

FREDERICO SANTOS LOPES

*Este exemplar corresponde à redação
final da Tese defendida pelo Sr. Frederico
Santos Lopes e aprovada pela Comissão
Julgadora. 10 de fevereiro de 1984
Woodruff W. Benson*

PADRÕES DE DISPERSÃO E UTILIZAÇÃO DE RECURSOS
EM UMA POPULAÇÃO DE *Heliconius erato phyllis*
(Lepidoptera, Nymphalidae)

Dissertação apresentada ao Institu-
to de Biologia da Universidade Es-
tadual de Campinas para a obtenção
do Grau de Mestre em Biologia
(Ecologia)

ORIENTADOR: Dr. Woodruff Whitman Benson

A meus filhos

Rafael e Nara
pelos momentos que deixamos
de conviver durante
esse trabalho.

AGRADECIMENTOS

Desejo expressar meus sinceros agradecimentos ao meu orientador, Dr. Woodruff Whitman Benson pelos muitos esclarecimentos e sugestões dados ao longo de todo o trabalho e pela paciência razoável com que aguardou o seu final, à amiga de todas as horas Helena Castanheira de Moraes por toda a imensa ajuda prestada ao longo de todas as fases do trabalho e, especialmente, pelo ombro onde pude desabafar minhas mágoas nos momentos difíceis, ao amigo do peito Thomas Michael Lewinsohn pelo apoio e principalmente pela elaboração e execução do programa de computador que permitiu o cálculo e mapeamento rápido das áreas de vida, ao Dr. Hermógenes de Freitas Leitão Filho e ao Professor João Semir pelo constante incentivo e identificação do material botânico, aos Doutores William Stubblebine, Keith Brown Jr. e Hebe M.L. de Souza, pelas sugestões dadas durante a pré-banca, aos amigos Flávio Maës dos Santos e Dulce M.S. da Rocha pela ajuda durante as madrugadas passadas no terminal do computador, ao Dr. Aldo M. de Araujo pelas informações sobre a borboleta, ao amigo João Vasconcelos Neto pelas informações sobre *Heliconius* e Sumaré, ao amigo Ricardo Monteiro, pelos papos e auxílios prestados durante nossas idas conjuntas ao campo, ao Prof. Jorge Yoshio Tamashiro pelos ensinamentos sobre prensas botânicas (principalmente o nó), a todo o pessoal das áreas de Zoologia e Botânica, especialmente ao Dr. Ivan Sazima, pela boa vontade e simpatia, à Srta. Ivanete Gomes Silveira pela boa vontade com que datilografou o trabalho e em especial a minha mulher Maria Helena Lopes da Cruz pelo incentivo.

ÍNDICE

Índice de Figuras	iv
Índice de Tabelas	vii
I - Introdução	1
II - Material e Métodos	11
1. Área de Estudo	11
2. Preparo da Área	14
3. Capturas, Marcação e Observações	16
3.1. Capturas	16
3.2. Marcação	16
3.3. Observações	17
4. Cálculo e Mapeamento das Áreas de Vida	21
5. Levantamento dos Recursos Alimentares e de Oviposição	23
6. Observações nos Dormitórios	24
III - Resultados	25
1. Proporção Sexual e Distribuição das Observações	25
2. Plantas Hospedeiras	47
3. Fontes de Polen e Néctar	56
4. Dormitórios Comuns	66
5. Áreas de Vida	74
IV - Discussão	92
1. Padrões Gerais de Ocupação da Área	92
2. Padrões Individuais de Ocupação da Área	97
V - Conclusões	101
VI - Resumo	106
VII - Summary	109
VIII - Bibliografia	111
IX - Apêndice	121

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Distribuição dos tipos de vegetação	12
Figura 2.	Sistema de trilhas, pontos utilizados no levantamento de recursos e localização dos dormitórios	15
Figura 3.	Esquema da borboleta mostrando os pontos utilizados para marcação em código.....	18
Figura 4.	Área amostrada no inverno	20
Figura 5.	Áreas amostradas na primavera e no verão ..	20
Figura 6.	Distribuição das observações de machos novos no inverno	30
Figura 7.	Distribuição das observações de fêmeas novas no inverno	31
Figura 8.	Distribuição das observações de machos velhos no inverno	32
Figura 9.	Distribuição das observações de fêmeas velhas no inverno	33
Figura 10.	Distribuição das observações de machos novos na primavera	34
Figura 11.	Distribuição das observações de fêmeas novas na primavera	35
Figura 12.	Distribuição das observações de machos velhos na primavera	36
Figura 13.	Distribuição das observações de fêmeas velhas na primavera	37
Figura 14.	Distribuição das observações de machos novos no verão	38

Figura 15. Distribuição das observações de fêmeas novas no verão	39
Figura 16. Distribuição das observações de machos velhos no verão	40
Figura 17. Distribuição das observações de fêmeas velhas no verão	41
Figura 18. Distribuição de meristemas apicais de <i>Passiflora suberosa</i>	48
Figura 19. Distribuição de meristemas apicais de <i>Passiflora misera</i>	49
Figura 20. Distribuição dos contatos de fêmeas com <i>Passiflora misera</i>	53
Figura 21. Distribuição dos contatos de fêmeas com <i>Passiflora suberosa</i>	54
Figura 22. Distribuição de inflorescência de <i>Lantana camara</i> e <i>L. lilacina</i>	57
Figura 23. Distribuição dos contatos de machos com <i>Lantana camara</i> e <i>L. lilacina</i>	62
Figura 24. Distribuição dos contatos de fêmeas com <i>Lantana camara</i> e <i>L. lilacina</i>	63
Figura 25. Distribuição dos contatos de machos com flores diferentes de <i>Lantana camara</i> e <i>L. lilacina</i>	64
Figura 26. Distribuição dos contatos de fêmeas com flores diferentes de <i>Lantana camara</i> e <i>L. lilacina</i>	65
Figura 27. Frequências esperadas para números de presenças ao acaso no dormitório 1 durante o verão	73

Figura 28. Áreas de vida dos cinco machos de <i>Heliconius erato phyllis</i> que apresentaram maiores áreas no verão	85
Figura 29. Áreas de vida dos cinco machos de <i>Heliconius erato phyllis</i> que apresentaram menores áreas no verão	86
Figura 30. Áreas de vida das cinco fêmeas de <i>Heliconius erato phyllis</i> que apresentaram maiores áreas no verão	87
Figura 31. Áreas de vida das cinco fêmeas de <i>Heliconius erato phyllis</i> que apresentaram menores áreas no verão	88
Figuras A.1 a A.51. Áreas de vida dos indivíduos marcados observados pelo menos cinco vezes	121

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1.	Número de indivíduos capturados	26
Tabela 2.	Valores de x^2 para número de machos e fêmeas capturados	26
Tabela 3.	Número de reobservações de indivíduos marcados	27
Tabela 4.	Densidade e frequência de meristemas apicais de <i>Passiflora</i> spp	47
Tabela 5.	Contatos de fêmeas com <i>Passiflora</i> spp ...	51
Tabela 6.	Contatos de fêmeas com <i>Passiflora misera</i> e <i>P. suberosa</i> e testes de independência .	55
Tabela 7.	Espécies de flores visitadas e totais de visitas por espécie	58
Tabela 8.	Densidade e frequência de inflorescências de <i>Lantana camara</i> e <i>L. lilacina</i>	59
Tabela 9.	Contatos de machos e fêmeas com flores e testes de independência	60
Tabela 10.1.	Número de observações de indivíduos marcados no dormitório 1 no início do verão.	69
Tabela 10.2.	Número de observações de indivíduos marcados no dormitório 1 no meio do verão ..	70
Tabela 10.3.	Número de observações de indivíduos marcados no dormitório 1 no fim do verão ...	71
Tabela 11.	Listagem e número de observações e índices de assimetria dos indivíduos observados pelo menos cinco vezes	75

Tabela 12.1. Áreas de vida, índices de assimetria e número de observações de machos no inverno.	77
Tabela 12.2. Áreas de vida, índices de assimetria e número de observações de fêmeas no inverno.	77
Tabela 13. Áreas de vida, índices de assimetria e número de observações de fêmeas na primavera	78
Tabela 14.1. Áreas de vida, índices de assimetria e número de observações de machos no verão ..	79
Tabela 14.2. Áreas de vida, índices de assimetria e número de observações de fêmeas no verão ..	80

I - INTRODUÇÃO

Uma das questões fundamentais em ecologia é a que trata dos fatores que determinam a distribuição de espécies em diferentes habitats. A ocorrência de uma espécie em um determinado habitat depende apenas de que ela possa chegar até ele, seja ativa ou passivamente, através de seus mecanismos de dispersão. A sua persistência nesse habitat depende da ocorrência de recursos necessários à sua sobrevivência e reprodução, da ausência de competidores mais eficientes e de sua tolerância fisiológica às condições físicas e químicas desse habitat. Além disso fatores como predação e parasitismo também afetarão as possibilidades de persistência de um organismo nesse habitat.

O termo habitat tem sido usado em vários sentidos, mas no presente estudo habitat será definido como um lugar, caracterizado por condições físicas e biológicas específicas, em que um organismo vive. Pode-se falar em habitat de uma espécie, de uma raça, de uma população ou de um indivíduo. Os habitats de espécies, raças e populações são constituídos de habitats individuais. As características do habitat de uma espécie, população ou indivíduo podem sofrer alterações ao longo do tempo decorrentes de alterações climáticas, introdução ou extinção local de outras espécies ou de flutuações na densidade populacional da espécie considerada.

A aptidão de um organismo poderá ser alterada por variações nas características de seu habitat. Para Horn (1978) há duas maneiras de evitar os efeitos de alterações desfavoráveis no ambiente. Uma é suportá-las e outra é ir para um lugar melhor. Essa segunda opção, ainda segundo esse autor, só será vantajosa se as alterações ambientais não forem simultâneas em todos os lugares que podem ser atingidos pelo organis

mo. A dispersão seria uma adaptação às flutuações locais das condições meteorológicas, competição, predação e mudanças no mosaico da comunidade vegetal, enquanto a dormência é uma adaptação a modificações sazonais e alterações climatológicas mais amplas.

Uma teoria sobre dispersão foi apresentada por Gadgil (1971). Ele considerou parâmetros populacionais tais como densidade, capacidade suporte, fração dispersada da população e sensibilidade à densidade e foi capaz de fazer algumas afirmações gerais acerca da dispersão como mecanismo adaptativo em relação à variabilidade da capacidade suporte no tempo e no espaço. Em situações em que o ambiente é extremamente imprevisível a melhor estratégia é manter uma elevada taxa de dispersão em todos os níveis de densidade populacional. Em situações que a capacidade suporte varia sincronizadamente em uma área bastante ampla a melhor estratégia é manter uma baixa taxa de dispersão enquanto existem recursos disponíveis, mas iniciar a dispersão imediatamente antes da população perecer de fome.

Portanto dispersão é adaptativa, pois quando a população cresce e/ou os recursos se tornam escassos, ela permite que os indivíduos se espalhem e colonizem novos habitats e tenham acesso a novas fontes de alimento, por exemplo (Price, 1975).

O fenômeno da dispersão é importante não apenas para organismos que vivem em ambientes em mudança, mas também para aqueles que vivem em ambientes estáveis (Horn, 1978). Hamilton e May (1977) sugerem que é vantajoso para os indivíduos reprodutivos de uma população que ocorra dispersão de uma parte de sua descendência em um ambiente saturado, mas por outro lado firmemente saudável. Eles imaginam um ambiente saturado por adultos sésseis cuja prole compete entre si pelos espaços deixados por adultos mortos. Os jovens que não se dispersaram devem competir por esses lugares, tanto entre si como com outros jovens que se dispersaram a partir de outros lugares. Portan-

to qualquer indivíduo cuja descendência inteira permaneça com petindo pelo seu próprio lugar tem muito menos chances de deixar descendentes que outros cuja prole é capaz de se dispersar.

Entre organismos cujos processos de dispersão são passivos (como geralmente ocorre em plantas, por exemplo) cada indivíduo, e portanto cada genótipo, pode atingir um determinado habitat, favorável ou não, mas entre aqueles cujo processo de dispersão é ativo (como os animais em geral), em pelo menos uma fase de seu ciclo de vida, existe a possibilidade de que sejam escolhidos habitats que maximizem a aptidão do indivíduo.

Vários estudos têm procurado demonstrar a ocorrência de preferência por habitats específicos. MacArthur et al (1962), Kikkawa (1968) e James (1971) descreveram distribuições de pássaros em relação à natureza da vegetação. Em experimentos de campo, em que excluiu outros mamíferos da área, Douglass (1976) verificou que duas espécies de roedores do gênero *Microtus* passavam a maior parte do tempo em ambientes que diferiam pela composição florística. Wecker (1963) constatou a existência de preferências por habitats distintos em duas raças do roedor *Peromyscus maniculatus*. Em experimentos de laboratório Gibb (1957) verificou a ocorrência de preferências por tipos de folhagem entre pássaros. Também em laboratório MacKay e Doyle (1978) mostraram a existência de diferentes preferências por substratos entre populações do poliqueta *Spirorbis borealis*.

Ao nível individual, Partridge (1976) mostrou que diferentes indivíduos de *Parus major* diferem em sua eficiência para realizar diferentes atividades relacionadas com seu forrageamento e que preferem forragear em microhabitats onde eles são mais eficientes. Powell e Taylor (1979) demonstraram a existência de seleção de habitats ao nível individual em *Drosophila melanogaster*. Esses dois últimos autores sugerem que, em

uma população natural ocupando um mosaico ambiental, indivíduos portadores de diferentes genótipos tenderão a evoluir no sentido de selecionar habitats particulares que maximizem sua aptidão darwiniana.

Os modelos de Estratégia Forrageira Ótima desenvolvidos por MacArthur e Pianka (1966) e elaborados por Schoener (1971), pressupõem que a seleção natural leva os indivíduos em uma população a otimizar seu comportamento forrageiro e, portanto, tendam a escolher habitats cuja abundância de recursos alimentares é máxima.

Vários estudos realizados em laboratórios (e.g. Cowie, 1977) tendem a apoiar esses modelos. Na natureza, entretanto, vários fatores como competição interespecífica, predação e parasitismo e o nível de competição intraespecífica, interferem na escolha do habitat além da abundância de recursos. Se a densidade populacional é baixa os indivíduos podem ocupar habitats mais ricos em recursos ou com recursos qualitativamente melhores e não utilizarem outros mais pobres. Mas, a medida em que a população cresce, a depleção dos recursos nos habitats originalmente melhores pode tornar vantajosa a utilização de outros habitats como forma de compensar a competição por recursos e, portanto, como forma de aumentar a aptidão. Assim, Pitelka (1973) mostrou que em anos de pico populacional o lemming, *Lemmus trimucronatus*, ocorria em todos os habitats terrestres, ao contrário dos anos em que a população permanecia pequena quando ocorria principal ou exclusivamente em alguns tipos de habitats. Price (1970) observou que parasitóides ichneumonídeos ocupavam, sob altas densidades populacionais, sítios que eram ignorados pela população quando o nível populacional permanecia baixo por serem menos ricos em recursos. Glas (1960) verificou que o fringilídeo *Fringilla coelebs* ocupa em baixas densidades populacionais exclusivamente florestas mistas, mas quando a população cresce muito invade também florestas homogêneas de pinheiros.

Diferenças na ocupação de habitats têm sido frequentemente encontradas na área de sobreposição de espécies. Em alguns casos essas diferenças puderam ser atribuídas à exclusão competitiva (Partridge, 1978). Dessa forma Werner (1977) encontrou evidências indiretas da ação da competição interespecífica na produção de segregação de habitats entre três espécies de peixes que coexistem em lagos. Estas três espécies alimentam-se de presas de diferentes tamanhos e, conhecendo a distribuição de tamanhos de presas nos lagos, Werner calculou a extensão em que essas três espécies competiam por alimento. Usando a teoria de empacotamento de espécies desenvolvida por MacArthur (1972) e Roughgarden (1974) pode mostrar que duas das espécies, *Micropterus salmoides* e *Lepomis macrochirus*, podiam coexistir, enquanto a terceira, *L. cyanelus*, que alimentava-se de presas de tamanho intermediário não podia fazê-lo. Werner verificou que na natureza os habitats das duas primeiras espécies se sobrepunham inteiramente enquanto a terceira ocupava um habitat distinto, nas águas rasas próximas às margens dos lagos.

Uma evidência direta dos efeitos da competição interespecífica sobre a utilização de habitats é dada por Cameron (1964). Roedores, pertencentes aos gêneros *Microtus* e *Clethrionomys*, da subfamília Microtinae, tendem a ocupar habitats diferentes. Os primeiros vivem em campos de gramíneas e os últimos em florestas. Essa segregação é mantida em ilhas em que pelo menos uma espécie de cada gênero está presente, mas em ilhas onde uma espécie de um único gênero está presente ela frequentemente ocupa também habitat típico do gênero ausente.

Vários mecanismos têm sido propostos para explicar como se dá o processo de seleção de habitats. Em alguns casos essas preferências parecem ser herdadas geneticamente como foi sugerido por Partridge (1974) ao estudar pássaros do gênero *Parus* ou como no já citado estudo de Wecker (1963). Efeitos positivos de experiências iniciais em um habitat sobre a

preferência por ele têm sido mostradas em insetos (Thorpe, 1939 e Cushing, 1941), peixes (Gilbert, 1918), anfíbios (Wiens, 1970), pássaros (Klopfer, 1963) e mamíferos (Anderson, 1973), todos citados em Partridge (1978). Hess (1973) discute a possibilidade da ocorrência de aprendizagem por estampagem (imprinting) na formação de preferências por habitats. Segundo esse autor algumas espécies adquirem preferências ambientais ao serem expostas a um determinado ambiente em certas fases de suas vidas. A escolha de habitats particulares não é necessariamente definitiva. Em espécies que vivem em ambientes espacialmente heterogêneos um indivíduo jovem pode crescer em um habitat relativamente desfavorável e tolerá-lo mantendo, no entanto, a preferência por outro habitat mais favorável a ele (Partridge, 1978).

A área onde um animal móvel realiza suas atividades cotidianas, excluídas migrações, emigrações ou movimentos erráticos tem sido denominada tradicionalmente como área de vida ou domínio vital (ver por exemplo Brown e Orians, 1970). A determinação das áreas de vida é importante porque elas podem ser usadas para definir o habitat escolhido pelo indivíduo. Os tamanhos e formatos das áreas de vida indicam não só a abundância e a distribuição de recursos no ambiente mas suas localizações poderão também indicar a maneira como o indivíduo procura conciliar a otimização na obtenção de recursos com outros fatores como condições físicas do ambiente, competição intra e interespecífica, predação e parasitismo.

A análise das variações individuais, sejam elas determinadas geneticamente ou não, são importantes tanto para estudos relacionados com a dinâmica populacional (Wellington, 1957), quanto para estudos que levem à criação de modelos sobre os processos evolutivos relativos à segregação de nichos. Esses estudos podem mostrar quão finamente as diferenças entre indivíduos podem levar à segregação, ao nível intrapopulacional, ao longo de um eixo de recursos e ajudam a compreen-

der os processos que levam à evolução de diferenças ao nível específico (Krebs, 1978).

Dispersão, área de vida, migração e territórios, não são qualitativamente distintos nos contextos ecológico e adaptativo. Esses fenômenos são em si mesmos adaptações e refletem a área necessária para o indivíduo obter a quantidade ótima de recursos, ou seja, aquela quantidade que maximiza sua aptidão. Dessa forma diferenças genéticas e diferenças decorrentes de experiência ou aprendizagem individual podem determinar diferenças na tendência para dispersão entre diferentes indivíduos. Esta divisão não acarreta qualquer problema fundamental porque tanto as respostas automáticas às condições ambientais, quanto a capacidade de aprendizagem têm bases genéticas e portanto estão sob o controle da seleção natural. Além disso a dispersão determina em grande parte o fluxo gênico e, portanto, é um fator importante no estabelecimento de diferenciações genéticas entre populações e eventualmente nos processos de especiação tanto alopátrica quanto parapátrica.

Um dos grupos em que se vem colhendo mais informações sobre esses aspectos é o das borboletas neotropicais pertencentes à tribo Heliconiini (Nymphalidae). Esses insetos são relativamente bem conhecidos em muitos aspectos de sua ecologia e, portanto, permitem o exame, pelo menos preliminar, de alguns aspectos das teorias gerais propostas para explicar a evolução, distribuição e diversidade em organismos de florestas tropicais.

Em geral os heliconiíneos utilizam-se exclusivamente de passifloráceas como plantas hospedeiras (Ehrlich e Raven, 1965), entretanto, Brown (1981), citando D. Janzen, relata a ocorrência de uma larva de heliconiíneo, que W.W. Benson (com. pessoal) informou pertencer ao gênero *Eueides*, alimentando-se em uma Turneraceae na Costa Rica. Diversos estudos sobre as relações entre a borboleta e suas plantas hospedeiras vêm sendo realizados (e.g. Benson et al., 1976; Benson, 1978; Smiley,

1978 a,b)

Dentro da subfamília muita atenção vem sendo dada ao gênero *Heliconius*. Essas borboletas são insetos conspícuos, impalatáveis, comuns em florestas tropicais de baixa e média altitude e capazes de sobreviver como adultos por períodos superiores a seis meses na natureza (Benson, 1972 e Gilbert, 1975). Sua impalatabilidade deve-se, presumivelmente, a compostos cianogênicos retirados pelas larvas de suas plantas hospedeiras (Brower e Brower, 1964) embora isso nunca tenha sido demonstrado (Gilbert, 1975; Brown, 1981).

Há cerca de quarenta e cinco espécies de *Heliconius* (Emsley, 1965; Brown e Mielke, 1972), cada uma delas especializada em um determinado subconjunto de *Passiflora* spp., não ocorrendo, entretanto, tipicamente mais do que dez espécies de *Heliconius* em uma dada comunidade (Gilbert, 1975). Esse mesmo autor e Benson (1978) sugerem uma estreita correspondência entre a diversidade de *Heliconius* e *Passiflora*. O padrão de especificidade e divisão de recursos larvais em *Heliconius* foi atribuído em última análise, por Gilbert (1975), à coevolução química entre as borboletas e suas plantas hospedeiras. O próprio Gilbert, entretanto, sugere que esses padrões têm causas mais complexas do que simples interações planta-herbívoros. Espécies criadas em insetários foram capazes de chegar à fase adulta alimentando-se de plantas que não eram escolhidas pelas fêmeas para oviposição na natureza. Isso sugere que fatores como competição com outras espécies, predação e parasitismo podem ter um papel importante no estabelecimento desses padrões, Smiley (1978 a,b).

Um dos atrativos para o estudo desse gênero reside no seu comportamento que Gilbert (1975) aponta como o mais sofisticado entre borboletas. Esse autor apresenta uma lista de dez aspectos para justificar sua afirmação. Entre esses pode-se destacar a formação de dormitórios comunais, locais onde os indivíduos, em número variável, se reúnem para passar a noi

te (Poulton, 1931; Crane, 1957; Turner, 1971), grande capacidade de orientação visual que os torna especialmente adaptados para a vida em insetários, capacidade de associar cores a recompensas em pólen e néctar (Swihart, 1971), possivelmente também associar formas a recompensas e a capacidade dos machos de localizar pupas fêmeas através de feromônios (Emsley, 1965) ou, em algumas espécies, ruídos (Alexander, 1961) emitidos por elas.

A maioria das espécies estudadas mostraram possuir áreas de vida bem definidas (Benson et al, 1976). Uma exceção conhecida é *Heliconius doris* (Benson, 1971). Estudos feitos por Benson (1971), Turner (1971) e Ehrlich e Gilbert (1973) mostram que esses insetos tendem a viver em áreas muito restritas, deslocando-se relativamente pouco, embora sua capacidade de vôo seja bastante grande (Ehrlich e Gilbert, 1973). Esses últimos autores e Gilbert (1975) sugerem a possibilidade de que essas borboletas tenham rotas diárias para inspeção e obtenção de recursos e que a distribuição dos recursos florais para os adultos possa ser mais importante no balizamento desses movimentos que os recursos larvais.

A questão ecológica básica em *Heliconius* é a seguinte: Será que o grau de dispersão é adaptativo e reflete a otimização individual para obtenção de recursos? Uma resposta positiva a esta pergunta permite concluir que fluxo gênico, especiação geográfica, diferenciações geográficas e especiação estão, pelo menos em parte, sob o controle de adaptações individuais a condições ambientais, especialmente a disponibilidade e distribuição de recursos.

Heliconius erato (L.), a espécie escolhida para o presente estudo, é uma das espécies de Heliconiinae mais amplamente distribuídas na região neotropical e uma das mais bem estudadas do ponto de vista ecológico (Benson, 1982). Crane (1955) apresenta dados gerais sobre sua biologia, fisiologia e comportamento em Trinidad. Turner (1971), também em Trini-

dad, efetuou estudos sobre os parâmetros populacionais, utilização de dormitórios comunais e tamanhos de áreas de vida para uma população de *H. erato hydana*. Benson (1982) fornece estimativas da distância de dispersão de *H. erato petiverana* na Costa Rica. Saalfeld (1979) efetuou um estudo de longa duração (quase três anos) no Rio Grande do Sul, estimando parâmetros populacionais e fornecendo informações sobre movimentos de indivíduos entre áreas adjacentes em uma população de *H. erato phyllis*.

O objetivo do presente estudo é estudar o padrão de dispersão em uma população da borboleta *Heliconius erato phyllis* (L.) em Sumaré, São Paulo, com especial atenção para os padrões de áreas de vida individuais, e os fatores que parecem determinar os padrões observados.

II - MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de Estudo

O presente estudo foi realizado em um trecho de vegetação reflorestada, na vertente de um pequeno vale, no Horto da Ferrovia Paulista S/A (FEPASA) no município de Sumaré, Estado de São Paulo (22°49' sul e 47°17' oeste), com altitudes variando entre 550 e 600 metros, no período de maio de 1979 a abril de 1980.

O clima da região é caracterizado por um período seco de cerca de dois meses (Nimer, 1977) associado, em geral, ao inverno. O clima local no sistema de Koppen é do tipo Cwa (Instituto Agrônômico da Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo (S.D.) - Carta Climática do Estado de São Paulo, período de 1945 - 1962). A duração e a intensidade do período seco, bem como do período frio, podem variar muito de um ano para outro (ver Vasconcellos, 1980 para dados climáticos de 1974 a 1978), podendo inclusive ocorrer mais de um período seco ao longo do ano.

A vegetação era constituída basicamente por uma plantaçãõ de eucaliptos sob a qual desenvolveu-se um sub-bosque rico em trepadeiras como Aristolochiaceae, Convolvulaceae, Malpighiaceae, Bignoniaceae, uma espécie de Euphorbiaceae (*Tragia* sp.), uma espécie de Apocynaceae (*Prestonia coalita*) e três espécies de Passifloraceae (*Passiflora suberosa*, *P. misera* e *P. miersii*) e onde eram comuns borboletas de diversos grupos como itomíneos, heliconíneos e papilionídeos.

Apesar de ser uma vegetação reflorestada, apresentava-se bastante diversificada fisionômicamente e, neste sentido, podia-se reconhecer seis tipos de vegetação, cuja distribuição na área é mostrada na figura 1.

A vegetação tipo A (Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*)

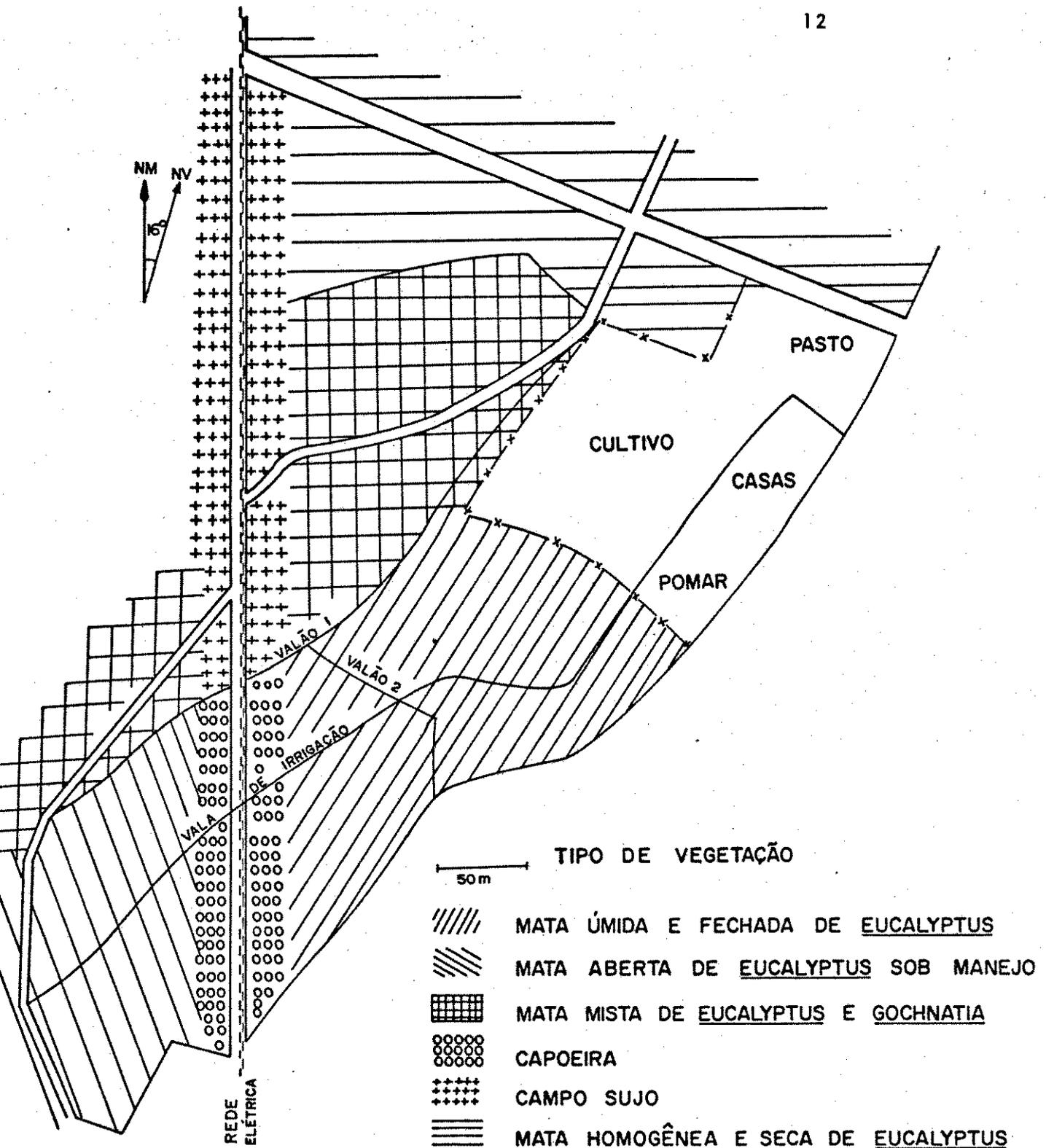


Figura 1- Distribuição dos diferentes tipos de vegetação na área de estudo.

era constituída por eucaliptos bastante altos (mais de 30 metros de altura) associados com vegetação nativa típica de mata secundária como, por exemplo, uma Euphorbiaceae arbórea (*Croton* sp.) e várias Leguminosae arbóreas. O grau de sombreamento era elevado e a umidade mantinha-se alta o ano todo devido à vegetação e a uma vala de irrigação que atravessava a área.

A vegetação tipo B (Mata Aberta de *Eucalyptus* sob Manejo) era formada por eucaliptos sob manejo, em diferentes estágios de crescimento sob os quais cresciam várias espécies arbustivas, gramíneas e outras plantas herbáceas e algumas árvores esparsas. O grau de sombreamento era baixo em virtude da descontinuidade do dossel, o mesmo acontecendo com o grau de umidade apesar da área também ser cortada pela vala de irrigação mencionada acima.

A vegetação tipo C (Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia*) era formada por eucaliptos tão altos quanto os da vegetação tipo A, sob os quais crescia um sub-bosque onde era extremamente abundante *Gochnatia polymorpha*, uma Compositae arborescente. Esse tipo de vegetação era menos sombreado que o tipo A, embora *G. polymorpha* pudesse atingir em alguns pontos quinze a vinte metros de altura, e bem menos úmido do que o tipo A, principalmente nos períodos de estiagem (em geral durante o inverno).

A vegetação tipo D era uma capoeira que se desenvolveu ao longo dos limites do eucaliptal dos dois lados da rede elétrica assinalada na figura 1. Na medida em que se avançava para o norte esta vegetação ia se transformando em um campo sujo (vegetação tipo E).

A vegetação tipo F (Mata Homogênea e Seca de *Eucalyptus*) constituía-se de eucaliptos bastante altos, como nos tipos A e C, entretanto seu sub-bosque era bastante rarefeito, apresentando, na época em que o estudo foi realizado, apenas plantas esparsas.

A zona de transição entre as vegetações D e E situava-se na mesma linha que os limites entre as vegetações tipo A e C e B e C (Figura 1). Como *Gochnatia polimorpha* é planta comum em cerrados de São Paulo, é possível que a vegetação original fosse composta de matas nas partes mais baixas do vale, hoje cobertas pelas vegetações tipo A, B e D e campos cerrados nas partes mais altas, hoje recobertas pelos tipos C, E e F (ver Serra Filho et al., 1974 e Alonso, 1977). Portanto a transição pode indicar um ecótono que existia na vegetação original.

Na época em que o trabalho foi realizado havia muitas famílias morando no horto as quais, durante o inverno, coletavam muita madeira para lenha. Além disso, cerca de quarenta cabeças de gado pastavam livremente, quase todos os dias na área. Segundo J. Vasconcellos Neto (com. pessoal) a vegetação estava bastante depauperada quando comparada com anos anteriores.

2. Preparo da Área

Para realizar as observações sobre os insetos, foram abertas onze trilhas com comprimentos variando entre cento e vinte e trezentos e sessenta metros (Figura 2). Além disso caminhos e estradas pré-existentes foram aproveitados para percorrer a área. A cada trilha aberta e caminhos ou estradas percorridos foi atribuído um número e, a cada vinte metros, colocadas marcas para facilitar o mapeamento das observações.

As trilhas foram abertas na direção norte-sul de maneira a seguirem paralelas à estrada de serviço que acompanha a rede elétrica. Cada trilha distanciava-se da outra de cerca de quarenta metros. A distância não foi mantida constante devido a existência de valões que cortavam a área e também para evitar cortar ilhas de vegetação, tais como grandes moitas de

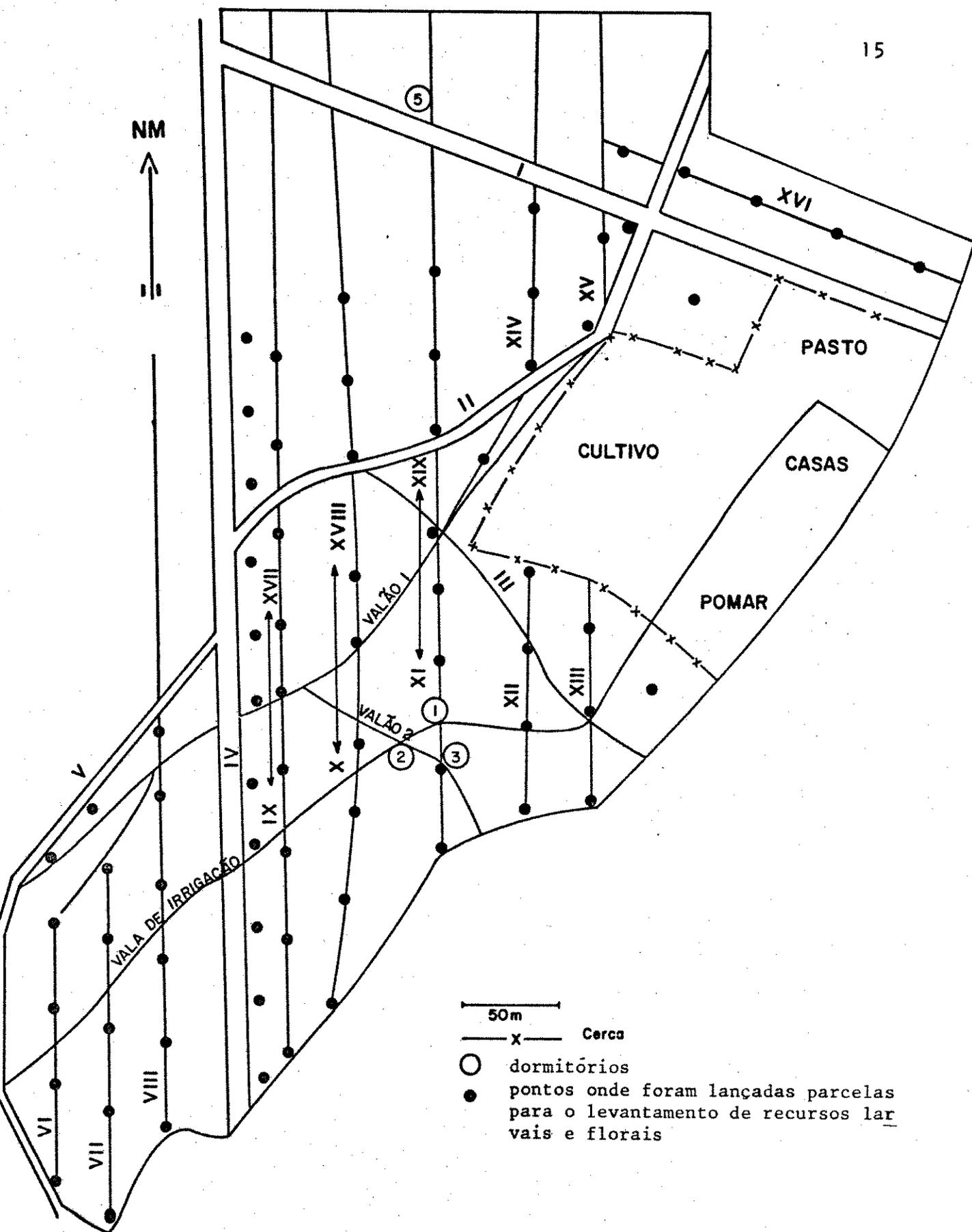


Figura 2 - Trilhas e caminhos percorridos, pontos utilizados no levantamento, de *Lantana camara*, *L. lilacina* e meristemas apicais de *Passiflora* spp., e localização de dormitórios. Em alguns rismos romanos a numeração das trilhas.

Acmaea sp. (Bromeliaceae) ou pontos especialmente ricos em *Passiflora* spp. e outras trepadeiras.

3. Capturas, Marcação e Observação

3.1. Capturas

Até junho de 1979 a captura de indivíduos de *Heliconius erato phyllis* para marcação foi feita nos dormitórios comunais esperando-se, dessa forma, poupar a borboleta do trauma da captura e, também, evitar possíveis vícios de amostragem decorrentes da maior facilidade para captura de um determinado sexo em virtude de diferenças comportamentais (ver Ehrlich e Gilbert, 1973 e Saalfeld, 1979).

A partir de junho de 1979 verificou-se que a captura nos dormitórios perturbava bastante as borboletas, pois a maioria dos indivíduos marcados não mais retornava. Suspeitou-se também que no verão, quando as noites seriam mais quentes, que a perturbação seria muito maior, o que veio a se confirmar com a chegada dessa estação.

Portanto, a partir de junho de 1979 os indivíduos não marcados passaram a ser capturados em vôo, por meio de uma rede entomológica, no período da manhã. As trilhas eram percorridas, tanto quanto possível, numa dada manhã e na manhã seguinte o programa de capturas reiniciava-se onde o trabalho havia sido suspenso na véspera. Para evitar que as capturas, num determinado ponto, se concentrassem na mesma hora do dia, o percurso era invertido sempre que a área era inteiramente percorrida.

3.2. Marcação

Cada indivíduo de *H. erato* ao ser capturado para marcação recebia um número (escrito com caneta de ponta porosa e tinta permanente) na superfície ventral da faixa vermelha nas

asas dianteiras (Figura 3). Além disso era usado um código de manchas coloridas aplicadas em ambas as superfícies das asas dianteiras, com tinta insolúvel em água e de secagem rápida, tipo Floquil, de acordo com o método sugerido por W.W. Benson (com. pess.). Cada asa recebia no máximo uma mancha que era feita em uma das quatro posições mostradas na figura 3. Essas manchas tinham cerca de cinco milímetros de diâmetro e eram feitas com o cabo de um pincel fino de modo que a tinta formasse uma camada bastante delgada.

Combinando-se cores diferentes com posições nas asas foi possível individualizar grande número de borboletas. O número ótimo de indivíduos marcados em um dado momento estava geralmente entre trinta e cinquenta indivíduos. No momento da captura eram anotados o sexo do indivíduo, o ponto mais próximo na trilha e a idade, que era estimada de acordo com o grau de descamamento das asas, conforme Ehrlich e Gilbert (1973), sendo cada indivíduo classificado como novo, intermediário ou velho.

Este método aparentemente não afetou o comportamento das borboletas, depois da recuperação do trauma decorrente da manipulação. Sua vantagem principal é permitir a identificação de indivíduos à distância, evitando assim a necessidade de manusear uma borboleta mais de uma vez o que poderia produzir alterações comportamentais marcantes (W. W. Benson, com. pes. e obs. pes.).

3.3. Observações

A observação dos indivíduos marcados e não marcados foi feita no período das dez às quatorze horas, quatro vezes por semana. Nesse horário, exceto nos dias excepcionalmente frios do inverno, as borboletas já tinham se dispersado enquanto no começo da manhã e no final da tarde havia uma tendência para elas se concentrarem próximo aos dormitórios comunais.

As observações foram realizadas entre 10 de maio de

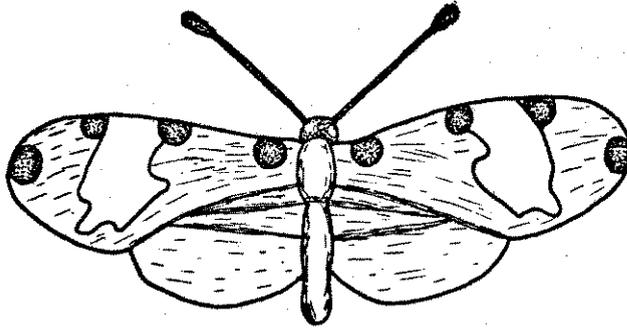


Figura 3- Posições das asas utilizadas para marcação em código das borboletas. Cada posição é assinalada por um círculo. A banda em branco nas asas dianteiras possui cor vermelha.

1979 e 22 de abril de 1980. Por conveniência as observações foram divididas em três períodos que chamaremos, daqui para frente, de inverno, entre 10 de maio de 1979 e 6 de setembro de 1979, primavera, iniciado em 16 de outubro de 1979 e encerrado em 30 de novembro de 1979 e verão, entre 27 de dezembro de 1979 e 22 de abril de 1980.

No início do estudo, durante o inverno, a área estudada media cerca de dez hectares e seus limites acham-se mostrados na figura 4. Para permitir maior número de passagens por um mesmo ponto, em um mesmo dia, nesta época dividiu-se a área em três subáreas, conforme é mostrado na figura 4, sendo cada subárea percorrida duas vezes em cada dia de trabalho. O sentido do percurso era invertido a cada visita a uma das subáreas para evitar passar pelos pontos sempre à mesma hora. A partir da primavera excluiu-se a área assinalada na figura 5. A área remanescente (≈ 8 ha) foi redividida em duas subáreas, cada uma delas inteiramente percorrida duas vezes em um dia de trabalho. No verão a mesma área foi mantida acrescentando-se apenas alguns trechos que estão assinalados na figura 5.

A redução de área na primavera objetivou aumentar a frequência de visitas a cada ponto por semana, sendo a área excluída a que apresentava menor frequência de observações. O acréscimo feito no verão teve por objetivo confirmar suspeitas de que alguns indivíduos atravessavam áreas que aparentemente eram uma barreira ecológica (um pasto por exemplo) em direção a áreas mais afastadas.

Sempre que um indivíduo era observado eram anotados o ponto mais próximo, a hora, a atividades e, se a borboleta fosse marcada, a combinação de marcas coloridas nas asas. As atividades foram anotadas de acordo com as seguintes categorias: voando; pousada; visitando flores, trepadeiras ou *Passiflora* spp. quando a borboleta realmente pousava nessas plantas; pinçando flores, etc. quando a borboleta sem pousar tocava a planta levemente; adejando flores, etc. quando a borboleta per

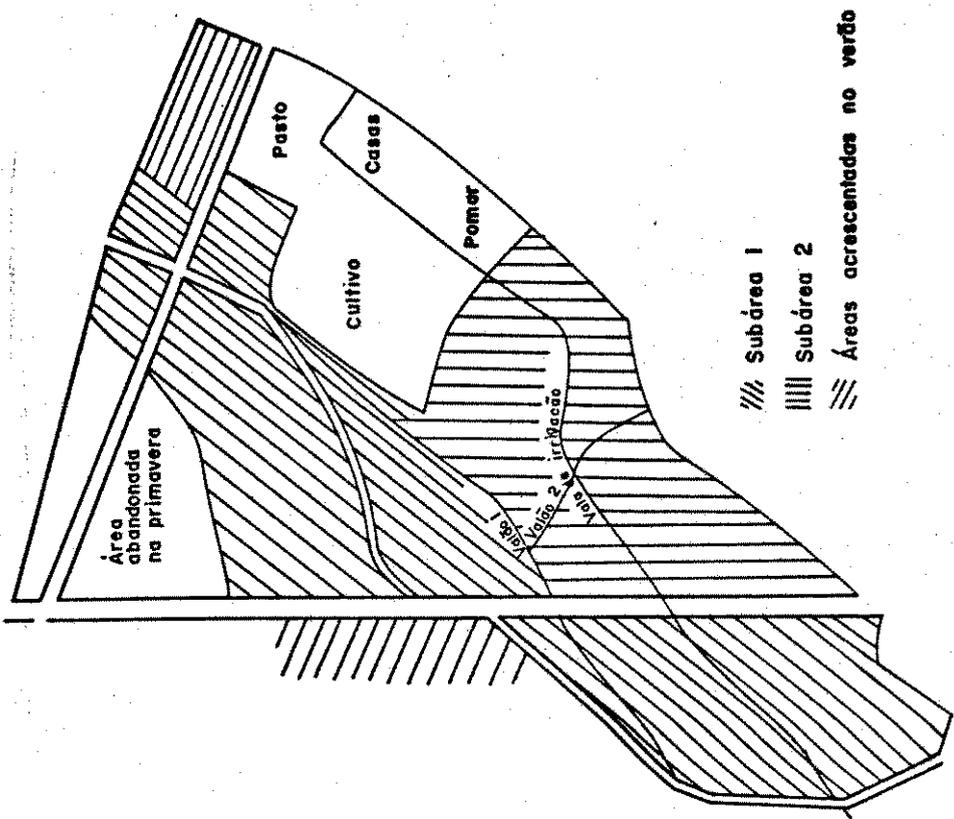


Figura 5 - Mapa da área do estudo mostrando as subáreas amostradas na primavera e no verão, a parte da área excluída na primavera e os acréscimos no verão.

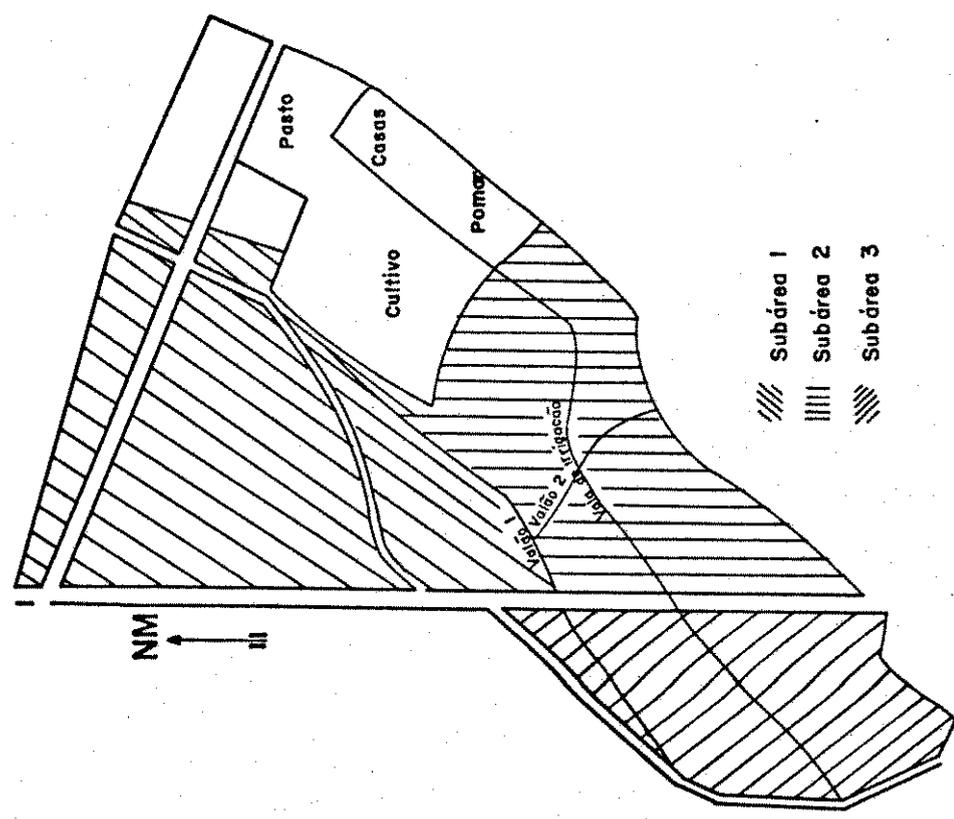


Figura 4 - Mapa da área do estudo mostrando as subáreas amostradas no inverno. As áreas em branco não foram amostradas nesse período.

manecia voando em torno da planta sem tocá-la; ovipondo e corte te ja nd o.

4. Cálculo e Mapeamento das Áreas de Vida

Vários métodos têm sido propostos para estimar o tamanho de áreas de vida a partir de pontos de captura. Entre eles pode-se citar o método do polígono convexo (Mohr, 1947; Odum e Kuenzler, 1955), em que se desenha o menor polígono convexo que contém todos os pontos de captura, os métodos de polígonos mínimos (Stickel, 1954; Southwood, 1966), semelhantes ao anterior mas sem a exigência de que o polígono seja convexo, e métodos baseados em raios de captura (Hayne, 1949; Dice e Clark, 1953; Harrison, 1958; Calhoun e Casby, 1958; White, 1964), os quais foram definidos por Calhoun e Casby como a dis t â n c i a entre um ponto de captura qualquer e o centro geométri co de todos os pontos de captura.

Uma análise das limitações desses métodos foi feita por Jennrich e Turner (1969). Esses autores mostraram que os métodos de polígonos convexos e mínimos fornecem valores que tendem a crescer com o número de pontos de captura e que os métodos baseados em raios de captura tendem a superestimar o tamanho de áreas de vida longas e estreitas quando comparadas com outras que tendem a um formato circular. Jennrich e Turner pro p o e m ainda um método alternativo para o cálculo do tamanho de áreas de vida baseado no determinante da matriz de covariância dos pontos de captura, o qual não apresenta os inconvenientes dos métodos acima mencionados. Este método foi empregado no presente estudo para estimar o tamanho das áreas de vida de *Heliconius erato phyllis* em Sumaré.

Cada área foi estimada usando-se a expressão $6 \pi \sqrt{S}$,

onde $\begin{vmatrix} S_{xx} & S_{xy} \\ S_{yx} & S_{yy} \end{vmatrix}$ é o determinante da matriz de covariância dos pontos de captura definida pelas equações:

$$S_{xx} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2, \quad S_{yy} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2, \quad S_{yx} S_{xy} =$$

$$\frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}), \quad \bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i, \quad \bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n y_i$$

e onde (x_i, y_i) é o i -ésimo ponto de captura de um total de n pontos de captura.

Para determinar o grau de assimetria das áreas de vida individuais, ou seja, em que grau elas tendem a ser retilíneas ou circulares, utilizou-se o procedimento, descrito em Sokal e Rohlf (1969), para o cálculo de diagramas de dispersão bivariados com grau de confiança igual a 95%. Os índices de assimetria foram calculados através da expressão

$$i_a = \sqrt{\frac{\lambda_1}{\lambda_2}} \quad \text{onde}$$

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} [s_1^2 + s_2^2 + \sqrt{s_1^2 + s_2^2 + 4(s_1^2 s_2^2 - s_{12}^2)}] \quad \text{e} \quad \lambda_2 = s_1^2 + s_2^2 - \lambda_1$$

As quantidades s_1^2 , s_2^2 e s_{12}^2 representam respectivamente a variância em relação as abcissas, em relação às ordenadas e a covariância entre coordenadas dos pontos de captura.

Para representar a área de vida de cada indivíduo, foram utilizadas elipses cujo centro era o ponto médio dos pontos onde o indivíduo foi observado e cujos eixos foram calculados a partir do tamanho da área de vida e do índice de assimetria utilizando-se a fórmula $S = \pi.a.b$. As quantidades S , a e b representam respectivamente a área e os dois semieixos da

elipse. A inclinação do eixo principal em relação aos eixos coordenados foi calculada através da expressão
$$\text{tga} = \frac{s_{12}}{\lambda_1 - s_1^2},$$

onde s_{12} , λ_1 e s_1^2 têm o mesmo significado descrito para o cálculo dos índices de assimetria.

5. Levantamento dos Recursos Alimentares e de Oviposição.

Os recursos alimentares para os adultos de *Heliconius erato* eram constituídos por um conjunto de flores que acha-se listado na seção de resultados (Tabela 8). Os recursos para oviposição foram trepadeiras, do gênero *Passiflora*, das quais apenas ramos em crescimento são utilizados pelas fêmeas para ovipor. Das quatro espécies de *Passiflora* que ocorriam na área, apenas duas *P. misera* e *P. suberosa* foram identificadas como plantas hospedeiras para larvas de *H. erato*.

Durante os meses de dezembro de 1980 e janeiro de 1981 foram lançadas parcelas de dois por quatro metros, espaçadas de quarenta metros, ao longo das trilhas para estimar a abundância e a distribuição desses recursos. Dentre os recursos florais apenas *Lantana camara* e *L. lilacina* (Verbenaceae) foram amostradas, já que revelaram ser, em conjunto, o recurso mais importante (ver resultados).

Foram considerados como unidades de recursos os meristemas apicais de *Passiflora*, usados pela borboleta como locais de oviposição, e as inflorescências individuais de *L. camara* e *L. lilacina*, usadas como fontes de pólen e néctar. Em cada parcela foi contado o número de meristemas apicais de *Passiflora* spp., por espécie e o número de inflorescências das duas espécies de *Lantana*, também por espécie. Os pontos onde foram lançadas as parcelas são mostrados na figura 2.

6. Observações nos Dormitórios.

Durante o inverno e a primavera de 1979 foram encontrados 5 dormitórios de *Heliconius erato* os quais foram irregularmente inspecionados durante esse período.

Desses dormitórios apenas o número 1 (ver Figura 2) continuou se formando durante o verão, o qual passou, a partir de 5 de janeiro de 1980, a ser examinado rotineiramente. Entre essa data e 30 de janeiro foram feitas duas inspeções semanais e a partir daí até 22 de abril de 1980 apenas uma inspeção semanal.

As observações eram sempre feitas à noite, por volta das 23 horas. Para iluminar o local foi usada uma lanterna comum de pilhas envolvida em papel vegetal para tornar a luz mais difusa de modo a minimizar as perturbações. Algumas vezes os indivíduos situados em locais muito altos não podiam ser identificados com segurança, mesmo subindo-se em um banco que era levado para isso ao local. Em cada visita era contado o número de borboletas presentes e anotados todos os indivíduos marcados.

III - RESULTADOS

1. Proporção sexual e distribuição das observações.

Durante este estudo foram capturados e marcados cento e sessenta e sete (167) indivíduos de *Heliconius erato phyllis* dos quais setenta e nove (79) eram machos e oitenta e oito (88) fêmeas. A tabela 1 mostra esses dados classificados por época, sexo e idade do indivíduo ao ser capturado. A realização de testes de χ^2 (Tabela 2) mostrou que não houve desvio significativo ao nível de cinco por cento da proporção sexual 1:1.

O número de observações, após a captura, de machos e fêmeas marcados, por época e idade, é mostrado na tabela 3. Comparando-se, através de uma tabela de contingência, o número de machos e fêmeas marcados que foram observados após a captura e marcação, verificou-se que os dois sexos apresentaram a mesma facilidade para serem encontrados ($\chi^2_{(1)} = 0,426$, $0,5 < P < 0,9$) após a marcação.

Esses resultados concordam com a razão sexual 1:1 obtida em insetários por diversos autores (Turner, 1971; Ehrlich e Gilbert, 1973 e Saalfeld, 1979) para diversas espécies do gênero *Heliconius*. Alguns desvios dessa proporção, entretanto, vêm sendo encontrados na natureza. Ehrlich e Gilbert (1973) verificaram que as fêmeas de *Heliconius ethilla* Godart recapturadas pelo menos mais de uma vez eram consistentemente menos frequentes que os machos, esses autores sugerem que essas diferenças podem ser comportamentais uma vez que a razão sexual à eclosão é 1:1 e não existe evidência para mortalidade diferencial entre sexos.

Saalfeld (1979) estudando uma população de *H. erato phyllis*, no Rio Grande do Sul, ao longo de três ciclos populacionais, embora não tenha encontrado diferenças significativas entre os números de machos e fêmeas capturados em qualquer um dos três ciclos, obteve no primeiro deles uma taxa de re-

Tabela 1. Número de indivíduos capturados para marcação classificados por época, sexo e idade.

Época	Machos			Fêmeas			Total		
	novos	velhos	total	novas	velhas	total	novos	velhos	total
Inverno	21	7	28	20	15	35	41	22	63
Primavera	6	5	11	7	3	10	13	8	21
Verão	35	7	42	33	9	42	68	16	84
Total	62	19	81	60	27	87	122	46	168

Tabela 2. Valores de χ^2 entre fêmeas e machos novos e velhos capturados em diferentes épocas do ano.

Época	Novos	Velhos	Total
Inverno	0,024 (NS)	2,909 (NS)	1,613 (NS)
Primavera	0,077 (NS)	0,500 (NS)	0,048 (NS)
Verão	0,059 (NS)	0,250 (NS)	0,000 (NS)

NS: Não significativo.

Tabela 3. Número de reobservações de indivíduos marcados por sexo, idade e época.

Época	Machos			Fêmeas			Total		
	novos	velhos	total	novas	velhas	total	novos	velhos	total
Inverno	31	30	61	20	35	55	51	65	116
Primavera	22	6	28	28	14	42	50	20	70
Verão	93	76	169	92	51	143	185	127	312
Total	146	112	239	140	100	240	286	212	498

capturas significativamente maior para os machos. Esse autor também sugere que essa diferença possa estar relacionada com fatores comportamentais, pois as expectativas de vida e taxas de sobrevivência para ambos os sexos não foram diferentes.

O mesmo autor verificou também que a razão sexual parece variar com as estações. No outono dos dois primeiros ciclos populacionais foram capturados mais machos do que fêmeas, o que não ocorreu no verão. O autor sugere que essas diferenças se devam ao fato das fêmeas tenderem a voar dentro da vegetação e a se recolherem mais cedo em razão da menor iluminação recebida e, conseqüentemente, terem menor probabilidade de serem capturadas.

Estudando uma população de *H. xanthocles* Bates, na Colômbia, Mallet e Jackson (1980) encontraram um desvio notável da proporção sexual 1:1, pois entre trinta e sete indivíduos capturados e marcados apenas nove eram fêmeas das quais nenhuma foi recapturada. Esses autores deixam em aberto as razões para as diferenças encontradas.

A possibilidade de que essas diferenças entre a razão

sexual encontrada na natureza e nos insetários, mencionadas nos trabalhos acima, devida-se a fatores comportamentais é reforçada por Benson (1978) ao descrever o comportamento de machos e fêmeas de *Heliconius* spp. Em geral os machos voam mais alto e em lugares mais abertos, passando frequentemente sobre uma mesma área, enquanto as fêmeas tendem a voar mais baixo, próximo à vegetação, parando frequentemente para inspecionar plantas e dificilmente voltando atrás no caminho percorrido. É bastante razoável supor que os machos são vistos mais frequentemente sendo, portanto, capturados e observados com maior facilidade.

O fato de, no presente estudo, não terem sido encontradas diferenças significativas entre os números de machos e fêmeas capturados para marcação (após abril de 1979) ou entre os observados após a marcação, pode ser atribuída ao fato de que muitas trilhas abertas para o levantamento passavam por dentro da vegetação mais fechada, permitindo a captura e a observação de indivíduos voando baixo, em locais sombrios, no meio da vegetação mais densa. Algumas fêmeas, por exemplo, foram observadas exclusivamente em ambientes desse tipo. Além disso a vegetação do Horto de Sumaré é relativamente aberta quando comparada às matas primárias ou secundárias onde os trabalhos anteriores foram realizados e, portanto, apresenta uma acessibilidade maior.

O total de observações por sexo, idade e época em cada ponto das trilhas é mostrado nas figuras de número 6 a 17. Nessas figuras os números indicam o total de observações registradas em um dado ponto e os pontos ausência de observações. Algumas trilhas, às quais se fará referência no texto, são indicadas por meio de linhas contínuas. As linhas tracejadas mostram a localização dos limites entre os diferentes tipos de vegetação descritos em Materiais e Métodos. As letras maiúsculas denominam esses tipos de vegetação conforme o convencional em Materiais e Métodos.

Para verificar a ocorrência de diferenças no padrão de utilização da área de estudo, ao longo do ano, pela borboleta, foram feitas comparações entre as distribuições de observações de indivíduos do mesmo sexo e idade em diferentes épocas. As figuras 10 (machos novos na primavera) e 12 (machos velhos na primavera) não serão utilizadas porque das vinte e sete observações de machos novos na primavera, quinze referem-se a um único indivíduo e os machos velhos no mesmo período foram observados apenas dez vezes (cinco indivíduos).

Comparando-se as figuras 6 e 14, que mostram as observações de machos novos respectivamente no inverno e no verão, verifica-se que no inverno esses machos tenderam a frequentar quase que exclusivamente a vegetação relativamente aberta e seca, da Mata Aberta de *Eucalyptus* sob Manejo (B) e da Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C), e a vegetação muito aberta e seca, da parte leste da Mata Homogênea e Seca de *Eucalyptus* (F). Poucas observações foram registradas no restante da área.

No verão esses machos continuaram a ser muito observados na vegetação C, principalmente ao longo da trilha II, entretanto caiu muito a frequência de observações em B e em F. Em contrapartida aumentou claramente a frequência de observação na vegetação sombria e úmida da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) e mais ainda nos limites desta última com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) e com a Capoeira (D). Também foram frequentes observações ao longo da parte sul do limite entre a vegetação C e o Campo Sujo (E).

Entre os machos velhos verifica-se na figura 8 (inverno) que a maioria das observações foi registrada no limite entre as vegetações A e C e na vegetação C, ao longo da trilha II. Um número menor de observações foi registrado na Mata Aberta e Seca de *Eucalyptus* (B). Esses machos foram muito pouco observados no restante da área e, portanto, mostraram preferir, nessa época, áreas com vegetação relativamente aberta

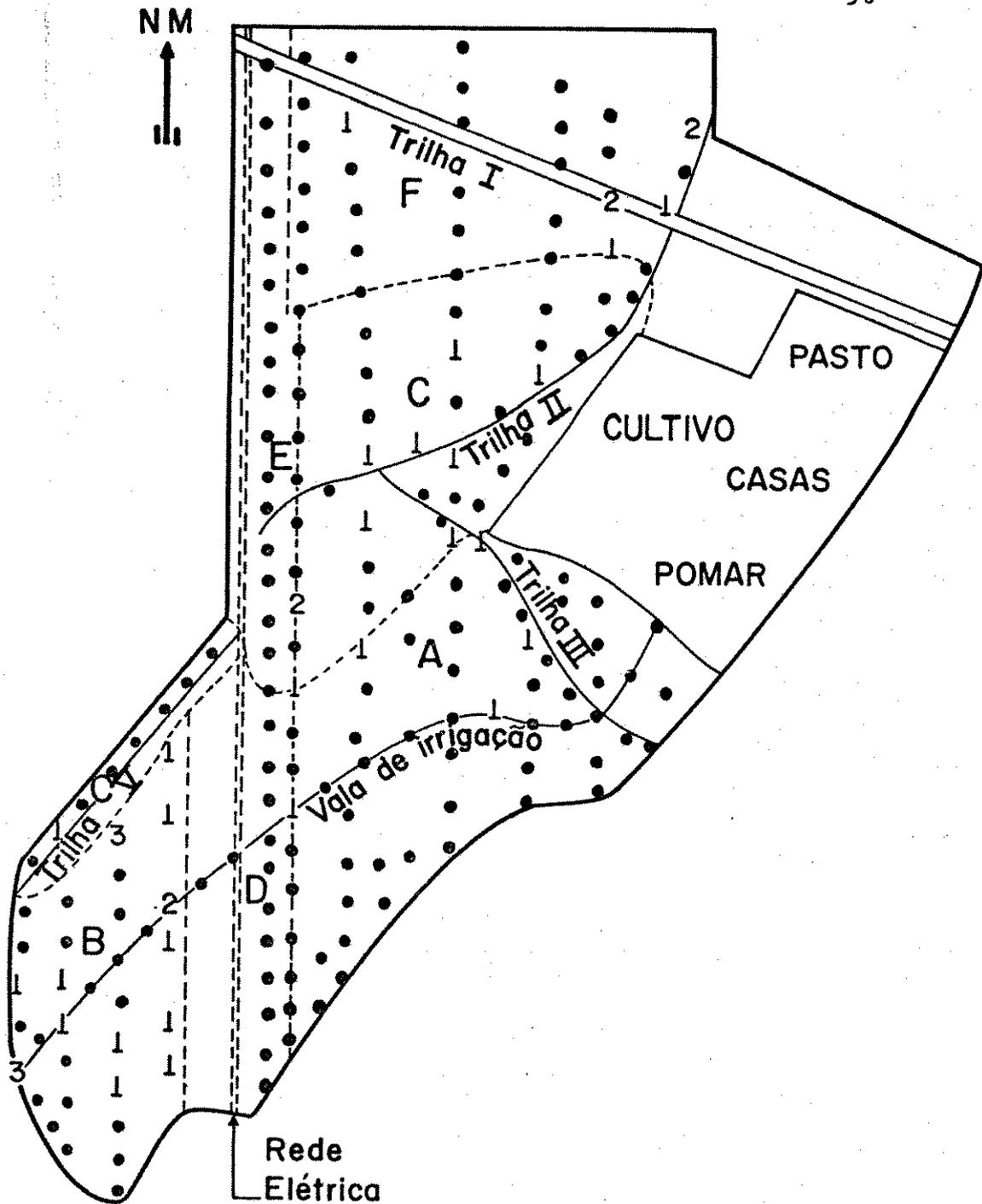


Figura 6. Distribuição das observações de machos novos no inverno. Os números indicam totais e os pontos ausência de observações no local amostrado. As linhas traçadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

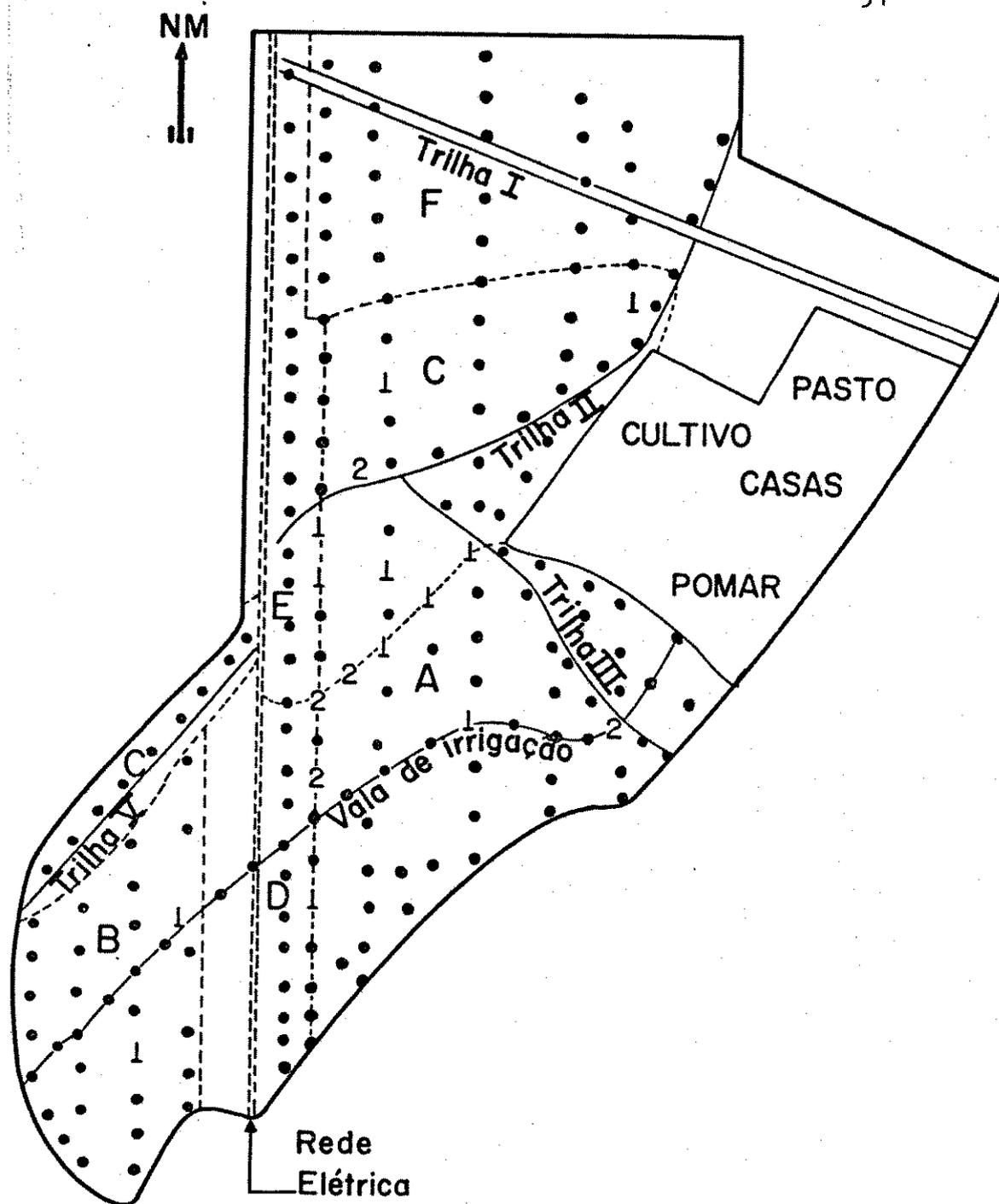


Figura 7. Distribuição das observações de fêmeas novas no inverno. Os números indicam os totais e os pontos au sência de observações nos locais amostrados. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

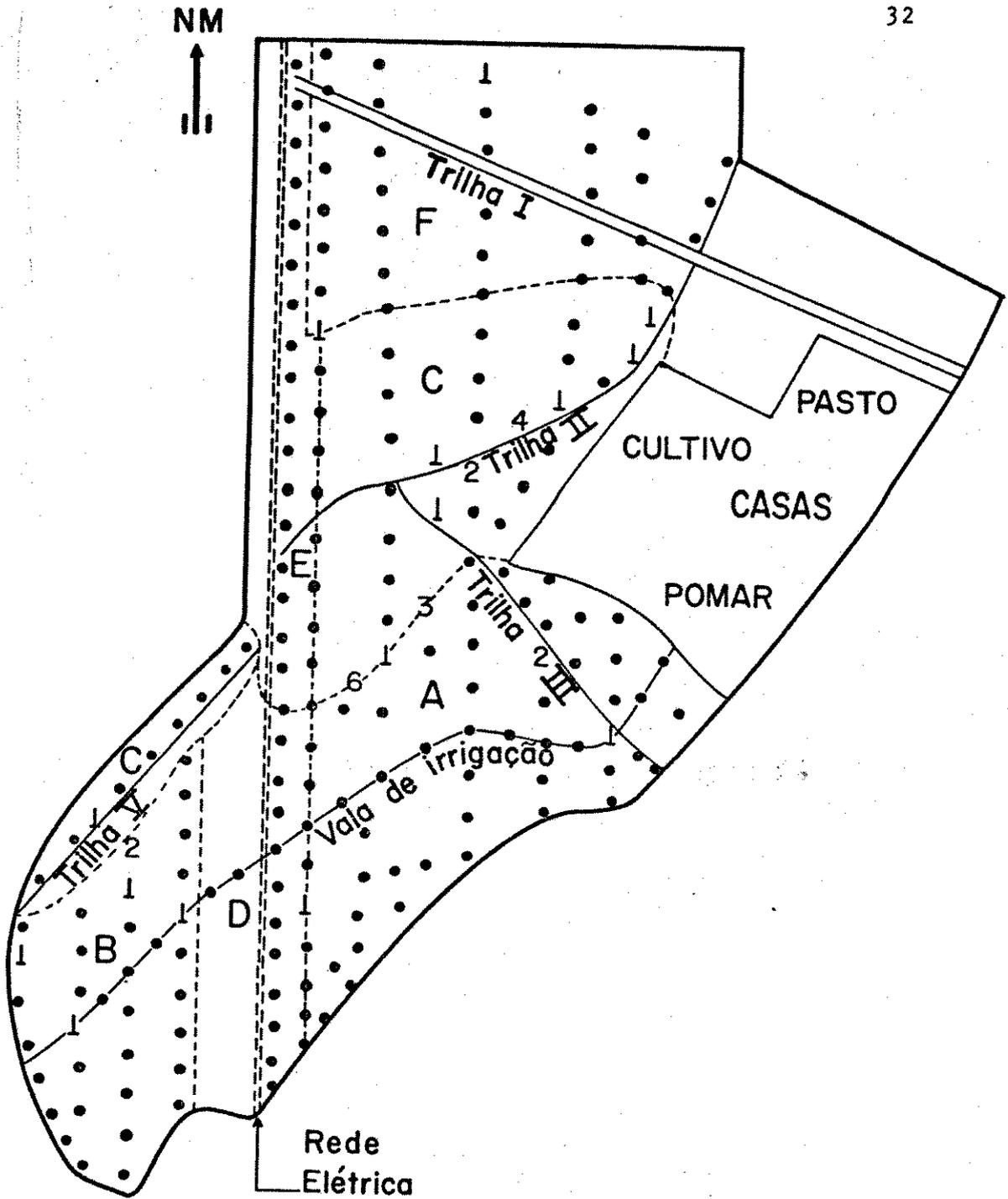


Figura 8. Distribuição das observações de machos velhos no inverno. Os números indicam totais e os pontos ausência de observações nos locais amostrados. As linhas traçadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

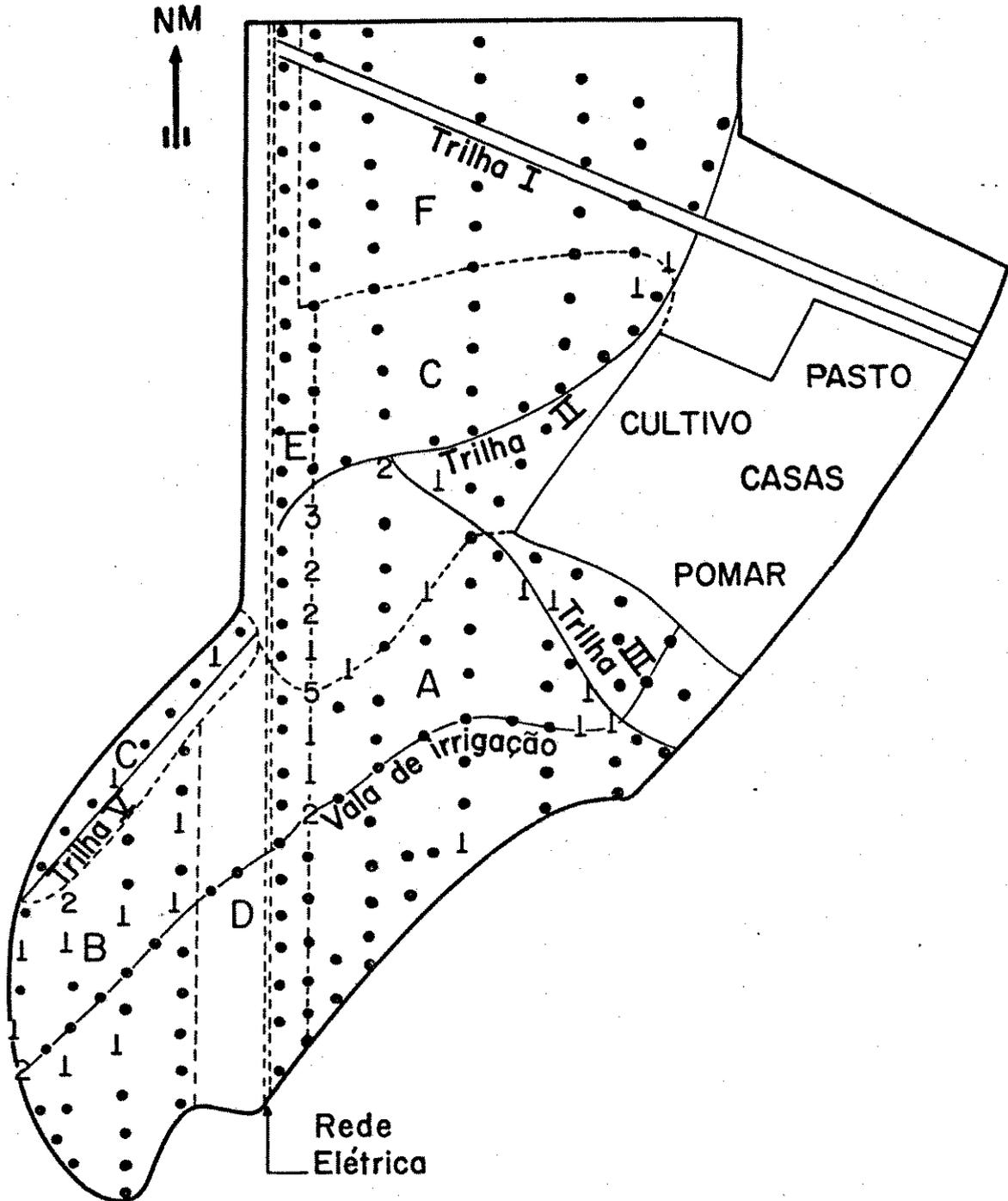


Figura 9. Distribuição das observações de fêmeas velhas no inverno. Os números indicam totais e os pontos ausência de observações no local amostrado. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

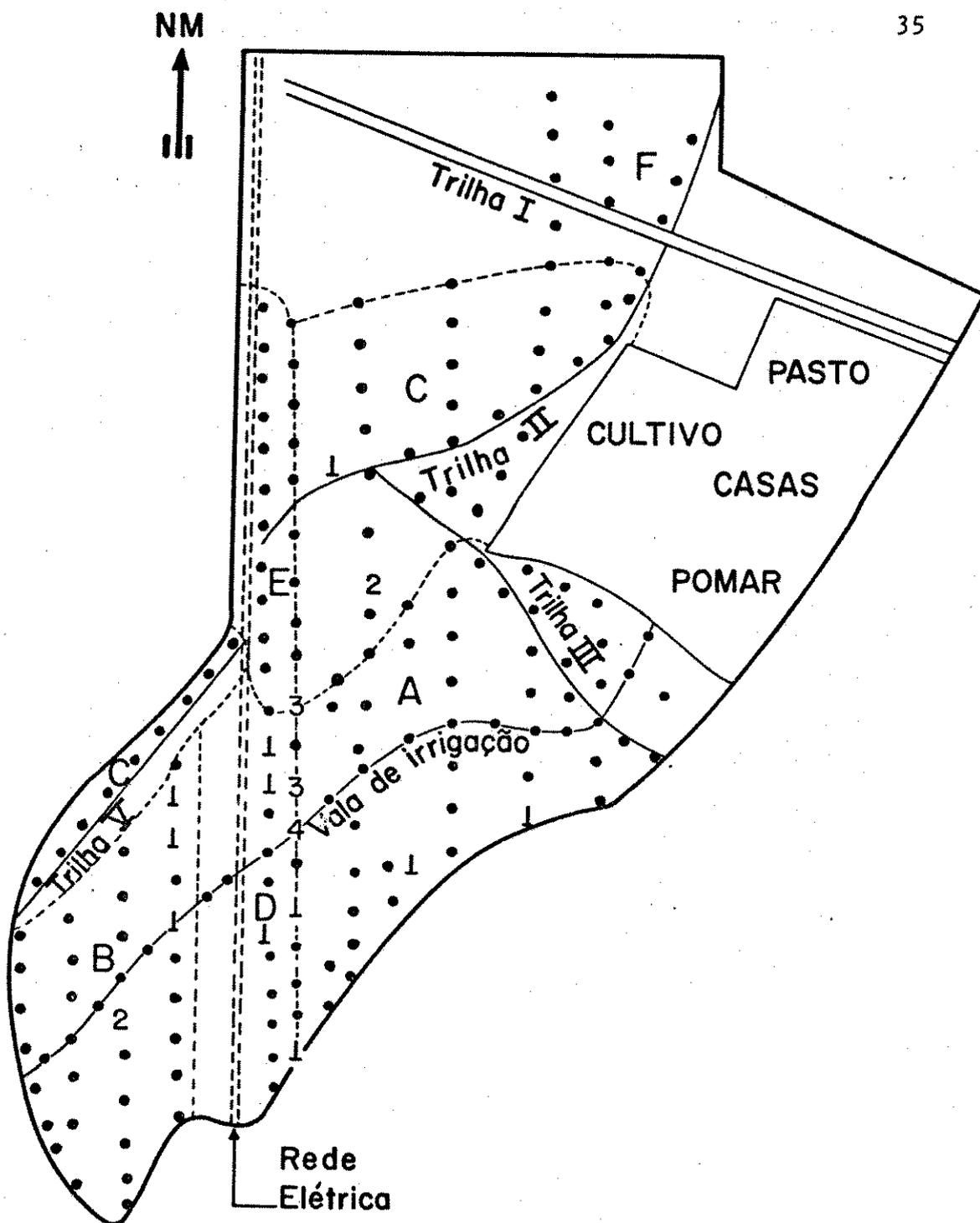


Figura 11. Distribuição das observações de fêmeas novas na primavera. Os números indicam totais e os pontos ausência de observações. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

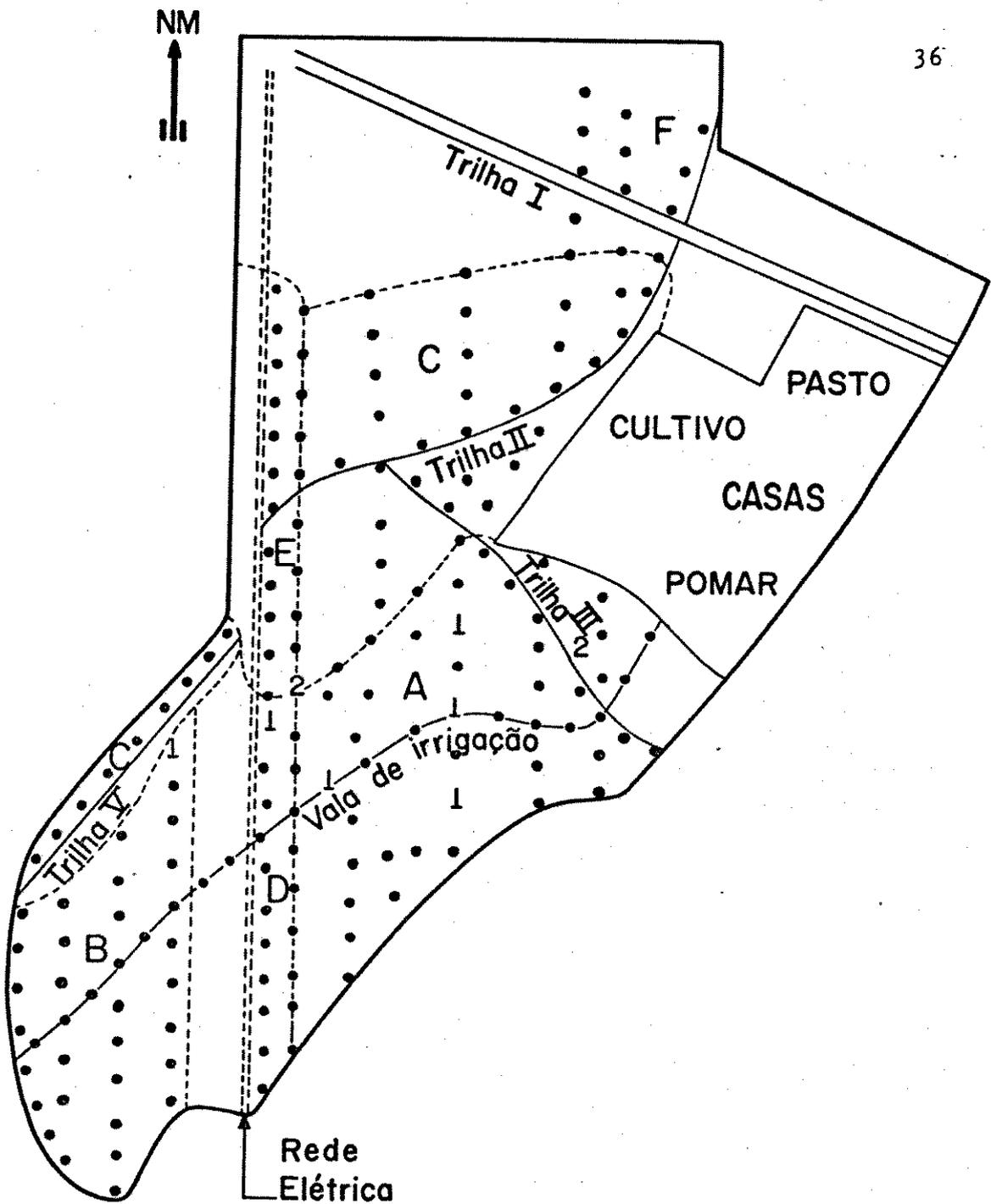


Figura 12. Distribuição das 10 observações de machos velhos na primavera. Os números indicam o total e os pontos ausência de observações nos locais amostrados. As linhas traçadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

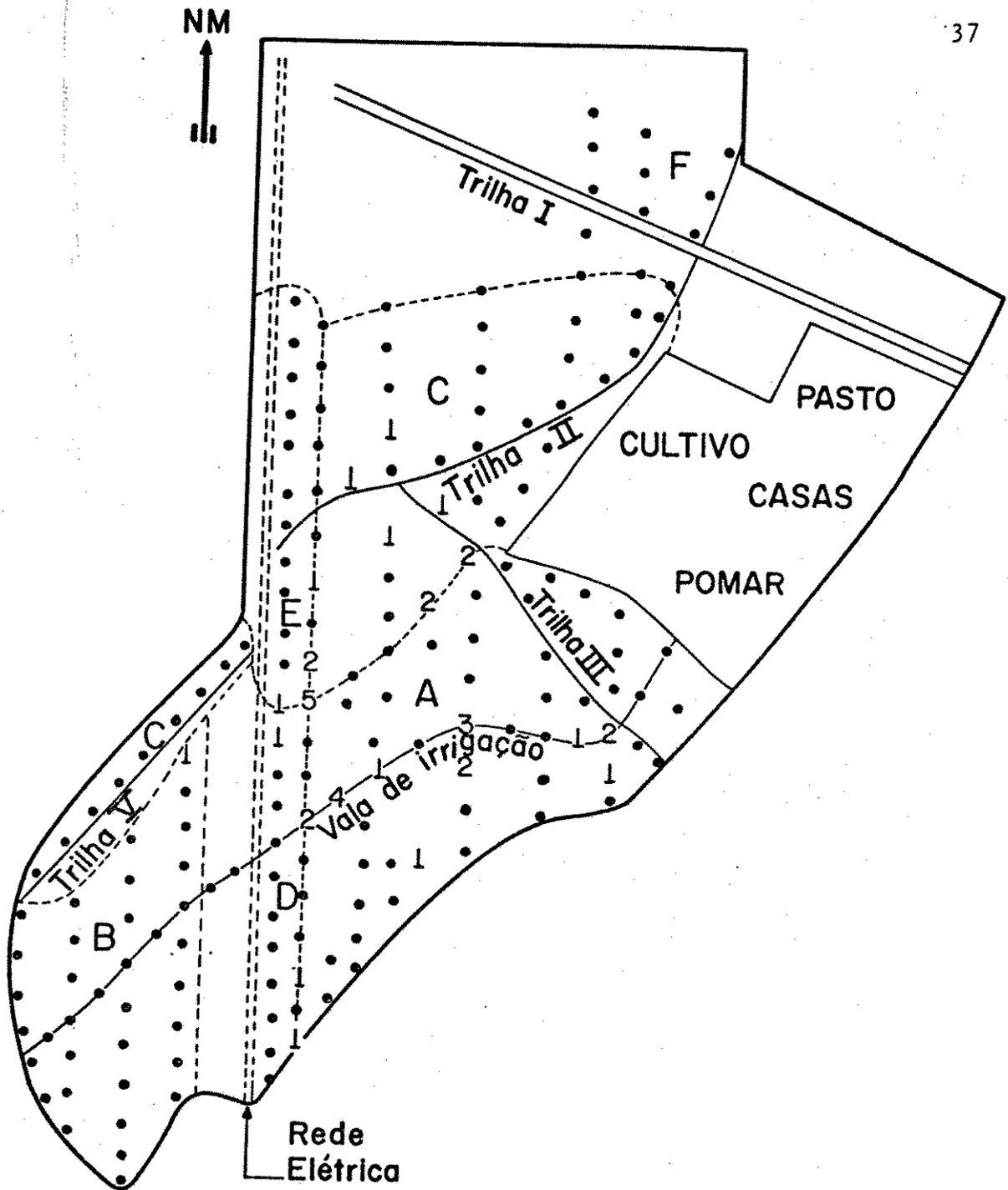


Figura 13. Distribuição das 38 observações de fêmeas velhas na primavera. Os números indicam o total e os pontos ausência de observações nos locais amostrados. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

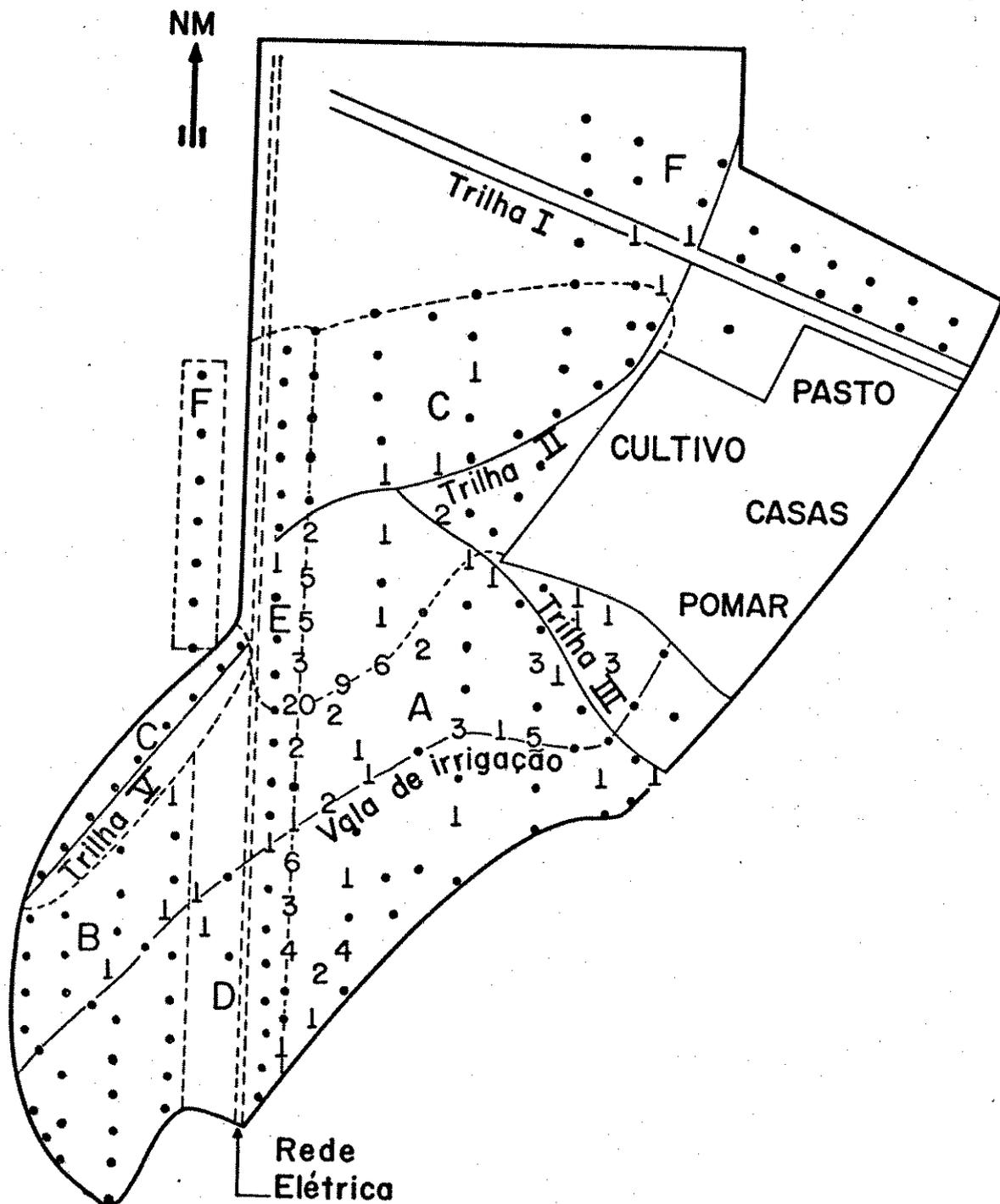


Figura 15. Distribuição das observações de fêmeas novas no verão. Os números indicam o total de observações e os pontos ausência de observações. As linhas tracejadas indicam os limites entre um tipo de vegetação e outro.

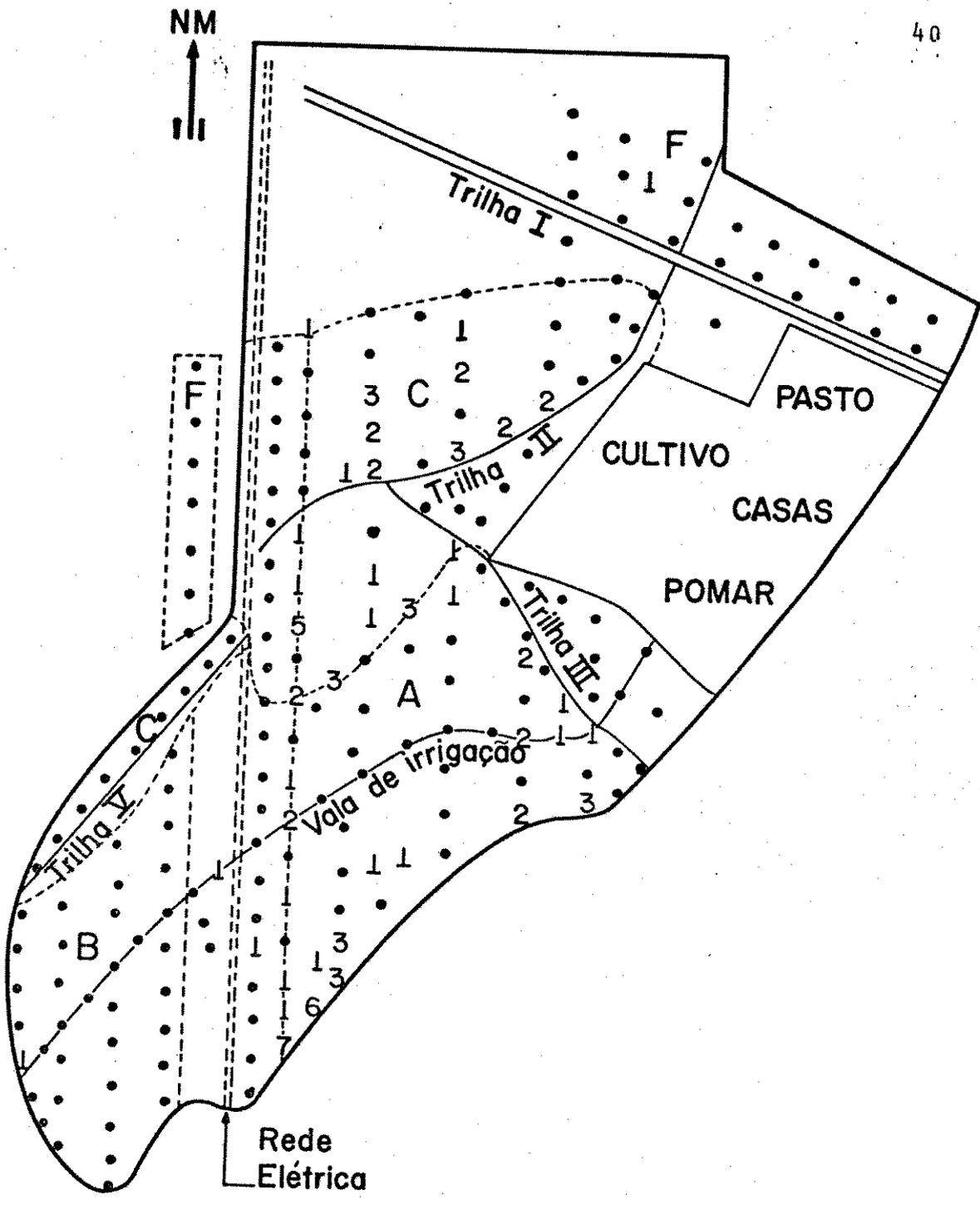


Figura 16. Distribuição das 82 observações de machos velhos no verão. Os números indicam total de observações e os pontos ausência de observações. As linhas tracejadas indicam limites entre diferentes tipos de vegetação.

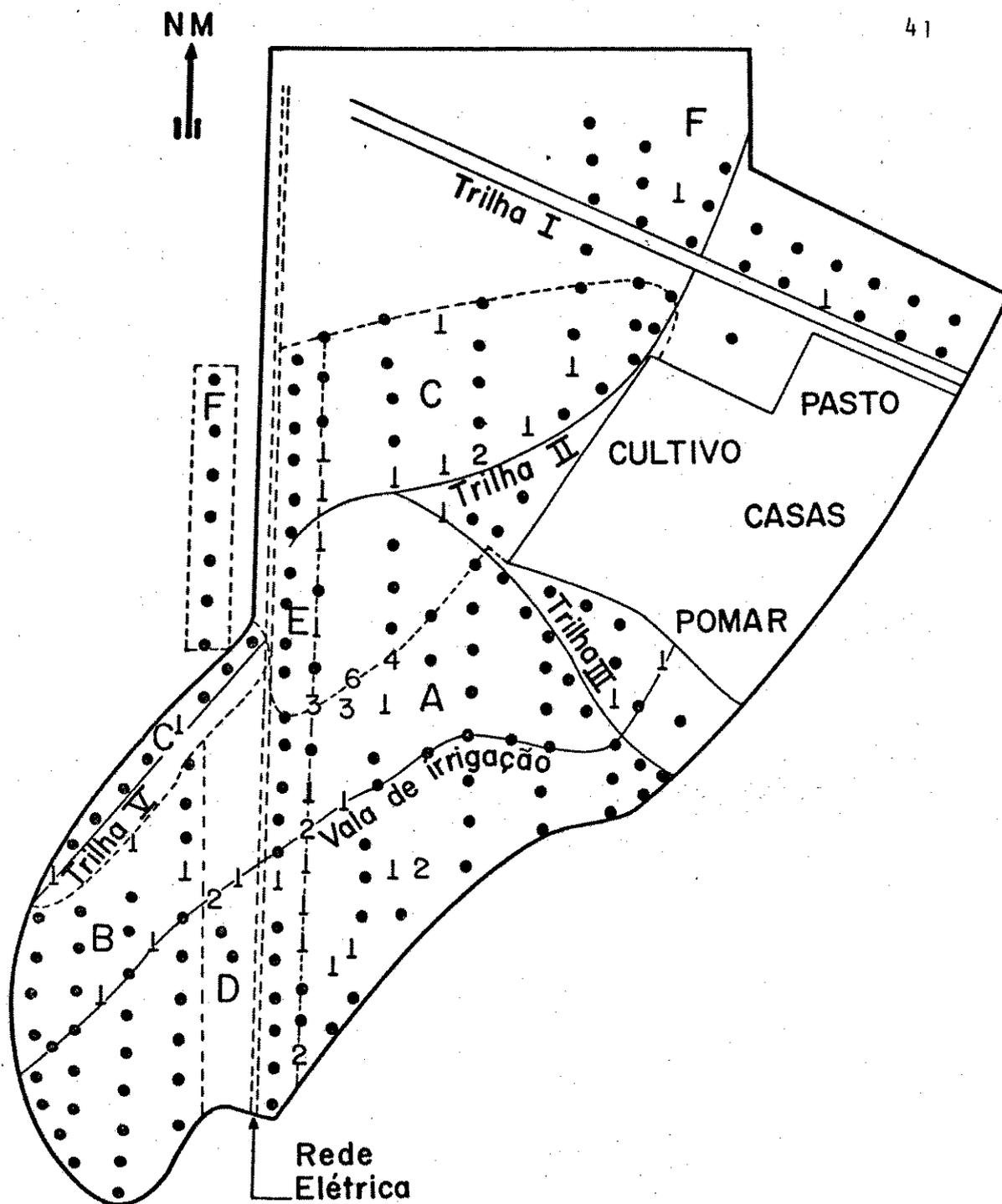


Figura 17. Distribuição das observações de fêmeas velhas no verão. Os números indicam os totais e os pontos ausência de observações nos locais amostrados. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

e seca.

No verão (figura 16) as áreas mais frequentadas pelos machos velhos foram os limites entre as vegetações A e D e A e C, a parte sul do limite entre C e E e a vegetação C, ao longo da trilha II. Esses machos foram razoavelmente observados no restante da vegetação C e na vegetação A. Poucas observações foram registradas no restante da área do estudo.

A análise das distribuições de observações de machos no inverno e no verão indicam que no inverno tanto os novos quanto os velhos mostraram preferência pelas áreas relativamente abertas e secas e tenderam, provavelmente em função dessa preferência, a serem observados com frequência próximo aos limites oeste e nordeste da área do estudo. No verão os machos tenderam a ser mais observados na parte mais central da área de estudo; abandonaram os extremos oeste e nordeste e, ao mesmo tempo, aumentaram seu interesse por áreas mais fechadas e úmidas.

As figuras 7, 11 e 15 mostram a distribuição das observações de fêmeas novas respectivamente no inverno, primavera e verão. No inverno, essas fêmeas foram mais observadas ao longo do limite entre a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) e a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) e ao longo da parte norte do limite entre a vegetação A e a Capoeira (D). Poucas observações foram registradas tanto nas áreas relativamente mais abertas e secas que essas, enquanto naquelas mais fechadas e úmidas.

Na primavera as fêmeas novas foram observadas na maioria das vezes no limite entre a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) e a Capoeira (D), na própria Capoeira e na extremidade leste da Mata Aberta de *Eucalyptus* sob Manejo (B). Isso mostra que nesse período as fêmeas novas continuaram a preferir áreas moderadamente sombreadas e úmidas e a evitar tanto áreas abertas e secas, quanto áreas muito sombreadas e úmidas.

No verão a presença dessas fêmeas foi registrada mais

frequentemente nos limites entre A e C, entre A e D e na parte sul do limite entre C e E. Também foi frequente, embora em menor grau, o registro de observações dessas fêmeas na vegetação A. Poucas observações foram registradas em outras áreas. Portanto nessa época as fêmeas novas, embora tenham continuado a preferir áreas moderadamente fechadas e úmidas, aumentaram seu interesse por áreas muito úmidas e sombrias (vegetação A).

Esses resultados indicam que as fêmeas novas preferiam em qualquer época áreas com vegetação relativamente fechada e úmida, tendendo, portanto a serem pouco encontradas nos limites oeste, leste, norte e nordeste da área do estudo. Durante o verão, além disso, aumentou a frequência dessas fêmeas na área com vegetação mais fechada e úmida (A) em comparação com o inverno e o verão.

As figuras 9, 13 e 17, que apresentam a distribuição das observações de fêmeas velhas respectivamente no inverno, primavera e verão, mostram que no inverno essas fêmeas foram muito observadas ao longo da parte norte do limite entre a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) e a Capoeira (D) e da parte sul do limite entre a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) e o Campo Sujo (E). Também foram bastante observadas, embora com menor frequência que nesses dois limites, na Mata Aberta de *Eucalyptus* sob Manejo (B) e pouco encontradas no restante da área.

Na primavera as áreas onde as fêmeas velhas foram mais frequentemente observadas foram a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) ao longo da vala de irrigação, o limite entre a vegetação A e a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) e a parte norte do limite entre a vegetação A e a Capoeira (D). No restante da área foi muito baixa a frequência de observações.

No verão essas fêmeas foram bastante observadas no limite entre as vegetações A e D e na parte oeste do limite entre as vegetações A e C. Elas também foram bastante observa-

das, mas em menor grau que nas duas áreas anteriores, na Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) ao longo da trilha II, na extremidade oeste da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A), no limite entre a vegetação C e o Campo sujo e na área situada ao norte da vala de irrigação e a oeste da rede elétrica. Poucas observações foram registradas no restante da área de estudo.

As fêmeas velhas, portanto, aumentaram sua preferência pela área mais úmida e sombria (vegetação A) na primavera, ao contrário dos outros grupos que o fizeram no verão. Durante o inverno e o verão essas fêmeas claramente expandiram suas rotas diárias para o norte e para oeste em relação à Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A), tendendo a permanecer em seus limites na primavera.

Portanto, com excessão das fêmeas velhas, todos os grupos tenderam a ser mais encontrados em áreas relativamente abertas e secas no inverno que no verão e, ao mesmo tempo, tenderam a deslocar-se mais em direção aos limites da área do estudo no inverno que no verão. As fêmeas velhas apresentaram um padrão semelhante mas defasado dos outros grupos. Entre elas a época em que houve maior preferência pela área mais fechada e úmida e em que elas menos se deslocaram em direção à periferia da área do estudo foi a primavera. Em qualquer época as áreas mais frequentadas pela borboleta foram os limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) com a Capoeira (D) e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) e a parte sul do limite da vegetação C com o Campo Sujo (E).

Para verificar a ocorrência de diferenças no padrão de utilização da área de estudo, por machos e fêmeas de *Heliconius erato phyllis*, foram feitas comparações entre as distribuições de observações de indivíduos pertencentes a sexos diferentes com a mesma idade e contemporâneos.

A comparação entre as figuras 6 e 7, que apresentam respectivamente os machos e fêmeas novos no inverno, mostra cla-

ramente que esses machos muito mais que as fêmeas foram observados nessa época nas áreas relativamente abertas e secas. O exame das figuras 14 e 15, que apresentam respectivamente os machos e fêmeas novos no verão mostra que, também nessa época, os machos novos tenderam a frequentar mais intensamente que as fêmeas da mesma idade as áreas com vegetação relativamente aberta e seca. As fêmeas novas, por outro lado, tenderam mais que os machos da mesma idade a concentrar suas atividades nos limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) com a Capoeira (D) e a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) e no limite desta última com o Campo Sujo (E). Elas apresentaram também maior tendência que os machos para frequentarem a área úmida e sombria da vegetação (A).

Os machos velhos no inverno (Figura 8) foram mais frequentemente observados que as fêmeas da mesma idade na mesma época (Figura 9) ao longo do limite entre as vegetações A e C e ao longo da trilha II, na vegetação C. Essas fêmeas por sua vez foram mais observadas que os machos ao longo da parte norte do limite entre as vegetações A e D e da parte sul do limite entre as vegetações C e E. Ambos os sexos foram igualmente observados no restante da área do estudo. Isso mostra que nessa época os machos tenderam a utilizar um pouco mais amplamente a área.

No verão os machos velhos (Figura 16) não apresentaram diferenças importantes em relação ao padrão de utilização da área de estudo, exceto em relação à área situada a oeste da rede elétrica, onde as fêmeas foram consideravelmente mais observadas que os machos. Isso mostra que nessa época, em relação aos indivíduos mais velhos, as fêmeas tenderam a utilizar mais amplamente a área que os machos, invertendo a situação encontrada no inverno.

Portanto, os machos novos sempre mostraram maior preferência por áreas com vegetação relativamente aberta e seca que as fêmeas da mesma idade. Além disso esses machos tanto no in

verno quanto no verão tenderam a ser observados em uma área mais ampla que as fêmeas. Entre os indivíduos velhos machos e fêmeas não mostraram diferenças importantes em relação ao tipo de habitat preferido, mas enquanto no inverno os machos tenderam a ser mais observados em uma área mais ampla que as fêmeas, no verão a situação se inverteu e as fêmeas tenderam a ser observados em uma área mais extensa que os machos.

Para verificar a ocorrência de diferentes padrões de utilização da área relacionados com a idade da borboleta, foram feitas comparações entre os padrões de utilização da área do estudo referentes a indivíduos do mesmo sexo, de idades diferentes, nas diferentes épocas.

Comparando-se as figuras 6 e 8, que mostram respectivamente os machos novos e velhos no inverno, verificou-se que nessa época os novos tenderam a ser observados em uma área um pouco mais ampla que os velhos. No verão os novos (Figura 14) foram observados em uma área claramente mais ampla que os velhos. Não foram observadas diferenças importantes em relação a preferência por habitats.

Entre as fêmeas verifica-se, examinando-se as figuras 7 e 9 que mostram respectivamente as fêmeas novas e velhas no inverno, que nesse período as velhas tenderam a ser observadas realizando suas atividades diárias em uma área mais extensa que as novas, mostrando também maior preferência pelas áreas relativamente abertas e secas. Na primavera foram as fêmeas novas que mostraram preferir áreas mais abertas e secas, enquanto as velhas tenderam a ser mais observadas em áreas mais fechadas e úmidas. Não se verificou, contudo, qualquer tendência para que a área fosse utilizada mais extensamente por fêmeas novas ou velhas. No verão as fêmeas velhas (Figura 17) voltaram a ser mais observadas que as novas (Figura 15) em uma área mais extensa e relativamente mais aberta e seca.

Portanto, enquanto entre os machos os indivíduos mais novos apresentaram tendência para serem observados em uma

área mais ampla que os velhos, entre as fêmeas foram os indivíduos mais velhos que apresentaram essa tendência.

2. Plantas Hospedeiras

Três espécies do gênero *Passiflora*, *P. misera*, *P. suberosa* e *P. miersii* foram assinaladas na área do estudo. A tabela 4 mostra a densidade e a frequência dessas três espécies na área.

Tabela 4. Densidade e frequência de meristemas apicais de *Passiflora* spp. na área de estudo em 75 parcelas de 8 m² no período de dezembro de 1980/janeiro de 1981.

	<i>P. misera</i>	<i>P. suberosa</i>	<i>P. miersii</i>
Frequência			
(nº presenças) (nº parcelas)	0,05	0,55	0,05
Densidade			
(nº meristemas) m ²	0,04	0,32	0,02

As figuras 18 e 19 mostram a abundância de meristemas apicais por parcela, respectivamente de *P. suberosa* e das duas outras espécies. *P. suberosa* é mais abundante e mais amplamente distribuída que as outras duas passifloráceas. Embora o pequeno número de meristemas apicais encontrados no levantamento não permita uma conclusão segura, esses dados e observações casuais sugeriram que *P. misera* ocorria preferencialmen-

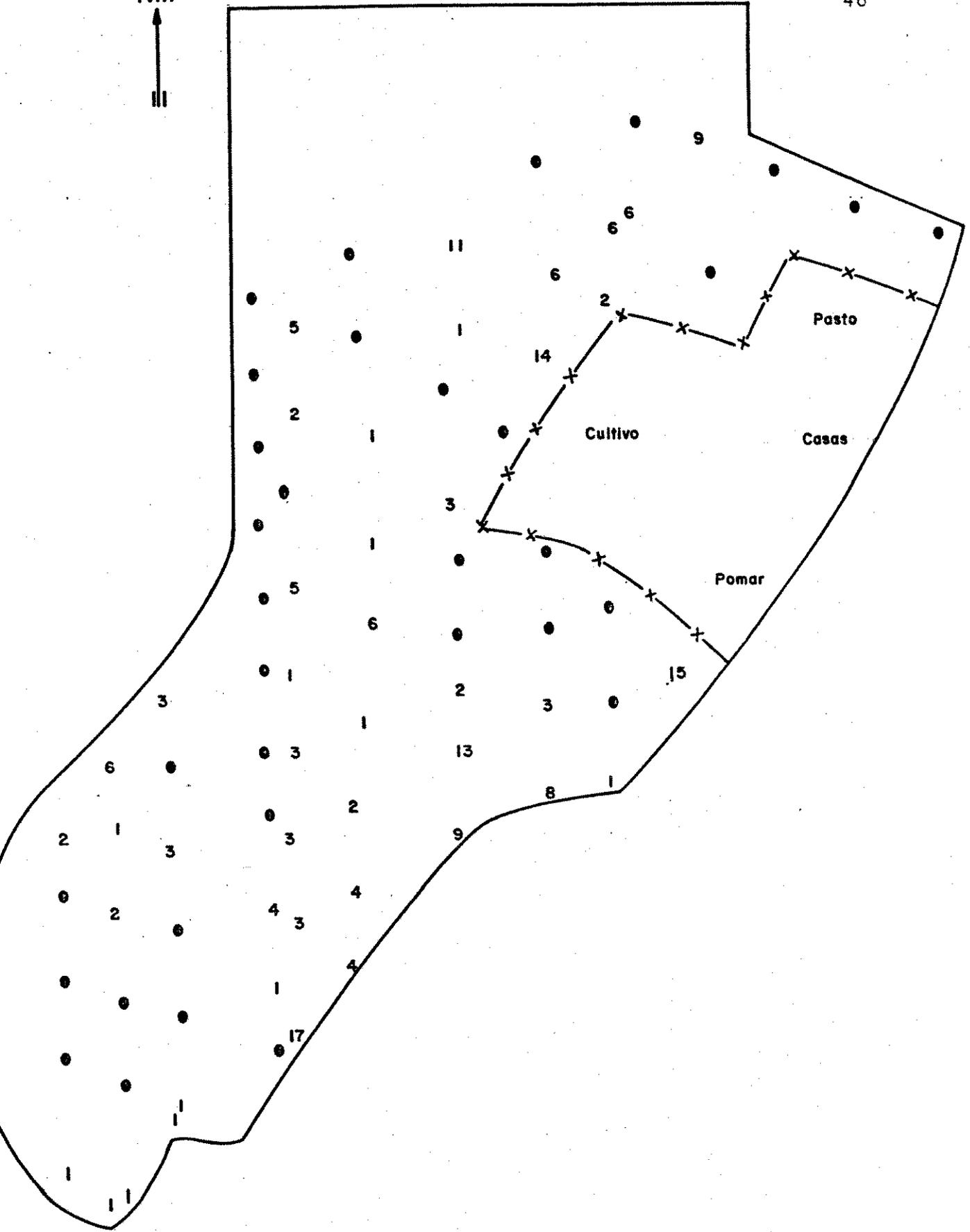


Figura 18. Distribuição de meristemas apicais de *Passiflora suberosa*, em 75 parcelas de 8 m², em dezembro 1980/janeiro 1981. Os pontos indicam ausência de meristemas apicais na parcela.

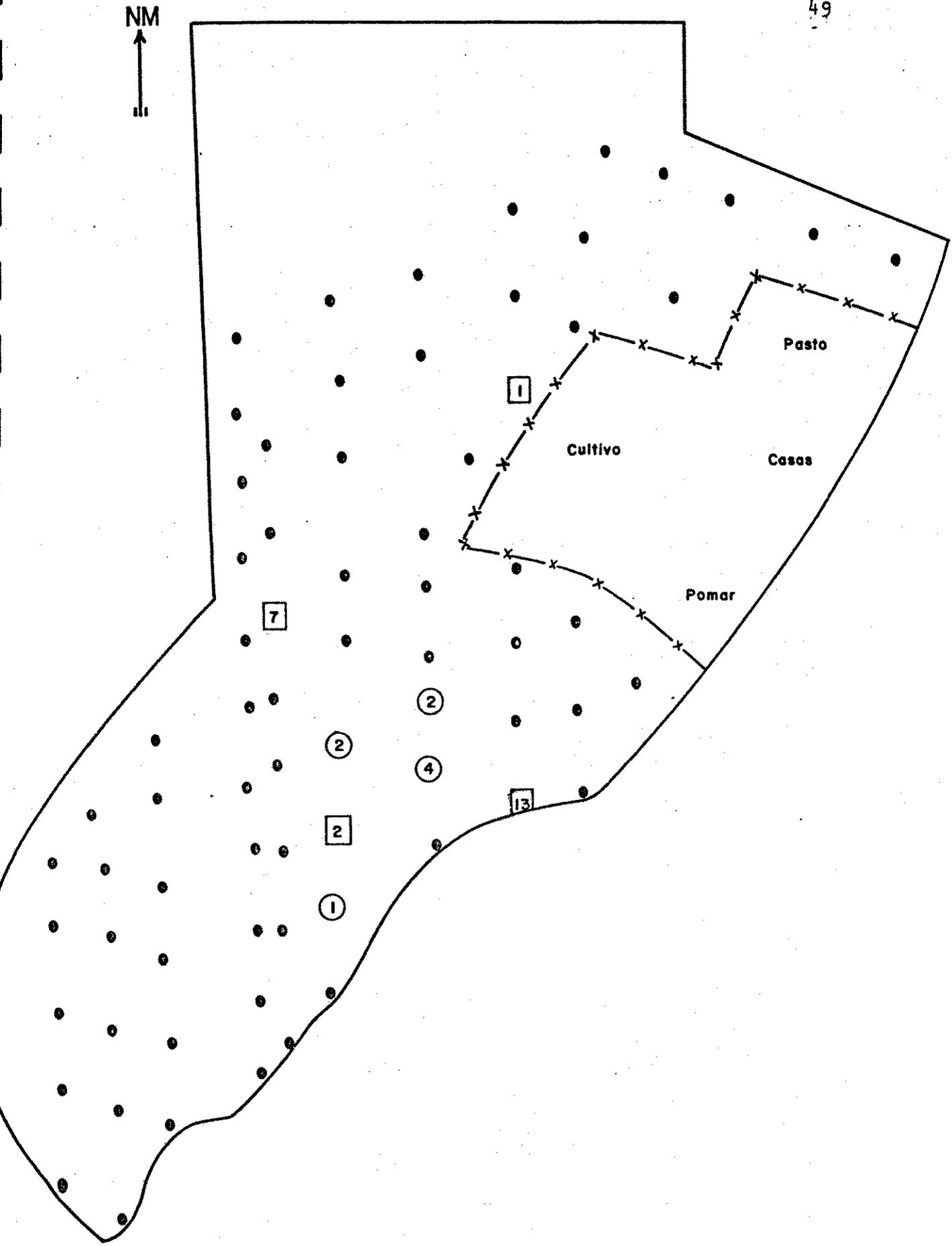


Figura 19. Distribuição de meristemas apicais de *Passiflora misera* (números assinalados com quadrados) e *P. miersii* (números assinalados com círculos), em 75 parcelas de 8 m² em

te nas margens da vegetação mais fechada (Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*) enquanto *P. miersii* cresce preferencialmente em locais mais sombreados e mais úmidos dentro desse tipo de vegetação.

A frequência com que cada espécie de *Passiflora* foi contactada em cada época por fêmeas marcadas e não marcadas de *H. erato* no Horto de Sumaré, é mostrada na tabela 5. Além das visitas é mostrado também o número de vezes que a borboleta pinçou ou adejou a planta hospedeira (ver Materiais e Métodos).

Na primavera o número de contatos da borboleta com *P. misera* foi significativamente maior do que com *P. suberosa* ($\chi^2_{(1)} = 7,143$), enquanto no verão não houve diferença significativa ($\chi^2_{(1)} = 0,49$) quanto ao número de contatos da borboleta com essas duas espécies de *Passiflora*. Não foi observado nenhum contato com *P. miersii* no inverno e na primavera. No verão apenas três contatos da borboleta com essa planta foram registrados. Esse número é muito menor do que os registrados para as outras duas plantas nesse período.

Como a frequência e abundância de meristemas apicais de *P. suberosa* durante o verão foi muito maior que a de *P. misera* é razoável supor, em função dos resultados mostrados no parágrafo anterior, que essa última espécie seja a planta hospedeira primária. Esse resultado está de acordo com Brown (1979) que cita *P. misera* como planta hospedeira primária para *Heliconius erato* em Sumaré e *P. suberosa* como recurso alternativo. O mesmo autor (comunicação pessoal) observou um único pé de *P. alata* sendo visitado por *H. erato*, mas que não foi observado durante o trabalho, aparentemente por estar situado entre duas trilhas.

A maior frequência de contatos da borboleta com *P. misera* em relação a *P. suberosa* na primavera e o aumento relativo dos contatos com essa última espécie no verão podem ser atribuídos a duas possíveis causas. É possível que o crescimento dos meristemas apicais de *P. misera* comece mais cedo e as

Tabela 5. Contatos de fêmeas de *H. erato phyllis* marcadas e não marcadas com *Passiflora* spp. por espécie e por época do ano.

Espécie	Atividade	Época			Total
		Inverno	Primavera	Verão	
<i>P. misera</i>	visitando	1	6	7	14
	pincelando	-	5	8	13
	adejando	-	1	8	9
	subtotal	1	12	23	36
<i>P. suberosa</i>	visitando	2	1	7	10
	pincelando	-	1	11	12
	adejando	-	-	10	10
	subtotal	2	2	28	32
<i>P. miersii</i>	visitando	-	-	1	1
	pincelando	-	-	1	1
	adejando	-	-	1	1
	subtotal	-	-	3	3
Total		3	14	54	71
Subtotal	visitando	3	7	15	25
	pincelando	-	6	20	26
	adejando	-	1	19	20

borboletas nesse período os encontrando mais frequentemente, passem a procurar sítios para ovoposição mais intensamente em locais ricos em *P. misera*. Uma outra causa que poderia explicar o padrão observado, seria uma menor pressão de herbivoria sobre *P. misera* na primavera, em consequência do menor tamanho da população da borboleta nessa época. No verão, com o aumento da população, a pressão de herbivoria sobre a hospedeira primária deve aumentar e acarretar escassez relativa de *P. misera* tornando-se vantajosa a utilização do recurso alternativo.

Os contatos das fêmeas com as plantas hospedeiras, primária e secundária, acham-se mapeados nas figuras 20 e 21. Observando-as vê-se claramente que os contatos com *P. misera* ocorreram mais frequentemente nos limites da Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C) com o Campo Sujo (E), da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) com a Capoeira (D) e da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C), enquanto os contatos com *P. suberosa* foram mais frequentes na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A).

A distribuição dos contatos com *P. misera* é consistente com a idéia de que essa passiflorácea ocorre preferencialmente na borda da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A). É importante notar também que os locais onde foram mais frequentes os contatos com a planta hospedeira primária sobrepuseram-se razoavelmente com aqueles onde foi maior a frequência de observações da borboleta, principalmente no verão. Note-se também que o mesmo não ocorreu em relação à distribuição de contatos com *P. suberosa*.

A tabela 6 sumariza os contatos feitos com as plantas hospedeiras separados por idade da borboleta e época do ano. A realização de um teste de independência a priori conforme Sokal e Rohlf (1969) mostrou que a frequência de contatos com as plantas hospedeiras foi maior no verão do que nas outras épocas. Além disso, as fêmeas velhas contactaram mais frequen

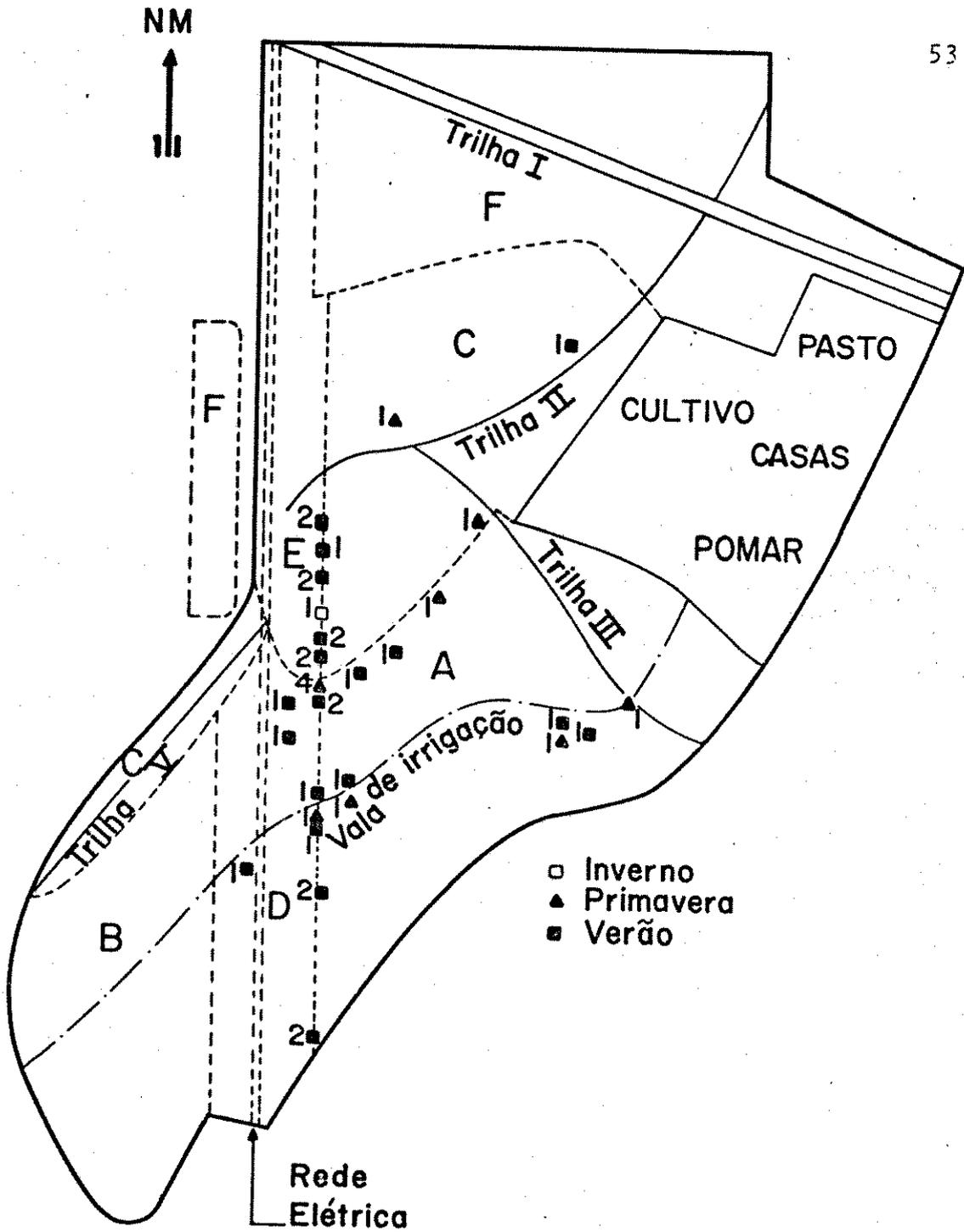


Figura 20. Distribuição dos contatos, ao longo das trilhas, de fêmeas com *Passiflora misera* ao longo do ano. As linhas tracejadas indicam limites entre diferentes tipos de vegetação.

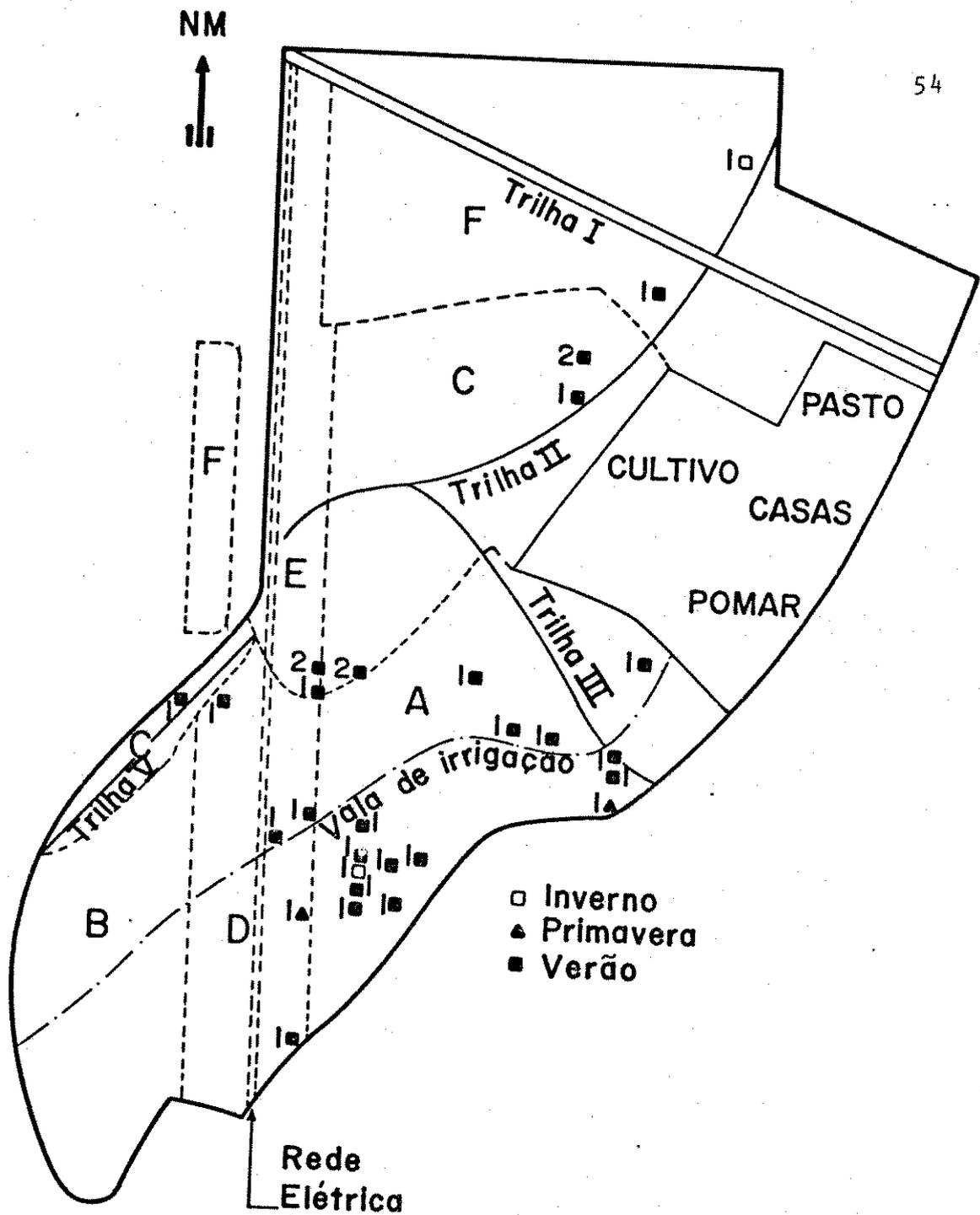


Figura 21. Distribuição dos contatos, ao longo das trilhas, de fêmeas com *Passiflora suberosa* ao longo do ano. As linhas traçadas indicam limites entre diferentes tipos de vegetação.

Tabela 6. Contatos de fêmeas de *H. erato phyllis* marcadas com *Passiflora misera* e *P. suberosa* de acordo com a idade da borboleta e época do ano e respectivos testes de independência.

Época	Idade	Atividade		Total
		Contactando <i>P. misera</i> e <i>P. suberosa</i>	Outras	
Inverno	nova	0	22	22
	velha	1	43	44
	subtotal	1	65	66
Primavera	nova	2	23	25
	velha	3	35	38
	subtotal	5	58	63
Verão	nova	7	118	125
	velha	12	48	60
	subtotal	19	166	185
Total		25	289	314

Teste de independência a priori (Teste G).

1. H_0 : atividade, época e idade são independentes $G_{(7)} = 46,642$ $P < 0,001$
2. H_0 : atividade independe da época $G_{(2)} = 6,722$ $P < 0,05$
3. H_0 : atividade independe da idade $G_{(1)} = 3,866$ $P < 0,05$

temente as plantas hospedeiras do que as fêmeas novas.

3. Fontes de Pólen e Néctar

As observações de visitas de *Heliconius erato* às flores revelaram que a espécie cuja flor foi mais visitada no Horto de Sumaré foi *Lantana camara* (Tabela 7). Essa espécie é citada como um dos principais recursos florais para *Heliconius* spp., em diversas localidades, por vários autores (Crane, 1955; Smiley, 1978a; Boggs et al., 1981).

No verão *L. camara* recebeu mais visitas do que todas as outras flores em conjunto ($X^2_{(1)} = 25,47$) e na primavera tanto quanto todas as outras em conjunto ($X^2_{(1)} = 1,653$). Apenas no inverno o número de visitas a essa verbenácea ficou abaixo do número de visitas a todas as outras espécies de flores utilizadas pela borboleta ($X^2_{(1)} = 9,515$). Nesse período, entretanto, ocorreu o pico do florescimento de *L. lilacina* (mês de agosto) e o total de visitas às duas verbenáceas em conjunto superou o de visitas a todas as outras flores utilizadas na época ($X^2_{(1)} = 7,218$). A distribuição de inflorescências dessas duas espécies no verão é mostrada na figura 22 e a tabela 8 fornece a frequência e a densidade das duas espécies de *Lantana* no mesmo período.

Com exceção de *L. camara*, que floresce o ano inteiro, todas as outras espécies cujas flores foram utilizadas por *H. erato* apresentaram períodos bem marcados de florescimento ou, como foi o caso de *L. lilacina*, apresentaram um pico de florescimento mantendo no resto do ano um número muito pequeno de flores. Todas essas flores, com exceção de *L. camara*, tendem a funcionar como recursos alternativos sequenciais.

No inverno, como já foi visto, *L. lilacina* foi o recurso alternativo mais importante, na primavera duas rubiáceas, *Palicourea marcgravii* e *Psychotria* sp., em conjunto foram o úni

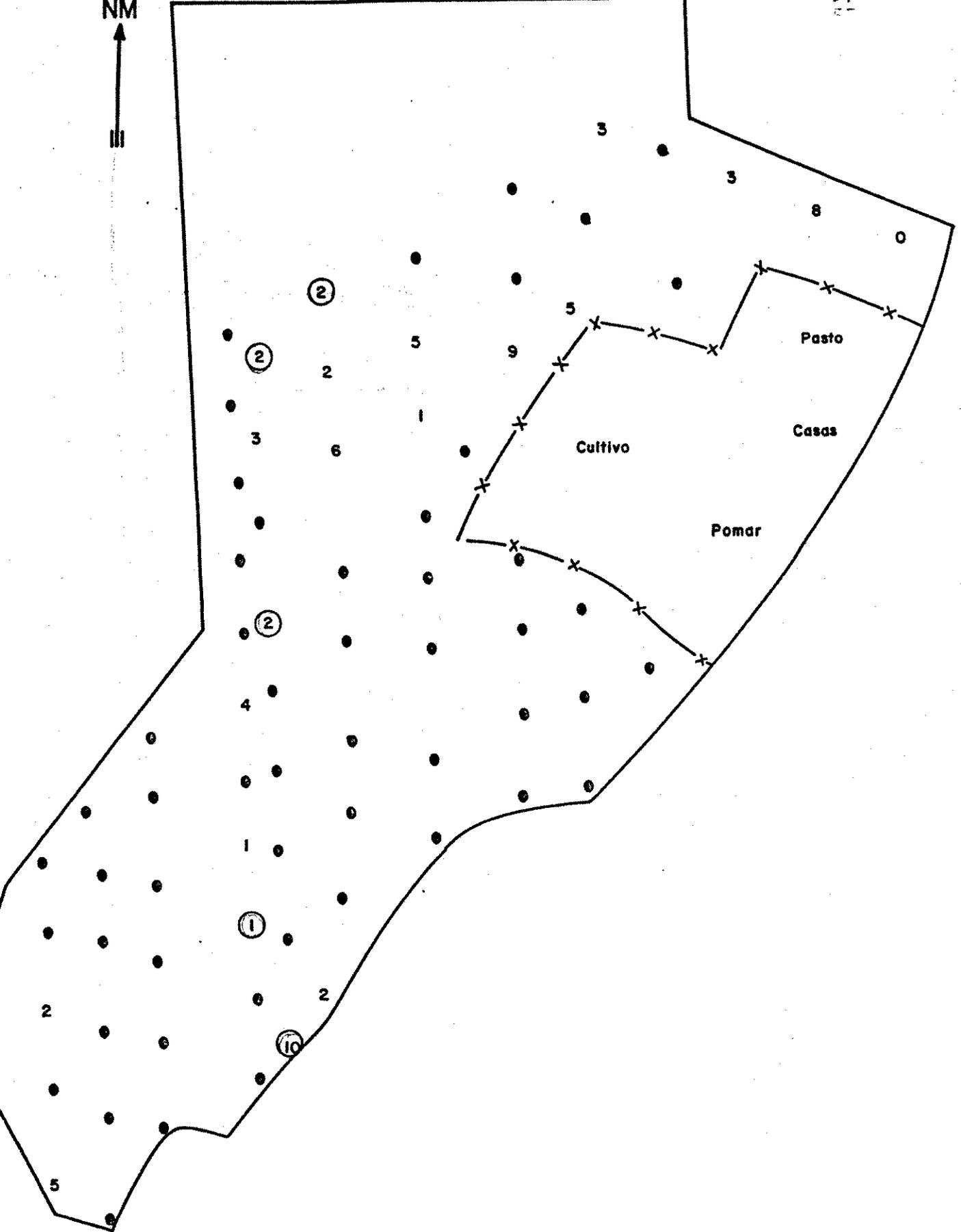


Figura 22. Distribuição de inflorescências de *Lantana camara* e *L. lilacina* (números assinalados com círculos) em 75 parcelas de 8 m², em dezembro 1980/janeiro 1981. Os pontos indicam ausência de inflorescência na parcela.

Tabela 7. Espécies de flores visitadas e totais de observações de visitas em cada época do ano.

Espécie	Época		
	Inverno	Primavera	Verão
Verbenaceae			
<i>Lantana camara</i>	35	29	173
<i>Lantana lilacina</i>	29	2	8
<i>Stachytarpheta polyura</i> + <i>Lantana</i> sp.	-	-	27
Compositae	9	-	17
Myrtaceae			
<i>Eucalyptus</i> sp.	4	-	-
<i>Psidium guajava</i>	1	-	-
Rubiaceae			
<i>Palicourea marcgravii</i> + <i>Psychotria</i> sp.	-	17	4
Apocynaceae			
<i>Prestonia coalita</i>	-	-	21
Bromeliaceae			
<i>Acmaea</i> sp.	2	-	-
Bignoniaceae			
<i>Pyrostegia venusta</i>	4	-	-
Buddlejaceae			
<i>Buddleja</i> sp.	9	-	-
Acanthaceae	-	-	7
Orchidaceae	-	-	1
Asclepiadaceae			
<i>Asclepias curassavica</i>	-	-	1
Não identificadas	8	1	5
Total	101	49	264

Tabela 8. Densidade e frequência de inflorescência de *Lantana camara* e *L. lilacina* e das duas espécies em conjunto em 75 parcelas de 8 m² no período dezembro de 1980/janeiro de 1981.

	<i>L. camara</i>	<i>L. lilacina</i>	<i>L. camara</i> + <i>L. lilacina</i>
Frequência			
(nº presenças)	0,20	0,07	0,27
(nº parcelas)			
Densidade			
(nº inflorescência)	0,10	0,04	0,15
m ²			

co recurso alternativo importante. No verão várias espécies ou grupos de espécies foram recursos alternativos importantes. Nessa época três outras verbenáceas, *Stachytarpheta polyura*, *Lantana* sp. e *L. lilacina* foram em conjunto o grupo mais visitado depois de *L. camara*. Uma apocinácea, *Prestonia coalita*, foi a segunda espécie mais visitada nesse período. Várias compositas, entre as quais se incluem *Emilia sonchifolia*, *Vernonia polyanthes* e *Eupatorium* sp., foram o terceiro recurso alternativo mais importante dessa época.

A tabela 9 mostra os contatos de fêmeas e machos com flores separados por idade da borboleta e época do ano. A realização de um teste de independência a priori, segundo Sokal e Rohlf (1969), mostrou que no verão as flores foram mais procuradas que nas outras épocas ($P < 0,001$). Entretanto, não foram verificadas diferenças significativas em relação ao sexo ($0,1 < P < 0,2$) ou em relação à idade ($0,2 < P < 0,3$).

Tabela 9. Contatos de machos e fêmeas de *Heliconius erato phyllis* marcados, com flores de acordo com a época e com sua idade e, respectivos testes de independência.

Época	Idade	Atividades			
		Contactando Flores	Outras Atividades	Total	
Inverno	macho	novo	7	34	41
		velho	4	30	34
		subtotal	11	64	75
	fêmea	nova	6	15	22
		velha	12	32	44
		subtotal	18	48	66
Total		29	112	141	
Primavera	macho	novo	4	23	27
		velho	1	9	10
		subtotal	5	32	37
	fêmea	nova	2	23	25
		velha	6	32	38
		subtotal	8	55	63
Total		13	87	100	
Verão	macho	novo	33	95	128
		velho	28	55	83
		subtotal	61	150	211
	fêmea	nova	39	86	125
		velha	26	34	60
		subtotal	65	120	185
Total		126	270	396	
Total			168	469	637

Teste de independência a priori. (Teste G)

1. H_0 : época, sexo, idade e atividade são independentes $G_{(18)} = 75,294 \quad P < 0,001$
2. H_0 : contatos com flores são independentes de sexo $G_{(1)} = 2,169 \quad 0,1 < P < 0,2$
3. H_0 : contatos com flores são independentes da idade $G_{(1)} = 1,209 \quad 0,2 < P < 0,3$
4. H_0 : contatos com flores são independentes da época $G_{(1)} = 19,037 \quad P < 0,001$

Boggs et al. (1981), medindo a carga de pólen de dez espécies de *Heliconius*, incluindo diferentes raças de *H. erato*, em seis áreas em Trinidad e na Costa Rica, observaram que fêmeas de um modo geral coletavam significativamente mais pólen que os machos. Foi também observado que indivíduos mais velhos coletavam mais pólen que os mais novos, embora nesse caso as diferenças não fossem tão consistentes. Diferenças ao longo do tempo também foram encontradas e esses autores sugerem que possam ser devidas a mudanças climáticas.

As figuras 23 e 24 apresentam a distribuição dos contatos respectivamente de machos e fêmeas com *L. camara* e *L. lilacina* e as figuras 25 e 26 mostram a distribuição dos contatos com flores diferentes dessas duas verbenáceas, feitas respectivamente por machos e fêmeas.

O exame da figura 23 mostra que os contatos de machos com *L. camara* e *L. lilacina* tenderam a concentrar-se em três áreas distintas. A primeira na Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C), ao longo da trilha II e da trilha XVIII ao norte da trilha II; a segunda em uma área que se estende da trilha V à extremidade sul do limite entre a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) com a Capoeira (D) e, finalmente, a terceira ao longo da trilha III. Poucas observações de contatos de machos com *L. camara* e *L. lilacina* foram registrados nos limites entre a vegetação A com a Capoeira (D), da vegetação A com a C ou da vegetação C com o Campo Sujo (E), onde foi maior a frequência de observações da borboleta ou a frequência de contatos de fêmeas com a *Passiflora misera*.

Por outro lado, o exame da figura 24 mostra que os contatos de fêmeas com *Lantana camara* e *L. lilacina* foram mais frequentes nos limites da vegetação A com a Capoeira, da vegetação C com a A e da vegetação C com o Campo Sujo (E) ou em suas proximidades tendendo, portanto, a coincidir com a área onde *Heliconius erato phyllis* foi observada mais frequentemente e também com a área onde as fêmeas contactaram mais fre-

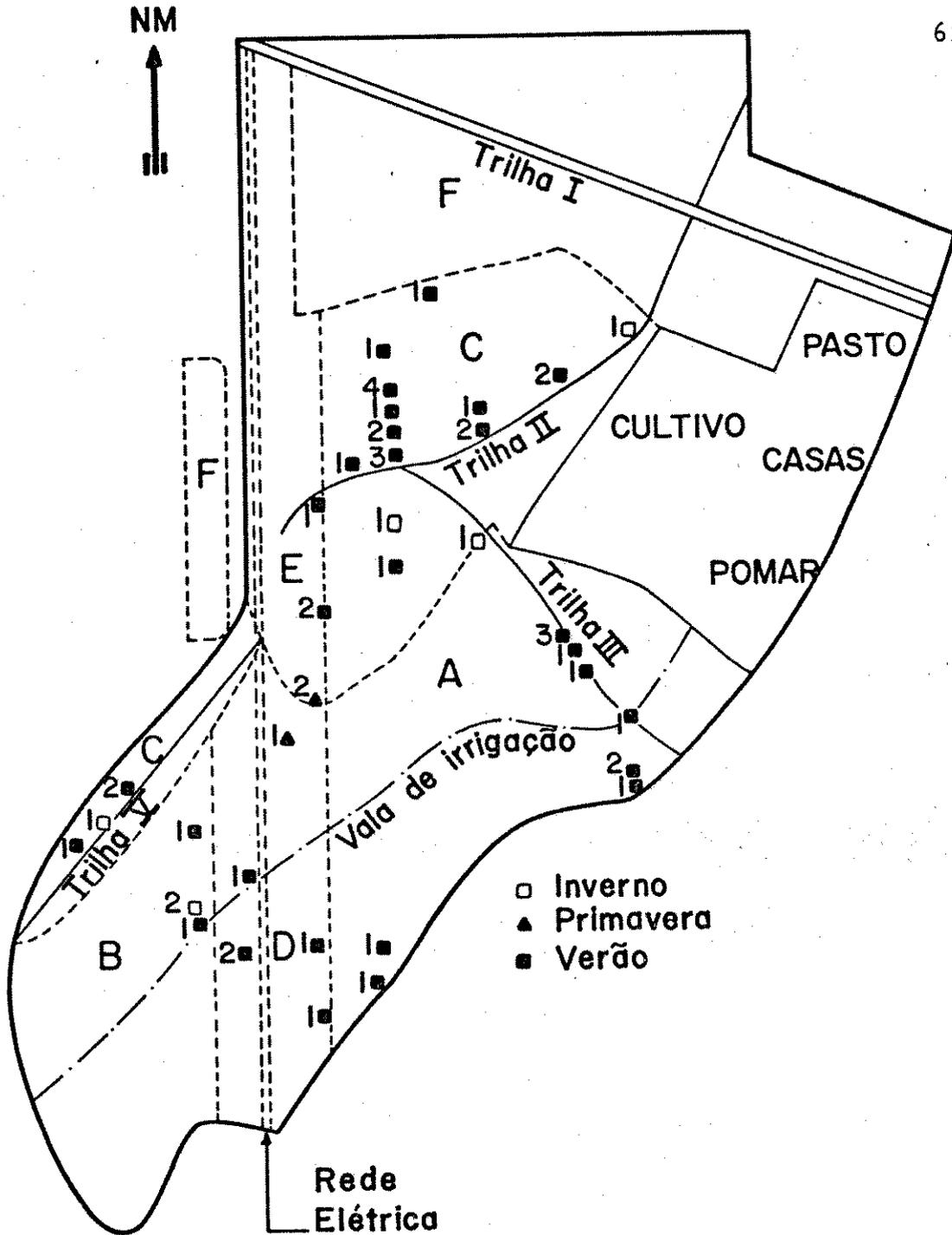


Figura 23. Distribuição dos contatos, ao longo das trilhas, de machos com *Lantana camara* e *L. lilacina* ao longo do ano. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

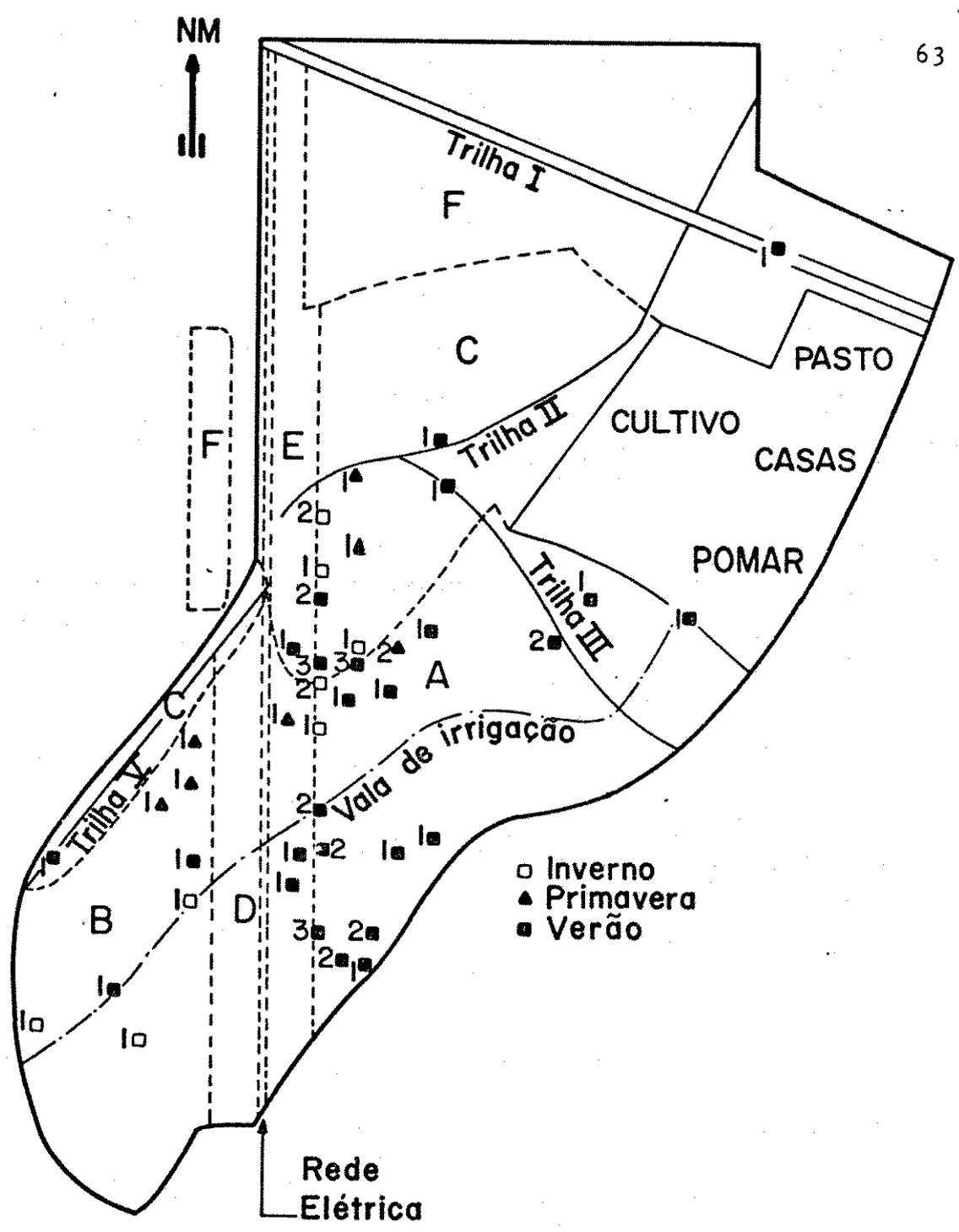


Figura 24. Distribuição dos contatos, ao longo das trilhas, de fêmeas com *Lantana camara* e *L. lilacina* ao longo do ano. As linhas tracejadas indicam os limites entre os diferentes tipos de vegetação.

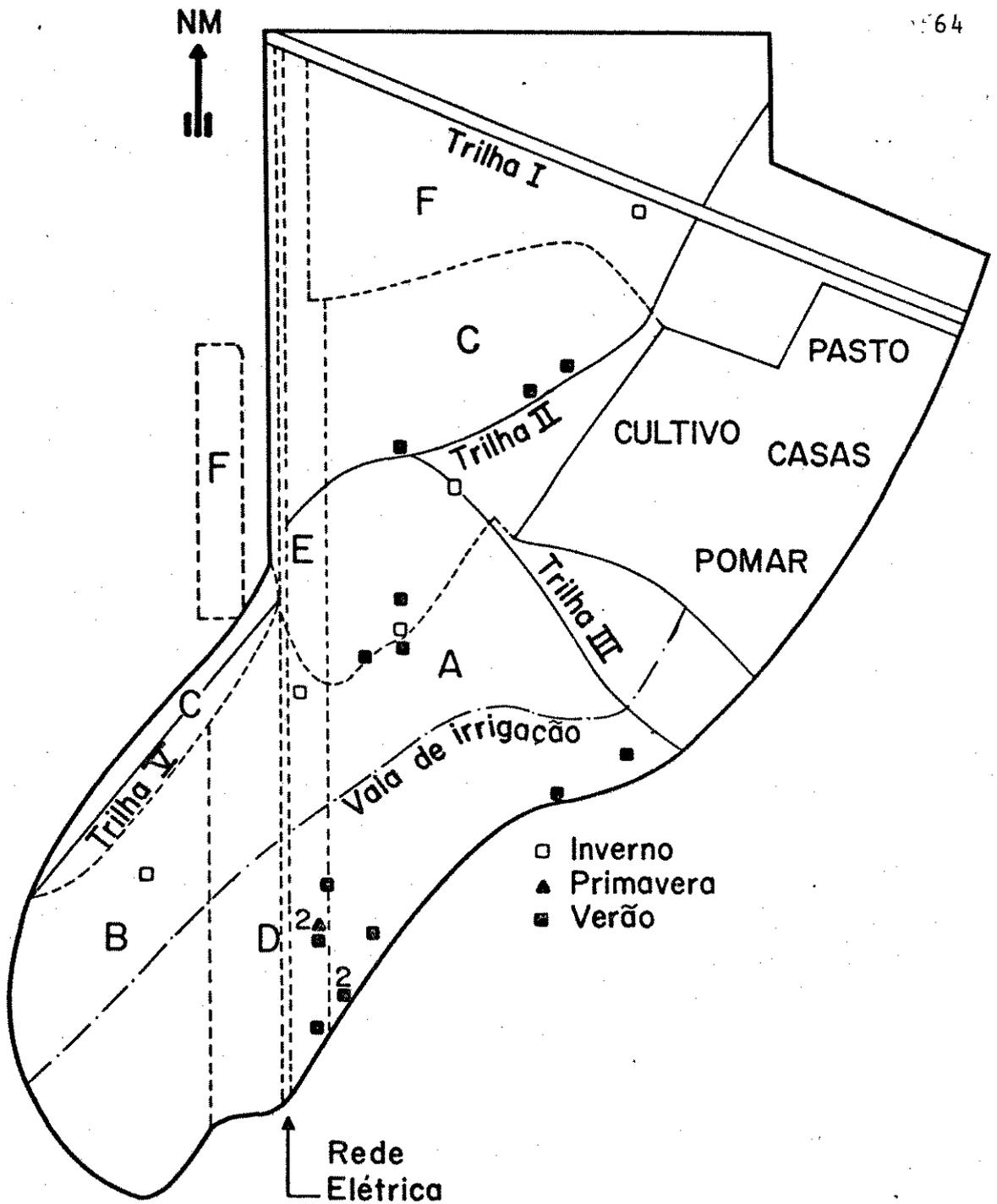


Figura 25. Distribuição dos contatos, ao longo das trilhas, de machos com flores diferentes de *Lantana camara* e *L. lilacina*, ao longo do ano. As linhas tracejadas indicam limites entre os diferentes tipos de vegetação.

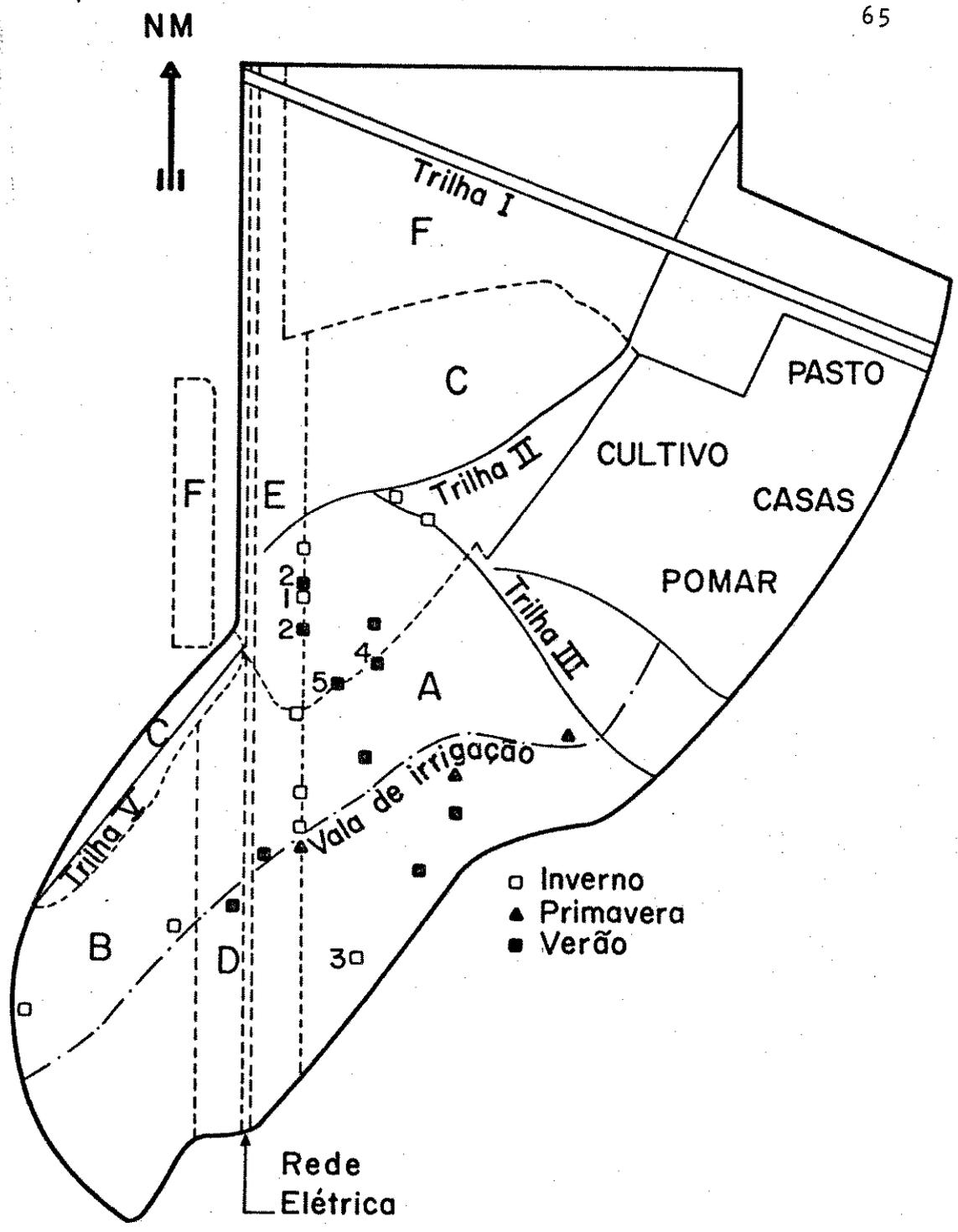


Figura 26. Distribuição dos contatos, ao longo das trilhas, de fêmeas com flores diferentes de *Lantana camara* e *L. lilacina*, ao longo do ano. As linhas tracejadas indicam os limites entre os diferentes tipos de vegetação.

quentemente com *P. misera*.

O exame da figura 25, que apresenta a distribuição dos contatos de machos com flores diferentes de *L. camara* e *L. lilacina*, mostra que eles tenderam a ocorrer preferencialmente na periferia da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* (A) e em menor grau na Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* (C). Foram registrados poucos contatos em outras partes da área de estudo.

A figura 26 mostra que os contatos de fêmeas com flores diferentes de *L. camara* e *L. lilacina* ocorreram em uma área mais restrita que os dos machos, concentrando-se principalmente na parte sul do limite entre a vegetação C e o Campo Sujo, na parte norte do limite entre a vegetação A e a Capoeira e no limite entre a vegetação A e a C, onde a borboleta foi mais frequentemente observada e onde foi maior a frequência de contatos de fêmeas com *L. camara* e *L. lilacina* e com *Passiflora misera*.

4. Dormitórios Comuns

No outono de 1978, antes do início formal do trabalho, eram conhecidos os dormitórios número 1, que segundo J. Vasconcellos - Neto (com. pess.) era usado por *Heliconius erato* já há alguns anos, e o número 3. Além disso no final do outono formou-se um terceiro dormitório no alto de uma árvore a cerca de cinco metros do dormitório 3. Durante o inverno desse mesmo ano esses três dormitórios deixaram de ser utilizados. As localizações dos dormitórios estão assinaladas na figura 2.

No verão seguinte o dormitório 1 foi reocupado mas o número 3 só foi usado novamente no outono de 1979. Nessa época formou-se também um pequeno dormitório (número 2) bastante

próximo dos outros dois. Nesse mesmo período foram descobertos mais dois dormitórios, fora da área de estudo, os quais, entretanto, foram abandonados pelas borboletas poucos dias de pois da descoberta. No inverno de 1979 formaram-se dois novos dormitórios (números 4 e 5). Com exceção do dormitório 1 todos deixaram de ser utilizados a partir da primavera, não sendo reocupados até o final do trabalho em abril de 1980. Segundo J. Vasconcellos - Neto (com. pess.) havia um outro dormitório próximo ao número 5, do outro lado da trilha I, em anos anteriores a 1978. Os dois dormitórios localizados fora da área de trabalho ficavam respectivamente a cem e quatrocentos metros ao norte do dormitório 5 e não são mostrados na figura 2.

A distância dos dormitórios 1, 2 e 3, entre si, era de cerca de vinte metros e estavam localizados na vegetação tipo A, bastante longe de seus limites, em uma área bastante úmida e sombreada. O número 1 e o número 2 achavam-se pendentes sobre a vala de irrigação enquanto o número 3 ficava na beira do valão 2. O número 4 ficava cerca de trezentos metros afastados desses três primeiros, também na margem da vala de irrigação, porém num tipo de vegetação mais aberto (Mata Aberta de *Eucalyptus* sob Manejo). O número 5 ficava cerca de trezentos metros ao norte do dormitório 1, em área cujo sub-bosque era muito pobre (Mata Homogênea e Seca de *Eucalyptus*).

Os dormitórios 1, 3 e 4 eram constituídos de galhos secos, enquanto os dormitórios 2 e 5 eram formados por trepadeiras secas pendentes da copa de uma árvore, no caso do número 2, e enroladas num tronco de eucalipto, no caso do número 5.

Parece, portanto, que os dormitórios têm um grau variado de permanência e esta talvez dependa de fatores como o grau de iluminação pela manhã e a tarde e a proteção oferecida contra a chuva. O agrupamento de borboletas impalatáveis em dormitórios pode ser uma forma de proteção contra predação por pássaros e outros vertebrados visualmente orientados e com

capacidade de aprendizagem (Turner, 1975). A dispersão das borboletas de um dormitório devido às atividades perturbatórias de passáros foi descrita por Young e Carolan (1976).

É comum, durante as chuvas muito fortes, as borboletas retornarem ao dormitório (Young e Carolan, 1976 e obs. pessoais). Em dias muito frios, no Horto de Sumaré, as borboletas podiam deixar o dormitório após as onze horas da manhã, retornando entre treze e quatorze horas, permanecendo menos de três horas fora dele nesses dias.

Young e Carolan (1976) sugerem que a localização dos dormitórios possa estar relacionada à distribuição dos recursos e à possibilidade da ocorrência de chuvas fortes, levando as borboletas a procurarem pontos que minimizem o tempo necessário para retornar ao dormitório, a partir de um ponto qualquer de sua rota diária.

Vários autores (Turner, 1971; Benson, 1972, Young e Thomason, 1975) têm sugerido que pode haver uma tendência para determinados indivíduos retornarem sempre a um mesmo dormitório. Young e Carolan (1976) examinando, numa base diária, um dormitório comunal de *H. charitonius* L., em florestas pluviais de altitude na Costa Rica, observaram que cerca de vinte e quatro por cento das borboletas são vistas no dormitório comunal em pelo menos cinquenta por cento dos dias de observação. Esse índice foi consideravelmente mais baixo que o encontrado por Young e Thomason (1975) para observação mais espaçadas.

No presente trabalho apenas o dormitório 1 foi examinado de forma rotineira no período entre 5 de janeiro e 22 de abril de 1980. O número de vezes em que cada indivíduo marcado foi visto nesse dormitório é mostrado na tabela 10.

Os indivíduos mais velhos apresentaram uma tendência para deixarem de ser observados mais rapidamente que os novos, o que possivelmente se deve, conforme é sugerido por Young e Thomason (1975) à maior taxa de mortalidade desses indivíduos.

Tabela 10.1. Número de observações de indivíduos marcados no dormitório 1 no início do verão respectivamente no 1º, 2º e 3º mês após a marcação.

Número do indivíduo	Sexo	Idade do início das observações	Número observações no dormitório meses após a marcação		
			1 (N = 8)	2 (N = 4)	3 (N = 6)
159	M	N	5	2	0
162	F	V	0	0	0
163	M	V	5	0	0
165	F	N	6	2	0 +
166	M	V	0	0	0 +
167	M	N	1	1	0
168	M	N	0	0	0 +
169	F	V	0	0	0
170	M	N	1	0	0
171	M	N	0	0	0 +
172	M	N	0	0	0 +
173	F	N	2	0	0
174	M	N	6	0	0
175	F	N	1	0	0
176	F	N	2	0	0
177	F	N	0	0	0
178	F	V	1	0	0
179	F	N	6	3	5 +
180	F	N	0	0	0
181	F	N	0	0	0
182	F	V	0	0	0
183	M	N	8	0	0 +
184	F	N	0	0	0

(+) Indivíduos cuja frequência de presenças ou ausências no dormitório no primeiro mês após a marcação é significativamente menor ou maior que o casual ($P < 0,05$) de acordo com a distribuição binomial de frequências médias por sexo.

Tabela 10.2. Número de observações de indivíduos marcados no dormitório 1 no meio do verão respectivamente no 1º, 2º e 3º mês após a marcação.

Número do indivíduo	Sexo	Idade do início da observação	Número observações no dormitório meses após a marcação		
			1 (N = 6)	2 (N = 3)	3 (N = 4)
185	M	N	3	0	0
186	M	N	1	1	0
187	M	N	5	1	0 +
188	F	N	3	0	0 +
189	M	N	2	0	0
190	F	V	2	0	0
191	M	N	0	0	0
192	F	N	0	0	0
194	M	V	0	0	0
195	F	V	0	0	0
196	F	N	0	0	0
197	M	N	2	0	0
198	M	N	2	0	0
199	M	N	4	2	0
200	M	N	0	0	0
201	F	N	0	0	0
202	F	N	1	0	0
203	M	V	0	0	0
204	F	N	0	0	0

(+) Indivíduos cuja frequência de presenças ou ausências no dormitório no primeiro mês após a marcação é significativamente maior ou menor que o casual ($P < 0,05$) de acordo com a distribuição binomial de frequências médias por sexo.

Tabela 10.3. Número de observações de indivíduos marcados no dormitório 1 no final do verão respectivamente no 1º e 2º mês após a marcação.

Número do indivíduo	Sexo	Idade do início das observações	Número observações no dormitório meses após a marcação	
			1 (N = 4)	2 (N = 3)
209	F	V	0	3
210	F	N	0	0
211	M	V	3	0
212	M	N	0	0
213	F	N	0	0
214	F	N	4	2 +
215	M	N	2	1
216	M	N	2	0
217	M	N	0	0
218	M	N	2	0
219	M	N	2	0
220	M	N	3	0
221	F	N	1	0
222	M	V	0	0
223	?	?	0	0
224	M	V	4	1 +
225	M	N	0	0
226	M	N	1	0
227	F	N	0	0
228	M	N	0	0
229	M	N	0	0
230	M	N	0	0
231	F	N	0	0

(+) Indivíduos cuja frequência de presenças ou ausências no dormitório no primeiro mês após a marcação é significativamente maior ou menor que o casual ($P < 0,05$) de acordo com a distribuição binomial de frequências médias por sexo.

Para que se pudesse comparar indivíduos de idades diferentes foram utilizados apenas os dados obtidos no período de um mês a partir do primeiro dia em que o indivíduo, após ser marcado, era observado no dormitório pela primeira vez, procurando-se dessa forma minimizar os fatores de mortalidade e emigração.

Como a presença ou ausência de um indivíduo no dormitório é um fenômeno de tudo ou nada, a distribuição das frequências de presenças ou ausências pode ser tratada como uma distribuição binomial. A probabilidade de um indivíduo marcado qualquer estar presente no dormitório, num dia qualquer, foi calculada para machos e fêmeas dividindo-se o número de presenças de cada sexo pelo número de indivíduos marcados do mesmo sexo, dividido pelo número de dias de observação.

Essas probabilidades foram calculadas para o começo do verão (05/01/80 a 05/02/80), meio do verão (22/01/80 a 22/02/80 e 25/01/80 a 25/02/80) e o fim do verão (25/02/80 a 25/03/80). O início de cada período corresponde às datas em que foram desenvolvidos programas de captura e marcação. Os resultados obtidos são apresentados na figura 27, onde são mostradas as probabilidades esperadas de presença, caso as borboletas frequentassem o dormitório ao acaso, para cada um dos três períodos em que o dormitório 1 foi estudado no verão.

A análise dessas distribuições de frequências mostrou que, ao nível de cinco por cento, no começo do verão (8 observações) apenas os machos encontrados mais de seis vezes no dormitório puderam ser considerados como mais fiéis a ele que os outros. Entre as fêmeas apenas aquelas encontradas mais de quatro vezes foram mais fiéis ao dormitório 1 que as outras. Examinando-se a tabela 10.1 verifica-se que dos dez machos marcados no período, apenas um deles (nº 183) foi mais fiel ao dormitório estudado que a média. Entre as treze fêmeas marcadas nessa época apenas duas (nº^s 165 e 179) foram mais fiéis que a média das outras fêmeas ao dormitório 1.

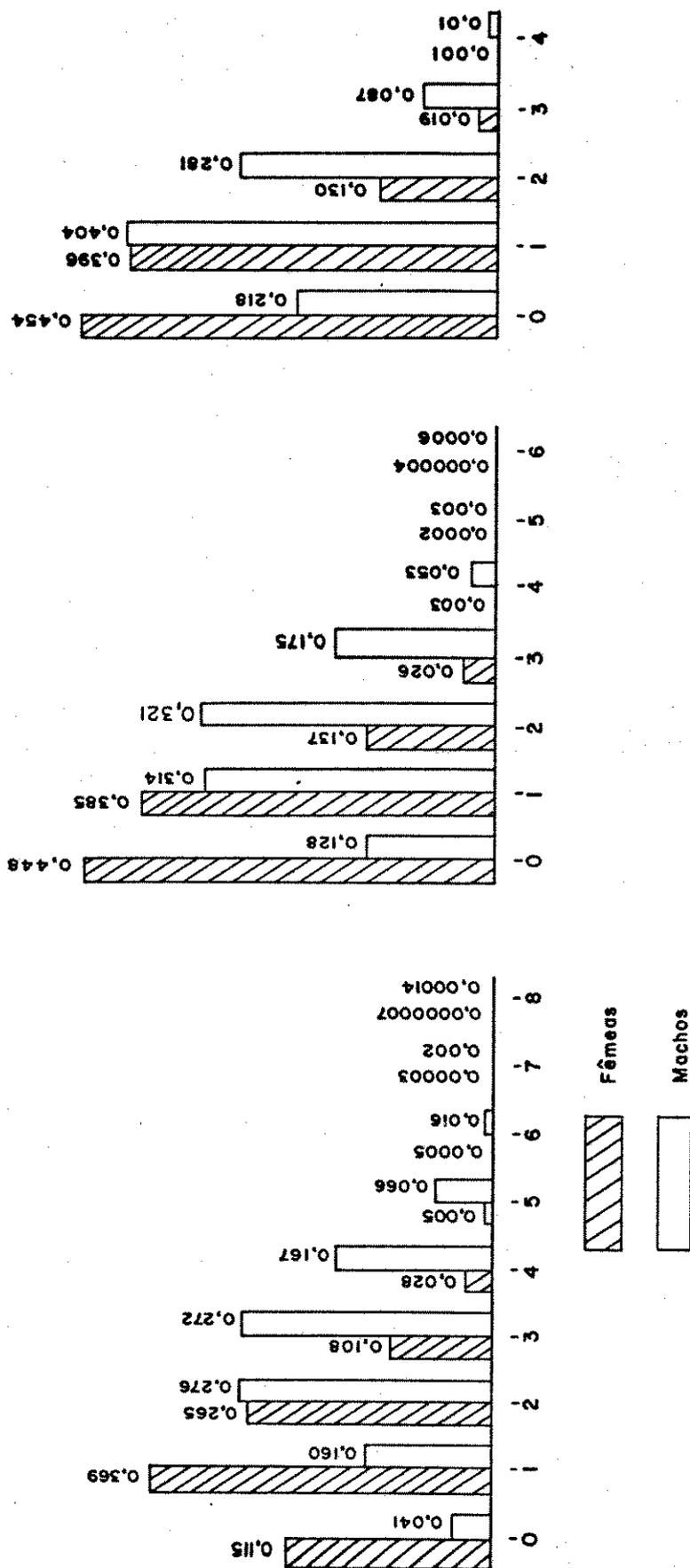


Figura 27. Frequências esperadas para números de presenças ao acaso no dormitório 1 durante o verão. Da esquerda para a direita dias gramas relativos ao início, meio e fim do verão.

No meio do verão (6 observações) apenas os machos encontrados mais de cinco vezes e as fêmeas encontradas pelo menos três vezes puderam ser consideradas como mais fiéis ao dormitório estudado que os outros indivíduos. Nesse período (Tabela 10.2) apenas um macho (nº 187) entre os onze marcados nesse período foram mais fiéis a esse dormitório que os outros.

No fim do verão (4 observações) somente os machos encontrados todas as vezes e as fêmeas observadas pelo menos três vezes no dormitório 1 puderam ser consideradas como mais fiéis a ele que os outros indivíduos marcados na mesma época. Dos quinze machos e sete fêmeas marcados no período apenas um macho (nº 224) e uma fêmea (nº 214) atenderam a essas condições (Tabela 10.3).

Portanto, entre os trinta e seis machos marcados no verão, apenas três (9,4%), e entre as vinte e oito fêmeas marcadas na mesma época, apenas quatro (14,3%), puderam ser considerados mais fiéis ao dormitório 1 que outros indivíduos.

Um outro aspecto a ser abordado em relação aos dormitórios é que indivíduos capturados e marcados, durante o inverno na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*, e portanto nas proximidades do dormitório 1, foram observados, em alguns casos, no dormitório 4, (Figura 2) situado na extremidade oeste da área. Reciprocamente, na mesma época, indivíduos capturados e marcados na periferia da área, e portanto em pontos distantes do dormitório 1, foram observados nesses dormitórios. Durante o verão não foi observado nenhum caso desse tipo.

5. Áreas de Vida

Para estimativas de tamanho e formato de áreas de vida foram utilizados apenas os dados referentes a indivíduos observados pelo menos cinco vezes. A tabela 11 apresenta uma

Tabela 11. Listagem dos indivíduos de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes, suas respectivas áreas de vida e índices de assimetria.

Número do Indivíduo	Sexo	Número de Observações	Área de vida em Hectares	Índice de Assimetria
068	M	06	2,0	6,2
079	F	08	5,2	2,0
088	F	16	2,6	3,1
103	F	05	4,2	2,2
118	M	06	1,6	1,6
119	M	09	7,2	3,6
121	M	09	5,2	3,4
123	F	06	8,4	2,0
128	M	05	5,9	4,0
135	M	05	18,7	2,7
137	M	05	4,7	7,6
139	F	18	3,6	2,1
140	M	05	2,5	4,8
142	F	05	2,0	12,3
147	F	06	4,5	2,5
148	F	17	5,1	2,8
149	M	15	0,6	7,9
152	F	08	2,0	4,8
154	F	07	4,3	3,1
158	M	05	2,7	4,0
159	M	09	3,7	2,9
162	F	10	2,0	1,6
163	M	09	6,9	1,2
165	F	05	5,0	1,6
167	M	07	1,4	4,9
170	M	34	4,3	2,6
173	F	05	2,0	2,9
175	F	15	2,0	1,6
179	F	12	4,5	2,6
180	F	18	0,1	1,3
183	M	16	1,3	1,9
186	M	12	5,1	1,7
187	M	11	4,8	1,1
189	M	10	1,7	2,5
190	F	07	1,8	1,9
192	F	08	0,1	1,5
199	M	07	2,9	2,2
202	F	05	0,2	4,0
205	M	05	5,0	3,2
208	F	09	0,4	3,0
209	F	12	2,9	2,9
213	F	10	0,8	2,9
214	F	10	2,3	2,5
215	M	12	2,6	2,8
216	M	10	4,8	2,7
218	M	09	1,2	1,7
221	F	07	2,0	3,9
224	M	05	0,2	6,2
227	F	06	0,5	3,7
243	F	05	3,1	1,8
251	M	05	1,3	1,5

lista de todos os indivíduos que atenderam a essa condição, juntamente com seu sexo, número de vezes em que foi observado, a área de vida obtida e seu índice de assimetria.

As figuras de A.1 a A.51 do apêndice apresentam mapeamentos das áreas de vida. As figuras apresentam também áreas referentes às observações feitas em indivíduos jovens ou velhos e, num caso particular, de observações do indivíduo em períodos diferentes (nº 088). Isso foi feito sempre que numa determinada faixa etária ou época do ano um indivíduo foi observado pelo menos cinco vezes.

A tabela 12 apresenta os dados para os oito machos e seis fêmeas mapeados durante o inverno. Chama-se a atenção para os indivíduos 88, 121 e 139 que foram vistos também na primavera e portanto apresentam valores diferentes na tabela 11. Para os machos a área mínima encontrada foi 1,6 ha e a máxima 18,7 ha, com média igual 6,0 ha. Para as fêmeas os limites foram respectivamente 1,5 ha e 8,4 ha, com média igual a 3,9 ha. Essas diferenças não foram significativas ($t_{(13)} = 0,872$; $0,2 < P < 0,4$). Os índices de assimetria flutuaram entre 1,6 e 6,2, com média igual a 4,2, para os machos e entre 2,0 e 12,3, com média igual a 4,1 para as fêmeas. Também aqui as diferenças não foram significativas entre machos e fêmeas ($t_{(12)} = 0,066$ $P > 0,9$).

Na primavera, conforme mostra a tabela 13, seis fêmeas atingiram o limiar de cinco observações. Um único macho (número 149), com uma área de 0,5 ha e índice de assimetria igual a 7,9, foi mapeado no período. Duas das fêmeas (nº^s 88 e 139) também foram mapeadas no período anterior e continuaram sendo observadas frequentemente na primavera. A fêmea 148 chegou a ser observada no começo do verão mas não atingiu o número mínimo de observações para ser mapeada nesse período. Os valores das áreas de vida das fêmeas flutuaram entre 2,0 ha a 5,9 ha com média igual a 4,2 ha. Os índices de assimetria variaram entre 2,1 e 4,8 e a média foi igual a 2,9.

Tabela 12.1. Área de vida, índice de assimetria e número de observações de machos de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no inverno.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
68	6	2,0	6,2
118	6	1,6	1,6
119	9	7,2	3,6
121	8	5,8	3,4
128	5	5,9	4,0
135	5	18,7	2,7
137	5	4,7	7,6
140	5	2,5	4,8
	\bar{X}	6,1	4,2
	S	5,5	1,9

Tabela 12.2. Área de vida, índice de assimetria e número de observações de fêmeas de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no inverno.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
79	8	5,2	2,0
88	10	1,5	2,4
103	5	4,2	2,2
123	6	8,4	2,0
139	8	2,2	3,9
142	5	2,0	12,3
	\bar{X}	3,9	4,1
	S	2,6	4,1

Tabela 13. Área de vida, índice de assimetria e número de observações de fêmeas de *Heliconius erato phyllis* observadas pelo menos cinco vezes na primavera.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
88	6	3,1	2,1
139	10	4,1	2,1
147	6	4,5	2,5
148	15	5,8	2,7
152	8	2,0	4,8
154	6	5,3	3,2
	\bar{X}	4,2	2,9
	S	1,4	1,0

No verão quinze machos e quinze fêmeas tiveram suas áreas de vida calculadas e mapeadas. As áreas dos machos variaram entre 0,2 ha e 6,8 ha com média igual a 3,3 ha enquanto para as fêmeas esses limites foram 0,1 ha e 4,5 ha com média igual a 1,7 ha (Tabela 14). Os índices de assimetria para os machos variaram nesse período entre 1,1 e 6,2 com média igual a 2,6, enquanto para as fêmeas esses valores ficaram entre 1,3 e 4,0 com média igual a 2,5.

A comparação entre machos e fêmeas dessa época mostrou que os machos tiveram áreas de vida significativamente maiores que as fêmeas ($t_{(29)} = 2,551$; $0,01 < P < 0,02$). Os índices de assimetria não apresentaram diferenças significativas entre si no período ($t_{(29)} = 0,079$; $P < 0,9$).

Entre as áreas dos machos do verão e do inverno não foram encontradas diferenças significativas ($t_{(22)} = 1,761$; $0,05 < P < 0,1$), entretanto entre os índices de assimetria de machos desses dois períodos foram constatadas diferenças sig-

Tabela 14.1. Área de vida, índice de Assimetria e número de observações de machos de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no verão.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
159	8	2,3	2,9
163	7	6,8	1,5
167	7	1,4	4,9
170	34	4,3	2,6
183	16	1,7	2,2
186	12	5,1	1,7
187	11	4,8	1,1
189	10	1,7	2,5
199	7	2,9	2,2
205	5	5,0	3,2
215	12	2,6	2,8
216	10	4,8	2,7
218	9	1,2	1,7
224	5	0,2	6,2
251	5	1,3	1,5
	\bar{X}	3,1	2,6
	S	1,9	1,3

Tabela 14.2. Área de vida, índice de Assimetria e número de observações de fêmeas de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no verão.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice Assimetria
162	6	2,9	1,6
173	5	2,0	2,9
175	15	2,0	1,6
179	12	4,5	2,6
180	18	0,1	1,3
190	7	1,8	1,9
192	8	0,1	1,5
202	5	0,2	4,0
208	9	0,4	3,0
209	12	2,9	2,9
213	10	0,8	2,9
214	10	2,3	2,5
221	7	2,0	3,9
227	6	0,5	3,7
243	5	3,1	1,8
	\bar{X}	1,7	2,5
	S	1,3	0,9

nificativas ($t_{(22)} = 2,419$; $0,02 < P < 0,05$), sendo as áreas dos indivíduos que viveram no inverno mais assimétricas que as da queles que viveram no verão.

A comparação, através de análise de variância, das áreas de vida das fêmeas nos três períodos estudados mostrou a existência de diferenças significativas ($F_{(2,18)} = 6,82$; $0,005 < P < 0,01$). Testes "a posteriori" revelaram que as áreas no verão eram significativamente menores ($P < 0,05$) que no inverno e na primavera, mas que entre essas duas últimas épocas não havia diferenças significativas ao nível de cinco por cento.

Em relação aos índices de assimetria, não foram encontradas diferenças significativas entre as três épocas estudadas ($F_{(2,18)} = 1,32$; $0,25 < P < 0,5$).

Os tamanhos menores das áreas de vida das fêmeas no verão parecem ser consequência da maior abundância de recursos nesta época, principalmente o maior crescimento de ramos novos (meristemas apicais) de *Passiflora*, permitindo que as fêmeas viajem menos a procura de seus recursos e passem mais tempo ovipondo ou alimentando-se. Entre os machos a quase significância do valor de t ($0,05 < P < 0,1$) sugere que suas áreas de vida também sofram uma redução no verão em relação ao inverno.

A maior assimetria das áreas de vida dos machos no inverno parece indicar uma tendência dos machos, nesse período, para se afastarem mais dos dormitórios em seus percursos diários.

Em virtude do pequeno número de indivíduos observados cinco ou mais vezes no inverno e na primavera, apenas entre os indivíduos observados no verão foi possível comparar diferentes faixas etárias. A tabela 15 mostra que dos quinze machos cujas áreas foram mapeadas no verão apenas doze puderam ter suas áreas de vida mapeadas numa faixa etária específica sendo cinco novos, quatro velhos e três que atingiram o limiar

Tabela 15.1. Área de vida, índice de Assimetria e número de observações de machos novos de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no verão.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
170	20	4,7	3,0
183	6	2,1	1,7
186	8	6,7	1,9
187	8	5,7	1,3
189	10	1,7	2,5
215	6	4,4	3,1
216	10	4,8	2,7
218	9	1,2	1,7
	\bar{X}	3,9	2,2
	S	2,0	0,7

Tabela 15.2. Área de vida, índice de Assimetria e número de observações de machos velhos de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no verão.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
159	8	2,3	2,9
163	7	6,8	1,5
170	14	3,1	2,9
183	10	0,5	1,4
215	6	1,1	1,7
224	5	0,2	6,2
251	5	1,3	1,5
	\bar{X}	2,2	2,6
	S	2,3	1,7

mínimo nas duas faixas.

A área média para os machos mais novos foi 3,9 ha com uma amplitude entre 1,2 ha e 6,7 ha. Entre os mais velhos os limites encontrados foram 0,2 ha e 6,8 ha com média igual a 2,2 ha, não sendo encontradas diferenças significativas entre os dois grupos ($t_{(14)} = 1,565$; $0,1 < P < 0,2$). Os índices de assimetria variaram entre 1,3 e 3,1 com média igual a 2,2 para os mais novos e 1,4 e 6,2 com média igual a 2,6 para os mais velhos, não apresentando diferenças significativas entre os dois grupos ($t_{(14)} = 0,608$; $0,5 < P < 0,6$).

A tabela 16 mostra que das fêmeas observadas pelo menos 5 vezes no verão, quatorze puderam ter suas áreas de vida mapeadas numa dada faixa etária, sendo dez novas, três velhas e uma que pode ter sua área de vida mapeada nas duas faixas etárias. As áreas de vida das fêmeas novas do período apresentaram valores que variaram entre 0,1 ha e 7,0 ha com média igual a 1,6 ha. Entre as fêmeas mais velhas esses limites foram respectivamente 0,3 ha e 2,9 ha. A realização do teste t mostrou que as diferenças não foram significativas ($t_{(14)} = 0,374$; $0,7 < P < 0,8$). Os índices de assimetria variaram entre o mínimo de 1,5 e o máximo de 7,3, com média igual a 3,2, para as mais novas e entre 1,6 e 2,9, com média igual a 2,2, para as mais velhas. Também nesse caso as diferenças encontradas não foram significativas ($t_{(14)} = 1,149$; $0,2 < P < 0,3$).

A realização de um teste de homogeneidade de variâncias (Teste de Bartlett), conforme Sokal e Rohlf (1969), para as distâncias entre cada ponto de observação e o ponto médio das observações de cada indivíduo mostrou que as variâncias entre essas distâncias eram heterogêneas para os três grupos testados. Para os machos novos no verão X^2 foi igual a 15,019 com sete graus de liberdade ($0,025 < P < 0,05$), para os machos velhos do verão o valor de X^2 com seis graus de liberdade foi 27,108 ($P < 0,001$) e finalmente entre as fêmeas novas no mesmo período X^2 foi igual a 66,554 com dez graus de liberdade

($P \ll 0,001$) conforme pode ser visto na tabela 17. Esses resultados indicam que existem diferenças marcantes entre indivíduos em termos de deslocamento e portanto entre os tamanhos de suas áreas de vida. Em outras palavras é pouco provável que a diferença entre os tamanhos das áreas de vida apresentados por diferentes indivíduos sejam devidas à casualidade da amostragem.

As figuras 28 a 31 mostram respectivamente as cinco maiores e cinco menores área de vida de machos e fêmeas observados no verão. Essas figuras indicam que as áreas de vida menores, principalmente no que concerne às fêmeas, tenderam a localizar-se ao longo do limite entre a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* e a Capoeira e ao longo da parte sul do limite entre a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e o Campo Sujo, onde também foi elevado o número de observações da borboleta, principalmente no verão, e onde também foi elevado o número de contatos de fêmeas com *Passiflora misera* e com *Lantana camara* e *L. lilacina*. As cinco maiores áreas de vida, tanto de machos como de fêmeas, não apresentaram essa tendência.

Parece, portanto, que há na população um gradiente entre indivíduos com pequenas áreas de vida, ocupando a região que apresenta maior densidade de *P. misera* e, portanto, onde também devem ser encontradas fêmeas virgens com maior facilidade e indivíduos que utilizam uma área maior, mas menos rica em *P. misera* e fêmeas virgens.

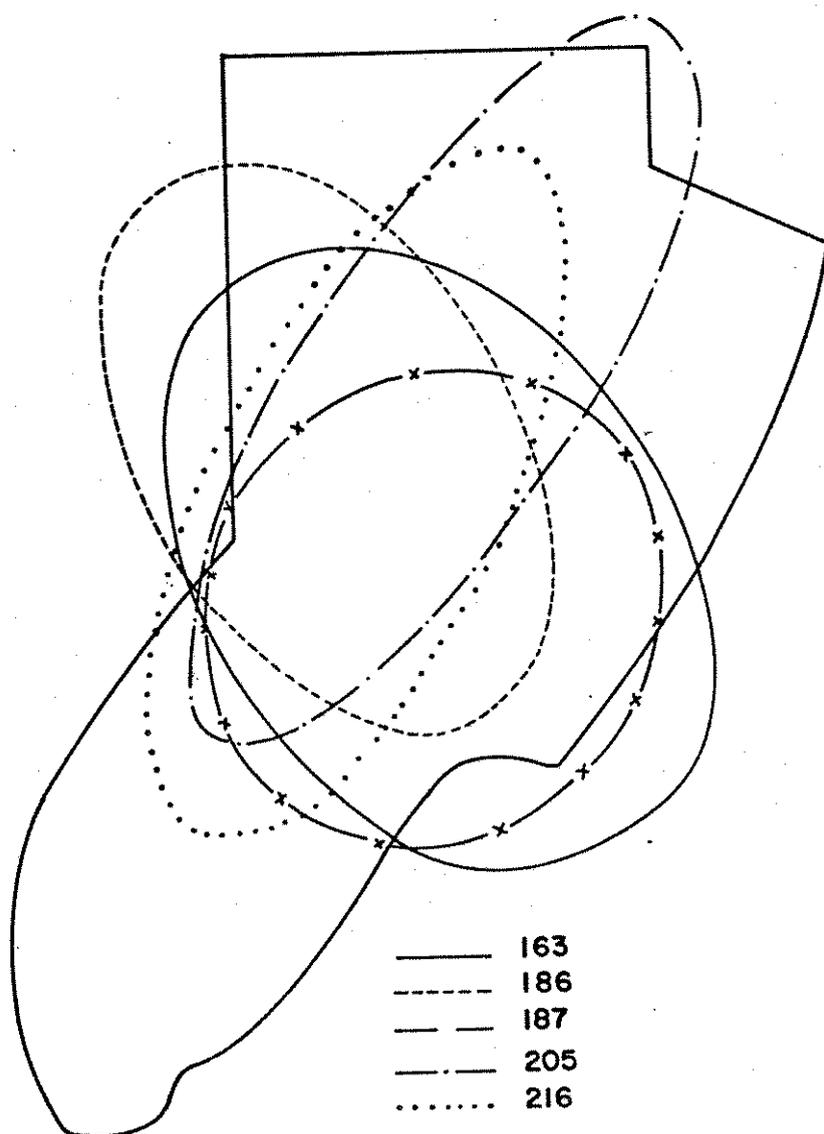


Figura 28. Áreas de vida dos cinco machos de *Heliconius erato phyllis* que apresentaram maiores áreas no verão.

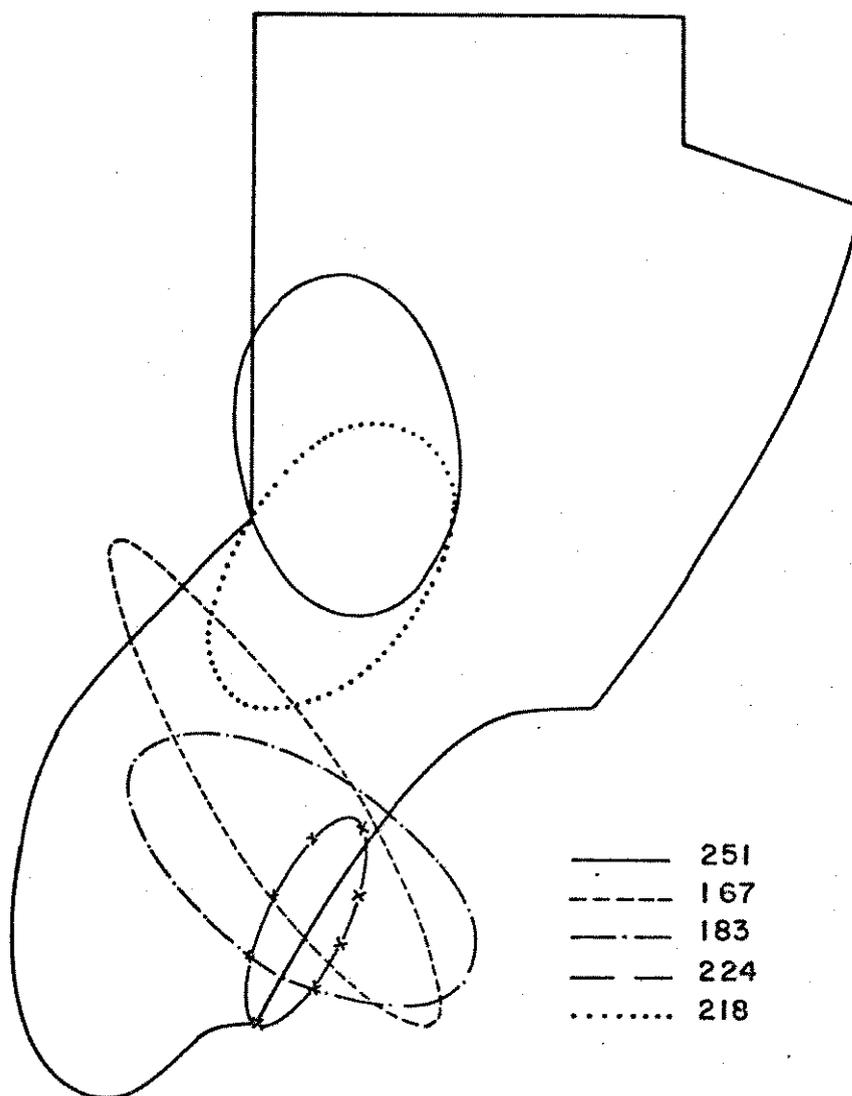


Figura 29. Áreas de vida dos cinco machos de *Heliconius erato phyllis* que apresentaram menores áreas no verão.

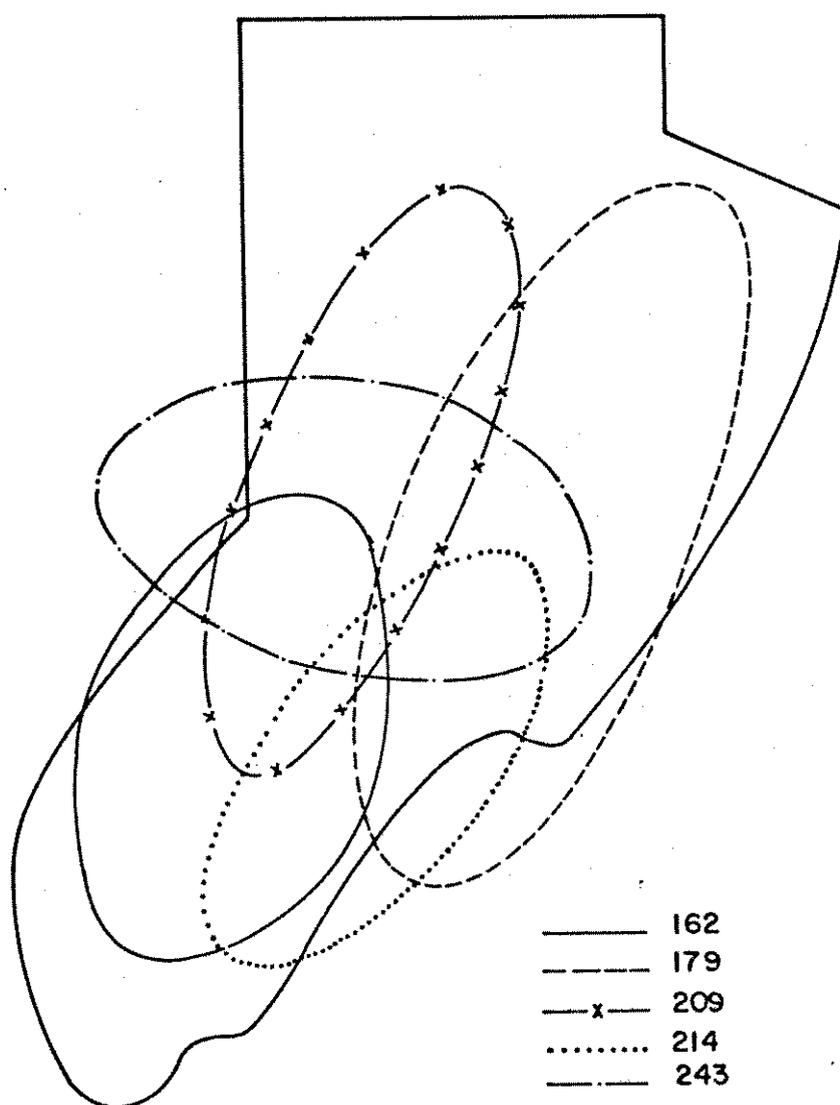


Figura 30. Áreas de vida das cinco fêmeas de *Heliconius erato phyllis* que apresentaram maiores áreas no verão.

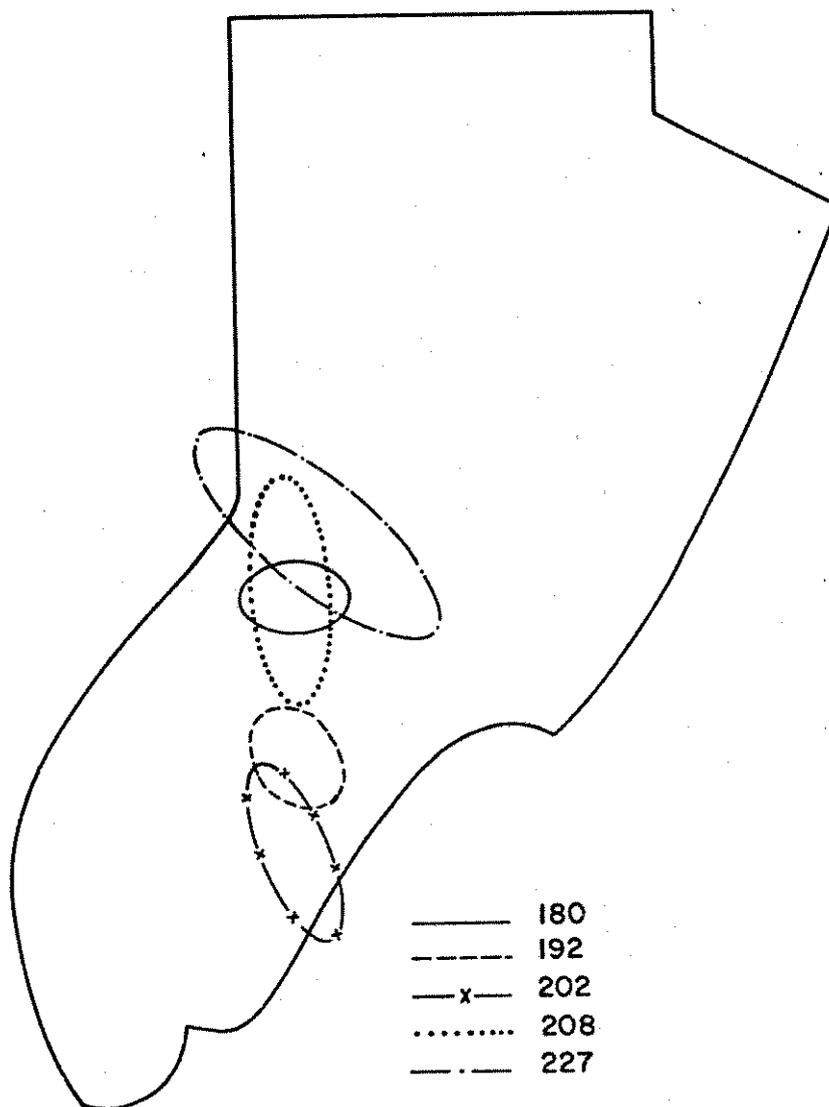


Figura 31. Áreas de vida das cinco fêmeas de *Heliconius erato phyllis* que apresentaram menores áreas no verão.

Tabela 16.1. Área de vida, índice de Assimetria e número de observações de fêmeas novas de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no verão.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
175	6	7,0	1,9
179	8	1,0	2,3
180	18	0,1	1,3
192	8	0,1	1,5
202	5	0,2	4,0
208	9	0,4	3,0
213	8	0,4	7,3
214	7	2,2	4,0
221	5	2,2	4,4
227	6	0,5	3,7
243	5	3,1	1,8
	\bar{X}	1,6	3,2
	S	2,1	1,8

Tabela 16.2. Área de vida, índice de Assimetria e número de observações de fêmeas velhas de *Heliconius erato phyllis* observados pelo menos cinco vezes no verão.

Número do indivíduo	Número de observações	Área em hectares	Índice de Assimetria
162	6	2,9	1,6
175	9	0,3	2,2
190	7	1,8	1,9
209	12	2,9	2,9
	\bar{X}	2,0	2,2
	S	1,2	0,6

Tabela 17.1. Análise de homogeneidade de variância entre as distâncias dos pontos de observação ao ponto médio das observações de machos novos no verão.

Número do indivíduo	Área de vida (ha)	Número de observações	Variância de distâncias ao ponto médio
170	4,7	20	2019,98
183	2,1	6	178,22
186	6,7	8	1690,19
187	5,7	8	1340,46
189	1,7	10	513,80
215	4,4	6	1714,54
216	4,8	10	644,00
218	1,2	9	470,10

$$X^2_{(7)} = 15,019 \text{ P} < 0,05$$

Tabela 17.2. Análise de homogeneidade de variância entre as distâncias dos pontos de observação ao ponto médio das observações de machos velhos no verão.

Número do indivíduo	Área de vida (ha)	Número de observações	Variância de distâncias ao ponto médio
159	2,3	8	1361,11
163	6,8	7	1055,67
170	3,1	14	548,46
183	0,5	10	107,29
215	1,1	6	75,71
224	0,2	5	183,47
251	1,3	5	40,08

$$X^2_{(6)} = 27,108 \text{ P} < 0,001$$

Tabela 17.3. Análise de homogeneidade de variância entre as distâncias dos pontos de observação ao ponto médio das observações de fêmeas novas no verão.

Número do indivíduo	Área de vida (ha)	Número de observações	Variância de distâncias ao ponto médio
175	7,0	6	589,30
179	1,0	8	184,51
180	0,1	18	9,70
192	0,1	8	63,60
202	0,2	5	83,95
208	0,4	9	67,84
213	0,4	8	634,81
214	2,2	7	316,43
221	2,2	5	996,47
227	0,5	6	66,49
243	3,1	5	379,00

$$\chi^2_{(10)} = 66,554 \quad P < 0,001$$

IV - DISCUSSÃO

1. Padrões Gerais de Ocupação da Área

A análise dos resultados obtidos indica a existência de diferenças no comportamento de machos e fêmeas em relação à ocupação da área estudada. A ocorrência de diferenças sexuais na escolha de habitats em espécies do gênero *Heliconius* e outras borboletas tem sido citada na literatura. Brown (1972) mostrou que existe uma disjunção acentuada entre os habitats preferidos por machos e fêmeas de *Heliconius nattereri* em Santa Tereza, Espírito Santo. Brown e Benson (1975) relataram o mesmo em uma população de *H. demeter* STAUDINGER na Guiana Francesa e Turner (1971) sugere a ocorrência de tais diferenças em *H. erato hydara* em Trinidad, embora nesse caso elas não fossem estatisticamente significativas. Wicklund (1977), estudando uma população do pierídeo *Leptidea sinapis* L., na Suécia Central, observou que machos e fêmeas possuíam habitats parcialmente disjuntos. Tanto no caso de *H. nattereri* como no de *L. sinapis*, a razão apontada para a disjunção entre os habitats dos dois sexos foi o fato da planta hospedeira utilizada pelas larvas ocorrer em habitats diferentes daqueles onde ocorrem as fontes de alimento para o imago.

A comparação entre as distribuições de observações de machos e fêmeas (Figuras 6 a 17) e as dos contatos de fêmeas com *Passiflora misera* (Figura 20) e com flores (Figuras 24 e 26) mostrou que os maiores números de observações da borboleta e desses contatos tenderam a ser registrados nos limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* com a Capoeira e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e na parte sul do limite entre esse último tipo de vegetação com o Campo Sujo ou nas vizinhanças desses limites.

A ocorrência de recursos, utilizados tanto para ovipo-

sição como para alimentação, em uma área mais ampla foi evidenciada pela distribuição de contatos de fêmeas com *P. suberosa* (Figura 21) e de machos com *Lantana camara* e *L. lilacina* (Figura 23). Os contatos de fêmeas com a planta hospedeira secundária foram mais frequentes na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* e os dos machos com *Lantana camara* e *L. lilacina* foram mais numerosos na Mata Aberta de *Eucalyptus* sob Manejo, na Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*, ao longo da trilha III.

Isso indica que a distribuição de meristemas apicais de *P. misera* foi o fator que mais influenciou o padrão de utilização da área por *Heliconius erato phyllis*. A borboleta, principalmente as fêmeas, tenderiam a passar mais tempo na área mais rica em *P. misera* ou, uma hipótese alternativa seria nessa área que seus recursos estariam distribuídos de maneira a minimizar o tempo gasto em percursos da borboleta de um ponto a outro.

Durante o inverno as fêmeas concentraram, mais que os machos, suas atividades nos limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* com a Capoeira e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e na parte sul do limite da Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* com o Campo Sujo. Durante o verão as fêmeas novas mais que qualquer outro grupo, tenderam a concentrar suas atividades nesses limites.

Essas diferenças podem ser explicadas levando-se em conta que durante o inverno é muito pequena a disponibilidade de meristemas apicais das plantas hospedeiras e, portanto, as fêmeas devem gastar muito tempo procurando-as e, ao mesmo tempo, devem ovipor muito pouco. Consequentemente necessitam pouco de repor, através da alimentação, as perdas decorrentes da produção de ovos. Durante o verão com o aumento da disponibilidade de sítios para oviposição aumenta a necessidade, principalmente para as fêmeas mais velhas que localizam mais frequentemente a planta hospedeira (ver tabela 6), de obter pô-

len e néctar. Em consequência essas fêmeas tendem a procurar áreas mais ricas em flores com maior frequência que as mais novas.

Entre os machos os dois recursos básicos são as fontes de pólen e néctar e fêmeas virgens. Deve haver uma forte seleção entre eles para a localização dessas fêmeas, uma vez que elas copulam apenas uma única vez após a emergência da pupa, enquanto os machos permanecem sexualmente ativos durante toda a vida. Em virtude dessa diferença na atividade sexual entre os sexos sempre existirá um excesso de machos sexualmente ativos em relação ao número de fêmeas receptivas.

A.M. de Araujo (com. pessoal) observou um macho adejando junto a uma pupa fêmea e é, portanto, possível que os machos de *H. erato phyllis* sejam capazes de encontrar fêmeas antes de emergirem da pupa e incluir sua localização em seus percursos diários. Ao contrário das fêmeas, que ao localizarem um sitio para oviposição devem usá-lo imediatamente, os machos podem voltar repetidas vezes ao ponto onde se encontra a pupa e, talvez, avaliarem o seu grau de desenvolvimento. Dessa forma os machos podem passar mais tempo em áreas mais ricas em flores sem perder muito de sua eficiência.

Ao longo do ano o padrão de distribuição das observações da borboleta sofreu algumas alterações. Os machos, durante o verão, tenderam a abandonar os limites oeste e nordeste da área do estudo, onde foram observados com frequência durante o inverno, e passaram a ser mais observados na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*. Nesse período aumentou também a frequência com que foram observados nos limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* com a Capoeira e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e na parte sul do limite desta última com o Campo sujo. As fêmeas velhas concentraram mais suas atividades nesses limites durante o inverno que no verão mas, da mesma forma que os machos, frequentaram mais a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* no verão que no inverno, embora tenha si-

do na primavera que foram mais observadas nesse tipo de vegetação. As fêmeas novas foram mais observadas na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* no verão que no inverno e na primavera e foram sempre pouco observadas nas áreas que circundam esse tipo de vegetação.

É possível imaginar que a estrutura populacional de *Heliconius erato phyllis*, em Sumaré, seja constituída de pequenos grupos populacionais compostos de algumas dezenas de indivíduos semi-isolados. Esse semi-isolamento atingiria o auge durante o verão, como ficou evidenciado pelo pequeno número de indivíduos observados, nesse período, na periferia da área estudada. Na medida em que o verão chega ao final essa estrutura começa a perder a nitidez e, finalmente, durante o inverno tende a desaparecer a separação entre grupos populacionais vizinhos. Essa hipótese é adicionalmente apoiada pelo fato de que indivíduos capturados e marcados, durante o inverno, na parte mais central da área estudada foram observados em alguns casos no dormitório 4 (Figura 2), no extremo oeste da área. Reciprocamente, na mesma época, indivíduos capturados e marcados na periferia da área foram observados no dormitório 1 (Figura 2) situado no centro da área. Durante o verão indivíduos marcados nos limites da área não foram observados no dormitório 1.

Embora não tenham sido obtidos dados detalhados relativos à disponibilidade de recursos, ao longo do ano, para *H. erato* em Sumaré, ou dados relativos ao tamanho da população em cada época, algumas observações gerais e informações obtidas de outras pessoas trabalhando na área permitem que se faça uma interpretação preliminar do padrão de ocupação da área pela borboleta.

Aparentemente no auge do verão, no que se refere às fêmeas, existe grande abundância de meristemas apicais de *Passiflora misera* e *P. suberosa* e a densidade populacional de *H. erato* ainda não atingiu seu ponto máximo. É nesse período que

o padrão de semi-isolamento seria mais nítido, com as fêmeas utilizando preferencialmente os habitats ótimos. Mais tarde ao se aproximar o fim da estação, embora a produção de meristemas apicais das plantas hospedeiras possa continuar elevada, a borboleta atinge o pico populacional (J. Vasconcellos Neto, com. pessoal) e deve ocorrer então escassez, pelo menos relativa, de recursos para oviposição. As fêmeas passariam então a incluir em suas rotas diárias habitats subótimos do ponto de vista de oviposição e, conseqüentemente, tenderiam a se espalhar mais na área. Durante o inverno a situação de escassez permanece pois, embora a população comece a declinar, diminui também a produção de meristemas apicais de *Passiflora*.

Em relação aos machos a situação é análoga. No auge do verão é relativamente alto o número de fêmeas virgens entrando na população e ainda é relativamente baixa a proporção entre o número de machos e fêmeas virgens, as quais são as únicas sexualmente ativas. No final do período, quando a densidade populacional é máxima ainda há, possivelmente, em termos absolutos um recrutamento elevado de fêmeas virgens. Mas, ao mesmo tempo, há também um grande aumento da proporção entre o número de machos e fêmeas virgens, por causa da vida relativamente longa do imago e os machos, portanto, necessitam procurar fêmeas virgens em uma área mais ampla.

Durante os períodos em que há abundância relativa de recursos, os indivíduos podem se limitar à utilização de habitats ótimos mas, à medida em que os recursos vão se tornando relativamente escassos, a utilização de habitats subótimos pode se tornar vantajosa. As oscilações sazonais encontradas no padrão de ocupação da área do estudo por *Heliconius erato phyllis*, poderiam ser vistas como uma tendência da borboleta para utilizar, cada vez mais, habitats que eram subótimos na primavera e no início do verão, quando os recursos eram abundantes em relação ao tamanho da população. Na medida em que a população cresce e aumenta a competição por esses recursos os

habitats ótimos vão perdendo essa condição em virtude de sua pauperização e vai se tornando vantajoso para os indivíduos a utilização de habitats que anteriormente eram pouco procurados porque apresentavam menor disponibilidade de recursos, menor qualidade de recursos, recursos distribuídos de maneira que os indivíduos gastem mais tempo procurando-os ou ainda onde sua utilização é dificultada pela competição com outras espécies, predação ou parasitismo.

Vários casos de ocupação de habitats subótimos relacionados com aumentos da densidade populacional são conhecidos. Errington (1946, 1967) mostrou que ratos almiscarados, sob pressão populacional, passam a ocupar sítios menos protegidos contra a predação e menos ricos em recursos. Glas (1960) mostrou que em condições de baixa densidade populacional *Fringilla coelebs* (Fringilidae) ocupava bosques mistos e que quando a população aumentava muito eram ocupados também bosques homogêneos de pinheiros. Price (1970) observou parasitóides *Ichneumonidae* utilizando sítios menos favoráveis quando a densidade populacional aumentava muito. Embora em muitos casos animais possam deixar de frequentar um habitat ótimo em virtude de interações agressivas, sem que haja notável esgotamento dos recursos, esse não parece ser o caso de *H. erato phyllis* uma vez que não há evidências de territorialidade para essa espécie.

2. Padrões Individuais de Ocupação da Área

A análise das áreas de vida individuais obtidas no presente trabalho mostrou que existiram diferenças importantes em relação ao tamanho, formato e localização dessas áreas, evidenciando, ao nível individual, a existência de diferentes soluções adaptativas relacionadas à escolha do habitat e à maneira de explorá-lo. O exame da figura 31 mostra que as cinco

menores áreas de vida de fêmeas obtidas no verão, dispõem-se ao longo da área onde foi maior o número de contatos de fêmeas com *Passiflora misera* (Figura 20) e com *Lantana camara* e *L. lilacina* (Figura 24) e também onde foi maior o número de observações da borboleta (Figura 6 a 17).

Isso reforça a suposição de que essa parte da área é altamente favorável para a borboleta, permitindo aos indivíduos que a utilizam passar menos tempo voando e gastando, portanto, menos tempo e energia na procura de recursos. Entre os machos, conquanto a sobreposição das cinco menores áreas de vida obtidas no verão (Figura 29) com essa área supostamente ótima seja menos nítida, é revelada também uma tendência para que áreas de vida pequenas estejam localizadas nessa mesma área. As cinco maiores áreas de vida de machos (Figura 28) e fêmeas (Figura 30) embora em geral incluam essa área considerada ótima, incluem também toda uma diversidade de outros sítios.

Uma vez que não há evidências para a ocorrência de territorialidade em *Heliconius erato*, torna-se necessário formular hipóteses que tentem explicar essa diferença em relação à maneira como diferentes indivíduos exploram o ambiente, pois a territorialidade não pode, nesse caso, ser apontada como razão pela qual alguns indivíduos não utilizam apenas a área supostamente ótima em relação aos recursos.

Uma primeira hipótese baseia-se na idéia de que se todos os indivíduos utilizarem apenas a área ótima ela se tornaria extremamente pobre em recursos e deixaria de ser ótima. A parte dos recursos que é mais facilmente localizável na área ótima é rapidamente utilizada e o que resta demanda maior tempo de procura. Dessa forma o tempo de procura nessa área tende a igualar-se ao de áreas com menor disponibilidade de recursos. Portanto deve-se esperar que a área total seja progressivamente ocupada até os tempos de procura em toda a área sejam equivalentes. Em termos de áreas de vida o resultado

desse processo seria a existência de um gradiente, indo desde indivíduos que procuram seus recursos onde eles estão densamente agrupados, mas são difíceis de achar, e portanto apresentam áreas de vida pequenas, até aqueles que procuram seus recursos onde eles estão muito espalhados mas são encontrados mais facilmente e, portanto, apresentam áreas de vida grandes.

Uma hipótese alternativa à anterior parte da idéia de que a predação e o parasitismo podem exercer pressões diferenciadas em diferentes áreas. Em geral os predadores de formas imaturas de *Heliconius* spp. são formigas (W.W. Benson, com. pessoal). É possível que essas formigas respondam à densidade de *Passiflora* spp. e dessa forma tenderiam a ocupar com maior frequência manchas grandes dessas trepadeiras do que áreas onde indivíduos de *Passiflora* spp. ocorrem isoladamente. Desse modo é possível que as formigas predadoras de ovos e larvas de *H. erato phyllis* em Sumaré exerçam maior pressão de predação na área mais rica em *Passiflora misera* e menor pressão de predação em áreas onde a planta hospedeira primária é mais rara.

Pode-se portanto imaginar a existência de um gradiente ambiental, desde áreas onde os recursos para fêmeas estão distribuídos de maneira a minimizar os tempos de procura e que são ocupadas por indivíduos cujas áreas de vida são pequenas, mas cujas proles estão submetidas a uma alta intensidade de predação, até áreas cuja distribuição de recursos obriga as fêmeas a perder muito tempo procurando por eles e são ocupadas por indivíduos que apresentam grandes áreas de vida, mas cujas proles estão sujeitas a uma intensidade de predação menor.

Novos estudos são necessários para avaliar as hipóteses levantadas neste trabalho. São necessárias informações sobre preferências por plantas hospedeiras em função da idade da fêmea, frequência de oviposição de fêmeas nas diferentes plantas hospedeiras em função do tamanho da área de vida, frequência de cópulas de machos com diferentes tamanhos de áreas de

vida, distribuição e abundância dos recursos, taxas de oviposição em áreas com diferentes distribuições e abundâncias de recursos, taxas de predação nessas mesmas áreas e divisão de recursos com outras espécies.

V - CONCLUSÕES

O presente estudo sobre os padrões de dispersão de *Heliconius erato phyllis* em Sumaré, São Paulo, permitiu as seguintes conclusões:

a) A proporção sexual encontrada foi 1:1 e indivíduos de ambos os sexos foram igualmente reencontrados após a captura e marcação.

b) Três espécies de *Passiflora* (*P. misera*, *P. suberosa* e *P. miersii*) foram assinaladas na área. Verificou-se que *P. misera* era a planta hospedeira primária e *P. suberosa* a planta hospedeira secundária. *P. suberosa* foi mais utilizada no verão quando a pressão populacional foi maior.

c) Em relação às outras atividades das fêmeas o número de contatos com *P. misera* e *P. suberosa* foi maior no verão do que em outras épocas e as fêmeas velhas contactaram mais com as plantas hospedeiras que as novas.

d) A flor mais visitada pela borboleta, para obtenção de pólen e néctar, foi *Lantana camara*, exceto no inverno quando *L. lilacina* foi a mais procurada. O uso relativo dessas duas espécies, em conjunto, permaneceu quase constante ao longo do ano e foi sempre maior que o de todas as outras juntas.

e) Em relação às outras atividades da borboleta as flores foram mais contactadas no verão do que nas outras épocas e não foram encontradas diferenças significativas em relação à idade ou sexo.

f) A borboleta tendeu a frequentar mais as áreas relativamen-

te abertas e secas no inverno do que no verão.

g) A área com vegetação mais fechada e úmida foi mais frequentada por machos, novos e velhos, e por fêmeas novas no verão e por fêmeas velhas na primavera.

h) O maior número de observações da borboleta, de contatos de fêmeas com *Passiflora misera* e com flores foi registrado nos limites da Mata Úmida de *Eucalyptus* com a Capoeira e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e na parte sul do limite entre a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e o Campo Sujo ou nas proximidades dessas áreas.

i) O maior número de contatos de fêmeas com *Passiflora suberosa* ocorreu na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*.

j) Os contatos de machos com *Lantana camara* e *L. lilacina* tenderam a concentrar-se em três áreas distintas: na Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia*, ao longo das trilhas II e XVIII, na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*, ao longo da trilha III e em uma faixa que se estendia da trilha V à extremidade sul do limite entre a Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* e a Capoeira. Os contatos com outras flores foram mais frequentes na periferia da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*.

k) As conclusões i e j indicam a ocorrência de áreas ricas em recursos para *Heliconius erato phyllis* fora da área onde foi maior o número de observações da borboleta e isso sugere que a distribuição de *Passiflora misera* foi o fator que determinou a distribuição de fêmeas e, indiretamente de machos, uma vez que eles necessitam localizar fêmeas recém emergidas para acasalar e elas são mais abundantes onde as fêmeas ovipõem mais frequentemente.

l) É sugerido que os limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* com a Capoeira e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e a parte sul do limite entre a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e o Campo Sujo sejam a área onde os recursos para a borboleta, principalmente para fêmeas, são mais densamente distribuídos.

m) Durante o inverno as fêmeas concentraram, mais que os machos, suas atividades na área considerada ótima e no verão as fêmeas novas, mais que qualquer outro grupo, concentraram suas atividades nessa área. É sugerido que no inverno as fêmeas passam mais tempo procurando sítios para oviposição e ovipõem menos necessitando, portanto, de menos pólen e néctar para repor perdas decorrentes da produção de ovos. No verão reduz-se o tempo de procura por meristemas apicais de *Passiflora*, principalmente entre as fêmeas velhas, e aumentam as taxas de oviposição. Essas fêmeas necessitariam então de mais pólen e néctar e têm mais tempo para procurá-lo. Os machos podem passar mais tempo em áreas ricas em flores ou em outras áreas porque uma vez localizada uma pupa de fêmea eles podem inspecioná-la periodicamente e permanecendo liberados para outras atividades.

n) É sugerido que a estrutura populacional de *Heliconius erato phyllis*, em Sumaré, seja constituída de pequenos grupos populacionais, simi-isolados, compostos de algumas dezenas de indivíduos. Esse semi-isolamento atingiria o auge no verão. As flutuações no grau de semi-isolamento estariam relacionadas à disponibilidade de sítios para oviposição e de fêmeas virgens.

o) Não houve diferenças significativas em relação ao tamanho e ao índice de assimetria das áreas de vida de machos e fêmeas no inverno. No verão as áreas de vida dos machos foram maio-

res do que das fêmeas, mas os índices de assimetria não diferiram. As áreas de vida de ambos os sexos tenderam a ser menores no verão que no inverno, mas no caso dos machos as diferenças não foram significativas. Não foram encontradas diferenças significativas entre épocas para os índices de assimetria. Também não foram encontradas diferenças significativas em relação ao tamanho e índices de assimetria das áreas de indivíduos novos e velhos de ambos os sexos.

p) Foi encontrada uma grande variação individual, tanto entre machos quanto entre fêmeas, em relação ao tamanho das áreas de vida. As menores áreas de vida, principalmente de fêmeas, tenderam a estar localizadas na área onde foi maior a frequência de observações da borboleta e de contatos de fêmeas com *Passiflora misera* e com flores. As áreas de vida maiores tenderam a ocupar uma ampla variedade de sítios.

q) São propostos dois modelos para explicar a variação encontrada entre os tamanhos das áreas de vida individuais e a distribuição espacial dessas áreas. O primeiro desses modelos propõe que na área ótima a borboleta percorre distâncias menores devido a alta densidade de recursos mas tem maior dificuldade em localizar recursos disponíveis já que a concentração populacional é maior nessa área. Em outras áreas a menor densidade de recursos é contrabalançada por uma competição menos intensa devido à baixa concentração populacional. Nesta situação a borboleta tem que percorrer distâncias maiores entre uma mancha de recursos e outra, mas é mais fácil localizar recursos disponíveis. Deve haver portanto um ponto de equilíbrio em que os tempos de procura por recursos se igualam entre as diferentes áreas. O segundo modelo propõe que os predadores de formas imaturas de *Heliconius erato phyllis*, em geral formigas, respondem à densidade de *Passiflora* spp. e consequentemente devem exercer maior pressão de predação na área ótima.

De acordo com esse modelo, embora as fêmeas que utilizam a área ótima gastem menos tempo procurando seus recursos, suas proles são submetidas a uma pressão de predação maior. Em contrapartida, embora as fêmeas que utilizam áreas onde a distribuição dos recursos é mais esparsa gastem mais tempo voando, suas proles são predadas com menor intensidade.

r) O tempo de utilização de um local como dormitório mostrou-se variável e apenas 9,4 por cento dos machos e 14,3 por cento das fêmeas foram vistos nesse dormitório com uma frequência maior que a esperada ao acaso.

RESUMO

No presente estudo, realizado no Horto da Ferrovia Paulista S.A., em Sumaré, Estado de São Paulo, Brasil, no período de maio de 1979 a abril de 1980, foram obtidos dados sobre áreas de vida de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera - Nymphalidae), informações sobre a distribuição dos indivíduos na área, distribuição de contatos da borboleta com plantas hospedeiras e com flores utilizadas para a alimentação do adulto e informações sobre a ocupação de dormitórios comunais.

Estes dados, com exceção das informações sobre dormitórios comunais, foram obtidos através da amostragem de borboletas marcadas ao longo de um sistema de trilhas paralelas.

As observações de contatos de fêmeas com *Passiflora* spp. indicaram que *P. misera* é a planta hospedeira primária e que *P. suberosa* é usada como recurso alternativo para oviposição. As observações de contatos com flores mostraram que *Lantana camara* e *L. lilacina* são as principais fontes de pólen e néctar para a borboleta. As áreas onde foram registrados os maiores números de observações da borboleta e de contatos de fêmeas com *P. misera* e com flores foram os limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* com a Capoeira e com a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e a parte sul do limite entre a Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* e o Campo Sujo. Os contatos de fêmeas com *P. suberosa* foram mais frequentes na Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*. Os contatos de machos com *L. camara* e *L. lilacina* foram mais frequentes em três áreas distintas, não coincidentes com a área onde foi maior o número de contatos de fêmeas com flores. Os contatos de machos com outras flores foram mais frequentes nos limites da Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*. É sugerido que a distribuição de *P. misera* seja o fator mais importante na determinação da distri-

buição de fêmeas e, indiretamente, de machos na área.

Durante o inverno as fêmeas tenderam a frequentar, mais que os machos, esses três limites e no verão as fêmeas novas se concentraram mais nessa área que qualquer outro grupo. É sugerido que isso ocorreu porque no inverno as fêmeas têm menos tempo para procurar flores e também porque precisam se alimentar menos. Os machos por sua vez puderam passar mais tempo em outras áreas porque a disponibilidade de pupas de fêmeas, um dos recursos básicos para eles, varia menos intensamente e uma vez localizadas podem ser inspecionadas periodicamente.

É sugerido que a estrutura populacional da borboleta em Sumaré seja constituída de pequenos grupos populacionais semi-isolados e compostos de algumas dezenas de indivíduos. O semi-isolamento atingiria o máximo no verão e as flutuações no grau do semi-isolamento estariam relacionadas à disponibilidade de sítios para oviposição e fêmeas virgens.

As áreas de vida de machos e fêmeas foram menores no verão que no inverno, mas as diferenças encontradas entre os machos não foram significativas. As áreas de vida de fêmeas no verão foram menores que as dos machos. Não foram encontradas diferenças, entre áreas de vida, relacionadas com a idade.

Foi encontrada uma grande variação individual, tanto entre machos como entre fêmeas, em relação ao tamanho das áreas de vida. As menores áreas de vida, tenderam a estar localizadas, no verão, na área onde foi maior o número de observações da borboleta e de contatos de fêmeas com flores. As áreas de vida maiores, na mesma época tenderam a estar localizadas em uma ampla variedade de sítios. São propostos dois modelos para explicar a variação encontrada no tamanho das áreas de vida bem como sua distribuição espacial. Um baseado na equivalência de tempos de procura por recursos, em diferentes áreas em decorrência de pressões populacionais diferenciadas, exercidas sobre recursos distribuídos desigualmente, e outro baseado em pressões de predação e parasitismo diferenciadas exer-

cidas sobre as formas imaturas da borboleta ao longo de um gradiente de recursos.

As observações realizadas em dormitórios comunais mostraram que eles apresentam localizações e persistências variáveis. Observações feitas em um único dormitório durante o verão, ao longo de três meses mostraram que apenas 9,4 por cento dos machos e 14,3 por cento das fêmeas foram encontrados nesse dormitório com frequência maior que o esperado ao acaso.

SUMMARY

Data were obtained about home range, diaspersion of individuals, dispersion of contacts with host plants and flowers, and use of communal roosts in a population of *Heliconius erato phyllis* (L.) in the Horto da Ferrovia Paulista S/A. at Sumaré, State of São Paulo, Brazil, from June, 1979, to April, 1980.

These data, with the exception of those about communal roosts, were obtained through observation of marked butterflies along a system of parallel trails. The number of female contacts with *Passiflora* spp indicates that *P. misera* is the primary host plant and that *P. suberosa* is an alternative resource for oviposition. The number of butterfly visits to flowers indicates that *Lantana camara* and *L. lilacina* are the major source of pollen and nectar. Most of the butterfly observations and of the female contacts with *P. misera* and flowers were recorded at the boundaries of the Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus* with the Capoeira and with the Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* as well as the south part of the boundary of the Mata Mista de *Eucalyptus* e *Gochnatia* with the Campo Sujo. Female contacts with *P. suberosa* were more frequent in the Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*. Male contacts with *L. camara* and *L. lilacina* were more frequent in three areas different from those where most of butterfly observations and female contacts with *P. misera* and flowers occurred. Male contacts with other flowers were more frequent at the boundaries of Mata Úmida e Fechada de *Eucalyptus*. It is suggested that the dispersion patterns of *P. misera* was the major factor determining the dispersion of the females and, consequently, of males.

In winter females were relatively more observed than males at the three boundaries mentioned above. In summer young adult females were relatively more commonly observed at

those boundaries than any other group. A possible explanation for this is that in winter both young and old females have less time to search flowers and have smaller food requirements than males. Males may spend more time in others areas because they may find female pupae and inspect them only periodically and, therefore, have more free time for other activities. In summer old females, that localize more frequently *Passiflora*, have more food requirements and, consequently, spend more time in areas richer in flowers.

Our data suggest that the butterflies' population structure in Sumaré was constituted of small semi-isolated groups of a few dozen individuals. This semi-isolation would reach its maximum in summer and its fluctuations on it would be related to the availability of oviposition sites and virgin female.

Females home ranges were smaller in summer than in winter. In the case of males the differences found were not significant. Female home ranges were smaller than male's in summer. No significative difference were found in relation to age.

A great variability in relation to size of individual home ranges was found both for males and females. The smaller home ranges in summer coincides with the same boundaries where there were greater numbers of observations of butterflies and of female contacts with *P. misera* and their flowers. Larger home ranges, at the same period, were dispersed on a greater area. Two models are proposed to explain these patterns. The first is based on the equivalence of searching time on diverse areas, as consequence of differential population pressures on patchly distributed resources. The second is based on diferencial pressures of predation and parasitism on imature forms through a gradient of host plant abundance.

Localization and degree of persistence of communal roosts were variable. Observations made in only oni roost showed that only 9,4% of males and 14,3% of females were recorded at it with a frequence greater than expected at random.

BIBLIOGRAFIA.

- ALEXANDER, A.J. - 1961. A study of the biology and behavior of the caterpillars and emerging butterflies of the subfamily Heliconiinae in Trinidad, West Indies. Part II. Moulting and the behavior of pupae and emerging adults. Zoologica, 46:105-124.
- ALONSO, M.T.A. - 1977. Vegetação. In: Geografia do Brasil. Vol. 3 - Região Sudeste. pp 91-118 - IBGE, RJ.
- ANDERSON, L.T. - 1973. An analysis of habitat preference in mice as a function of prior experience. Behavior, 47:302 - 339.
- BENSON, W.W. - 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Lepidoptera). Amer. Natur., 105:213-226.
- BENSON, W.W. - 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, 32:493-518.
- BENSON, W.W. - 1982. Alternative models for infrageneric diversification in the humid tropics: Tests With Passion Vine Butterflies. In: Biological Diversification in the Tropics. G.T. Prance. Ed. pp. 608-640. New York - Columbia Univ. Press.
- BENSON, W.W.; BROWN, K.S.Jr. e GILBERT, L.E. - 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies.

- Evolution, 29:659-680.
- BOGGS, C.L.; SMILEY, J.T.; GILBERT, L.E. - 1981. Patterns of pollen exploitation by *Heliconius* butterflies. Oecologia, Berl., 48:284-285.
- BROWER, L.P. e BROWER, J.VZ. - 1964. Birds, butterflies and plant poison: a study in ecological chemistry. Zoologica, N.Y., 49:137-159.
- BROWN, J.L. e ORIANI, G.H. - 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst., 1:239-262.
- BROWN, K.S.Jr. - 1972. The heliconians of Brazil. Part III. Ecology and biology of *Heliconius nattereri*, a key primitive species near extinction, and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eueides*. Zoologica, N.Y., 57: 41-69.
- BROWN, K.S.Jr. - 1979. Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Tese de Livre Docência. Univ. Estadual de Campinas.
- BROWN, K.S.Jr. - 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. Ann. Rev. Entomol., 26:427-456.
- BROWN, K.S.Jr. e BENSON, W.W. - 1975. The Heliconians of Brazil. Part VI, Aspects of the biology and ecology of *Heliconius demeter*, with description of four new subspecies. Bull. Allyn Mus., 26:1-19.
- BROWN, K.S.Jr. e MIELKE, O.H.H. - 1972. The *Heliconius* of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe.

Zoologica, N.Y., 57:1-40.

- CALHOUN, J.B. e CASBY, J.U. - 1958. Calculation of home range and density of small mammals. U.S. Pub. Hlth. Monog. 55: 1 - 24.
- CAMERON, A.W. - 1964. Competitive exclusion between the rodent genera *Microtus* and *Clethrionomys*. Evolution, 18:630-634.
- COWIE, R.J. - 1977. Optimal foraging in Great Tits (*Parus major*). Nature, 268:137-139.
- CRANE, J. - 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to social use of color. Zoologica, N.Y., 40:167-196.
- CRANE, J. - 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconidae: changing social patterns and irrelevant actions. Zoologica, N.Y., 42:135-145.
- CUSHING, J.E. - 1941. An experiment on olfactory conditioning in *Drosophila guttifera*. Proc. Nat. Acad. Sci., 27:496-499.
- DICE, L.R. e CLARK, P.J. - 1953. The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deer-mouse (*Peromyscus*). Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich., 62:1-15.
- DOUGLASS, R.J. - 1976. Spatial interactions and microhabitat selections of two locally sympatric voles, *Microtus montanus* and *Microtus pennsylvanicus*. Ecology, 57:346-352.
- EHRlich, P.R. e GILBERT, L.E. - 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. Bio tropica, 5:69-82.

- EHRlich, P.R. e RAVEN, P.H. - 1965. Butterflies and plants: A study in coevolution. Evolution, 8:586-608.
- EMSLEY, M.G. - 1965. Speciation in *Heliconius*: Morphology and geographic distribution. Zoologica, N.Y., 50:191-254.
- ERRINGTON, P.L. - 1946. Predation and vertebrate populations. Quart. Rev. Biol., 25:144-177, 221 - 245.
- ERRINGTON, P.L. - 1967. Of predation and life. Iowa State Univ. Press. Iowa. 277 pp.
- GADGIL, M. - 1971. Dispersal: Population consequences and evolution. Amer. Natur., 104:1-24.
- GIBB, J.A. - 1957. Food requirements and other observations on captive tits. Bird Study, 4:207-215.
- GILBERT, C.H. - 1918. Contribution to the life history of the sockeye salmon. No. 5. Appendix. Report of the Commissioner of Fisheries, Province of British Columbia, 26-52.
- GILBERT, L.E. - 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Coevolution of Animals and Plants. L.E. Gilbert e P.H. Raven. Eds. pp. 210-240. Austin - Univ. Texas Press.
- GLAS, P. - 1960. Factors governing density in the chaffinch (*Fringilla coelebs*) in different types of wood. Arch. Neerl. Zool., 13:466-472.
- HAMILTON, W.D. e MAY, R.M. - 1977. Dispersal in stable habitats. Nature, 269:578-581.

- HARRISON, J.L. - 1958. Range of movement of some Malayan rats. J. Mammal., 39:190-206.
- HAYNE, D.H. - 1949. Calculation of size of home range. J. Mammal. 30:1-18.
- HESS, E.H. - 1973. Imprinting. Van Nostrand Reinhold Company. N.Y., XV + 472 pp.
- HORN, H.S. - 1978. Optimal tactics of reproduction and life - history. In: Behavioural Ecology. J.R. Krebs e N.B. Davies, Eds. pp. 411-429. Blackwell Scientific Publication, Londres, 494 pp.
- JAMES, F. C. - 1971. Ordinations of habitat relationships among breeding birds. Wilson Bull., 83:215-236.
- JENNRICH, R.I. e TURNER, F.B. - 1969. Measurement of non-circular home range. J. Theoret. Biol., 22:227-237.
- KIKKAWA, J. - 1968. Ecological association of bird species and habitats in Eastern Australia; similarity analysis. J. Anim. Ecol., 37:143-165.
- KLOPFER, P.H. - 1963. Behavioural aspects of habitat selection: the role of early experience. Wilson Bull., 75:15-22.
- KREBS, J.R. - 1978. Optimal Foraging: Decision rules for predators. In: Behavioural Ecology, J.R. Krebs, N.B. Davies Eds. pp. 23-63. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 494 pp.
- MACARTHUR, R.H. - 1972. Geographical Ecology. Harper & Row,

- Publishers. N.Y., XVIII + 269 pp.
- MACARTHUR, R.H., MACARTHUR, J.W.; PEER, J. - 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. Amer. Natur., 96:167-174.
- MACARTHUR, R.H. e PIANKA, E.R. - 1966. On the optimal use of a patchy environment. Amer. Natur., 100:603-609.
- MACKAY, T.F.C. e DOYLE, R.W. - 1978. An ecological genetic analysis of the settling behaviour of a marine polychaete. I. Probability of settlement and gregarious behaviour. Heredity, 40:1-12.
- MALLET, J.B. e JACKSON, D.A. - 1980. The ecology and social behaviour of the neotropical butterfly *Heliconius xanthocles* Bates in Colombia. Zool. J. Linn. Soc., 70:1-13.
- MOHR, C.O. - 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. Amer. Midl. Natur., 37:223-249.
- NIMER, E. - 1977. Clima. In: Geografia do Brasil. Vol. 3 - Região Sudeste. pp. 51-89. IBGE, R.J.
- ODUM, E.P. e KUENZLER, E.J. - 1955. Measurement of territory and home range size in birds. Auk 72:128-137.
- PARTRIDGE, L. - 1974. Habitat selection in titmice. Nature, 247:573-574.
- PARTRIDGE, L. - 1976. Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences of captive great tits. Anim. Behav., 24:230-240.

- PARTRIDGE, L. - 1978. Habitat selection. In: Behavioural Ecology. J.R. Krebs e N.B. Davies. Eds. pp. 351-376. Blackwell Scient. Public., Londres, 494 pp.
- PITELKA, F.A. - 1973. Cyclic pattern in lemming populations near Barrow, Alaska. In: Alaskan Arctic Tundra. M.E. Britton. Ed. Arctic Institute of North America Technical Paper nº 25:199-215.
- POULTON, E.B. - 1931. The gregarious sleeping habits of *Heliconius charitonius*, L. Proc. R. Entomol. Soc., London, 6: 4-10.
- POWELL, J.R. e TAYLOR, C.E. - 1979. Genetic variation in ecologically diverse environments. Amer. Scient., 67:590-596.
- PRICE, P.W. - 1970. Characteristics permitting coexistence among parasitoids of a sawfly in Québec. Ecology, 51: 445-454.
- PRICE, P.W. - 1975. Insect Ecology. John Wiley & Sons, N.Y., 514 pp.
- ROUGHGARDEN, J. - 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. Theoret. Pop. Biol., 5:163-186.
- SAALFELD, K. - 1979. Parâmetros ecológicos e genéticos de uma população de *Heliconius erato phyllis* (Lep. Nymph.). Tese de Mestrado - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- SCHOENER, T.W. - 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst., 2:369-404.

- SERRA Fº, R; CAVALLI, A.C.; GUILLAUON, J.R.; CHIARINI, J.V.; NOGUEIRA, F.P.; IVANCKO, C.M.M.; BARBIERI, J.L.; DONZELI, P. L.; COELHO, A.G.S.; BITTENCOURT, I. - 1974. Levantamento da cobertura vegetal natural e do reflorestamento no Estado de São Paulo. Boletim Técnico do Instituto Florestal, 11.
- SMILEY, J.T. - 1978 a. The host plant ecology of *Heliconius* butterflies in northeastern Costa Rica. Tese de Doutorado - Univ. Texas - Austin.
- SMILEY, J.T. - 1978b. Plant chemistry and the evolution of host specificity: New evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. Science, 201:745-747.
- SOKAL, R.R. e ROHLF, R.J. - 1969. Biometry. San Francisco, W. H. Freeman and Company.
- SOUTHWOOD, T.R.E. - 1966. Ecological Methods. Chapman and Hall. Londres, 391 pp.
- STICKEL, L.F. - 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J. Mammal., 35:1-15.
- SWIHART, C.A. - 1971. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius*, L. Anim. Behav., 19:156-164.
- THORPE, W.H. - 1939. Further studies on pre-imaginal olfactory conditioning in insects. Proc. Roy. Soc. Lond. B., 127:424-433.
- TURNER, J.R.G. - 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home-range behaviour in *Heliconius erato*. Biotropica, 3:21-31.

- TURNER, J.R.G. - 1975. Communal roosting in relation to warning colour in two heliconiine butterflies. (Nymphalidae). J. Lepid. Soc., 29:221-226.
- VASCOCELLOS NETO, J. - 1981. Dinâmica de populações de *Ithomiinae* (Lep. Nymphalidae) em Sumaré, SP. Tese de Mestrado Universidade Estadual de Campinas, SP.
- WECKER, S.C. - 1963. The role of early experience in habitat selections by the prairie deer mouse *Peromyscus maniculatus bairdi*. Ecol. Monogr., 33:307-325.
- WELLINGTON, W.G. - 1957. Individual differences a factor in population dynamics: The development of a problem. Canad. J. Zool., 35(3):293-323.
- WERNER, E.E. - 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. Amer. Natur., 111:553-578.
- WHITE, J.E. - 1964. An index of the range of activity. Amer. Midl. Natur., 71:369-373.
- WICKLUND, C. - 1977. Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). Oikos, 28:56-68.
- WIENS, J.A. - 1970. Effects of early experience on substrate pattern selection in *Rana aurora* tadpoles. Copeia, 1970 : 543-548.
- YOUNG, A.M. e CAROLAN, M.E. - 1976. Daily instability of communal roosting in the neotropical butterfly *Heliconius charitonius*. J. Kansas Entomol. Soc., 49:346-359.

YOUNG, A.M. e THOMASON, J.H. - 1975. Notes on communal roosting of *Heliconius charitonius* in Costa Rica. J. Lepid. Soc., 29:243-255.

APÊNDICE

FIGURA A.1 a A.51 - Áreas de vida dos indivíduos marcados observados pelo menos cinco vezes. A linha contínua refere-se a área calculada para todas as vezes em que o indivíduo foi observado, a linha tracejada às observações feitas quando o indivíduo era novo e a linha com traços e pontos às observações feitas quando o indivíduo era velho. Os números indicam o total de observações em um ponto e os pontos a ocorrência de uma única observação. O x indica o ponto médio das observações.

♂ 068

♀ 079

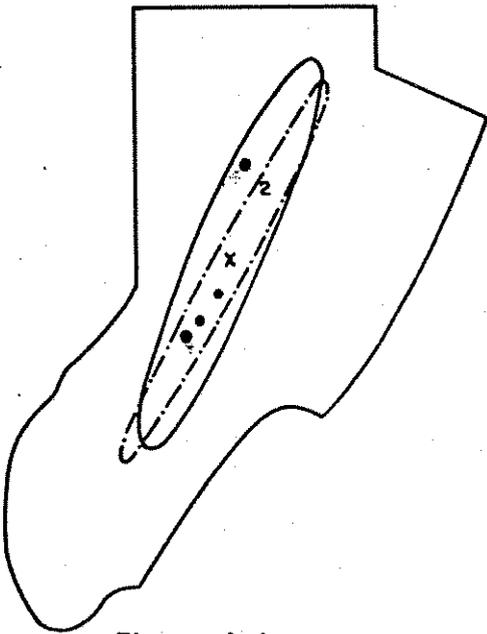


Figura A 1

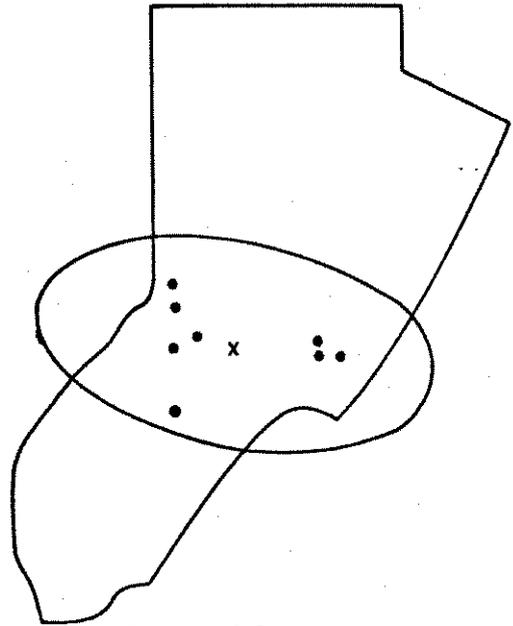


Figura A 2

♀ 088

♀ 103

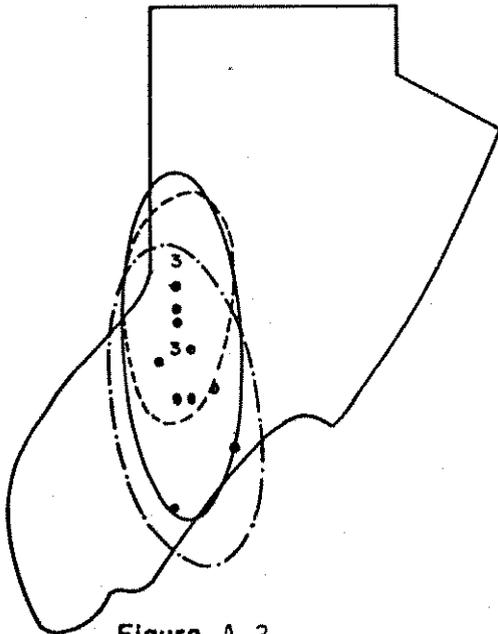


Figura A 3

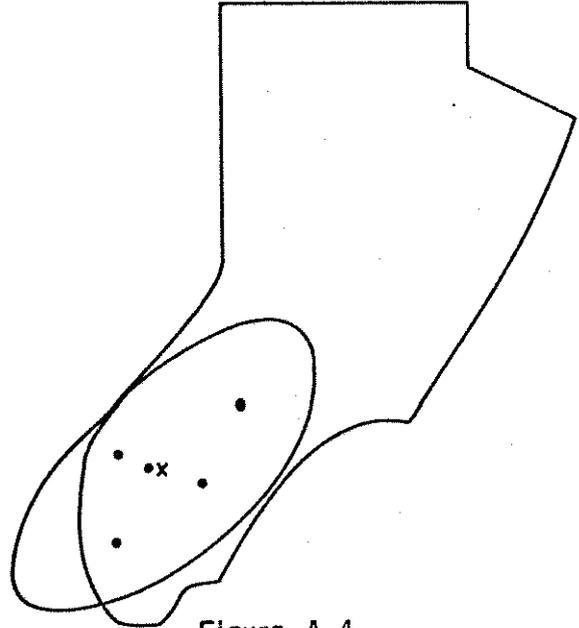


Figura A 4

♂ 118

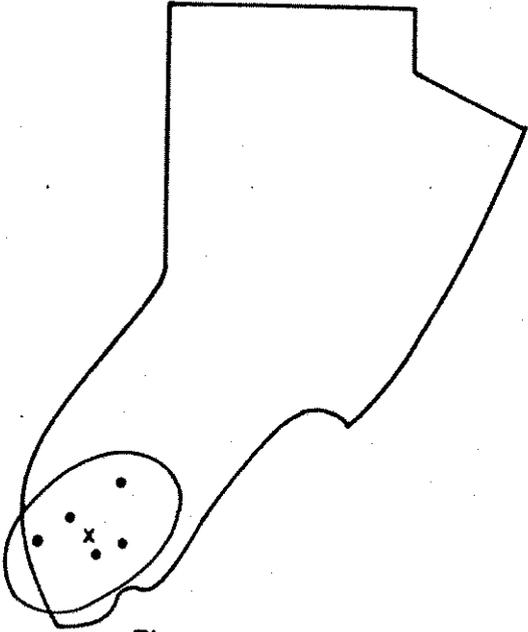


Figura A 5

123

♂ 119

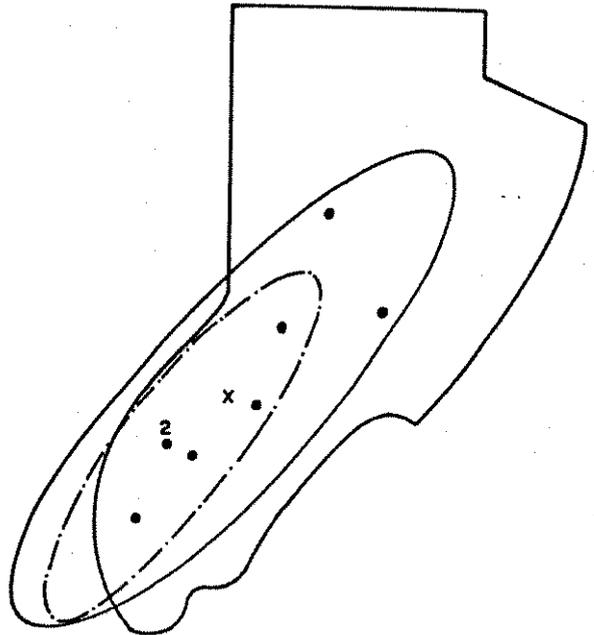
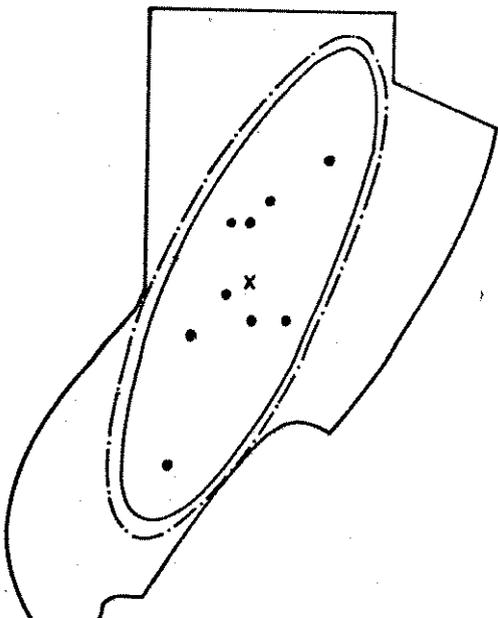
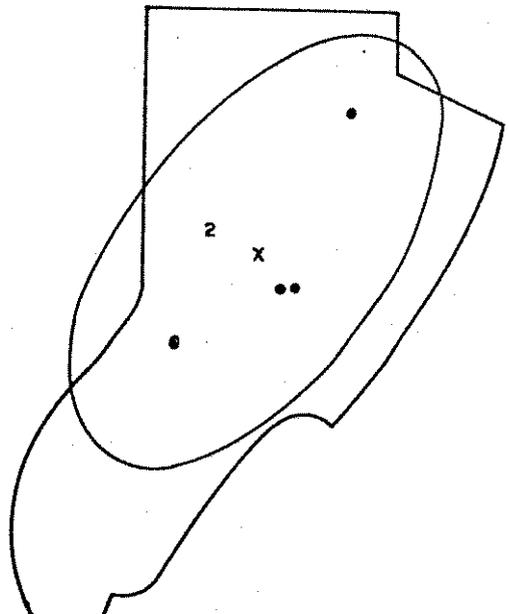


Figura A 6

♂ 121



♀ 123



124

♂ 128

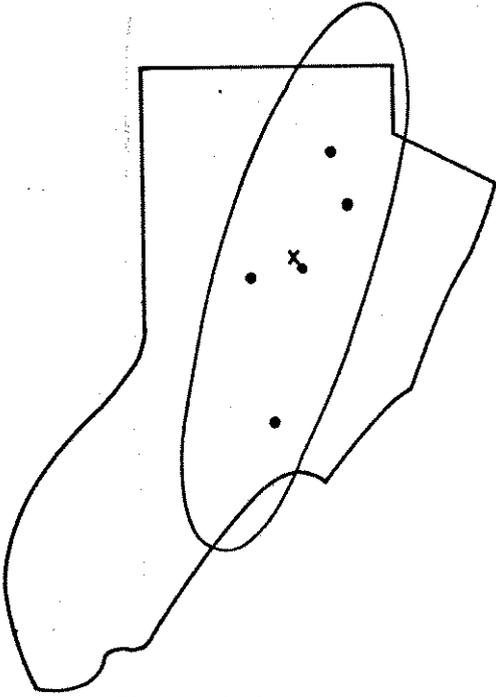


Figura A 9

♂ 135

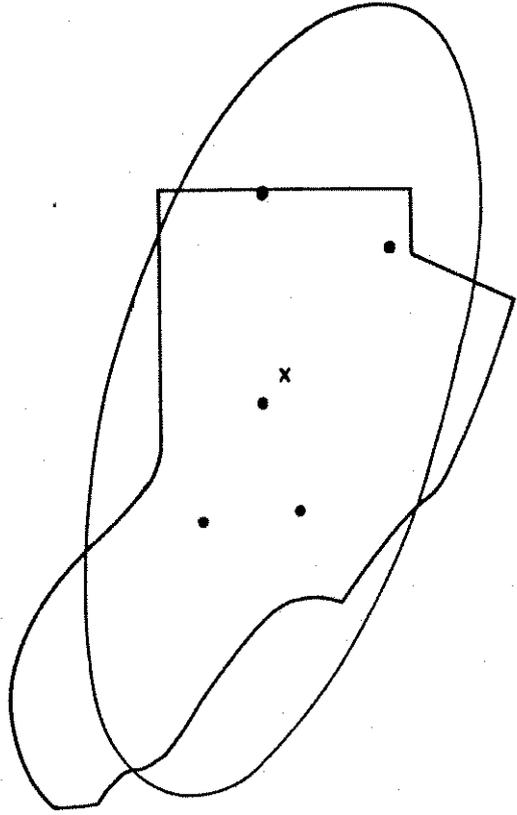
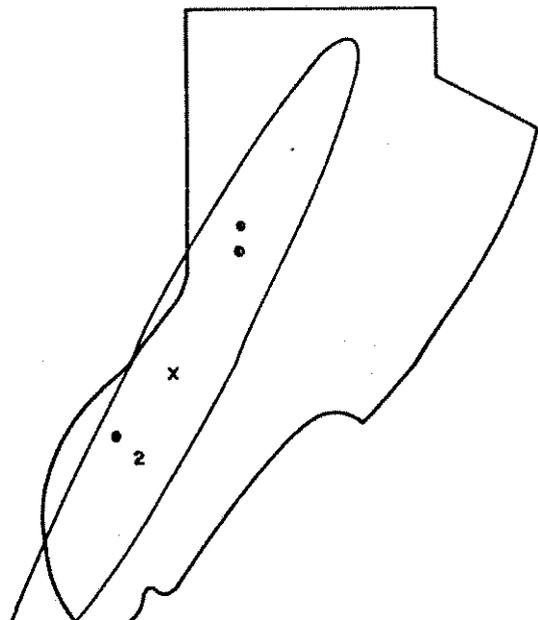
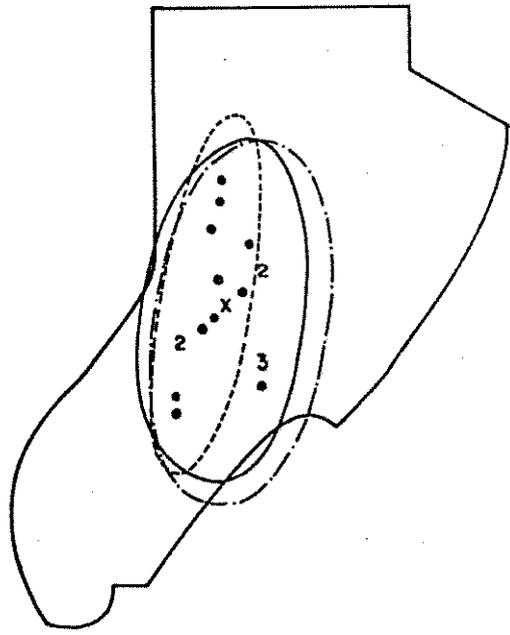


Figura A 10

♂ 137



♀ 139



♂ 140

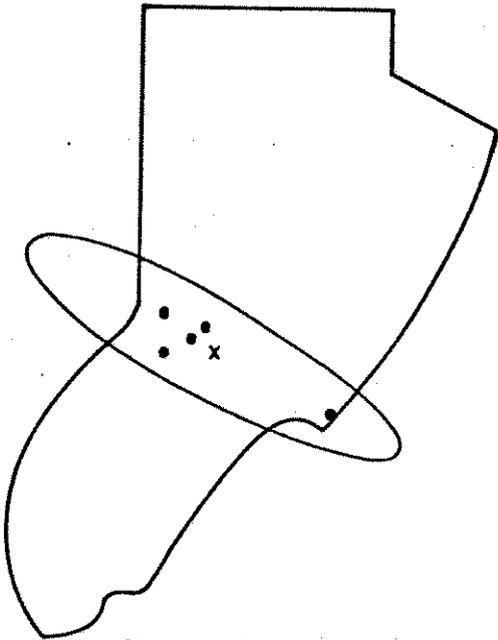


Figura A 13

♀ 142

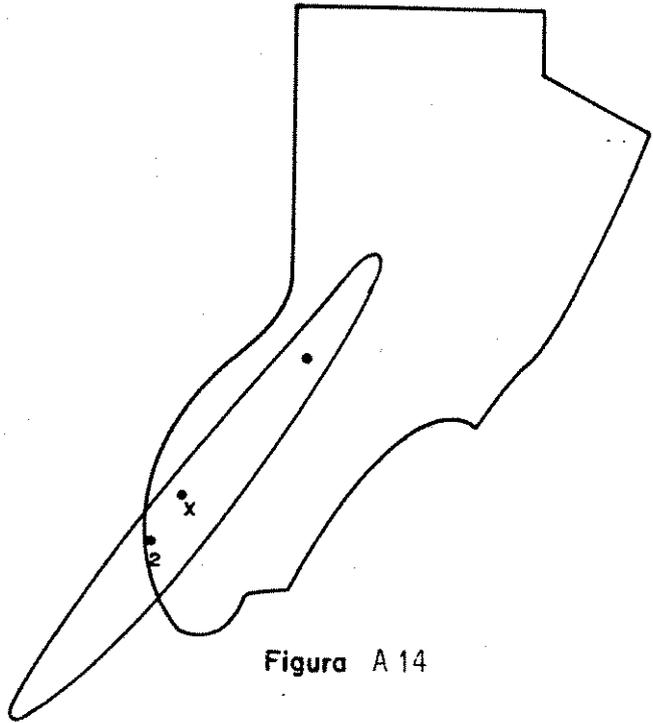
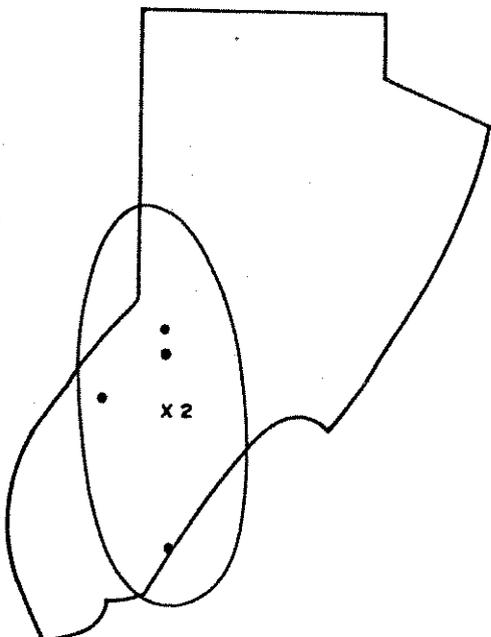
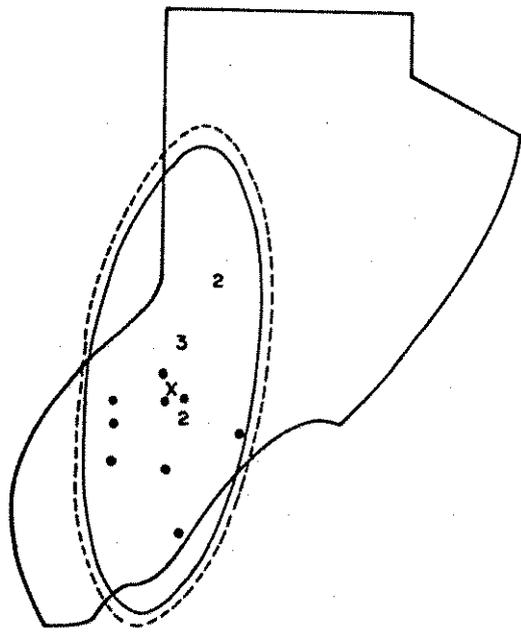


Figura A 14

♀ 147



♀ 148



126

♂ 149

♀ 152

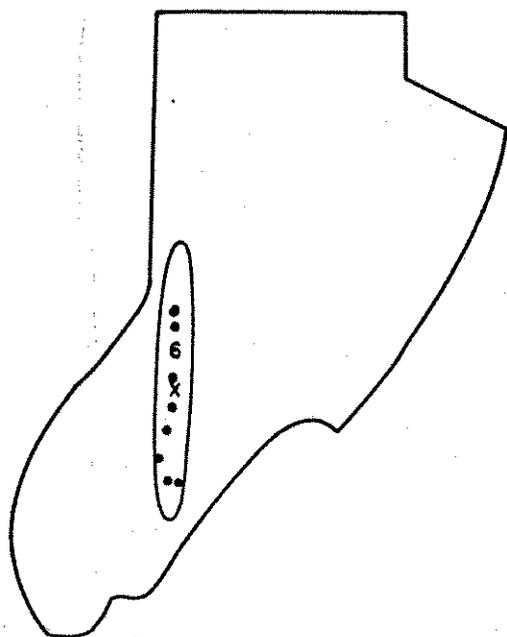


Figura A 17

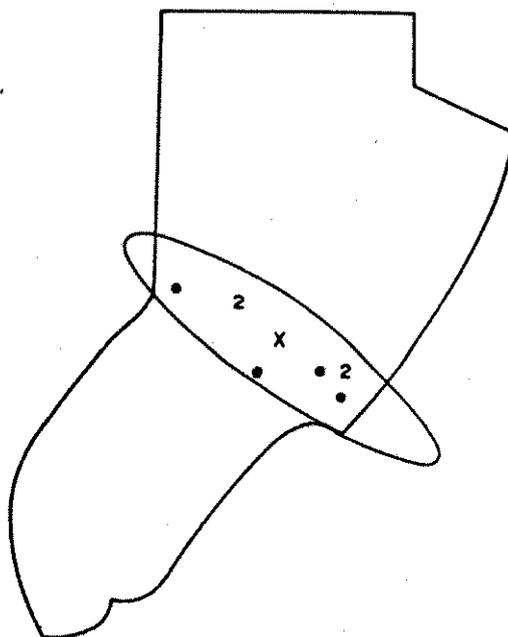


Figura A 18

♀ 154

♂ 158

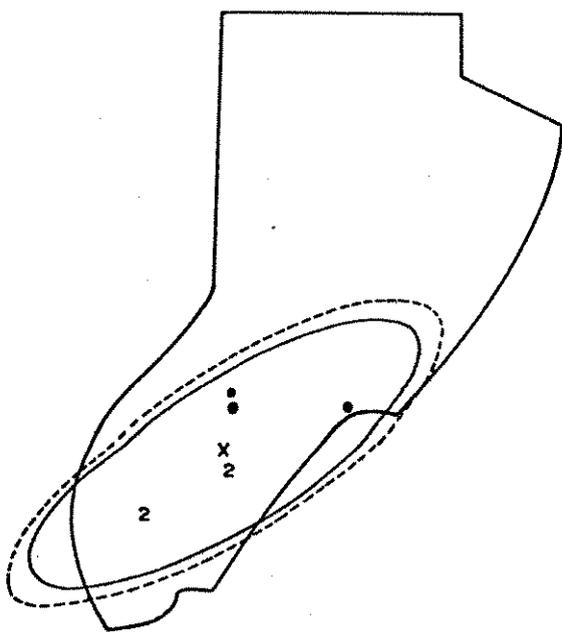


Figura A 19

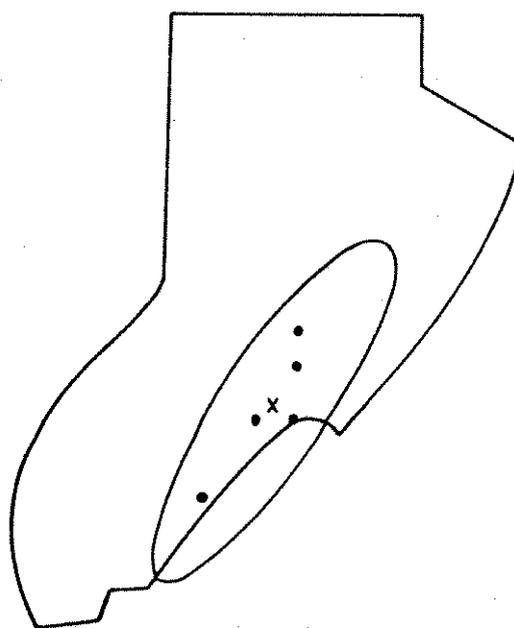


Figura A 20

♂ 159

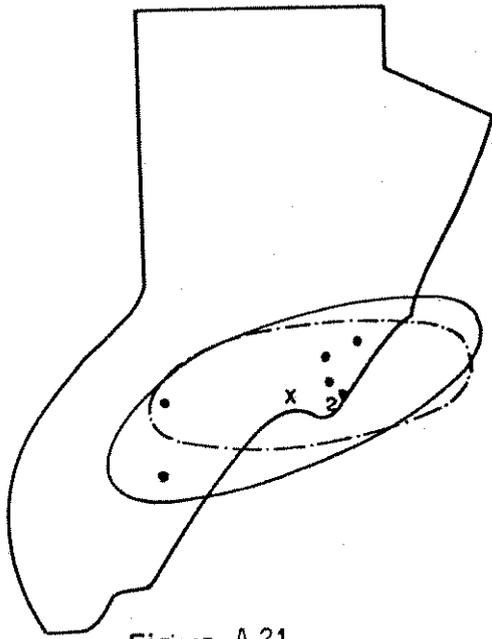


Figura A 21

♀ 162

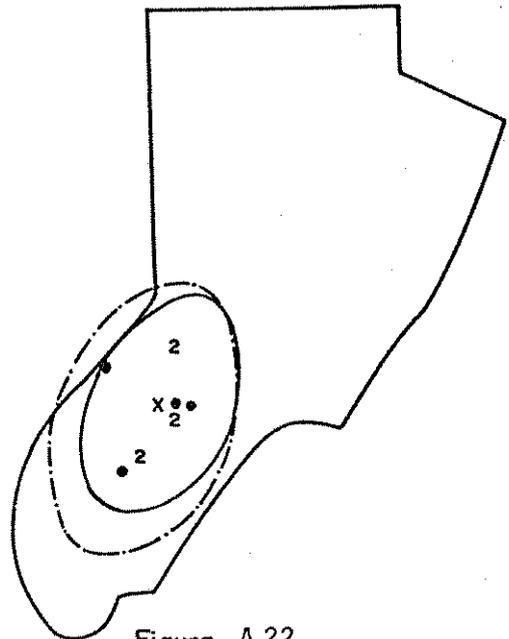


Figura A 22

♀ 163

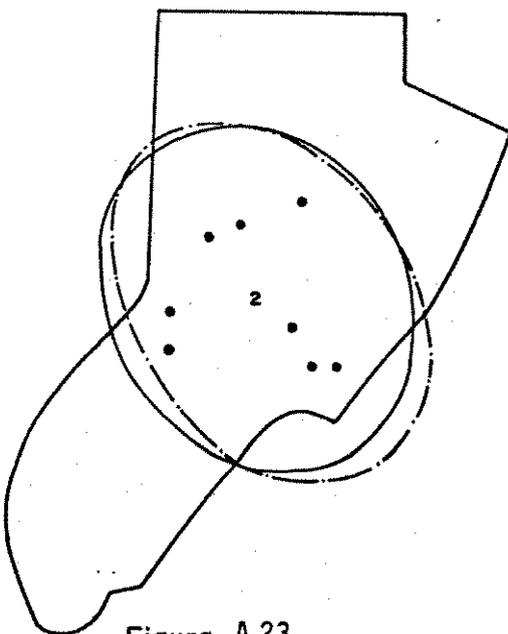


Figura A 23

♀ 165

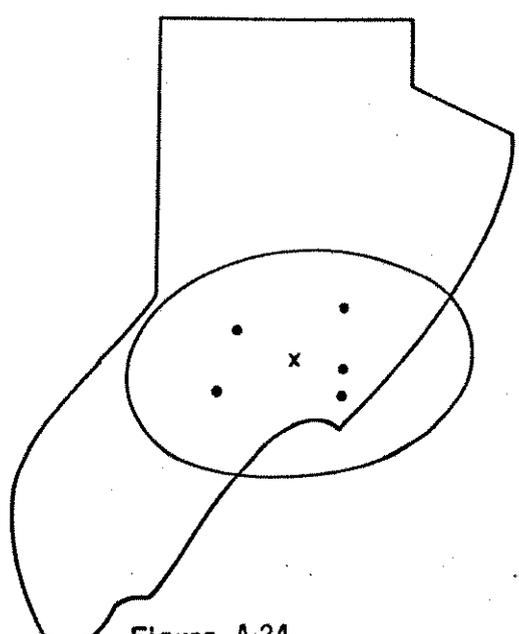


Figura A 24

♂ 167

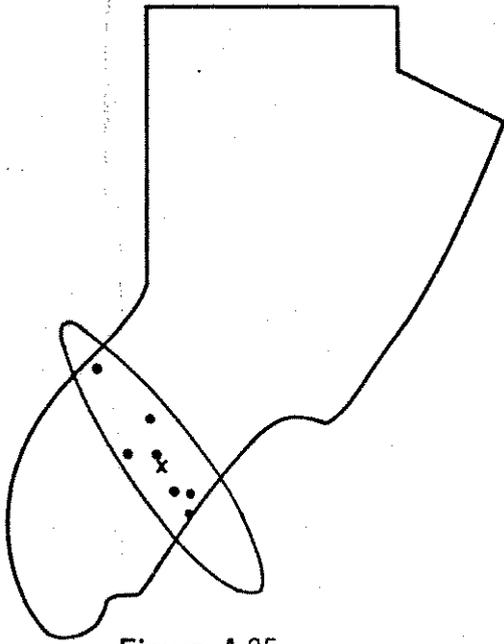


Figura A 25

♂ 170

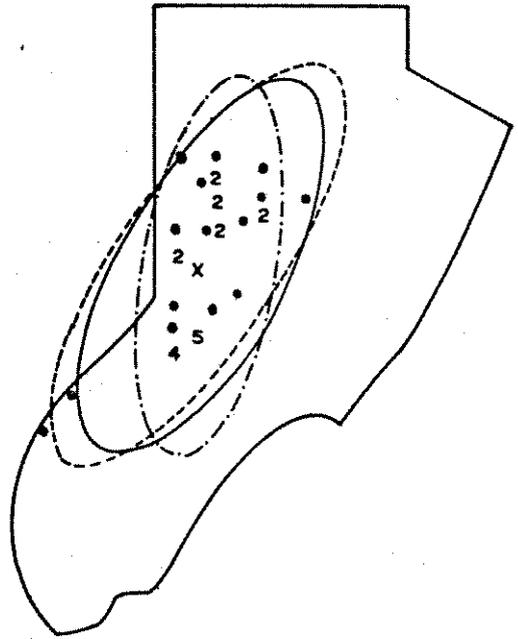


Figura A 26

♀ 173

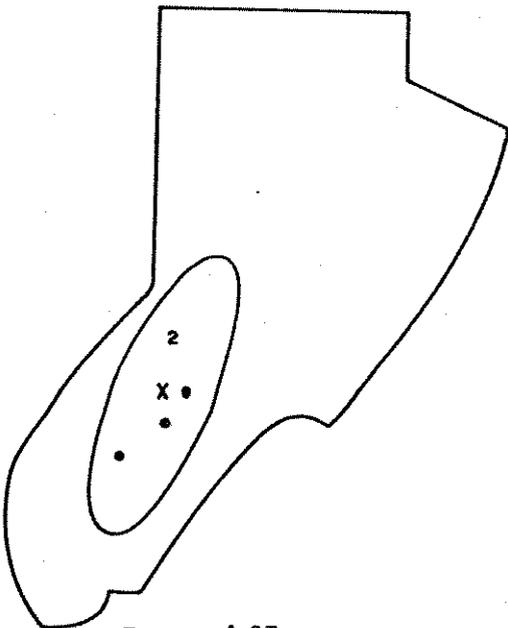


Figura A 27

♀ 175

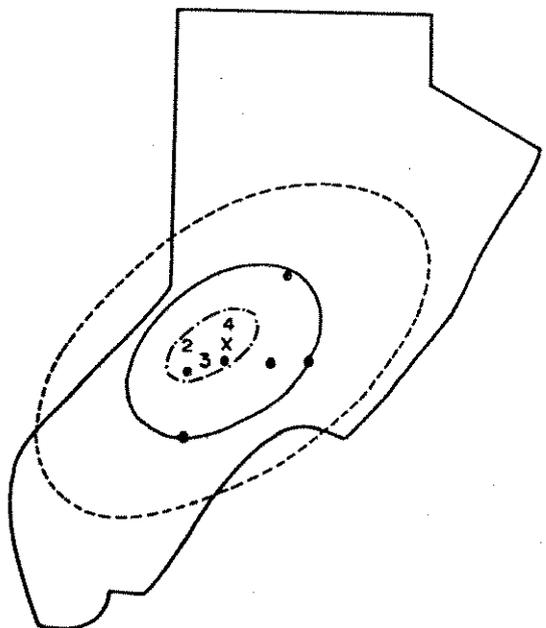


Figura A 28

♀ 179

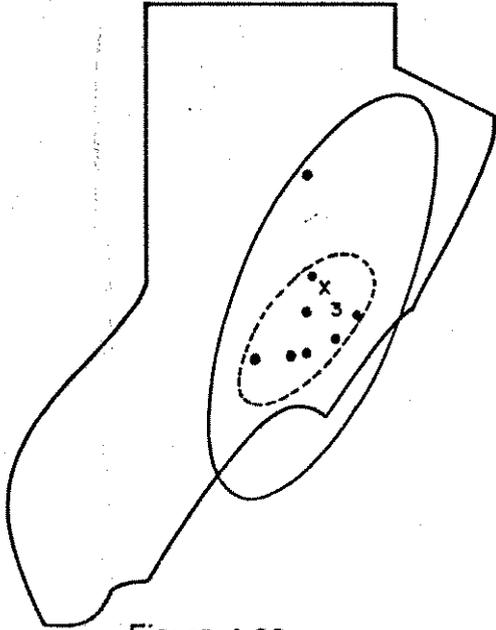


Figura A 29

♀ 180

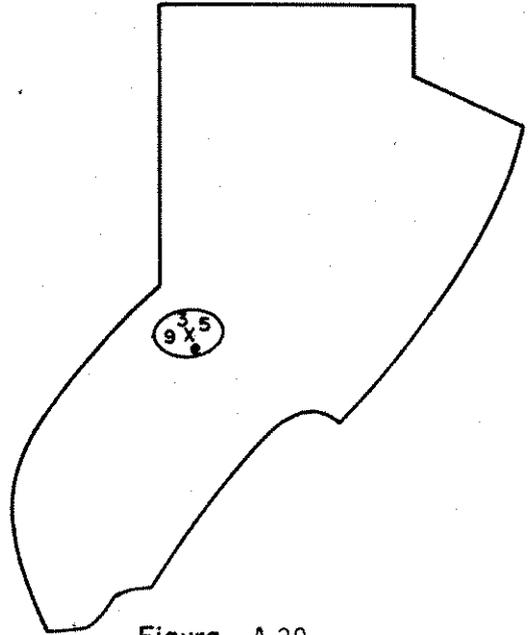


Figura A 30

♂ 183

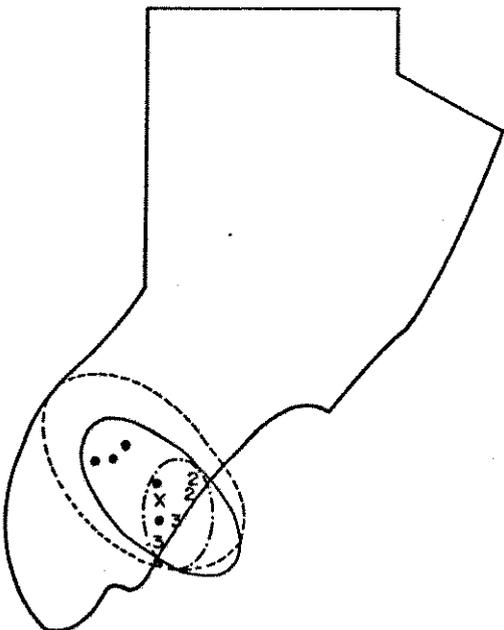


Figura A 31

♂ 186

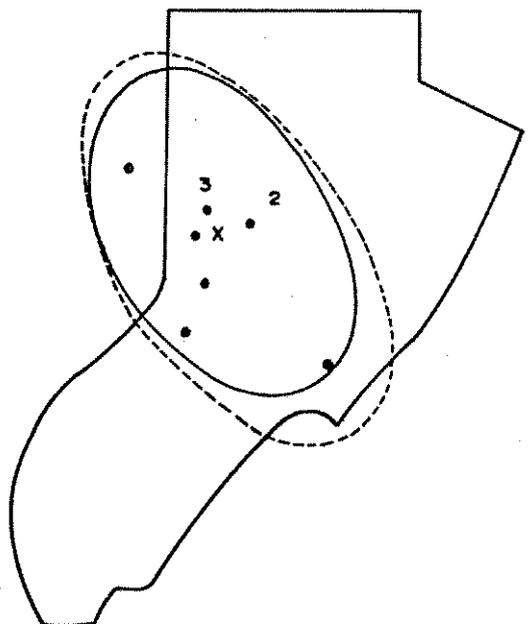


Figura A 32

♀ 187

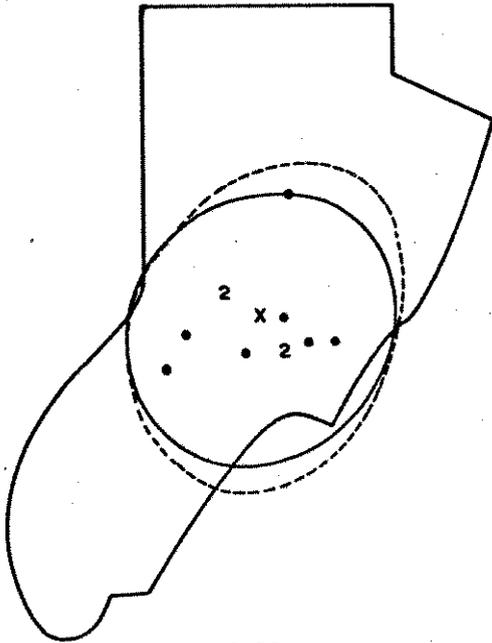


Figura A 33

♂ 189

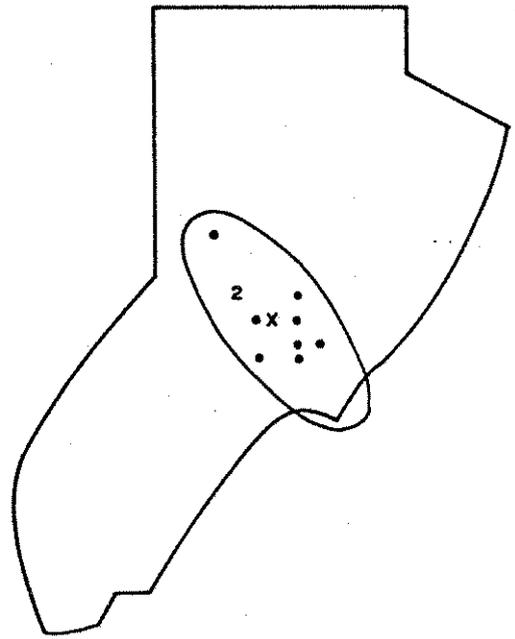


Figura A 34

♀ 190

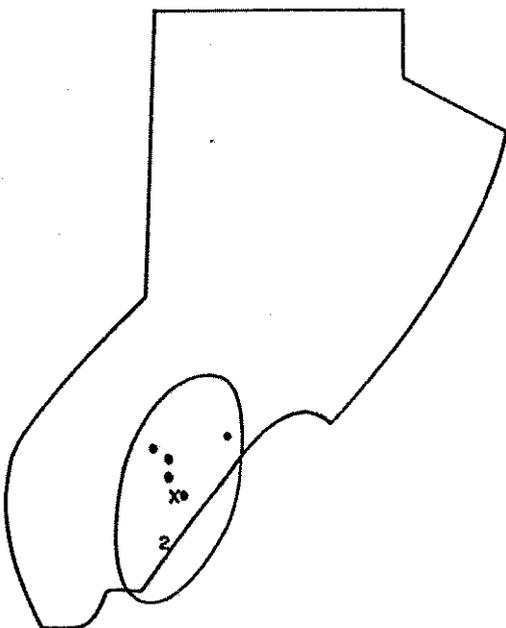


Figura A 35

♀ 192

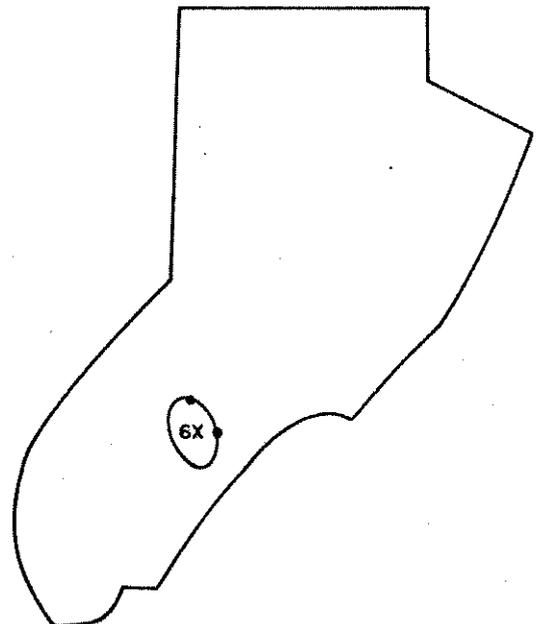


Figura A 36

♂ 199

♀ 202

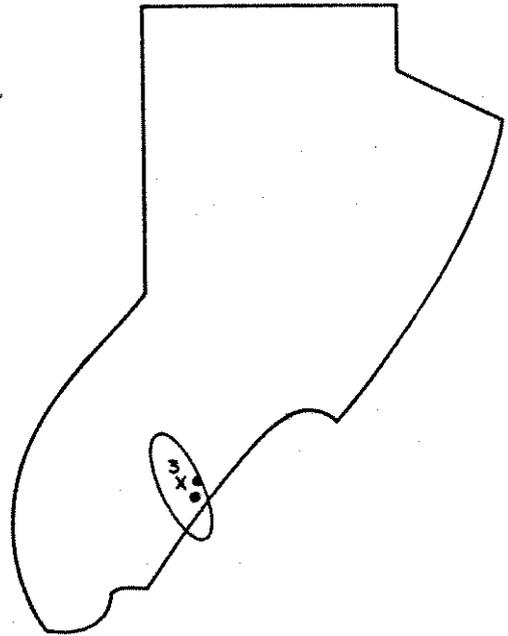
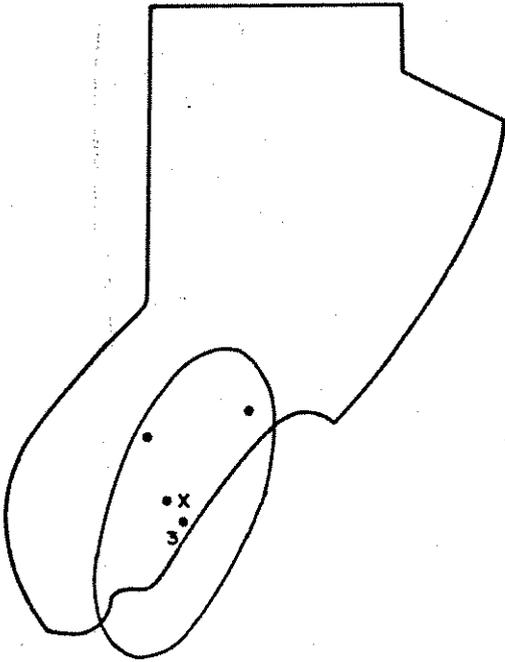


Figura A 37

Figura A 38

♂ 205

♀ 208

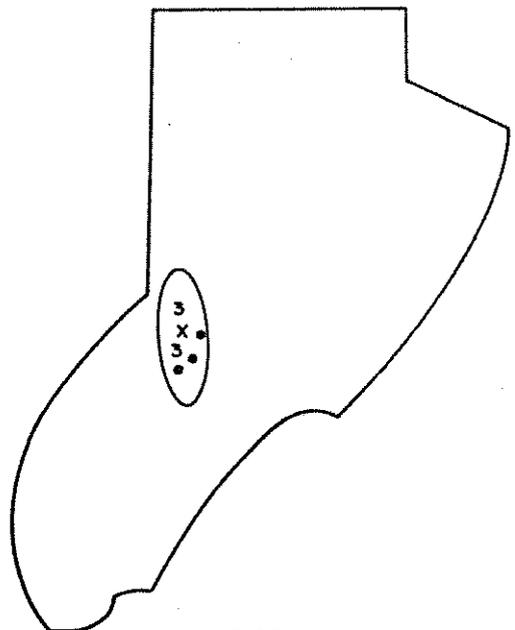
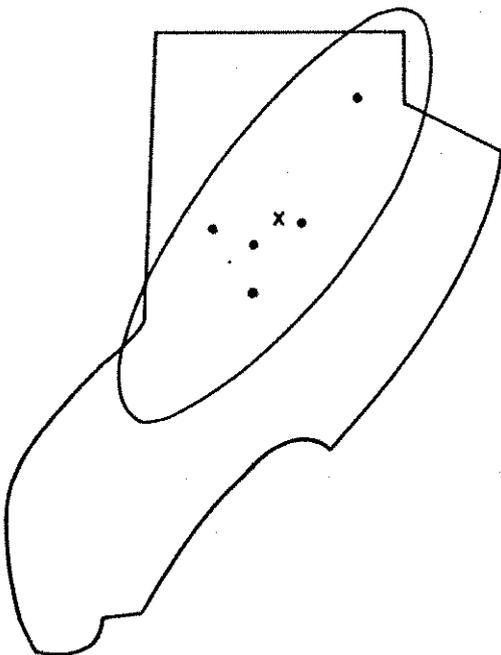


Figura A 39

Figura A 40

♀ 209

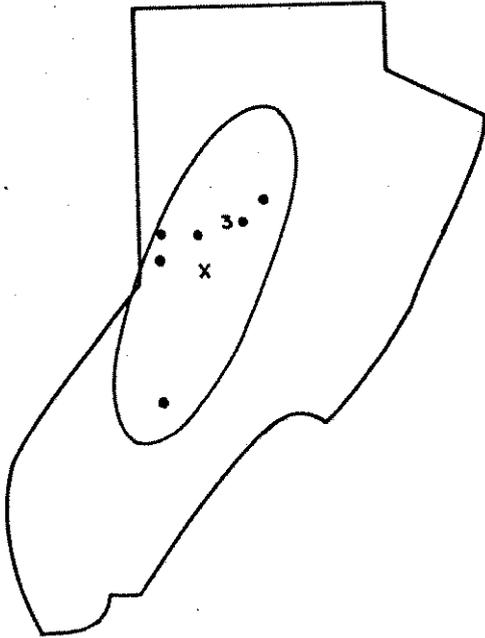


Figura A 41

♀ 213

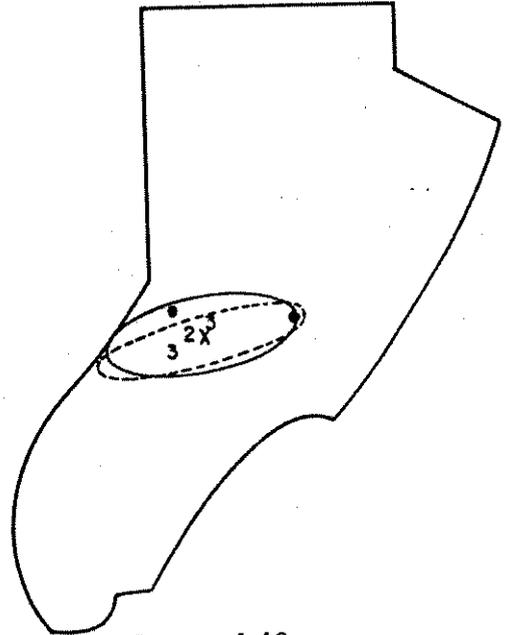


Figura A 42

♀ 214

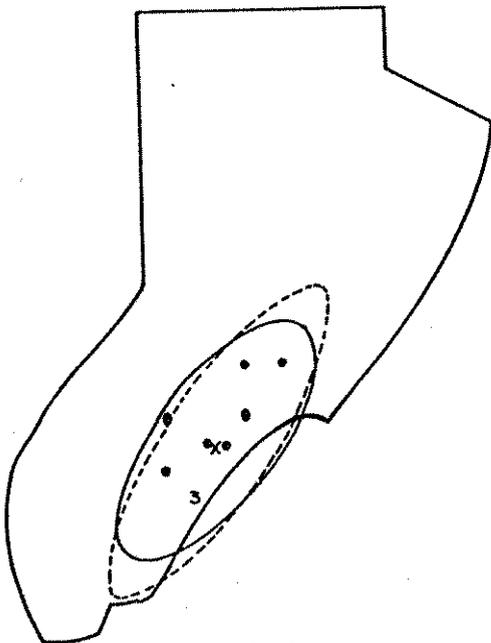


Figura A 43

♂ 215

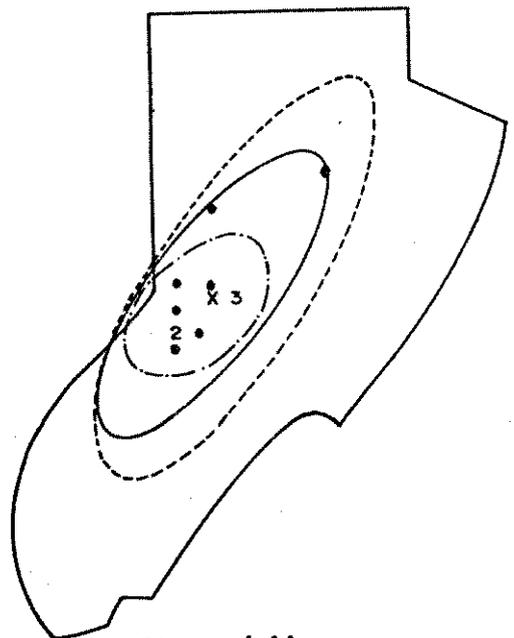


Figura A 44

133

♂ 216

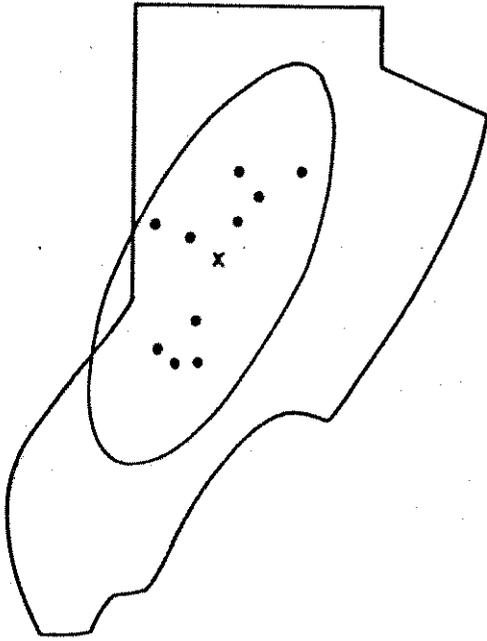


Figura A 45

♂ 218

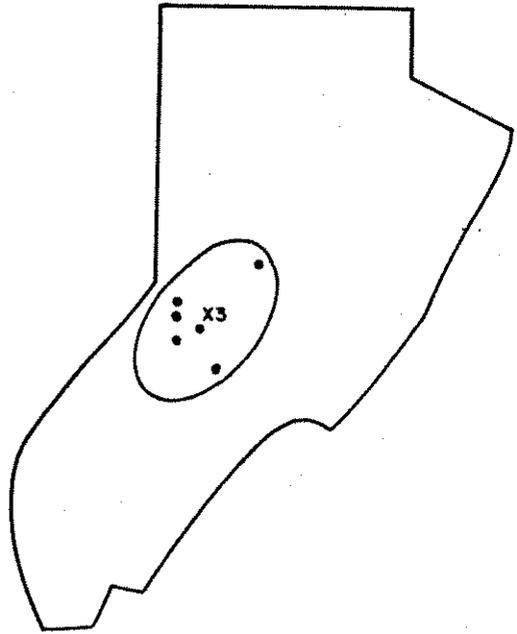


Figura A 46

♀ 221

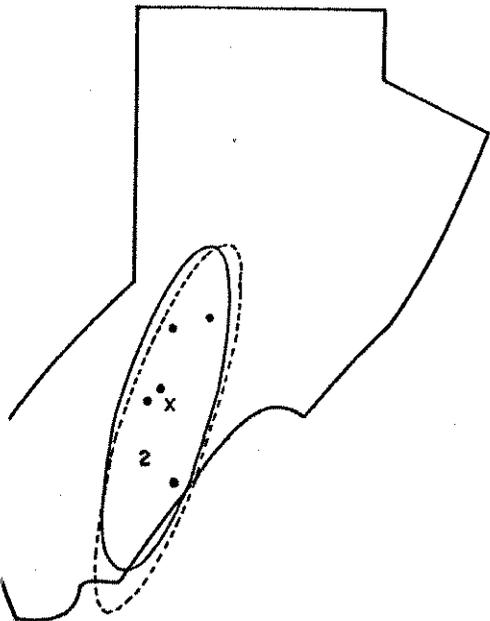


Figura A 47

♂ 224

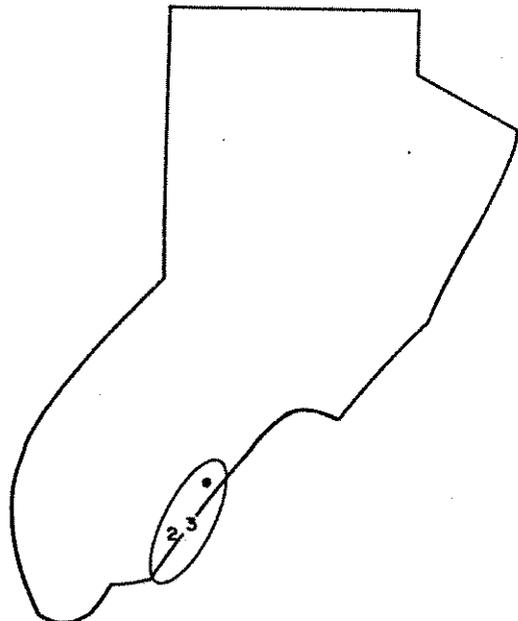


Figura A 48

♀ 227

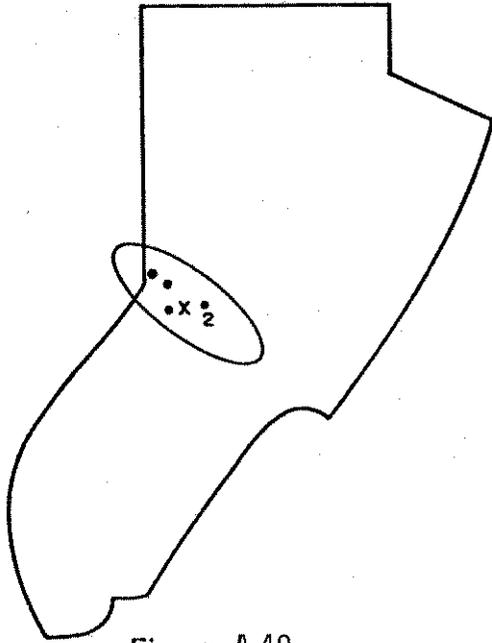


Figura A 49

♀ 243

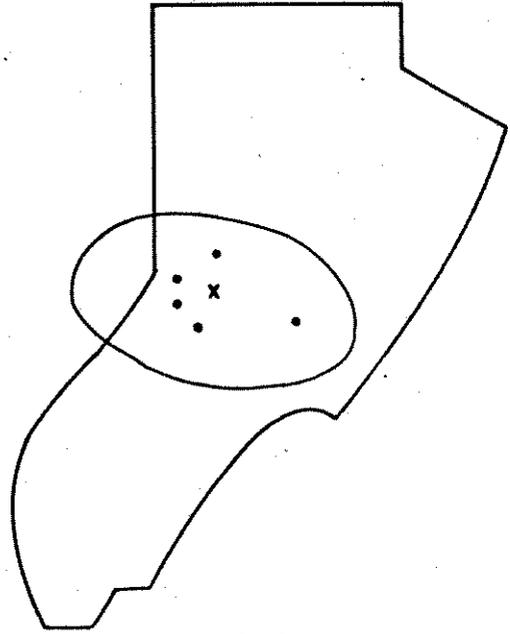


Figura A 50

♂ 251

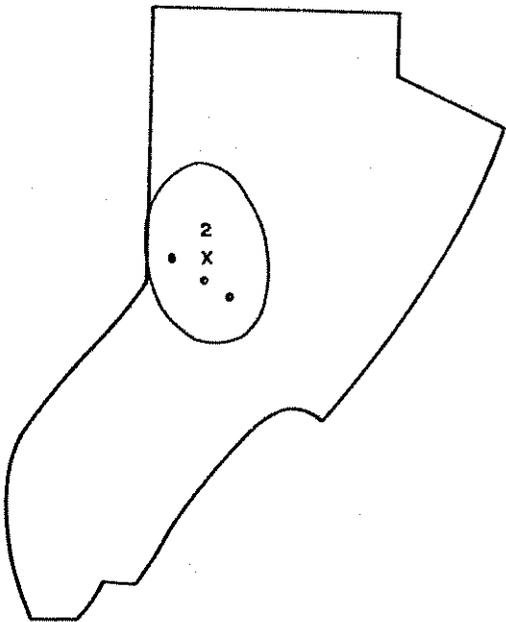


Figura A 51