leste em Carajás, isto será mais que suficiente para alcançarem a costa do Nordeste do Brasil. Aí, parece provável que as chuvas que caíram nos meses de fevereiro a julho terão propiciado condições favoráveis à sobrevivência e procriação dos indivíduos. As borboletas que foram vistas voando

com rumo sul-sudeste, poderão alcançar as matas distribuídas na região Sudeste do Brasil.

Se isto ocorre, as migrações das borboletas observadas no Pará podem ser entendidas como um mecanismo adaptativo tanto para "fuga" das condições ambientais em deterioração, como para "antecipação" da estação favorável. O fator de seleção que determinaria a direção da migração para cada espécie seria, e isto deve ser considerado uma hipótese, o padrão de fenologia de suas plantas de alimentação em diferentes setores do continente, com os indivíduos de cada espécie procurando "acompanhar" a floração e o rebrotamento de suas plantas hospedeiras.

É interessante notar que houve uma segregação dos rumos do vôo migratório entre as espécies de Pieridae analisadas, que esteve aparentemente relacionada com as ligações filogenéticas entre elas. Assim, as borboletas brancas da sub-família Pierinae (Appias drusilla e especialmente Ascia buniae) voavam preferencialmente para norte-nordeste; na sub-família Coliadinae, as borboletas de cor amarelo-limão (Phoebis statira, P. trite e P. sennae) voavam preferencialmente para leste, e as borboletas de cor amarelo-ocre (Phoebis argante e P. philea) voavam para sul-sudeste. Esta segregação de rumos de vôo pode estar relacionada com as diferenças espaciais em fenologia das diferentes plantas hospedeiras, determinando diferentes pontos de origem e destino dos deslocamentos dos indivíduos pertencendo às diferentes espécies.

Baker (1978, 1984) havia sugerido que a orientação por meio de uma bússola solar do tipo tempo-compensada, que promove

uma trajetória retilínea, seria o esperado de ser adotado por borboletas para as quais a distância da migração é obrigatória. Segundo Baker, as borboletas vivendo em regiões tropicais sazonalmente áridas, e que enquanto larvas são adaptadas a algum tipo de habitat cuja conveniência está intimamente associada com a ocorrência de chuvas num certo tempo prévio, seriam sujeitas a este tipo de seleção. Nesta estratégia de migração as borboletas também tenderiam a voar próximo ao nível do solo se o vento não tivesse uma direção favorável, e a uma maior altura sendo os ventos favoráveis. Neste caso, os dados obtidos estão amplamente em concordância com o modelo de Baker, visto que: (1) a região apresenta uma estação seca bastante marcada; (2) as borboletas enquanto larvas são dependentes dos tecidos jovens das plantas hospedeiras, que aparecem com o rebrotamento associado com a chegada das chuvas; (3) as borboletas adotam uma orientação solar do tipo tempo-compensada (o fato dos machos não penetrarem a mata densa seria um fator complicador); e (4) voavam com ventos desfavoráveis a poucos metros do solo. Se as borboletas não apresentassem a capacidade de compensar o deslocamento aparente do sol, mantendo o rumo do vôo em um ângulo mais ou menos constante com o azimute solar durante todo o período diário de atividade migratória (semelhante ao que ocorreu nas gaiolas), a trajetória do vôo seria razoavelmente curva (ver Baker 1978), o que tiraria em grande parte a sua eficiência.

Com base nas informações obtidas sobre o comportamento das borboletas, as condições climáticas na estação seca claramente favorecem a migração dos adultos documentada neste

estudo. As borboletas só voam sob condições de insolação direta e, tudo indica, utilizam o sol para sua orientação. Neste caso, a temperatura do ar elevada, os baixos índices de pluviosidade, e o grande número de horas de insolação nesta época do ano, possibilitam às borboletas manter a atividade migratória por mais tempo durante o dia. Outros estudos feitos no Brasil mostram que as migrações de borboletas ocorrem principalmente nos meses de junho a setembro (Williams 1930, 1946; Negret 1988).

Outro ponto relevante é a importância relativa dos recursos alimentares das larvas e dos adultos. Ehrlich e Gilbert (1973), observaram que em muitas situações flores apropriadas para uma borboleta são mais escassas do que as plantas de alimentação das larvas, e que a distribuição das fontes de néctar e pólen podem exercer grande influência na estrutura da população da borboleta. Ao que me pareceu, com base nas observações feitas na região de Carajás durante a fase de trabalhos no campo, as flores eram um recurso bastante mais escasso para as borboletas do que eram as plantas de alimentação das larvas. Na verdade, enquanto as plantas de alimentação das larvas de muitas daquelas espécies eram vistas em abundância (e, em alguns casos, aparentemente sub-utilizadas), as flores pareceram-me raras. Neste caso, as borboletas estariam migrando mais em razão de encontrarem flores para a obtenção de néctar, do que propriamente para encontrarem as plantas hospedeiras de suas larvas (relativamente abundantes ao longo da rota de migração); mesmo por que, os pierídeos são conhecidos por serem "ávidos" visitantes das flores (Barcant 1970; Janzen 1983; Courtney 1986;

DeVries 1987). Para avaliar esta hipótese, seriam necessários estudos procurando quantificar a capacidade suporte dos habitats através de estimativas das necessidades de indivíduos de diferentes espécies e da disponibilidade dos recursos alimentares para estas. Poucos estudos desta natureza foram feitos com lepidópteros (Dempster 1983).

Finalmente, talvez possa existir no Brasil, à semelhança do que ocorre com populações de gafanhotos do deserto (Schistocerca gregaria) no continente africano (Baker 1978; Taylor & Taylor 1984), como já propôs Baker (1978) para borboletas tropicais, um "circuito de migração" para populações das borboletas observadas no Pará. Neste caso, os deslocamentos migratórios observados neste estudo representariam apenas uma fase deste circuito, óbvia por ser realizada em grandes bandos e em baixa altitude. A outra parte do circuito, a "volta", com uma componente direcional oeste, seria menos facilmente detectada, por que envolveria um deslocamento mais difuso dos indivíduos feito com o auxílio dos ventos alíseos soprando de leste, podendo ser realizada em altitudes mais altas (Urquhart 1960; Baker 1978; Walker 1980, 1985). O "giro" completo do "circuito de migração" envolveria diferentes gerações de organismos.

V - CONCLUSÕES.

Em 1984 e 1985, durante a estação seca, realizavam deslocamentos unidirecionais através da região de Carajás borboletas pertencendo a pelo menos 13 espécies: Phoebis statira, P. trite, P. sennae, P. argante, P. philea, Appias drusilla, Ascia buniae, Anteos menippe, Marpesia chiron, Dryas iulia, e pelo menos duas espécies de HesperIIDae e outra de Marpesia. Por extrapolação dos resultados obtidos com as espécies mencionadas acima e com base nas observações feitas no campo sobre o padrão de vôo dos indivíduos, pode-se dizer que o número de espécies em migração através daquela região foi bem maior, incluindo as 29 espécies listadas na Tabela 2.

As migrações parecem ocorrer logo após a eclosão do adulto e o endurecimento da cutícula (migração pós-teneral), visto que a grande maioria dos indivíduos migrantes era jovem.

Entre as espécies do gênero Phoebis as migrações parecem envolver uma estratégia na qual não existe conflito com a atividade reprodutiva, visto que as fêmeas interrompiam frequentemente o vôo para realizar oviposições nas plantas hospedeiras e que muitas larvas foram encontradas sobre as plantas.

A direção da migração mostrou ser espécie-específica, frequentemente divergente entre as espécies e, em grande parte, independente da direção do vento.

A atividade migratória pareceu diretamente relacionada com a temperatura corporal dos indivíduos, visto que estes apenas voavam em condições de sol brilhante e nas horas mais quentes do dia.

Ao cruzarem áreas abertas os indivíduos apresentavam um padrão de voo tido como típico de indivíduos migrantes, com trajetória retilínea e contornando os obstáculos voando preferencialmente por cima destes. O voo era realizado a poucos metros do chão, sendo que entre as espécies do gênero Phoebis o tamanho da borboleta apresentou uma correlação positiva com a altura e, em menor grau, com a velocidade de voo.

Machos e fêmeas ao atravessarem áreas florestadas utilizavam rotas distintas de migração. Enquanto os machos voavam por rios e estradas as fêmeas seguiam, aparentemente, por dentro da mata. Nas áreas abertas, onde machos e fêmeas voavam juntos, não houve diferença significativa entre os sexos no que se refere à direção do voo.

As borboletas parecem usar o azimute do sol como uma referência de bússola para orientação durante a migração e compensar o deslocamento aparente do sol ao longo do dia (usam uma "bússola solar tempo-compensada"). Esta compensação foi feita em uma taxa maior próximo ao meio-dia, horário em que também a taxa de deslocamento do azimute solar foi maior. O comportamento dos machos de evitar penetrar a mata densa seria um fator complicador nesta avaliação.

A orientação do voo dos machos das diferentes espécies nos trechos de estrada cruzando áreas de floresta (incluindo

casos de "inversão" do rumo de vôo ao longo do dia) foi correlacionada com o azimute solar e com o fato da floresta densa representar uma barreira à dispersão daqueles indivíduos. Neste caso, o rumo tomado pelas borboletas pareceu ser uma função do direcionamento de cada segmento de estrada bem como da hora do dia.

A direção média de vôo das borboletas não pareceu sofrer influencia do magnetismo das "cangas" (ou "platôs") visto que, na maior parte, não houve diferença significativa entre os rumos médios de vôo obtidos naqueles campos e nas áreas com solo normal numa mesma época. A orientação atípica das borboletas em um dado local (N-3) pareceu mais relacionada com os efeitos da topografia.

O comportamento de orientação em arena circular foi correlacionado com o azimute do sol tanto no modelo que permitia visão da paisagem terrestre ao redor como naquele que não permitia. Tal comportamento parece ser uma resposta própria de indivíduos migrantes. No modelo de gaiola que não permitiu visão do sol as borboletas mostraram orientação aleatória. As borboletas também responderam positivamente à imagem do sol criada por um espelho, orientando-se na gaiola de modo previsível. Alguns resultados obtidos em gaiola parecem ter relação com o uso do padrão de luz polarizada na orientação daqueles lepidópteros.

Os deslocamentos migratórios observados no Pará bem como o seu direcionamento pareceram correlacionados com os fatores climáticos, especialmente a distribuição sazonal das

chuvas. As migrações ocorrem predominantemente na estação seca, bastante pronunciada tanto naquela região como nas outras áreas possíveis de serem a origem do deslocamento (com base nos dados sobre rumos de vôo), e as borboletas seguiam num rumo que possivelmente as levaria para áreas onde foi recente a ocorrência de chuvas (toda a costa da Região Nordeste).

O deslocamento para a direita do rumo médio de vôo ocorrido ao longo da estação em 1985 foi possivelmente correlacionado com os padrões climáticos existentes na regiões Norte e Nordeste do Brasil. Na Região Norte a estação seca marcha de sul para norte enquanto na Região Nordeste, ao longo da costa, as chuvas ocorrem mais cedo no setor setentrional.

A diferença geográfica em fenologia das plantas hospedeiras das espécies envolvidas na migração pode ser o principal fator seletivo responsável pela variação entre estas no que se refere à direção do vôo.

VI - Resumo.

Neste trabalho foi estudado o comportamento migratório de lepidópteros diurnos na região de Carajás, Pará, nos períodos julho-agosto/84 e julho-setembro/85, que correspondem à estação seca na região. Foram feitos levantamentos quantitativos sobre rumos de vôo em diferentes locais, horas do dia, e ao longo da estação, além de experimentos utilizando indivíduos em gaiola circular. Os principais resultados obtidos foram:

(1) Foram observadas em comportamento migratório 28 espécies de borboletas das famílias Pieridae, Nymphalidae, Hesperidae, Papilionidae e Lycaenidae, e uma mariposa da família Uraniidae. Pelo menos 13 espécies (Phoebis statira, P. trite, P. argante, P. philea, Anteos menippe, Appias drusilla, Ascia buniae, Marpesia chiron, Dryas iulia, e pelo menos duas espécies de Hesperidae e outra de Marpesia) realizavam deslocamentos unidirecionais ($p < 0,001$) através daquela região. P. statira representava em torno de 70% dos indivíduos migrantes.

(2) Embora diferindo significativamente ($p < 0,001$) entre as espécies, a direção média do vôo teve sempre uma componente leste, e foi, em grande parte, independente da direção do vento.

(3) As migrações parecem ocorrer logo após a eclosão do adulto, visto que a grande maioria dos indivíduos era jovem.

(4) Nas espécies de Phoebis não parece haver conflito entre as atividades migratória e reprodutiva, visto que as fêmeas depositavam ovos em suas plantas hospedeiras ao longo da rota. P. statira utilizava a trepadeira bignoniácea Pleonotoma jasminifolium e P. philea e P. sennae arbustos de Cassia spp.

(5) A atividade migratória era realizada apenas em condições de sol brilhante e restringia-se às horas mais quentes do dia.

(6) Entre as espécies do gênero Phoebis, a altura e, em menor grau, a velocidade de vôo apresentaram uma correlação positiva com o tamanho da borboleta.

(7) Machos e fêmeas utilizavam rotas distintas ao atravessarem áreas florestadas; enquanto os machos voavam pelos rios e estradas as fêmeas seguiam aparentemente por dentro da mata. Nas áreas abertas, onde voavam juntas borboletas de ambos os sexos, não houve diferença significativa entre eles no que se refere à direção do vôo.

(8) As borboletas em migração parecem utilizar o azimute do sol como "pista" para orientação, realizando inclusive compensação para o deslocamento aparente do sol.

(9) A orientação do vôo dos machos ao longo de estradas cruzando áreas de floresta (incluindo casos de "inversão" do rumo de vôo ao longo do dia) foi correlacionada com o azimute solar.

(10) Nas gaiolas experimentais as borboletas se orientavam conforme a posição do sol tanto no modelo que permitia visão da paisagem terrestre ao redor como naquele que não permitia; tal comportamento é, ao que parece, típico de indivíduos migrantes.

(11) Os deslocamentos migratórios observados no Pará, bem como o seu direcionamento, parecem correlacionados com os padrões climáticos das regiões Norte e Nordeste do Brasil, com os lepidópteros abandonando áreas que começam a ser atingidas pela seca e dirigindo-se para áreas onde foi recente a ocorrência de chuvas.

(12) A diferença geográfica em fenologia das plantas hospedeiras das espécies envolvidas pode ser o principal fator seletivo responsável pela variação entre estas no que se refere à direção do voo.

VII - SUMMARY.

In this study the migratory behavior of diurnal lepidopterans in Carajás, Pará, was investigated. The study was undertaken during July-August/84 and July-September/85 in the southern Amazonian dry season. Quantitative sampling of flight direction was done in several different sites, at different periods of the day, and throughout the season, together with experiments on butterfly orientation using circular cages.

The principal results are:

(1) Twenty-eight butterfly species, belonging to the families Pieridae, Nymphalidae, Hesperidae, Papilionidae and Lybythidae and one moth species (Uraniidae) exhibited migratory behavior. At least 13 species (Phoebis statira, P. trite, P. argante, P. philea, Anteos menippe, Appias drusilla, Ascia buniae, Marpesia chiron, Dryas iulia, and at least two skippers and another Marpesia) showed unidirectional movement ($p < 0.001$) through the study region. Phoebis statira comprised almost 70% of the migratory individuals observed.

(2) Although the mean flight direction was significantly different among species ($p < 0.001$), it always showed an "east component", being in most cases independent from wind direction.

(3) Migration seems to occur soon after adult eclosion since most migrating individuals were young (post-teneral migration).

(4) In Phoebis species reproductive and migratory activities do not seem to be incompatible, since the females deposited eggs on their host plants along the flight route. P. statira oviposited on the Bignoniaceae Pleonotoma jasminifolium (a climbing vine) and P. philea and P. sennae on Cassia spp shrubs (Leguminosae).

(5) Migratory behavior only occurred under bright sun conditions and was restricted to the hottest periods of the day.

(6) Among Phoebis spp, flight height, and to a lesser extent, flight speed, showed a positive correlation with butterfly size.

(7) Males and females used distinct routes while flying through forested areas: males flew along rivers and roads while females seemed to fly through the forest. In open areas where males and females were both present, there was no significant difference between the sexes in relation to flight direction.

(8) The migrating butterflies seem to use a time-compensated sun compass as an orientation mechanism. This compensation was done at the highest rate around midday when the sun's apparent displacement was faster.

(9) The flight orientation of males moving along roads inside the forest (including cases of inversion of the direction during the day) was correlated to the solar azimuth and the direction of the road segment.

(10) In both kinds of experimental cages the butterflies oriented themselves to the sun azimuth. The first type only permitted vision of the sky while the second one allowed vision of the sky and the surroundings.

(11) The movement of the butterflies observed in Pará, together with their direction, seems to be related to the climatic patterns of the Brazilian Northern and Northeastern regions. The lepidopterans were leaving areas in which the dry season had begun and moving toward areas where rain occurrence was most recent.

(12) Geographical differences in the migrant butterfly species' host plant phenology may be the main selective factor accounting for the observed variation among species in relation to migration direction.

VIII - LITERATURA CITADA.

- Arms, K.; Feeny, P.; Lederhouse, R.C. 1974. Sodium: stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, Papilio glaucus. Science (Wash.) 185:372.
- Able, K.P. 1980. Mechanisms of orientation, navigation, and homing, pp. 281-387. In: S.A. Gautreaux Jr. (ed.), Animal Migration, Orientation, and Navigation. Academic Press, N.Y. 387 p.
- Able, K.P. & Bingman, P. 1987. The development of orientation and navigation behavior in birds. Quart. Rev. Biol. 62:1-29.
- Ab'Sáber, A.N. 1986. Geomorfologia da região. In: J.M.G. Almeida Jr. (ed.), Carajás, Desafio Político, Ecologia e Desenvolvimento. Editora Brasiliense, Brasília. 633 p.
- Alcock, J. 1979. Animal Behaviour. An Evolutionary Approach. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Almeida Jr., J.M.G. (ed.) 1986. Carajás, Desafio Político, Ecologia e Desenvolvimento. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico, 633 p.
- Baker, R.R. 1968a. Sun orientation during migration in some British butterflies. Proc. R. Entomol. Soc. London, Ser. A, 143: 89-95.
- Baker, R.R. 1968b. A possible method of evolution of the migratory habit in butterflies. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, 253:309-41.

- Baker, R.R. 1969. Evolution of the migratory habit in butterflies. J. Anim. Ecol. 38:703-746.
- Baker, R.R. 1978. Evolutionary Ecology of Animal Migration. Holmes & Meier, New York. 1012 p.
- Baker, R.R. 1984. The dilemma: when and how to go or stay, pp. 279- 296. In: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds.), The Biology of Butterflies. Academic Press, N.Y. 429 p.
- Baker, R.R. 1987. Integrated use of moon and magnetic compasses by the heart-and-dart moth, Agrotis exclamatoris. Anim. Behav. 35:94-101.
- Baker, R.R. & Mather, J.G. 1982. Magnetic compass sense in the large yellow underwing moth, Noctua pronuba L. Anim. Behav. 30: 543-48.
- Balciunas, J. & Knopf, K. 1977. Orientation, flight speeds, and tracks of three species of migrating butterflies. Fla. Entomol. 60:37-39.
- Barcant, M. 1970. Butterflies of Trinidad and Tobago. Great Britain, Collins, London. 313 p.
- Bates, H.W. 1944. O Naturalista no Rio Amazonas. Trad. C. Mello Leitão. Brasiliana nº 237, Ed. Nacional, São Paulo.
- Batschelet, E. 1981. Circular Statistics in Biology. Academic Press, N.Y. 258 p.
- Beck, S.D. 1980. Insect Photoperiodism. Second Edition. Academic Press, N.Y. 387 p.
- Beck, S.D. 1983. Insect thermoperiodism. Ann. Rev. Entomol. 28: 91-108.

- Beebe, W. 1950. Migration of Danaidae, Ithomiidae, Acraeidae and Heliconidae (Butterflies) at Rancho Grande, north-central Venezuela. Zoologica (N.Y). 35:57-68.
- Benson, W.W. 1982. Alternative models for infrageneric diversification in the humid tropics: tests with passion vine butterflies, pp. 608-640. In: G.T. Prance (ed.), Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York. 672 p.
- Blair, T.A. & Fite, R.C. 1964. Meteorologia. Prentice-Hall, 406 p.
- Brady, J. 1979. Biological Clocks. Arnold, London. Studies in Biology n^o 4, 59 p.
- Braemer, W. 1960. A critical review of the sun-azimuth hypothesis. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology 25:413-427.
- Bridges, C.A. 1988a. Family Group and Genus Group Names (Lepidoptera: Rhopalocera). C.A. Bridges, Urbana.
- Bridges, C.A. 1988b. Catalogue of Papilionidae & Pieridae (Lepidoptera: Rhopalocera). C.A. Bridges, Urbana.
- Bridges, C.A. 1988c. Catalogue of Lycaenidae & Riodinidae (Lepidoptera: Rhopalocera). C.A. Bridges, Urbana.
- Brines, M.L. 1980. Dynamic patterns of skylight polarization as clock and compass. J. Theor. Biol. 86:507-512.
- Brines, M.L. & Gould, J.L. 1979. Bees have rules. Science (Wash.) 206:571-573.
- Brines, M.L. & Gould, J.L. 1982. Skylight polarization patterns and animal orientation. J. Exp. Biol. 96:69-91.

- Brower, L.P. 1961. Studies on the migration of the monarch butterfly. Breeding populations of Danaus plexippus and D. gilippus berenice in south central Florida. Ecology 42:76-83.
- Brower, L.P. 1977. Monarch migration. Nat. Hist. (N.Y.) 87:40-53.
- Burk, T. 1988. Insect behavioural ecology: some future paths. Ann. Rev. Entomol. 33:319-35.
- Carrera, M. 1984. Migração de borboletas. Ciên. Cult. 36:3-8.
- Chai, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jacamars (Galbula ruficauda) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. Biol. Jour. Linn. Soc. 29:161-189.
- Chai, P. 1988. Wing coloration of free-flying neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. Biotropica 20:20-30.
- Chew, F.S. 1975. Coevolution of Pieridae butterflies and their cruciferous foodplants. I. The relative quality of available resources. Oecologia (Berlin) 20:117-127.
- Chew, F.S. 1977. Coevolution of Pieridae butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distributions of eggs on potential foodplants. Evolution 31:568-79.
- Chew, F.S. 1980. Foodplant preferences of Pieris caterpillars. Oecologia (Berlin) 46:347-353.
- Cloudsley-Thompson, J. 1978. Animal Migration. Orbis, London. 170 p.
- Collett, T.S. 1987. Insect maps. Trends Neurosci. 10:139-141.

- Courtney, S.P. 1982. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants: V. Habitat selection, community structure and speciation. Oecologia (Berlin) 54:101-107.
- Courtney, S.P. 1986. The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. Adv. Ecol. Res. 15:51-131.
- Courtney, S.P. & Chew, F.S. 1987. Coexistence and host use by a large community of pierid butterflies: habitat is the templet. Oecologia (Berlin) 71:210-220.
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. Amer. Natur. 126:451-474.
- D'Abrera, B. 1984. Butterflies of South America. Hill House, Victoria. 256 p.
- D'Almeida, R.F. 1939a. Revisão do gênero Appias (subgen. Glutophrissa Butl.) (Lepidoptera). Bol. Biol. 4:50-66.
- D'Almeida, R.F. 1939b. Revisão do gênero Aphrissa Butl. (Lepid., Pieridae). Bol. Biol. (N.S.) 4:423-443.
- D'Almeida, R.F. 1940. Revisão do gênero Phoebis Hubn. (Lepidopt. Pieridae). Arg. Zool. Est. S. Paulo 1:67-152.
- D'Almeida, R.F. 1945. Nota suplementar aos nossos trabalhos sobre os gêneros Pseudopieris, Anteos, Appias, e Aphrissa (Lep. Pierididae). Pap. Avul. Dep. Zool., Sec. Agr. Est. S. Paulo 6:225-240.
- Darwin, C. 1937. Viagem de um Naturalista ao Redor do Mundo. Trad. J. Carvalho. Edit. Cia Brasil, Rio de Janeiro 164 p.
- Dempster, J.P. 1983. The natural control of populations of butterflies and moths. Biol. Rev. 58:461-81.

- Dempster, J.P. & Pollard, E. 1981. Fluctuations in resource availability and insect populations. Oecologia (Berlin) 50:412-416.
- DeVries, P.J. 1987. The Butterflies of Costa Rica and their Natural History (Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae). Princeton University Press, New Jersey. 327 p.
- Dingle, H. 1972. Migration strategies in insects. Science (Wash.) 175:1327-1335.
- Dingle, H. 1974. The experimental analysis of migration and life-history strategies in insects, pp. 329-342. In: L.B. Browne (ed.) Experimental Analysis of Insect Behaviour. Springer-Verlag, New York. 366 p.
- Dingle, H. 1978. Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer-Verlag, New York. 284 p.
- Dingle, H. 1979. Migration. Science (Wash.) 204:1007.
- Dingle, H. 1980. Ecology and evolution of migration, pp. 1-101, In: S.A. Gauthreaux Jr. (ed.), Animal Migration, Orientation, and Navigation. Academic Press, N.Y. 387 p.
- Dingle, H. 1982. Function of migration in the seasonal synchronization of insects. Ent. Exp. Appl. 31:36-48.
- Dingle, H. 1984. Behaviour, genes, and life histories: complex adaptations in uncertain environments, pp. 169-194. In: P.W. Price, C.N. Slobodchikoff & W.S. Gaud (eds.), A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems. Wiley, N.Y. 515 p.
- Dingle, H. 1986. Evolution and genetics of insect migration, pp. 11-26. In: W. Danthanarayana (ed.), Insect Flight: Dispersal and Migration. Springer-Verlag N.Y.

- Drake, V.A. 1985. Radar observations of moths migrating in a nocturnal low-level jet. Ecol. Entomol. 10:259-265.
- Drake, V.A. & Farrow, R.A. 1988. The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. Ann. Rev. Ecol. 33:183-210.
- Dumont, H.J. 1977. On migrations of Hemianax ephippiger (Burmeister) and Tramea basilaris (P. de Beauvois) in west and north-west Africa in the winter of 1975/1976 (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae). Odonatologica 6:13-17.
- Dumont, H.J. & Hinnekint, B.O.N. 1973. Mass migration in dragonflies, especially in Libellula quadrimaculata L.: A review, a new ecological approach and a new hypothesis. Odonatologica 2:1-20.
- Ebert, H. 1969. On the frequency of butterflies in eastern Brazil, with a list of the butterfly fauna of Poços de Caldas, Minas Gerais. J. Lepid. Soc. 23, supplement 3.
- Ehrlich, P.R. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. In: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds), The Biology of Butterflies. Academic Press, N.Y. 429 p.
- Ehrlich, P.R. & Gilbert, L.E. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly Heliconius ethilla. Biotropica 5:69-82.
- Elton, C. 1927. Animal Ecology. Sidgwick & Jackson, London.
- Farner, D.S. 1985. Annual rhythms. Ann. Rev. Physiol. 47:65-82.
- Frisch, K.V. 1953. The Dancing Bees. An Account of the Life and Senses of the Honey Bee. Springer-Verlag, N.Y. 182 p.

- Frisch, K.V. 1967. Dance Language and Orientation of Bees.
Harvard University Press, Cambridge.
- Gaddy, L.L. 1983. Notes on the autumnal northward migration of the cloudless sulphur, Phoebis sennae (Pieridae), along the South Carolina coast. J. Lepid. Soc. 37:166-67.
- Gauthreaux Jr., S.A. 1980. The influences of long-term and short-term climatic changes on the dispersal and migration of organisms, pp. 104-174. In: S. A. Gauthreaux Jr. (ed.) Animal Migration, Orientation, and Navigation. Academic Press, N.Y. 387 p.
- Gibo, D.L. 1981. Altitudes attained by migrating monarch butterflies, Danaus plexippus plexippus (Lepidoptera: Danaidae), as reported by glider pilots. Can. J. Zool. 59:571-72.
- Gibo, D.L. & Pallett, M.J. 1979. Soaring flight of monarch butterflies, Danaus plexippus (Lepidoptera: Danaidae), during the late summer migration in southern Ontario. Can. J. Zool. 57:1393-1401.
- Gilbert, L.E. 1985. Ecological factors which influence migratory behaviour in two butterflies of the semi-arid shrublands of south Texas, pp. 724-747. In: M.A. Rankin (ed.), Migration: Mechanisms and Adaptive Significance. Contr. to Marine Science 27. Marine Science Institute, Austin, Tx.
- Gilbert, L.E. & Singer, M.C. 1975. Butterfly ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6:365-397.
- Goeldi, E.A. 1904. Grandiosas migrações de borboletas no valle amazônico, Belém, Pará. Bol. Mus. Goeldi 4:309-316.

- Gould, J.L. 1980. Sun compensation by bees. Science (Wash.) 207:545-547.
- Gould, J.L. 1982. The map sense of pigeons. Nature (London) 296:205-211.
- Gould, J.L. 1984a. Processing of sun-azimuth information by honey bees. Anim. Behav. 32:149-152.
- Gould, J.L. 1984b. Magnetic field sensitivity in animals. Ann. Rev. Physiol. 46:585-98.
- Gould, J.L. 1986. The locale map of honey bees: do insects have cognitive maps? Science (Wash.) 232:861-863.
- Griffin, D.R. 1982. Ecology of migration: is magnetic orientation a reality? Quart. Rev. Biol. 57:293-295.
- Hayward, K.J. 1953. Migration of butterflies in Argentina during the spring and summer of 1951-52. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 28:63-73.
- Heape, W. 1931. Emigration, migration and nomadism. Heffer, Cambridge.
- Herrera, J.; Covarrubias, R. & Opazo, L. 1987. Observations on the larvae of Phoebis sennae amphitrite (Feisthamel) 1839 (Lepidoptera). Acta Entomol. Chil. 14:183-186.
- Holdridge, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Revised Edition. Tropical Science Center, San Jose, 139 p.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1977. Geografia do Brasil. 5 Volumes.
- Jander, R. 1975. Ecological aspects of spatial orientation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6:171-188.

- Jander, R. 1977. Orientation ecology, pp. 145-163. In: Grzimek's Encyclopedia of Ethology. Van Nostrand Reinhold Company, N.Y.
- Janzen, D.H. (ed.). 1983. Costa Rican Natural History. The Univ. Chicago Press, Chicago. 816 p.
- Janzen, D.H. & Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology 49:96-110.
- Johnson, C.G. 1960. A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. Nature (London) 186:348-350.
- Johnson, C.G. 1969. Migration and Dispersal of Insects by Flight. Methuen, London. 763 p.
- Jones, D.S. & MacFadden, B.J. 1982. Induced magnetization in the monarch butterfly, Danaus plexippus (Insecta: Lepidoptera). J. Exp. Biol. 96:1-9.
- Jones, R.E. 1977. Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. J. Anim. Ecol. 46:195-212.
- Jones, R.E.; Gilbert, N.; Guppy, N. & Nealis, V. 1980. Long-distance movement of Pieris rapae. J. Anim. Ecol. 49:629-42.
- Jungreis, S.A. 1987. Biomagnetism: an orientation mechanism in migrating insects? Fla. Entomol. 70:277-283.
- Kanz, J.E. 1977. The orientation of migrant and non-migrant monarch butterflies Danaus plexippus L. Psyche 84:120-141.
- Kennedy, J.S. 1961. A turning point in the study of insect migration. Nature (London) 189:785-791.

- Kiepenheuer, J. 1984. The magnetic compass mechanism of birds and its possible association with the shifting course direction of migrants. Behav. Ecol. Sociobiol. 14:87-99.
- Kingsolver, J.G. 1983. Ecological significance of flight activity in Colias butterflies: implications for reproductive strategy and population structure. Ecology 64:546-551.
- Kingsolver, J.G. 1985. Butterfly thermoregulation: organismic mechanisms and population consequences. J. Res. Lep. 24:1-20.
- Kingsolver, J.G. 1987. Predation, thermoregulation, and wing color in pierid butterflies. Oecologia (Berlin) 71:301-306.
- Kingsolver, J.G. & Watt, W.B. 1984. Mechanistic constraints and optimality models: thermoregulatory strategies in Colias butterflies. Ecology 65:1835-1839.
- Kramer, G. 1952. Experiments on bird orientation. Ibis 94:265-285.
- Kramer, G. 1957. Experiments on bird orientation and their interpretation. Ibis 99:196-227.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.). 1984. Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, Second Edition. Blackwell Scientific Publications, London. 493 p.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and modeling of seasonality, pp. 3-19. In: H. Lieth (ed.), Phenology and Seasonality Modeling. Ecological Studies, Springer Verlag, Berlin. 444 p.
- Mallet, J. 1986. Dispersal and gene flow in a butterfly with home-range behavior: Heliconius erato (Lepidoptera:

- Nymphalidae). Oecologia (Berlin) 68:210-217.
- Matthews, G.V.T. 1953. Sun navigation in homing pigeons. J. Exp. Biol. 30:243-267.
- McFarland, D. (ed.). 1981. The Oxford Companion to Animal Behaviour. Oxford University Press, London. 657 p.
- Negret, A. 1988. Vôos migratórios de Pieridae (Lepidoptera) no Distrito Federal, Brasil. Revta Bras. Zool. 5:109-117.
- Nielsen, E.T. 1961. On the habits of the migratory butterfly Ascia monuste L. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 23(11):1-81.
- Odendaal, F.G. & Ehrlich, P.R. 1985. A migration of Urania fulgens (Uraniidae) in Costa Rica. Biotropica 17:46-49.
- Oliveira, E.G.; Benson, W.W.; Arruda, J.L.V.; Brown Jr., K.S.; Marino, M. & Zamprogno, C. 1985. Composição, direcionalidade, e velocidade de vôos migratórios de lepidópteros diurnos na região de Carajás, Pará. Resumos Congresso Brasileiro de Zoologia 12:148.
- Oliveira, E.G. 1988. Uma possível vantagem ecológica no comportamento migratório de borboletas neotropicais. Anais do I Simpósio Internacional sobre Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais, pp. 49.
- Owen, D.F. 1971. Tropical Butterflies. Clarendon Press, Oxford. 214 p.
- Papi, F. & Pardi, L. 1953. Ricerche sull'orientamento di Talitrus saltator Montagu (Crustacea: Amphipoda). II. Sui fattori che regolano la variazione dell'angolo di orientamento di notte. L'orientamento diurno di altre popolazioni. Z. Vgl. Physiol. 35:490-518.

- Perdeck, A.C. 1958. Two types of orientation in migrating starlings *Sturnus vulgaris* L. and chaffinches *Fringilla coelebs* as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46:1-37.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary Ecology*. Second Edition. Harper & Row, N.Y. 397 p.
- Pliske, T.E. 1975. Courtship behavior and use of chemical communication by males of certain species of ithomiine butterflies (Nymphalidae: Lepidoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.* 68:935-942.
- Provost, M.W. 1953. Motives behind mosquito flights. *Mosquito News* 13:106-109.
- Rainey, R.C. 1951. Weather and the movements of locust swarms: a new hypothesis. *Nature* (London) 168:1057-1060.
- Rainey, R.C. 1963. Meteorology and the migration of desert locusts. *Tech. Notes Wld met. Org.* 54.
- Rainey, R.C. 1974. Biometeorology and insect flight: some aspects of energy exchange. *Ann. Rev. Entomol.* 19:407-439.
- Rainey, R.C. 1976. The evolution and ecology of flight: the "oceanographic" approach, pp. 33-48. In: H. Dingle (ed.), *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag New York. 284 p.
- Rankin, M.A. 1978. Hormonal control of insect migratory behaviour, pp. 5-32. In: H. Dingle (ed.), *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag, New York. 284 p.

- Rankin, M.A.; McAnelly, M.L. & Bodenhamer, J.E. 1986. The oogenesis-flight syndrome revisited, pp. 27-48. In: W. Danthanarayana (ed.), Insect Flight: Dispersal and Migration. Springer-Verlag, N.Y.
- Rankin, M.A. & Singer, M.C. 1984. Insect movement: mechanisms and effects, pp. 185-216. In: C.B. Huffaker & R.L. Rabb (eds.), Ecological Entomology. John Wiley, N.Y. 844 p.
- Ricklefs, R.E. 1979. Ecology. Second Edition. Chiron Press, 966p.
- Riley, J.R. & Reynolds, D.R. 1979. Radar-based studies of the migratory flight of grasshoppers in the middle Niger area of Mali. Proc. R. Soc. Lond. B 204:67-82.
- Rogers, D. 1984. Pattern and process in large-scale animal movement, pp. 160-180, In: I.R. Swingland & P.J. Greenwood (eds.), The Ecology of Animal Movement. Oxford University Press, New York. 311 p.
- Root, R.B., & Kareiva, P.M. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (Pieris rapae): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. Ecology 65:147-165.
- Rose, D.J.W.; Page, W.W.; Dewhurst, C.F.; Riley, J.R.; Reynolds, D.R.; Pedgley, D.E. & Tucker, M.R. 1985. Downwind migration of the African armyworm moth, Spodoptera exempta, studied by mark-and-recapture and by radar. Ecol. Entomol. 10:299-313.
- Rothschild, M. 1972. Secondary plant substances and warning coloration in insects. Symp. R. Entomol. Soc. Lond. 6:59-83.
- Santschi, F. 1911. Observations et remarques critiques sur le mecanisme de l'orientation chez les fourmis. Rev. Suisse

- Zool. 19:303-338.
- Saunders, D.S. 1976. Insect Clocks. Pergamon Press, Oxford.
280 p.
- Saunders, D.S. 1981. Insect photoperiodism: a review. Physiol. Entomol. 6:99-116.
- Sbordoni, V. & Forestiero, S. 1985. Butterflies of the World. Crescent Books, New York. 312 p.
- Schmidt-Koenig, K. 1960. The sun azimuth compass: one factor in the orientation of homing pigeons. Science (Wash.) 131:826-828.
- Schmidt-Koenig, K. 1972. New experiments on the effects of clock shifts on homing pigeons, pp. 272-282. In: S.R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacobs & R.E. Belleville (eds.), Animal Orientation and Navigation. NASA Special Publication n^o 262 US Government Printing Office, Washington, DC.
- Schmidt-Koenig, K. 1979. Directions of migrating monarch butterflies (Danaus plexippus; Danaidae; Lepidoptera) in some parts of the Eastern United States. Behav. Processes 4: 73-78.
- Schmidt-Koenig, K. 1985. Migration strategies of monarch butterflies, pp. 786-798. In: M.A. Rankin (ed.), Migration: Mechanisms and Adaptive Significance. Contributions in Marine Science Vol. 27.
- Schmidt-Koenig, K. & Keeton, W.T. (eds.). 1978. Animal Migration, Navigation, and Homing. Springer-Verlag, New York. 462 p.

- Scott, J.A. 1986. The Butterflies of North America. A Natural History and Field Guide. Stanford University Press, Stanford. 583 p.
- Shapiro, A.M. 1979. "Mud puddle clubs" in pure Colias eurytheme (Pieridae) in north Central California. J. Lepid. Soc. 33:197-198.
- Shapiro, A.M. 1980. Mediterranean climate and butterfly migration: an overview of the California fauna. Atalanta 11:181-188.
- Silberglied, R.E. 1984. Visual communication and sexual selection among butterflies. Symp. R. Entomol. Soc. Lond. 11:207-223.
- Silva, M.F.F.; Menezes, N.L.; Cavalcante, P.B.; Joly, C.A. 1986. Estudos botânicos: histórico, atualidade e perspectivas, pp. 184-207. In: Carajás, Desafio Político, Ecologia e Desenvolvimento. Editora Brasiliense, Brasília. 633 p.
- Simões, M.F. 1986. Salvamento arqueológico, pp. 534-559. In: Carajás, Desafio Político, Ecologia e Desenvolvimento. Editora Brasiliense, Brasília. 633 p.
- Singer, M.C. 1984. Host-relationships of butterflies, pp. 81-88. In: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds.), The Biology of Butterflies. Academic Press, New York. 429 p.
- Smart, F. 1985. The Illustrated Encyclopedia of the Butterfly World. Leisure Books, Turnhout. 274 p.
- Smith, N.G. 1972. Migrations of the day-flying moth Urania in Central and South America. Carib. J. Sci. 12:45-58.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. Biometry. Freeman, San Francisco. 859 p.

- Sotthibandhu, S. & Baker, R.R. 1979. Celestial orientation by the large yellow underwing moth, Noctua pronuba. Anim. Behav. 27:786-800.
- Southwood, T.R.E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. Biol. Rev. 37:171-214.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? J. Anim. Ecol. 46:337-365.
- Southwood, T.R.E. 1978. Escape in space and time -- concluding remarks, pp. 277-279. In: H. Dingle (ed.), Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer-Verlag, New York. 284 p.
- Swingland, I.R. & Greenland, P.J. (eds.). 1984. The Ecology of Animal Movement. Oxford University Press, London. 311 p.
- Tauber, C.A. & Tauber, M.J. 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:281-308.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A. & Masaki, S. 1984. Adaptations to hazardous seasonal conditions: dormancy, migration, and polyphenism, pp. 149-183. In: C.B. Huffaker & R.L. Rabb (eds.), Ecological Entomology. John Wiley, N.Y. 844 p.
- Taylor, L.R. 1974. Insect migration, flight periodicity, and the boundary layer. J. Anim. Ecol. 43:225-238.
- Taylor, L.R. 1986. Synoptic dynamics, migration and the Rothamsted insect survey. J. Anim. Ecol. 55:1-38.
- Taylor, L.R.; Brown, E.S. & Littlewood, S.C. 1979. The effect of size on the height of flight of migrant moths. Bull. Entomol. Res. 69:605-609.

- Taylor, L.R. & Taylor, R.A.J. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. Nature (London) 265:415-421.
- Taylor, L.R. & Taylor, R.A.J. 1984. Insect migration as a paradigm for survival by movement, pp. 181-214. In: I.R. Swingland & P.J. Greenwood (eds.), The Ecology of Animal Movement. Clarendon Press, Oxford. 311 p.
- Taylor, R.A.J. 1978. The relationship between density and distance of dispersing insects. Ecol. Entomol. 3:63-70.
- Urquhart, F.A. 1960. The Monarch Butterfly. University of Toronto Press, Toronto. 361 p.
- Urquhart, F.A. 1976. Found at last: the monarch's winter home. Nat. Geogr. 150:161-173.
- Van Der Glas, H.W. 1976. Polarization induced colour patterns: a model of the perception of the polarized skylight by insects. II. Experiments with direction trained dancing bees Apis mellifera. Neth. J. Zool. 26:383-413.
- Vane-Wright, R.I. & Ackery, P.R. (eds.). 1984. The Biology of Butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London No 11. Academic Press, N.Y. 429 p.
- Vanzolini, P.E. & Brandão, R.B. 1986. Diretrizes gerais para um levantamento faunístico, pp. 208-213. In: J.M.G. Almeida Jr. (ed.), Carajás, Desafio Político, Ecologia e Desenvolvimento. Editora Brasiliense, 633 p.
- Walker, T.J. 1980. Migrating lepidoptera: are butterflies better than moths? Fla. Entomol. 63:79-98.
- Walker, T.J. 1985. Permanent traps for monitoring butterfly migration: tests in Florida, 1979-84. J. Lepid. Soc.

39:313-320.

- Walker, T.J. & Riordan, A.J. 1981. Butterfly migration: are synoptic-scale wind systems important? Ecol. Entomol. 6:433-440.
- Waloff, Z. 1972. Orientation of flying locusts, Shistocerca gregaria (Forsk.), in migrating swarms. Bull. Entomol. Res. 62:1-72.
- Washburn, J.D. & Washburn, L. 1984. Active aerial dispersal of minute wingless arthropods: exploitation of boundary-layer velocity gradients. Science (Wash.) 223:1088-1089.
- Watson, A. & Whalley, P.E.S. 1975. The Dictionary of Butterflies and Moths in Color. McGraw-Hill, N.Y. 296 p.
- Wehner, R. 1976. Polarized-light navigation by insects. Sci. Am. 235:106-15.
- Wehner, R. 1984. Astronavigation in insects. Ann. Rev. Entomol. 29: 277-98.
- Williams, C.B. 1930. The Migration of Butterflies. Oliver & Boyd 473p.
- Williams, C.B. 1937. Butterfly Migrations in the Tropics. Waterlow, London. 13 p.
- Williams, C.B. 1946. The migration of butterflies in South America. In: Livro de Homenagem a R.F. d'Almeida, Soc. Bras. Entomol. (S. Paulo), 41:333-340.
- Williams, C.B. 1957. Insect Migration. Ann. Rev. Entomol. 2:163-180.
- Williams, C.B. 1976. The migrations of the hesperid butterfly Andronymus neander Plotz, in Africa. Ecol. Entomol.

3-213-220

- Williams, T.C. & Williams, J.M. 1978. An oceanic mass migration of land birds. Sci. Am. 239:138-145.
- Young, A.M. 1970. Notes on a migration of Urania fulgens (Lep. Uraniidae) in Costa Rica. J. N. Y. Entomol. Soc. 78:60-70.
- Young, A.M. 1972. Breeding success and survivorship in some tropical butterflies. Oikos 23:318-326.
- Young, A.M. 1983. Egg placement by Phoebis (Pieridae) on Cassia (Leguminosae) "anticipates" the tropical rainy season. J. Lep. Soc. 37:313-317
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Second Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. 718 p.
- Zikán, J.F. 1941. Elementos exóticos na lepidóptero-fauna do Brasil. Arg. Serv. Flor. 1(2):9-17.

*Este exemplar corresponde à
diagnose final da Tese de Mestrado de
o candidato Evandro Gama de Oliveira
aprovada pela comissão julgadora
do trabalho de Tese de Mestrado.
04/5/90*

Universidade Estadual de Campinas



"Orientação de vôo de lepidópteros migratórios
na região de Carajás, Pará"

(APÊNDICE)

Evandro Gama de Oliveira

Orientador: Prof. Dr. Keith S. Brown Jr.

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE BIOLOGIA
DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS, COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS,
ÁREA DE ECOLOGIA.

Campinas - São Paulo

1990

2019100901

OL4o
v.2
13144/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

CONTEÚDO.

(1) Figuras A-1 a A-18 e Tabelas A-1 a A-18, referentes à direção média de vôo de Phoebis statira em diferentes horários em cada dia de observação (em ordem cronológica).

(2) Tabelas A-19 a A-23, referentes à direção média de vôo em diferentes horários do dia calculada com o total de dados obtidos em 85 para as espécies Phoebis trite, P. argante, P. philea, Appias drusilla, Ascia buniae e Marpesia chiron.

(3) Figuras A-19 e A-20 e Tabelas A-24 a A-38, referentes à orientação de P. statira em gaiola circular em cada dia de experimento.

(4) Figuras A-21 a A-72, referentes à orientação do vôo em trechos de estrada cruzando áreas de mata para as diferentes espécies analisadas em cada dia de observação (ordenadas por espécie e depois cronologicamente).

(5) Tabela A-39, relativa ao número de horas que o brilho solar atinge a superfície em 3 estações meteorológicas do Pará.

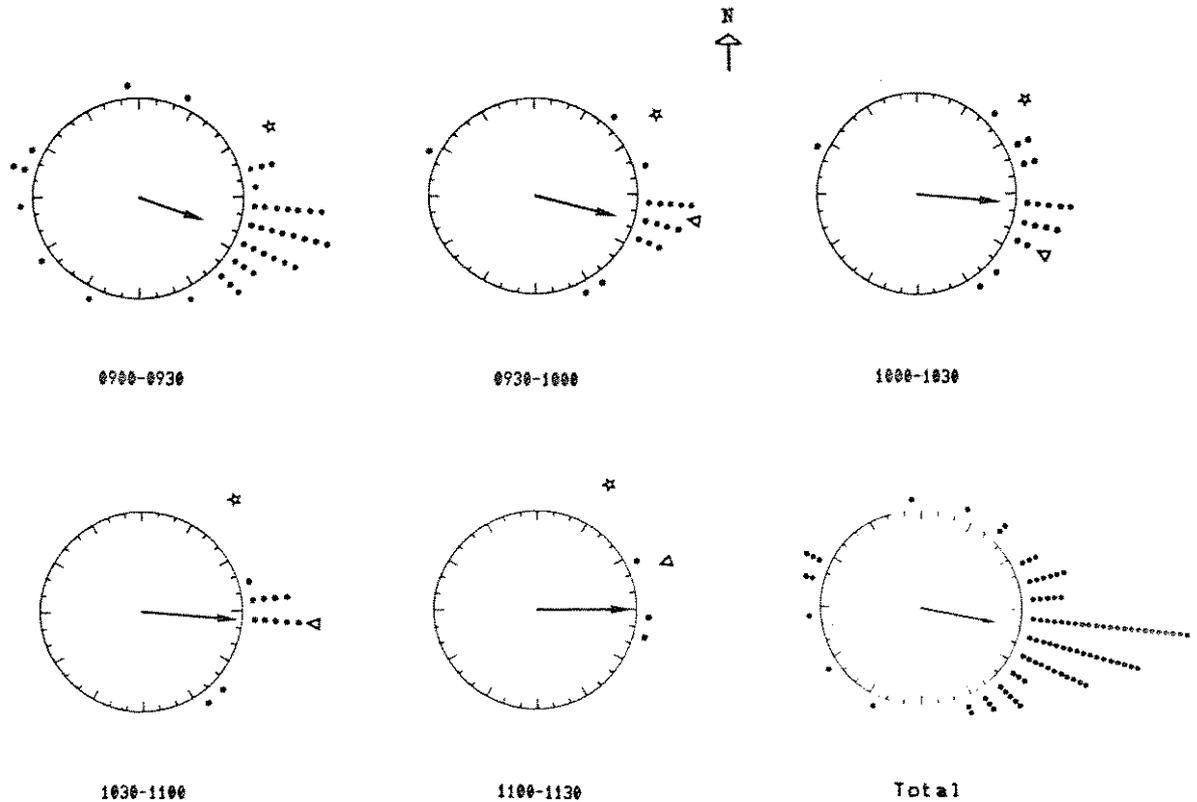


Figura A-1. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em 28/7/84. O círculos representam o plano horizontal sendo o seu ponto central a posição do observador. A seta partindo do centro de cada círculo aponta a direção média da população amostrada e tem o comprimento (em relação ao raio do círculo) inversamente proporcional ao espalhamento dos rumos individuais; (•) rumo do vôo de cada indivíduo observado (aproximado de $\pm 5^\circ$); (☆) azimute do sol; (▷) direção do vento. Rumos medidos em relação ao norte geográfico ("N"). Tratamento estatístico na Tabela A-1.

Tabela A-1. Direção média de voo de Phoebastria immutabilis através do platô N-1 em diferentes horários no dia 28/7 de 1984 (1).

Hora	n	r	α°	R	IC(,95) \pm	p<
0900-0930	40	0,638	107,90 ⁰	25,523	23 ⁰	0,001
0930-1000	17	0,805	103,00 ⁰	13,677	19 ⁰	0,001
1000-1030	19	0,818	95,00 ⁰	15,542	18 ⁰	0,001
1030-1100	12	0,941	96,90 ⁰	11,294	12 ⁰	0,001
1100-1130	3	0,957	88,50 ⁰	-	-	-
Total	91	0,753	101,40 ⁰	68,533	11 ⁰	0,001

$F_{0,05}(3,87) = 0,5285$ n.s.
 Razão direcional (n=91) = 76:4:4:6

(1) Dados obtidos por W.W. Benson, J.L.V. Arruda, L.F.R.M. Aguiar, M. Marino, E.G. Oliveira e C. Zamprogno.

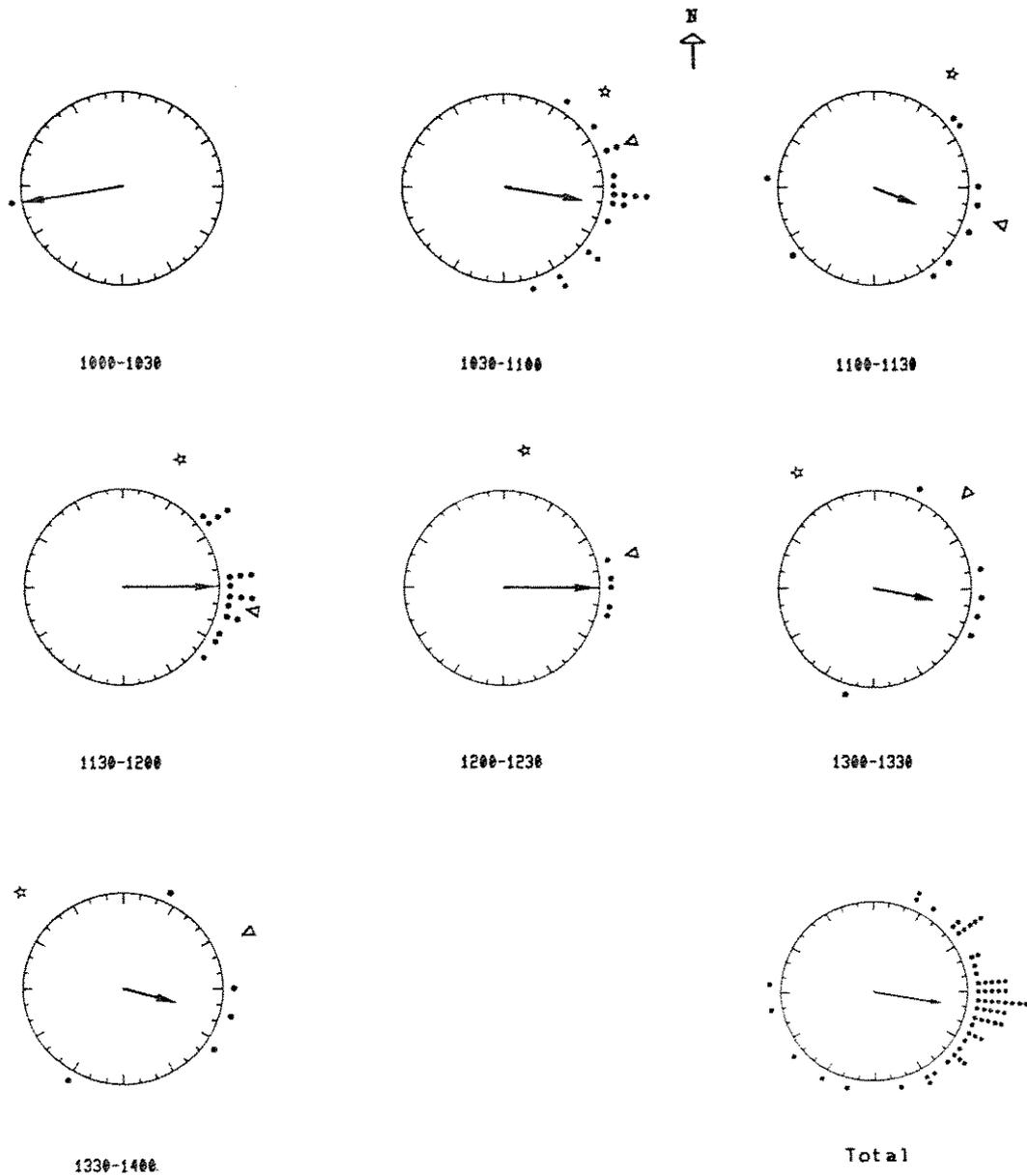


Figura A-2. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em 9/8/84. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-2.

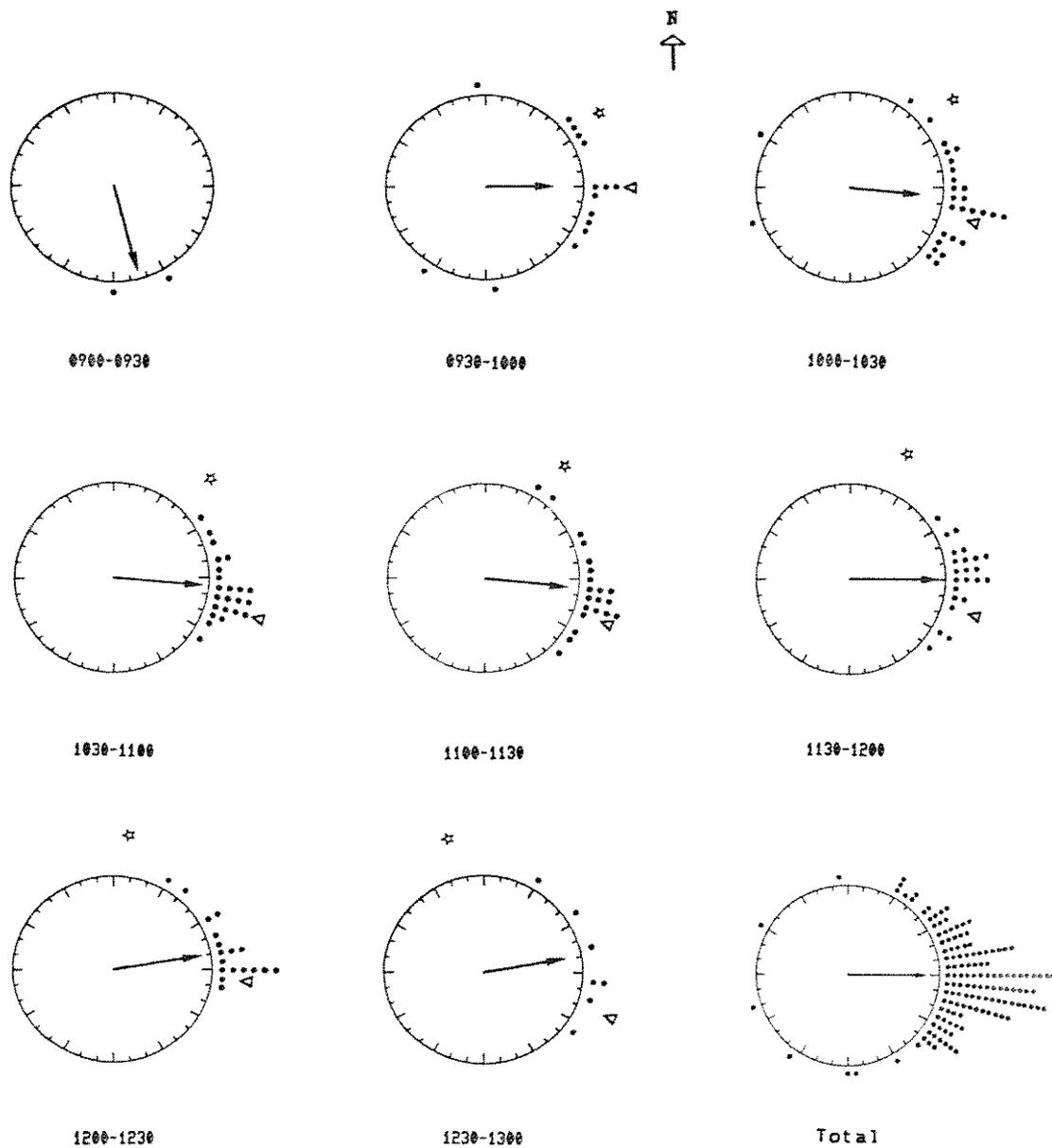


Figura A-3. Direção média de vôo de P. statira através do platô N1 em 10/8/84. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-3.

Tabela A-2. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através do platô N-1 em diferentes horários no dia 9/8 de 1984

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	1	-	258,00 ^o	-	-	-
1030-1100	18	0,844	100,62 ^o	15,186	16 ^o	0,001
1100-1130	9	0,475	108,69 ^o	4,272	87 ^o	0,20
1130-1200	17	0,923	89,08 ^o	15,690	10 ^o	0,001
1200-1230	5	0,982	89,82 ^o	4,914	-	-
1300-1330	6	0,685	99,20 ^o	4,111	-	0,10
1330-1400	5	0,555	105,40 ^o	2,821	-	-
Total	61	0,748	97,45 ^o	45,642	12 ^o	0,001

F_{0,05} (5,55) = 1,2299 n.s.

Razão direcional (n=61) = 77:8:8.7.

Obs: devido às condições de céu nublado nenhum rumo foi obtido no intervalo 1230-1300 hs.

Tabela A-3. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através do platô N-1 em diferentes horários no dia 10/8 de 1984.

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0900-0930	2	0,964	166,50 ^o	-	-	-
0930-1000	15	0,693	92,28 ^o	10,401	26 ^o	0,001
1000-1030	28	0,788	95,23 ^o	22,050	15 ^o	0,001
1030-1100	23	0,964	94,32 ^o	22,164	7 ^o	0,001
1100-1130	21	0,913	93,40 ^o	19,174	12 ^o	0,001
1130-1200	23	0,956	87,83 ^o	21,982	7 ^o	0,001
1200-1230	18	0,950	77,56 ^o	17,099	8 ^o	0,001
1230-1300	7	0,871	82,23 ^o	6,100	-	-
Total	137	0,866	91,37 ^o	118,696	4 ^o	0,001

F_{0,05} (6,128) = 1,1593 n.s.

Razão direcional (n=137) = 91:5:3.2.

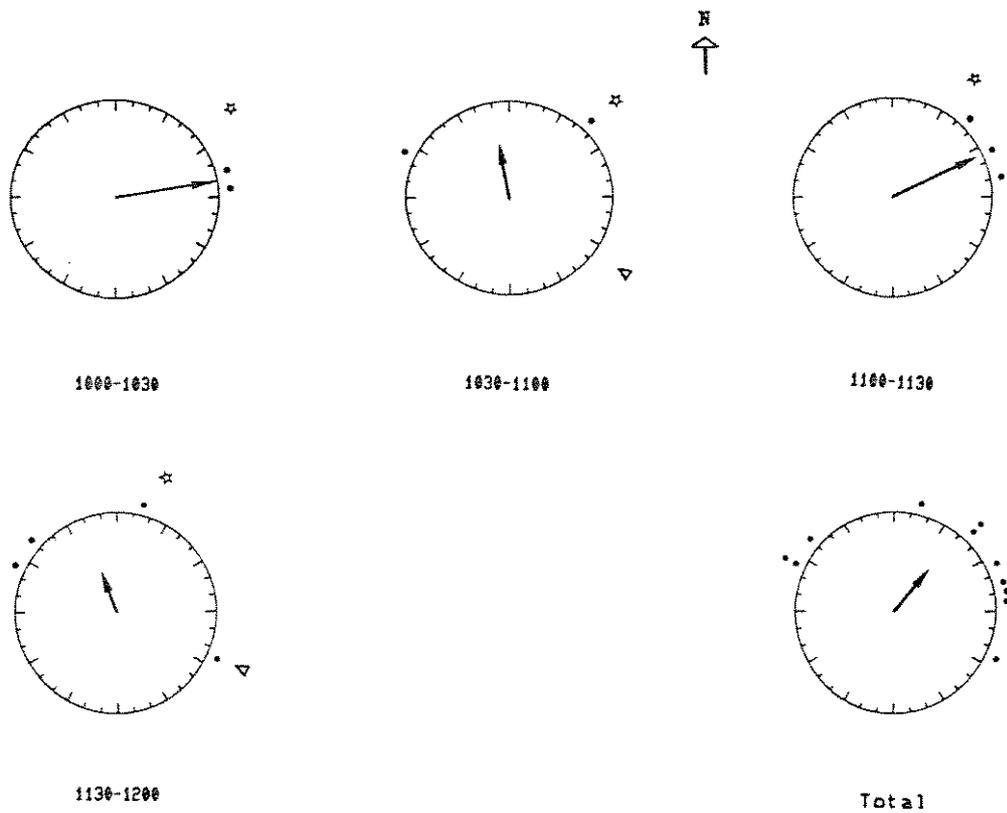


Figura A-4. Direção média de vôo de P. statira através do platô N1 em 16/7/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-4.

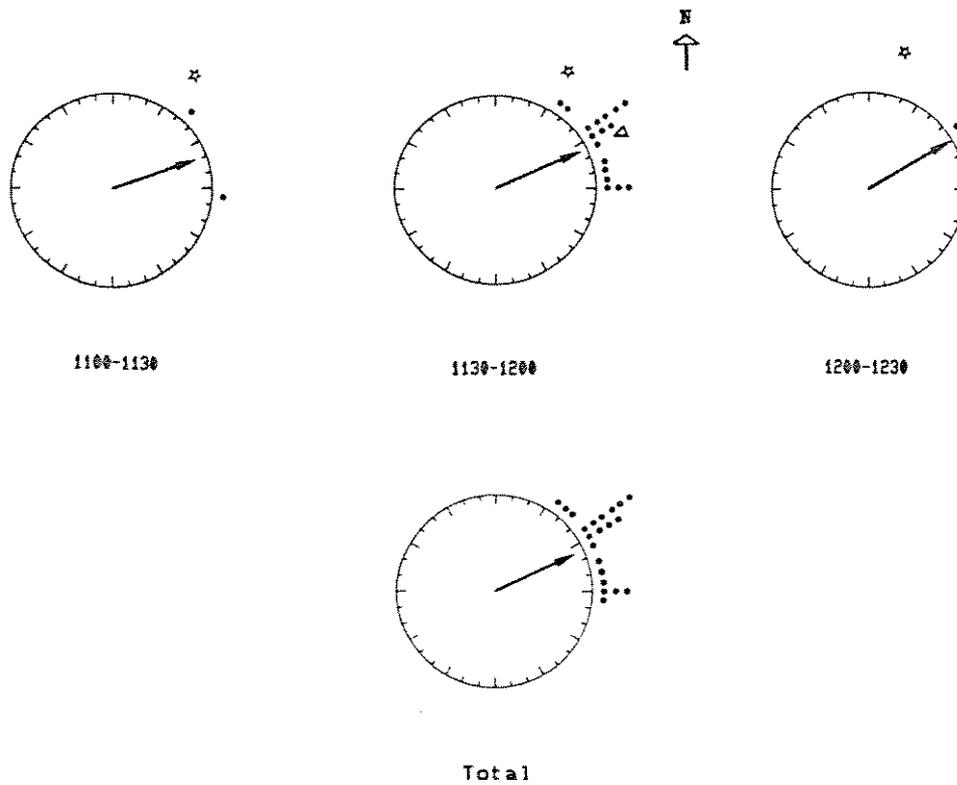


Figura A-5. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em 28/7/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-5.

Tabela A-4. Direcção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 16/7 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	2	0,995	78,50 ⁰	-	-	-
1030-1100	2	0,595	349,50 ⁰	-	-	-
1100-1130	3	0,969	64,50 ⁰	-	-	-
1130-1200	4	0,432	342,39 ⁰	-	-	-
Total	11	0,531	41,29 ⁰	5,840	50 ⁰	0,05

Tabela A-5. Direcção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 28/7 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1100-1130	2	0,910	71,45 ⁰	-	-	-
1130-1200	17	0,958	64,77 ⁰	16,289	7 ⁰	0,001
1200-1230	2	0,999	58,00 ⁰	-	-	-
Total	21	0,956	64,68 ⁰	20,081	7 ⁰	0,001

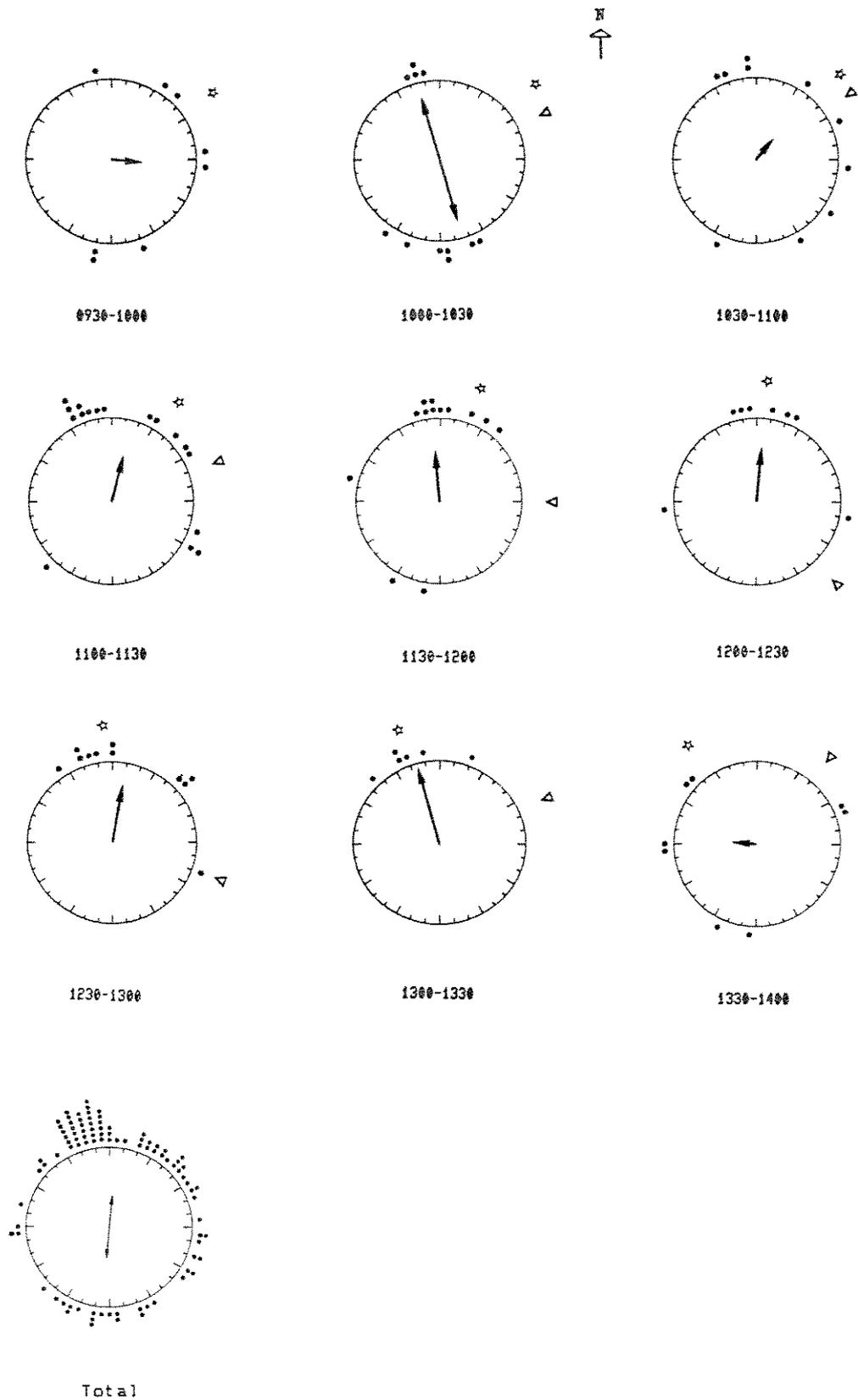


Figura A-6. Direção média de voo de *P. statira* através do platô N-3 em 29/7/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-6.

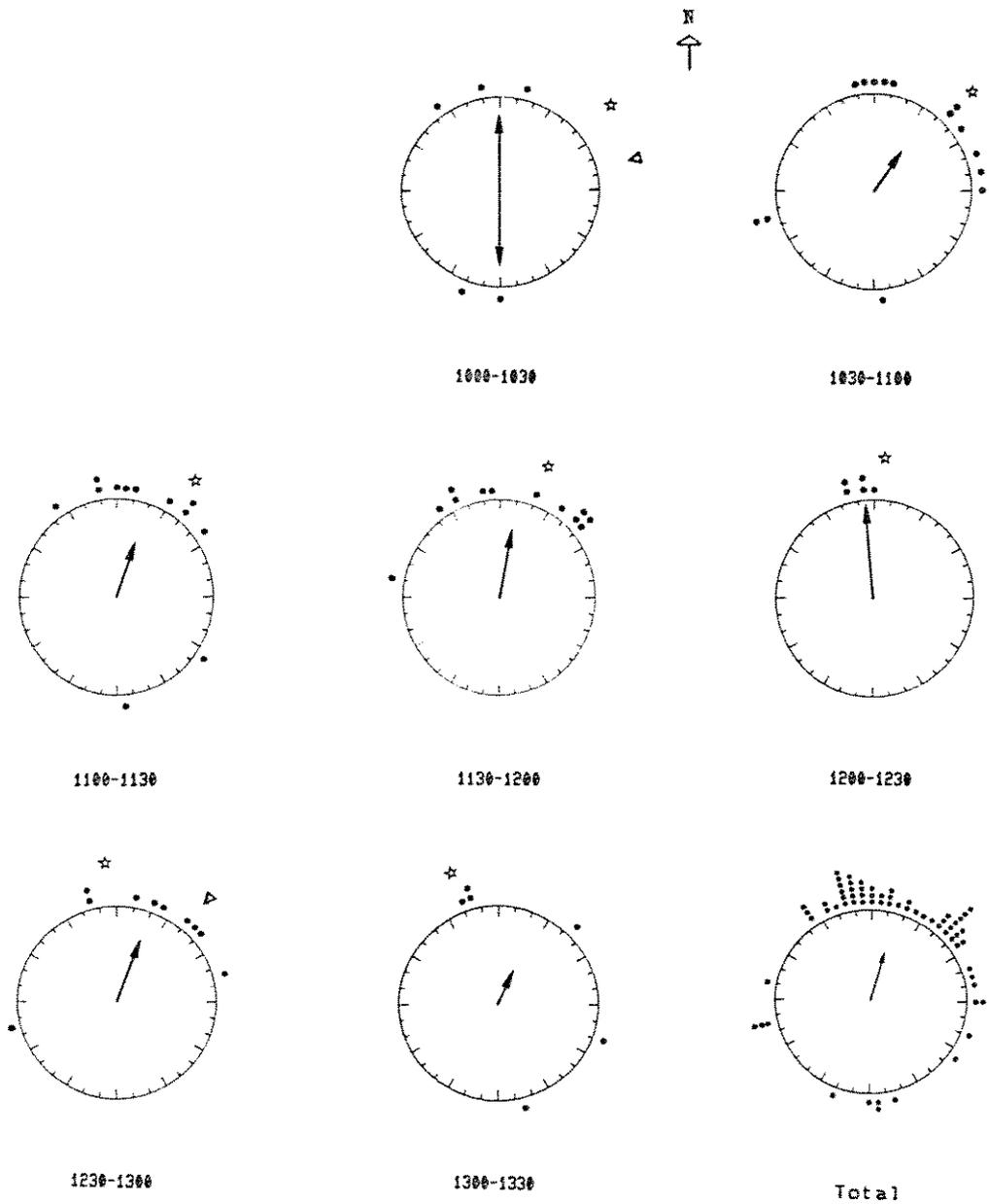


Figura A-7. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-3 em 30/7/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-7.

Tabela A-6. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-3 em diferentes horários no dia 29/7 de 1985.

Hora	n	r	α°	R	IC(,95) \pm	p(
0930-1000	8	0,397	95,95 ⁰	3,180	n.s.	0,50
1000-1030	11	0,834	345,11 ⁰ (1)	9,173	23 ⁰	0,001
1030-1100	10	0,359	41,16 ⁰	3,590	n.s.	0,50
1100-1130	17	0,560	16,03 ⁰	9,519	35 ⁰	0,005
1130-1200	13	0,607	354,75 ⁰	7,889	40 ⁰	0,01
1200-1230	8	0,691	4,27 ⁰	5,528	41 ⁰	0,02
1230-1300	11	0,763	9,80 ⁰	8,389	29 ⁰	0,001
1300-1330	6	0,939	342,91 ⁰	5,633	-	0,002
1330-1400	8	0,267	273,35 ⁰	2,137	n.s.	n.s.
Total	92	0,403	6,17 ⁰	37,088	22 ⁰	0,001

(1) distribuição bimodal

Tabela A-7. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-3 em diferentes horários no dia 30/7 de 1985.

Hora	n	r	α°	R	IC(,95) \pm	p(
1000-1030	5	0,783	357,97 ⁰ (1)	-	-	-
1030-1100	15	0,492	35,75 ⁰	7,372	45 ⁰	0,05
1100-1130	12	0,642	21,86 ⁰	7,705	36 ⁰	0,005
1130-1200	12	0,779	7,97 ⁰	9,347	25 ⁰	0,001
1200-1230	5	0,994	353,80 ⁰	-	-	-
1230-1300	10	0,728	19,36 ⁰	7,281	33 ⁰	0,005
1300-1330	6	0,415	25,37 ⁰	2,489	-	0,50
Total	65	0,595	15,62 ⁰	38,702	17 ⁰	0,001

(1) distribuição bimodal

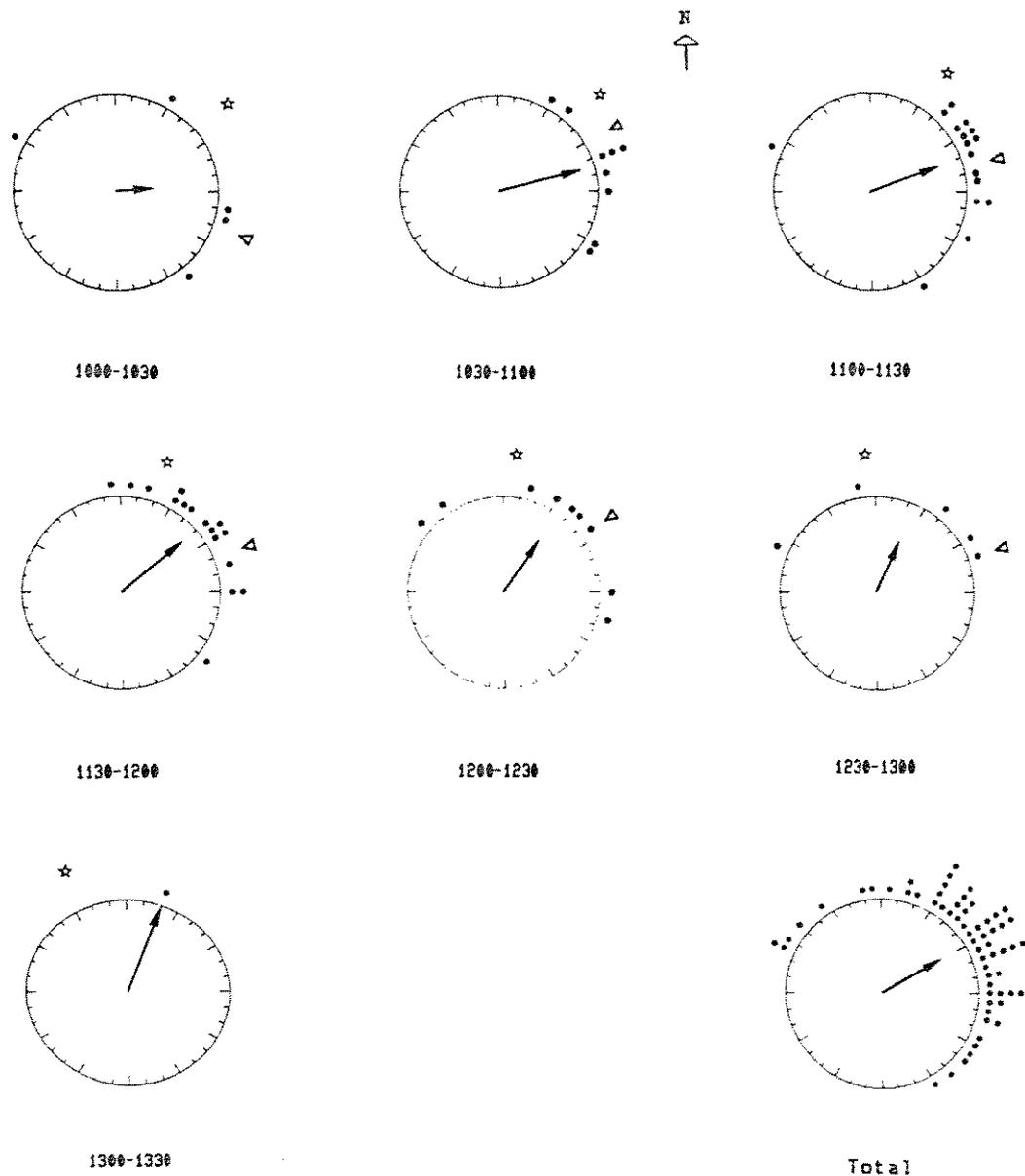


Figura A-8. Direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em 31/7/85*. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-8. * Dados de E.G. Oliveira.

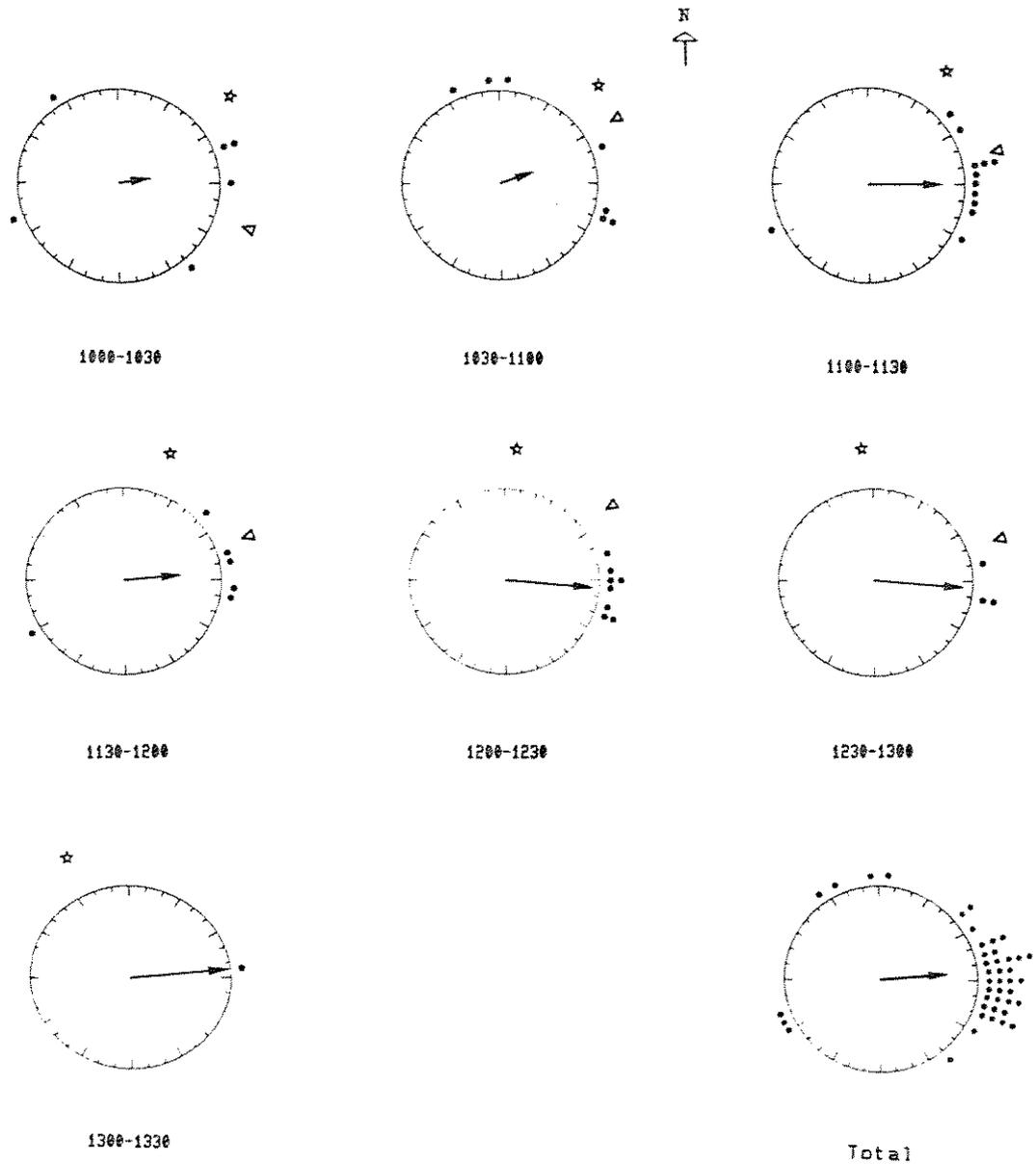


Figura A-9. Direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em 31/7/85*. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-9. * Dados de L.P. Morelatto e M.R. Lemes.

Tabela A-8. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 31/7 de 1985 (1).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	5	0,439	84,52 ^o	-	-	-
1030-1100	9	0,883	77,19 ^o	7,944	23 ^o	0,001
1100-1130	16	0,787	71,93 ^o	12,590	21 ^o	0,001
1130-1200	16	0,849	49,36 ^o	13,584	17 ^o	0,001
1200-1230	9	0,684	34,38 ^o	6,155	40 ^o	0,02
1230-1300	5	0,649	24,53 ^o	-	-	-
1300-1330	1	-	22,00 ^o	-	-	-
Total	61	0,725	55,80 ^o	44,249	13 ^o	0,001

(1) dados obtidos por E.G. Oliveira.

Tabela A-9. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 31/7 de 1985 (1).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	6	0,337	78,13 ^o	2,020	-	-
1030-1100	7	0,388	69,05 ^o	2,719	-	n. s.
1100-1130	12	0,792	88,91 ^o	9,502	25 ^o	0,50
1130-1200	6	0,636	86,42 ^o	3,813	-	0,001
1200-1230	8	0,978	95,27 ^o	7,822	5 ^o	0,10
1230-1300	3	0,987	94,36 ^o	2,960	-	0,001
1300-1330	1	-	87,00 ^o	-	-	-
Total	43	0,711	85,22 ^o (2)	30,553	15 ^o	0,001

(1) dados obtidos por L.P. Morelatto e M.R. Lemes.

Diferença entre os rumos médios de vôo obtidos nos dois "círculos de amostragem" em 31/7/85 (ver também Tabela A-8) é significativa: $F_{0,005}(1,102) = 8,3701 *$

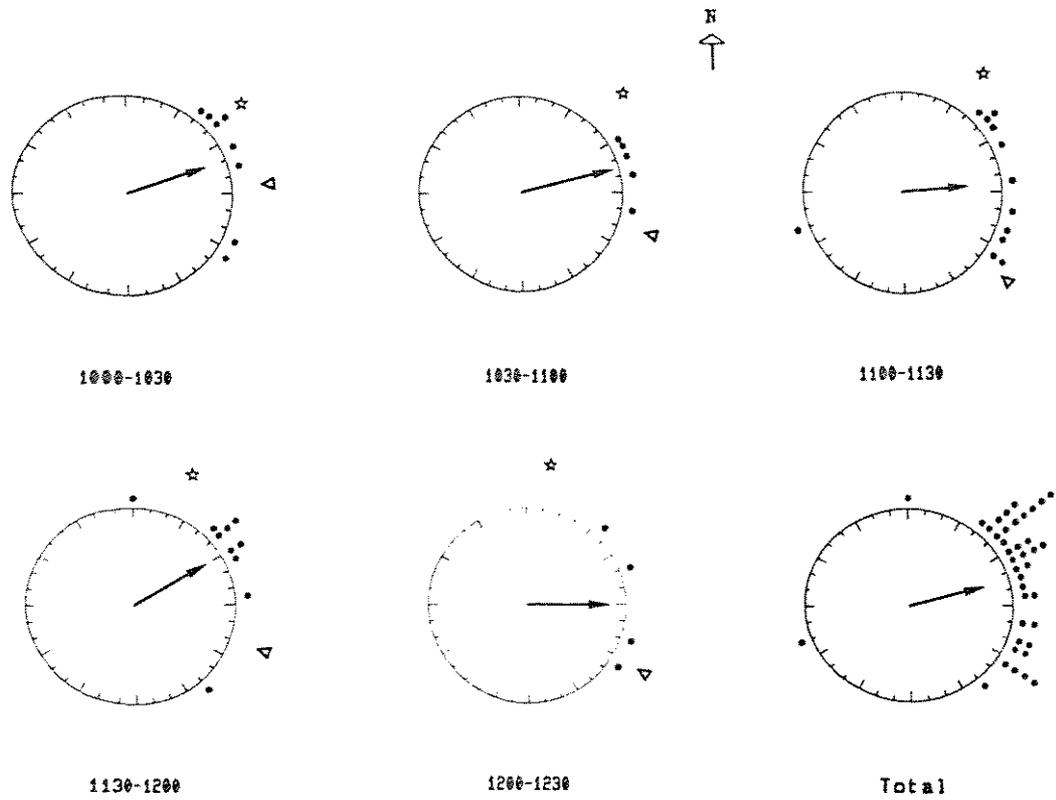


Figura A-10. Direção média de vôo de P. statira através do platô N1 em 1/8/85*. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-10. * Dados de E.G. Oliveira.

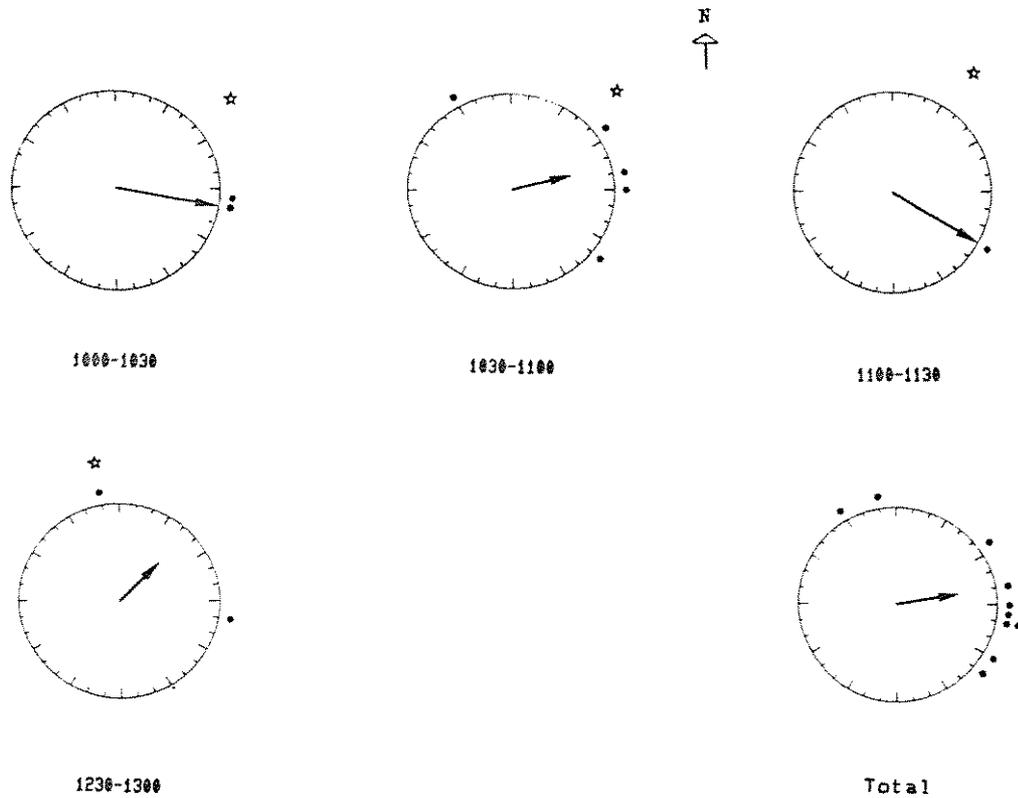


Figura A-11. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em 1/8/85*. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-11. * Dados de L.P. Morelatto e M.R. Lemes.

Tabela A-10. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 1/8 de 1985 (1).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	8	0,866	70,37 ^o	6,926	28 ^o	0,001
1030-1100	5	0,971	74,52 ^o	4,854	-	-
1100-1130	12	0,707	85,85 ^o	8,479	31 ^o	0,002
1130-1200	10	0,849	57,87 ^o	8,487	25 ^o	0,001
1200-1230	4	0,857	87,95 ^o	3,430	-	-
Total	39	0,811	73,70 ^o	31,610	12 ^o	0,001

(1) dados obtidos por E.G. Oliveira no "platô inferior".

Tabela A-11. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 1/8 de 1985 (1).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	2	0,997	97,50 ^o	-	-	-
1030-1100	5	0,646	73,28 ^o	-	-	-
1100-1130	-	-	-	-	-	-
1130-1200	-	-	-	-	-	-
1200-1230	1	-	121,00 ^o	-	-	-
1230-1300	2	0,588	46,00 ^o	-	-	-
Total	10	0,681	81,37 ^o (2)	6,805	38 ^o	0,01

(1) dados obtidos por L.P. Morelatto e L.P. Lemes.

Diferença entre os rumos médios de vôo obtidos nos dois "círculos de amostragem" em 1/8/85 (ver também Tabela A-10) não é significativa: $F_{0,005}(1,47) = 0,0055$ n.s.

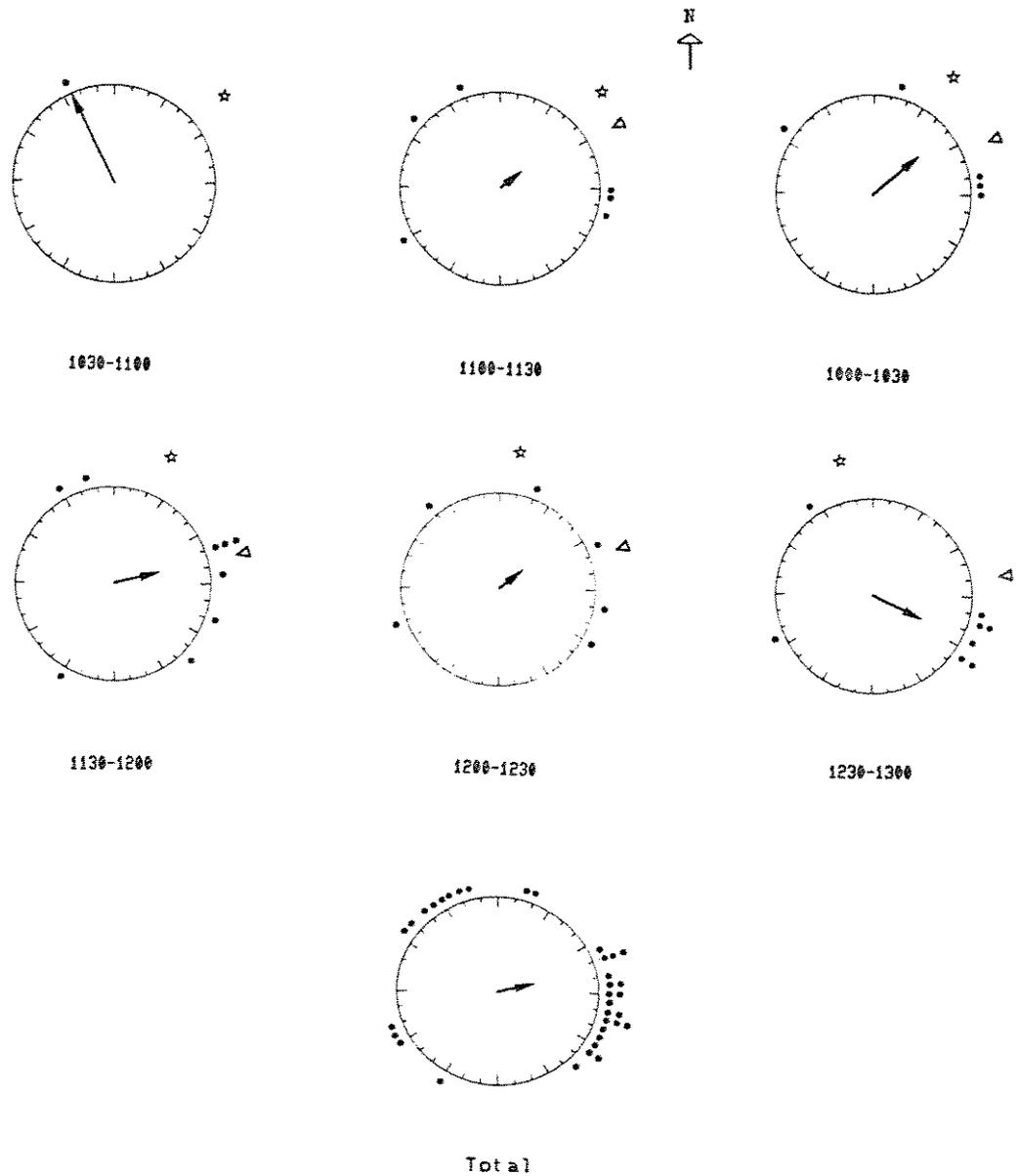


Figura A-12. Direção média de vôo de P. statira através do platô N-1 em 2/8/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-12.

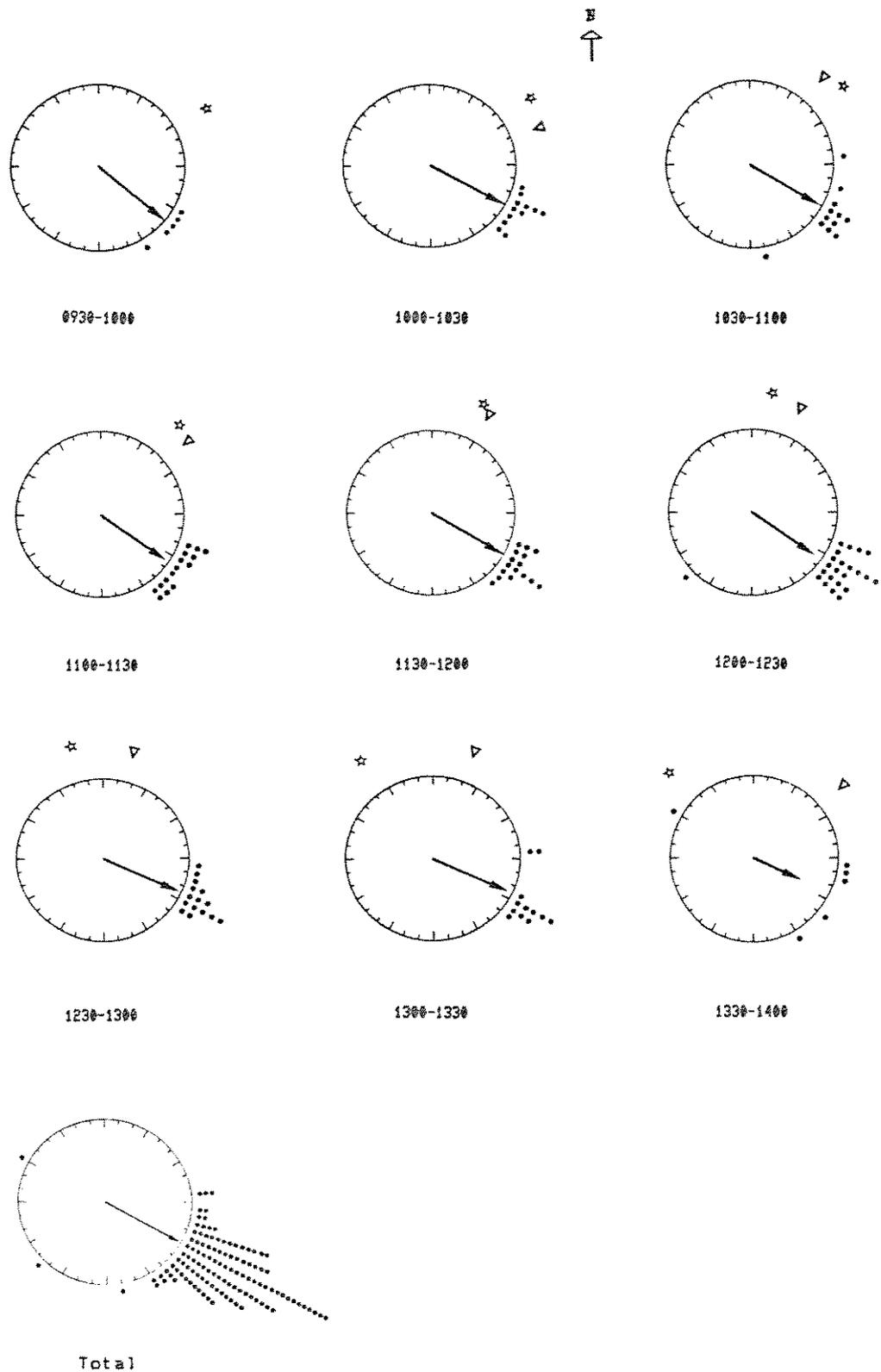


Figura A-13. Direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em 16/8/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-13.

Tabela A-12. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 2/8 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	1	-	335,00 ⁰	-	-	-
1030-1100	6	0,214	50,05 ⁰	1,286	-	n. s.
1100-1130	5	0,623	51,77 ⁰	3,115	-	-
1130-1200	9	0,485	75,99 ⁰	4,363	73 ⁰	0,20
1200-1230	6	0,329	52,32 ⁰	1,976	-	n. s.
1230-1300	8	0,554	114,71 ⁰	4,429	64 ⁰	0,10
Total	35	0,416	76,79 ⁰	14,552	33 ⁰	0,002

Tabela A-13. Direção média de vôo de Phoebis statira através do platô N-1 em diferentes horários no dia 16/8 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	5	0,984	131,18 ⁰	4,922	-	-
1000-1030	12	0,987	119,08 ⁰	11,847	5 ⁰	0,001
1030-1100	12	0,952	121,93 ⁰	11,428	15 ⁰	0,001
1100-1130	15	0,974	126,06 ⁰	14,616	10 ⁰	0,001
1130-1200	16	0,989	122,11 ⁰	15,816	5 ⁰	0,001
1200-1230	23	0,938	126,18 ⁰	21,578	8 ⁰	0,001
1230-1300	15	0,990	114,03 ⁰	14,847	3 ⁰	0,001
1300-1330	12	0,971	116,37 ⁰	11,654	8 ⁰	0,001
1330-1400	6	0,619	112,77 ⁰	3,712	-	0,10
Total	116	0,948	121,48 ⁰	110,004	3 ⁰	0,001
Machos	78	0,936	122,32 ⁰	73,013	4 ⁰	0,001
Fêmeas	38	0,974	119,82 ⁰	37,014	4 ⁰	0,001

Para A = [0930-1000 + 1000-1030 + 1030-1100] e B = [1230-1300 + 1300-1330 + 1330-1400].

F_{0,005} (1,60) = 22,9934 *

Machos vs Fêmeas: F_{0,05} (1,114) = 0,4553 n. s.

Razão direcional (n=116) = 97:0:2:1.

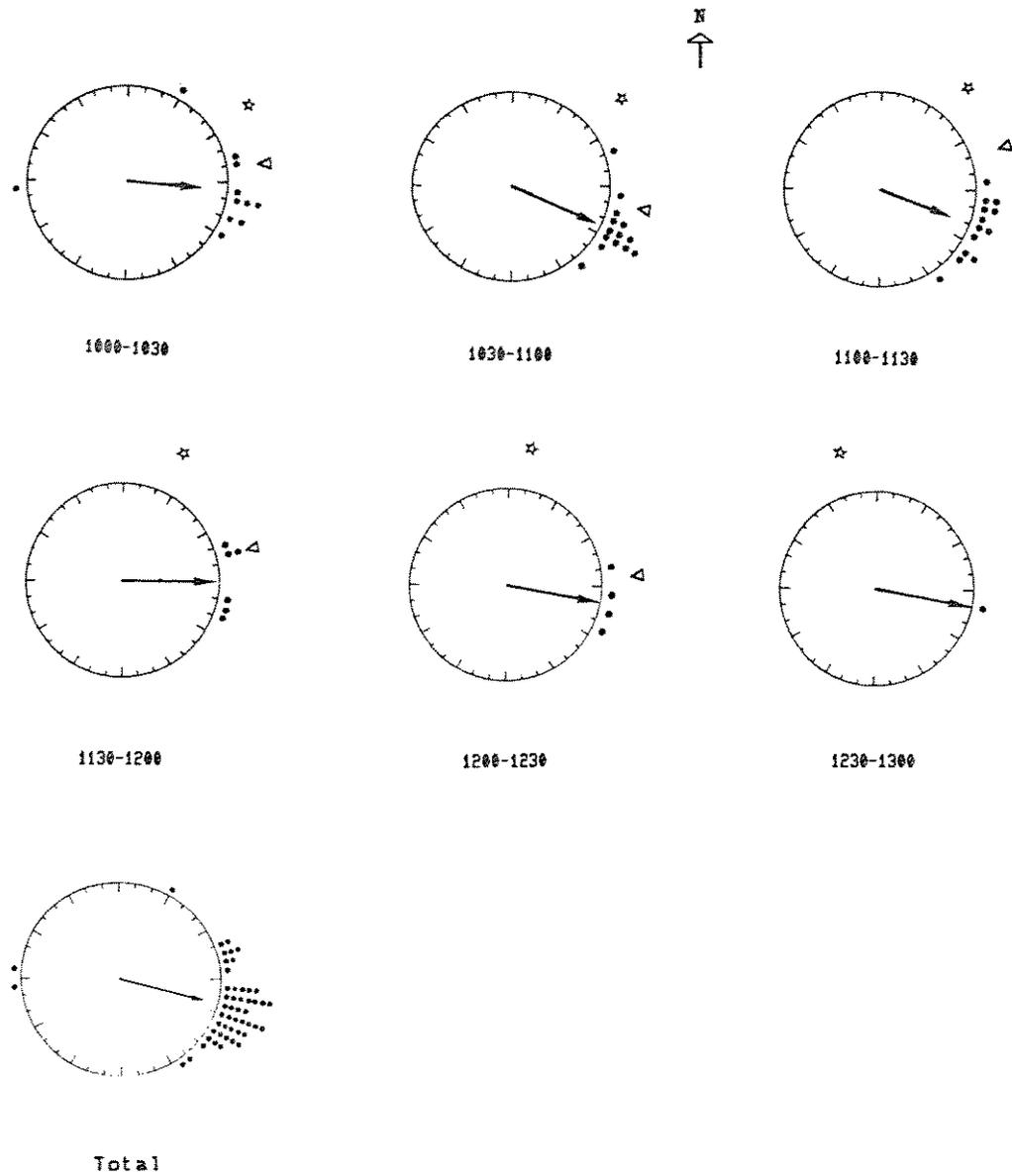


Figura A-14. Direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em 21/8/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-14.

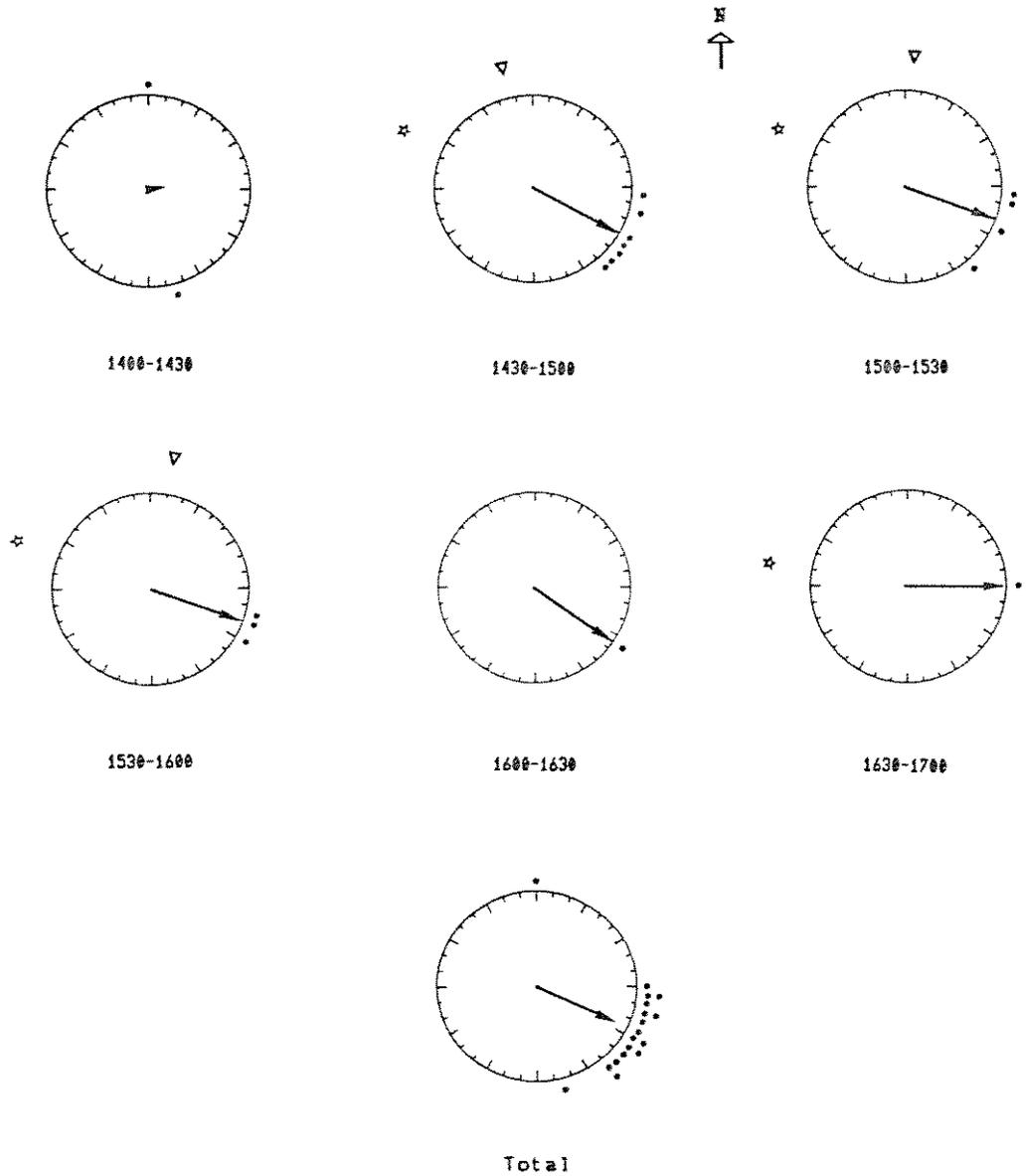


Figura A-15. Direção média de vôo de *P. statira* através do platô N-1 em 25/8/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-15.

Tabela A-14. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através do platô N-1 em diferentes horários no dia 21/8 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	11	0,742	94,22 ⁰	8,158	30 ⁰	0,002
1030-1100	14	0,966	113,61 ⁰	13,524	7 ⁰	0,001
1100-1130	14	0,824	111,91 ⁰	11,531	21 ⁰	0,001
1130-1200	6	0,960	88,98 ⁰	5,759	-	0,001
1200-1230	4	0,974	99,02 ⁰	3,897	-	-
1230-1300	1	-	100,00 ⁰	-	-	-
Total	50	0,865	104,74 ⁰	43,242	9 ⁰	0,001
Machos	36	0,830	105,74 ⁰	29,870	12 ⁰	0,001
Fêmeas	14	0,956	102,51 ⁰	13,387	9 ⁰	0,001

Machos vs Fêmeas: $F_{0,05}(1,48) = 0,1149$ n.s.

Tabela A-15. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através do platô N-1 em diferentes horários no dia 25/8 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1400-1430	2	0,131	80,50 ⁰⁰	-	-	-
1430-1500	7	0,970	120,78 ⁰	6,789	-	0,001
1500-1530	4	0,957	111,61 ⁰	-	-	-
1530-1600	3	0,996	112,00 ⁰	-	-	-
1600-1630	1	-	123,00 ⁰	-	-	-
1630-1700	1	-	92,00 ⁰	-	-	-
Total	18	0,872	114,64 ⁰	15,688	28 ⁰	0,001
Machos	13	0,971	115,23 ⁰	12,625	8 ⁰	0,001
Fêmeas	5	0,613	112,21 ⁰	3,066	-	-

Machos vs Fêmeas: $F_{0,05}(1,16) = 0,0231$ n.s.

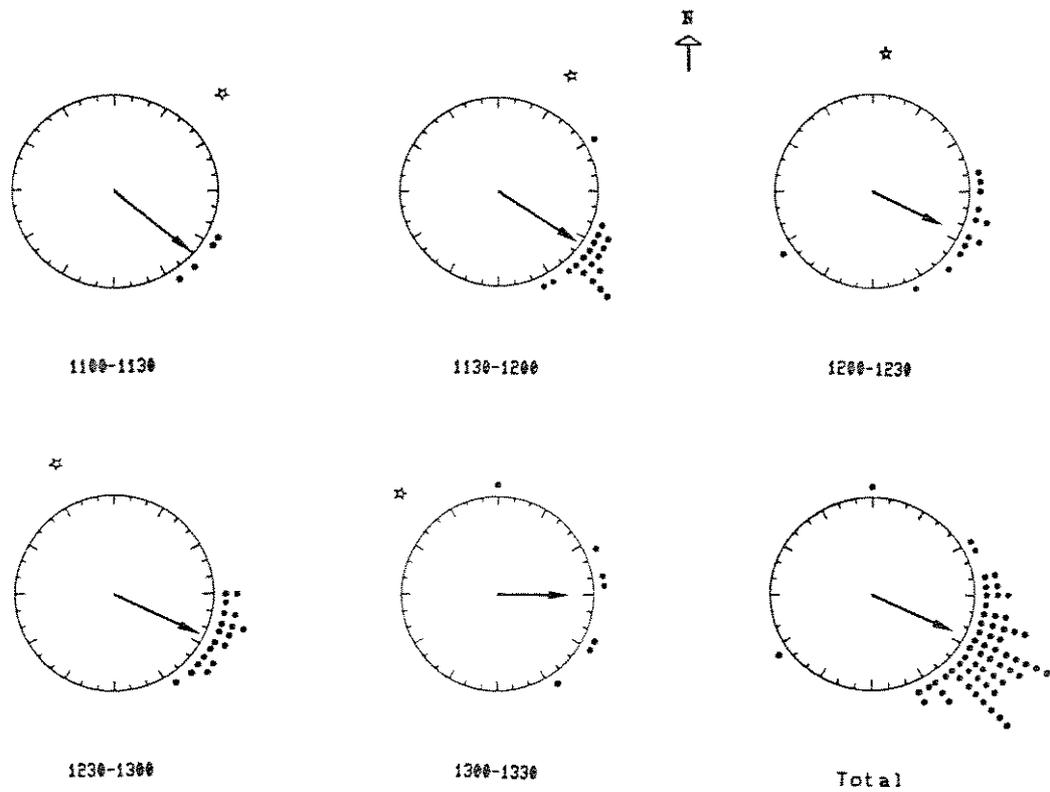


Figura A-16. Direção média de vôo de P. statira através do Pojuca em 1/9/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-16.

Tabela A-16. Direção média de vôo de Phoebastria immutabilis através do Pojuca em diferentes horários no dia 1/9 de 1985.

Hora	n	r	α°	R	IC(,95) \pm	p(
1100-1130	4	0,981	128,74 ^o	-	-	-
1130-1200	20	0,950	126,61 ^o	18,990	7 ^o	0,001
1200-1230	13	0,824	114,54 ^o	10,714	22 ^o	0,001
1230-1300	19	0,965	113,38 ^o	18,339	6 ^o	0,001
1300-1330	7	0,741	90,39 ^o	5,185	-	0,02
Total	63	0,893	117,21 ^o	56,245	8 ^o	0,001

Razão direcional (n=63) = 92:5:2:2.

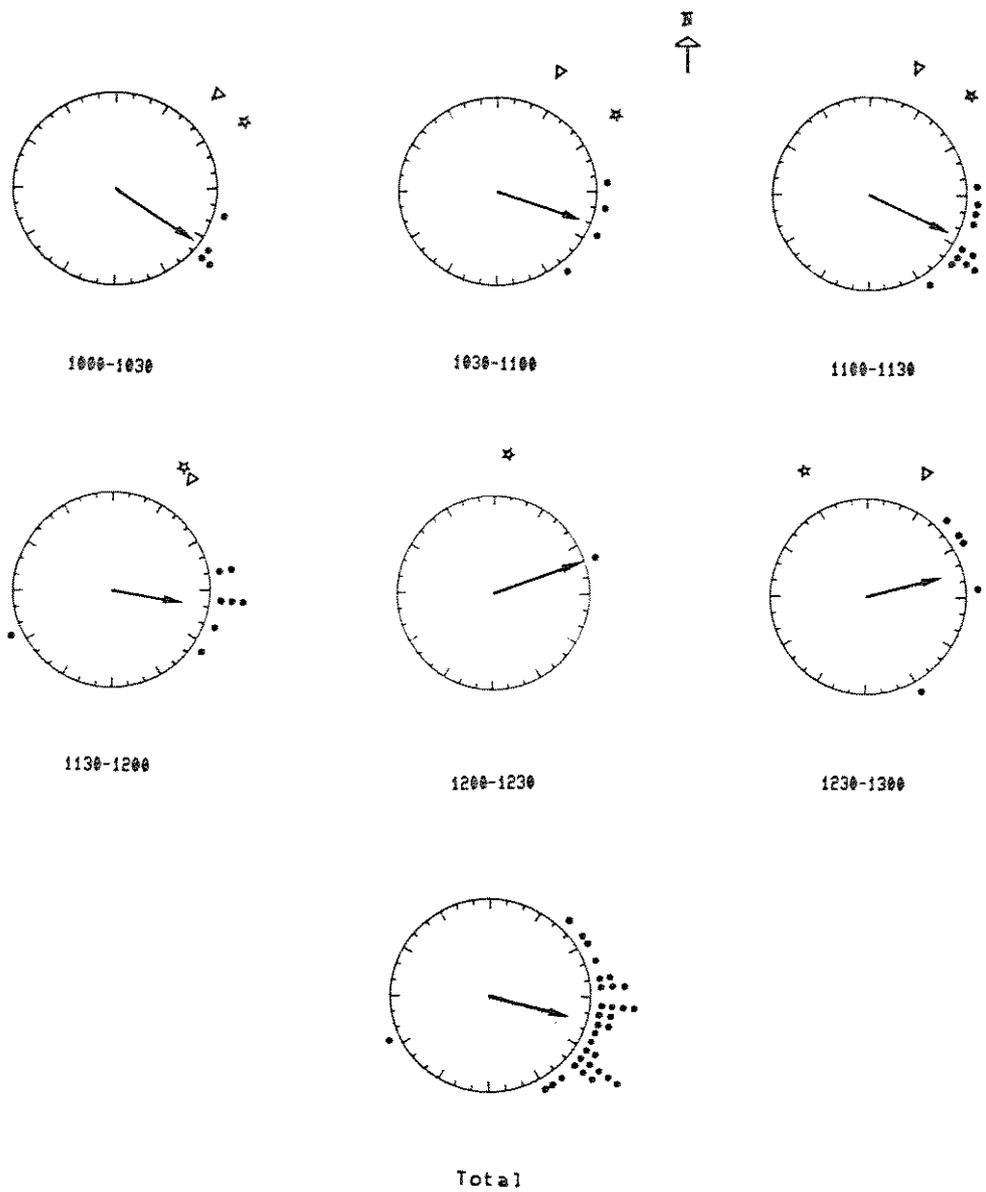


Figura A-17. Direção média de vôo de P. statira através do Aeroporto Carajás em 26/8/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-17.

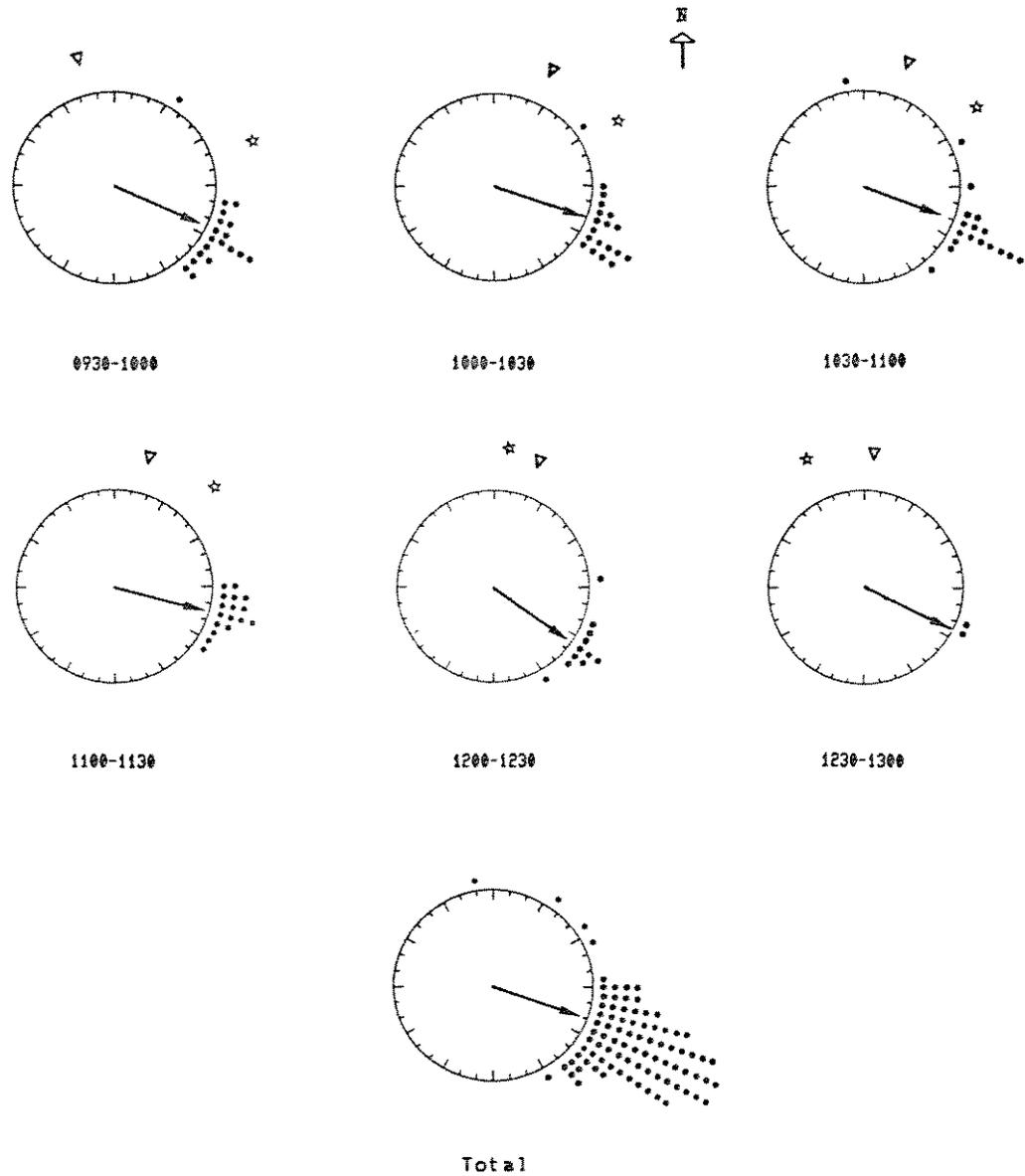


Figura A-18. Direção média de vôo de P. statira através do Aeroporto Carajás em 2/9/85. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-1. Tratamento estatístico na Tabela A-18.

Tabela A-17 Direção média de vôo de Phoebis statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários no dia 26/8 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	4	0,979	122,83 ⁰	-	-	-
1030-1100	4	0,939	109,52 ⁰	-	-	-
1100-1130	11	0,955	115,90 ⁰	10,510	11 ⁰	0,001
1130-1200	8	0,741	101,20 ⁰	5,926	37 ⁰	0,01
1200-1230	1	-	69,00 ⁰	-	-	-
1230-1300	5	0,813	76,10 ⁰	4,067	-	-
Total	33	0,851	106,10 ⁰	28,079	12 ⁰	0,001
Machos	18	0,846	107,12 ⁰	15,230	16 ⁰	0,001
Fêmeas	15	0,857	104,88 ⁰	12,854	17 ⁰	0,001

Machos vs Fêmeas: $F_{0,05}(1,31) = 0,0349$ n.s.
 Razão direcional (n=33) = 88:9:0:0.

Tabela A-18. Direção média de vôo de Phoebis statira através do Aeroporto Carajás em diferentes horários no dia 2/9 de 1985.

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	19	0,932	116,43 ⁰	17,717	9 ⁰	0,001
1000-1030	19	0,960	110,68 ⁰	18,234	7 ⁰	0,001
1030-1100	18	0,885	107,88 ⁰	15,932	13 ⁰	0,001
1100-1130	17	0,984	102,90 ⁰	16,731	3 ⁰	0,001
1200-1230	11	0,968	122,58 ⁰	10,651	10 ⁰	0,001
1230-1300	2	0,997	112,50 ⁰	-	-	-
Total	86	0,939	111,38 ⁰	80,774	3 ⁰	0,001
Machos	72	0,945	112,84 ⁰	68,072	3 ⁰	0,001
Fêmeas	14	0,917	103,63 ⁰	12,841	13 ⁰	0,001

Machos vs Fêmeas: $F_{0,05}(1,84) = 2,4611$ n.s.
 Razão direcional (n=86) = 97:3:0:0.

Obs.: devido às condições de céu nublado nenhum rumo foi obtido no intervalo 1130-1200 hs.

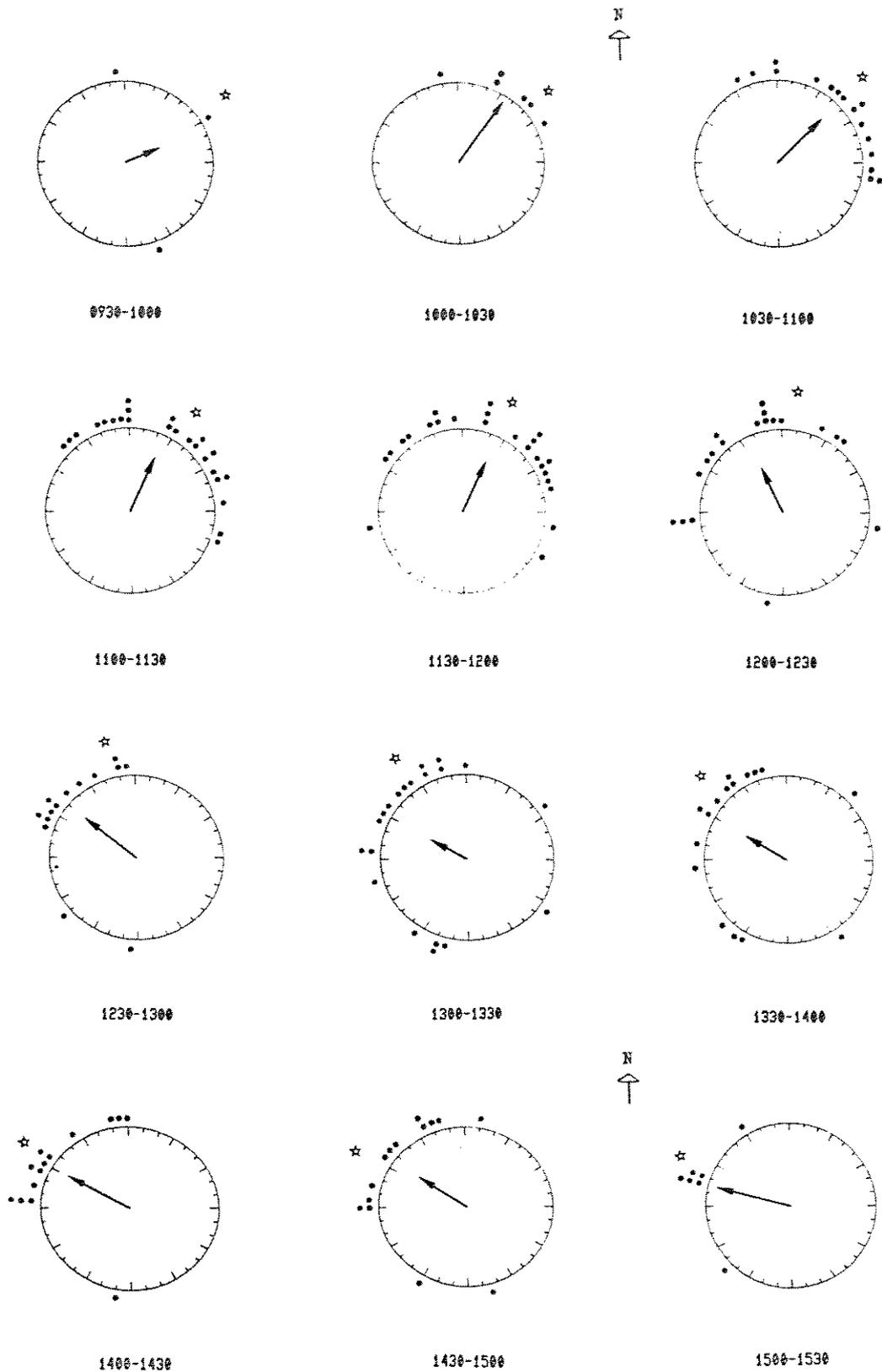


Figura A-19. Orientação de *P. statira* em gaiola circular com lateral opaca. Os círculos representam o plano horizontal sendo o seu ponto central o centro da gaiola. A seta partindo do centro de cada círculo aponta o rumo médio da população amostrada e tem o comprimento (em relação ao raio do círculo) inversamente proporcional ao espalhamento dos rumos individuais; (•) rumo do pouso de cada indivíduo na borda da arena (aproximado de $\pm 5^\circ$); (☆) azimute do sol. Os rumos são medidos em relação ao norte geográfico ("N"). Tratamento estatístico na Tabela A-31.

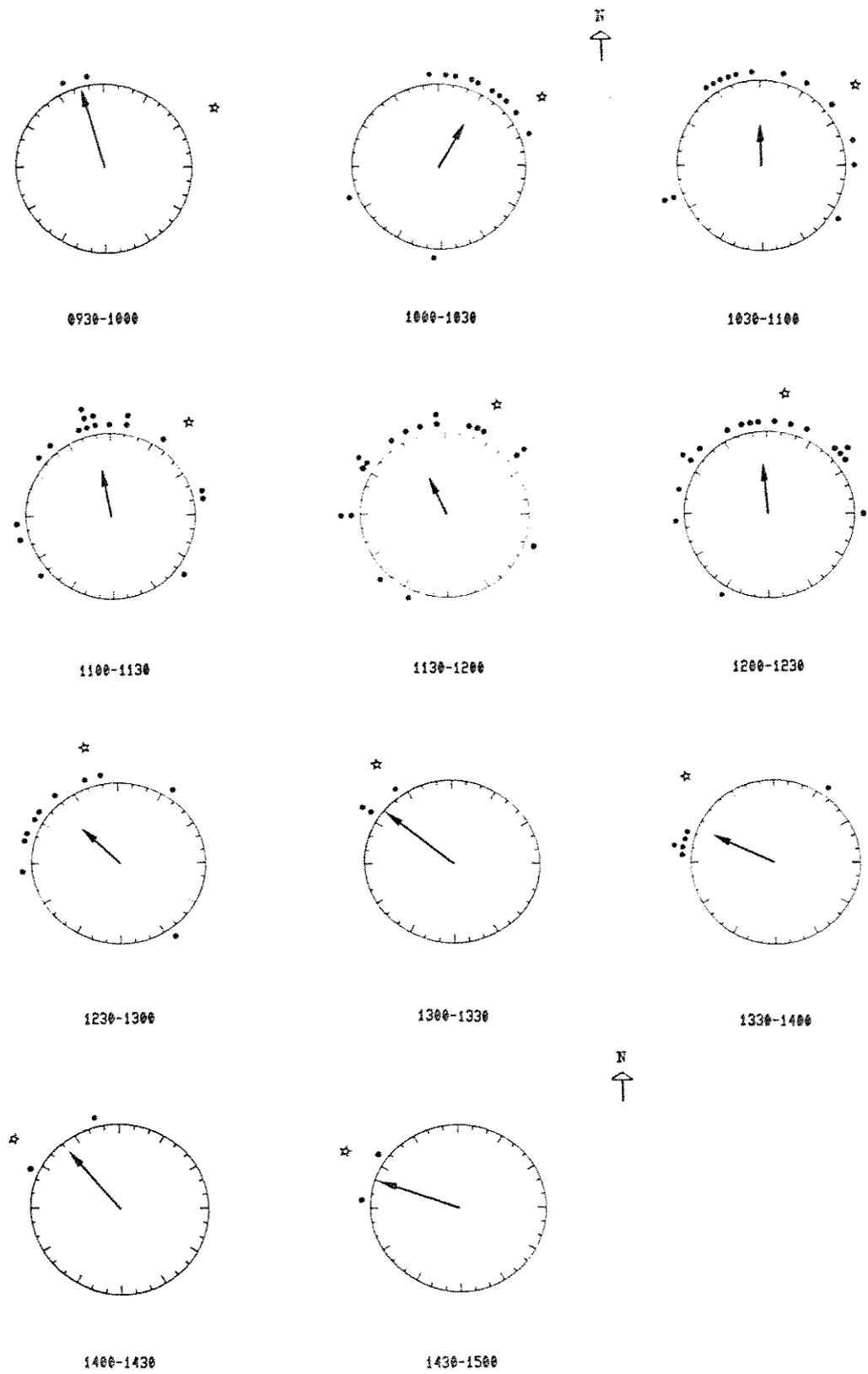


Figura A-20. Orientação de P. statira em gaiola circular com teto e lateral transparentes. Símbolos usados seguem legenda na Figura A-19. Tratamento estatístico na Tabela A-32.

Tabela A-19. Direção média de vôo de Phoebis trite através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 28 de julho e 2 de setembro de 1985 (total por horários).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	4	0,626	140,91 ^o	-	-	-
1000-1030	10	0,359	82,05 ^o	3,588	n.s.	0,50
1030-1100	14	0,629	106,42 ^o	8,811	33 ^o	0,005
1100-1130	7	0,426	103,40 ^o	2,985	-	0,50
1130-1200	11	0,705	112,16 ^o	7,753	33 ^o	0,005
1200-1230	10	0,494	73,62 ^o	4,938	62 ^o	0,10
1230-1300	5	0,656	77,39 ^o	3,279	-	-
1300-1330	3	0,845	100,40 ^o	-	-	-

Tabela A-20. Direção média de vôo de Phoebis argante através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 16 de julho e 2 de setembro de 1985 (total por horários).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	1	-	128,00 ^o	-	-	-
1000-1030	5	0,513	124,26 ^o	2,562	-	-
1030-1100	8	0,493	128,44 ^o	3,944	90 ^o	0,20
1100-1130	11	0,499	145,37 ^o	5,493	55 ^o	0,10
1130-1200	16	0,741	129,17 ^o	11,858	24 ^o	0,001
1200-1230	16	0,725	127,77 ^o	11,593	24 ^o	0,001
1230-1300	13	0,603	141,35 ^o	7,834	38 ^o	0,01
1300-1330	3	0,615	105,17 ^o	-	-	-
1330-1400	5	0,620	101,58 ^o	-	-	-

Tabela A-21. Direção média de vôo de *Phoebastria immutabilis* através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 29/7 e 2/9 de 1985 (total por horários)

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	6	0,921	142,28 ⁰	5,526	-	0,002
1030-1100	8	0,489	167,31 ⁰	3,913	90 ⁰	0,20
1100-1130	5	0,990	162,02 ⁰	4,950	-	-
1130-1200	13	0,509	171,95 ⁰	6,622	48 ⁰	0,05
1200-1230	6	0,663	171,93 ⁰	3,978	-	0,10
1230-1300	3	0,938	93,49 ⁰	-	-	-
1300-1330	8	0,785	128,46 ⁰	6,282	34 ⁰	0,005

Tabela A-22. Direção média de vôo de Appias drusilla através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 29/7 e 2/9 de 1985 (total por horários).

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	4	0,853	327,83 ⁰	-	-	-
1000-1030	5	0,858	132,25 ⁰	4,289	-	-
1030-1100	3	0,739	298,70 ⁰	-	-	-
1100-1130	6	0,714	143,97 ⁰ (1)	4,284	-	0,05
1130-1200	5	0,456	45,61 ⁰	2,278	-	-
1200-1230	7	0,682	45,54 ⁰	4,771	-	0,05
1230-1300	6	0,660	69,58 ⁰	3,958	-	0,10
1300-1330	6	0,595	33,01 ⁰	3,571	-	0,20

(1) distribuição bimodal.

Tabela A-23. Direção média de vôo de Ascia buniae através de áreas abertas na região de Carajás, Pará, entre 30/7 e 2/9 de 1985 (total por horários).

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	2	0,980	37,50 ⁰	-	-	-
1000-1030	8	0,743	27,38 ⁰	5,946	37 ⁰	0,01
1030-1100	7	0,124	93,59 ⁰	0,869	-	n.s.
1100-1130	6	0,799	33,24 ⁰	4,796	-	0,02
1130-1200	8	0,423	39,94 ⁰	3,381	n.s.	0,50
1200-1230	6	0,517	357,66 ⁰	3,103	-	0,50
1230-1300	4	0,272	7,03 ⁰	-	-	-

Tabela A-24. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral opaca em diferentes horários no dia 5/8 de 1985 (Caldeirão)

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1030-1100	4	0,941	33,55 ^o	-	-	-
1100-1130	11	0,844	12,00 ^o	9,281	23 ^o	0,001
1130-1200	12	0,692	14,38 ^o	8,302	32 ^o	0,002
1200-1230	6	0,915	345,49 ^o	5,487	-	0,002
1230-1300	8	0,916	315,16 ^o	7,327	22 ^o	0,001
1300-1330	10	0,552	285,69 ^o	5,516	51 ^o	0,05
1330-1400	7	0,731	275,74 ^o	5,113	-	0,02
1400-1430	5	0,973	290,43 ^o	-	-	-
1430-1500	8	0,885	298,97 ^o	7,078	27 ^o	0,001
1500-1530	7	0,888	285,10 ^o	6,219	-	0,002

Tabela A-25. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral opaca em diferentes horários no dia 8/8 de 1985 (Caldeirão).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1030-1100	3	0,771	48,14 ^o	-	-	-
1100-1130	7	0,843	21,09 ^o	5,899	-	0,005
1130-1200	5	0,606	34,83 ^o	-	-	-
1200-1230	9	0,562	305,00 ^o	5,057	55 ^o	0,10
1230-1300	2	0,819	315,00 ^o	-	-	-
1300-1330	10	0,482	316,03 ^o	4,816	66 ^o	0,10
1330-1400	9	0,524	325,99 ^o	4,717	61 ^o	0,10
1400-1430	9	0,704	310,80 ^o	6,337	39 ^o	0,01
1430-1500	6	0,388	309,71 ^o	2,327	-	0,50

Tabela A-26 Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral opaca em diferentes horários no dia 9/8 de 1985 (platô N-1).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	3	0,429	64,74 ^o	-	-	-
1000-1030	6	0,914	32,92 ^o	5,482	-	0,002
1030-1100	9	0,742	54,34 ^o	6,680	34 ^o	0,005
1100-1130	6	0,682	74,24 ^o	4,091	-	0,10
1130-1200	7	0,648	30,83 ^o	4,535	-	0,05
1200-1230	4	0,519	12,75 ^o	-	-	-
1230-1300	4	0,471	272,61 ^o	-	-	-

Tabela A-27. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes em diferentes horários no dia 15/8 de 1985 (Caldeirão).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	4	0,889	23,25 ^o	-	-	-
1030-1100	8	0,689	348,81 ^o	5,515	41 ^o	0,02
1100-1130	7	0,716	346,08 ^o	5,015	-	0,05
1130-1200	6	0,444	348,61 ^o	2,666	-	0,50
1200-1230	10	0,583	355,22 ^o	5,830	48 ^o	0,05
1230-1300	7	0,477	311,50 ^o	3,336	-	0,50

Tabela A-28. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes em diferentes horários no dia 17/8 de 1985 (platô N-1).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	2	0,995	342,00 ^o	-	-	-
1000-1030	8	0,512	32,88 ^o	4,092	78 ^o	0,20
1030-1100	6	0,366	42,37 ^o	2,198	-	0,50
1100-1130	6	0,354	353,85 ^o	2,125	-	0,50
1130-1200	7	0,593	333,65 ^o	4,150	-	0,10
1200-1230	2	1,000	51,00 ^o	-	-	-
1230-1300	1	-	340,00 ^o	-	-	-
1300-1330	1	-	307,00 ^o	-	-	-
1330-1400	4	0,879	293,47 ^o	-	-	-

Tabela A-29. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes em diferentes horários no dia 19/8 de 1985 (N-1).

Hora	n	r	a^0	R	IC(,95)±	p(
1100-1130	2	0,326	59,00	-	-	-
1130-1200	2	0,139	29,00	-	-	-
1200-1230	3	0,365	312,08	-	-	-
1330-1400	1	-	34,00	-	-	-

Tabela A-30. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes em diferentes horários no dia 20/8 de 1985 (Caldeirão).

Hora	n	r	a^0	R	IC(,95)±	p(
1100-1130	3	0,916	340,36 ⁰	-	-	-
1130-1200	3	0,796	327,18 ⁰	-	-	-
1200-1230	3	0,963	334,43 ⁰	-	-	-
1230-1300	2	1,000	303,50 ⁰	-	-	-
1300-1330	2	0,986	316,50 ⁰	-	-	-
1330-1400	2	1,000	288,50 ⁰	-	-	-
1400-1430	1	-	294,00 ⁰	-	-	-
1430-1500	2	0,966	290,00 ⁰	-	-	-

Tabela A-31. Orientação de borboletas *Phoebis statira* em gaiola circular com lateral opaca em diferentes horários do dia (reunidos os dados obtidos nos 3 dias de realização do experimento (ver Tabelas A-24 a A-26); "U²" = Teste de Watson U².

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	3	0,417	63,60 ^o	-	-	-
1000-1030	6	0,916	33,73 ^o	5,495	-	0,005
1030-1100	16	0,782	46,90 ^o	12,515	21 ^o	0,001
1100-1130	24	0,736	26,72 ^o	17,665	19 ^o	0,001
1130-1200	24	0,644	22,67 ^o	15,450	25 ^o	0,001
1200-1230	19	0,600	332,97 ^o	11,405	30 ^o	0,001
1230-1300	14	0,754	308,64 ^o	10,559	25 ^o	0,001
1300-1330	20	0,497	298,77 ^o	9,941	37 ^o	0,01
1330-1400	16	0,561	299,68 ^o	8,969	37 ^o	0,005
1400-1430	14	0,783	302,13 ^o	10,958	23 ^o	0,001
1430-1500	14	0,665	303,50 ^o	9,315	30 ^o	0,002
1500-1530	7	0,886	285,14 ^o	6,200	-	0,002
Total(1)	177	0,659	348,01 ^o	116,573	9 ^o	0,001

$F_{0,005}(10,163) = 12,6822 *$

(1) dados reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero; $U^2_{177}(0,005) = 4,0907 *$

Tabela A-32. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes em diferentes horários do dia (reunidos os dados obtidos nos 4 dias de realização do experimento; ver Tabelas A-27 a A-30)

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
0930-1000	2	0,992	342,50 ⁰	-	-	-
1000-1030	12	0,633	28,23 ⁰	7,597	38 ⁰	0,01
1030-1100	14	0,498	2,02 ⁰	6,974	47 ⁰	0,05
1100-1130	18	0,556	348,67 ⁰	10,001	34 ⁰	0,005
1130-1200	18	0,511	337,16 ⁰	9,194	38 ⁰	0,01
1200-1230	18	0,583	354,95 ⁰	10,489	31 ⁰	0,002
1230-1300	10	0,628	312,93 ⁰	6,280	43 ⁰	0,02
1300-1330	3	0,987	311,64 ⁰	2,960	-	-
1330-1400	6	0,780	293,34 ⁰	4,681	-	0,02
1400-1430	2	0,906	320,00 ⁰	-	-	-
1430-1500	2	0,966	290,00 ⁰	-	-	-
Total(1)	105	0,562	328,00 ⁰	59,014	13 ⁰	0,001

F_{0,05} (6,92) = 2,8239 *

(1) dados reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero; U²₁₀₅ (0,005) = 1,8177 *

Tabela A-33. Orientação de borboletas Phoebis argante em gaiola circular (reunidos os dados das gaiolas com lateral opaca e com lateral e teto transparentes) em diferentes horários do dia (Caldeirão + N-1).

Hora	n	r	a ⁰	R	IC(,95)±	p(
1030-1100	1	-	110,00 ⁰	-	-	-
1100-1130	2	0,766	70,00 ⁰	-	-	-
1130-1200	2	0,966	320,00 ⁰	-	-	-
1200-1230	3	0,970	9,89 ⁰	-	-	-
1330-1400	2	0,966	350,00 ⁰	-	-	-
1400-1430	2	0,999	277,50 ⁰	-	-	-
1430-1500	1	-	215,00 ⁰	-	-	-
1500-1530	1	-	305,00 ⁰	-	-	-
1530-1600	1	-	285,00 ⁰	-	-	-
Total(1)	15	0,719	354,34 ⁰	10,785	26 ⁰	0,001

(1) dados reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero, U²₁₅ (0,005) = 0,4182 *

Tabela A-34. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular que deixava visível apenas um anel de céu ao nível do horizonte (o sol não era visível) em diferentes horários no dia 5/9/85 (platô N-1)

Hora	n	r	a^0	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	5	0,471	176,76	-	-	-
1030-1100	4	0,843	139,89	-	-	-
1100-1130	5	0,282	345,69	-	-	-
1130-1200	5	0,581	78,33	-	-	-
1200-1230	5	0,287	284,25	-	-	-
1230-1300	5	0,674	258,30	-	-	-

Tabela A-35. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular que deixava visível apenas um anel de céu ao nível do horizonte (o sol não era visível) em diferentes horários no dia 6/9/85 (platô N-1).

Hora	n	r	a^0	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	6	0,954	244,94 ⁰	5,722	-	0,001
1030-1100	5	0,952	209,88 ⁰	-	-	-
1100-1130	5	0,738	35,32 ⁰	-	-	-
1130-1200	4	0,776	232,74 ⁰	-	-	-
1200-1230	6	0,749	258,34 ⁰	4,493	-	0,05
1230-1300	3	0,672	290,75 ⁰	-	-	-

Tabela A-36 Orientação de borboletas *Phoebis statira* em gaiola circular que deixava visível apenas um anel de céu ao nível do horizonte (o sol não era visível) em diferentes horários nos dias 5 e 6/9 de 1985 (platô N-1).

Hora	n	r	a°	R	IC(,95)±	p(
1000-1030	11	0,650	228,07 ^o	7,145	38 ^o	0,01
1030-1100	9	0,746	178,29 ^o	6,710	35 ^o	0,005
1100-1130	10	0,438	30,13 ^o (1)	4,383	90 ^o	0,10
1130-1200	9	0,643	197,67 ^o (1)	5,786	44 ^o	0,02
1200-1230	11	0,539	257,71 ^o	5,924	48 ^o	0,05
1230-1300	8	0,648	270,34 ^o	5,183	47 ^o	0,05
Total(2)	58	0,199	167,51 ^o	11,521	n.s.	n.s.

(1) distribuição bimodal

(2) dados reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero; $U^2_{58} (0,01) = 0,1454$ n.s.

Tabela A-37 Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com teto opaco e lateral transparente recuada da borda do teto (de modo a não permitir o acesso visual do setor do céu próximo ao zênite; o sol deixava de ser visível apenas nos instantes próximos de sua culminação) diferentes horários do dia (Caldeirão).

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
1030-1100	1	-	287,00 ^o	-	-	-
1100-1130	2	0,996	297,00 ^o	-	-	-
1130-1200	1	-	354,00 ^o	-	-	-
1200-1230	3	0,909	300,45 ^o	-	-	-
1230-1300	2	0,996	230,00 ^o	-	-	-
1300-1330	2	0,997	303,50 ^o	-	-	-
1400-1430	1	-	214,00 ^o	-	-	-
1430-1500	1	-	233,00 ^o	-	-	-
1530-1600	1	-	301,00 ^o	-	-	-
Total(1)	14	0,721	290,31 ^o	10,100	28 ^o	0,001

(1) dados reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero; $U^2_{14} (0,005) = 0,3938 *$

Tabela A-38. Orientação de borboletas Phoebis statira em gaiola circular com lateral e teto transparentes em diferentes horários do dia, tendo sido utilizados indivíduos que haviam sido capturados na tarde do dia anterior.

Hora	n	r	a ^o	R	IC(,95)±	p(
0900-0930	2	0,924	93,50 ^o	-	-	-
0930-1000	3	0,825	110,17 ^o	-	-	-
1000-1030	4	0,665	176,76 ^o	-	-	-
1030-1100	3	0,276	6,74 ^o	-	-	-
1100-1130	1	-	120,00 ^o	-	-	-
1130-1200	2	0,485	17,00 ^o	-	-	-
Total(1)	15	0,397	49,75 ^o	5,959	64 ^o	0,10

(1) dados reunidos em relação ao sol com azimute fixado no ângulo zero; $U^2_{15} (0,01) = 0,1418 n s$

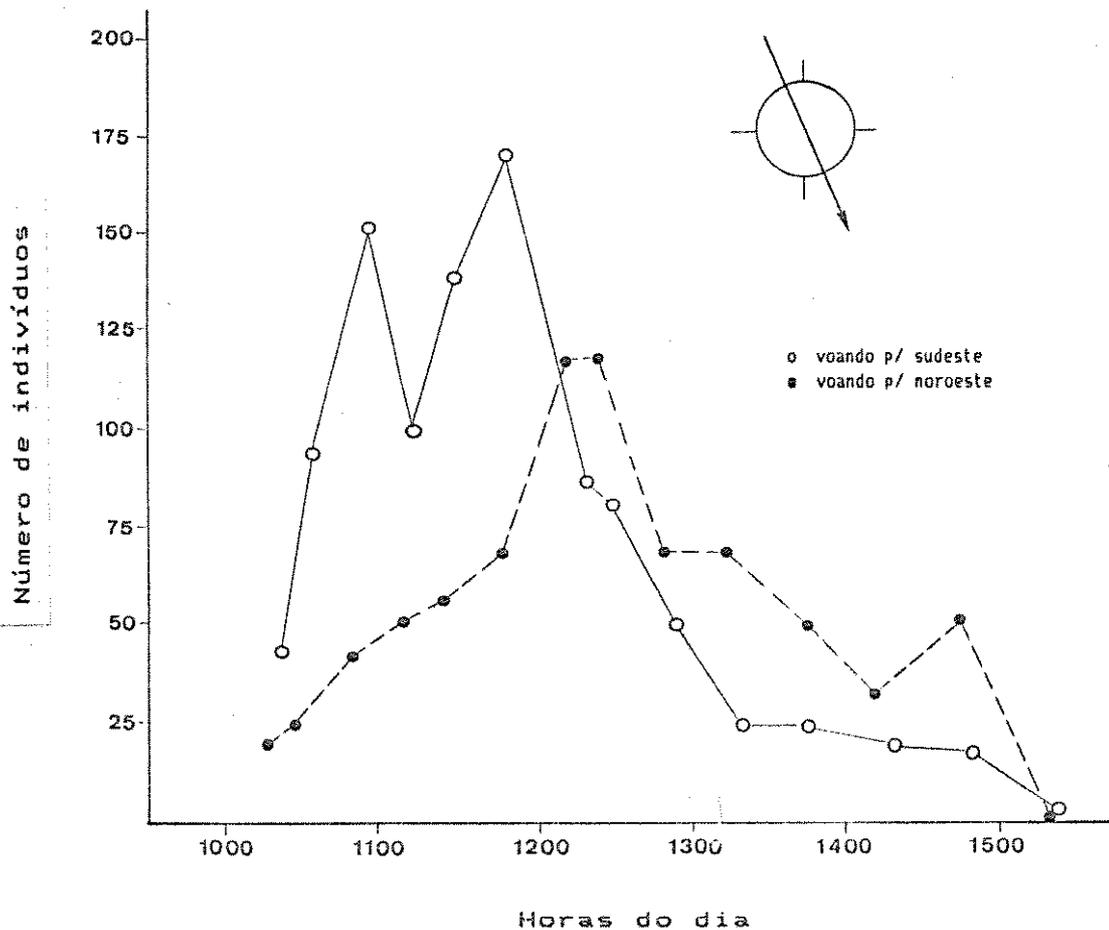


Figura A-21.

- a. Espécie: *Phoebe statira*
 - b. Data: 12/8/84
 - c. Local: Rodovia PA-275 ("Km 7")
 - d. Direção (geográfica) do trecho de estrada amostrado: 158°-338°
 - e. Tempo de duração de cada amostragem: 2 minutos
- Obs.: amostragens dos indivíduos voando em cada sentido da estrada feitas simultaneamente.

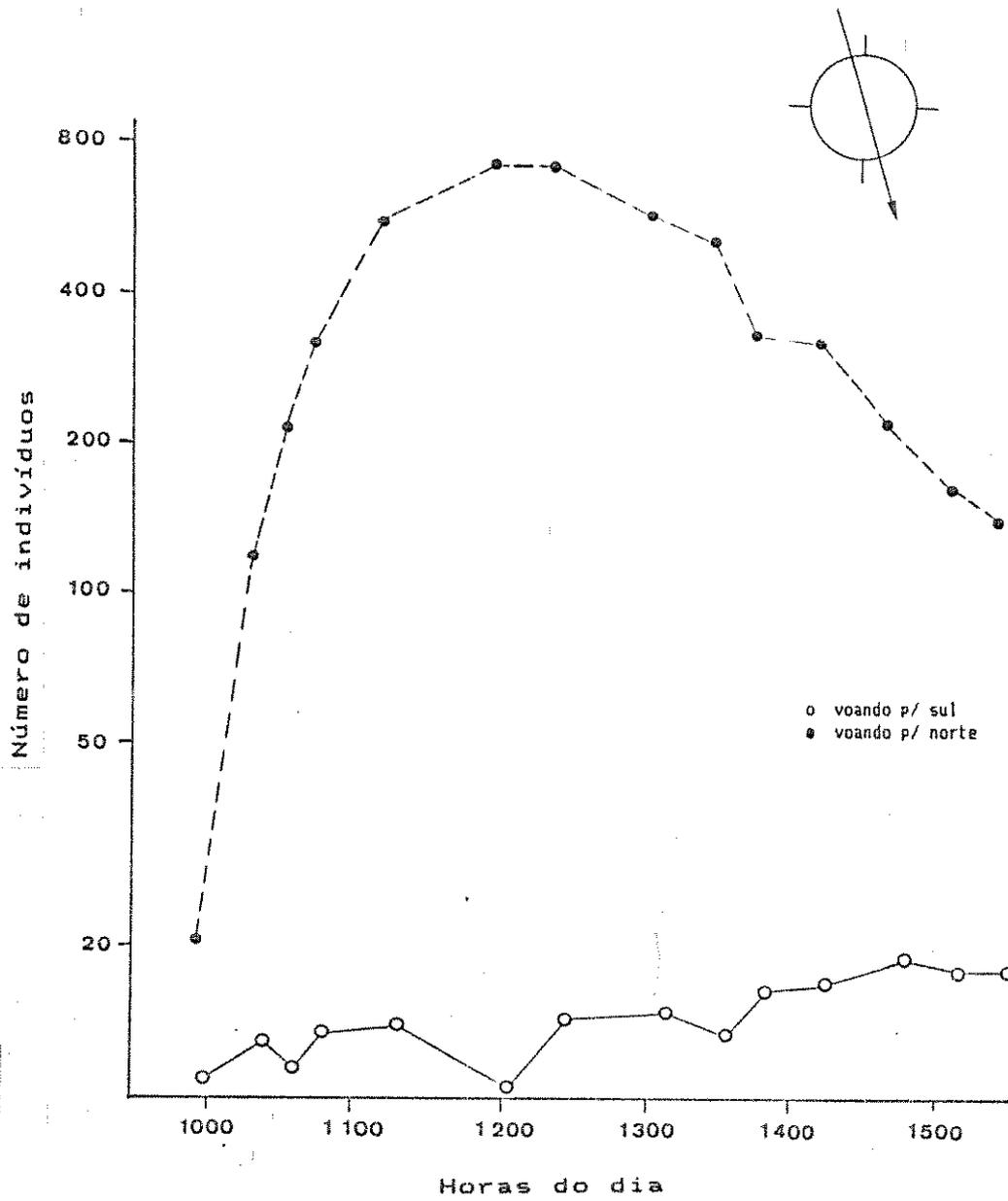


Figura A-22.

- a. *P. statira* + *P. trite*
- b. 20/7/85
- c. Rodovia PA-275
(próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 1630-3430
- e. 5' (não simultâneos)

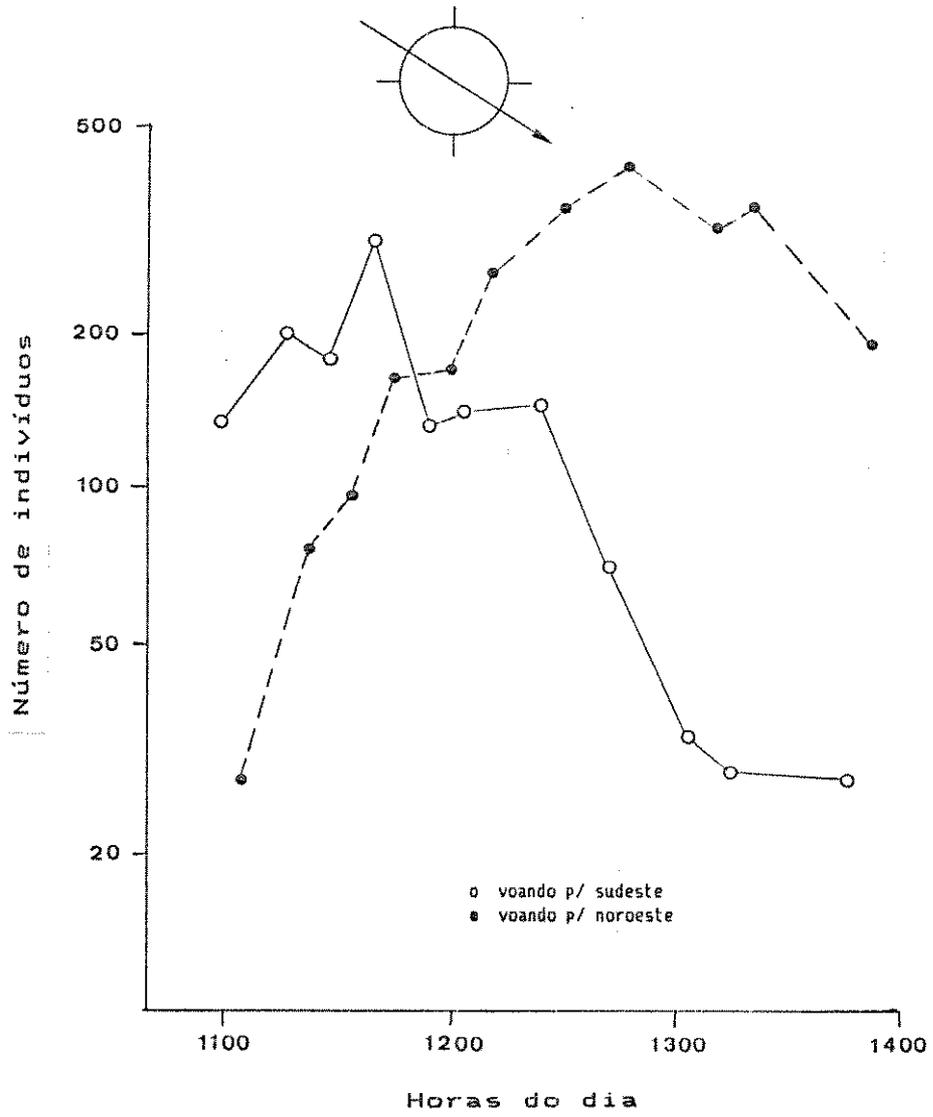


Figura A-23.

- a. P. statira
- b. 21/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 303°-123°
- e. 5' (não simultâneos)

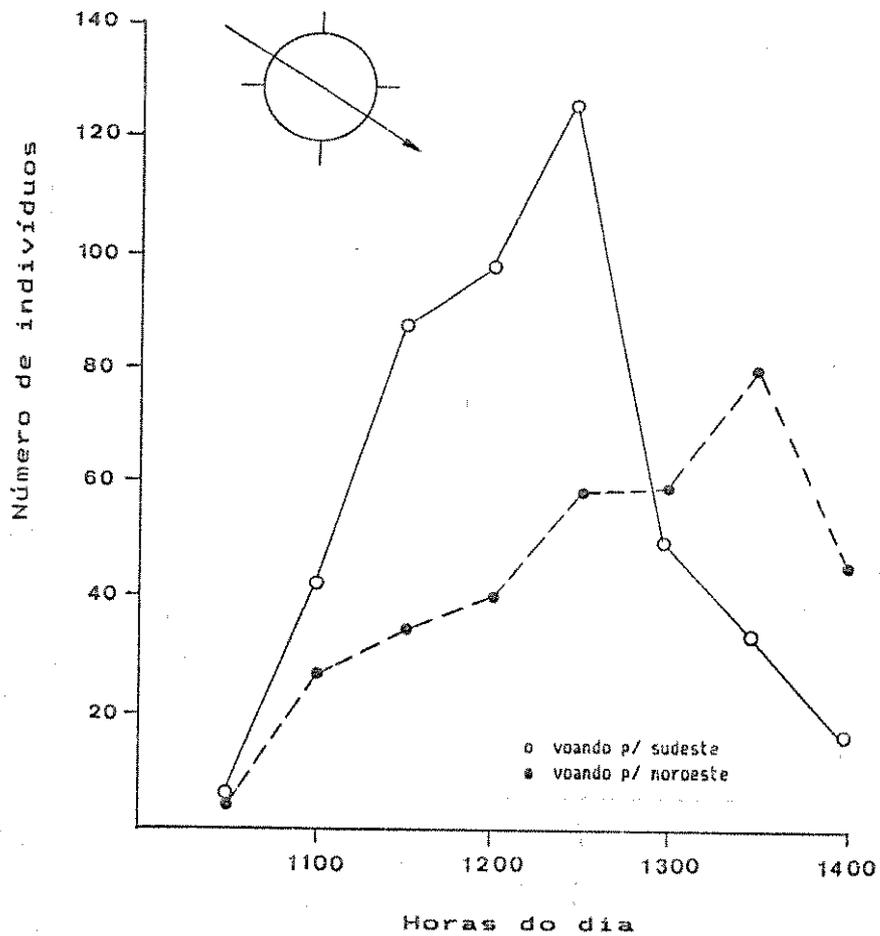


Figura A-24.

- a. *P. statira*
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 3030-1230
- e. 2' (simultâneos)

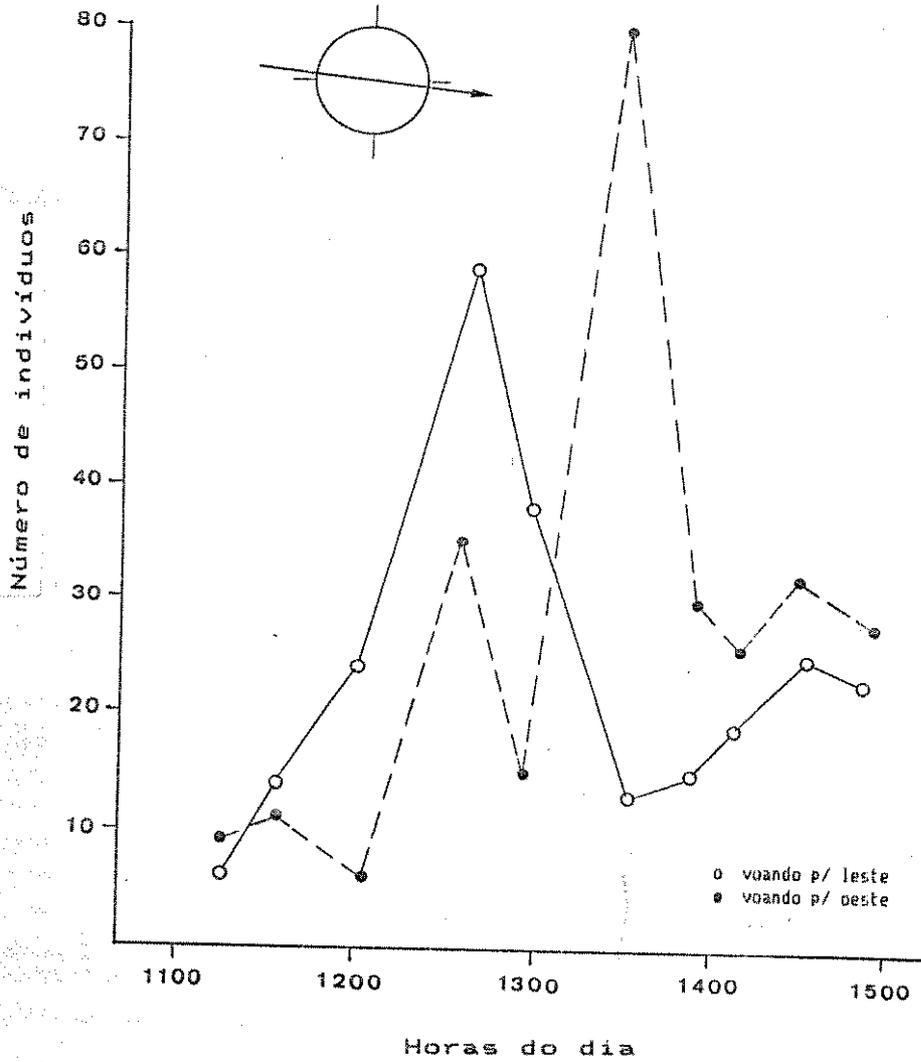


Figura A-25.

- a. *P. statira*
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275;
(± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 970-2770
- e. 2' (não simultâneos)

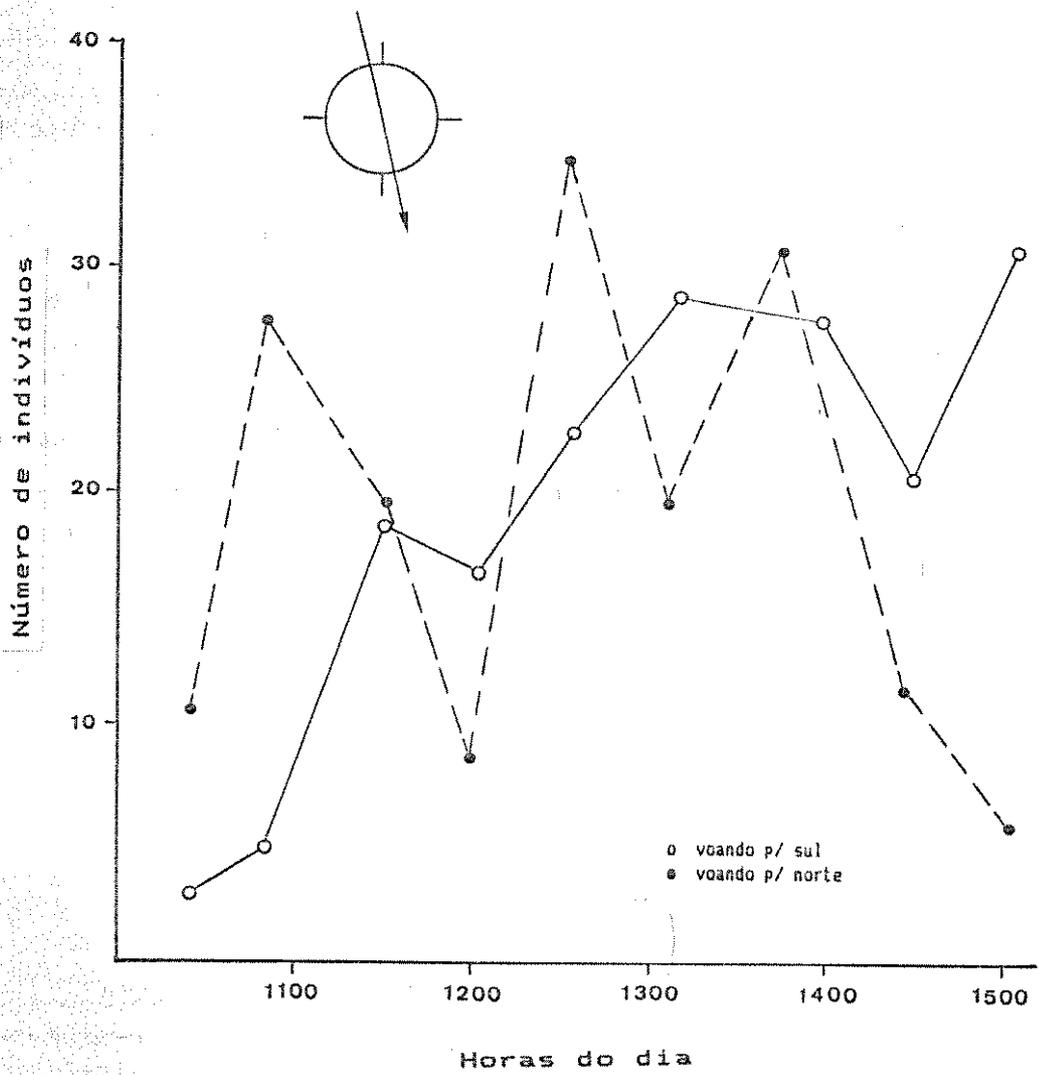


Figura A-26.

- a. *P. statira*
- b. 27/7/85
- c. Rodovia (PA-275)
("Km 7")
- d. 348°-168°
- e. 2' (não simultâneos)

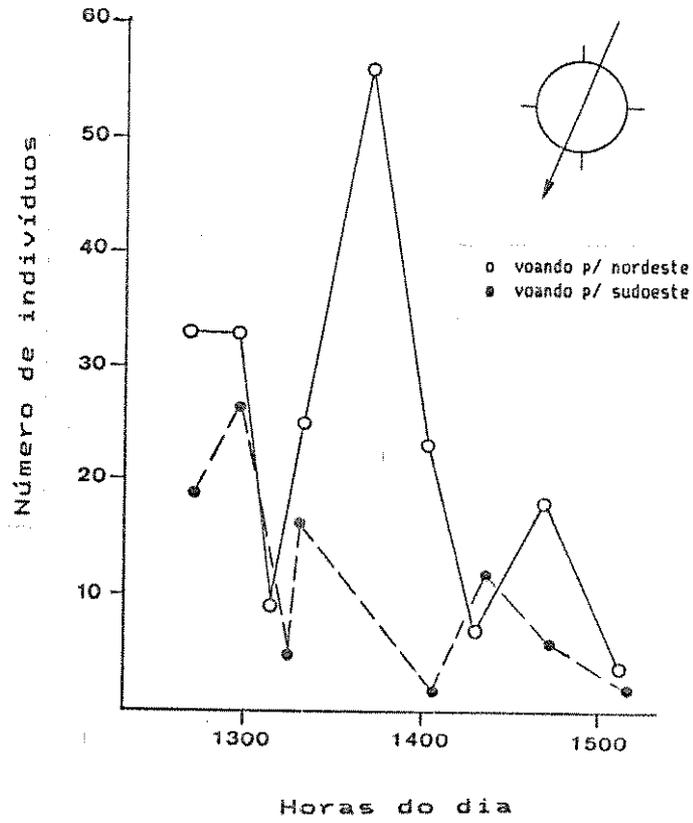


Figura A-27.

- a. *P. statira*
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23^o-203^o
- e. 2' (não simultâneos)

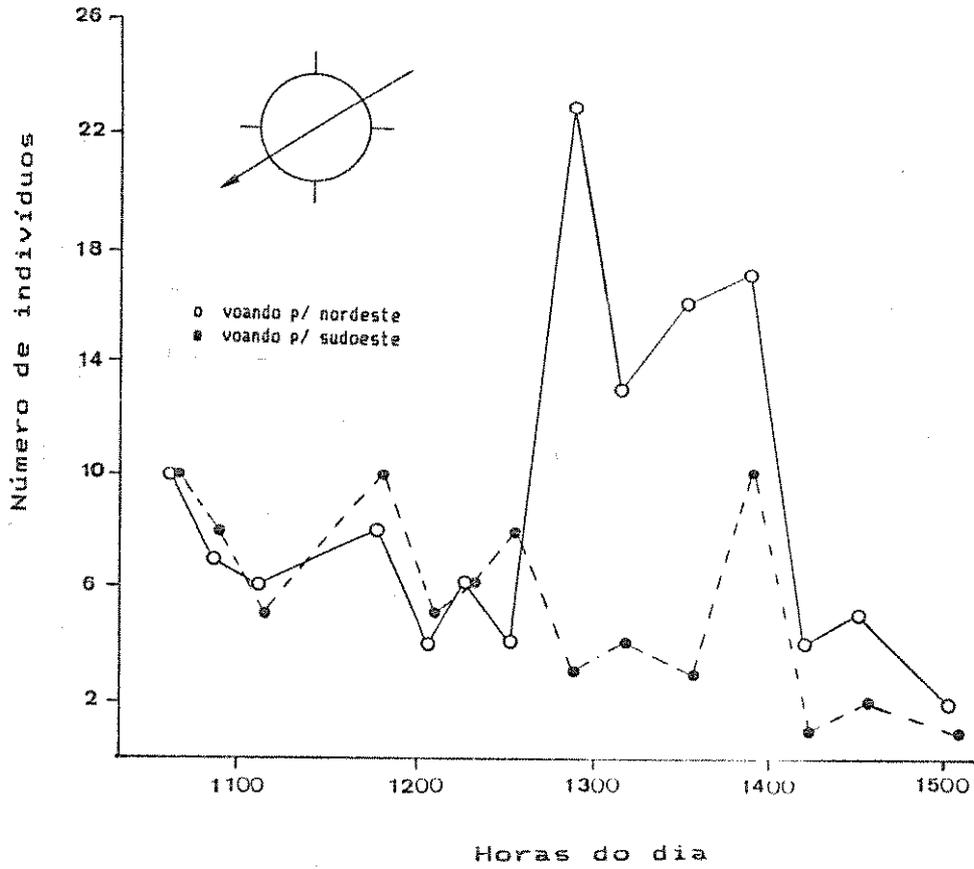


Figura A-28.

- a. *P. statira*
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)

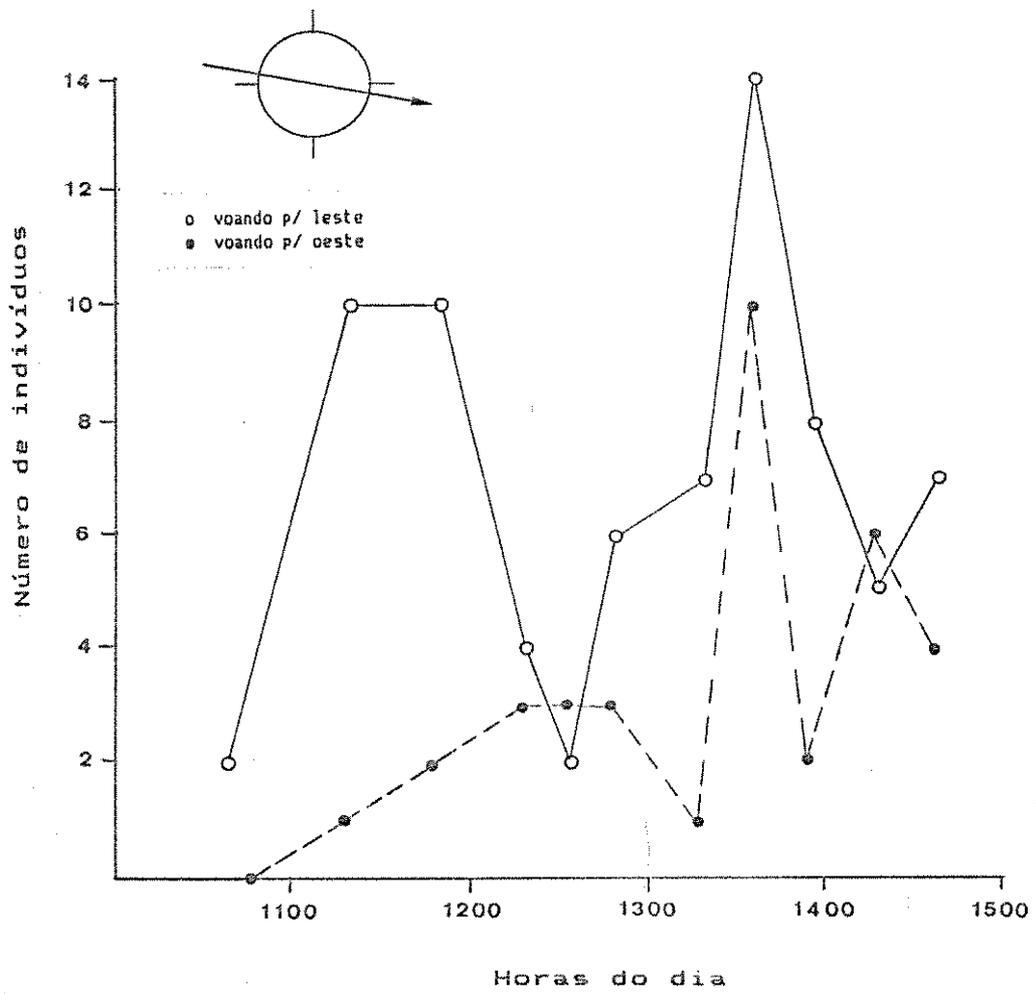


Figura A-29.

- a. P. statira
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entrocamento Pojuca)
- d. 1010-2810
- e. 2' (não simultâneos)

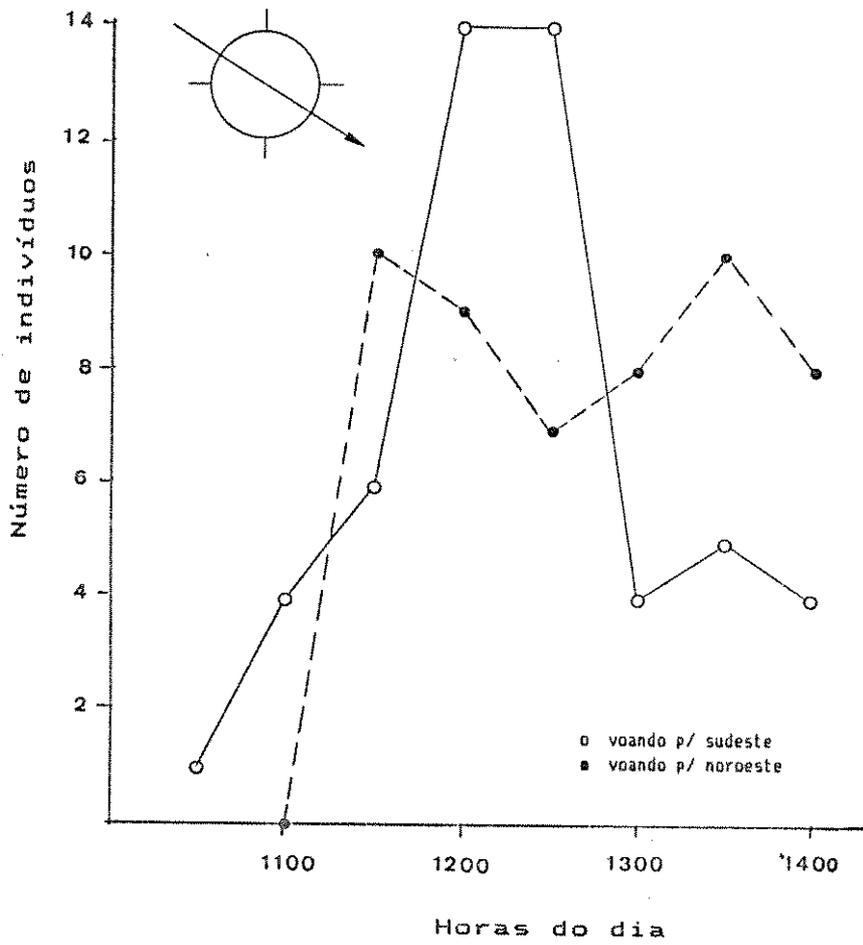


Figura A-30.

- a. Phoebe trite
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 303°-123°
- e. 2' (simultâneos)

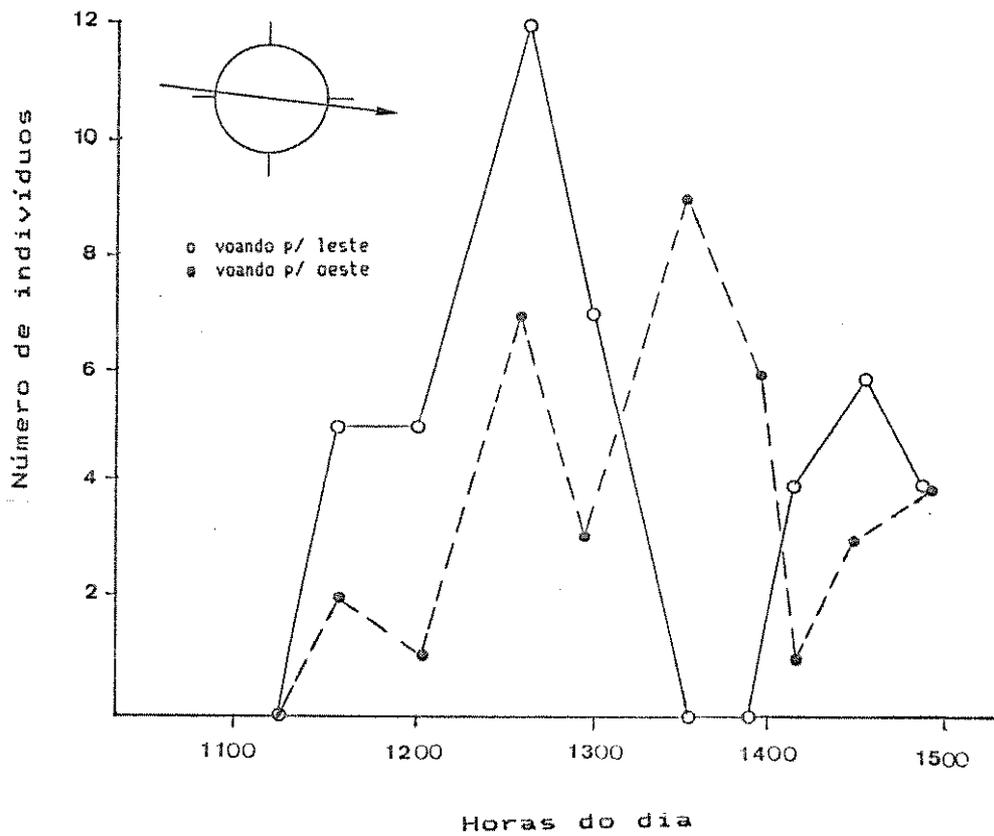


Figura A-31.

- a. *P. trite*
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 97°-277°
- e. 2' (não simultâneos)

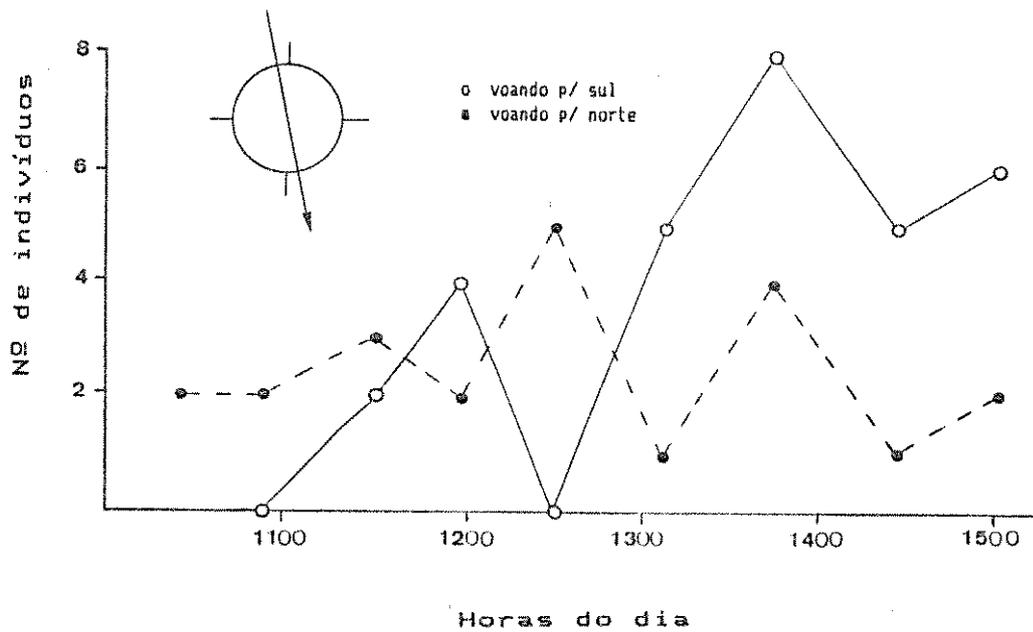


Figura A-32.

- a. *P. trite*
- b. 27/7/85
- c. Rodovia PA-275
- d. 348°-167°
- e. 2' (simultâneos)

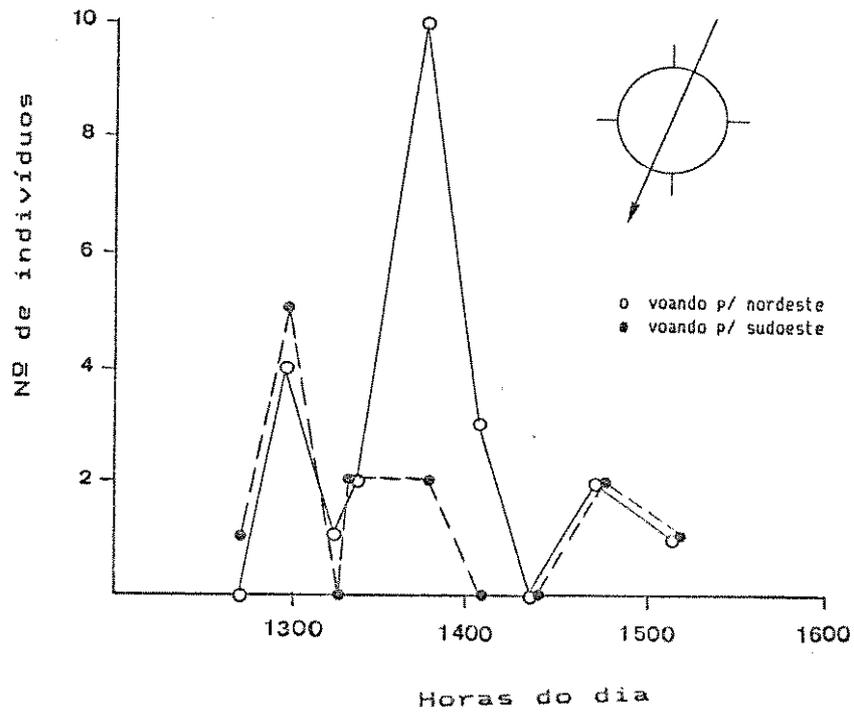


Figura A-33.

- a. *P. trite*
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23°-203°
- e. 2' (não simultâneos)

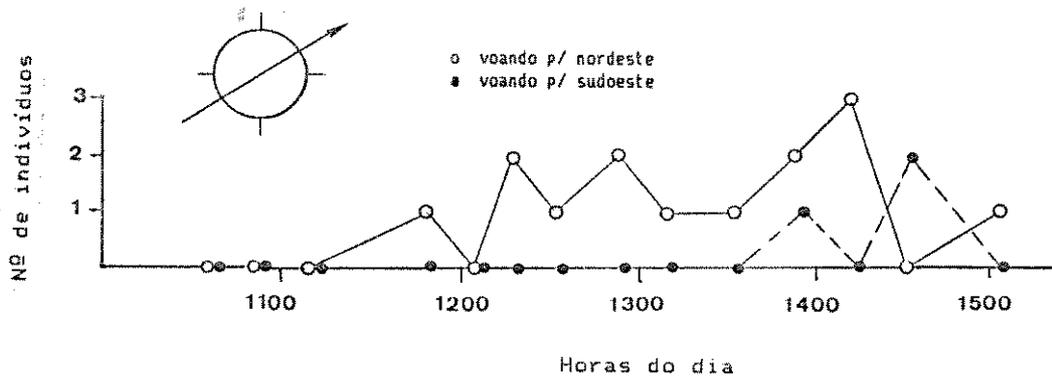


Figura A-34.

- a. P. trite
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)

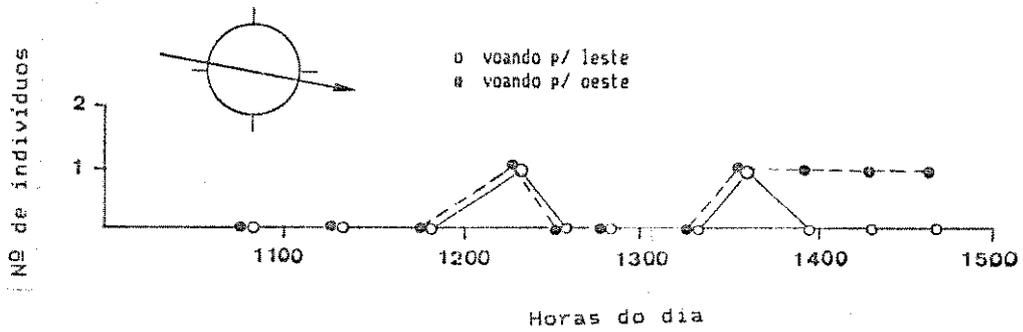


Figura A-35.

- a. P. trite
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 101°-281°
- e. 2' (não simultâneos)

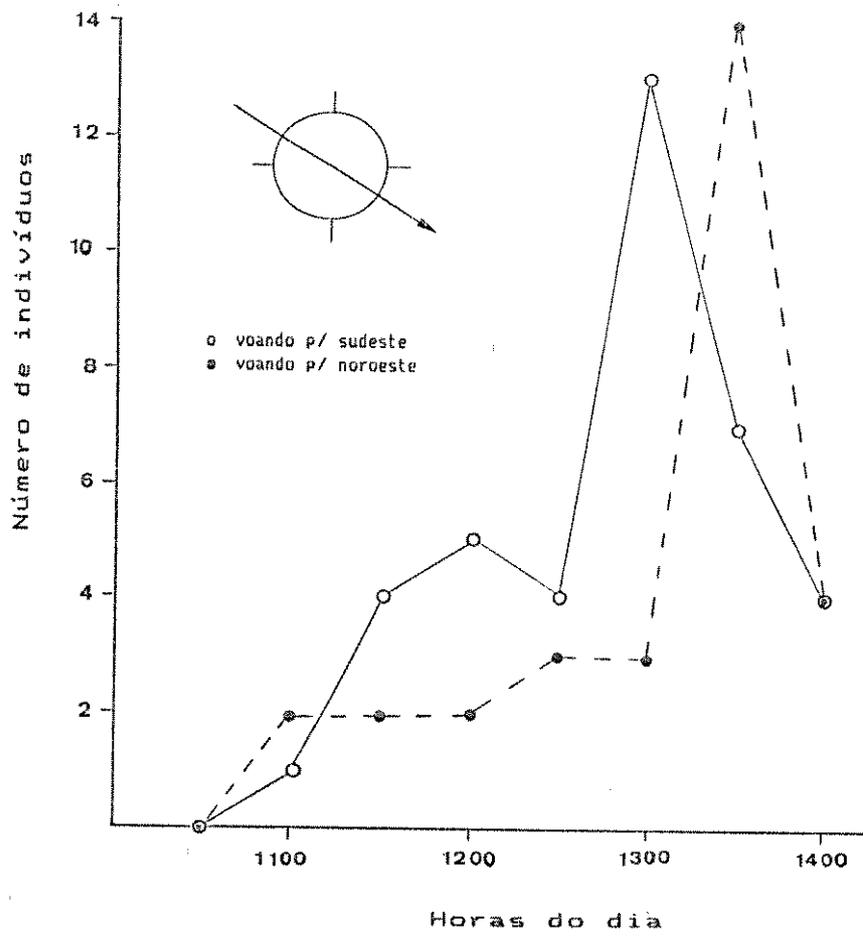


Figura A-36.

- a. Phoebe argente
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 303°-123°
- e. 2' (simultâneos)

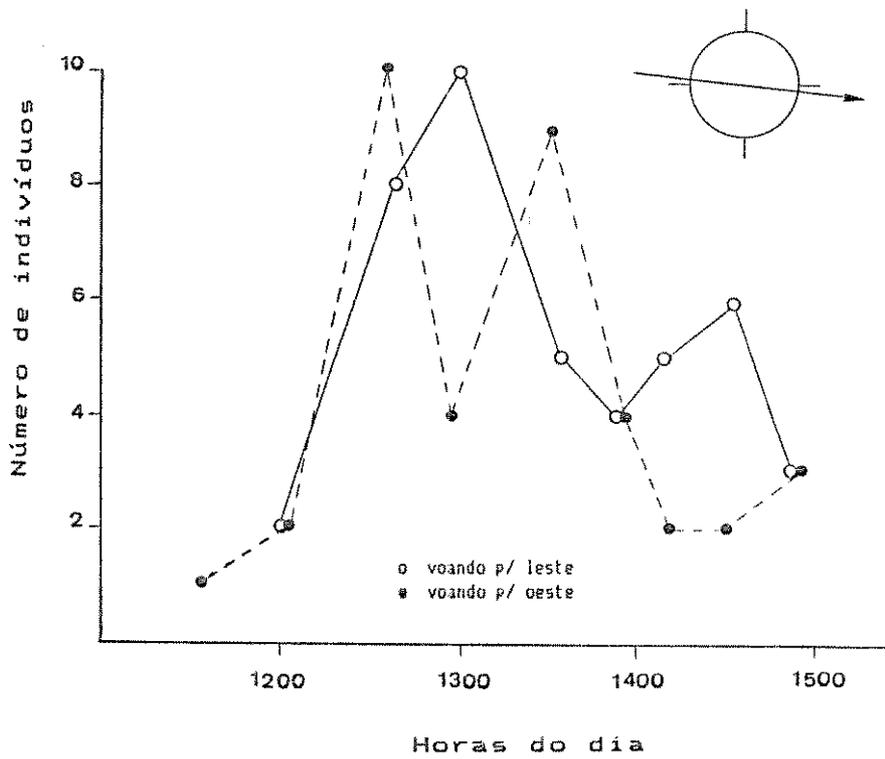


Figura A-37.

- a. *P. argente*
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 970-2770
- e. 2' (não simultâneos)

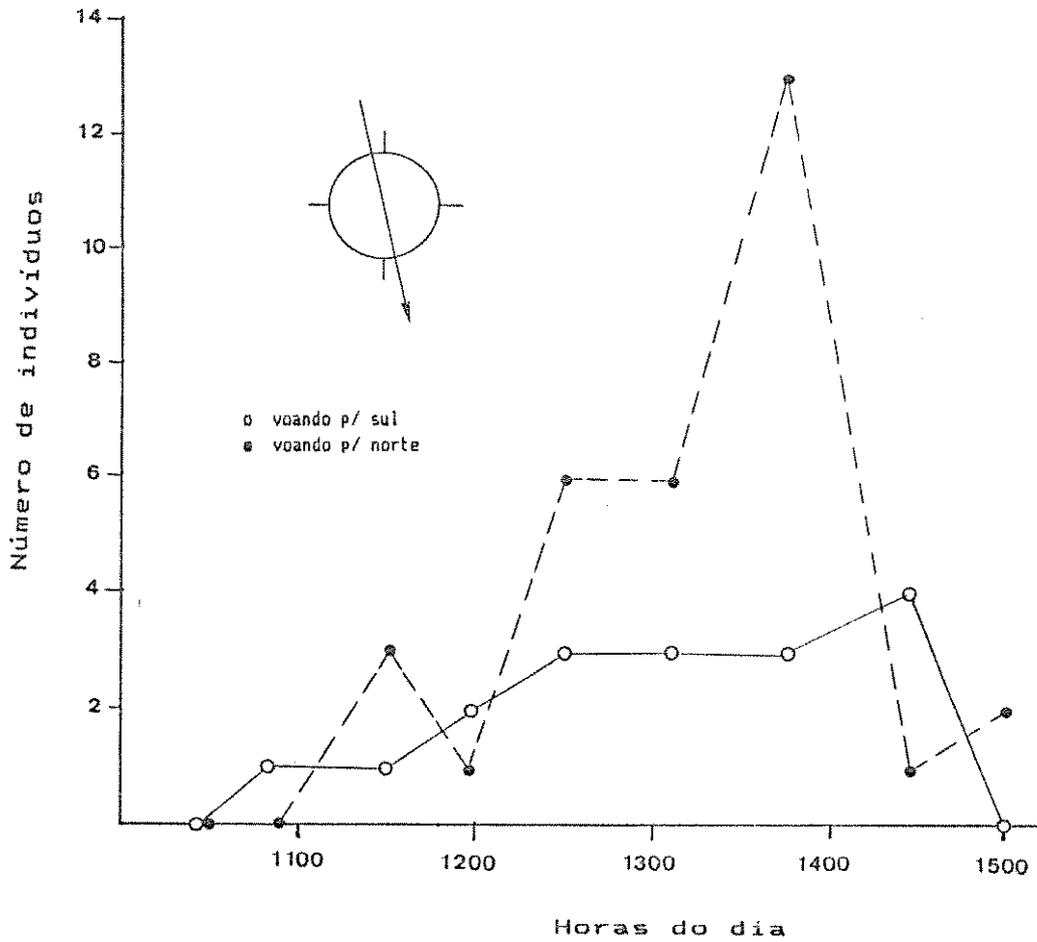


Figura A-38.

- a. *P. argente*
- b. 27/7/85
- c. Rodovia PA-275
("Km 7")
- d. 348°-148°
- e. 2' (simultâneos)

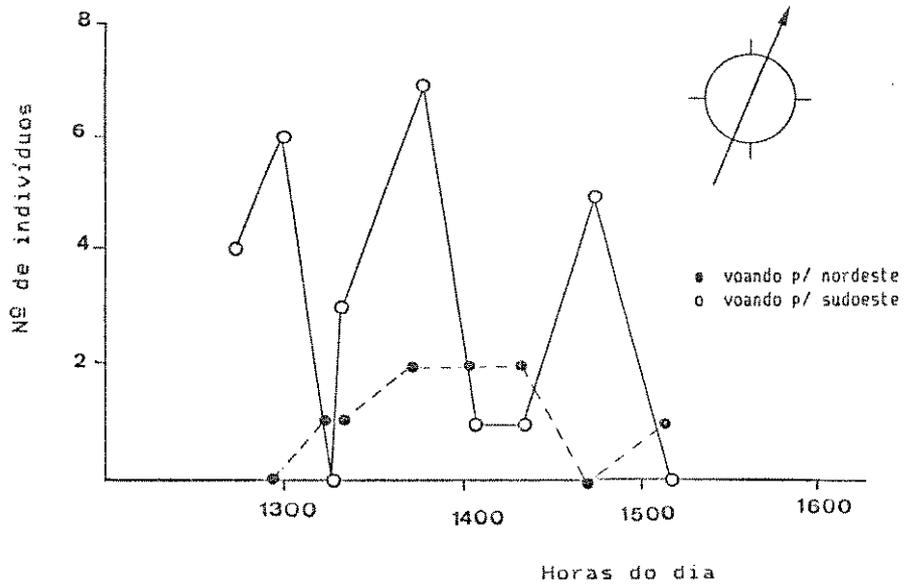


Figura A-39.

- a. *P. argente*
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 230-2030
- e. 2' (não simultâneos)

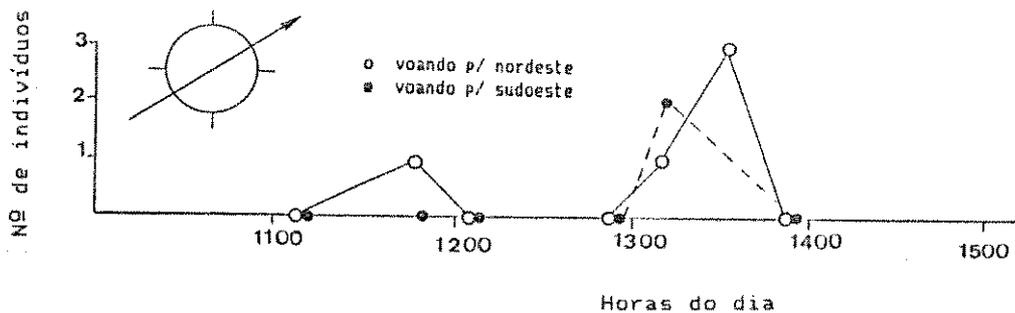


Figura A-40.

- a. *P. argente*
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 580-2380
- e. 2' (não simultâneos)

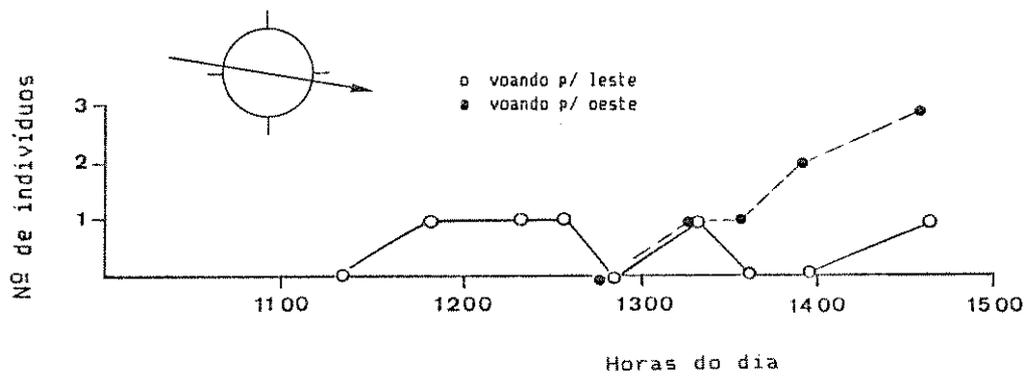


Figura A-41.

- a. P. argente
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 1010-2810
- e. 2' (não simultâneos)

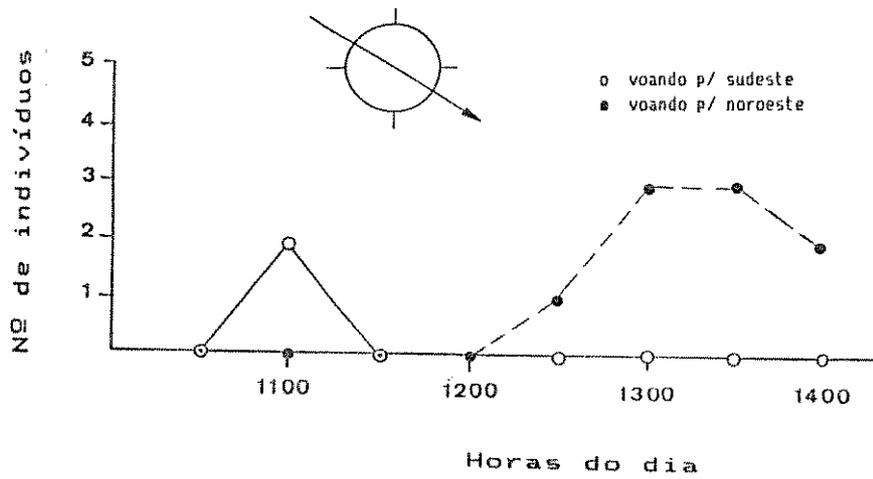


Figura A-42.

- a. *Phoebastria immutabilis*
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 303°-123°
- e. 2' (simultâneos)

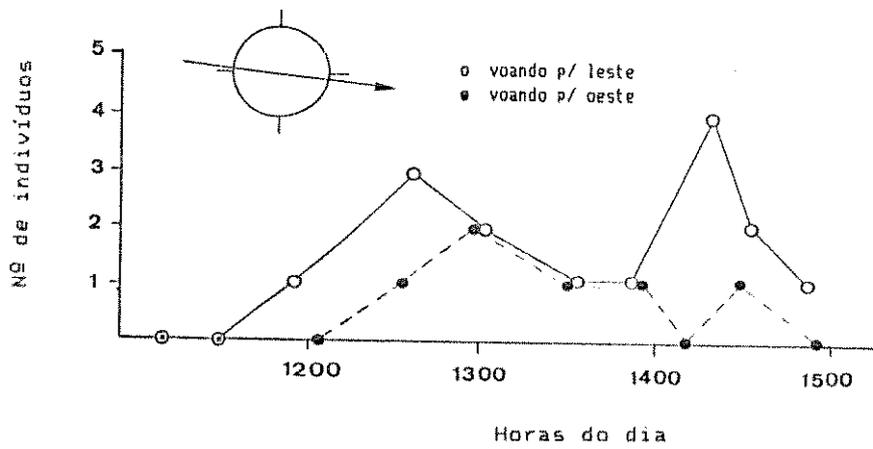


Figura A-43.

- a. P. philea
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 97°-277°
- e. 2' (não simultâneos)

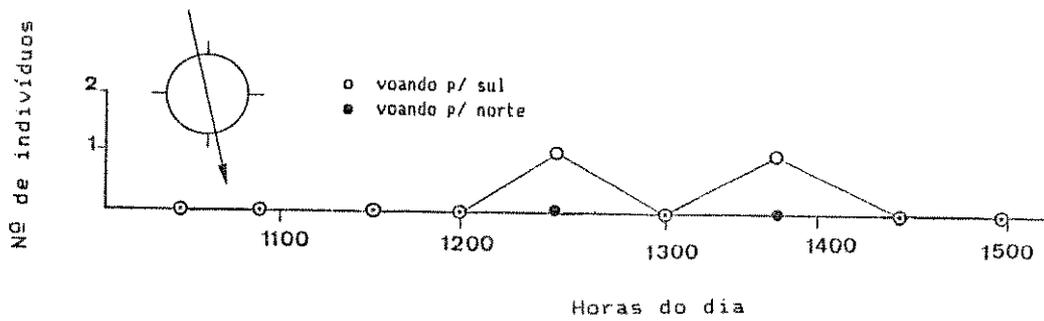


Figura A-44.

- a. P. philea
- b. 27/7/85
- c. Rodovia PA-275
("Km 7")
- d. 348°-168°
- e. 2' (simultâneos)

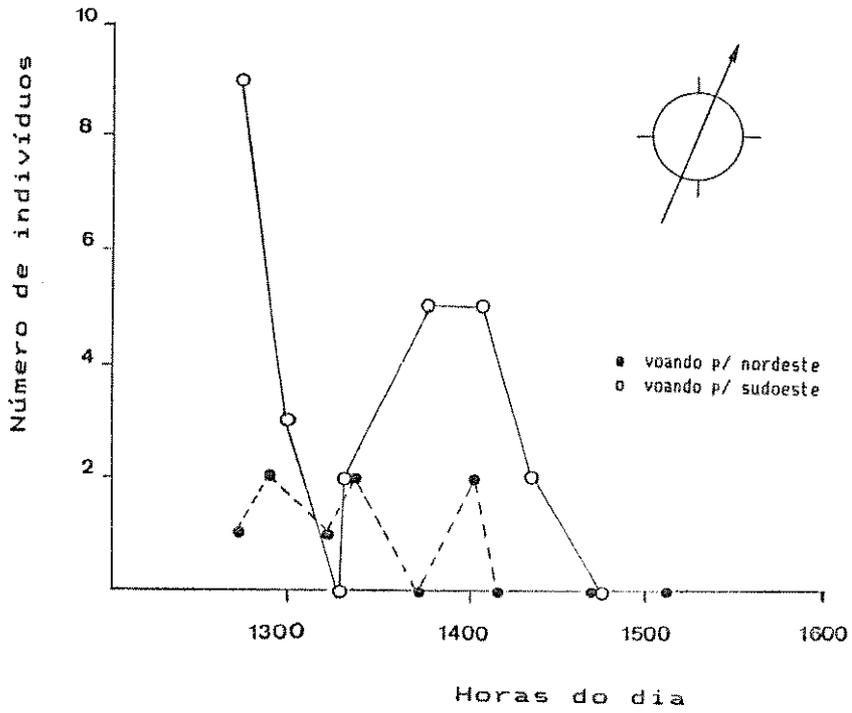


Figura A-45.

- a. *P. philea*
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23°-203°
- e. 2' (não simultâneos)

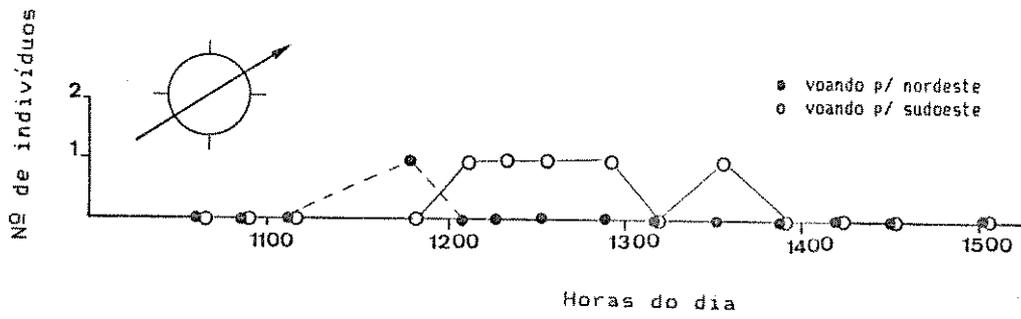


Figura A-46.

- a. P. philea
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)

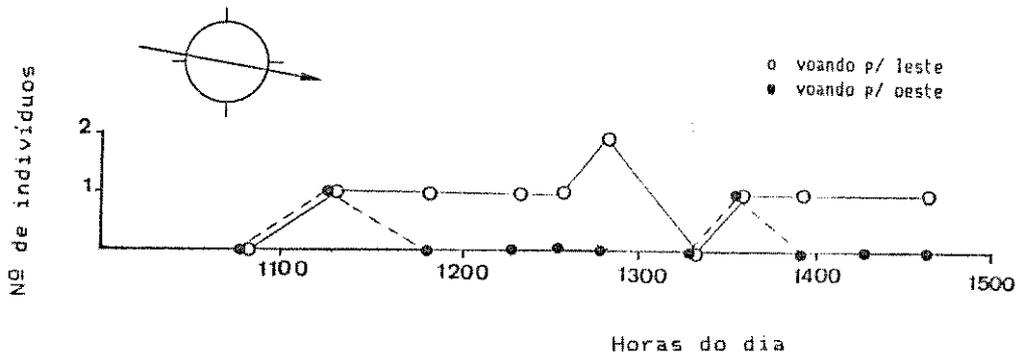


Figura A-47.

- a. P. philea
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 101°-281°
- e. 2' (não simultâneos)

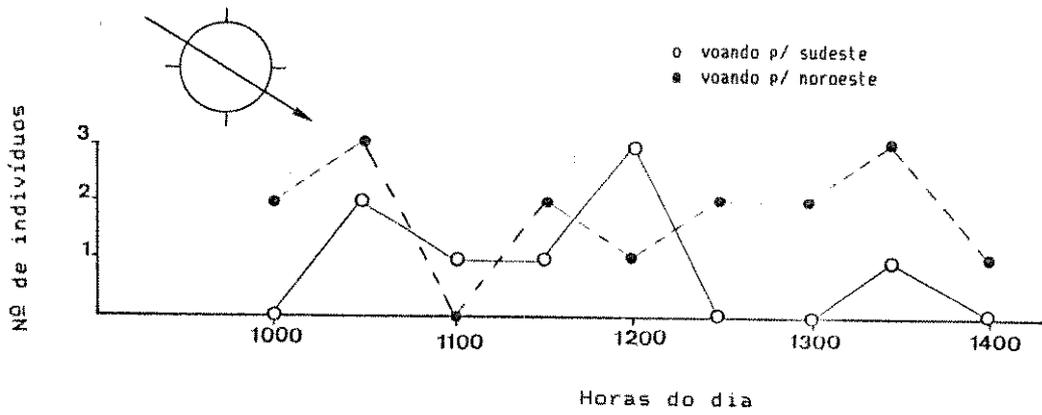


Figura A-48.

- a. Appias drusilla
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km13)
- d. 303°-123°
- e. 2' (simultâneos)

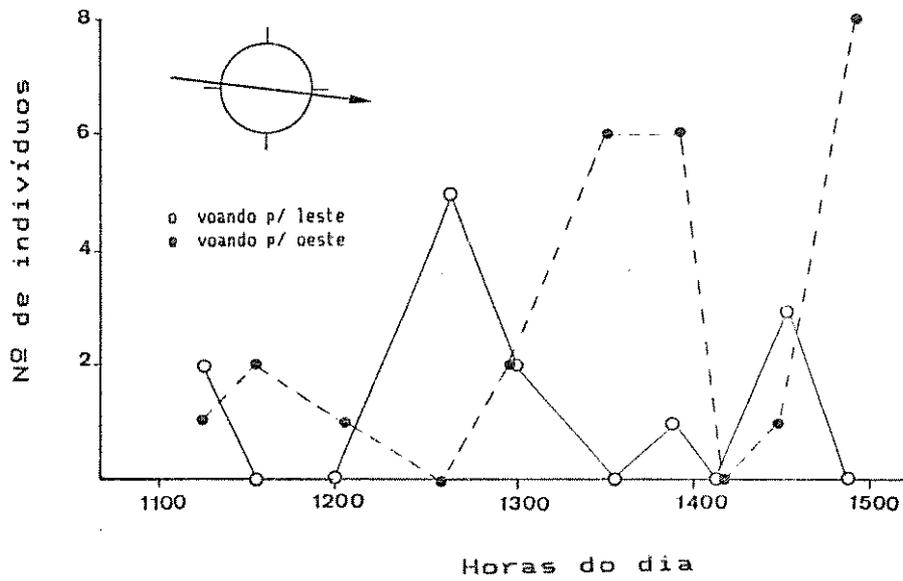


Figura A-49.

- a. *A. drusilla*
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 970-2770
- e. 2' (não simultâneos)

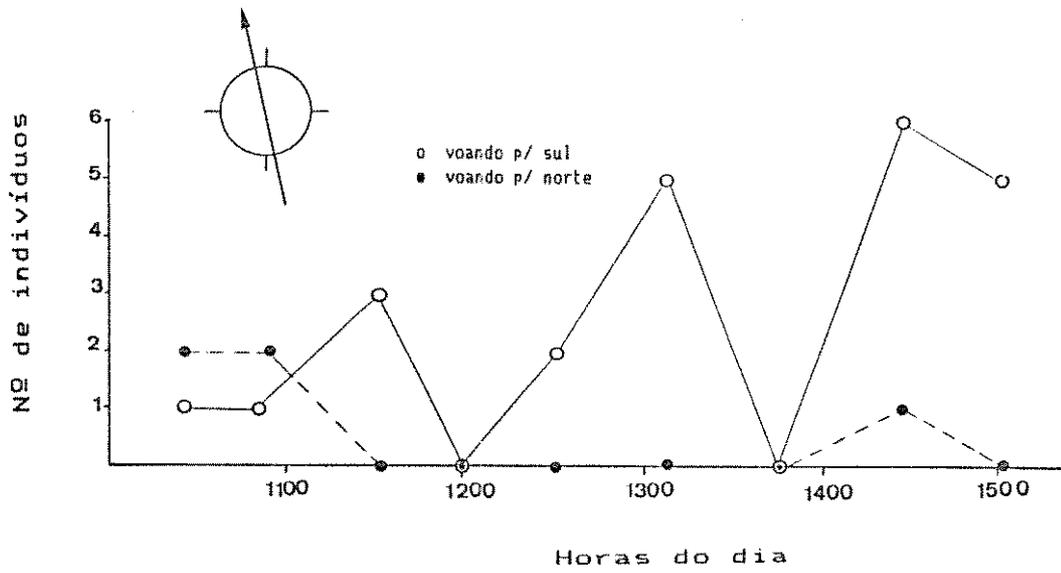


Figura A-50.

- a. *A. drusilla*
- b. 27/7/85
- c. Rodovia PA-275
("Km 7")
- d. 348°-167°
- e. 2' (não simultâneos)

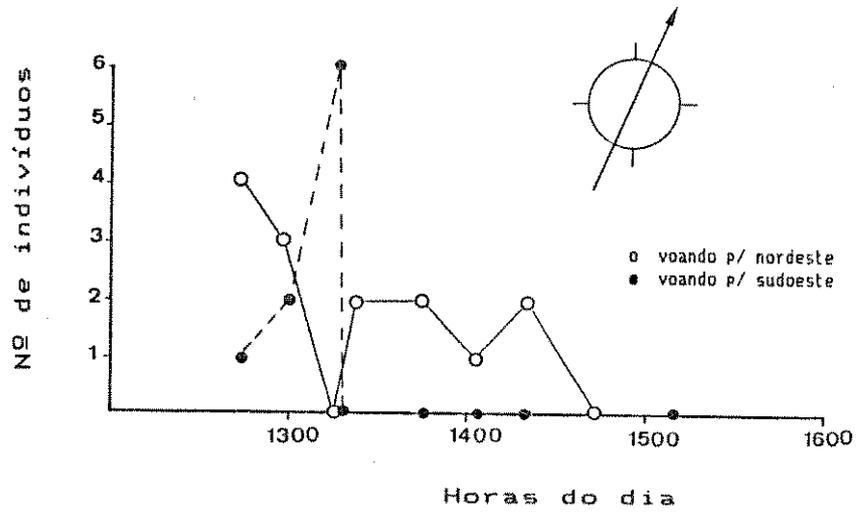


Figura A-51.

- a. A. drusilla
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23°-203°
- e. 2' (não simultâneos)

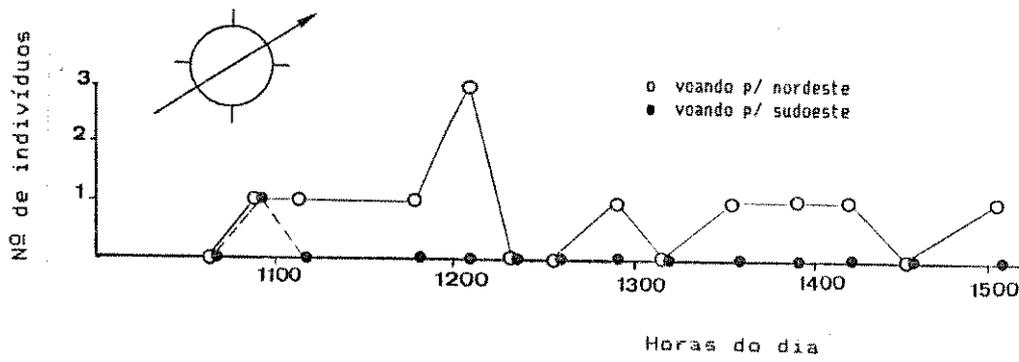


Figura A-52.

- a. A. drusilla
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)



Figura A-53.

- a. A. drusilla
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 101°-281°
- e. 2' (não simultâneos)

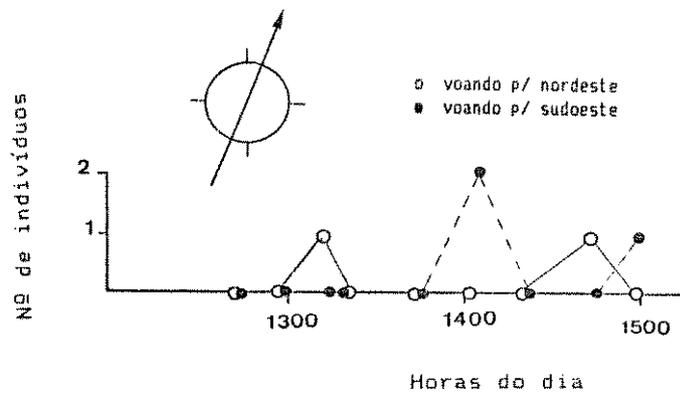


Figura A-54.

- a. Ascia buniae
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23°-203°
- e. 2' (não simultâneos)

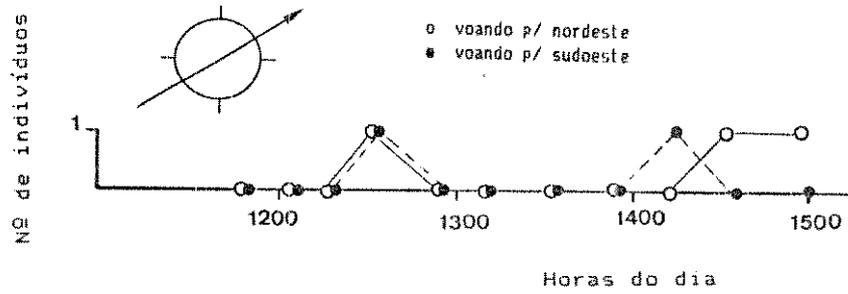


Figura A-55.

- a. A. buniae
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)

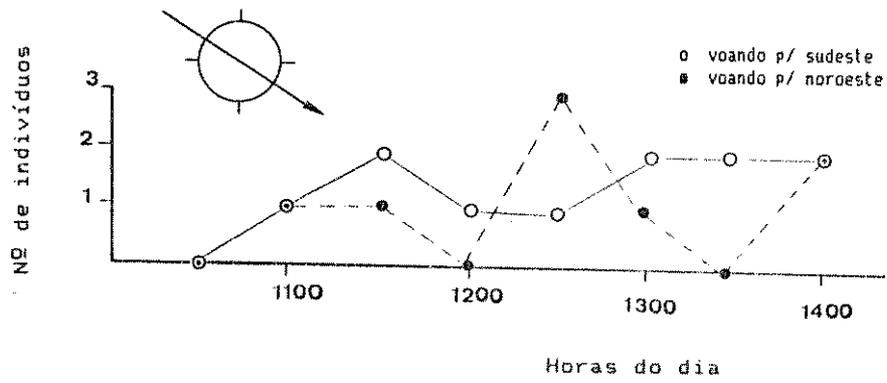


Figura A-56.

- a. Marpesia chiron
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 303°-123°
- e. 2' (simultâneos)

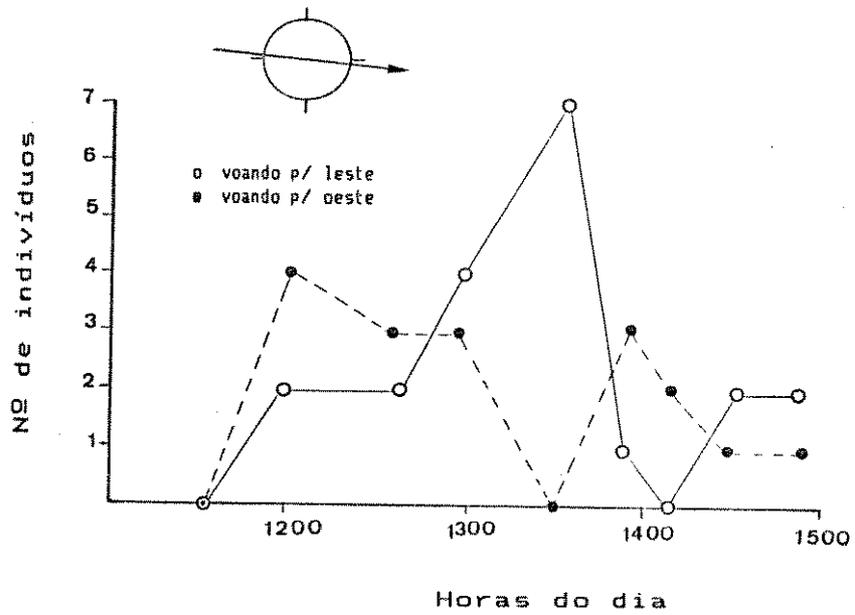


Figura A-57.

- a. M. chiron
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275
 (± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 970-2770
- e. 2' (não simultâneos)

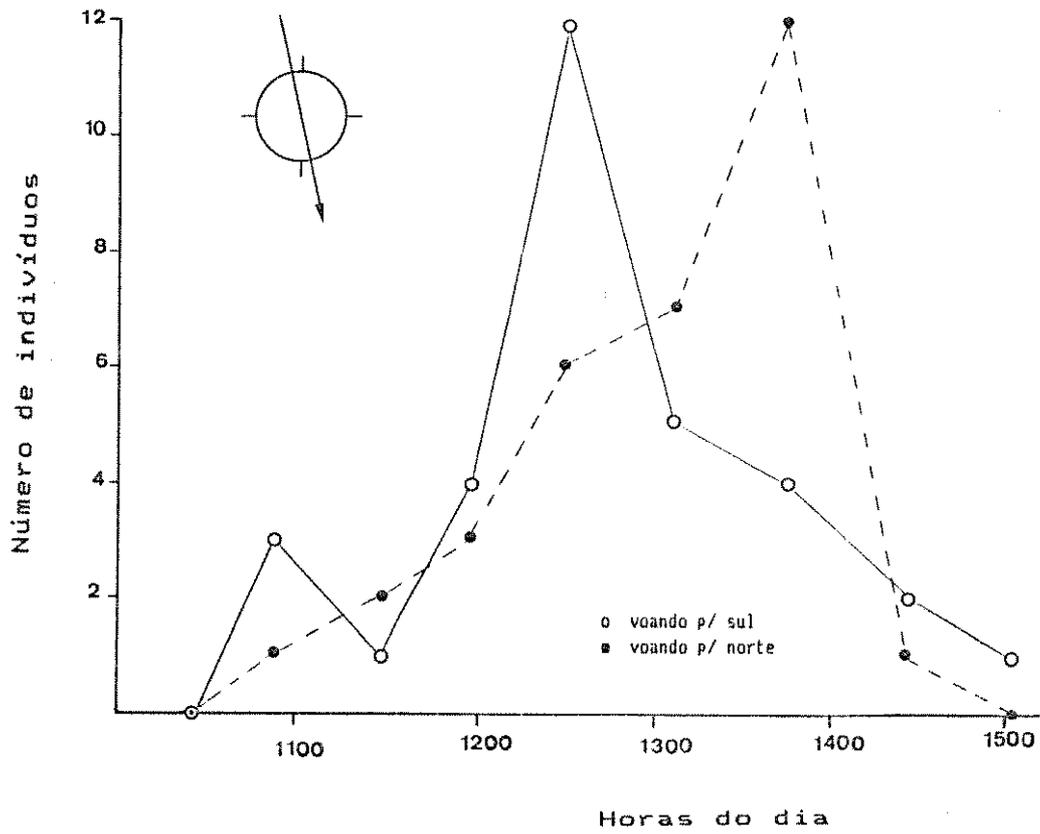


Figura A-58.

- a. *M. chiron*
- b. 27/7/85
- c. Rodovia PA-275
("Km 7")
- d. 348°-167°
- e. 2' (não simultâneos)

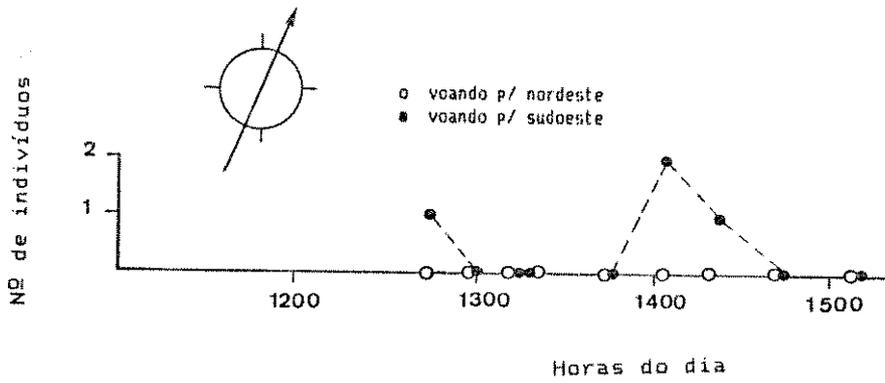


Figura A-59.

- a. M. chiron
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23º-203º
- e. 2' (não simultâneos)

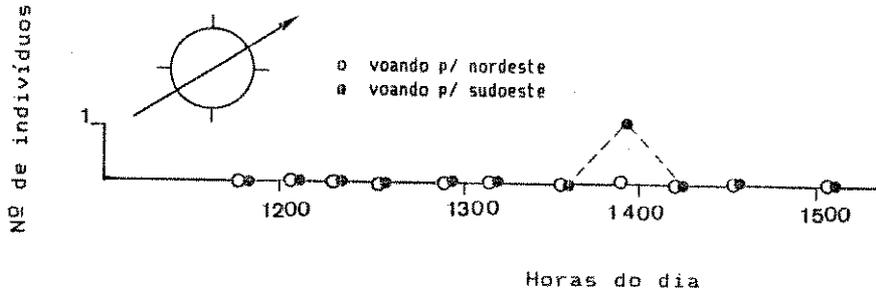
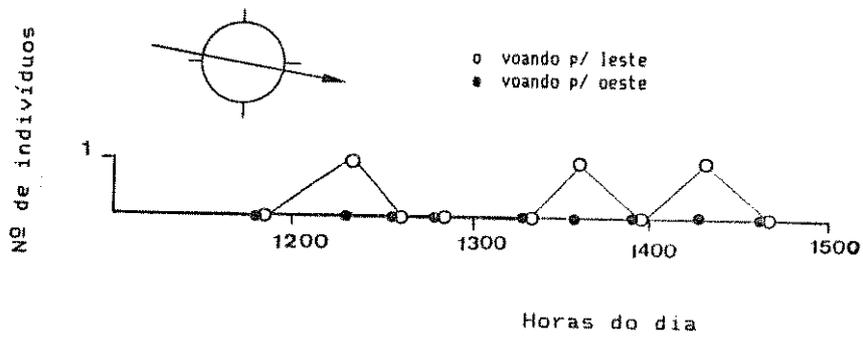


Figura A-60.

- a. M. chiron
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58º-238º
- e. 2' (não simultâneos)



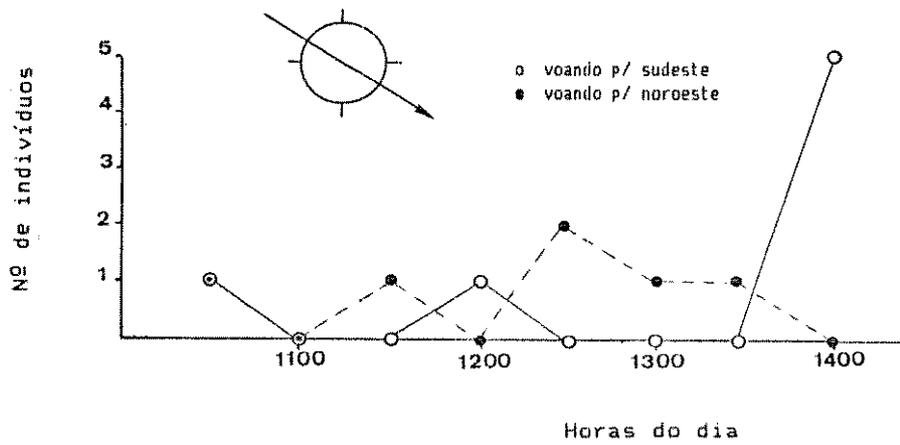


Figura A-62.

- a. Dryas julia
- b. 22/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± km 13)
- d. 303°-123°
- e. 2' (não simultâneos)

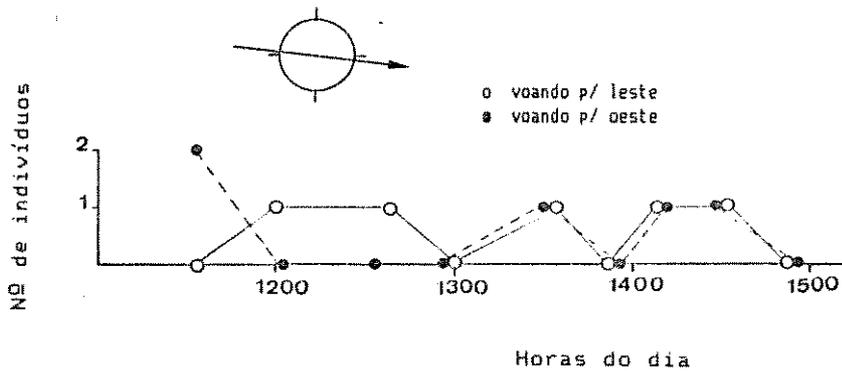


Figura A-63.

- a. D. julia
- b. 26/7/85
- c. Rodovia PA-275
(± próximo ao Rio Itacaiunas)
- d. 97°-277°
- e. 2' (não simultâneos)

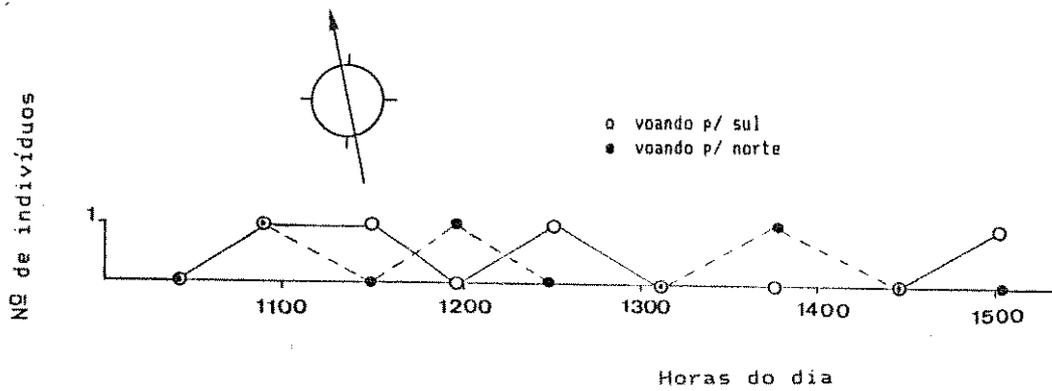


Figura A-64.

- a. *D. iulia*
- b. 27/7/85
- c. Rodovia PA-275
("Km 7")
- d. 348°-167°
- e. 2' (não simultâneos)

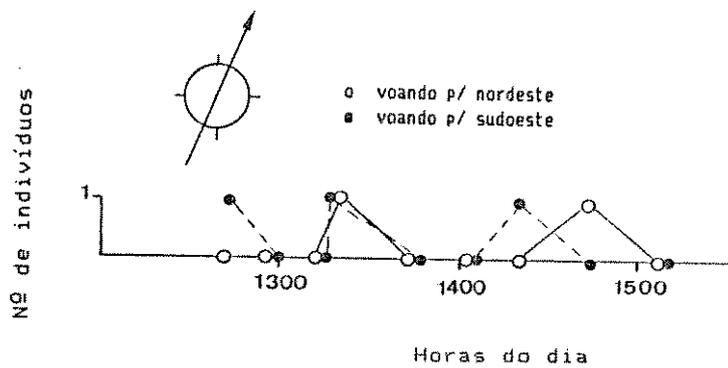


Figura A-65.

- a. *D. iulia*
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23°-203°
- e. 2' (não simultâneos)

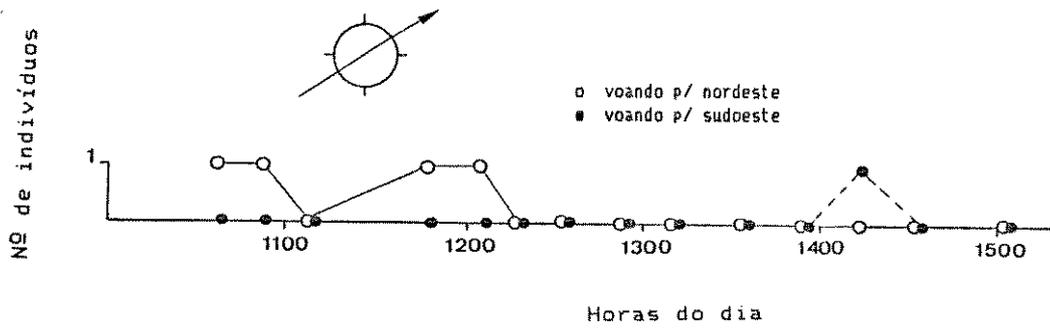


Figura A-66.

- a. D. iulia
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)

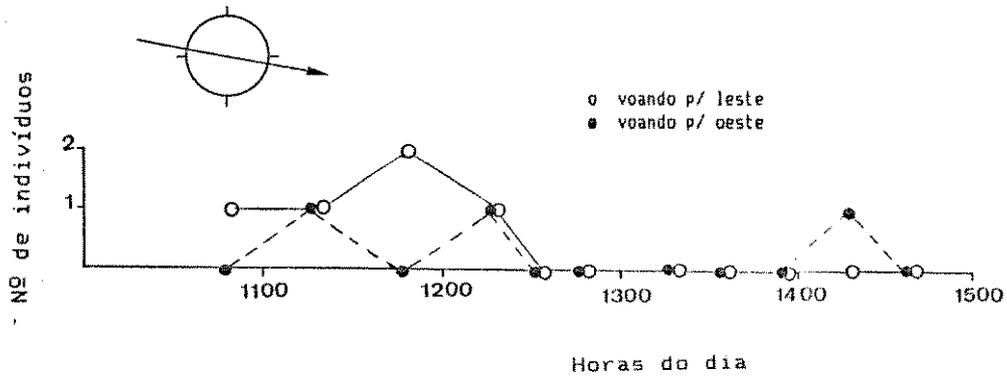


Figura A-67.

- a. D. iulia
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 101°-281°
- e. 2' (não simultâneos)

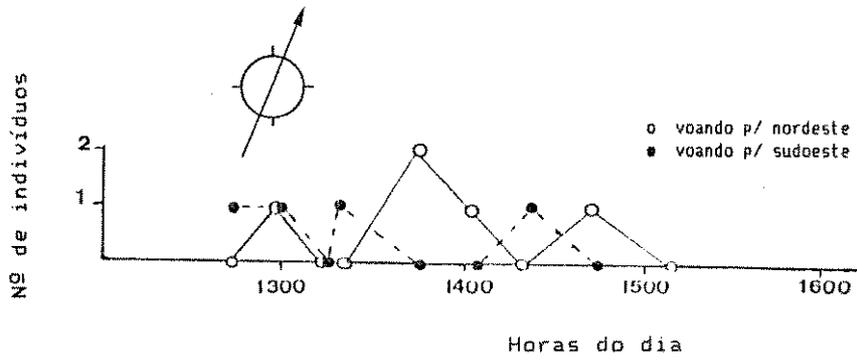


Figura A-68.

- a. Anteos menippe
- b. 27/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 23°-203°
- e. 2' (não simultâneos)

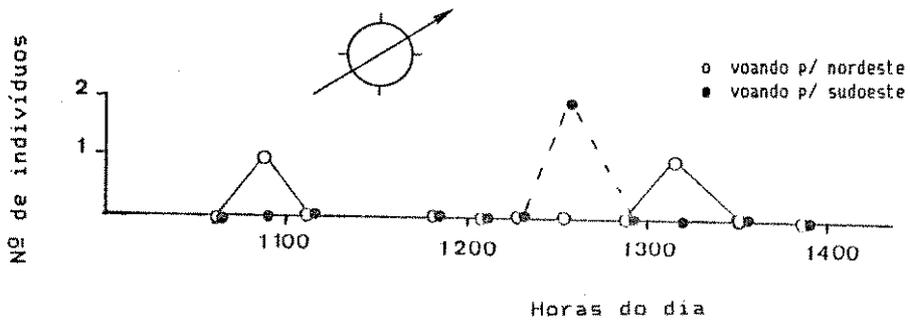


Figura A-69.

- a. A. menippe
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58°-238°
- e. 2' (não simultâneos)

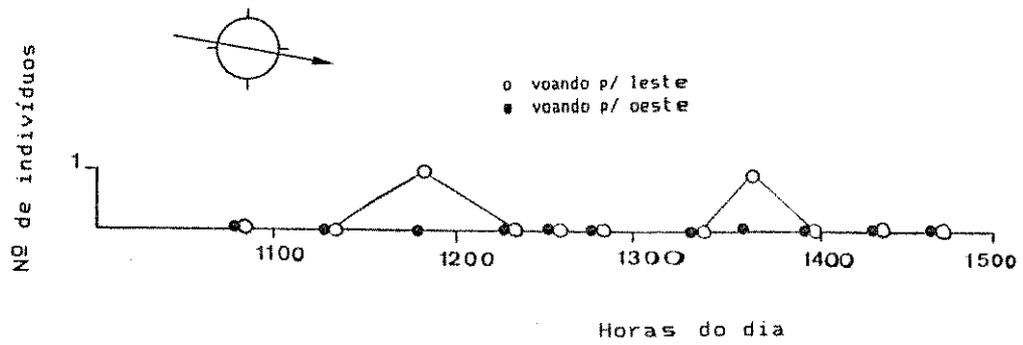


Figura A-70.

- a. A. menippe
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 1010-2810
- e. 2' (não simultâneos)

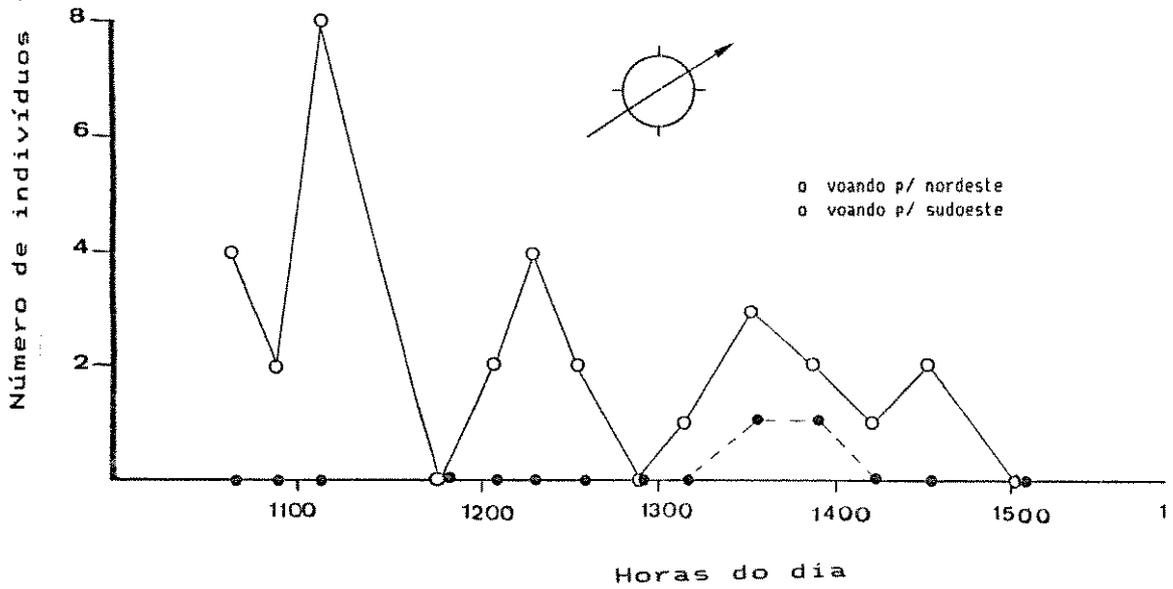


Figura A-71.

- a. "Hesperideo cinza"
- b. 28/8/85
- c. Estrada do Pojuca
- d. 58° - 238°
- e. 2' (não simultâneos)

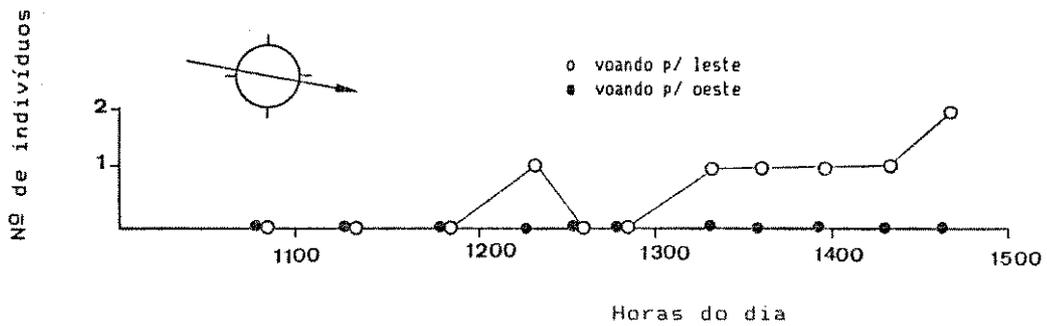


Figura A-72.

- a. "Hesperideo cinza"
- b. 29/8/85
- c. Rodovia PA-275
(3 km após entroncamento Pojuca)
- d. 101° - 281°
- e. 2' (não simultâneos)

Tabela A-39 Número total de horas que o brilho solar atinge a superfície (horas de insolação) em cada mês em 3 estações meteorológicas do Pará. Modificado de Almeida (1986)

Mês	Estação		
	Alto Tapajós	Belém	Santarém
Janeiro	99,9	156,6	142,1
Fevereiro	96,8	112,3	105,9
Março	106,2	102,2	107,6
Abril	129,5	131,5	117,9
Maio	188,1	195,8	146,7
Junho	236,5	239,5	177,5
Julho	263,9	268,1	213,7
Agosto	257,6	235,2	243,6
Setembro	173,4	235,2	222,9
Outubro	157,4	247,0	230,1
Novembro	127,5	220,7	194,9
Dezembro	108,2	213,2	188,6

Fonte: INEMET (1979).