

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



THADEU SOBRAL DE SOUZA

“DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E SAZONALIDADE NA BORBOLETA

HELICONIUS SARA APSEUDES (NYMPHALIDAE:

HELICONIINI) EM UMA FLORESTA SUBTROPICAL, NO

LITORAL DO SUDESTE BRASILEIRO”

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Thadeu Sobral de Souza
Woodruff Whitman Benson
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia para obtenção do Título
de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson
Co-Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

So89d Souza, Thadeu Sobral de, 1985-
Distribuição espacial e sazonalidade na borboleta
Heliconius sara apseudes (Nymphalidae: Helyconiini) em
uma floresta subtropical, no litoral do sudeste brasileiro /
Thadeu Sobral de Souza. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientador: Woodruff Whitman Benson.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia populacional. 2. Heliconiini. 3.
Sazonalidade. 4. Mata Atlântica. I. Benson, Woodruff
Whitman, 1942-. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Spatial and seasonal distribution in the butterfly *Heliconius sara apseudes* (Nymphalidae: Helyconiini) in a subtropical forest in southeastern Brazilian coast

Palavras-chave em Inglês:

Population ecology

Heliconiini

Seasonal

Atlantic forest

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Woodruff Whitman Benson [Orientador]

Vera Nisaka Solferini

Malva Isabel Medina Hernández

Data da defesa: 01-08-2011

Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 01 de agosto de 2011

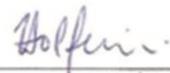
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (Orientador)



Assinatura

Profa. Dra. Vera Nisaka Solferini



Assinatura

Profa. Dra. Malva Isabel Medina Hernández



Assinatura

Prof. Dr. Renato Rogner Ramos

Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Assinatura

Às famílias Sobral, Souza e Trujillo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais pelo dom da vida.

Aos meus avós, Elpídio, Iracema, Adilza e Alberto. Sem eles hoje eu não estaria aqui. Agradeço também a minha vózinha Zuleide.

A minha mãe, Eunice, pela genética. Contou-me algumas vezes que tentou ser bióloga, mas um bebê chorão, entenda-se “eu”, não a deixou concluir sequer o primeiro semestre. Passados vinte e cinco anos estou aqui tentando realizar nosso maior sonho.

Ao meu pai, Cláudio, pelo esforço em tentar entender o meu trabalho. Em “várias” caminhadas na praia discutindo sobre filosofia, ciência e a minha maluquice em estudar borboletas e não fazer um bem para a sociedade! Ah, principalmente, pelo apoio financeiro durante a vida e em algumas viagens, rs.

Ao meu irmão, Thiago, pelas brincadeiras, churrascos de recepção após meses no mato, e pela companhia inseparável quando eu toco violão, ou seja, pelo lado bom da vida.

Aos meus tios José Marques, Eugênia e aos primos Lucas e Amanda, pelo companheirismo desde criança e pela formação do meu caráter e por me apoiar em todas as decisões.

A toda a grandiosa família Souza. Creio eu serem 10 tios, 12 primos e alguns agregados. Se eu fosse escrever o nome de todos iria me esquecer de alguém. Desta forma, agradeço a todos.

A minha noiva, Jessica, primeiramente pelo amor a mim dedicado durante todo o tempo. Por entender minhas necessidades (idas semanais ao campo; curso de campo, entre outras coisas). Enfim, por todo o amor, carinho e compreensão depreendida. Tenho certeza que num futuro próximo estará tentando ser uma Ecóloga, assim como eu tento.

A toda família Trujillo. Seu Júlio (em memória) e Dona Edna, por acreditarem em mim, nos meus valores e por me tratarem como um filho. À Érika, Anderson, Nonato, Vanessa, Fábio, André, Fernanda e às crianças.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Woodruff Benson, para mim o maior entendedor de borboletas e de ecologia de populações. Agradeço pela confiança despejada em mim, por aceitar a orientação e pelas inúmeras correções do trabalho. Sem ele, nada disso teria acontecido.

Ao Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini, por ser o responsável pelo amor que sinto pela ecologia e pelas borboletas. Agradeço por todo o esforço e tempo despendido em conversas, idas ao campo e opiniões. Aos ensinamentos ecológicos e aos trabalhos publicados. Foi o meu pai na ecologia, e o meu exemplo que sempre tento seguir.

Agradeço aos professores da Unicamp, Dr. André Victor Lucci Freitas pelas inúmeras conversas sobre este trabalho e ao trabalho publicado. Ao Dr. José Roberto Trigo pelos “*papers*” de ecologia química e pela disciplina de curso de campo. Ao Dr. João Vasconcellos Neto. Aos membros da pré-banca e todos os professores de disciplinas. Obrigado!

Ao colega Dr. Renato Rogner Ramos, pelas conversas, ajuda de campo e sugestões no trabalho.

Ao amigo de laboratório Márcio Romero, muito obrigado pela companhia (mesmo eu não sendo presente) e pelas hospedagens em Campinas. E acima de tudo por me ensinar um pouco do por que algumas borboletas são territoriais.

Agradeço aos colegas de disciplinas.

Ao PPG-Ecologia, a CAPES pela bolsa concedida, enfim, a todos que de maneira direta ou indireta me ajudaram a realizar esse trabalho, meus sinceros agradecimentos.

“Para pesquisar o melhor conceito não é necessária presunção alguma, porque as experiências que um cientista pode conceber e, portanto, os fatos que ele pode descobrir, bem como as explicações que ele oferece para eles, dependem de como ele concebe a natureza.”

Andrewartha & Birch (1984)

RESUMO

A ecologia de populações busca entender a variação na abundância das espécies no tempo e no espaço. Espécies que possuem ciclos de vida de curta duração, como a maior parte dos insetos, se tornam especialmente convenientes para essa finalidade. Este estudo examinou os padrões de abundância durante o ano 2009 de uma borboleta tropical próximo ao limite de sua distribuição geográfica, no sudeste do Brasil, em uma localidade subtropical. Neste trabalho, *Heliconius sara apseudes* foi estudada ao longo de uma estrada no Vale do Rio Quilombo, próximo à cidade de Santos, SP, Brasil, usando a metodologia de captura, marcação, liberação e recaptura (CMLR). Foram marcados 498 indivíduos de *Heliconius sara* (378 machos e 120 fêmeas) sendo 27,7% destes recapturados. Em 2009, indivíduos adultos de ambos os sexos apareceram na área na última semana de abril, sendo que os machos tiveram pico no início do mês de maio enquanto as fêmeas no fim do mês de abril. Os machos sempre foram muito mais abundantes que as fêmeas, independente da parte da estrada e da época do ano. Durante abril, plantas floridas, que servem de alimento para os adultos, eram abundantes. A abundância de adultos se manteve alta de abril a julho, seguido por um período de crescente raridade até sumir da área no início de outubro. Especialmente, a abundância de *H. sara* foi maior na unidade demográfica 2 (final da estrada), próxima à serra, quando comparada com o início. A atividade, número de indivíduos voando, foi maior no final da estrada do que no início. Indivíduos marcados em diferentes segmentos da estrada se mostraram altamente residentes (96%). Os poucos que se dispersaram mais que 100 m (6 entre 138 recapturas) eram machos. O tempo médio de permanência no local foi de 18,8 dias para recapturas, com uma permanência máxima de 86 dias para machos e de 44 dias para fêmeas. Por fim, o comprimento da asa anterior (CAA) das fêmeas foi superior (2mm) ao dos machos. Diferente de *H. sara* de populações de Carajás – PA e de Linhares - ES que apresentam adultos ativos o ano inteiro, a população do Vale do Rio Quilombo aparentemente recruta de forma concentrada no mês de abril e some sem vestígios em outubro, ou mantém populações baixas ou persiste em refúgios ecológicos sazonais.

PALAVRAS CHAVE: Ecologia populacional; Heliconiini, sazonalidade, Mata Atlântica

ABSTRACT

Population ecology seeks to understand the variation in species abundance in time and space. Species that have life cycles of short duration, like most insects, is especially convenient for this purpose. This study examined patterns of abundance during one year in a tropical butterfly near the limit of geographical distribution, in southeastern Brazil, in a subtropical location. In this work, *Heliconius sara apseudes* was studied along of road in the Quilombo River Valley, near of Santos' city, SP, Brazil, using the method of capture, marking, release and recapture. 498 individuals were marked (378 males and 120 females) being 27.7% of those recaptured. In 2009, individuals of both sexes appeared in the last week of April, and the males had peaks in the beginning of the month of May while the females at the end of April. Males have always been much more abundant than females, regardless of road part and of the season. During April, flowering plants, which provide food for the adults were abundant. The abundance of adults remained high from April to July, followed by a period of rarity increasing until disappear in the area in early October. Spatially, the abundance of *H. sara* was higher in the second demographic unit (final Road), near the mountains, when compared with the beginning. The activity, number of individuals flying, was bigger in the end of the road than at the beginning. Individuals marked in different segments of the road were shown highly residents. The few that were dispersed more than 100 m (6 of 138 recaptures) were males. The average length of stay in place was 18.8 days for recaptures, with a maximum stay of 86 days for males and 44 days for females. Finally, the length of forewing of females was higher (2mm bigger) than the males. There was an increase in the size of the wings of males advancing years, perhaps due to better survival of larger butterflies. Different of *H. sara* populations further north that have active adults throughout the year, the population of Quilombo River Valley apparently recruits in concentrated form in April and disappears without a trace in October, or maintaining low populations or persisting in seasonal ecological refuges.

KEY-WORDS: Population ecology, Heliconiini, sazonality, Atlantic Forest.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	iv
RESUMO	vii
INTRODUÇÃO	11
MATERIAL E MÉTODOS.....	21
RESULTADOS	33
DISCUSSÃO.....	51
CONCLUSÃO.....	60
REFERÊNCIAS	61

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

FIGURA 1 (Local de estudo).....	23
FIGURA 2 (Diagramas Climáticos).....	24
FIGURA 3 (Aspectos no local de estudo).....	25
FIGURA 4 (Método de Captura-Marcação-Liberação-Recaptura CMLR).....	30
FIGURA 5 (Marcação na mancha da asa anterior direita).....	31
FIGURA 6 (NMV da população no período de estudo).....	35
FIGURA 7 (Número de indivíduos voando durante o período de estudo).....	37
FIGURA 8 (Correlação entre número de indivíduos e riqueza de plantas).....	39
FIGURA 9 (Razão sexual no período de estudo).....	41
FIGURA 10 (Número de indivíduos por segmento).....	42
FIGURA 11 (Características do segmento 4).....	43
FIGURA 12 (Número de indivíduos nas unidades demográficas).....	45
FIGURA 13 (Tempo de permanência dos indivíduos de <i>H. sara</i>).....	48
FIGURA 14 (Diferença do CAA no período de estudo).....	50
FIGURA 15 (Variação do CAA entre as unidades demográficas).....	51
TABELA 1 (Tabela com os dados para análise do tamanho populacional).....	32
TABELA 2 (Número mínimo vivo (NMV) de machos e fêmeas).....	34
TABELA 3 (Fenologia e taxa de uso das plantas floridas).....	38
TABELA 4 (Número de indivíduos marcados e recapturados).....	45
TABELA 5 (Taxa de residência).....	46

INTRODUÇÃO

A ecologia, como definida desde o início, é a ciência estuda as relações dos seres vivos e destes com o ambiente onde estão inseridos (Haeckel, 1866). O campo da ecologia populacional estuda mais especificamente os padrões e processos associados à abundância, a distribuição dos organismos e os fatores que regulam os processos demográficos e, portanto, a abundância e distribuição dos organismos (Andrewartha & Birch, 1954; Andrewartha, 1961; Odum, 2004; Rockwood, 2006).

O termo população foi definido de diferentes maneiras ao longo da história, sendo que algumas definições são amplas e outras restritivas. Normalmente, uma população ecológica é definida como um conjunto de indivíduos da mesma espécie que ocupam a mesma área ao mesmo tempo (Berryman, 2002; Odum, 2004; Rockwood, 2006; Begon *et al.*, 2007). Esta definição não deixa explícito os processos de imigração e emigração, portanto não reconhece que populações são tipicamente ‘abertas’ para o deslocamento de indivíduos. Nicholson (1933) define população como um grupo de indivíduos que interagem, se reproduzem e que normalmente não tem um contato com outros grupos da mesma espécie. Isto significa que existe uma unidade dinâmica discreta de uma população de uma espécie, sendo a população muitas vezes mais do que um simples conceito. Já Turchin (2003) define população ecológica como "um grupo de indivíduos da mesma espécie que vivem juntos em uma área de tamanho suficiente para permitir a dispersão e o comportamento de migração, sendo que as mudanças populacionais são em grande parte determinadas pelo nascimento e pela morte", definição esta que será utilizada neste trabalho.

Não existe um modelo único para todos os estudos populacionais. Isto é um reflexo dos diferentes objetivos e abordagens – demográfico, de estabilidade, de produtividade, de manejo, etc. e das limitações referentes a medição de determinadas variáveis, das exigências e dos tipos de amostragens viáveis. Além disso, existem diferentes ordens de grandeza no tamanho dos seres vivos do planeta (por exemplo, de bactérias a elefantes). As espécies, desta maneira, sofreram processos evolutivos distintos que resultaram não somente em forma de vida diversificada, mas também em processos distintos de regulação populacional, necessitando de um modelo populacional específico para seu entendimento. Na totalidade, esses modelos devem ser realistas, simples, e, se possível, precisos (Levins, 1968; Roockwood, 2006).

As primeiras investigações abordando a dinâmica de populações foram baseadas em questões práticas: Petersen (1896) com manejo de linguado e Lincoln (1930) com manejo de patos migratórios. Pensando de maneira global, todos os seres vivos poderiam possuir distribuição cosmopolita, assim surgiram as perguntas: por que a grande maioria não a tem? Por que no local onde vivem às vezes são abundantes e outras vezes raros? Por que a mesma espécie em um local é rara, e em outro local é abundante? De maneira geral, foi respondendo a estas perguntas que surgiram os primeiros trabalhos de dinâmica populacional (ver Andrewartha & Birch, 1954; Andrewartha, 1961), trabalhos, estes, com alta significância já que deram os primeiros subsídios para o entendimento do crescimento populacional humano dentro de um contexto ecológico (Ehrlich & Ehrlich, 1970; Ehrlich *et al.*, 1973; Ehrlich, 1989).

Fatores que aumentam o rendimento de estudos populacionais, uma vez que facilitam a tomada de dados, são uma sistemática consolidada e definida, assim como adequação para experimentos laboratoriais e de campo e, acima de tudo, gerações rápidas

para que o mesmo pesquisador consiga acompanhar as populações do início ao fim. Neste sentido, vários grupos de insetos são os que mais apresentam características propícias para estudos com essa finalidade (Ehrlich, 1989; Rockwood, 2006; Schowalter, 2006).

A classe Insecta possui o maior número de espécies, assim como uma alta diversidade em funções ecológicas e ciclos de vida variados. Frequentemente os insetos são abundantes apresentando, de modo geral, gerações curtas, o que os tornam convenientes e informativos como objetos de estudos ecológicos (Wilson, 1992; Schowalter, 2006; Speight *et al.*, 2008).

Algumas espécies, dentre elas várias de insetos, possuem dispersão limitada, ou seja, restritas a locais com características peculiares. Neste cenário, Edmunds & Alstad (1978) propuseram a hipótese da ‘formação adaptativa do deme’ [*adaptive deme formation (ADF)*]. Eles relataram que, espacialmente, plantas são heterogêneas para alguns insetos fitófagos, já que possuem variações fenotípicas intraespecíficas. Os insetos, por possuírem dispersão limitada, se especializaram em fenótipos específicos da planta hospedeira, formando assim diferentes unidades demográficas populacionais ao longo do espaço, e essas unidades demográficas populacionais são separadas por espaços de reduzido movimento ou troca de indivíduos.

Dentro da classe Insecta, a ordem Lepidoptera contribui com aproximadamente 10% do total de espécies, somando aproximadamente 200 mil espécies, com 15 mil de borboletas (Rhopalocera) e as demais de mariposas (Heterocera) (Grimaldi & Engel, 2005). São insetos holometábolos, que apresentam metamorfose completa, com quatro estágios distintos: ovo, larva, pupa (crisálida) e adulto. O ovo é o estágio embrionário, sendo que no final de um determinado período ocorre a eclosão de larvas que possuem peças bucais mastigadoras e, normalmente, se alimentam de folhas. Neste estágio, os indivíduos se

alimentam, crescem e sofrem mudas, passando, na maioria dos casos, por cinco estádios. No final do último estágio larval, as larvas param de se alimentar e se tornam pré-pupas, e em seguida se transformam em pupas. Nestas, ocorre o processo de metamorfose onde a peça bucal mastigadora é trocada por uma sugadora e as asas são formadas. Quando todas as mudanças ocorrem, os indivíduos adultos emergem (Holloway *et al.*, 1987; Sbordoni & Forestiero, 1998; Powell, 2003).

Muitas espécies de lepidópteros que vivem em ambientes temperados ou subtropicais apresentam flutuações populacionais previsíveis associadas aos ciclos climáticos sazonais. O que parece moldar essas flutuações são as interações entre variações temporais em recursos e de condições abióticas favoráveis, e processos dependentes da densidade. Populações aumentando em densidade frequentemente sofrem mais drasticamente com parasitóides, competição e predação, resultando numa diminuição progressiva no seu potencial de aumento de densidade. Uma possibilidade é, que em baixa densidade, os indivíduos se reproduzem dando origem a outra geração de alta densidade fazendo com que os processos novamente sejam reguladores, formando assim um ciclo (Myers, 1988; Ginzburg & Taneyhill, 1994; Berryman, 1996). Mas, em florestas tropicais este ciclo não é frequente, já que o ambiente relativamente constante faz a população, normalmente, não variar ou variar pouco (Ehrlich & Gilbert, 1973; Barryman, 1996).

Em algumas populações de insetos sazonais pode ocorrer protandria. Por esta, entende-se o aparecimento tendencioso dos machos no início da população, ou seja, os machos são encontrados primeiro quando comparado com as fêmeas (Wicklund & Fageström, 1977; Thornhill & Alcock, 1985). Este fenômeno é benéfico para ambos os sexos. Quando a população é sazonal, para as fêmeas a cópula ocorre logo após emergirem ou ainda, em alguns casos, no final do estágio de pupa. Se alguma fêmea não for copulada

neste período, ainda existe todo o período de vôo dos machos para que elas sejam copuladas. Por outro lado, para os machos, já estar voando quando as fêmeas emergirem faz com que estes tenham maior sucesso reprodutivo, ou seja, aumentam suas chances de cópula no período em que o número de fêmeas aumenta consideravelmente (Odendaal et al., 1985; Morbey & Ydenberg, 2001).

Nas populações de borboletas, além de parasitóides e patógenos, e da dificuldade de encontrar sítios de oviposição (alimento acessível às larvas), predadores visualmente orientados, como aves, podem ser importantes fontes de mortalidade (Brown & Vasconcellos-Neto, 1976; Sillén-Tullberg *et al.*, 1982; Bowers *et al.*, 1985). Desta forma, espécies portadoras de defesa química foram selecionadas positivamente com diminuição da predação, por possuírem padrões conspícuos de asas que são reconhecidos pelos predadores (aposematismo). Outras espécies, que possuem ou não proteção química, ao imitarem os padrões de coloração de asa já existentes, diminuíram também a mortalidade, formando assim anéis miméticos (batesianos e müllerianos) (Bates, 1862; Müller, 1879). Espécies aposemáticas normalmente possuem menores taxas de predação do que as mímicas sem proteção (Brower, 1958; Brower & Brower, 1962).

Borboletas da tribo Heliconiini têm sido modelos importantes para estudos ecológicos e evolutivos (Ehrlich & Gilbert, 1973; Brown, 1981; Mallet, 1986a,b; Mallet & Gilbert, 1995). Nos trabalhos pioneiros de Bates (1862) e de Müller (1879) sobre mimetismo, espécies de *Heliconius* foram objeto de estudo, assim como nos trabalhos de Benson (1972), Brown & Benson (1974) e Hay-Roe & Nation (2007) que também ajudaram a fortalecer ainda mais as idéias do mimetismo. Essas borboletas também foram importantes em estudos das relações e evolução paralela com as plantas hospedeiras (Lordello 1952, 1956; Benson *et al.*, 1976), dinâmicas populacionais (Turner, 1971a;

Ehrlich & Gilbert, 1973; Fleming *et al.*, 2005) e na ecologia genética de padrões miméticos (Turner, 1971*b*, 1981; Brown & Benson, 1977; Sheppard *et al.*, 1985; Mavárez *et al.*, 2006).

A grande significância desse grupo de borboletas se dá pelas importantes características biológicas que as diferentes espécies apresentam, tais como a impalatabilidade e aposematismo, mimetismo mülleriano, associações taxonomicamente estreitas com espécies de plantas-hospedeira da família Passifloraceae, ocupação de áreas de vida delimitadas, defesa de territórios de acasalamento, mecanismos de especiação, biogeografia, entre outros. As diversas espécies de *Heliconius* possuem asas longas, predominantemente de cor preta, acrescentada a manchas e faixas de cores brilhantes como vermelho, branco, laranja, amarelo e azul metálico, o que lhes conferem um aspecto chamativo e distintivo de advertência (Turner, 1971*a*, 1981; Ehrlich & Gilbert, 1973). Várias espécies apresentam o comportamento de se agregar a tarde e se unir em dormitórios à noite (Turner, 1971*a*; 1975; Brown, 1981).

Diferente da maioria das borboletas, além de se alimentar de néctar, os adultos também se alimentam de pólen, o que permite a contínua produção de ovos durante toda a vida (Gilbert, 1972; Dunlap-Pianka, 1979). Relacionada a esta dinâmica ovariana, os adultos possuem vida relativamente longa (podendo chegar a seis meses) (Ehrlich & Gilbert, 1973; Brown, 1981; Ramos & Freitas, 1999). Esta última característica, acrescentada ao comportamento de área de vida e o fato que os *Heliconius* são normalmente pouco ariscos e podem visitar flores baixas, as tornam convenientes para estudos de dinâmica populacional e outras investigações que dependem de observações múltiplas dos mesmos indivíduos. O hábito de se alimentar de pólen é conhecido também em outros poucos grupos de insetos (como vespas, abelhas e besouros). O pólen fornece

maior quantidade de nitrogênio, permitindo uma maior longevidade além de uma maior produção de ovos aos indivíduos (Gilbert, 1972; Dunlap-Pianka *et al.*, 1977; Dunlap-Pianka, 1979). Os machos também podem acumular nitrogênio, neste caso em seus espermatóforos, que, quando passados às fêmeas, pode ser utilizado para produzir mais ovos e sintetizar toxinas que aumentam seu grau de impalatabilidade (Gilbert, 1972; Brown, 1981; O'Brien *et al.*, 2003; Cardoso & Gilbert, 2007).

Os imaturos de espécies de *Heliconius* alimentam-se exclusivamente das folhas de Passifloraceae (Turner, 1975; Benson *et al.*, 1976, 1978; Brown, 1981) e eventualmente, Turneraceae (já registradas para *Eueides*) (Janzen, 1983). Esse padrão de especificidade de alimento encontrado fornece um exemplo clássico de co-evolução. As plantas são tipicamente trepadeiras e cipós (Ulmer & MacDougal, 2004) sendo que as fêmeas das borboletas posicionam os ovos principalmente nas folhas tenras nos pontos de ramos em crescimento, mais facilmente ingeridas por larvas recém eclodidas (Mugrabi-Oliveira & Moreira, 1996). Muitas vezes o crescimento das larvas é influenciado pela planta hospedeira escolhida pelas fêmeas (Benson *et al.*, 1976; Rodrigues & Moreira 2002), mas fatores ecológicos, como competição, parece também influenciar no crescimento (Sheppard, 1963; Rodrigues & Moreira, 2004). Benson (1978) assinalou uma possível partilha de recursos (plantas hospedeiras) em comunidades de *Heliconius*, resultando em uma correlação entre a riqueza local de espécies de *Heliconius* e a riqueza de Passifloraceae.

As Passifloraceae são conhecidamente tóxicas devido a sua produção de glicosídeos cianogênicos (Nahrstedt & Davis, 1983; Trigo, 2000). Por esta razão, apenas herbívoros especialistas conseguem utilizá-las como recurso, aparentemente abrindo uma excelente oportunidade ecológica para uma radiação adaptativa dos *Heliconius* ao longo da evolução

(Benson *et al.*, 1976). Assim, essas borboletas desenvolveram mecanismos para armazenar, metabolizar e sintetizar esses glicosídeos, durante os quais pode ocorrer a liberação, através da cianogênese, do ácido cianídrico (HCN), um gás tóxico (Nahrstedt & Davis, 1981; Spencer, 1988; Brown & Francini, 1990). As borboletas do gênero *Heliconius* têm a capacidade de sintetizar, *de novo*, os glicosídeos cianogênicos linamarina e lotaustralina a partir dos aminoácidos valina e isoleucina obtidos das plantas (Conn, 1979; Nahrstedt & Davis, 1983; Trigo, 2000). *Heliconius sara* (Fabricius), diferente de outras espécies estudadas, é capaz de sintetizar sem a liberação de HCN. Para isto, utiliza um novo composto, a sarauriculatina, onde a substituição do grupo nitrila por tiol antecipa enzimaticamente a liberação do cianeto (Engler *et al.*, 2000).

Normalmente, os Heliconiini possuem pequenas populações locais que possuem alta sobrevivência e recursos alimentares para larvas e adultos (Brown, 1981). As populações geralmente são heterogêneas no espaço, às vezes apresentando fortes correlações positivas a feições ambientais, tais como margens de rios, várzeas, florestas ralas e áreas perturbadas apresentando recursos florais e plantas-hospedeiras. Não existe evidência de diapausa e, tendo plantas hospedeiras em crescimento, os adultos se reproduzem durante todo o ano com sobreposição de gerações (Ehrlich & Gilbert 1973, Brown, 1981; Ramos & Freitas, 1999). Geralmente, os indivíduos vivem de forma solitária durante o dia aprendendo a localizar os recursos, e muitos deles percorrem caminhos diários alimentando-se das mesmas flores (Waller & Gilbert, 1982). As populações de *Heliconius*, por sua vez, parecem sofrer efeitos de mortalidade mais fortes no estágio de pupa e nos instares larvais iniciais, sendo que a falta de alimento, predação, parasitoidismo e tempestades são assinaladas como as principais causas (Brown, 1981; Smylei, 1985).

Na realidade, pouco se sabe pouco de concreto sobre a regulação populacional de *Heliconius*, mas acredita-se que a *disponibilidade* de planta-hospedeira deve ser o principal processo de regulação. Entende-se por '*disponibilidade*' o número total de novos ramos de *Passiflora*, que são de boa qualidade para as larvas, produzidos por hectare por mês. Nada se sabe sobre doenças ou predação interferindo na população de *Heliconius* como processo dependente da densidade, já que ataques raramente são vistos no campo. Desta forma, disponibilidade de planta-hospedeira deve ser o principal fator de regulação de tamanho populacional, mas nunca foi estudado. Isto faria um experimento interessante (porém trabalhoso) para uma equipe com vários pesquisadores de diferentes locais estudando a mesma espécie (Benson, comunicação pessoal).

O atual estudo focaliza a dinâmica sazonal de *Heliconius sara apseudes*. Esta borboleta possui distribuição neotropical (do sul do México ao sul do Brasil) (Emsley, 1963; Brown, 1979, DeVries, 1987). Existem aproximadamente 11 subespécies de *H. sara*, sendo 10 encontradas nas regiões norte e oeste da América do Sul e Central, e uma, *H. sara apseudes*, na Mata Atlântica (Brown & Mielke, 1972; Brown, 1979; Cardoso, 2005). No sul desta região, o estado de Santa Catarina parece ser o limite de distribuição (Holzinger & Holzinger, 1994) sendo no Rio Grande do Sul documentado apenas cinco indivíduos coletados na Mata Atlântica (Iserhard *et al.* 2010).

As fêmeas de *Heliconius sara* põem ovos agrupados nos ápices de ramos em desenvolvimento de plantas robustas, sendo documentadas a utilização de *Passiflora auriculata*, *P. rhamnifolia* (Brown & Mielke, 1972) e *Tetrastylis ovalis* (Benson *et al.*, 1976). As fêmeas depositam grupos de 15 a 40 ovos. As larvas se alimentam gregariamente e também formam agregações de pupas (Brown, 1981). Nesta espécie, na Reserva Florestal de Linhares, as fêmeas possuem maior comprimento alar do que os machos, sendo que

estes possuem duas classes diferentes de tamanho alar os pequenos e os grandes. Essa diferença no comprimento alar, neste local, causa diferentes tipos de comportamentos reprodutivos, onde os pequenos defendem territórios e os grandes conseguem melhor encaixe na pupa, conseguindo assim copular com as fêmeas (Hernández & Benson, 1998)

Perante este cenário, este trabalho teve a finalidade de entender se a dinâmica populacional de uma espécie de *Heliconius* em seu limite de distribuição, dentro de uma região subtropical, é similar aos padrões já encontrados em florestas tropicais. Assim, o objetivo geral deste estudo foi examinar os padrões de abundância de *Heliconius sara apseudes* durante um ano em uma localidade próxima ao limite de sua distribuição geográfica, no sudeste do Brasil. Dentre os objetivos específicos estão:

1. Verificar se os machos emergem antes do que as fêmeas na população, ou seja, analisar se existe protoandria.
2. Observar se os indivíduos se distribuem uniformemente através da área, formando uma unidade demográfica única.
3. Evidenciar se existe correlação entre a riqueza de espécies floridas e o número de indivíduos adultos presentes na população.
4. Analisar se a razão sexual é uniforme no local de estudo, não havendo desvios em nenhuma época do ano para nenhum dos sexos.
5. Observar se existe diferença entre os sexos no número de indivíduos ativos (voando), temporalmente e espacialmente.
6. Verificar o tamanho do corpo a partir do comprimento das asas anteriores analisando se existe variação temporal ou espacial entre os sexos.
7. Observar se os indivíduos desta espécie são, em sua maioria, residentes ou dispersantes na região de estudo.

MATERIAL E MÉTODOS

LOCAL E PERÍODO DE ESTUDO

O estudo foi realizado durante os 12 meses do ano 2009 na estrada da represa da USIMINAS (antiga COSIPA) no município de Santos, São Paulo, Brasil, com acesso pela Rodovia Piaçaguera-Guarujá sentido Guarujá - São Paulo. Este ambiente, com altitude de aproximadamente 17 m, está inserido na bacia hidrográfica do Rio Quilombo que tem 66,7 km² e está situada entre as Serras do Morrão (margem direita) e do Quilombo (margem esquerda). Toda a área acima da cota de 100 m pertence ao Núcleo Cubatão do Parque Estadual da Serra do Mar e é gerenciado pela Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo (Francini, 2010a). A estrada com 8,6 km de comprimento é situada na margem direita do Rio Quilombo (coordenadas 23°51'35"S - 46°21'01"W e 23°49'18"S-46°18'37"W), um pequeno curso d'água que se origina na Serra do Mar a poucos quilômetros ao norte da área de estudo (Figura 1).

A área de estudo se caracteriza por um clima subtropical úmido. No outono a temperatura média é de 21°C (abril a junho), no inverno e começo da primavera (junho a setembro) a temperatura média é 19°C e durante o verão austral (dezembro, janeiro e fevereiro) as temperaturas médias alcançam 25°C, com máximas de 38°C. Já as chuvas, que totalizam anualmente 2.541 mm (1941-1970), se concentram fortemente nos meses de verão. Nos três meses de inverno (junho, julho e agosto) chove pouco. Normalmente, não ocorre deficiência hídrica durante o ano (Santos, 1965) (Figura 2- A).

Segundo a classificação de Köppen, esta região está inserida no clima Af (Pluvial Tropical). No sistema de Holdridge (1966), desenvolvido especificamente para reconhecer a diversidade dos climas tropicais, a classificação é Subtropical Muito Úmido. Em 2009,

de acordo com dados do CIIAGRO (IAC), o regime de temperatura pouco diferenciou de anos anteriores (entre 1941-1970, dados Embrapa). Porém, a precipitação no ano de estudo mostrou-se relativamente uniforme no final da estação chuvosa (março-junho) (quando normalmente ocorre uma queda acentuada), com aproximadamente 100 mm de chuva mensal, seguido por um julho anormalmente chuvoso, com cerca de 300 mm de precipitação (Figura 2 – B).

A área de estudo fica no domínio Mata Atlântica (Figura 3). Embora possua grande área de floresta, esta foi altamente modificada por ação antrópica. A vegetação original era de floresta submontana nas encostas de acordo com a classificação de Ururahy *et al.* (1983). Ao longo da estrada existem muitas plantas de borda como *Bidens alba* (Asteraceae), *Stachytarpheta cayenensis* (Verbenaceae) e *Asclepias curassavica* (Apocynaceae) que são importantes fontes de néctar para as borboletas e florescem praticamente o ano inteiro. Algumas espécies de Asteraceae dos gêneros *Vernonia*, *Austroeupeatorium* e *Chromolaena* florescem de abril a maio, período em que a comunidade de borboletas parece aumentar em riqueza e abundância. O lírio do brejo (*Hedychium coronarium*) (Zingiberaceae) e a maria-sem-vergonha (*Impatiens walleriana*) (Balsaminaceae) também são abundantes na borda da estrada (Figura 3), mas não atraem *Heliconius*.

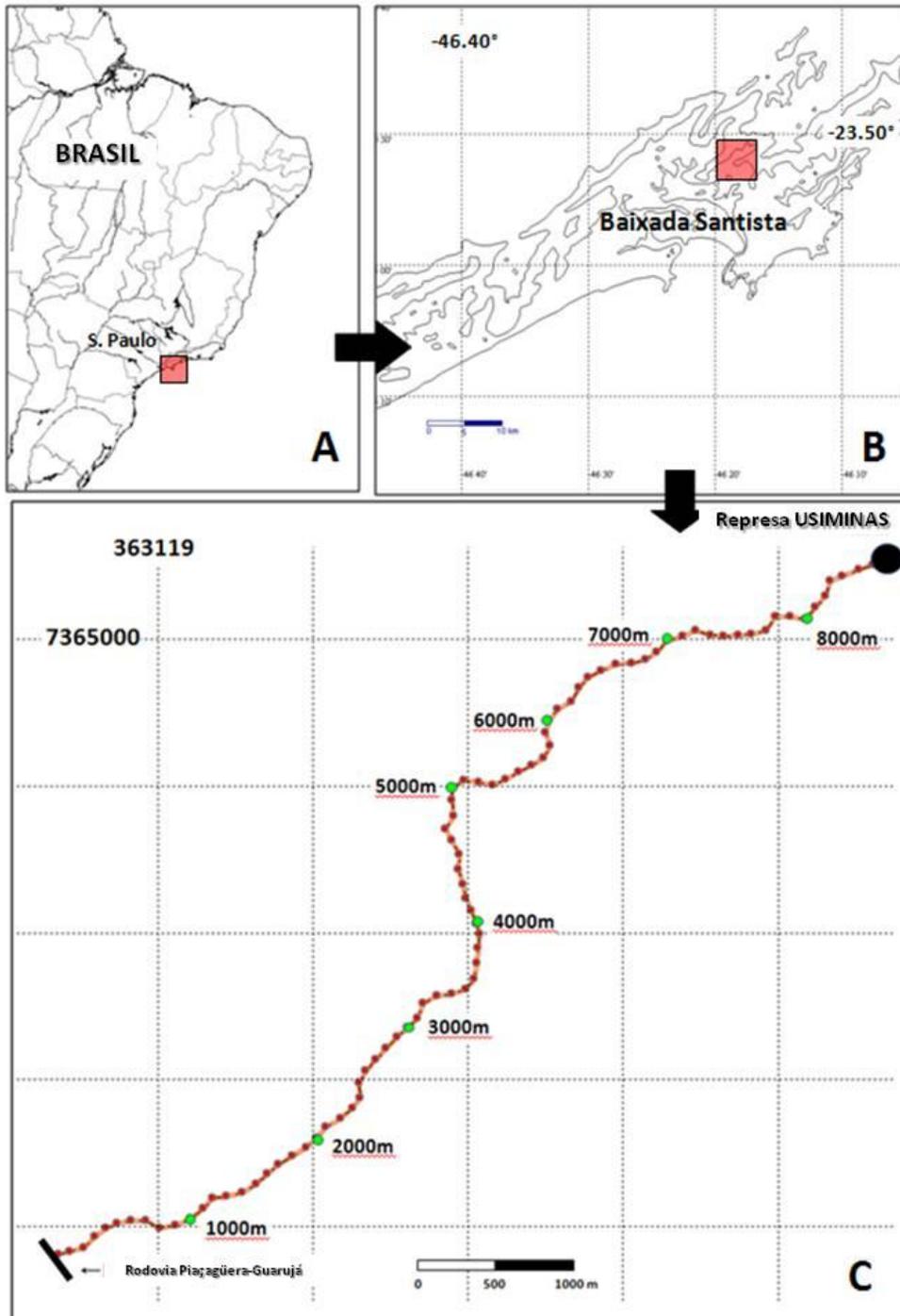
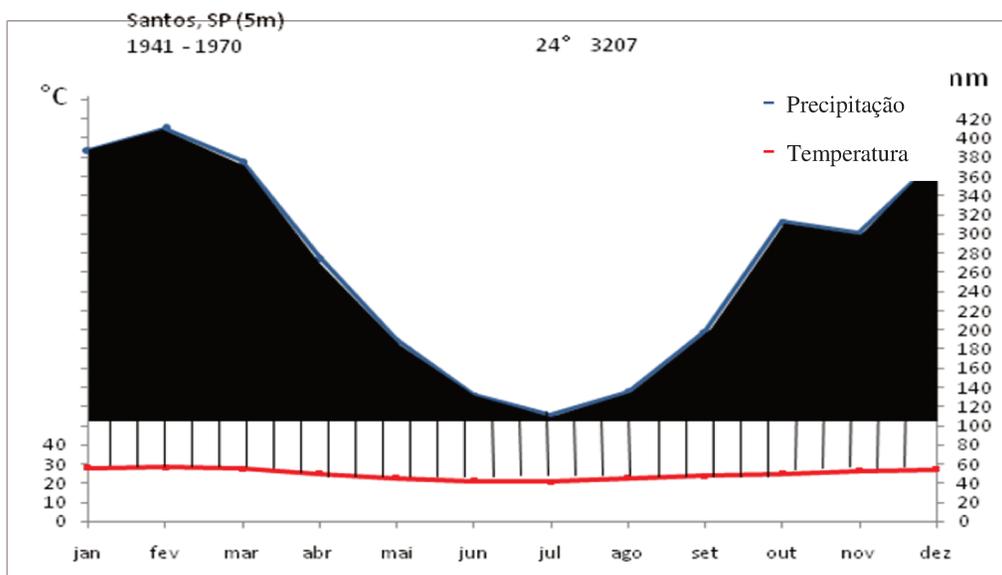


Figura 1. Mapa localizando o Vale do Rio Quilombo; Santos, SP. **A** – Localização (Brasil). **B** – Baixada Santista com destaque no local de estudo. **C** – detalhe da estrada da Usiminas no Vale do Rio Quilombo, com seus segmentos de 1 km (pontos verdes) e a subdivisão de 100m (pontos vermelhos).

A



B

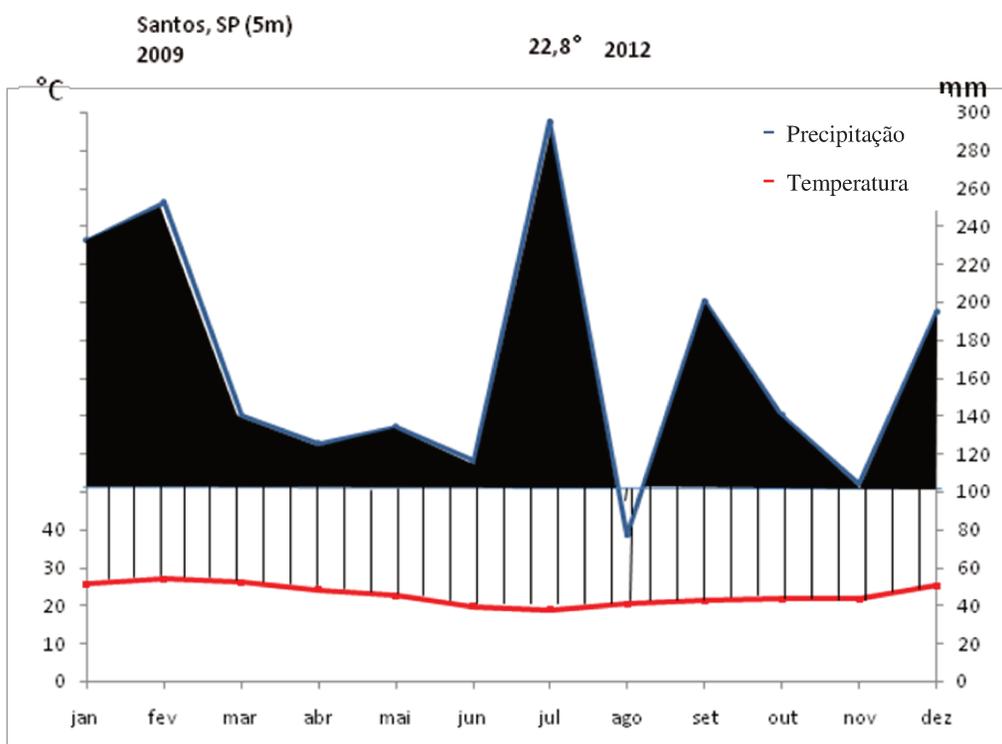


Figura 2. Diagramas de Walter-Lieth da cidade de Santos. **A** – Média de 30 anos (1941-1970) (dados Embrapa – Banco de dados climáticos do Brasil) e **B** –2009 (dados CIIAGRO – Instituto Agrônômico de Campinas).



Figura 3. Aspecto geral e recursos florais no local de estudo (Vale do Rio Quilombo). **A** – Vista da mata de encosta (floresta submontana de encosta), **B** – Árvores em regeneração com as bordas dominadas por plantas ruderais, **C** – flores de *Asclepias curassavica* (Apocynaceae) **D** – *H. sara* se alimentando em flores de *Vernonia beyrichii*. (Asteraceae), **E** – *H. sara* em flores de *Chromolaena laevigata* (Asteraceae), **F** – flores de *Bidens alba* (Asteraceae).

COLETA E ANÁLISE DE DADOS

As observações foram realizadas durante todos os meses de 2009 (exceto o mês de julho) com duas ou três visitas semanais ao local, totalizando aproximadamente 400 horas de campo. Para estudar a população, foi utilizado o método de Captura, Marcação, Liberação e Recaptura (CMLR) (Figura 4) (Sheppard & Bishop, 1973; Gall, 1985; Francini, 2010b). Para tanto, em cada visita, a estrada foi percorrida duas vezes, ida e volta, sendo coletados com rede entomológica os indivíduos de *H. sara* avistados. Os indivíduos capturados pela primeira vez tiveram suas asas (anteriores e posteriores) presas com pregador de roupa e, receberam em seguida uma marca de identificação alfa-numérica de dois dígitos, feita com caneta de tinta permanente preta (caneta de retroprojeter ponta fina) na parte ventral da mancha amarela da asa anterior direita (Figura 5). Para cada indivíduo foi registrado o local de captura, a data, o horário, o comportamento no momento da coleta (voando, pousado ou alimentando-se), o comprimento da asa anterior (CAA), e um índice de condição alar (desgaste alar, que fornece estimativa de idade), seguindo Ehrlich & Davidson (1960), usando as categorias ‘novo’, ‘intermediário’ e ‘velho’. Após a tomada de dados, o inseto foi imediatamente liberado no local de captura. Quando um indivíduo marcado foi recapturado, foram registrados apenas sua condição alar, o local de coleta, a data e o horário. Nenhum indivíduo foi recapturado no mesmo dia em que foi marcado.

Para facilitar as análises e conseguir observar padrões populacionais, os dados foram tabulados em semanas iniciadas na primeira semana de janeiro. As semanas subsequentes foram obtidas contados 7 dias seguidos, iniciados aos domingos e terminados nos sábados. Desta forma, no total, foram obtidas 52 semanas de estudo. O mês de julho foi contabilizado nas análises, porém não foi amostrado. Amostras anteriores - desde julho de

2008 - foram feitas no local e serviram como estudo piloto para ajuste de metodologia e análise dos dados.

A comparação da taxa de recaptura entre os sexos foi feita a partir da comparação entre duas proporções (machos e fêmeas) (Teste Z). Já o tamanho populacional para cada semana foi estimada usando o método de “número mínimo vivo” (NMV), sendo definido como o número de indivíduos sabidamente vivos num determinado dia e calculado como o total de capturas e recapturas na semana, acrescentado o número de indivíduos marcados antes da data e recapturado posteriormente, porém não registrados na semana. A análise foi realizada separadamente para machos e fêmeas com o uso de tabelas onde os indivíduos foram listados nas linhas e as datas nas colunas. Os dados foram codificados para distinguir entre indivíduos sem recapturas e aqueles com uma ou mais recapturas. Por convenção, para os indivíduos que foram avistados apenas na marcação foi atribuído o número ‘5’ na data de coleta. Os que foram recapturados ao menos uma vez foram indicados pelo código ‘3’ na data de recaptura, ‘1’ na data de captura e ‘2’ nas datas intermediárias entre a captura e a recaptura (indivíduos marcados a risco; estiveram presentes sem serem efetivamente avistados). Por fim, a data da última recaptura foi assinalada pelo número ‘4’ (Tabela 1).

Esta maneira de tabular os dados permitiu extrair o número de indivíduos marcados, recapturados e marcados a risco em cada data. Pela soma destes, foi estimado o número mínimo vivo (NMV) por dia e por semana. O NMV foi usado em preferência a outros indicadores de abundância porque os resultados obtidos condizem com realidade e segurança o tamanho populacional e não utiliza estimativas baseadas em recapturas, de valor duvidoso quando as recapturas são poucas. Outro fato é que existe o efeito de coleta (indivíduos demoram a voltar para o local onde foram coletados) em algumas espécies de *Heliconius*. Este afeta no tempo que o indivíduo demora em voltar às manchas de

inflorescências. Neste caso o número de recaptura diminui, causando maiores erros nas estimativas populacionais mais conhecidas (Mallet *et al.*, 1987). Visto que o NMV subestima o tamanho populacional por um fator desconhecido, ele serve apenas como um índice de abundância relativa que permite comparações espaciais e temporais usando análises de frequência simples, com os testes Qui-quadrado e G (Zar, 1998; Statsoft, 2010).

Na análise espacial, a contagem do número de machos e fêmeas por segmentos (trechos de 1 km de extensão) empregou uma metodologia similar à anterior, mas registrando o local (segmento) da coleta da borboleta. Desta forma, além de obter o número de indivíduos por segmentos em cada semana, foram contados também indivíduos residentes e dispersantes no estudo.

Para testar a hipótese de igualdade entre os sexos ‘entre’ os segmentos foi realizado o teste de Qui-quadrado com correção de Yates, enquanto para testar a igualdade entre os sexos ‘dentro’ dos segmentos foi realizado o teste de G.

Após evidenciar que nenhum indivíduo foi encontrado no segmento 4 e, levando-se em consideração a idéia da formação adaptativa do deme (Edmunds & Alstad, 1978), foram sugeridas a formação de duas unidades demográficas populacionais distintas, dentro da mesma população. Esta idéia foi mais reforçada por não serem encontrados indivíduos dispersantes entre estas unidades demográficas. Assim, foram propostas a unidade demográfica 1 (UD1) formada pelos indivíduos presentes nos segmentos 1, 2 e 3 e, a unidade demográfica 2 (UD2) que incluía os indivíduos dos segmentos 5, 6, 7, 8 e 9. Para saber se existia diferença na abundância entre essas duas unidades demográficas foi realizado o teste G e a razão sexual em cada unidade demográfica foi testada pelo teste de Qui-Quadrado.

A hipótese de atividade (número de indivíduos ativos) foi testada utilizando somente vistos ativos na população, ou seja, indivíduos marcados e recapturados, sendo excluídos os marcados a risco. Para isso, foram contabilizados o número de machos e de fêmeas ativos na unidade demográfica 1 e na 2 e realizado um teste Qui-quadrado entre os sexos e entre as populações.

A fenologia de floração foi avaliada para espécies vegetais utilizadas por *Heliconius sara* como recurso (néctar e pólen). Para isso, em todas as visitas eram anotadas quais espécies estavam floridas. Os locais onde os indivíduos foram coletados foram registrados no momento da captura de cada borboleta e serviram para quantificar a visitação de flores ao longo do estudo. Para observar se a riqueza de espécies de plantas floridas tinha relação com o NMV foi feita uma correlação de Pearson entre as duas variáveis.

A dispersão de borboletas relativa ao ponto de encontro inicial foi avaliada usando indivíduos recapturados distantes do ponto de marcação. Indivíduos recapturados mais de 200m de onde marcados foram considerados dispersores, enquanto os que foram recapturados no mesmo local da captura inicial, residentes. Essa distância foi estabelecida porque 200m ainda é considerada a área de vida de espécies de *Heliconius*.

Para caracterizar o tempo de permanência na área foi registrado para cada indivíduo o tempo (em dias) em que permaneceu na população, sendo ordenados, do maior para o menor, os tempos de machos e fêmeas separadamente. Também foi calculado o tempo de permanência médio dos indivíduos de cada sexo com comparação feita através do teste não paramétrico Kruskal-Wallis.

Para avaliar as variações de tamanho alar de *H. sara* ao longo do período de estudo foi calculado, para cada semana, o comprimento médio da asa anterior (mm) em machos e

fêmeas. Para avaliar se existia diferença em relação ao tamanho alar entre os sexos, durante o período do estudo e entre as populações, foi realizada uma ANOVA de múltiplos fatores.

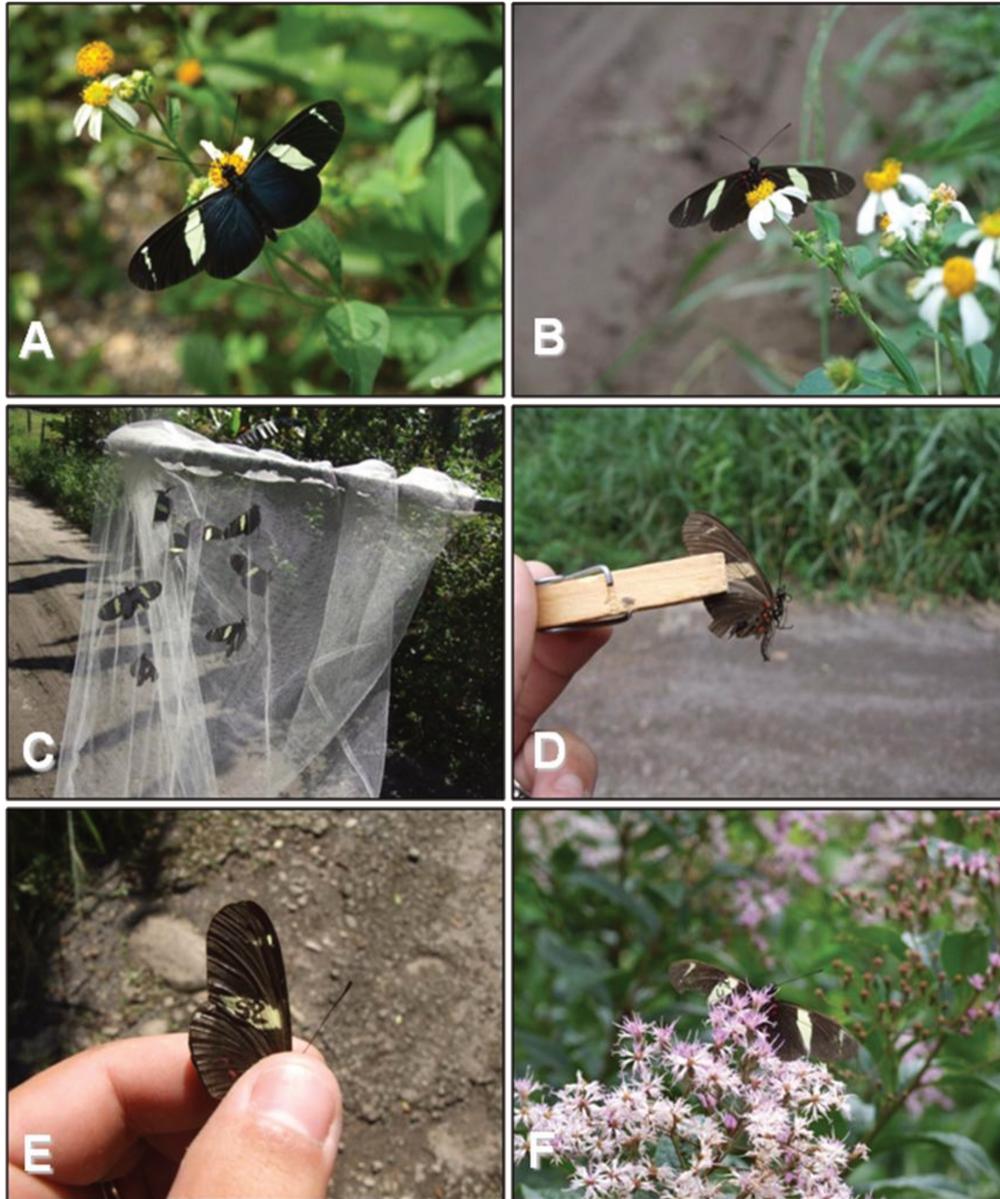


Figura 4. Metodologia de captura-recaptura. **A e B**- indivíduo de *Heliconius sara* se alimentando em flor de *Bidens alba*, antes da captura. **C** – indivíduos de *Heliconius sara* capturados em rede entomológica. **D** - indivíduo com as asas presas por pregador antes de marcar. **E** – indivíduo marcado e **F** – indivíduo recapturado por fotografia digital (número C7).

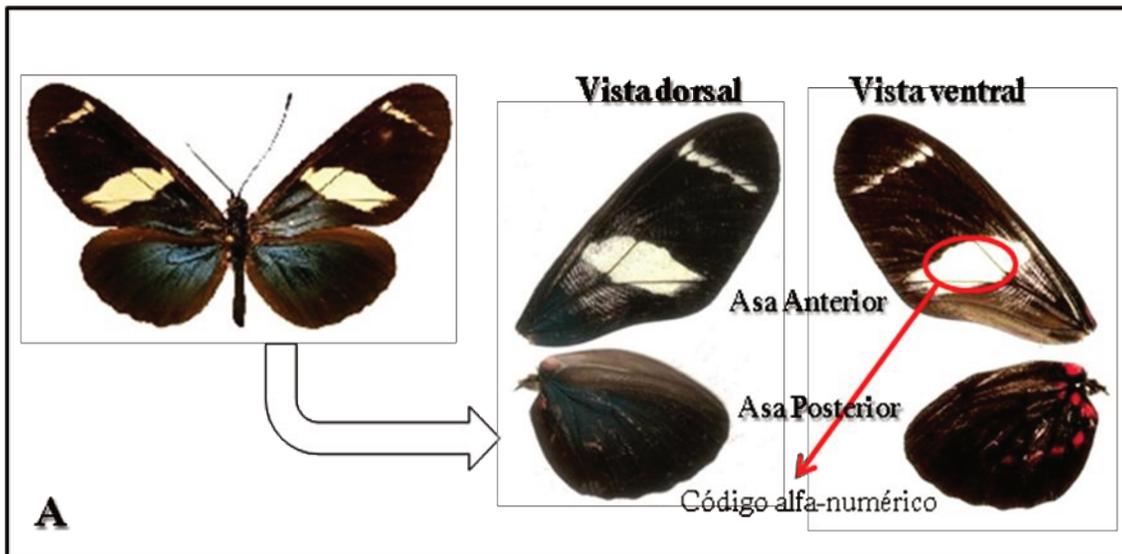


Figura 5. Detalhes da marcação dos indivíduos de *Heliconius sara*. **A** – Código alfa numérico na parte ventral da asa anterior. **B** – Dois indivíduos marcados no campo seguindo a metodologia (S2 e C7).

Tabela 1. Exemplo ilustrativo da elaboração de tabelas para obtenção do tamanho populacional (dados não reais). Indivíduos que foram apenas marcados possuem o número ‘5’ na data de coleta (amarelo), indivíduos que foram recapturados tiveram número ‘3’(verde) na data de sua captura e número ‘4’ (roxo) na sua última recaptura. No período entre a captura e a recaptura os indivíduos receberam número ‘2’ (azul), sendo conhecidos portanto como marcados a risco (estão presentes mais não foram avistados).

CÓDIGO	DIAS									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A3	1	2	2	2	2	4	0	0	0	0
A4	1	2	2	2	2	3	2	2	2	4
A5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A7	1	2	2	2	2	4	0	0	0	0
A8	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A9	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B0	1	2	2	2	2	4	0	0	0	0
B1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B3	1	2	2	2	2	3	2	2	2	4
B4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0

RESULTADOS

TAMANHO POPULACIONAL, ATIVIDADE E ESTRUTURA ESPAÇO-TEMPORAL DE *H.SARA*

No Vale do Rio Quilombo, durante o período de estudo, foram marcados 498 indivíduos de *H. sara*, sendo 378 machos e 120 fêmeas. As taxas de recaptura de machos e fêmeas foram similares ($Z=0,29$; $p= 0,008$): machos 28,0% (106 recapturas) e nas fêmeas 26,7% (32 recapturas) sendo a taxa de recaptura total de 27,7% (138 recapturas).

Os resultados demonstram uma protandria na população. Isso porque na semana 18 ocorre o surgimento tendencioso aos machos, com uma razão sexual de aproximadamente 4,8 machos para 1 fêmeas. Com o passar do tempo o número de fêmeas aumenta consideravelmente diminuindo a razão sexual, chegando a uma razão sexual de 2,2 machos para 1 fêmea na semana 21 (Tabela 2).

Em relação ao Número Mínimo Vivo (NMV), os dados demonstram que o número de machos foi superior ao de fêmeas durante todo o período de estudo. A população de machos de *H. sara* teve seu pico anual de abundância no início de maio (semana 22) com de 214 indivíduos enquanto o pico de fêmeas ocorreu um pouco antes (semana 21), com 80 indivíduos. Desta forma, a grande maioria dos indivíduos foram encontrados no final do período úmido e início do período de seca. Durante as semanas subseqüentes o NMV foi decaindo até não serem mais encontrados indivíduos no início do mês de outubro (Figura 6).

Tabela 2. Número de indivíduos marcados e recapturados de ambos os sexos durante o período de estudo com as respectivas idades (N- novo, I – Intermediário e V – Velho) e a razão sexual semanal.

Mês	Semanas	Machos	N	I	V	Fêmeas	N	I	V	M por F
Abril	SEM 18	29	24	4	1	6	6	0	0	4,83
	SEM 19	10	8	1	1	3	3	0	0	3,33
Maio	SEM 20	104	93	8	3	42	39	2	1	2,48
	SEM 21	65	39	20	6	29	20	7	2	2,24
	SEM 22	79	62	14	3	25	20	5	0	3,16
	SEM 23	39	28	6	5	13	7	5	1	3,00
Junho	SEM 24	42	31	10	1	8	4	4	0	5,25
	SEM 25	41	28	9	4	7	5	2	0	5,86
	SEM 26	32	13	16	3	7	1	5	1	4,57
	SEM 27	20	6	10	4	8	4	4	0	2,50
Julho	SEM 28	8	4	1	3	8	6	2	0	1,00
	SEM 33	25	12	9	4	4	0	1	3	6,25
Agosto	SEM 34	15	8	6	1	0	0	0	0	--
	SEM 35	10	2	5	3	0	0	0	0	--
	SEM 36	14	6	3	5	0	0	0	0	--
	SEM 37	11	4	4	3	0	0	0	0	--
Setembro	SEM 38	6	2	3	1	0	0	0	0	--
	SEM 39	5	2	2	1	0	0	0	0	--
	SEM 40	6	2	3	1	0	0	0	0	--
Outubro	SEM 41	7	1	2	4	0	0	0	0	--

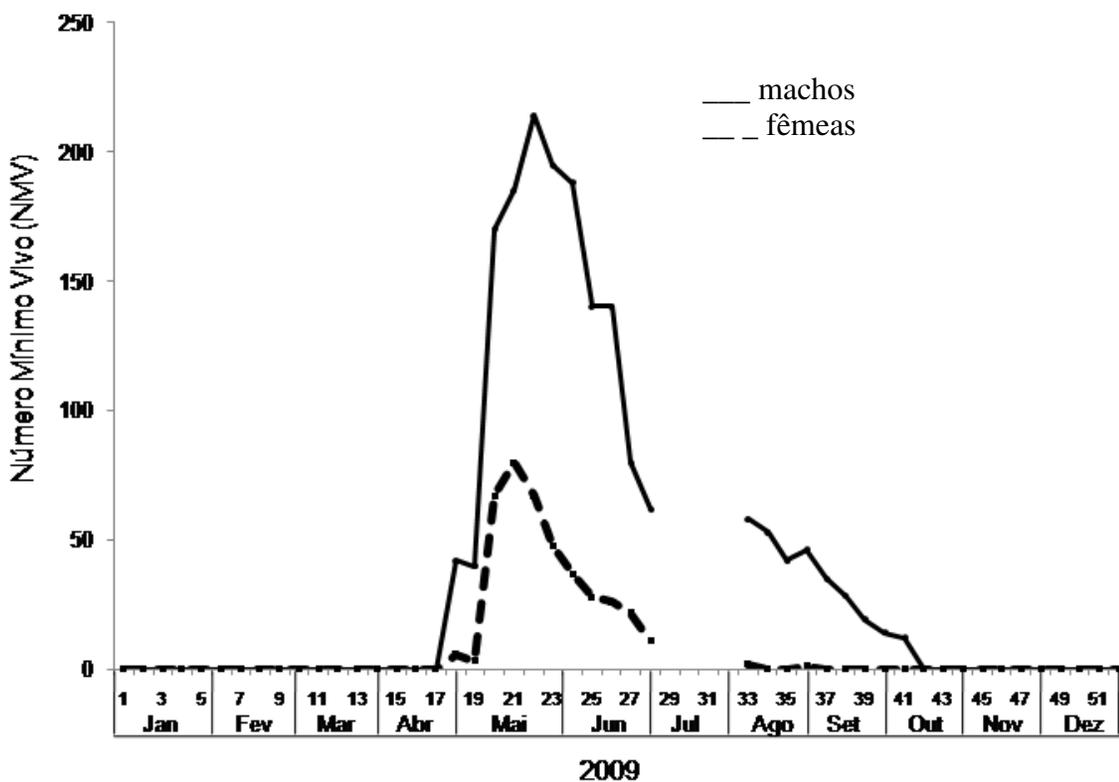


Figura 6. Número mínimo vivo (NMV), levando em consideração indivíduos marcados, recapturados e marcados a risco, na população de *Heliconius sara* no Vale do Rio Quilombo durante 52 semanas do ano de 2009. Entre a semana 29 e a 33 não houve amostragem.

O padrão de atividade (número de indivíduos ativos) de machos e fêmeas, ao longo do tempo, foi similar nos períodos, mas diferentes em relação ao número de indivíduos (dominância de machos). Tanto em machos quanto em fêmeas o número de indivíduos ativos foi maior entre os meses de abril – junho (semanas 18 - 26). No final do mês de abril (semana 18) indivíduos de ambos os sexos começaram serem avistados ativos e o pico de atividade aconteceu três semanas após o início do avistamento (semana 20 – mês de maio). Após esse pico, o número de indivíduos ativos semanalmente foi diminuindo até desaparecerem no mês de outubro. Durante 24 visitas realizadas de janeiro a meados de

abril de 2009 não foram avistados indivíduos de *H. sara* ativos no local de estudo, assim como no período de outubro a dezembro (Figura 7).

O período em que foi avistado o maior número de indivíduos ativos (abril-junho) coincidiu com a época de floração de muitas espécies de plantas que servem como alimento para os adultos de *H. sara*. Dentre elas, *Bidens alba*, *Vernonia beyrichii*, *Elephantopus mollis*, *Austroeuatorium inulaefolium*, *Asclepias curassavica* e *Tithonia speciosa*. Durante o estudo, foram registrados mais indivíduos (n= 292; 58,6%) se alimentando de *Bidens alba* do que qualquer outro recurso floral. Esta planta, diferente das outras principais flores visitadas, estava disponível durante todo o período de estudo. Quando *Elephantopus mollis*, *Vernonia beyrichii* e *Chromolaena laevigata* estavam floridas foram encontrados indivíduos de *H. sara* nestas, mas como seus períodos de floração são curtos, a porcentagem de utilização de cada uma foi baixa. A frequência de utilização de outras plantas também foi baixa, *Rubus rosaefolius* e *Tithonia speciosa* (Tabela 3). De maneira geral, observou-se uma correlação positiva entre o número de indivíduos de *Heliconius sara* e a riqueza de espécies de plantas floridas (R Pearson = 0,86; p = 0,01), ou seja, quanto maior a riqueza de espécies de plantas floridas maior o número de indivíduos de *H. sara* (Figura 8).

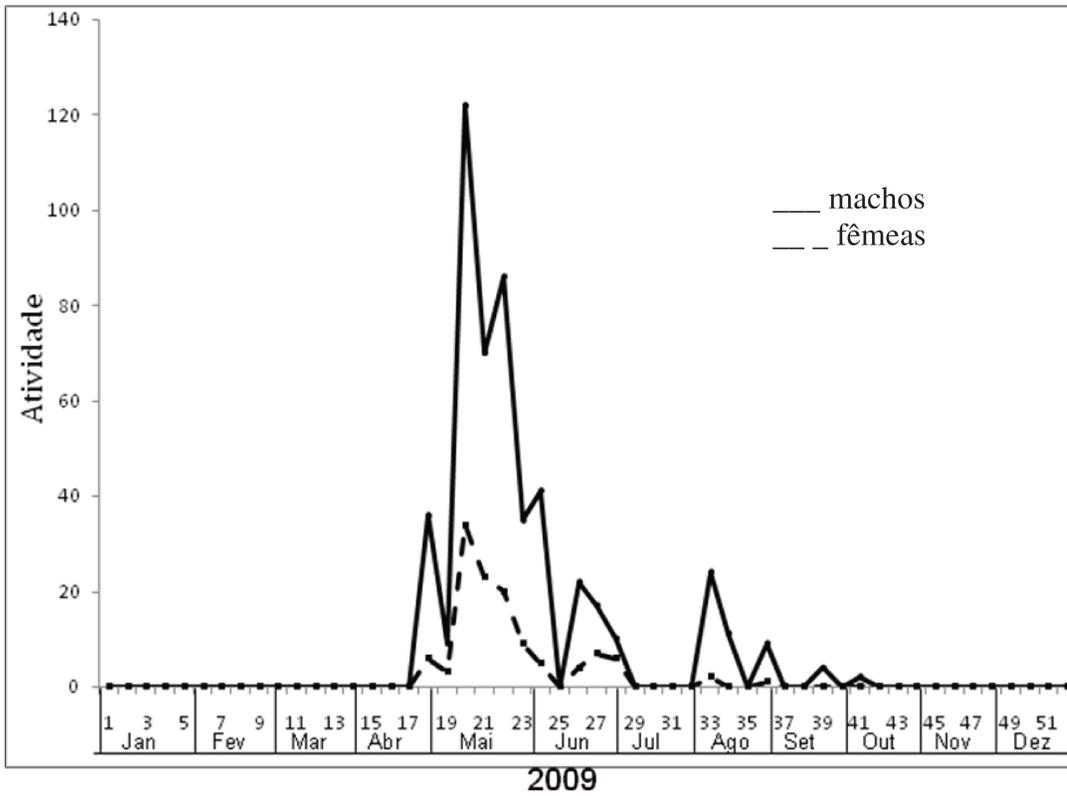


Figura 7. Atividade (número de indivíduos ativos) de *H. sara* no vale do Rio Quilombo durante as 52 semanas de estudo.

Tabela 3. Fenologia das principais plantas utilizadas como recursos florais (néctar e pólen) e sua taxa de uso por *H. sara* no Vale do Rio Quilombo. * indica épocas de limpeza das bordas da estrada que eliminaram as plantas floridas da espécie. – indica época de não obtenção dos dados.

Espécies visitadas		Famílias	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Taxa de uso (%)
<i>Bidens alba</i>	L.	Asteraceae	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	58,6
<i>Austroeupatorium inulaefolium</i>	(H. B. K.) King & Rob.	Asteraceae				X	X								24,1
<i>Elephantopus mollis</i>	Kunth.	Asteraceae					X	X	-						7,4
<i>Vernonia beyrichii</i>	Less.	Asteraceae				X	X								3,5
<i>Chromolaena laevigata</i>	(Lam.) King & Rob, Hook. &	Asteraceae				X									2,9
<i>Tithonia speciosa</i>	Griseb	Asteraceae					X								2,0
<i>Asclepias curassavica</i>	L.	Apocynaceae	X	X	X	X	X	X	-	*	X	X	X	*	0,8
<i>Rubus rosaefolius</i>	Sm.	Rosaceae							-	X					0,7

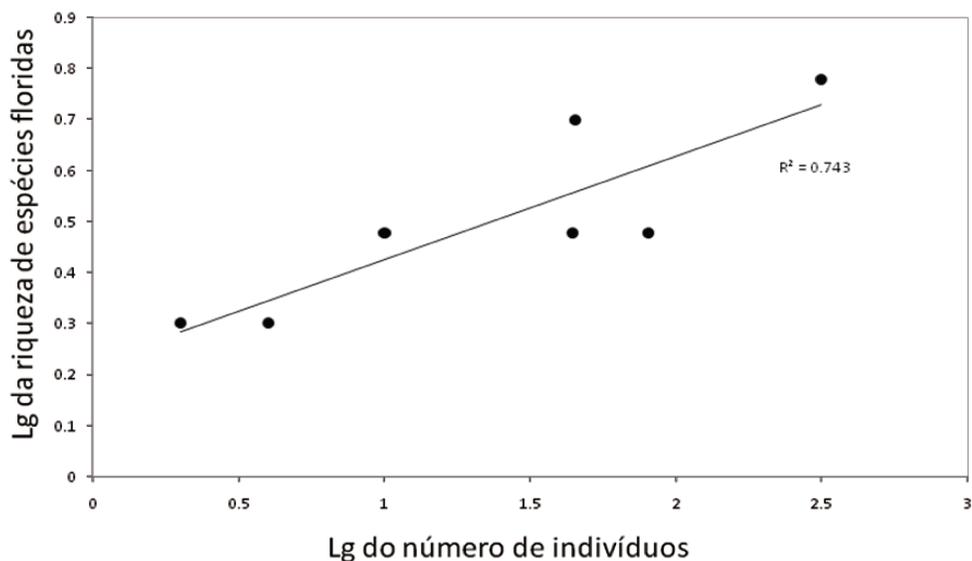


Figura 8. Correlação positiva entre o número de indivíduos de *Heliconius sara* e a riqueza de espécies de plantas floridas nos meses em que a população é encontrada no Vale do Rio Quilombo (R de Pearson = 0,86; $p= 0,01$).

No início do período de vôo, ao final do período chuvoso e início do seco, a razão sexual ficou entre 2 e 3 machos para cada fêmea. Ao avançar o período seco (maio, junho e julho) a proporção de machos aumentou chegando a ficar somente machos a partir da semana 37 (Figura 9).

Espacialmente, o número de machos e de fêmeas de *H. sara* variou entre os segmentos da estrada, sendo encontrados em maior abundância nos segmentos que tinham maior proximidade com a floresta (segmentos 8 e 9) (Figura 10; MACHOS - $\chi^2 = 443,6$; gl

= 8; $p \leq 0,001$; FÊMEAS - $\chi^2 = 166,3$; $gl = 8$; $p \leq 0,001$). Foi observada uma razão sexual tendendo para machos nos segmentos 1, 2, 3, 6, 8 e 9 enquanto nos segmentos 4, 5 e 7 não ocorreu diferença na razão sexual (Figura 10). O segmento 4, local onde não foram encontrados indivíduos, era dominado por capim e *Malvabiscus penduliflora* (Figura 11), plantas que talvez eliminassem, por competição, plantas de borda que servem de recursos florais para *H. sara*.

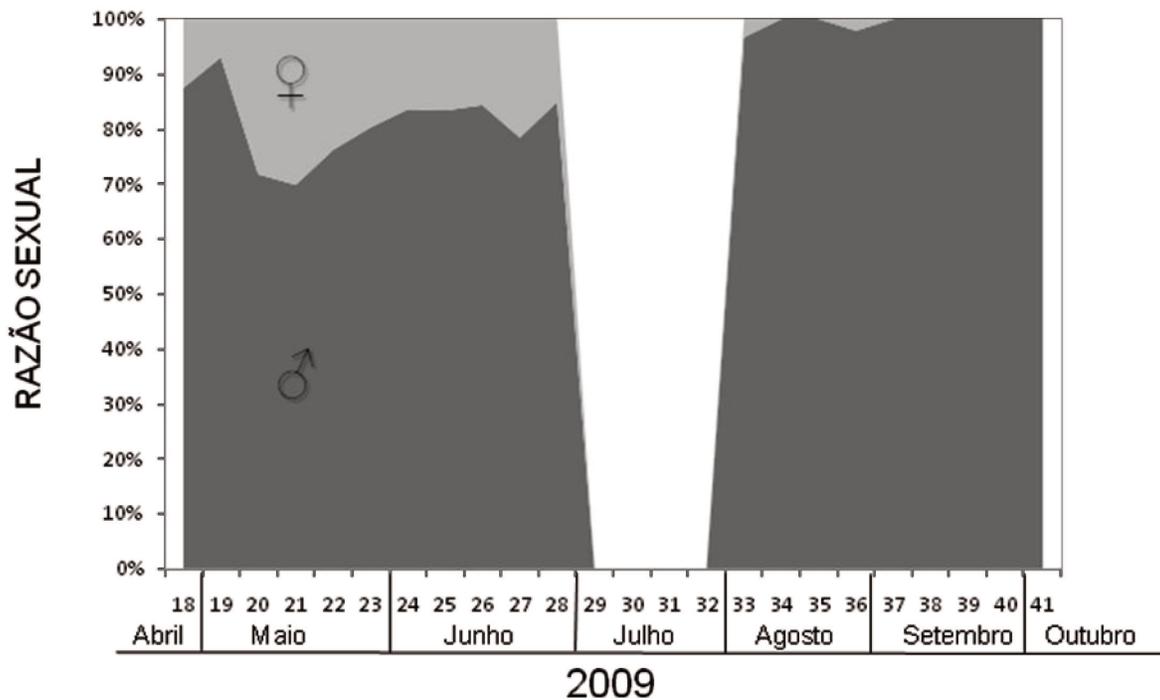


Figura 9. Razão sexual em *H. sara*, no Vale do Rio Quilombo, durante o período de vôo, no ano de 2009.

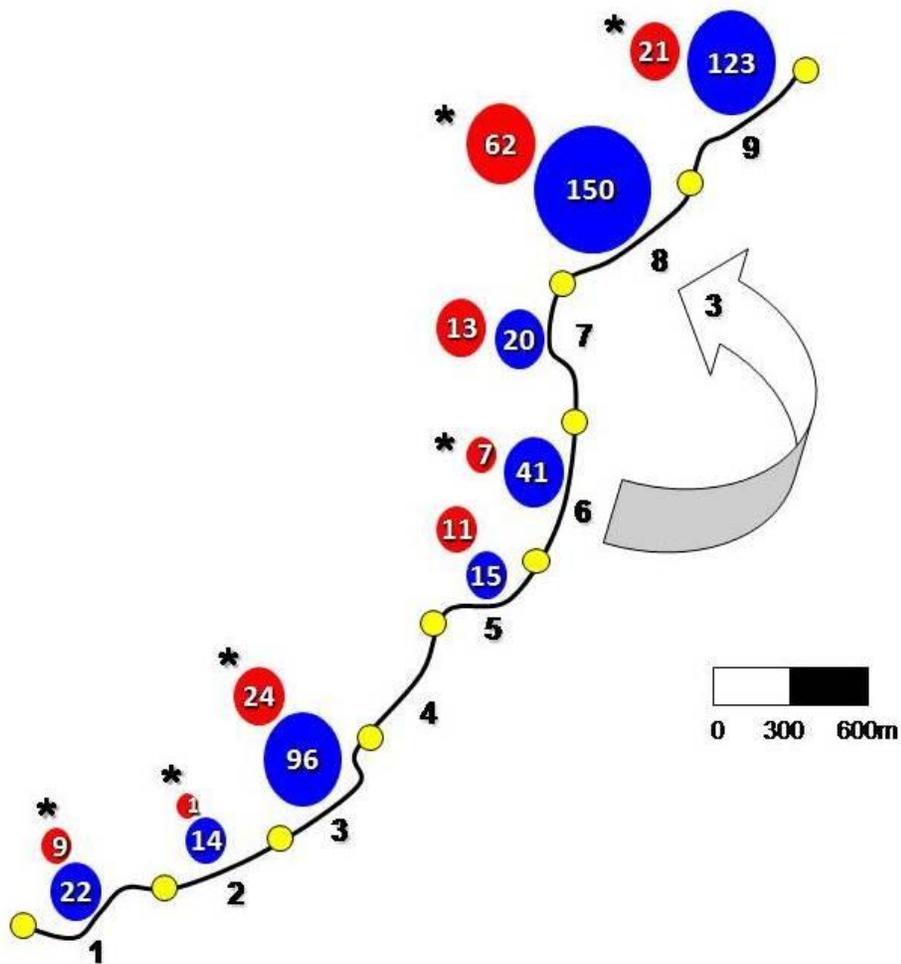


Figura 10. Número de indivíduos machos (azul) e fêmeas (vermelho) de *H. sara* por segmento (ausente no segmento 4). O número de machos, assim como o de fêmeas, são significativamente diferentes entre os segmentos ($\chi^2 = 443,6$; $gl = 8$; $p \leq 0,0001$; machos e $\chi^2 = 166,3$ $gl = 8$; $p \leq 0,0001$; fêmeas). Os asteriscos indicam segmentos com machos mais numerosos que fêmeas. A seta mostra eventos de dispersão a distância (> 1 km) e quantos indivíduos (todos machos) dispersaram-se no sentido indicado.



Figura 11. Característica fisionômicas do segmento 4. Grande quantidade de capim nas bordas o que diminui o crescimento de plantas de borda que são utilizadas por *H. sara*.

A subdivisão da população em duas unidades demográficas (UD1 e UD2) mostrou que a UD2 possui mais indivíduos que a UD1 tanto machos ($G = 99,3$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$) quanto fêmeas ($G = 45,6$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$) e que o número de machos sempre foi superior ao das fêmeas nas duas unidades demográficas (UD1 – $G = 61,8$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$; UD2 –

$G = 122,5$, $gl = 1$; $p \leq 0,001$). Na UD2 a razão sexual foi de aproximadamente 4:1 machos enquanto na UD1 foi de 3:1 machos (Figura 12).

Na unidade demográfica 2 (UD2) foram encontrados mais indivíduos ativos do que na UD1, tanto machos ($\chi^2 = 97,8$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$), quanto fêmeas ($\chi^2 = 43,2$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$). O número de machos ativo sempre foi superior ao de fêmeas tanto na UD1 ($\chi^2 = 57,8$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$) quanto na UD2 ($\chi^2 = 119,2$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$).

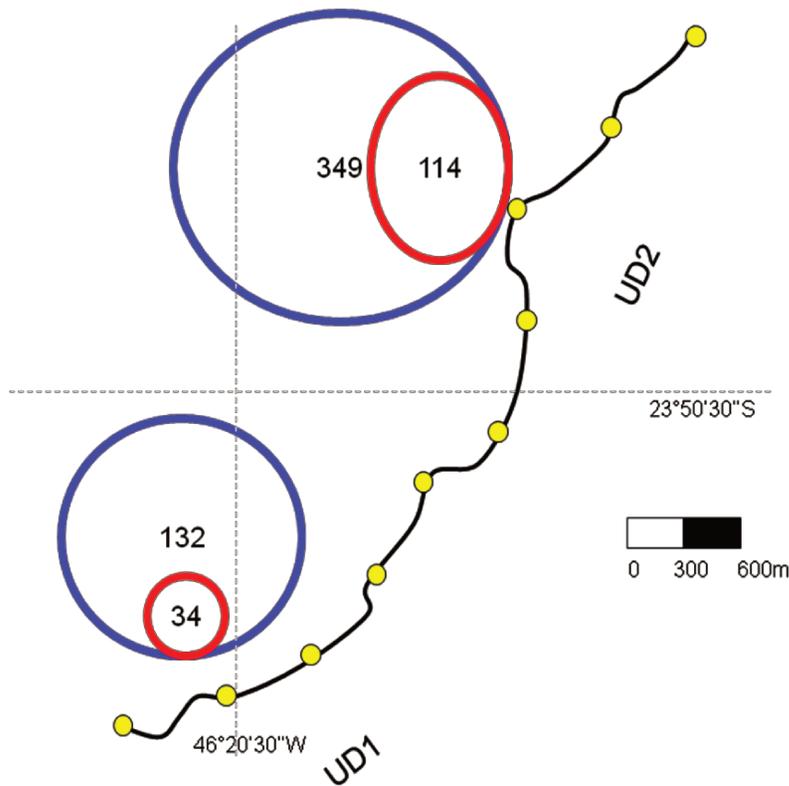


Figura 12. Número total de indivíduos machos (azul) e fêmeas (vermelho) em cada unidade demográfica. Na unidade demográfica 2 (UD2) o número de machos foi maior que a unidade demográfica 1 (UD1) ($G = 99,3$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$) assim como nas fêmeas ($G = 45,6$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$). Na UD1 o número de machos foi superior ao de fêmeas ($G = 61,8$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$), em uma razão sexual de 1:4, assim como na UD2 ($G = 122,56$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$), em uma razão 1:3.

DISPERSÃO, RESIDÊNCIA E TEMPO DE PERMANÊNCIA

Os indivíduos de *H. sara* se mostraram bastante residentes e geralmente foram recapturados a aproximadamente 100 m do ponto da captura inicial. De 138 indivíduos marcados e recapturados (106 machos e 32 fêmeas) apenas seis machos dispersaram-se do ponto de coleta. Destes, três tiveram deslocamentos de até 200 m. Estas distâncias são “suficientemente” pequenas e podem ser consideradas como área de vida do indivíduo. Já a dispersão dos outros três machos, da unidade demográfica 2, que se deslocaram aproximadamente 1800 m, foram registradas no dia seguinte a um forte vento noroeste que soprou na área (Figura 10). A distância média percorrida pelos indivíduos recapturados foi de 436,44 m. A frequência de residência nos machos foi de aproximadamente 96% na UD1 e de 93% na UD2 enquanto não foram encontradas fêmeas dispersantes (Tabela 5).

Tabela 5. Valores de machos e fêmeas residentes e dispersantes nas duas unidades demográficas (UD1 e UD2, respectivamente).

	MACHOS	Residentes	Dispersantes
UD1	28 (96%)	1 (4%)	
UD2	72 (93%)	5 (7%)	
	FÊMEAS		
UD1	7 (100%)	0	
UD2	25 (100%)	0	

O tempo de permanência médio (calculado como o número de dias separando a primeira a última captura) dos machos (18,8 dias, n=81) na população foi superior ao das fêmeas (11,7 dias, n=26) ($H_{80;25} = 6,6$; $p = 0,01$). A permanência máxima de machos foi de 86 dias, enquanto nas fêmeas 44. De maneira geral, machos de todas as idades foram encontrados durante o estudo, sendo a mortalidade praticamente igual em todas as idades

(categorias de desgaste alar) (Tabela 2). Já as fêmeas parecem possuir alta mortalidade nas fases iniciais de vida, evidenciado por serem encontradas muitas fêmeas jovens e poucas velhas (Figura 13, Tabela 2). Os indivíduos recapturados pelo menos uma vez foram recapturados, em média, 1,26 vezes (com um mínimo de uma recaptura e o máximo de quatro). Isso é um forte argumento para a utilização do método NMV já que a taxa de recaptura sob cada indivíduo recapturado é baixa.

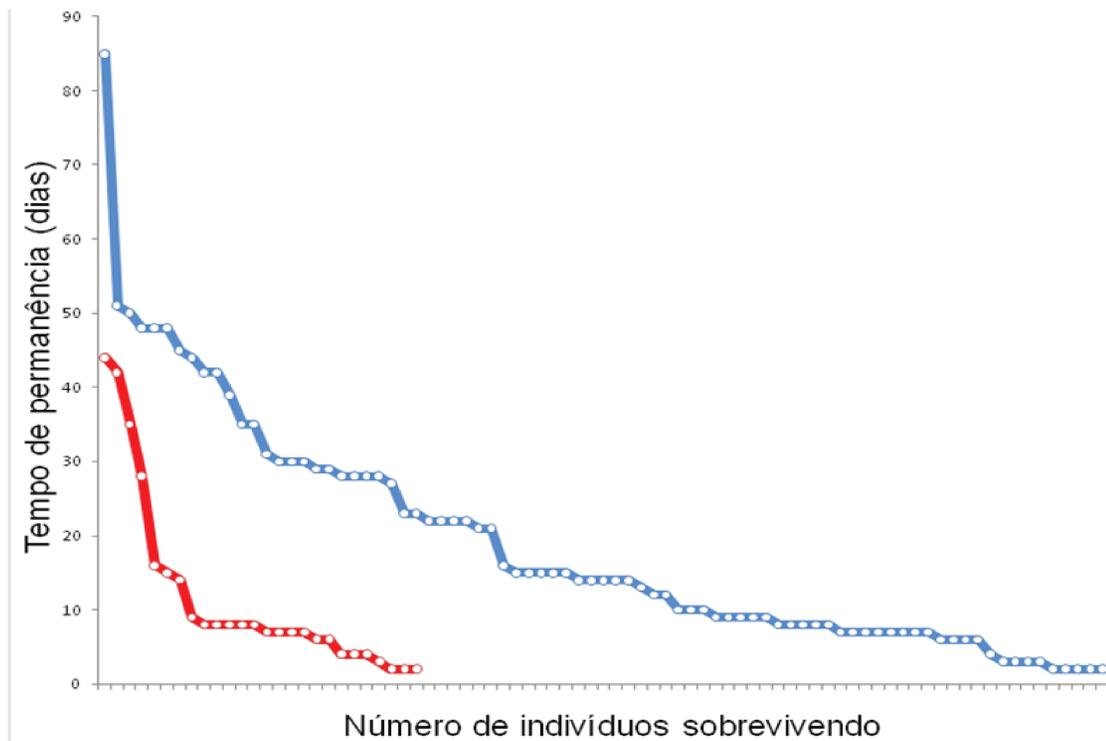


Figura 13. Tempo de permanência (número de dias entre a primeira e a última recaptura) dos indivíduos de *H. sara* no Vale do Rio Quilombo. O tempo de permanência médio dos machos (18,8 dias) foi superior ao das fêmeas (11,7 dias) ($H_{80;25} = 6,6$; $p = 0,01$). A linha azul representa a curva dos machos enquanto a vermelha das fêmeas.

TAMANHO ALAR

Durante o período de estudo o tamanho alar das fêmeas ($35,2 \text{ mm} \pm 2,8$; $n= 120$) foram maiores que a dos machos ($33,4 \text{ mm} \pm 2,6$; $n= 378$) ($F_{1,498}= 42,8$; $p=0,0001$). Foi constatado que as asas dos machos não variaram durante as semanas ($F_{23,1142}=1,52$; $p=0,03$). As asas das fêmeas também não variaram durante o período de estudo ($F_{10,145} = 1,0$; $p= 0,45$).

Na unidade demográfica 1 (UD1) as fêmeas foram maiores que os machos ($F_{1,129} = 5,7$; $p = 0,01$) assim como na UD2 ($F_{1,375} = 27,5$; $p <0,0001$). Porém, o tamanho das fêmeas não variou entre as unidade demográficas ($F_{1,118} = 0,0004$; $p = 0,947$), assim como o tamanho alar dos machos ($F_{1,376} = 0,34$; $p = 0,56$) (Figura 14).

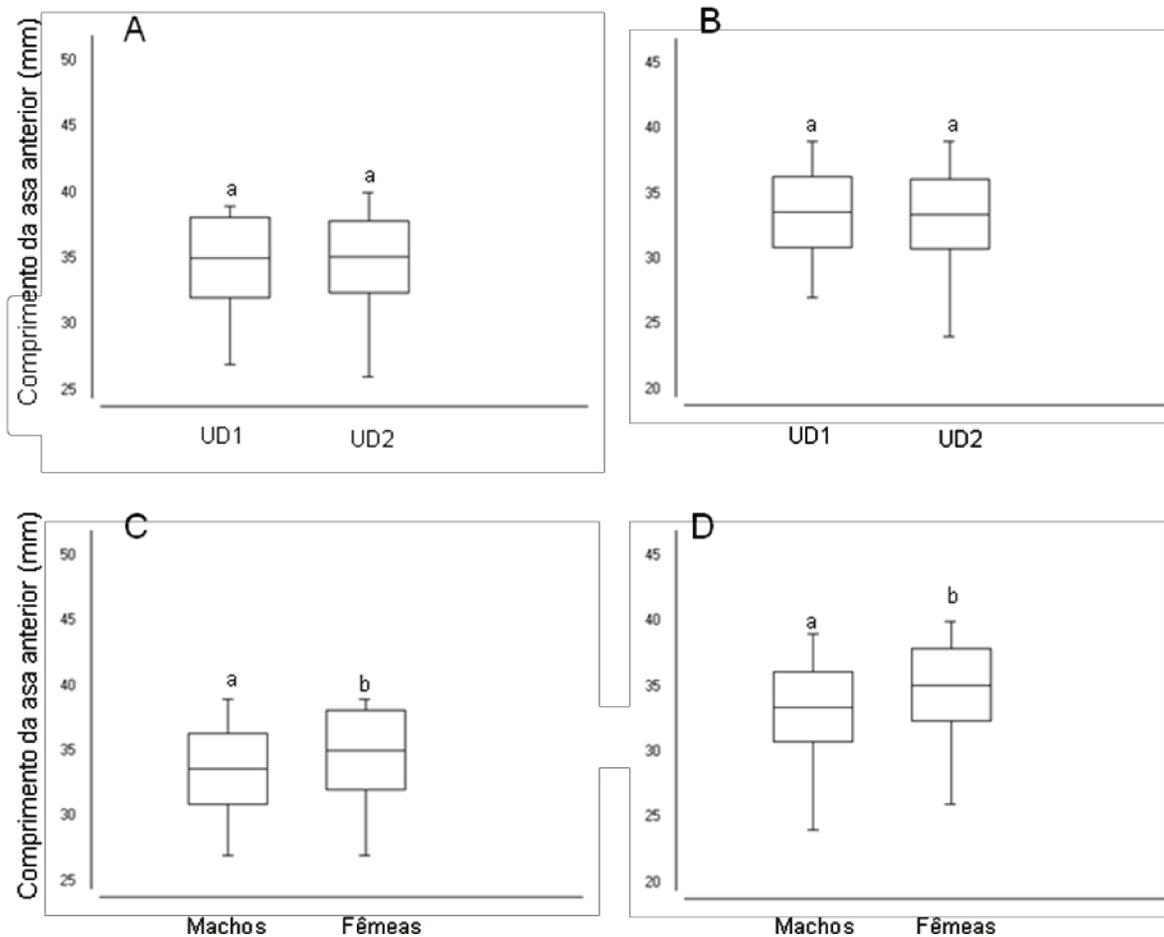


Figura 14. Comprimento da asa anterior (CAA) de machos e fêmeas nas unidade demográficas 1 (UD1) e 2 (UD2). A – Comparação do CAA das fêmeas entre as Unidades demográficas ($F_{1,118} = 0,0004$; $p = 0,947$), B – Comparação do CAA dos machos entre as Unidades demográficas ($F_{1,376} = 0,34$; $p = 0,56$). C – Comparação do CAA na UD1. Fêmeas maiores que machos ($F_{1,129} = 5,7$; $p = 0,01$). D – Comparação do CAA na UD2. Fêmeas maiores que machos ($F_{1,375} = 27,5$; $p < 0,0001$). Os dados correspondem às médias, intervalo de confiança e amplitude.

DISCUSSÃO

O padrão do NMV demonstrou uma protandria na população estudada. Este padrão é bastante encontrado em borboletas (Wiklund & Fagerström, 1977; Morbey *et al.*, 2001). Entretanto, existem duas hipóteses para esse fenômeno: a de que machos emergindo primeiro conseguem ter mais chances de eventos reprodutivos (Wiklund & Fagerström, 1977; Bulmer, 1983; Iwasa *et al.* 1983; Parker & Courtney, 1983) e a que as fêmeas emergindo posteriormente minimizam o tempo de espera por machos, gastam energia totalmente para o evento reprodutivo, e obtêm sucesso reprodutivo produzindo proles maiores (Fagerström & Wiklund, 1982; Michener, 1984; Wang *et al.*, 1990; Wedell, 1992; Olsson & Madsen, 1996). De fato, as duas hipóteses se complementam e podem explicar o padrão encontrado no Vale do Rio Quilombo.

Temporalmente, em relação ao NMV, ficou constatado que a população de adultos é encontrada entre os meses de abril e outubro, com pico no final de abril início de maio (início da estação seca). Esses dados mostram uma sazonalidade em *H. sara* no local de estudo. Hernández & Benson (1998), trabalharam com *Heliconius sara* em Linhares – ES e encontraram uma população constante durante todo o ano, diferentemente do padrão encontrado neste trabalho. Outro padrão encontrado neste trabalho, é que as fêmeas “somem” no final da estação de recrutamento provavelmente por terem expectativas de vida mais curtas que os machos. Um padrão populacional similar foi encontrado por Ramos & Freitas (1999) trabalhando com *Heliconius erato phyllis* em uma região do litoral de São Paulo próxima ao local deste estudo. Eles encontraram, por estimativa, o pico populacional nos meses de abril e maio (final da estação chuvosa e início da seca) durante três anos de estudo. Em uma população de *Heliconius charitonius* em uma região subtropical na

Flórida, Fleming *et al.*, (2005) também constataram sazonalidade com a população tendo um pico no fim do período chuvoso e início do período seco, assim como a população subtropical da espécie estudada neste trabalho. Portanto, possivelmente esse padrão deve ser encontrado em populações subtropicais de *Heliconius*.

Por outro lado, Ehrlich & Gilbert (1973) observaram que *Heliconius ethilla*, em uma região tropical de Trinidad, apresenta uma população estável ao longo do ano inteiro, sem uma sazonalidade marcante no tamanho populacional. A diferença entre esta dinâmica com a do atual estudo deve ser ocasionada pelos regimes de temperaturas e de chuva. Na região tropical esses regimes não sofrem forte variação ao longo do ano, dando um padrão de estabilidade à população, enquanto em região subtropical, como neste estudo, existem variações no regime climático resultando em um padrão cíclico de picos e vales populacionais ao longo do tempo.

Outra explicação, para essa diferença no padrão populacional, é que *H. ethilla* usa plantas hospedeiras herbáceas de crescimento contínuo enquanto as plantas preferidas por *H. sara* (na Mata Atlântica) tendem a ser espécies lenhosas, de cipó, que parecem brotar na primavera. Essa hipótese pode ser reforçada, porque nas diferentes partes da distribuição de *Heliconius sara* foram evidenciados uso de diferentes plantas como alimento larval. *Passiflora auriculata*, planta consumida no norte da América do Sul e na América Central, é uma espécie herbácea, de crescimento contínuo, e, portanto, pode sustentar o recrutamento contínuo da espécie ao longo do ano em condições úmidas. *P. rhamnifolia* e, presumivelmente, espécies aparentadas, usadas no Sudeste e em partes da Amazônia, são cipós (lenhosas) de crescimento vegetativo concentrado e ‘explosivo’, particularmente nas épocas chuvosas. *T. ovalis*, uma planta robusta com crescimento mais ou menos contínuo, ocorre principalmente no norte de Espírito Santo e no sul de Bahia. No Rio de Janeiro já foi

observado o uso de espécies de *Passiflora* (em forma de cipó) por *H. sara*. Por fim, *Heliconius hewitsoni*, um parente próximo de *H. sara*, utiliza *Passiflora pittieri* como alimento larval. Esta planta é um cipó que ocupa região equatorial e o crescimento ocorre segundo as condições climáticas (Longino, 1986).

Foi constatado um pico de atividade (indivíduos voando) no final do mês de abril, início de maio (início do período seco) para ambos os sexos. Isso pode ser causado pelo recrutamento de borboletas jovens no final de abril a partir de ovos postos em fevereiro/março por fêmeas tão raras que não foram avistadas no campo, ou que imigraram de refúgios. Isto sugere que exista no local uma população residente ‘críptica’ que sobrevive aos meses de novembro a fevereiro e ovipõe em plantas em fevereiro. A população críptica pode persistir em bolsões que funcionam como refúgios. Padrões populacionais de refúgios já foram encontrados em borboletas (Swengel & Swengel, 2007) e serviram inclusive como explicações evolutivas (Brown et al., 1977; Vila et al., 2005) e biogeográficas (Schmitt & Hewitt, 2004; DeChane & Martin, 2005). Por outro lado, os resultados poderiam demonstrar também que a emergência de indivíduos no início da população fosse a partir de pupas em diapausa. Entretanto nunca foi constatada diapausa em *Heliconius* (Brown, 1981). O padrão de atividade encontrado parece ser apenas uma consequência da história de vida e do padrão de recrutamento imposto (mas não estudado) pela planta hospedeira, que provavelmente rebrota em janeiro-março.

O resultado que indicou a correlação entre a riqueza de espécies floridas e o número de indivíduos de *H. sara* demonstrou que o período de maior riqueza corresponde ao de maior número de indivíduos. Turner (1971a) e Gilbert (1975) demonstraram que o período de vôo e de residência de algumas espécies de *Heliconius* coincide com o período de maior quantidade de flores e néctar. A borboleta *Heterosais edessa* (Ithomiinae), numa localidade

próxima ao local deste estudo, apresenta um padrão de abundância similar com recursos florais também concentrados nos meses de abril e junho (Freitas, 1996).

Os resultados da razão sexual indicaram uma razão enviesada para machos e uma possível longevidade reduzida das fêmeas. Normalmente em borboletas a razão sexual é favorecida para machos (Bernstein, 1980). Na população de *Euphydryas editha* o número de machos foi bem maior do que fêmeas. As possíveis explicações foram a alta taxa de mortalidade de fêmeas na fase de pupa ou lagarta, uma possível dispersão das fêmeas, ou uma alta mortalidade de fêmeas adultas (Ehrlich *et al.*, 1984). O resultado encontrado neste trabalho pode refletir uma menor taxa de sobrevivência de fêmeas, comparada a machos. Não deve refletir emigração diferencial de fêmeas, pois se ocorresse, provavelmente seria acompanhada por uma imigração compensatória de fêmeas de outras áreas. Também pode indicar que machos se deslocam mais, sendo capturados em locais mais distantes e, portanto o número total de machos disponível para captura é maior ao longo do transecto. Mas, visto que as taxas de recaptura de machos e fêmeas foram similares, parece improvável que a relativa raridade de fêmeas seja devido a uma reduzida chance de captura. Possíveis explicações da dominância de machos podem incluir um desvio da razão sexual durante a emergência da pupa e menores áreas de vida nas fêmeas. Ou, por fim, pode indicar que fêmeas sofrem uma maior mortalidade durante o desenvolvimento ou logo a sair da pupa, ou pode indicar que existe um desvio sexual desde a fase de ovo.

Todas essas explicações, de razão sexual e maior mortalidade de fêmeas, foram evidenciadas no tempo de permanência. O padrão encontrado no sugere que as fêmeas possuem uma longevidade reduzida, comparado aos machos, corroborando com o padrão revelado da diminuição mais acentuada das fêmeas durante as últimas semanas do estudo. Uma hipótese para esse padrão é que a procura de locais de oviposição é arriscada, levando

fêmeas para, por exemplo, teias de aranha e ataques de aves. Outra possibilidade é que fêmeas de *H. sara* por produzem agregações de ovos ovipõem e morrem. Em outras palavras, fêmeas que investem mais em ovos, em detrimento a sua própria sobrevivência, podem deixar maiores proles sendo favorecidas pela seleção natural. A mortalidade da fêmea pode ser, indiretamente, adaptativa. Na Reserva Florestal de Linhares, o tempo de permanência máximo dos machos foi de 80 dias (Hernández & Benson, 1998) enquanto neste estudo foi comprovado o máximo de 86 dias.

A baixa taxa de dispersão em *H. sara* pode demonstrar uma tendência a residência nesta espécie. E como foram demonstrados, os três indivíduos dispersores locomoveram-se após incidência de vento noroeste. Isso pode demonstrar que nesta espécie contingências ambientais podem ser mais importantes para dispersão do que fatores propriamente adaptativos. Cook et al. (1976) dizem que a dispersão de indivíduos de *Heliconius charitonius* pode ser feita de maneira acidental, assim como o proposto para *Heliconius sara* neste estudo. Os machos se mostraram mais dispersores que as fêmeas. Isso pode ter ocorrido por acaso devido ao vento e como machos são mais abundantes que as fêmeas a chance de um macho ser levado pelo vento é bem maior. Outra hipótese é de os machos da unidade demográfica 2 (UD2) (local onde ocorreram os dispersantes) estarem em maior concentração quando comparado com a UD1, o que pode induzir a dispersão para sítios menos concorridos.

Em *Heliconius erato phyllis* foi encontrada uma taxa de dispersão de 3% com deslocamento superior de 500 m do ponto de marcação, em um local próximo ao local de estudo (Ramos e Freitas, 1999). De fato, para conduzir com sucesso um estudo de marcação e recaptura é necessário uma reduzida taxa de dispersão, o que faz os *Heliconius* serem um excelente objeto de estudos populacionais com essa metodologia

Estudos demonstram que populações de algumas espécies de *Heliconius* podem subdividir a área onde são encontradas (Ehrlich 1965; Turner 1971a; Ehrlich & Gilbert 1973; Gilbert & Singer 1973; Sharp & Parks 1973). Cook *et al.* (1976) em um trabalho com *Heliconius charitonius*, em Cuesta Angel, Costa Rica, também demonstraram unidades populacionais distintas com pequena troca de indivíduos entre elas. No atual estudo, a população foi subdividida em duas unidades populacionais, UD1 e UD2. O maior número de indivíduos machos e fêmeas na UD2 pode ser explicado porque no período de maior abundância de indivíduos floresceram ao longo da borda da floresta (no segmento 7 e 8) pelo menos três plantas de *Chromolaena laevigata* e *Vernonia beyrichii*, além de incontáveis *Bidens alba* e *Elephantopus mollis*. Da mesma forma, a maior quantidade de fêmeas voando na UD2 pode ser explicada pela proximidade da floresta e a borda onde existiam estes recursos florais. Cook *et al.* (1976) demonstraram, assim como neste trabalho, que a maior abundância de indivíduos ocorre nos locais onde existe maior disponibilidade e/ou riqueza de espécies floridas. A maior utilização de *Bidens alba* como recurso floral por *H. sara* se deve ao fato de que esta planta estar florida durante todo o ano e ser encontrada em toda a borda da estrada o que aumenta a sua porcentagem de uso.

Os resultados do tamanho alar demonstraram que as fêmeas são maiores do que os machos. Este padrão também foi evidenciado na Reserva Florestal de Linhares, com fêmeas de 35,4 mm e machos 33,4 mm (Hernández & Benson, 1998). Em borboletas, são dois os principais fatores de variação no tamanho: recursos alimentares (planta hospedeira), temperatura dependendo estação do ano. Em relação à planta hospedeira, as que possuem melhor qualidade geram adultos com maior tamanho. Já em relação a temperatura, em temperaturas muito altas o metabolismo é acelerado e desta forma o tamanho, normalmente é reduzido (Ramos & Freitas, 1999; Rodrigues & Moreira, 2002, 2004). Os dados

encontrados neste trabalho demonstram que fêmeas demoraram mais a ter o pico populacional, o que pode indicar que elas emergiram mais tarde. Desta forma, se alimentaram mais da planta hospedeira, e tenderam a ter maior tamanho de asa, como foi constatado.

Fêmeas de algumas espécies de *Heliconius*, nos dias finais do estágio de pupa, liberam feromônios que atraem os machos que, por sua vez, pousam nas pupas femininas e acasalam logo que elas emergem (Gilbert, 1975; Deinert *et al.*, 1994). Em *Heliconius sara* os machos maiores conseguem se acasalar nas pupas, porém os menores conseguem defender melhor o território (Hernández & Benson, 1998). Neste trabalho foi observado que a distribuição de tamanhos alar é normal, demonstrando que não existir esses dois grupos de tamanhos.

Neste estudo não foi observado comportamento territorial de machos de *Heliconius sara* na área de estudo. Hernández e Benson (1998) observaram que os machos da mesma espécie, na região de Linhares – ES, defendem territórios onde fêmeas virgens, que não realizam acasalamento pupal, podem visitar para acasalar. Em Linhares os machos se enquadram em duas classes de tamanho alar, em grandes, que possivelmente são mais bem sucedidos no acasalamento pupal, e em pequenos, que são expulsos das pupas de fêmeas e defendem territórios de acasalamento. Neste trabalho, não foi diagnosticado duas classes de tamanho e os indivíduos não possuíam comportamento territorial.

CONCLUSÃO

Os machos sempre foram mais abundantes do que as fêmeas durante todo o período de estudo. Além disso, espacialmente, a abundância dos machos foi superior ao das fêmeas tanto nos segmentos de 1 km quanto nas unidades demográficas 1 e 2. A razão sexual foi enviesada para machos durante toda a época de estudo. Machos tiveram mortalidade igual em todas as faixas etárias enquanto as fêmeas tiveram alta mortalidade na fase jovem. Os indivíduos de *Heliconius sara* tiveram correlação com a riqueza de espécies de plantas floridas, ou seja, quanto mais espécies floridas maior a abundância dos indivíduos e maior a atividade (número de indivíduos voando). Os indivíduos são bastante residentes e a dispersão ocorre de maneira acidental, fortes ventos. As fêmeas são maiores que os machos tanto no espaço quanto no tempo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. 1954. *The distribution and abundance of animals*.
University of Chicago Press, Chicago.
- Andrewartha, H. G. 1961. *Introduction to the study of animal populations*. University of
Chicago Press, Chicago.
- Baker, R. R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.)
and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 41(2): 453-469.
- Bates, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera:
Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23: 495-566.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*.
Artmed, Porto Alegre.
- Benson, W.W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa
Rica. *Science*, 176: 936-939.
- Benson, W. W. 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution*, 32 (3):
493-518.
- Benson, W. W., Brown, K. S. Jr. & Gilbert, L. E. 1976. Coevolution of plants and
herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29: 659-80.

- Berenbaum, M. & Seigler, D. 1992. Biochemical: Engineering Problems for Natural Selection. In B. D. Roitberg & M. B. Isman (Eds.). *Insect Chemical Ecology: An Evolutionary Approach*. Chapman and Hall, New York.
- Berenbaum, M. 1983. Coumarins and Caterpillars: A Case for Coevolution. *Evolution*, 37(1): 163-179.
- Bernstein, C. 1980. Density-dependent chance in sex ratio in *Colias lesbian* (Lepidoptera: Pieridae). *Ecological Entomology*, 5: 105-110.
- Berryman, A. A. 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology and Evolution*, 11 (1): 28-32.
- Boogs, C. L. & Freeman, K. D. 2005. Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia*, 44: 353-361.
- Boggs, C. L.; Smiley, J. T. & Gilbert, L. E. 1981. Patterns of pollen exploitation by *Heliconius* butterflies. *Oecologia*, 48(2): 284-289.
- Boogs, C. L. 1981. Nutritional and life history determinants of resource allocation in holometabolous insects. *The American Naturalist*, 117: 692-709.
- Boogs, C. L. 1990. A general model of the role of male-donated nutrients in female insects' reproduction. *The American Naturalist*, 136: 598-617.
- Bowers, M. D., Brown, I. L. & Wheye, D. 1985. Bird predation as a selective agent in a butterfly population. *Evolution*, 39(1): 93-103.

- Brower, J. V. Z. 1958. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. *Evolution* 12: 32-47.
- Brower, L. P. & Brower, J. V. Z. 1962. The relative abundance of model and mimic butterflies in natural populations of the *Battus philenor* mimicry complex. *Ecology*, 43: 154-158.
- Brown, H. R. 1918. Courtship of *Parage megaera*. *Entomologist*, 51: 233-234.
- Brown, K. S. Jr. & Mielke, O. H. 1972. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. *Zoologica*, 57: 1-40.
- Brown, K. S. Jr. & Benson, W. W. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple mullerian mimicry in *Heliconius numata*. *Biotropica*, 6(4): 205-228.
- Brown, K. S. Jr. & Vasconcellos-Neto, J. 1976. Predation on aposematic Ithomiine butterflies by Tanagers (*Pipraeidea melanonota*). *Biotropica*, 8(2): 136-141.
- Brown, K. S. Jr. & Benson, W. W. 1977. Evolution in modern amazonian non-forest islands: *Heliconius hermathena*. *Biotropica*, 9(2): 95-117.
- Brown, K. S. Jr. & Francini, R. B. 1990. Evolutionary strategies of chemical defense in aposematic butterflies: cyanogenesis in Asteraceae feeding American Acraeinae. *Chemoecology*, 1(2): 52-56.
- Brown, K. S. Jr. 1979. *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. Tese de livre docência. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- Brown, K. S. Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review Entomology*, 26: 427-56.
- Bulmer, M.G. 1983. Models for the evolution of protandry in insects. *Theory Population Biology*, 23: 314 - 322.
- Cardoso, M. Z. & Gilbert, L. E. 2007. A male gift to its partner? Cyanogenic glycosides in the spermatophore of longwing butterflies (*Heliconius*). *Naturwissenschaften*, 94: 39–42.
- Cardoso, M. Z. 2005. New localities for *Heliconius besckei* (Ménétriés) and *Heliconius sara* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) in Bahia, Brazil. *Neotropical Entomology*, 34(6): 1007-1008 .
- Chai, P & Srygley, R. B. 1990. Predation and the flight, morphology and temperature of Neotropical rainforest butterflies. *American Naturalist*, 135: 748-765.
- Chapman, R. F. 1998. *The insects: Structure and function*. 4th edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Conn, E. E. 1979. Biosynthesis of cyanogenic glucosides. *Naturwissenschaften*, 66: 28-34.
- Cook, L. M.; Thomason, E. W. & Young, A. M. 1976. Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly *Heliconius charitonius*. *Journal of Animal Ecology*, 45: 851-863
- Davies, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. *Animal Behaviour*, 26(1): 138-147.

- DeChaine, E. G & Martin, A. P. 2005. Historical biogeography of two alpine butterflies in the Rocky Mountains: broad-scale concordance and local-scale discordance. *Journal of Biogeography*, 32: 1943–1956.
- Deinert, E. I.; Longino, J. T & Gilbert, L. E. 1994. Mate competition in butterflies. *Nature*, 370: 23 - 24
- Dennis, R. L. H. & Sparks, T. H. 2005. Landscape resources for the territorial nymphalid butterfly *Inachis io*: Microsite lardform selection and behavioral responses to environmental conditions. *Journal of Insect Behavior*: 18(5): 725-742.
- DeVries, P. J. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, New Jersey.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in tropics. *American Scientist*, 38: 206-221.
- Dunlap-Pianka, H. L.; Boggs, C. L. & Gilbert, L. E. 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: Programmed senescence versus eternal youth. *Science*, 197: 487-490.
- Dunlap-Pianka, H. L. 1979. Ovarian dynamics in *Heliconius* butterflies: correlations among daily oviposition rates, egg weights, and quantitative aspects of
- Eberhard, S. H.; Nemeschkal, H. L. & Krenn, H. W. 2009. Biometrical evidence for adaptations of the salivary glands to pollen feeding in *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 604–612.
- Edmunds, G. F. & Alstad, D. N. 1978. Coevolution in insects herbivores and conifers. *Science*, 199: 941-945.

- Ehrlich, P. R. & Davidson, S. E. 1960. Techniques for capture-recapture studies of Lepidoptera population. *Journal of Lepidopterists' Society*, 14: 227-229.
- Ehrlich, P. R. & Ehrlich, A. H. 1970. *Population, resources, environment: issues in human ecology*. Freeman & Company, San Francisco.
- Ehrlich, P. R., Ehrlich, A. H. & Holdren, J. P. 1973. *Human Ecology: problems and solutions*. Freeman & Company, San Francisco.
- Ehrlich, P. R. & Gilbert, L. E. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica*, 5(2): 69-82.
- Ehrlich, P. R.; Launer, A. E. & Murphy, D. D. 1984. Can sex ratio be defined or determined? The case of a population of checkerspot butterflies. *American Naturalist*, 124(4): 527-539.
- Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*. 18(4): 586-608.
- Ehrlich, P. R. 1965. The population biology of the butterfly *Euphydryas editha*. The structure of the Jasper Ridge Colony. *Evolution*, 19: 327 - 336.
- Ehrlich, P. R. 1989. *The structure and dynamics of butterfly population*. In. The biology of butterflies. Editado por R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery. Princeton University Press, New Jersey.

- Emsley, M. G. 1973. A morphological study of image Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationship within the group. *Zoologica*, 48: 85-130.
- Endringer, F. B.; Silva, P. R. & Lutz, L. V. 2004. Hipóteses evolutivas sobre a origem e manutenção dos dormitórios comuns de *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Natureza on line*, 2(1): 1–9.
- Engler, H. S., Spencer, K. C. & Gilbert, L. E. 2000. Preventing cyanide release from leaves. *Nature*, 406: 144-145.
- Fagerström, T. & Wiklund, C. 1982. Why do males emerge before females? Protandry as a mating strategy in male and female Butterflies. *Oecologia*, 52: 164- 166.
- Fischer, K. & Fiedler, K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour*, 61: 723–732.
- Fisher, R. A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. Ed. Dover, New York.
- Fleming, T. H., Serrano, D. & Nassar, J. 2005. Dynamics of a subtropical population of the zebra longwing butterfly *Heliconius charithonia*. *Florida Entomologist*, 88(2): 169-179.
- Francini, R. B. 2010a. *História Natural das borboletas do Vale do Rio Quilombo, Santos, SP*. E-book Publicado pelo autor.

- Francini, R. B. 2010b. *Métodos para estudar ecologia de populações de borboletas*. E-book
Publicado pelo autor.
- Freitas, A. V. L. 1996. Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its
associated Ithomiinae community. *Journal on Lepidopterists' Society*, 50(4): 273-289.
- Gall, L. F. 1985. Measuring the size of lepidopteran populations. *Journal of Research on
the Lepidoptera*, 24: 97-116.
- Gilbert, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies.
Proceedings of the National Academy of Science, 69: 1403-1407.
- Gilbert, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies
and plants. In: L. E. Gilbert & P. H. Raven (Eds.). *Coevolution of Animals and Plants*.
University of Texas Press, Austin.
- Ginzburg, L. R. & Taneyhill, D. E. 1994. Population cycles of forest Lepidoptera: A
maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 63(1):79-92.
- Grimaldi, D & Engel, M. S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press,
Cambridge.
- Gullan, P. J. & Cranston, P. S. 2005. *The Insects: An outline of Entomology*. Third Edition.
Blackwell Publishing, Oxford.
- Hay-Roe, M. M & Nation, J. 2007. Spectrum of cyanide toxicity and allocation in
Heliconius erato and *Passiflora* host plant. *Journal of Chemical Ecology*: 33(2): 319-
329.

- Hernández, M. I. M. & Benson, W. W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour*, 56: 533–540.
- Holdridge, L.R. 1966. The life zone system. *Adansonia*, 6(2):199-203.
- Holloway, J. D., Bradley, J. D. & Carter, D. J. 1987. *Lepidoptera*. C.A.B International, London.
- Holzinger, H & Holzinger, R. 1994. *Heliconius and related genera*. Science Nat., Venette.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113(1): 81-101.
- Iserhard, C. A., Silva, A. K., Quadros, M. T., Castro, D. S. & Romanowski, H. P. 2010. Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae, *Heliconius sara apseudes* (Hübner,1813): Distribution extension. *Check List* 6(2): 316-318.
- Iwasa, Y., Odendaal, J. F., Murphy, D. D., Ehrlich, P. R. & Launer, A. E. 1983. Emergence patterns in male butterflies: a hypothesis and a test. *Theory Population Biology*, 23: 363 - 379.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20(3): 249-275.
- Janzen, D. H. 1983. *Erblichia odorata* Seem. (Turneraceae) is a larval host plant of *Eueides procula vulgiformis* (Nymphalidae: Heliconiini) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 31(1): 70-77.

- Karlsson, B. & Wickman, P. O. 1989. The cost of prolonged life: an experiment on a nymphalid butterfly. *Functional Ecology*, 3: 399-405.
- Karlsson, B. & Wickman, P. O. 1990. Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.). *Functional Ecology*, 4: 609-617.
- Kemp, D. J. & Wiklund, C. 2001. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(6): 22-44.
- Labine, P A. 1968. The population biology of the butterfly *Euphydryas editha*. Oviposition and its relation to patterns in other butterflies. *Evolution*, 22: 799-805.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Lewis, O. T.; Thomas, C. D.; Hill, J. K.; Brookes, M. I.; Crane, T. P. R.; Graneau, Y. A.; Mallet, J. L. B & Rose, O. C. 1997. Three ways of assessing metapopulation structure in the butterfly *Plebejus argus*. *Ecological Entomology*, 22: 283-293.
- Lincoln, F. C. 1930. *Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns*. U.S. Department of Agriculture Circular.
- Longino, J. T. 1986. A negative correlation between growth and rainfall in a tropical liana. *Biotropica*, 18(3): 195-200.
- Lordello, L. G. E. 1952. Insetos que vivem sobre o maracujazeiro. I. Notas bionomicas acerca de *Dione vanillae*. *Revista de Agricultura de Piracicaba*, 27:177-87.

- Lordello, L. G. E. 1956. Insetos que vivem sobre o maracujazeiro. III. Notas acerca de *Dione juno* e relação de alguns outros insetos habitualmente coligidos de *Passiflora* spp. *Revista de Agricultura Piracicaba*, 29: 23-29
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Limited, London.
- Marden, J. H., and P Chai. 1991. Aerial predation and butterfly design: How palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *The American Naturalist*, 138: 15- 36.
- Mavárez, J.; Salazar, C. A.; Bermingham, E.; Salcedo, C.; Jiggins, C. D. & Linares, M. 2006. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature*, 441: 868-871.
- Michener, G. R. 1984. Age, sex, and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids: implications for sociality. In: *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels: Annual Cycles, Behavioral Ecology, and Sociality*, eds. Murie, J.O. & Michener, G.R. Lincoln, NE: University of Nebraska Press, pp. 79 - 107.
- Morbey, Y. E & Ydenberg, R. C. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters*, 4: 663 – 673.
- Müller, F. 1879. *Ituna* and *Thyridia*; a remarkable case of mimicry in butterflies. *Proclamations of the Entomological Society of London 1879*: 20-29.

- Myers, J. H. 1988. *Can a general hypothesis explain population cycles of Forest Lepidoptera?* In: Begon, M; A. H. Fitter; E. D. Ford & A. Macfadyen (Eds). Advances in Ecological Research. Academic Press, San Diego.
- Mugrabi-Oliveira, E & Moreira, G. R. P. 1996. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 13: 929-937.
- Nahrstedt, A. & Davis, R. H. 1981. The occurrence of the cyanoglucosides, linamarin and lotaustralin, in *Acraea* and *Heliconius* butterflies. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 68 (4): 575-577.
- Nahrstedt, A. & Davis, R. H. 1983. Occurrence, variation and biosynthesis of the cyanogenic glucosides linamarin and lotaustralin in species of the Heliconiini (Insecta: Lepidoptera). *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 75: 65-73.
- Nicholson, A. J. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 2: 132-178.
- O'brien, D. M.; Boggs, C. L. & Fogel, M. L. 2003. Pollen feeding in the butterfly *Heliconius charitonia*: isotopic evidence for essential amino acid transfer from pollen to eggs. *Proceedings: Biological Sciences*, 270(1533): 2631-2636.
- Odum, E. P. 2004. *Fundamentos em Ecologia*. 7ª edição. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa.

- Olsson, M. & Madsen, T. 1996. Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizards (*Lacerta agilis* L.). *Copeia*, 1996 : 462 - 464.
- Parker, G. A. & Courtney, S. P. 1983. Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology*, 105: 147 - 155.
- Petersen, C. G. J. 1896. *The yearly immigration of young plaice into the Limfjorden from the German Sea*. Report of the Danish Biological Station.
- Powell, J. A. 2003. *Lepidoptera*. In: Encyclopedia of insects. Edited by V. H. Resh & R. T. Cardé. Academic Press, London.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1972. *The pollination of flowers*. Taplinger, New York.
- Ramos, R. R. & Freitas, A. V. L. 1999. Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis*. *Journal of Lepidopterists' Society*, 53(1): 11-21.
- Ramos, R. R. & Freitas, A. V. L. 1999. Population biology, wing color variation and ecological plasticity in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). *Journal of Lepidopterists' Society*, 53: 11-21.
- Richards, O. W. 1927. Sexual selection and allied problems in the insects. *Biological Reviews*, 2: 298-364.
- Rockwood, L. L. 2006. *Introduction to population ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.

- Rodrigues, D. & Moreira, G. R. P. 2002. Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) and consequences for adult life history. *Revista Brasileira de Biologia*, 62: 321–32.
- Rodrigues, D. & Moreira, G. R. P. 2004. Seasonal variation in larval host plants and consequences for *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) adult body size. *Austral Ecology*, 29: 437–445.
- Ruppert, E. E. & Barnes, R. D. 1996. *Zoologia dos invertebrados*. 6ª edição. Editora Roca, São Paulo.
- Rutowski, R. L. 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *The American Naturalist*, 138 (5): 1121-1139.
- Santos, E. O. 1965. *Características climáticas*. In: A Baixada Santista. Aspectos geográficos. Vol. 1. As bases físicas. Editado por A. Azevedo. Editora Nacional - EDUSP, São Paulo.
- Sbordoni, V. & Forestiero, S. 1985. *Butterflies of the world*. Crescent Books, New York.
- Schmitt, T. & Hewitt, M. 2004. The genetic pattern of population threat and loss: a case study of butterflies. *Molecular Ecology*, 13: 21–31.
- Schowalter, T. D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. 2nd edition. Elsevier, San Diego.
- Scott, J. A. 1974. Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist*, 91(1): 103-117.

- Sharp, M. A. & Parks, D. R. 1973. Habitat selection and population structure in *Plebejus saepiolis* Boisduval (Lycaenidae). *Journal of Lepidopterist's Society*, 27: 17 - 21.
- Sheppard, P. M. 1963. Some genetic studies on müllerian mimics in butterflies of the genus *Heliconius*. *Zoologica NY*, 48: 145-54.
- Sheppard, P. M. & Bishop, J. A. 1973. The study of populations of Lepidoptera by capture-recapture methods. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 12: 135-144.
- Sheppard, P. M.; Turner, J. R. G.; Brown, K. S.; Benson, W. W. & Singer, M. C. 1985. Genetics and evolution of Muellierian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 308: 433-610.
- Sillén-Tullberg, B., Wiklund, C. & Jarvi, T. 1982. Aposematic coloration in adults and larvae of *Lygaeus equestris* and its bearing on Müllerian mimicry: an experimental study on predation on living bugs by the great tit *Parus major*. *Oikos*, 39: 131-136.
- Smiley, J. T. 1985. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology*, 66: 845 – 849.
- Speight, M. R., Hunter, M. D. & Watt, A. D. 2008. *Ecology of Insects*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Spencer, K.C. 1988. Chemical mediation of coevolution in the Passiflora-*Heliconius* interaction. In: K. C. Spencer (ed.). *Chemical mediation of coevolution*. Academic press inc, San Diego.

- Srygley, R. B & Chai, P. 1990a. Predation and the elevation of thoracic temperature in brightly-colored, Neotropical butterflies. *American Naturalist*, 135: 766-787.
- Srygley, R. B & Chai, P. 1990b. Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. *Oecologia*, 84: 491-499.
- Srygley, R. B. & Kingsolver, J. G. 2000. Effects of weight loading on flight performance and survival of palatable Neotropical *Anartia fatima* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 707–725.
- Stamp, N. E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *The American Naturalist*, 115 (3): 367-380.
- StatSoft. 2010. STATISTICA para Windows.
- Swengel, A. B. & Swengel, S. R. 2007. Benefit of permanent non-fire refugia for Lepidoptera conservation in fire-managed sites. *Journal of Insect Conservance*, 11: 263–279.
- Trigo, J. R. 1988. Ecologia química na interação Ithomiinae (Lepidoptera : Nymphalidae)/ Echioideae (Angiospermae : Apocynaceae). Dissertação de mestrado da Universidade Estadual de Campinas. 216pp.
- Trigo, J. R. 2000. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical lepidoptera: Facts, perspectives and caveats. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11(6): 551-561.

- Turchin, P. 2003. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical Synthesis*.
Princeton University Press, Princeton.
- Turner, J. R. G. 1971a. Experiments on the demography of tropical butterflies. Longevity and home-range behaviour in *Heliconius erato*. *Biotropica*, 3: 21-31.
- Turner, J. R. G. 1971b. Two thousand generations of hybridisation in a *Heliconius* butterfly. *Evolution*, 25(3): 471-482.
- Turner, J. R. G. 1975. Communal roosting in relation to warning colour in two heliconiinae butterflies (Nymphalidae). *Journal Lepidopterist's Society*, 29: 221-26.
- Turner, J. R. G. 1981. Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of Neodarwinism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 12: 99-121.
- Ulmer, T. & Macdougall, J.M. 2004. *Passiflora – Passionflowers of the world*. Timber Press, Portland.
- Ururahy, J. C. C; Collares, J. E. R; Santos, M. M. & Barroso, R. A. A. 1983. *A vegetação. As regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos: estudo fitogeográfico*. In: Folha Rio de Janeiro-Vitória. Vol. 32. edit. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. IBGE, Rio de Janeiro, pp. 553-611.
- Vila, M. & Vidal-Romaní, J. R. & Björklund, M. 2005. The importance of time scale and multiple refugia: Incipient speciation and admixture of lineages in the butterfly *Erebia triaria* (Nymphalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 249 –260.

- Waller, D. A & Gilbert, L. E. 1982. Roost recruitment and resource utilization: observations on a *Heliconius charitonia* L, roost in Mexico. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 36: 178-184.
- Wang, G., Greenfield, M. D. & Shelly, T. E. 1990. Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 191 - 198.
- Wedell, N. 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 301 - 308.
- Wickman, P. O. 1985. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour*, 33(4): 1162-1168.
- Wiklund, C. & Fagerström, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, 31: 153 - 158.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge.
- Zar, J. H. 1998. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall.