

ECOLOGIA DE AGRUPAMENTOS E INTERAÇÕES AGONÍSTICAS
NA BORBOLETA *CHARIS CADYTIS* (RIODINIDAE)

Gabriela Wiedemann Chaves

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como
pré-requisito parcial para a obtenção do
título de Doutora em Ciências Biológicas,
área de Ecologia.

Orientador: W. W. Benson

Universidade Estadual de Campinas

2004

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

C398e **Chaves, Gabriela Wiedemann**
Ecologia de agrupamentos e interações agonísticas na borboleta
Charis cadytis (Riodinidae) / Gabriela Wiedemann Chaves.--
Campinas, SP: [s.n.], 2004.

Orientador: Woodruff Whitman Benson
Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.

Instituto de Biologia.

1. Ecologia. 2. Borboleta -- Ecologia. 3. Comportamento animal.
4. Lepidoptera. I. Woodruff Whitman Benson. II. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 14 de maio de 2004.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

Assinatura

Profa. Dra. Helena Piccoli Romanowski

Assinatura

Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini

Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Assinatura

Profa. Dra. Cláudia Alves de Magalhães

Assinatura

Prof. Dr. Flávio Antônio Maës dos Santos

Assinatura

Ao meu orientador W. W. Benson pela amizade, apoio e pela inspiração que ele sempre desperta em seus alunos.

Ao meu marido Cláudio Eduardo Germano Patto pela amizade, cumplicidade, companheirismo e grande auxílio em todas as etapas da realização deste estudo. Ele, juntamente com meu orientador, tornaram mais do que justo o uso da terceira pessoa do plural na narrativa. É dele a autoria de todas as fotografias apresentadas neste estudo.

Aos meus pais Edison Baptista Chaves e Glenda Wiedemann Chaves pelo constante incentivo ao meu trabalho, além do indispensável suporte emocional e apoio financeiro.

Aos meus sogros Carlos Aníbal Pyles Patto e Maria Laura Germano Patto pela amizade, constante apoio emocional, logístico, e financeiro.

À Bella e ao Romeu que representam minha eterna fonte de amor, alegria e tranqüilidade, indispensável durante os momentos difíceis.

Ao Márcio R. Pie por todos estes anos de amizade e discussões científicas, e pelo grande auxílio na correção do “Abstract” da tese.

Aos meus colegas de pós-graduação pelas amizades e discussões proveitosas.

Ao Paulo Enrique pela ajuda nos momentos “burocráticos” finais.

Ao Prof. Dr. João Vasconcellos Neto e ao Adalberto José dos Santos pela identificação da aranha na página 67.

À Profa. Dra. Helena Piccoli Romanowski, ao Prof. Dr. Ronaldo Francini, ao Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas e à Profa. Dra. Cláudia Álves de Magalhães pela cuidadosa e prestativa análise prévia da minha tese.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa - CNPq pela concessão de bolsa de doutorado.

À Serra do Japi pelo apoio logístico e permissão para trabalhar, em especial nas pessoas de Seu Lauro, Ronaldo, Elifas, Zaíra, e aos Guardas Municipais que sempre estiveram preocupados em ajudar no que fosse necessário, além da grande simpatia e hospitalidade que tornaram as visitas de campo sempre muito agradáveis.

Agradecimentos.....	iv
Resumo.....	xii
Abstract.....	xiv
1. Introdução Geral.....	1
2. Metodologia Geral.....	10
Área de estudo.....	10
A espécie <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	10
Marcação e medição.....	14
Transectos.....	19
3. Capítulo 1. Ciclos de Abundância e Atividade de <i>Charis cadytis</i>	22
Introdução.....	22
Material e Métodos.....	24
Resultados.....	25
Discussão.....	27
4. Capítulo 2. Agrupamentos de machos de <i>Charis cadytis</i>	33
Introdução.....	33
Material e Métodos.....	34
Resultados.....	35
Distribuição espacial dos machos e caracterização geral dos ambientes encontrados.....	35
Descrição qualitativa dos comportamentos.....	39
Análise quantitativa dos comportamentos.....	46
Fidelidade ao sítio.....	62
Tamanho dos indivíduos.....	70
Expulsão de residentes por invasores.....	80
Discussão.....	86
5. Considerações Finais e Conclusões.....	93
6. Literatura Citada.....	96

Figura 2.1 - Macho de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP.....	12
Figura 2.2 - Fêmea de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP.....	13
Figura 2.3 - Aparato para pulverizar as asas das borboletas e assim individualizá-las através das marcas.	16
Figura 2.4 - Macho de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) individualizado através de manchas feitas com pulverização de tinta.....	17
Figura 2.5 - Eixos utilizados para a medição da asa dos indivíduos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) em fotos digitalizadas.....	20
Figura 3.1 - Número médio de machos e fêmeas de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) por transecto.....	26
Figura 3.2 - Número de observações de machos ou fêmeas de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) por hora de transecto.....	28
Figura 3.3 - Comportamentos apresentados por machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) ao longo do dia.....	29
Figura 3.4 - Comportamentos apresentados por fêmeas de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) ao longo do dia.....	30
Figura 4.1 - Representação esquemática das trilhas e pontos de observação de <i>Charis</i> <i>cadytis</i> na Serra do Japi.....	36
Figura 4.2 - O voo de frente apresentado por machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	40

Figura 4.3 - Primeiro momento dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	42
Figura 4.4 - Momento intermediário dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	43
Figura 4.5 - Posição estável dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	44
Figura 4.6 - Interações entre machos de <i>Charis cadytis</i> com diferentes quantidades de comportamentos em sequência.....	48
Figura 4.7 - Duração dos comportamentos entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	52
Figura 4.8 - Proporção relativa dos três comportamentos que iniciaram interações entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	53
Figura 4.9 - Representação esquemática dos comportamentos nas interações entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	54
Figura 4.10 - Desfecho dos vôos de frente que iniciaram interações entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	55
Figura 4.11 - Desfecho dos vôos de frente que não iniciaram a interação entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	56
Figura 4.12 - Comportamentos que encerraram a interação, antes da separação dos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	57
Figura 4.13 A proporção de cada comportamento apresentado por machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	59
Figura 4.14 Desfecho das perseguições que iniciaram interações entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	60

Figura 4.15 - Desfecho das perseguições que não iniciaram interações entre machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	61
Figura 4.16 - Proporção relativa dos comportamentos anteriores aos sumôs dos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	63
Figura 4.17 - Desfecho dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	64
Figura 4.18 - Proporção de machos marcados que se fixaram na primeira e segunda área, ou não se fixaram em nenhuma área conhecida.....	65
Figura 4.19 - Indivíduo de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) predado por aranha (Araneidae) na Serra do Japi, Jundiá, SP.....	67
Figura 4.20 - Proporção de machos residentes de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) que apresentou diferentes níveis de interações.....	69
Figura 4.21 - Comprimento da asa anterior de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	71
Figura 4.22 - Número de confrontos tipo sumo em que o menor ou maior indivíduo foi o primeiro a voar.....	72
Figura 4.23 - Tamanho dos machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) pertencentes às diferentes classes hierárquicas do lek.....	73
Figura 4.24 - Diferença de tamanho entre duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) que apresentaram apenas vôos de frente; vôos de frente e perseguições; e os 3 tipos de comportamentos.....	75
Figura 4.25 - Proporção de vezes em que duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após vôos de frente relacionada à diferença de tamanho (mm) entre os oponentes.....	76

Figura 4.26 - Proporção de vezes em que duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após vôos de frente relacionada à duração média do comportamento para a dupla.....	77
Figura 4.27 - Proporção de vezes em que duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após perseguições relacionada à diferença de tamanho (mm) entre os oponentes.....	78
Figura 4.28 - Proporção de vezes em que duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após perseguições relacionada à duração média do comportamento para a dupla.....	79
Figura 4.29 - Proporção de vezes em que duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após confrontos do tipo sumô relacionada à diferença de tamanho (mm) entre os oponentes.....	81
Figura 4.30 - Proporção de vezes em que duplas de machos de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após confrontos do tipo sumô relacionada à duração média do comportamento para a dupla.....	82
Figura 4.31 - Diferença de tamanho entre machos “residentes” e entre “residente e não residente” de <i>Charis cadytis</i>	83
Figura 4.32 - Tamanho médio dos machos residentes e não residentes de <i>Charis</i> <i>cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae).....	84

Tabela 4.1 - Número de machos residentes e não-residentes de <i>Charis cadytis</i> (Lepidoptera: Riodinidae) observados nas áreas ao longo dos transectos nas trilhas da Serra do Japi, SP.....	37
Tabela 4.2 - Seqüência de comportamentos apresentados em 2 interações pelos machos Ch1 e Ch2 no local A no dia 12 de outubro de 2001.....	49

A borboleta *Charis I* apresenta agrupamentos de machos em trechos úmidos de trilhas na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Nestes locais, os machos interagem entre si apresentando comportamentos diferentes dos já descritos para borboletas. Objetivamos neste estudo obter tanto informações básicas da população destas borboletas, como elucidar a natureza das interações vistas entre machos e como estas contribuem para a organização dos agrupamentos. Este estudo foi realizado em visitas mensais de outubro de 2001 a junho de 2002 quando realizávamos 2 a 4 transectos diários de 3,5 km. Individualizávamos os machos usando spray de tinta ou marcas naturais e tirávamos fotos padronizadas para posterior medição. Filmávamos as interações nos agrupamentos de machos, para descrever e cronometrar os comportamentos posteriormente. As fêmeas raramente foram vistas; a abundância dos machos foi maior na época chuvosa, com pico em janeiro; e o período de atividades concentrado no horário mais quente do dia, seguindo o padrão esperado para Riodinidae. Os machos passam a maior parte do tempo interagindo entre si, o que sugere forte competição intrasexual. Identificamos 14 agrupamentos de machos, que apresentaram consistência de ocupação ao longo dos meses. Estes locais eram margens de trilha ensolarados, com vegetação primária e muito heterogênea, e representam arenas de encontro visitadas por fêmeas que lá encontram parceiros. Os machos dominantes defendiam pequenas áreas centrais da arena, enquanto outros permaneciam pousados na vegetação em porções periféricas, evitando contato com os demais. Nas interações entre machos classificamos três tipos bem evidentes de comportamentos: vôos de frente, perseguições e confrontos do tipo sumô. Os vôos de frente parecem ser semelhantes aos observados em outros riodinídeos. As perseguições são menos agressivas que os vôos acrobáticos apresentados por outros lepidópteros. Já os sumôs são interações que ocorrem com ambos os adversários pousados em uma folha. Nós analisamos 231 interações

(seqüência de comportamentos entre o encontro e a separação), sendo o vôo de frente o comportamento em média mais curto, com 5 segundos, seguido pela perseguição com 15 segundos e o sumô o mais longo, com 22 segundos. O vôo de frente é o comportamento que mais iniciou interações (58%), e a maior parte destas (71%) se encerraram apenas com este comportamento. As perseguições iniciaram algumas interações (38%), mas foram o comportamento mais freqüente durante as interações (46%). Os sumôs ocorrem principalmente entre perseguições. Comparando diferença de tamanho entre machos que fizeram apenas vôos de frente, aqueles que também fizeram perseguições, e os que fizeram os três comportamentos, observamos que cada classe é composta de duplas com tamanho progressivamente mais semelhante. Os menores indivíduos vencem os conflitos. Havia indivíduos que evitavam interagir, colocando-se perifericamente na arena, provavelmente se posicionando próximo a machos dominantes para assim tentar interceptar alguma fêmea, podendo ser considerados satélites, estratégia esta nunca reportada para borboletas. O tempo médio de permanência foi de seis dias e a principal razão para um macho sumir da área parece ser sua morte durante chuvas fortes. As interações entre residentes (indivíduos que permaneceram na área após o dia da marcação, dominantes ou submissos) apresentaram os três tipos de comportamentos enquanto as entre residentes e não residentes (que só foram vistos no dia da marcação) apenas vôos de frente e perseguições. As diferenças de tamanho entre residentes eram menores que as diferenças de tamanho observadas entre residentes e não residentes, e os residentes sempre eram menores que os não residentes. Os agrupamentos de machos de *C. cadytis* se encaixam nos critérios de lek, como o local de encontro onde machos podem ocupar pequenos territórios e ficar a espera de fêmeas. Os menores machos ocupam posições privilegiadas. Os comportamentos nada convencionais para borboletas apresentados pelos machos de *C. cadytis* e a organização em lek com satélites tornam esta espécie muito singular no contexto da ecologia reprodutiva de borboletas.

Males of the butterfly *Charis cadytis* form clusters along the margins of humid forest trails, where males interact exhibiting distinctive behaviors hitherto unknown in butterflies. The goal of the present study is to record basic demographic information on the species and to describe in detail the behavioral interactions between males. Observations were conducted from October 2001 to June 2002 in the Serra do Japi, Jundiaí, SP, Brazil. Monthly observations consisted of recording all behavioral interactions along 3.5 km transects, which were repeated 2-4 times each day. Butterflies were identified using ink spray or natural marks, and their size estimated through photographic methods. All interactions were recorded on video to describe and determine the duration of each behavioral act. Males were more common during rainy season, peaking in January, being more active during hottest hours, consistent with the usual Riodinidae pattern. Females were rarely seen, regardless of season. Males spent most of their time interacting with one other, suggesting strong intrasexual competition. We established 14 male clusters, which were present consistently over several months. Male clusters were often found in sunny patches of trail borders. Dominant males guarded small central areas in these arenas, while other males stayed in the surrounding vegetation avoiding interaction. We categorized 3 distinct behaviors in these interactions: frontal flight, pursuits and “sumo-like” combats. The frontal flight seems to be similar in other Riodinidae and the pursuits are less aggressive than other butterfly acrobatic flights, whereas in the sumo combat the adversaries fought while standing on the same leaf. We analyzed 231 interactions (behavioral sequences between meeting and breaking apart). Frontal flights are the shortest behavior, averaging 5 seconds; pursuits averaged 15 seconds and the sumo combats were the longest

with 22 seconds. Interactions usually began with frontal flights (58%), of which 71% ended exhibiting only this behavior. Although pursuits started some interactions (38%) they were the main behavior within the interactions (46%). Sumo combats took place mainly between pursuits. The diminishing size differences between males that presented only frontal flights with the ones that have also performed pursuits and the males that exhibited the 3 behaviors, suggests that escalation in combats is associated with small differences in body size between males. Smaller males win the combats. Average tenure for a male territory was 6 days, with territory loss probably due to death during heavy rains. Interactions between resident males (the ones that endured in the arena after the identification day) showed the 3 behaviors although interactions between resident and non-resident males (only seen in the identification day) showed only frontal flight and pursuit. The size differences between residents were smaller than between residents and non-residents and residents were always smaller. Dominant males seem to be smaller. Clusters of *Charis cadytis* males match with the lek definition as a place where males can occupy small territories and wait for females. Peripheral males which avoid interactions with dominant males might seek to intercept females searching and therefore might be a case of satellite behavior, which would be a new strategy in butterflies. The unusual male behavior and its lek with satellites make this species extraordinary to the study of butterfly reproductive ecology.

A idéia de seleção natural apresentada por Darwin (1859) propõe o favorecimento das características de organismos que resultem no maior número de descendentes para a próxima geração. Este sucesso reprodutivo está diretamente relacionado ao número e viabilidade da prole e, no caso de organismos com reprodução sexuada, ao encontro com o parceiro reprodutivo e sucesso na cópula. As estratégias usadas no encontro do parceiro normalmente variam de acordo com o sexo dos indivíduos, uma vez que um macho pode dominar outros e fêmeas podem selecionar seus parceiros sexuais. Assim, o estudo da ecologia reprodutiva é essencial para uma ampla compreensão das estratégias adaptativas e histórias-de-vida das espécies.

As borboletas, por serem um grupo muito estudado, são bem compreendidas taxonomicamente, de fácil reconhecimento e marcação no campo, possíveis de manipulação no laboratório, e normalmente apresentam períodos curtos de gerações. Porém, todo este conhecimento evidencia poucas generalidades no grupo, podendo haver importantes variações em composição entre populações de uma mesma espécie, ou até dentro de uma mesma população ao longo dos anos (Ehrlich 1984).

Estudos sobre borboletas são distribuídos de maneira desigual entre as famílias. Neste táxon o tamanho dos indivíduos e suas distribuições geográficas parecem ser fatores decisivos. Famílias com indivíduos grandes (Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae) são mais fáceis de se manipular e, portanto, muito mais estudadas que aquelas de porte menor, como Riodinidae e Lycaenidae (DeVries et al. 1992). Grande parte do conhecimento sobre biologia de Lycaenidae e Riodinidae enfoca a estreita relação de

larvas de alguns gêneros e formigas (mirmecofilia). Nesta associação as larvas produzem secreções que alimentam as formigas que, em troca, fornecem proteção às lagartas contra inimigos naturais (Pierce e Mead 1981; DeVries 1991).

Os riodinídeos são borboletas geralmente pequenas, de vôo rápido e freqüentemente ativas durante apenas parte do dia. Muitas espécies ocorrem em microhábitats restritos, mesmo que apresentem ampla distribuição. Os adultos, em especial machos, comumente formam agrupamentos (DeVries 1997), aparentemente relacionados a acasalamentos. Mesmo sendo da família de borboletas mais diversificada depois de Nymphalidae (Robbins 1993), representam possivelmente o grupo de borboletas menos estudado (Hall e Harvey 2002a).

Ao tratarmos de estudos comportamentais em borboletas, a sua quase totalidade enfoca espécies de médio ou grande porte (largura da asa geralmente superior a 15mm). Para este tipo de estudo geralmente é necessário a identificação dos indivíduos, o que tradicionalmente é feito através de sua captura com puçá e marcação. Este pode ser um processo inviável para borboletas pequenas como Riodinidae, devido à dificuldade de manuseio dos diminutos espécimes e dos grandes danos infringidos principalmente às asas dos indivíduos. Na tentativa de diminuir este impacto, Alcock (1988) capturou e marcou apenas os indivíduos de *Mesosemia asa* (Riodinidae) que não apresentavam marcas naturais, em seu estudo que descreveu brevemente o comportamento territorial destes machos na Costa Rica.

Além dos danos físicos (perda das escamas e injúrias mais sérias) causados pela captura e manuseio, uma borboleta (inclusive as de grande porte) pode se estressar durante o processo, se tornando mais difícil sua recaptura (Morton 1982; Mallet et al.

1987). Machos do licenídio *Strymon melinus* não retornavam a seus territórios caso fossem capturados com o puçá e marcados. Para contornar este problema, Alcock e O'Neill (1986) os marcaram enquanto pousados com uma pincelada com tinta marcadora branca (Liquid Paper), que formava uma mancha de padrão distinto. Os indivíduos voavam após a marcação, mas logo retornavam e apresentavam comportamento normal.

Em borboletas e outros insetos de grande mobilidade é comum machos procurarem fêmeas em habitats apropriados, ou esperá-las em determinados locais de encontro (“encounter site”, “rendez-vous site”; Thornhill e Alcock 1983; Scott 1986). Feromônios de atração sexual também podem ser importantes. Pupas de *Heliconius hewitsoni* (Lepidoptera: Nymphalidae) e de algumas espécies aparentadas produzem feromônios que atraem machos, e conseguem assim acasalar no momento em que emergem (Deinert et al. 1994).

Os machos parecem concentrar sua busca em quatro tipos de localidades: áreas onde fêmeas emergem; locais onde fêmeas buscam por alimento, sítios de oviposição, ou pontos com fisionomias ou feições características (“distinctive landmarks”; Thornhill e Alcock 1983) que permitam um eficiente encontro de parceiros. Um exemplo deste último tipo de localidade são as agregações formadas por formigas, besouros, moscas, vespas, e borboletas no topo de morros (“hilltopping”; Shields 1967).

Pode ser vantajoso buscar por parceiros reprodutivos (sejam eles machos ou fêmeas) em locais restritos, de fácil encontro, reduzindo assim o tempo necessário para localizar um parceiro (Thornhill e Alcock 1983). Porém, quando vários indivíduos do mesmo sexo, geralmente machos, competem pelo acesso a parceiros (competição intrasexual) o sucesso reprodutivo individual favorece a evolução de mecanismos de

competição direta (Emlen e Oring 1977). Algumas estratégias são a ocupação de postos de vigilância, a desistência de outras atividades conflitantes, o afastamento de competidores sexuais. Devido ao grande número de indivíduos, é comum que os machos se organizem de alguma maneira em agrupamentos para acessarem as fêmeas. Porém, o agrupamento é apenas uma consequência passiva do valor do local para machos, há ação em massa e não um “esforço organizado”.

Lek é um tipo de organização de machos mais estudado em vertebrados do que em invertebrados, e consiste basicamente de agrupamentos em locais de encontro (arenas) onde os machos podem ou não fazer exhibições e ocupar pequenos territórios, ficando a espera de fêmeas (Höglund e Alatalo 1995). Machos de dípteros *Setellia* sp. (Richardiidae) se colocam sobre folhas de marantáceas onde cortejam fêmeas, usando movimentos estereotipados, e defendem pequenos territórios (Pie 1998). Em insetos, especialmente em borboletas, leks podem estar relacionados à concentração de machos nos topos de morros (“hilltopping”; Alcock 1987). O papilionídeo *Papilio polyxenes* defende territórios de acasalamento em leks situados em áreas altas (Lederhouse 1982).

A agressividade entre machos é freqüente e parece servir para obter acesso diferencial a fêmeas (Thornhill e Alcock 1983; Alcock 1998), mas apesar deste benefício, envolve riscos como o de morte ou injúria dos indivíduos, e a perda de tempo e reservas energéticas. Machos das borboletas *Eurytides protesilaus* (Papilionidae) se agarram mutuamente em pleno vôo, batendo as asas e caindo no chão até que um ou ambos os indivíduos fiquem impossibilitados de retornar (Tyler et al. 1994). Os riscos envolvidos na agressividade são fatores importantes e que certamente influenciaram a evolução de

comportamentos agonísticos entre machos (Thornhill e Alcock 1983). Uma forma muito conhecida da expressão da agressividade entre machos é a defesa de territórios.

Um território é uma área fixa exclusiva defendida por um indivíduo que evita e afasta seus competidores (Baker 1972). Em borboletas é comum a defesa de territórios de acasalamento, locais que favorecem o encontro de parceiros sexuais (Baker 1983; Rutowski 1991). Os poucos casos documentados para borboletas tropicais são relativos a Riodinidae (Alcock 1988), Nymphalidae (Benson et al. 1989; Lederhouse et al. 1992; Srygley 1994; Freitas et al. 1997; Hernández e Benson 1998) e Papilionidae (Pinheiro 1990), porém o fenômeno deve ser amplamente encontrado (Brown 1992).

Há várias e complexas formas de territorialidade em borboletas. Os tipos de área mais comumente defendidos por machos de lepidópteros são os sítios com fisionomias características (Alcock 1988), porém os machos de *Anartia jatrophae* (Nymphalidae) defendem áreas que apresentam as plantas hospedeiras de suas larvas (Lederhouse et al. 1992). Os indivíduos defendem uma área por vários dias (Alcock 1988) e até mesmo semanas (Hernández e Benson 1998), porém existem casos onde os machos mudam frequentemente de territórios, como na borboleta *Limenitis arthemis* (Nymphalidae; Lederhouse 1993) ou em *Nymphalis antiopa* (Nymphalidae; Bitzer e Shaw 1983). As borboletas são animais ectotérmicos, e as áreas geralmente são ensolaradas e defendidas durante o horário mais quente do dia. Exceções existem e *Vanessa atalanta* e *V. kershawi* (Nymphalidae) defendem territórios no final da tarde (Bitzer e Shaw 1979; Alcock e Gwynne 1988), e espécies de *Caligo* e outros Brassolinae (Nymphalidae) territoriais defendem áreas por um curto período de tempo durante o crepúsculo (Srygley 1994; Freitas et al. 1997).

Em borboletas os territórios são freqüentemente espaçados e dificilmente relacionados a agregações. O licenídeo *Strymon melinus* perde o comportamento territorial e passa a formar agregações quando se torna abundante (Alcock e O'Neill 1986). Às vezes borboletas agrupam-se em habitats restritos, como topos de morros ou clareiras. O satírideo *Oeneis chyrxus* forma concentrações de indivíduos que se assemelham a leks em afloramentos rochosos, onde os machos ocupam áreas individualizadas durante vários dias sem interagir de forma agressiva com os vizinhos (Knapton 1985).

A defesa de um território pode não ser a única estratégia reprodutiva para uma espécie cujos machos podem apresentar este comportamento. Os mesmos indivíduos da borboleta *Chlosyne californica* (Nymphalidae) podem defender topos de morros (hilltopping) ou patrulhar outros ambientes na busca por parceiros, dependendo do horário do dia (Alcock 1994). Na borboleta *Heliconius sara* (Nymphalidae) os menores machos tendem a ser mais fortemente territoriais, enquanto os maiores parecem patrulhar em busca de fêmeas (Hernández e Benson 1998).

Nas disputas territoriais o vencedor geralmente será o indivíduo que apresenta características que lhe confirmam maior habilidade nestas disputas (“Resource Holding Potential” RHP, Parker 1974). Como no mundo animal é comum que estes combates sejam físicos, características como tamanho, idade, ou condições físicas, freqüentemente são apontados como qualidades indicativas da capacidade do indivíduo manter um território. O ideal, em geral, é maior massa corporal, menos idade, e maior experiência. Assim, os rivais freqüentemente apresentam diferentes níveis de habilidade na disputa, produzindo um contexto assimétrico (Maynard Smith e Parker 1976). Em insetos são

conhecidos alguns casos onde é o macho de maior porte que ganha disputas territoriais (Gwynne 1980; Borgia 1982; Johnson 1982; Wickman 1985; Rosenberg e Enquist 1991). Esta situação é muito comum entre animais, pois indivíduos maiores teriam maior capacidade em infringir danos físicos.

Os machos de borboletas afugentam seus competidores com perseguições em vôo, e estas interações, sempre aéreas e com pouco contato físico, foram interpretadas por Kemp e Winklund (2001) como uma evidência de que borboletas seriam incapazes de infringir danos físicos mútuos. Porém, muitas vezes estas interações levam as borboletas para longe do observador, e as investidas podem ser mais rápidas do que pode ser registrado pelo olho humano (Wickman e Wiklund 1983). Ainda, borboletas possuem uma musculatura torácica bem desenvolvida e vôo poderoso, e, apesar do tamanho relativamente pequeno, muitas espécies conseguem acelerar mais rapidamente que as aves insetívoras que as predam (Chai 1986). Assim, supõe-se que brigas aéreas entre borboletas podem resultar em danos sérios. Em brigas territoriais de *Papilio indra minori* (Papilionidae) os machos se agarram durante o vôo e caem no solo, rasgando e desgastando as asas de tal forma que estas borboletas perdem seu valor para coleções científicas (Eff 1962).

Porém, o mais comumente observado é que os machos de borboletas não saiam injuriados após interações territoriais agonísticas aéreas (Kemp e Winklund 2001). Este fato pode também ser interpretado como uma opção dos rivais em resolver estes conflitos através de interações que avaliem suas chances sem resultar em graves ferimentos, e não que estes insetos não tenham como se ferir mutuamente. Os conflitos territoriais da borboleta *Papilio zelicaon* (Papilionidae) geralmente se resolvem sem causar ferimentos

visíveis aos envolvidos. Contudo, L. E. Gilbert, em um experimento com machos desta espécie, observou disputas enfurecidas que culminaram com ambos os oponentes seriamente feridos (Maynard Smith e Parker 1976; Yee 2003).

A maior capacidade em defender um território também pode ter relação com conhecimentos adquiridos pelo residente territorial (Davies 1978; Austad et al. 1979; Lederhouse 1982; Knapton 1985). A temperatura corporal dos indivíduos também pode ser importante em climas frios e ambientes sombreados. Como borboletas são animais ectotérmicos, territórios contendo manchas de sol e protegidos do vento permitem aos residentes uma maior temperatura corporal e, portanto, vencer disputas aéreas com maior facilidade (Hardy 1998; Stutt e Willmer 1998). A borboleta *Coenonympha pamphillus* (Satyridae) concentra seus territórios em locais protegidos do vento, defendendo-os ativamente de competidores (Wickman 1985).

Machos que não conseguem territórios podem apresentar uma estratégia alternativa: se colocar próximos a um território (com um macho atrativo) e interceptar fêmeas que apareçam. Este comportamento satélite é freqüente em anfíbios (Haddad 1991; Lucas e Howard 1995; Lucas et al. 1996), peixes (Oliveira et al. 2001), crustáceos (Brockmann et al. 1994; Brockmann 1996; Brockmann et al. 2000), e grilos (Cade 1991; Bailey e Field 2000; Hammond e Bailey 2003), mas aparentemente não existem casos descritos em borboletas. Às vezes os territórios de borboletas até se posicionam lado a lado (*Papilio polyxenes* [Papilionidae] em Lederhouse 1982), mas normalmente as áreas defendidas estão separadas por espaços vazios.

A borboleta *Charis cadytis* Hewitson, 1866 (Riodinidae) apresenta agrupamentos de machos em trechos úmidos de trilhas na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Parece ser comum

na família Riodinidae que as espécies formem agrupamentos ou colônias em habitats especiais, onde apresentam comportamentos que variam de perseguições rápidas até a ausência de interações (DeVries 1997). Nestes locais os machos de *C. cadytis* interagem entre si exaustivamente durante o horário mais quente do dia, apresentando comportamentos singulares quando pousados em folhas, bem diferentes dos descritos para outras espécies de borboletas estudadas até o momento.

Objetivamos neste estudo esclarecer tanto informações básicas da população destas borboletas, como elucidar a natureza das interações vistas entre machos e como estas contribuem para a organização dos agrupamentos, evidenciando o seu papel no contexto reprodutivo de *C. cadytis*. Pretendemos assim não apenas aumentar o conhecimento sobre a espécie, mas também ampliar o panorama da ecologia reprodutiva de borboletas.

O presente estudo está dividido em dois capítulos. O primeiro abordará as informações referentes à população de *C. cadytis* na Serra do Japi, e o segundo avaliará os agrupamentos de machos e seus comportamentos agonísticos.

Área de estudo

A Serra do Japi (23°14'S; 46°56'W), situada no estado de São Paulo, Brasil, representa uma das últimas grandes áreas de floresta contínua do estado (Morellato 1992). A serra apresenta altitudes de até 1300 m acima do nível do mar, e uma temperatura média anual de 15,7°C nas partes mais altas. O mês mais frio é julho, e o mais quente é janeiro. O período de chuvas concentra-se na primavera-verão, sendo a época seca outono-inverno (Pinto 1992).

Nosso estudo foi desenvolvido ao longo da estrada que corta a reserva desde a Base Ecológica até as torres de TV, numa altitude de aproximadamente 1000 m. A vegetação na área de estudo é diversificada, principalmente arbórea em fase tardia de sucessão, com muitas trilhas laterais, clareiras, e pequenos córregos, produzindo assim uma grande variação de microhábitats. Este mosaico de condições parece favorecer a grande diversidade de borboletas encontradas na região (Brown 1992).

A espécie *Charis cadytis* (Riodinidae)

O gênero *Charis* (Riodinidae) consiste de pequenas borboletas que ocorrem desde o México até a América do Sul subtropical. Geralmente apresentam um voo lento e habitam áreas ensolaradas, fato este que certamente contribui para estas estarem bem representadas em coleções de museus, porém freqüentemente identificadas de maneira errada (DeVries 1997). Ainda existe muita discussão a respeito da nomenclatura e sistemática do gênero (Hall e Harvey 2001, 2002b, Harvey e Hall 2002), e a espécie

Charis cadytis nunca foi abordada. Informações biológicas (como alimento e tempo de desenvolvimento de lagartas, sazonalidade, biologia reprodutiva, dinâmica de populações) sobre esta espécie praticamente inexistem.

Os machos de *C. cadytis* (figura 2.1) geralmente voam em locais ensolarados, nas margens da floresta próximas a riachos. Na Serra do Japi, estão associados às bordas de trilhas e estradas próximas a pequenos corpos d'água tomadas pelo lírio *Crocasmia crocosmiiflora* (W. A. Nicholson) (Iridaceae), para onde os mesmos indivíduos retornam diariamente. São ativos durante o horário mais quente do dia quando ficam em áreas restritas pousados aparentemente aguardando oportunidades de acasalamento, ou engajados em interações com machos co-específicos.

C. cadytis é levemente dimórfico: a mancha cor de laranja nas extremidades externas das asas anteriores é maior na fêmea (figura 2.2). As fêmeas são encontradas menos freqüentemente e, ao contrário dos machos, não são fiéis aos mesmos locais. Elas parecem voar mais tipicamente no sub-bosque.

Pouco é conhecido a respeito da biologia das larvas de *Charis*. DeVries et al. (1992) apresentaram informações sobre quatro espécies do gênero, das quais uma se alimentava de plantas vivas (*Mikania* sp., Asteraceae) e as outras três de folhas mortas no folhiço. Uma outra espécie do gênero encontrada no Brasil, *Charis zama*, também foi observada colocando ovos em folhiço (K. S. Brown Jr, comunicação pessoal). P. J. DeVries (comunicação pessoal) acha que tanto é possível que as larvas de *C. cadytis* se alimentem de folhiço como de tecido vegetal vivo (possivelmente Asteraceae ou Ranunculaceae).



Figura 2.1- Macho de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Aumento 4,9x. Foto Cláudio Patto.



Figura 2.2 - Fêmea de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Aumento 4,1x. Foto Cláudio Patto.

Na Serra do Japi os adultos visitam flores de várias espécies de plantas rasteiras, como de *Crocasmia crocosmiiflora* (W. A. Nicholson) (Iridaceae) e de *Jaegeria hirta* (Lag.) (Asteraceae), dentre outras Asteraceae.

Marcação e Medição

Em estudos de comportamento freqüentemente é necessário identificar diferentes indivíduos de forma rápida e segura. Isto pode ser alcançado marcando animais, porém sempre se corre o risco de ter um impacto negativo sobre o indivíduo, especialmente quando se trata de organismos pequenos e delicados. Assim, os pesquisadores estão sempre em busca de métodos mais eficazes e que interfiram menos (Hagler e Jackson 2001). Em borboletas, o método de marcação clássico é escrever uma marca de identificação nas asas com tinta permanente, ou então colar uma pequena etiqueta nas asas. Estes métodos envolvem a captura física e manipulação do animal, podendo causar estresse e cansaço, além de danos físicos devido à perda de escamas pelo manuseio e eventualmente rasgos nas asas. A medição de tamanho, normalmente feita segurando com os dedos a borboleta ao lado de uma escala milimetrada, prolonga o manuseio. Devido ao trauma, algumas borboletas chegam a evitar a área aonde foram capturadas, ou mesmo a recaptura por determinado período de tempo após a marcação (Morton 1982; Alcock e O'Neill 1986; Mallet et al. 1987). A questão de danos físicos é especialmente importante em borboletas pequenas e delicadas, muitas vezes inviabilizando estudos que necessitem a individualização destes insetos.

Para individualizar e medir *C. cadytis* nós desenvolvemos novos métodos que visam reduzir o impacto provocado pela captura, marcação e medição. Os machos

destas borboletas tipicamente ficam pousados sobre folhas com as asas estendidas horizontalmente, vigiando a área. Aproveitamos este momento para marcá-los (se necessário), usando um aerosol de tinta colorida, e para reavistá-los nos dias posteriores.

Marcávamos indivíduos encontrados pela primeira vez aplicando uma tinta de cor contrastante e secagem rápida para modelismo (tinta esmalte para aeromodelismo - por exemplo: testors, Testor Corp., Rockford, Illinois, EUA; ou floquil, Floquil-Polly S Color Corp., Amsterdam, NY, USA) como aerosol. Uma pequena quantidade de tinta (2 mm) foi colocada num tubo capilar comum (“Perfecta” para determinação de micro-hematócrito, sem heparina - 75 mm x 1 mm interno e 1,5 mm externo) fixado com massa plástica (tipo PVC) num tubo flexível de látex, (com 6 mm de diâmetro, sendo a espessura do látex de 1 mm, e aproximadamente 80 cm de comprimento), para formar uma “zarabatana” (figura 2.3). Pulverizamos a tinta através de um sopro nas asas abertas do inseto, a uma distância de 5 a 10 centímetros. Se um indivíduo localizado pela primeira vez apresentasse marcas naturais singulares que o distinguísse dos demais, não era efetuada uma marcação artificial. Quando feito corretamente, o sopro resultou em gotículas se distribuindo em manchas irregulares cujas posições servem para reconhecer o indivíduo (figura 2.4). A cor de tinta que nós utilizamos em *C. cadytis* foi amarela, por ser mais fácil de ser distinguida à distância nas asas pretas azuladas da espécie. Geralmente, após serem atingidos pelas gotas de tinta, eles voavam e rapidamente pousavam novamente, muitas vezes até na mesma folha, continuando sua vigília. A nossa presença parecia ter pouca influencia sobre estas borboletas, pois dificilmente voavam quando nos aproximávamos mais que 2 m.



Figura 2.3 - Aparato utilizado para pulverizar as asas das borboletas e assim individualizá-las através das marcas: tinta de secagem rápida para modelismo, tubo capilar comum de 7 cm fixado com massa plástica tipo PVC num tubo flexível de látex com 6 mm de diâmetro, 1 mm de parede e aproximadamente 80 cm de comprimento. Aumento 0,6x. Foto Cláudio Patto.



Figura 2.4 - Macho de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) individualizado através de manchas feitas com pulverização de tinta de secagem rápida para modelismo. O padrão irregular de gotículas de tinta amarela permite a identificação rápida e segura dos indivíduos. Aumento 4,5x. Foto Cláudio Patto.

Nós individualizamos 66 indivíduos de *C. cadytis*, sendo que 36 destes foram através da marcação com tinta e os demais 30 através de marcas naturais. Todos os indivíduos tiveram suas marcas (naturais ou não) desenhadas em um caderno de referência, para permitir sua identificação no campo, e receberam um número de controle. Dentre os marcados com tinta, 32 (89%) foram reavistados nos dias seguintes com as marcas inalteradas, enquanto 29 (97%) dos indivíduos com marcas naturais foram reavistados. A marcação não alterou a probabilidade de um indivíduo ser reencontrado ($\chi^2=1,41$, $df=1$, $p=0,23$).

Após a marcação, tirávamos uma ou mais fotografias padronizadas do indivíduo para que pudéssemos medir o comprimento da asa anterior posteriormente. Esta é a medida normalmente usada para representar o tamanho de borboletas. Para tal, utilizamos uma lente Nikkor Micro 105 mm com um duplicador Kenko 2x afixado a uma máquina fotográfica Nikon N70, com filme Velvia 50. Tiramos estas fotos com posicionamento perpendicular à pelo menos uma das asas da borboleta, com uma distância fixa de focalização, travada no botão limitador de foco da lente. Para garantir que a foto fora tirada na distância correta, esta era feita com a maior abertura do diafragma, o que minimiza a profundidade de campo. Assim, caso ocorresse qualquer mínimo desvio para mais perto ou para mais longe da borboleta, o que influenciaria o tamanho do inseto no filme, este sairia fora de foco e a foto seria descartada. Como referência, nós fotografamos uma escala milimetrada e conferimos a precisão da medição feita.

Nós digitalizamos as imagens dos diapositivos usando um scanner Canonscan 2700 e analisamos as fotos no programa Corel-Draw. O comprimento da asa anterior foi

medido traçando uma linha sobre a foto digitalizada da ponta da asa até a sua inserção no corpo da borboleta (figura 2.5). Nas situações onde havia mais de uma medida válida para um mesmo indivíduo o valor utilizado nas análises foi a média aritmética destes.

Este método se mostrou muito prático para estudos comportamentais ou de marcação e recaptura em pequenas populações de insetos pouco ariscos. Os movimentos do fotógrafo não influenciaram as atividades dos indivíduos, tornando o estudo populacional e de observação de comportamentos viáveis. Porém, devido ao tempo necessário para desenhar as marcas e para reconhecer os indivíduos posteriormente, este método deve ser menos útil para estudos em grandes populações.

Transectos

Nós percorremos o transecto de aproximadamente 3,5 km de 2 a 4 vezes ao dia, no período entre as 9 horas e 16 horas, para localizar populações de *C. cadytis* e caracterizar os sítios usados pelos machos, além de realizar observações sobre seu comportamento. Quando encontrado um ou mais indivíduos nós os identificávamos (já marcados) ou os marcávamos (indivíduos novos, ver item Marcação e Medição), além de registrarmos aspectos gerais como horário, comportamento e localização (com auxílio de aparelho GPS Magellan B Laser¹²). O horário utilizado foi o padrão de Brasília (-3 h GMT). Nós interrompíamos também o transecto e observávamos os indivíduos por um período de 15 a 60 min (observação focal), geralmente aumentando o tempo de observação em função do número de indivíduos presentes no local e a intensidade das interações.

Agrupamentos com mais de dois indivíduos apresentam uma organização mais complexa, necessitando maior tempo de observação.



Figura 2.5 - Eixos utilizados para a medição da asa dos indivíduos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) em fotos digitalizadas. Este indivíduo apresenta uma falha na margem da asa posterior esquerda que permite sua identificação sem uso de marcação por tinta. Aumento 4,1x. Foto Cláudio Patto.

Durante a observação focal nós registramos, com o auxílio de uma câmera de vídeo Canon ES2500 (8mm) com estabilizador de imagem, todas as atividades de pelo menos um dos indivíduos, freqüentemente o mais ativo. Os outros tinham suas atividades narradas para a câmera e/ou registradas manualmente. Nós filmamos um total de 38 horas de interações entre machos. Posteriormente nós transcrevemos as gravações descrevendo e cronometrando em detalhes os comportamentos e as interações. Assim, identificamos e registramos a duração das diversas atividades com uma precisão de 1 segundo. As atividades peculiares da espécie estudada serão descritas na análise qualitativa do comportamento, junto aos resultados no capítulo 2.

CICLOS DE ABUNDÂNCIA E ATIVIDADE DE *CHARIS CADYTIS*

Introdução

O conhecimento da distribuição dos organismos no espaço e no tempo é básico para compreender como as populações respondem a fatores limitantes (Andrewartha e Birch 1954), sejam eles bióticos ou abióticos. Borboletas são basicamente insetos diurnos, particularmente muito móveis, geralmente de cores vivas e de fácil reconhecimento, por isso tornaram-se importantes modelos para estudos em ecologia de populações (Ehrlich 1984).

A dinâmica de populações de lepidópteros em florestas temperadas há muitos anos vem sendo abordada pelos pesquisadores (veja Myers 1988; Ginzburg e Taneyhill 1994; Berryman 1996). Suas flutuações em números podem ser influenciadas por fatores bióticos (alimento, inimigos naturais, competição), mas devido às variações mais rigorosas no clima das regiões temperadas, fatores abióticos (condições ambientais) quase sempre apresentam os maiores impactos nas populações.

Em regiões tropicais onde o clima, mesmo apresentando sazonalidades, em geral é mais ameno, a influência de fatores abióticos sobre as populações de lepidópteros parece diminuir (Ehrlich e Gilbert 1973; Andrade 1997), enquanto a influência de fatores bióticos aumenta consideravelmente. Ao contrário do que ocorre em regiões temperadas, algumas espécies de borboletas tropicais apresentam seus picos de abundância durante o que seria a estação de clima mais rigoroso, o inverno (Freitas 1993, 1996; Andrade 1997). Porém, de uma maneira geral, as espécies de uma mesma família em uma mesma localidade tropical apresentem ciclos anuais de abundância semelhantes (Emmel e Leck 1970; Brown 1992).

Os métodos mais amplamente usados para se estimar a abundância dos animais são baseados em captura, marcação, liberação e recaptura (CMLR). Este método aparentemente foi usado pela primeira vez em borboletas por Ehrlich e Davidson (1960) e continua sendo amplamente empregado (veja por exemplo Murphy et al. 1986; Warren et al. 1986; Freitas 1993).

Recentemente, os pesquisadores têm utilizado contagens em transectos como medida indireta da abundância de borboletas (por exemplo Pollard 1991; Jeffcoate 1995; Oates 1995). Este método consiste, basicamente, do registro de indivíduos ao longo de um caminho fixo percorrido com velocidade constante. A maior vantagem do método é a sua rapidez e o fato de a interferência com o animal estudado ser mínima. Já as desvantagens são que (i) as borboletas variam em atividade em função das condições meteorológicas, (ii) é difícil inferir a abundância absoluta dos animais e comparar diferentes espécies, e (iii) os habitats percorridos no transecto podem “viciar” as amostras para um ou para outro sexo, ou para certas atividades, se a finalidade é de obter um “orçamento de tempo” (período de tempo gasto com cada atividade). As atividades apresentadas pela espécie e o tempo gasto em cada uma delas fornece um rico panorama básico sobre a ecologia da espécie.

As espécies de borboletas da família Riodinidae são frequentemente difíceis de serem encontradas em abundância, o que provavelmente reflete a real raridade dos indivíduos e seu tamanho diminuto. Não é surpreendente que as informações biológicas (como alimento e tempo de desenvolvimento de lagartas, sazonalidade, biologia reprodutiva, dinâmica de populações) sobre os riodinídeos são muito incompletas (Hall e Harvey 2002a). Desta maneira, estudos que forneçam informações sobre aspectos de estrutura populacional para estas borboletas são de grande interesse não apenas para esclarecer as características do grupo, mas também apontar as peculiaridades das espécies.

Neste estudo nosso objetivo foi evidenciar informações básicas da população de *C. cadytis* na Serra do Japi. Este riodinídeo foi observado comumente em agrupamentos em alguns trechos das margens das trilhas por Brown (1992). Como estas borboletas são muito pequenas e frágeis, metodologias não estressantes (que minimizem a manipulação dos animais), como a de transecto, se tornam especialmente apropriadas. Pretendemos esclarecer seu ciclo anual de abundância, período diário de atividade e obter seu orçamento de tempo, para assim termos um panorama mais claro da ecologia da espécie.

Material e Métodos

Nós realizamos os transectos diários em visitas mensais com duração de aproximadamente uma semana durante o período de novembro de 2001 a junho de 2002. Fizemos contagens de *Charis cadytis* (Riodinidae) percorrendo um transecto de 3,5 km aproximadamente na Serra do Japi, em Jundiaí, SP, Brasil. O hábitat amostrado foi margem de caminhos (principalmente uma estrada de terra quase sem movimento) com normalmente 3-5 m de largura. O transecto foi percorrido de duas a quatro vezes ao dia, registrando a presença de indivíduos de *C. cadytis* por horário, seu comportamento, e sua localização dentro da área de estudo. A velocidade com que percorríamos a trilha era de aproximadamente 50 passos (cerca de 25 m) por minuto.

Nas margens dos caminhos amostrados observamos agregados de indivíduos constituídos principalmente de machos, além de indivíduos isolados, em parte atraídos pelas flores que margeiam o caminho. Quando encontrávamos estes agrupamentos, interrompíamos o transecto para observarmos a atividade de cada indivíduo (paralisação entre 15 e 60 minutos, ver próximo capítulo “Agrupamentos de machos de *Charis cadytis*”).

A ocorrência de borboletas em determinado habitat varia de acordo com o horário do dia. Como o transecto era longo (eram necessárias mais de 2 horas para percorrê-lo sem paradas) nós iniciávamos cada dia de amostragem por uma de suas extremidades para que em um mesmo horário cada dia nós estivéssemos em um trecho diferente do percurso.

Não realizamos os transectos em dias que não fossem suficientemente ensolarados para que as borboletas se tornassem ativas. Às vezes um dia de amostragem era iniciado mais tarde ou encerrado mais cedo devido às condições meteorológicas (por exemplo, estava muito nublado ou chovendo). Esta variação fez com que o tempo de amostragem em cada horário não fosse o mesmo, mas esta situação foi contornada ao padronizarmos os dados analisando observações por hora de transecto.

Resultados

A abundância de *C. cadytis* foi maior nos meses chuvosos. O número de indivíduos nos transectos foi diminuindo à medida que o período de seca se aproximava e, após um pico tardio em maio, chegou a apenas um indivíduo macho observado em junho (figura 3.1). A população de machos adultos foi variável, com picos bem apontados em novembro, janeiro e maio. O número de fêmeas observadas por amostragem foi bem menor em relação ao dos machos. A razão sexual média de 13 machos por fêmea avistada foi variável devido, em parte, ao pequeno número de fêmeas amostradas, porém não mostrou uma tendência a variar entre as épocas do ano. O pequeno número de indivíduos registrado em dezembro parece devido à grande quantidade de chuva durante o mês, o que talvez tenha aumentado a taxa de mortalidade. Além disto, em dezembro foram poucos os dias suficientemente ensolarados para as

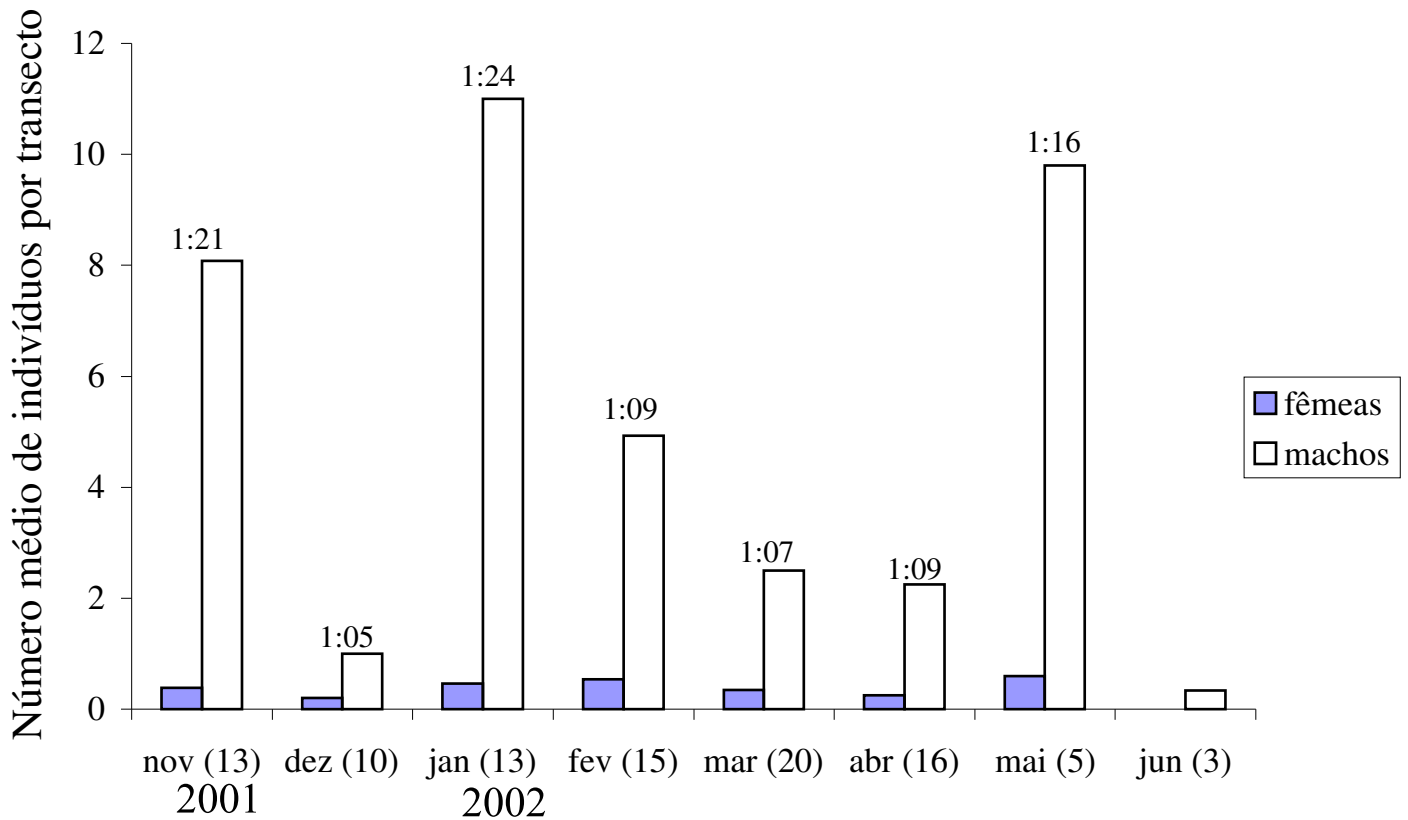


Figura 3.1- Número médio (total de indivíduos por total de transectos na amostragem) de machos e fêmeas de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) observados de novembro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (total de fêmeas = 35, machos = 468). Os números acima das barras correspondem à proporção sexual (fêmeas:machos). Aqueles entre parênteses sob as barras correspondem ao número de transectos realizados naquele mês.

borboletas se tornarem ativas. Em maio, o grande número de indivíduos observados é possivelmente devido a um curto período de condições mais favoráveis para os adultos, ou uma geração que emerge e se reproduz antes da seca.

Os machos de *C. cadytis* foram observados principalmente entre as 9:30h e as 15:52h, com o horário de maior atividade entre as 12h e às 14h (figura 3.2). Nestes horários o número de indivíduos machos em atividades como pousar/voar aumenta, porém eles se alimentam menos além de apresentarem outros comportamentos como interações entre machos (veja o próximo capítulo) e cópulas (figura 3.3). Visitas a flores é proporcionalmente mais freqüente antes das 11h e, em menor grau, após as 14h. Apenas duas cópulas foram registradas durante os transectos. Após as 15h a atividade diminui bruscamente e já começamos a observar indivíduos pousados embaixo de folhas de plantas baixas ao longo dos caminhos, ou seja, com suas atividades encerradas naquele dia. Já as fêmeas parecem entrar em atividade um pouco mais tarde (não foram vistas antes das 10:35h), e tornam-se inativas um pouco mais cedo (não foram vistas após as 15:21h, figura 3.2). Porém, o menor período de atividade pode ser um artifício do reduzido número de fêmeas registrado. Elas apresentaram um repertório comportamental bem menor e menos ativo (figura 3.4), ficando mais de 50% do tempo apenas pousadas em cima ou embaixo ou de folhas.

Discussão

A abundância de *C. cadytis* ao longo dos meses do ano é similar ao padrão registrado por outras borboletas que habitam matas tropicais no sudeste brasileiro (Brown 1992). Ainda, na Serra do Japi, que apresenta uma estação seca e fria, e outra chuvosa e quente bem marcada, as borboletas costumam ser abundantes no intervalo de outubro a maio, sendo que a família Riodinidae parece ter seu pico de abundância em fevereiro

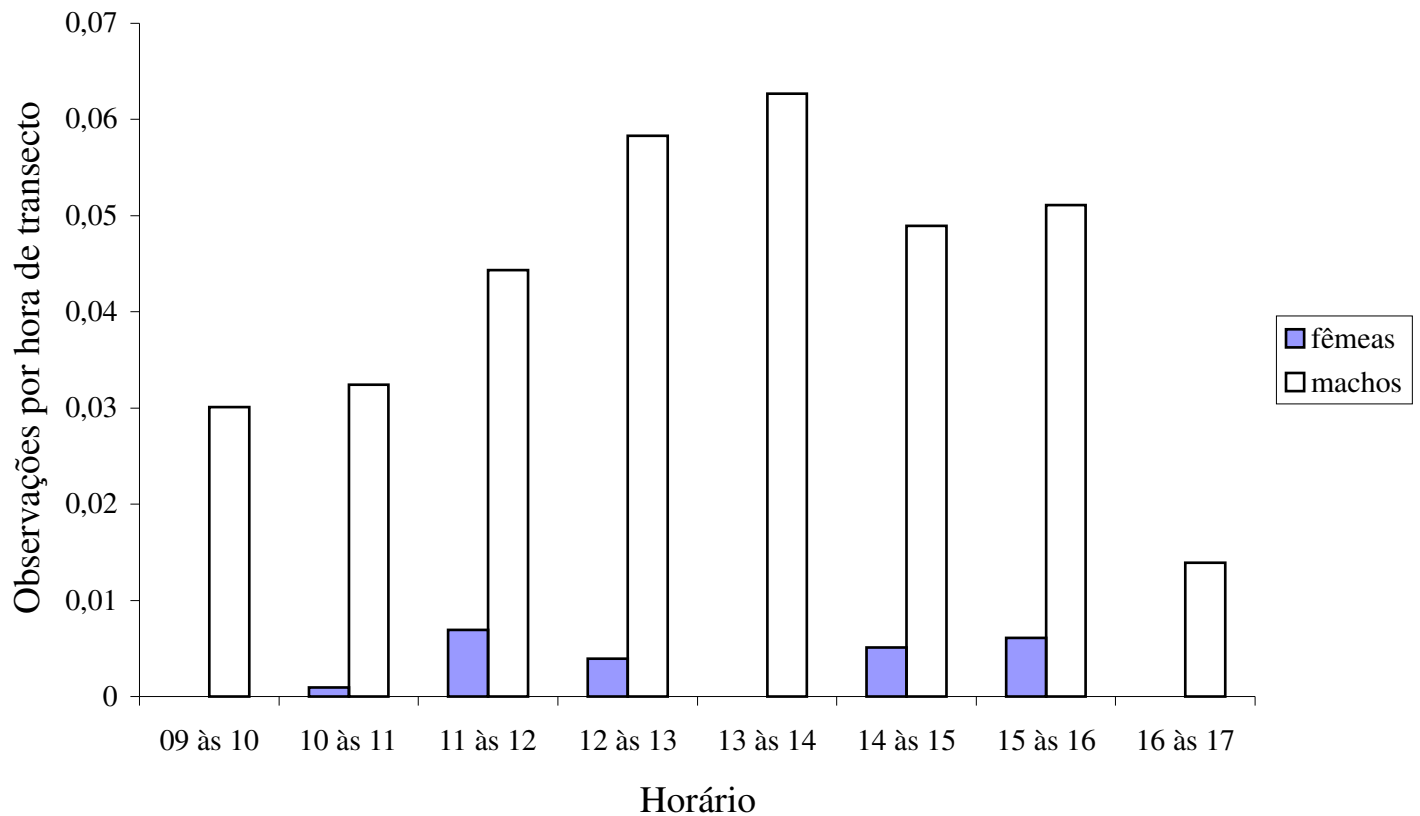


Figura 3.2 - Número de observações (de machos e fêmeas) de *Charis cadytis*

(Lepidoptera: Riodinidae) por hora de transecto realizado ao longo do dia. Amostragem feita no período de novembro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (total de fêmeas = 35, machos = 468).

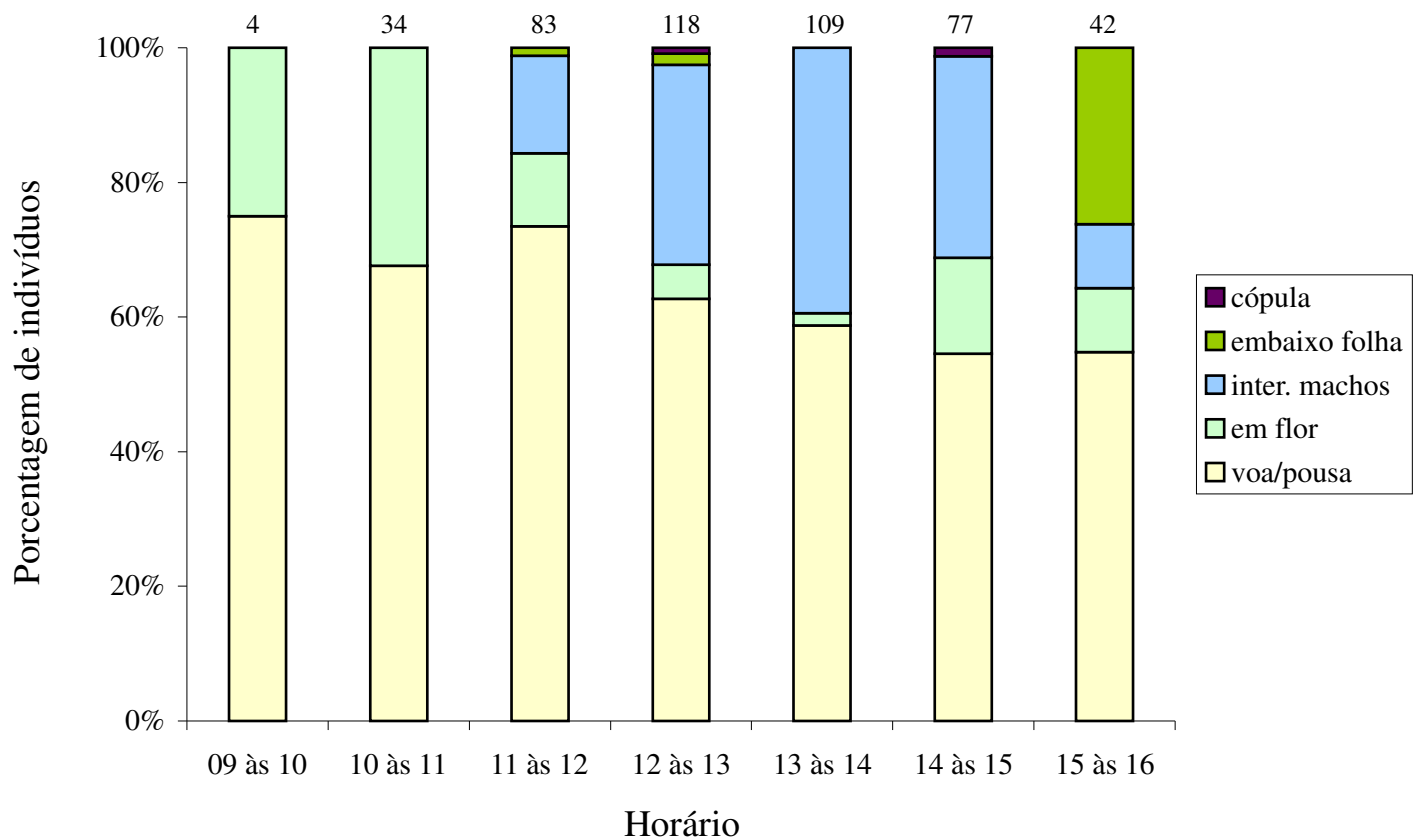


Figura 3.3 - Comportamentos apresentados por machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) ao longo do dia. Números acima das barras correspondem ao total de observações realizadas naquele horário. Amostragem feita no período de novembro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

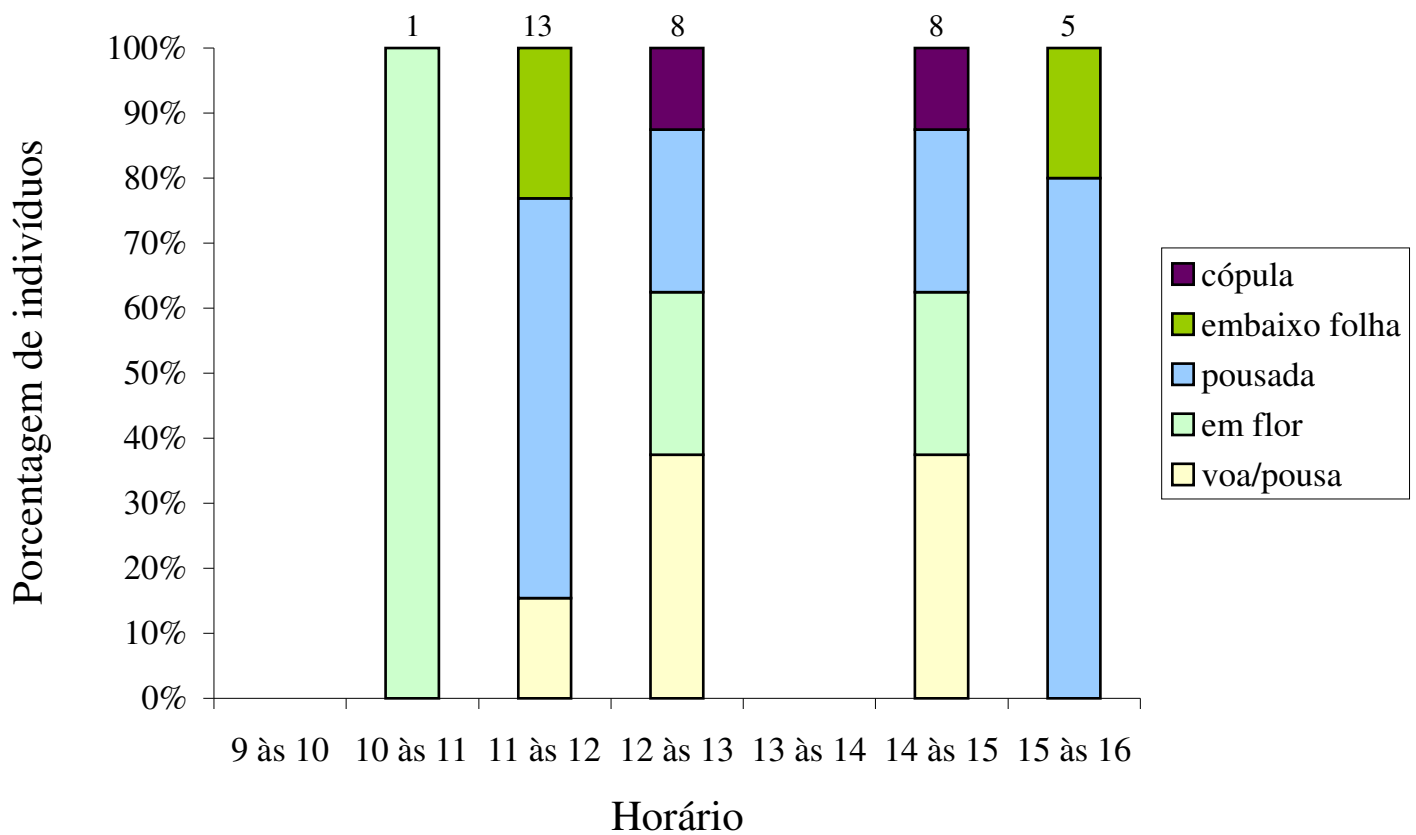


Figura 3.4 - Comportamentos apresentados por fêmeas de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) ao longo do dia. Números acima das barras correspondem ao total de observações realizadas naquele horário. Amostragem feita no período de novembro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

(Brown 1992). Além da influência direta de temperatura e umidade, fatores biológicos como a fenologia de plantas hospedeiras e a variação da abundância de parasitóides no ambiente também influenciam a dinâmica de borboletas na Serra do Japi.

O período de atividade de *C.cadytis* concentrado nos horários mais quentes do dia também é característico do grupo (Brown 1992). Porém, era de se esperar que os machos passassem grande parte do pico do seu período de atividade em funções básicas (alimentação, busca por parceiro sexual), como as fêmeas apresentaram, e não interagindo com outros machos. Borboletas passam a maior parte de seu tempo envolvidas com reprodução: machos procuram fêmeas e fêmeas colocam ovos (Scott 1986).

Ao compararmos o ciclo diário de atividade dos machos com o das fêmeas observamos também que no horário das 13h-14h, de maior atividade para os machos, nenhuma fêmea foi observada. Este horário, que devido à incidência solar é, em geral, um dos mais quentes do dia, favorece uma grande atividade de animais ectotérmicos, e os machos de *C. cadytis* passam este período principalmente interagindo entre si. É comum em insetos onde os machos interagem agressivamente que estes fiquem tão envolvidos neste tipo de interação que não percebam fêmeas próximas e percam chances isoladas de cópula (Thornhill e Alcock 1983). Desta maneira, talvez não seja vantajoso para as fêmeas estarem presentes nos agrupamentos e margens de estrada durante este horário, pois provavelmente poderiam ser ignoradas pelos machos. Além disto, elas poderiam utilizar este horário para importantes atividades que também sejam favorecidas pelas altas temperaturas e realizadas fora da área coberta pelo transecto, como por exemplo ovipositando em locais com vegetação mais fechada. Porém, caso estas fêmeas copulem apenas uma vez, as que estiverem ovipondo na mata (e, portanto, já copularam) não estariam receptivas a machos. Ainda, as duas cópulas observadas durante o transecto

ocorreram no intervalo de maior “agitação” dos machos, mas iniciaram mais cedo, por volta das 12h. W. W. Benson (comunicação pessoal) também observou duas cópulas logo após o meio-dia, em locais ocupados por agrupamentos de *C. cadytis*, e as fêmeas pareciam ser recém emergidas.

Assim, *C. cadytis* na Serra do Japi apresenta um ciclo de abundância ao longo dos meses e período de atividade condizentes com as informações reportadas na literatura para Riodinidae na região (Brown 1992). Porém, o registro do tempo gasto nas atividades indica uma forte competição intrasexual entre machos, sugerindo a existência de um interessante e desconhecido panorama na ecologia reprodutiva da espécie.

AGRUPAMENTOS DE MACHOS DE *CHARIS CADYTIS***Introdução**

O encontro entre parceiros sexuais pode representar um problema sério para espécies raras. Para aumentar as chances de encontro nestes casos é comum, em insetos, os machos se concentrarem nos ambientes mais freqüentados por fêmeas receptivas, como no local onde estas se alimentam, emergem ou ovipõem (Thornhill e Alcock 1983). Em borboletas, fêmeas acasalam apenas uma ou poucas vezes, e fêmeas copuladas normalmente rejeitam tentativas de cópula. Desta maneira, a procura de fêmeas receptivas em locais de oviposição e alimentação de adultos não necessariamente aumenta o sucesso sexual dos machos. É mais eficiente a busca em locais onde fêmeas emergem (veja por exemplo Deinert et al. 1994), o que pode coincidir com o local onde as fêmeas ovipõe e os imaturos se desenvolvem.

Agrupamentos de machos em locais de encontro onde estes podem ocupar pequenos territórios e fazer ou não exibições são chamados de “leks” (Höglund e Alatalo 1995). Apesar deste tipo de hierarquia não ser comum em insetos como é em vertebrados, vários casos de leks já foram reportados no grupo. Em borboletas, leks freqüentemente se formam no topo de morros (“hilltoping”; Alcock 1987).

É comum em agrupamentos que os machos interajam agressivamente entre si para estabelecer alguma ordem no acesso a fêmeas (Thornhill e Alcock 1983). Em borboletas as interações agonísticas entre machos são geralmente simples: um persegue o outro em linha reta ou curva (Rutowski e Gilchrist 1988, Lederhouse et al. 1992), ou então em vãos verticais helicoidais resultando com a saída de um dos indivíduos (Davies 1978, Alcock e

O'Neill 1986; porém veja Freitas et al., 1997, Hernández e Benson 1998). Na maioria dos casos reportados, os machos territoriais interagem para afastar competidores (Lederhouse 1982, Bitzer e Shaw 1983, Knapton 1985, Alcock 1988, Rosenberg e Enquist 1991, Hernández e Benson 1998), não havendo outro tipo de comportamento além destas perseguições (Kemp e Wiklund 2001). É possível também, como no caso de alguns heliconiíneos, que os invasores reduzam as chances de agressões voando próximos ao solo ou pousando na vegetação (Benson et al. 1989; Hernández e Benson 1998).

As borboletas da família Riodinidae são geralmente raras (Brown 1992) e o gênero *Charis* não é diferente. Os machos de *C. cadytis* parecem se concentrar em ambientes de vegetação rasteira próximos a corpos d'água, onde as fêmeas se alimentam, provavelmente depositam seus ovos (ver DeVries 1997) e, portanto, devem emergir. Nós observamos que, nestes agrupamentos, os machos interagem entre si grande parte do tempo. As interações entre os machos de *C. cadytis* são bem mais complexas que as já descritas na literatura, e até agora desconhecidas para lepidópteros. Assim, no presente estudo pretendemos descrever a estrutura dos agrupamentos e os comportamentos apresentados por estes machos e compreendê-los no contexto ecológico da espécie.

Material e Métodos

Desenvolvemos o estudo nas trilhas próximas à Base Ecológica, que cortam o interior da Serra do Japi, em Jundiaí, SP, Brasil, numa altitude média de 1000m. Nós observamos as interações entre machos entre os meses de outubro de 2000 e junho de 2002 (primavera, verão e outono), durante estadias de aproximadamente uma semana por mês. Nos meses de outubro de 2001 as observações foram focais em um local apenas (ponto "A", Figura 4.1). Nos outros meses, percorríamos diariamente de 2 a 4 vezes um transecto de

3,5 km em busca de machos de *C. cadytis*. Ao encontrarmos um indivíduo, registrávamos sua localização no mapa. Quando encontrávamos machos interagindo, nós filmávamos seus comportamentos por 15 a 60 minutos, dependendo do ritmo de atividades. Observamos as borboletas principalmente durante o seu período de maior atividade, das 10h até às 15h. Transcrevemos as gravações descrevendo as interações e cronometrando os comportamentos.

Marcamos todos os indivíduos encontrados usando “spray” de tinta que gera padrões aleatórios nas asas, padrões estes que nós posteriormente desenhemos para futuras identificações individuais (ver Considerações Gerais Marcação e Medição). Utilizamos este método por *C. cadytis* ser muito pequena para manipular e para minimizar a perturbação provocada pela marcação. Pelo menos uma foto foi tirada de cada indivíduo para que, após a digitalização da imagem, aferíssemos o comprimento da asa anterior como medida de tamanho da borboleta (ver Metodologia Geral - Marcação e Medição).

Resultados

Distribuição Espacial dos Machos e Caracterização Geral dos Ambientes Encontrados

Nós observamos machos de *C. cadytis* em 14 diferentes pontos do transecto (figura 4.1). Os locais que apresentaram um maior número de indivíduos (Tabela 4.1, locais A-C) apresentaram consistência de ocupação ao longo dos meses, havendo machos presentes em quase todas as amostragens. Os demais locais apresentaram um número bem menor de indivíduos, sendo que nos seis últimos (locais I-N) observamos apenas borboletas isoladas que não foram vistas nos dias seguintes (para mais detalhes ver item dos resultados “Fidelidade ao Sítio”).

Os machos de *C. cadytis* costumam agrupar-se em áreas ensolaradas às margens de trilhas ou estradas de terra com pouco trânsito de veículos. As áreas usadas pelos insetos

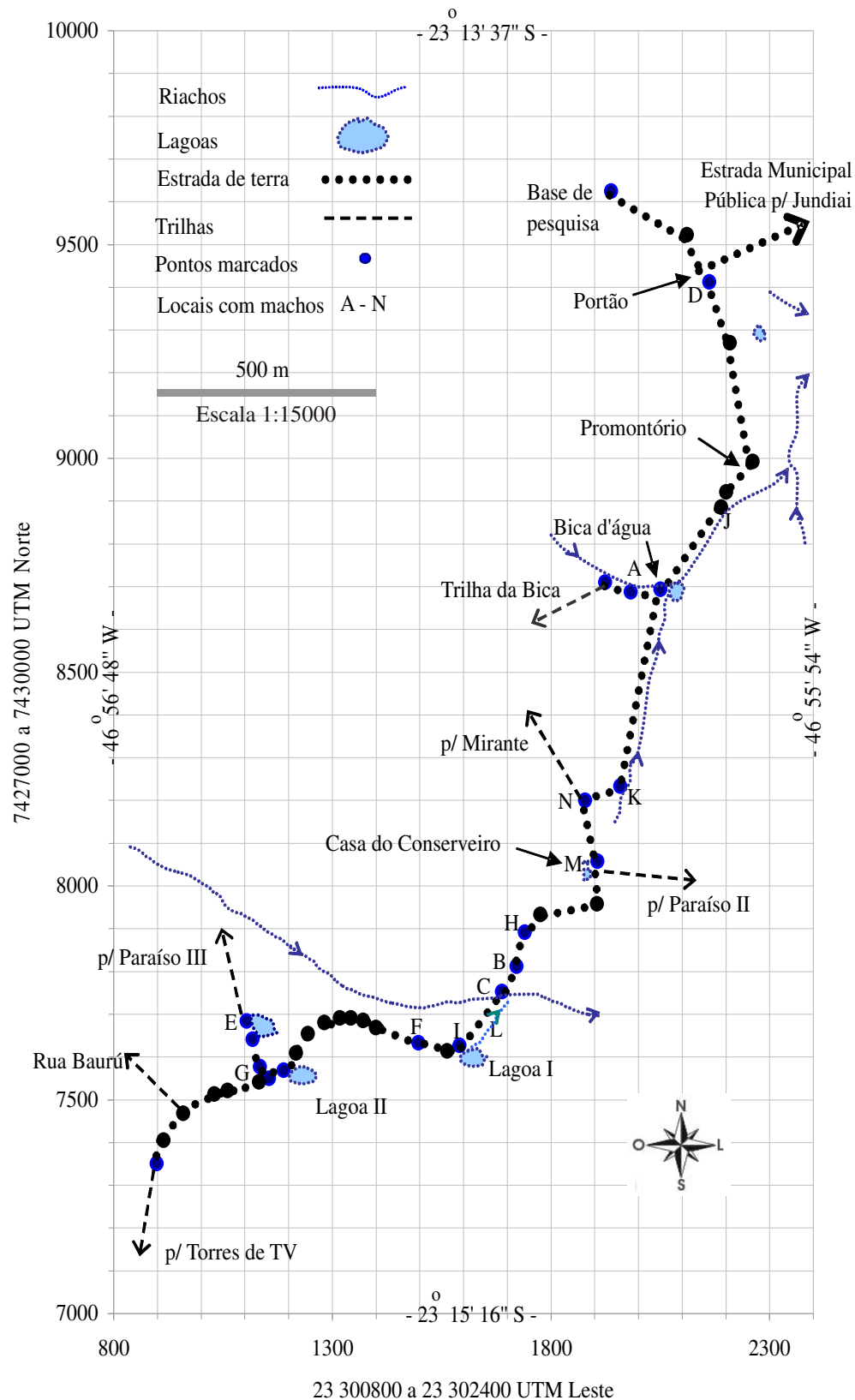


Figura 4.1 - Mapa esquemático das trilhas e pontos de observação de *Charis cadytis* na Serra do Japi, Jundiaí, SP, entre as latitudes 23° 13' 37" S e 23° 15' 16" S e as longitudes 46° 55' 54" W e 46° 56' 48" W. As coordenadas nas laterais do mapa estão em UTM (Universal Transverse Mercator), coordenadas Universais Transversais de Mercator.

Tabela 4.1 - Números de diferentes machos (residentes e não residentes) de *Charis cadytis*

(Lepidoptera: Riodinidae) observados ao longo do transecto nas trilhas da Serra do Japi, Jundiaí, SP nas diferentes visitas. Durante a visita de outubro foi realizada apenas observação focal do local A. Alguns indivíduos foram contados mais de uma vez pois foram vistos em mais de uma área, especialmente os que não se fixaram em nenhum local. “R” corresponde ao número de residentes (indivíduos que permaneceram por dois dias ou mais em um mesmo local) e “NR” ao de não residentes (vistos na área apenas no dia da marcação).

Área	11-18 out 2001		9-18 nov 2001		9-19 dez 2001		26 jan-6 fev 2002		26 fev – 10 mar 2002		9 – 21 abr 2002		18 – 21 maio 2002		21 – 23 junho 2002		Total	
	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR	R	NR
A	4	---	3	1			5	2	1	3	2	1	1	1			16	8
B	---	---	1	1		1	4	3	1	1			1	1			7	7
C	---	---	2	1		1	2	1	2	2				4			6	9
D	---	---					1			2		1	2	2			3	5
E	---	---	1	2							1			1		1	2	4
F	---	---							2								2	0
G	---	---		5		1	1										1	6
H	---	---		4			1	4		1							1	9
I	---	---						2		1				1			0	4
J	---	---										1		1			0	2
K	---	---												1			0	1
L	---	---							2					1			0	3
M	---	---					1										0	1
N	---	---					2										0	2
Total	4	0	7	14	0	3	14	15	6	12	3	3	4	13	0	1	38	71

têm, em geral, 10 - 20 m de comprimento, sendo às vezes delimitadas pelo fechamento da mata ou por áreas abertas. Estes locais eram margeados por vegetação arbustiva/arbórea, sendo a área ocupada pelas borboletas principalmente herbácea e arbustiva, e muito heterogênea. Outra característica marcante foi a proximidade a algum tipo de corpo d'água (geralmente pequenos riachos, podendo ser apenas um filete com água corrente), o que proporciona uma maior umidade ao ambiente e possivelmente um hábitat para imaturos (figura 4.1). Como se tratam de locais de vegetação sucessional tardia e o estudo estendeu-se por vários meses, houve consideráveis variações na composição destas áreas no que se refere a espécies de plantas presentes e a disponibilidade e localização de recursos florais e de pontos mais ensolarados. As seis cópulas observadas em *C. cadytis* durante o estudo (duas observadas em outubro e, portanto, fora do transecto; duas registradas durante o transecto; e duas vistas por W. Benson) ocorrerem nestes locais ocupados por vários machos. Assim, estas áreas parecem representar sítios ou arenas de encontro ocupadas por machos à espera de fêmeas receptivas, que lá encontram parceiros para acasalamento.

Nestes sítios um ou mais machos pousam sobre a vegetação baixa, podendo ficar relativamente espaçados (2 m ou mais) ou próximos (menos de 1 m), às vezes localizados até em plantas vizinhas. Alguns machos (que serão chamados de dominantes) patrulhavam ativamente pequenas áreas dentro da região central da arena, enquanto outros (que serão chamados de submissos) não eram tão ativos e permaneciam em porções periféricas sem tentativas de defesa. A arena de encontro “A” (figura 4.1) freqüentemente apresentava dois dominantes, cada um em sua respectiva sub-área central, mas o mais comum é que fosse observado apenas um. Quando observamos mais de um indivíduo agressivo ocupando um local fixo, suas áreas eram bem espaçadas (geralmente mais de 5 m separando as áreas). As áreas vizinhas aos pontos defendidos pelos dominantes foram

usadas por outros machos, que chamamos de submissos, que pareciam evitar a área nuclear e engajar interações com outros machos. Também, os indivíduos submissos se deslocavam para diferentes partes da arena onde pousavam em folhas próximas sem provocar visíveis reações de vizinhos. As interações observadas entre os machos dominantes presentes simultaneamente em uma área central foram visualmente muito distintas e enérgicas, sendo que distinguimos três tipos bem evidentes de comportamentos: vôos de frente, perseguições e confrontos do tipo sumô.

Descrição Qualitativa dos Comportamentos

É comum observarmos quando dois machos se encontram voando (ou um passou voando e o outro que estava pousado voou atrás) eles fazerem um vôo muito característico que nós denominamos como vôo de frente (Figura 4.2). Ambos os machos voam de maneira ascendente, com os corpos praticamente perpendiculares ao solo, bem de frente um para o outro, e separados por aproximadamente 5 cm, sem haver contato físico como batidas nas asas um do outro. Este vôo apresenta geralmente baixa velocidade (relativa ao vôo normal da espécie), porém pode ser rápido também, e se inicia na pequena altura de vôo da espécie (30-50 cm acima do solo) podendo a dupla subir até 2-5 m do solo, quando os oponentes se separam ou iniciam uma perseguição em vôo (veja abaixo). Às vezes a dupla parece que pára no ar (se mantém na mesma altura). O vôo não é em espiral, como geralmente ocorre em interações de outras espécies de borboletas (Kemp e Wiklund 2001). Um comportamento similar ocorre em *Charis iris*, na Costa Rica (DeVries 1997). Duas borboletas grandes, *Hypolimnas bolina* (Nymphalidae) e *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae), também possuem vôos verticais ascendentes, porém estes são em espiral e as asas de um indivíduo podem bater nas do outro (Rutowski 1992; Freitas et al. 1997).



Figura 4.2 - O vôo de frente apresentado por machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. O vôo é ascendente e caracterizado por ambos os machos ficarem bem de frente um para o outro, com os corpos praticamente perpendiculares ao solo. A subida pode ser vagarosa ou rápida, sendo que às vezes a dupla quase fica parada no ar (fica na mesma altura). Aumento 1,6x. Foto Cláudio Patto.

As perseguições em vôo caracterizam-se por um macho voar atrás do outro, geralmente em linha reta ou curva, até eles se separarem ou iniciarem outro tipo de interação. Estes vôos ocorrem logo acima da vegetação rasteira, geralmente a uma altura de 30-50 cm do solo, e ao longo da margem da estrada ou trilha. O comportamento não se assemelha muito às perseguições descritas para muitas outras espécies de borboletas, em que os machos voam em alta velocidade, fazendo círculos, espirais, linhas retas ou curvadas. No caso de *C. cadytis* estes vôos, embora rápidos, parecem mais um acompanhamento onde um indivíduo voando é seguido por outro até que um deles se afaste ou a dupla inicie outro comportamento. Nestes vôos não foram vistas investidas entre os oponentes, não se manifestando nenhum tipo de agressão. Este comportamento pode levar os indivíduos para longe do agrupamento.

Geralmente em uma porção restrita da arena, era comum observar pares de machos pousados em folhas engajados no que parece ser lutas frontais. Nestas interações um macho que pousa na folha foi logo seguido pelo pouso do outro que virou o corpo para enfrentá-lo (figura 4.3). Os oponentes começavam assim a posicionar suas asas para imobilizar o adversário, colocando-as debaixo das asas do outro macho. Assim, ao abri-las, cada uma desestabiliza o equilíbrio do adversário, e o indivíduo mais desalinhado (inclinado) acabará voando (ver figura 4.4 com descrição). Geralmente, após o macho perdedor voar, este é seguido pelo vencedor, iniciando uma nova perseguição que acabará em outro confronto tipo sumô ou na separação dos adversários. Pode também ocorrer de os machos colocarem-se frente a frente, mas de maneira desalinhada, com as asas levemente levantadas e cada um com uma asa sob a asa do oponente (figura 4.5). Esta posição não favorece nenhum dos indivíduos, parecendo ser um momento de “empate técnico”, onde os dois oponentes às vezes voam ao mesmo tempo encerrando a luta sem um claro vencedor.



Figura 4.3 - Primeiro momento dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Após pousarem em uma mesma folha os oponentes se posicionam frente a frente. Aumento 3,6x. Foto Cláudio Patto.



Figura 4.4 - Momento intermediário dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. O indivíduo da direita está ganhando por forçar seu adversário na esquerda a deitar o corpo e as asas também para a esquerda. Ao ficar progressivamente mais inclinado ele ficará cada vez mais imobilizado pelo macho da direita. O perdedor (indivíduo com o corpo mais deitado de lado) voará. Notar que ambos os indivíduos estão marcados. Aumento 4,1x. Foto Cláudio Patto.



Figura 4.5 - Posição estável dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Os machos se colocam em uma postura semelhante a uma tesoura, onde cada um fica com uma das asas sob uma asa do oponente. O desalinhamento apresentado pelos indivíduos pode ser tanto para o lado direito como para o esquerdo. Aumento 3,7x. Foto Cláudio Patto.

Nós chamamos estas lutas de “sumô” pela sua semelhança com a modalidade de luta oriental. De acordo com o Novo Dicionário da Língua Portuguesa de Aurélio Buarque de Holanda Ferreira (1986), sumô é uma “espécie de luta japonesa, corpo a corpo, na qual perde o lutador que é expulso do ringue ou que deixa alguma parte do seu corpo que não os pés tocar o chão”. Ou seja, um lutador força o outro para fora do ringue ou desestabiliza seu equilíbrio fazendo-o tocar o chão. No caso de *C. cadytis*, a comparação com esta luta parece uma boa analogia, porque um macho desestabiliza o equilíbrio do outro, que acaba voando repentinamente para fora do ringue, neste caso de cima das folhas. É interessante notar que os machos em geral estavam tão envolvidos em suas interações, que algumas vezes uma fêmea passava pela área central, se alimentava em flores e partia sem ter sido percebida. Embora talvez elas não estivessem receptivas, a ineficiência da vigilância dos machos foi notável.

Estas interações de contato físico (sumô) entre machos pousados em folhas não parecem envolver combates verdadeiros que podem acarretar em danos físicos. As borboletas encaixam ou deitam as asas e se empurram mutuamente, sem bater ou vibrá-las de uma maneira que poderia provocar rasgos ou outros danos nas asas. O vôo brusco separando os dois machos pode eventualmente resultar em desgaste alar, com a perda de escamas, como podem outros comportamentos envolvendo contato entre indivíduos. Porém nenhum dano foi notado durante as observações.

Interações sumô foram observadas nas áreas A e B e em apenas uma porção pequena das arenas de encontro. Estas sub-áreas ficavam em locais que recebiam sol de maneira constante durante a parte central do dia e apresentavam uma mancha de 1-2 m em extensão de vegetação herbácea relativamente uniforme com aproximadamente 0,5-1 m de altura. Porém, outras áreas com aparência semelhante ocorreram geralmente próximas, mas não

foram usadas como palco de interações. Quando não havia duplas de machos interagindo, apenas um indivíduo podia estar presente na área. Geralmente este macho ficava pousado numa folha horizontal com as asas estendidas, em postura de espera para interceptar um macho intruso ou uma fêmea. Estes sítios correspondem à área central (ou nuclear) da arena, e parece ser um local disputado entre machos concorrentes, possivelmente devido a uma maior visitação de fêmeas receptivas aliada a uma maior visibilidade da área e de borboletas que se aproximem. Em locais com mais de um macho presente ou existiam disputas do tipo sumô, ou apenas um conseguia se colocar na área central, sendo que os demais ocupavam pontos vizinhos.

Alguns machos não interagiram com outros, e geralmente permaneciam pousados em folhas em locais marginais da arena. Os seus pequenos vôos nunca eram feitos na frente de outro macho que estivesse patrulhando a área. A observação de que alguns indivíduos simplesmente não interagem com os demais se colocando na periferia é uma forte indicação que eles sejam satélites. Estes machos seriam menos agressivos que os que disputam posições privilegiadas no agrupamento, preferindo ficar na periferia, gastando menos energia que os que se engajam na disputa pela área nuclear. Os satélites teriam mais chances de cópula ao ficarem próximos a agrupamentos do que se estivessem isolados no ambiente, pois poderiam interceptar fêmeas que se aproximassem atraídas pelos agrupamentos. É também provável que caso algum macho dominante perceba a fêmea ao mesmo tempo, que este afugente o satélite, que evita interações agressivas.

Análise Quantitativa dos Comportamentos

Nós individualizamos 66 machos de *C. cadytis* ao longo do transecto. As fêmeas foram raramente vistas. O número de borboletas observadas ao longo dos nove meses de

estudo foi baixo, porém condizente com o grupo Riordinidae. Dos 66 indivíduos, 29 foram observados em arenas interagindo com outros machos ao menos uma vez.

Nós consideramos uma interação a sequência de eventos que ocorrem entre dois indivíduos desde o primeiro contato (encontro) até a sua separação. Após a separação os dois indivíduos podem se encontrar novamente e iniciar uma nova interação. Assim uma interação consiste de uma sequência de comportamentos: vôos de frente, perseguições, confrontos do tipo sumô. Nós analisamos 231 interações sendo que foram observadas 132 com a sequência mínima de 1 comportamento e 1 com o máximo de 24 comportamentos sequenciais (figura 4.6).

As interações entre os machos de *C. cadytis* eram rápidas e dinâmicas. Como exemplo desta característica a Tabela 4.2 apresenta a interessante sequência de comportamentos em duas interações entre os indivíduos Ch01 e Ch02 no dia 12 de outubro de 2001. Esta dupla já havia apresentado neste dia sete interações antes das duas descritas na Tabela 4.2. Cada um destes indivíduos defendia uma porção relativamente central do agrupamento. Às 12:34 Ch01 estava pousado de vigília na sua área, e Ch02 estava patrulhando sua respectiva área 10 metros abaixo, quando, após 10 segundos invadiu a área de Ch01, passando voando por ele, que voou atrás iniciando a primeira interação descrita. A primeira interação ocorreu inteira na área defendida por Ch01, enquanto a segunda ocorreu na área defendida por Ch02, que eram vizinhas. É importante ressaltar que mesmo o intervalo entre estas interações ser muito pequeno (1s), os indivíduos, ao se encontrarem para a segunda interação, fizeram novamente vôo de frente. Após estas duas interações Ch02 continuou a patrulhar sua área e Ch01 voltou para a sua respectiva área e para o seu posto de vigília. Eles não interagiram mais neste dia até as 15:30, quando foram encerradas as atividades e Ch01 não havia mais sido avistado desde as 15:10 e Ch02 estava embaixo

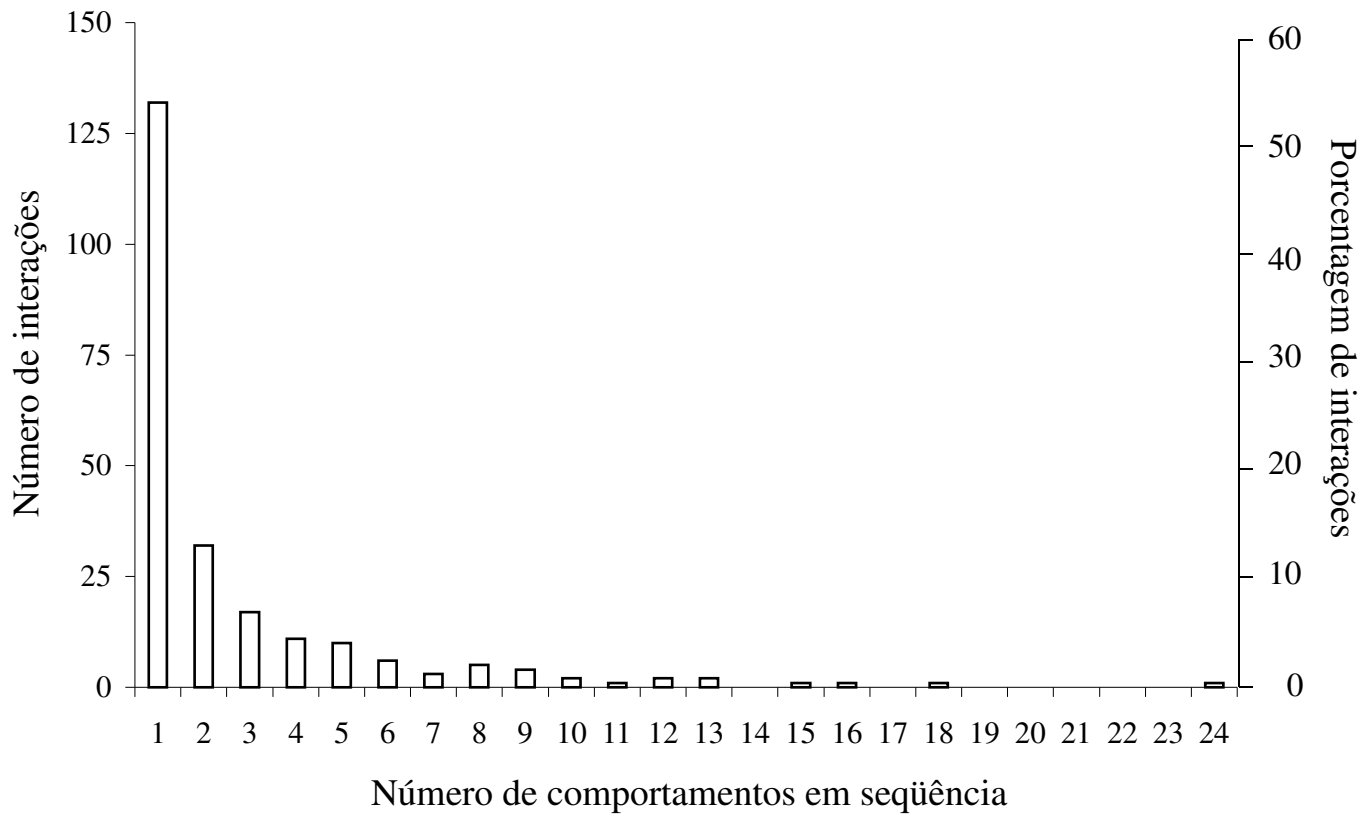


Figura 4.6 - Interações entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) com diferentes quantidades de comportamentos em seqüência. Escala na esquerda indica o número de interações e a escala da direita representa a porcentagem. Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (total de interações=231).

Tabela 4.2 – Sequência de comportamentos apresentados em 2 interações pelos machos Ch01 e Ch02 no local A no dia 12 de outubro de 2001. Os horários de início e a duração apresentam valores da seguinte forma horas:minutos:segundos.

Horário de início	Comportamento	Duração
12:34:10	Perseguição	0:00:32
12:34:42	Vôo de Frente	0:00:07
12:34:49	Perseguição	0:00:17
12:35:06	Perseguição	0:00:30
12:35:36	Perseguição	0:00:08
12:35:44	Sumô	0:00:03
12:35:47	Sumô	0:00:03
12:35:50	Sumô	0:00:01
12:35:51	Perseguição	0:00:15
12:36:06	Sumô	0:00:14
12:36:20	Ch02 pousado e Ch01 sobrevoando Ch02	0:00:02
12:36:22	Perseguição	0:00:02
12:36:24	Sumô	0:00:11
12:36:35	Perseguição	0:01:40
12:38:15	Sumô	0:00:29
12:38:44	Perseguição	0:00:18
12:39:02	Separaram	0:00:01

12:39:03	Vôo de Frente	0:00:04
12:39:07	Perseguição	0:00:01
12:39:08	Sumô	0:00:13
12:39:21	Perseguição	0:00:02
12:39:23	Sumô	0:00:05
12:39:28	Perseguição	0:00:01
12:39:29	Sumô	0:00:05
12:39:34	Perseguição	0:00:02
12:39:36	Sumô	0:00:02
12:39:38	Perseguição	0:00:01
12:39:39	Sumô	0:00:06
12:39:45	Perseguição	0:00:01
12:39:46	Sumô	0:00:02
12:39:51	Perseguição	0:00:02
12:39:53	Sumô	0:00:02
12:39:55	Separaram	

de uma folha na área defendida por ele. A duração total da primeira interação foi de 04 min e 52 segundos, e da segunda de 53 segundos.

O vôo de frente é, em geral, um comportamento de curta duração, sendo o mais curto que registramos de apenas 1s, o mais longo de 24s, e a média de 5,01s (n=155; figura 4.7). Este comportamento ocorre comumente em um primeiro momento quando dois machos se encontram (58% dos encontros, n=225, figuras 4.8 e 4.9). É importante ressaltar que o vôo de frente era o primeiro comportamento mais provável, mesmo que os adversários tivessem ficado separados por apenas 1s (como no exemplo da Tabela 4.2). As proporções dos comportamentos seguintes a vôos de frente que iniciaram a interação diferem muito daquelas que seguem este mesmo comportamento no meio da interação ($\chi^2=24,90$; gl=2; $p<0,001$; figura 4.9). Quando o vôo de frente inicia uma interação, geralmente é seguido pela separação imediata dos adversários (71%, n=130, figura 4.10), encerrando assim a interação, e menos comumente vôos de perseguição ou confrontos do tipo sumô. Os vôos de frente observados no meio de uma interação (n=35) são, em geral, seguidos por perseguição entre os adversários (68%, figura 4.11). O vôo de frente foi o último comportamento em 54% (n=194, figura 4.12) das interações observadas.

As perseguições iniciam 38% das interações (n=225, figuras 4.8 e 4.9) e encerram 35% destas (n=194, figura 4.12). Apresentam durações variáveis, podendo ser curtas, sendo o mínimo registrado de 1s, ou até bem demoradas, sendo o máximo registrado de 250 s e a média de 14,84s (n=270; figura 4.7). As perseguições observadas entre sumôs parecem ser mais rápidas (duração média=11s, n=76), do que as observadas entre sumô e a separação dos indivíduos (duração média=24s, n=31) ou entre outros comportamentos (duração média=22s, n=56). O fato das perseguições entre sumôs parecerem ser em média

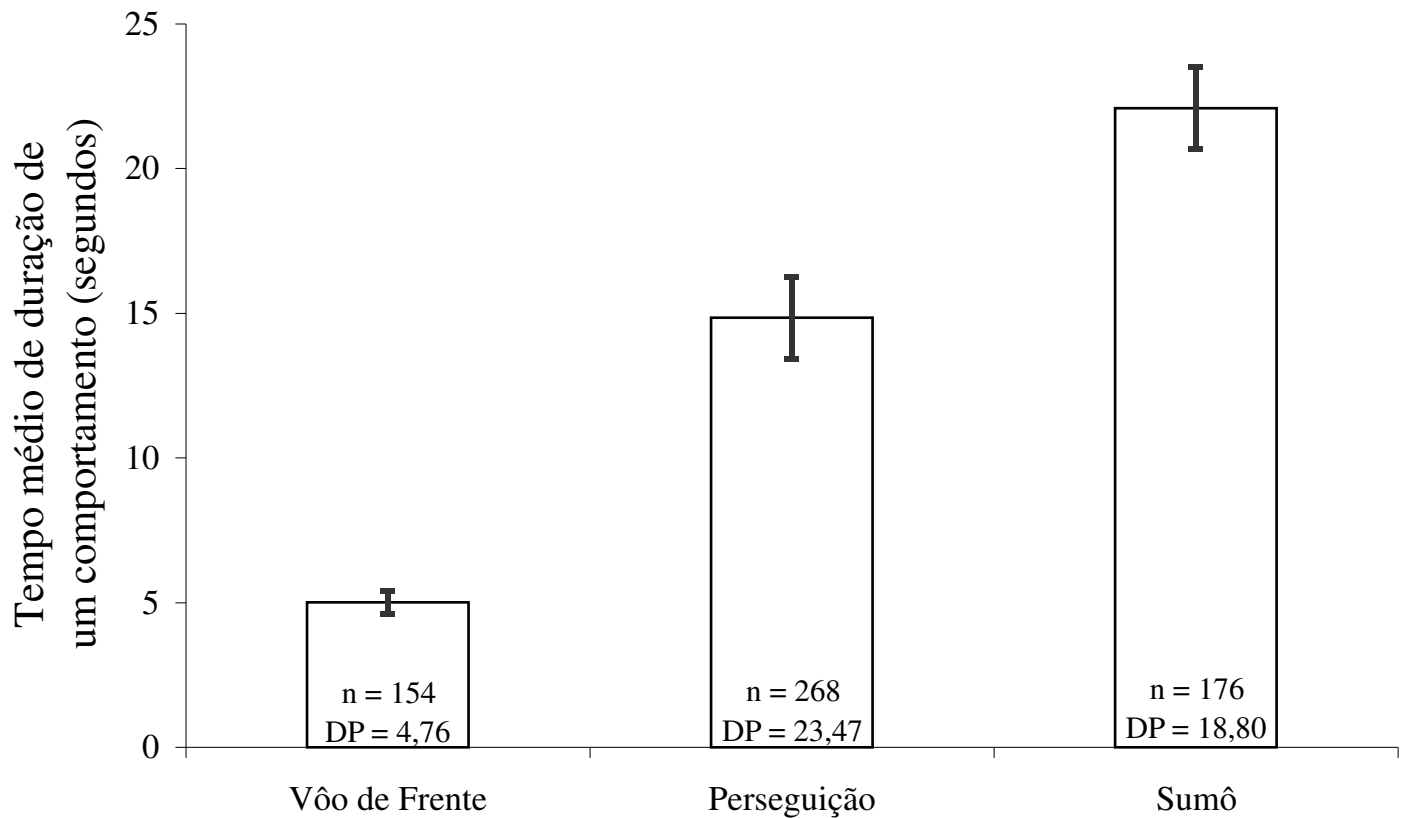


Figura 4.7 - Duração dos comportamentos entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). As barras representam o valor médio de duração, as linhas verticais + o erro padrão da média, e os números dentro das barras correspondem ao número de observações (n) em cada comportamento e ao desvio padrão da média (DP). As médias incluem observações repetidas entre os mesmos pares de machos.

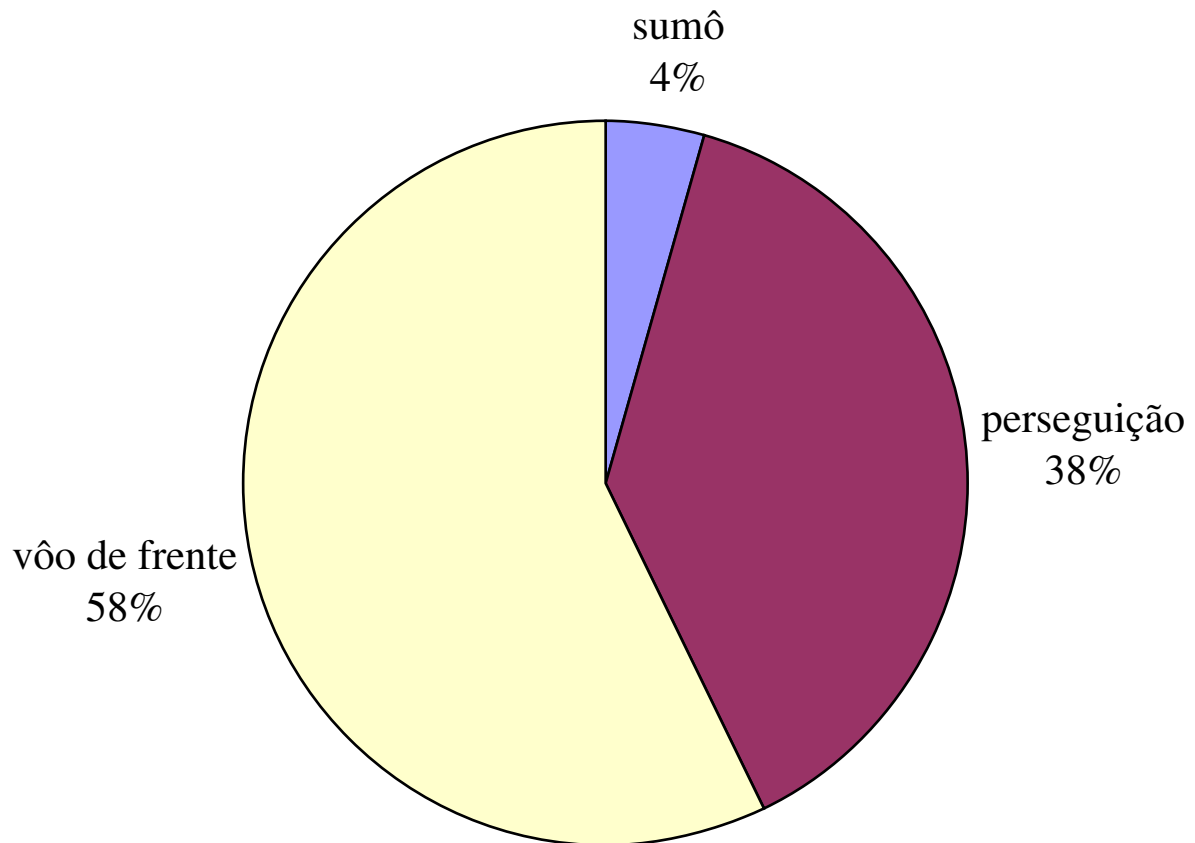


Figura 4.8 - Proporção relativa dos três tipos de comportamentos que iniciaram interações entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=225).

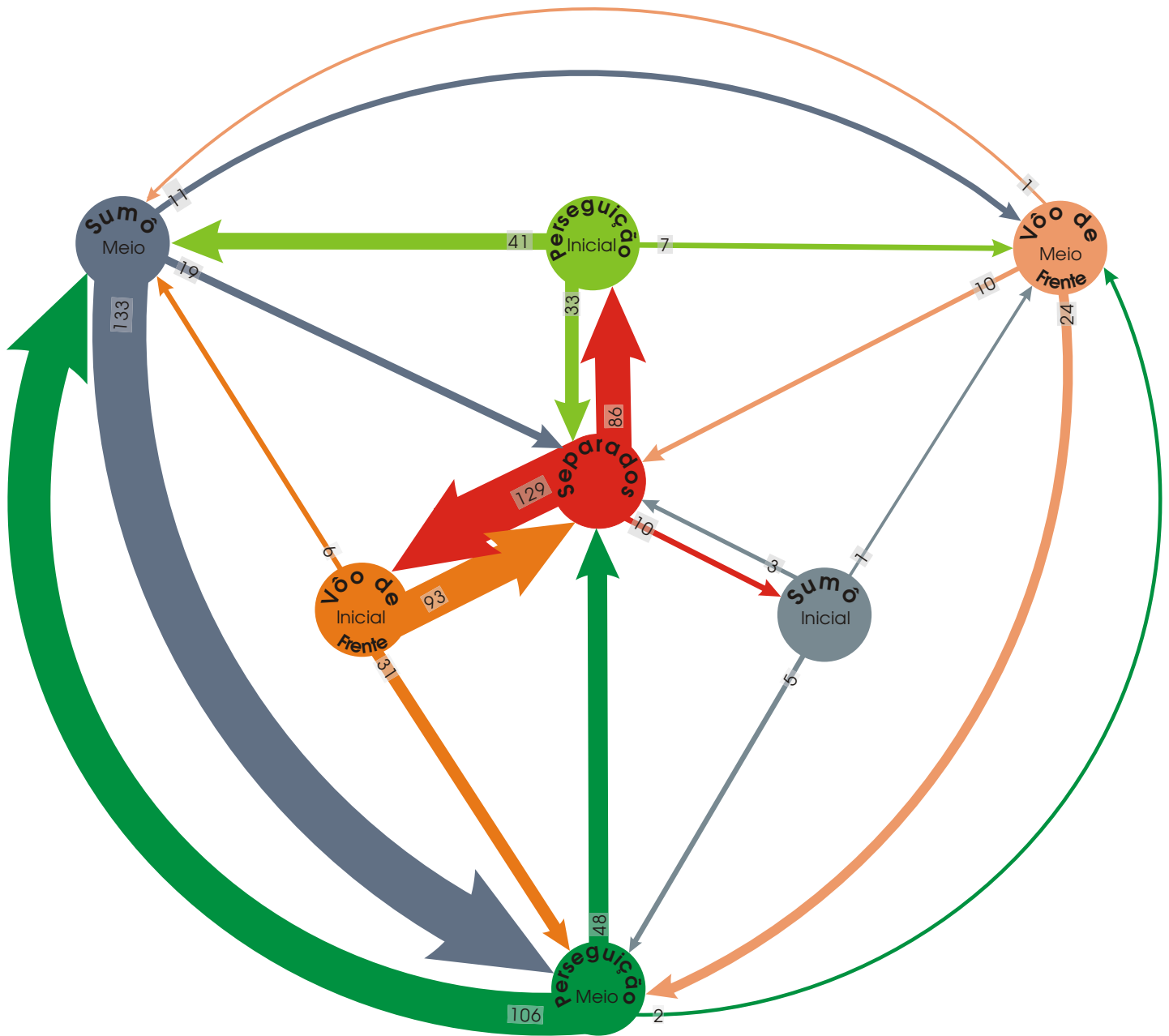


Figura 4.9 - Representação esquemática das seqüências dos comportamentos nas interações entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Os círculos representam os comportamentos e as flechas aponta os seus desfechos. Os círculos mais internos representam os comportamentos iniciais na interação e os mais externos os que ocorrem no meio da interação. A espessura das flechas representa a quantidade de vezes que o comportamento apresentou determinado desfecho, e os números sobre as flechas representam este número. Quanto mais larga a flecha mais freqüente é aquele desfecho.

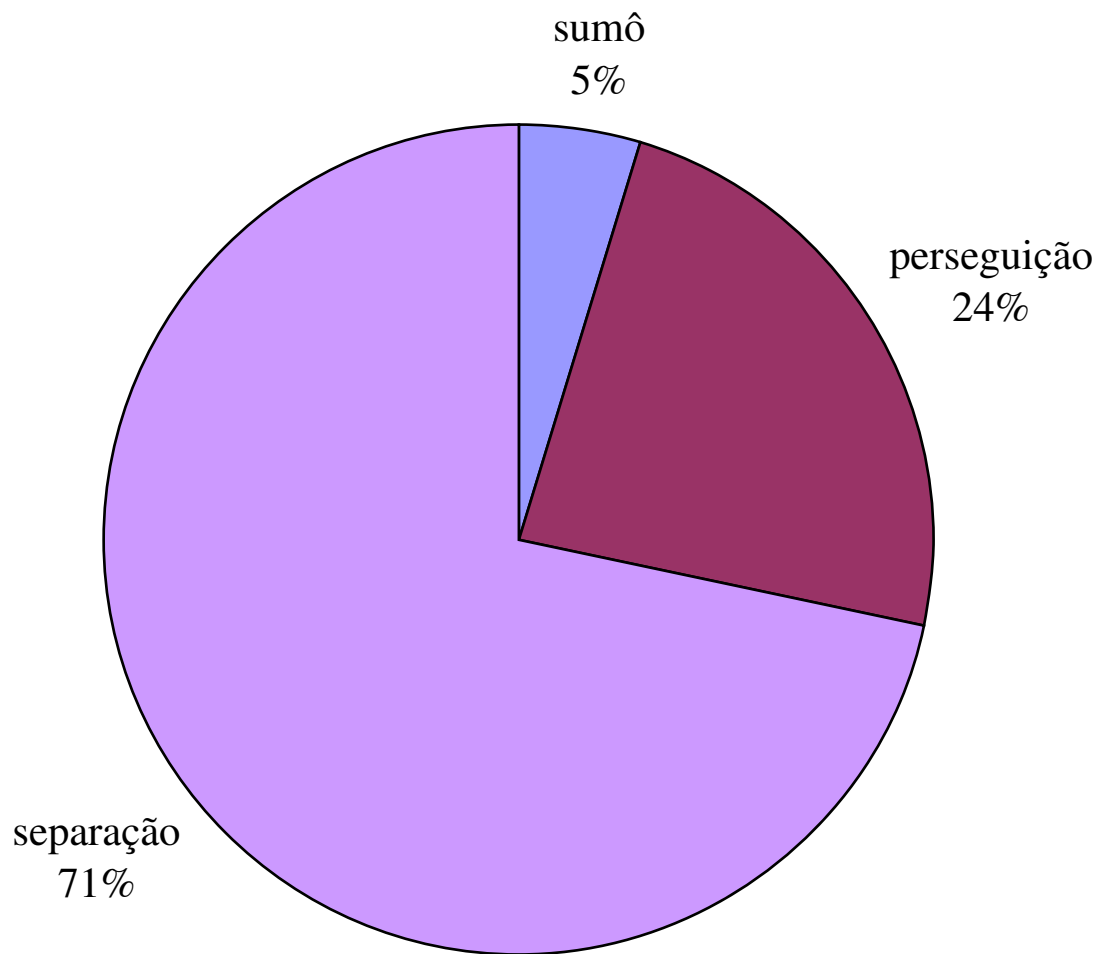


Figura 4.10 - Desfecho (proporção relativa) dos vôos de frente que iniciaram interações entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=130).

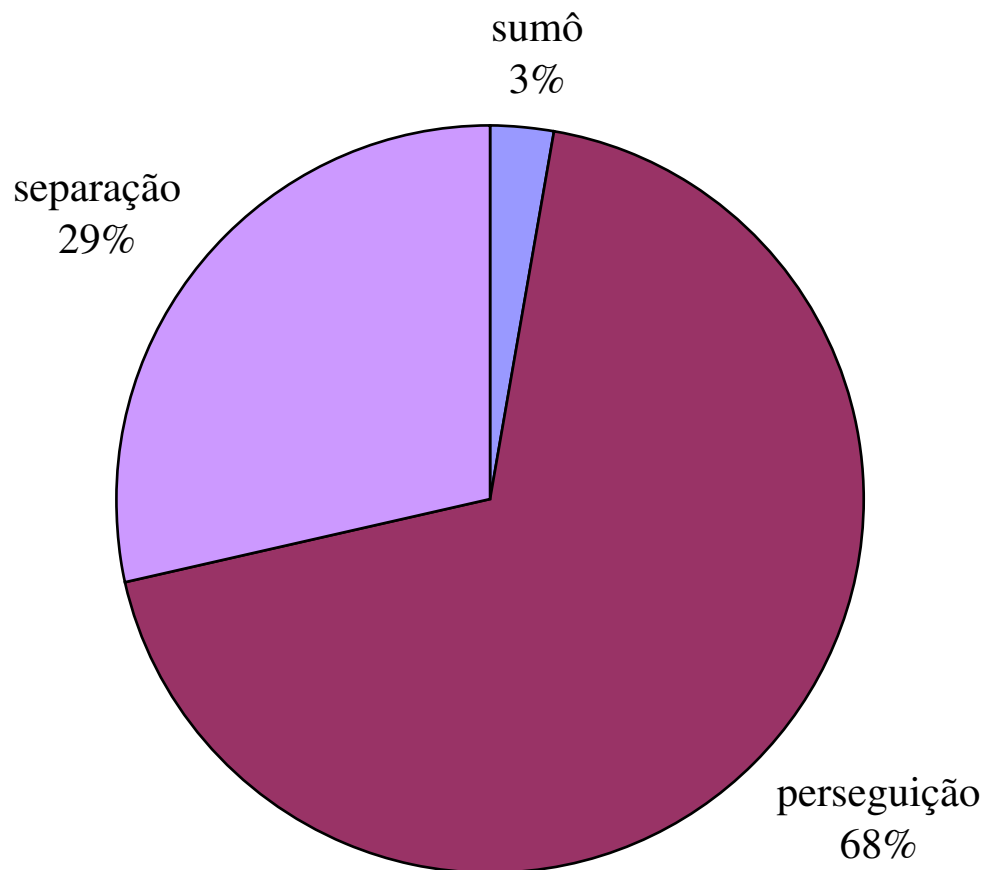


Figura 4.11 - Desfecho (proporção relativa) dos vôos de frente que não iniciaram a interação (observados no meio da interação) entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=35).

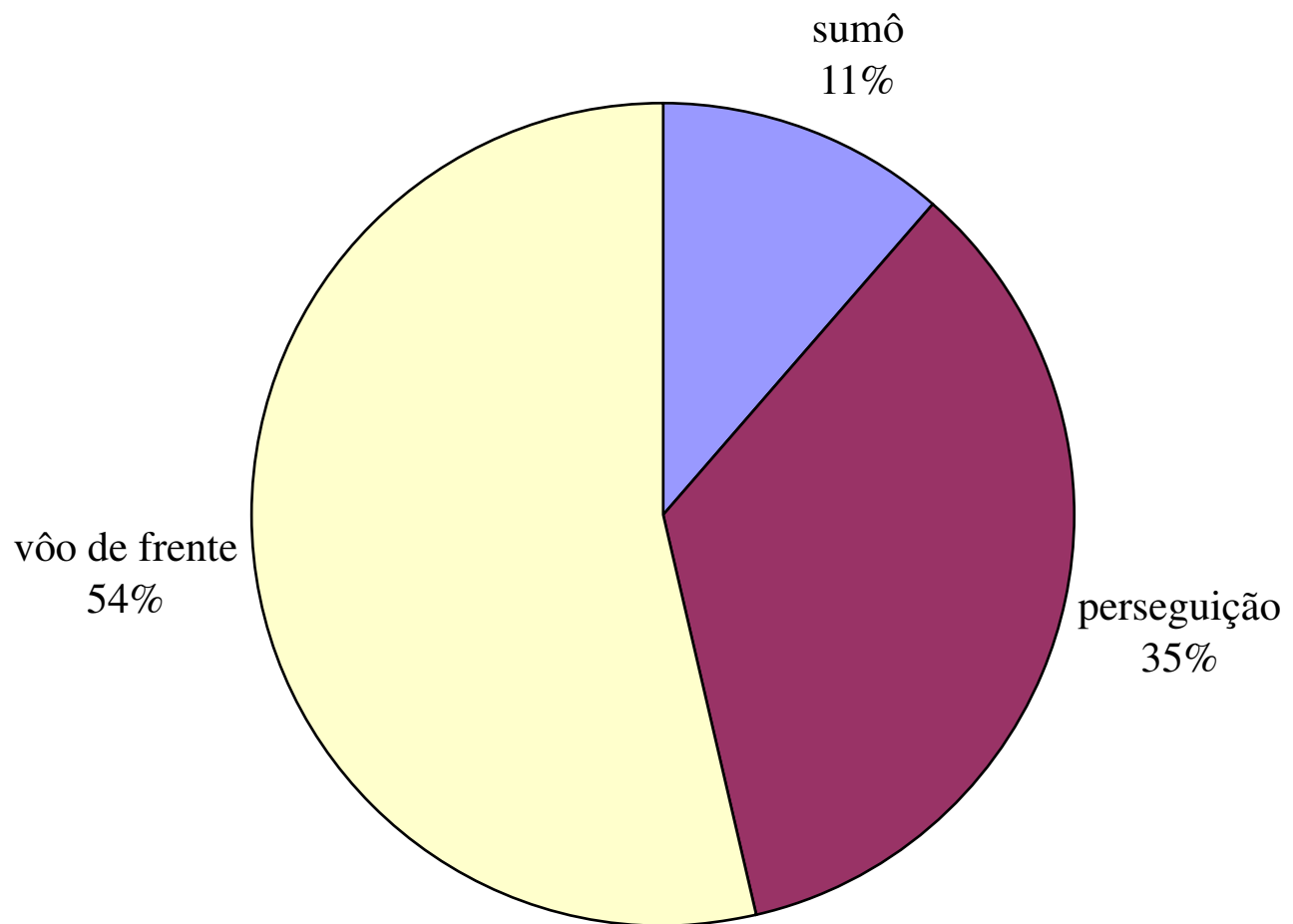


Figura 4.12 - Últimos comportamentos (que encerraram a interação) antes da separação dos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=194).

pelos indivíduos neste momento da disputa. Isso aconteceria porque os confrontos do tipo sumô ocorrem em apenas uma área restrita (área central) da arena (para mais detalhes ver item “Distribuição Espacial dos machos e Caracterização Geral dos Ambientes Encontrados”), enquanto perseguições em outros momentos da interação, especialmente aquelas que encerram a interação, podem afastar a dupla por vários metros desta.

As perseguições são também o tipo de interação mais freqüente (46%, $n=628$, figura 4.13), e geralmente observadas no meio da interação (figura 4.9), provavelmente por separarem atos de vôos de frente e sumô em diferentes partes da arena. Os principais comportamentos subseqüentes a perseguições que iniciaram a interação foram confrontos do tipo sumô (49%, $n=84$, figura 4.14) e separações (39%), sendo que a proporção de sumôs foi mais alta (67%, $n=159$, figura 4.15) e a de separações mais baixa (30%) quando subseqüentes a perseguições no meio da interação ($\chi^2=12,32$; $gl=3$; $p=0,006$; figura 4.9).

Às vezes nós consideramos que uma perseguição foi seguida por outra perseguição. Esta situação ocorreu quando o macho sendo perseguido pousava brevemente numa folha e o perseguidor ao passar voando próximo por ele (aparentemente procurando o seu oponente) o estimulava a voar novamente, iniciando outra perseguição. Porém estes casos foram pouco freqüentes (figuras 4.14 e 4.15). Nestas situações o dominante (perseguidor) demonstra sua convicção em conduzir o perseguido, como uma escolta, para fora da área do agrupamento, e só então parar de persegui-lo.

Assim parece que no início das interações entre machos de *C. cadytis* grande parte, tanto dos vôos de frente como das perseguições, resulta no rompimento da interação, geralmente com o recuo ou saída do intruso para fora da área do agrupamento (figura 4.9). Tanto nos vôos de frente como nas perseguições iniciais parece existir uma avaliação através da qual um indivíduo recua, deixando o outro como vitorioso.

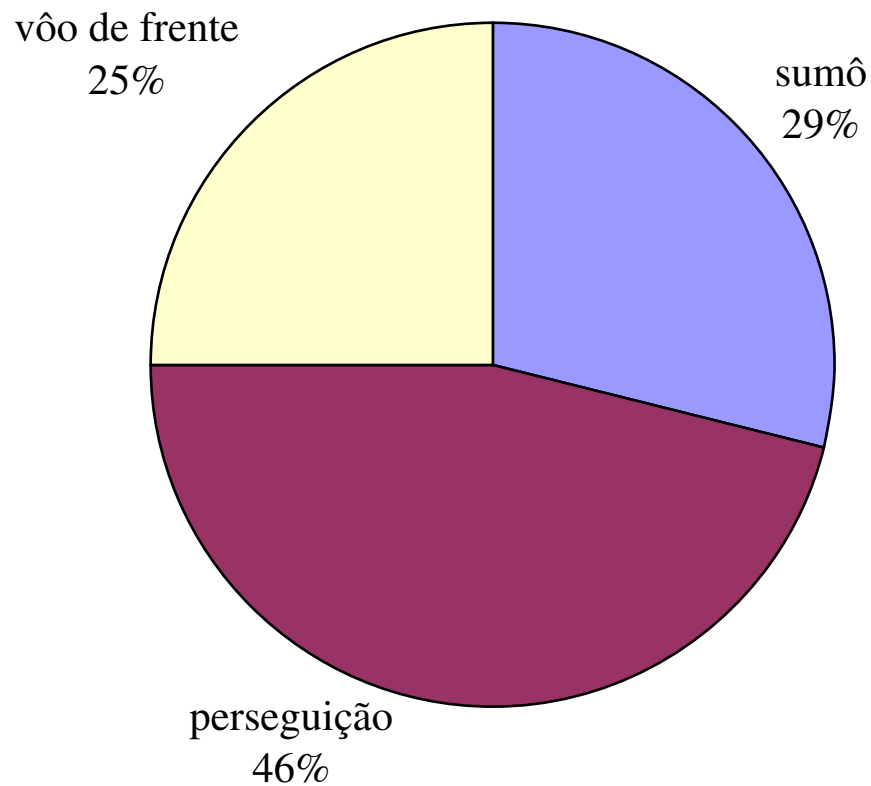


Figura 4.13 - A proporção de cada um dos comportamentos considerando-se a totalidade de interações apresentadas pelos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) durante a amostragem feita no período de setembro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=628).

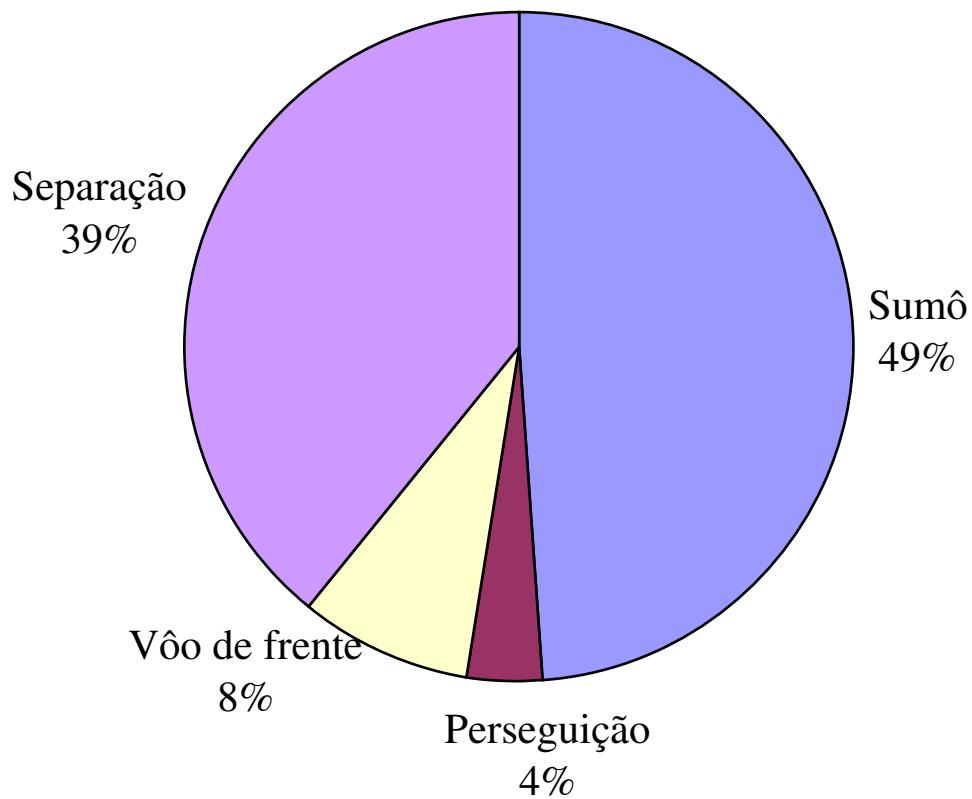


Figura 4.14 - Desfecho (proporção relativa) das perseguições que iniciaram interações entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=84).

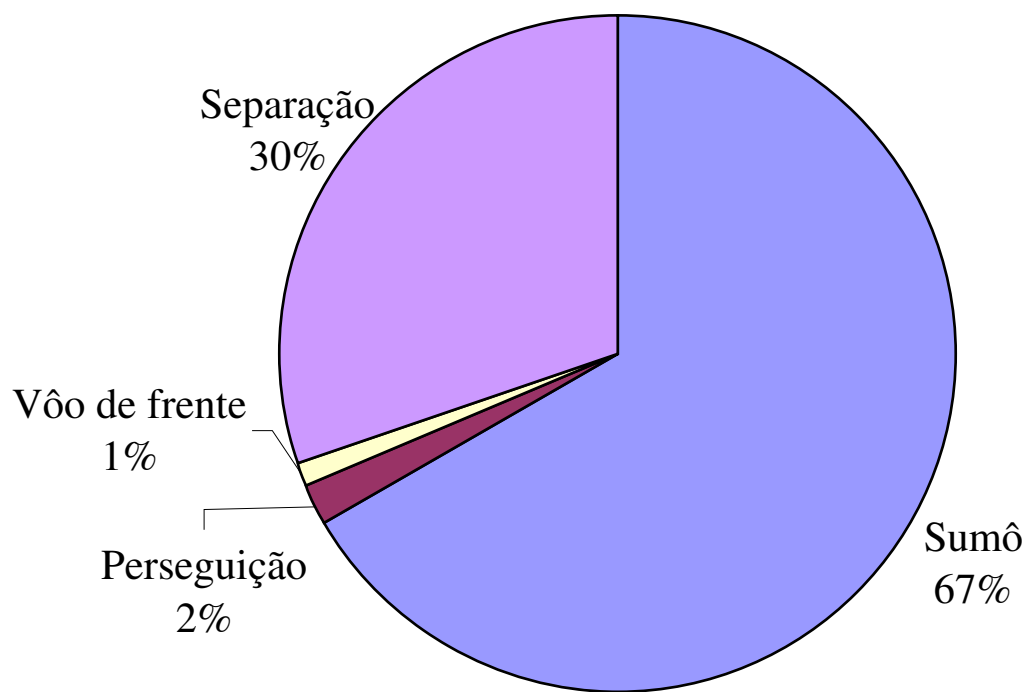


Figura 4.15 - Desfecho (proporção relativa) das perseguições que não iniciaram interações (observadas no meio da interação) entre machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=159).

Os confrontos tipo sumô ocorrem sobre folhas normalmente na faixa de 0,3 a 1 m acima do solo. Poucas interações foram iniciadas (4%, n=225, figuras 4.8 e 4.9) ou finalizadas (11%, n=194, figura 4.12) por este comportamento. Os confrontos geralmente ocorreram entre perseguições (figuras 4.9, 4.16 e 4.17). O comportamento sumô pode ser curto, com o mínimo observado de 1s, ou demorado, sendo o máximo observado de 149s, a média foi de 22,10s (n= 177; figura 4.7). Consideramos que um confronto tipo sumô foi seguido por outro sumô quando após o primeiro dos oponentes a sair voando (encerrando um sumô) pousa rapidamente em outra folha, sendo acompanhado pelo segundo oponente (com intervalo menor que 1s) e estes iniciam um novo sumo confronto, ou seja, não houve perseguição, vôo de frente ou separação dos indivíduos entre os sumôs (figuras 4.16 e 4.17).

Fidelidade ao Sítio

Nós observamos que os machos freqüentemente apresentaram fidelidade ao sítio, sendo que dos 66 indivíduos marcados, 38 (57%) foram observados por dois dias ou mais no mesmo local. Nós chamamos estes indivíduos que permaneceram por dois dias ou mais em um mesmo local de residentes (R), enquanto os outros machos marcados (vistos na área apenas no dia da marcação) foram chamados de não residentes (NR). Indivíduos residentes podem ser dominantes ou submissos, enquanto os não-residentes sempre foram submissos (para definições de dominante e submisso ver item dos resultados “Distribuição Espacial dos Machos e Caracterização Geral dos Ambientes Encontrados”). Dentre os 38 indivíduos avistados mais de uma vez 32 permaneceram na mesma área onde foram marcados. Apenas seis foram avistados em mais de um local em diferentes dias (figura 4.18), tendo estes percorrido as distâncias de 65 m, 65 m, 70 m, 85 m, e 350 m entre os locais.

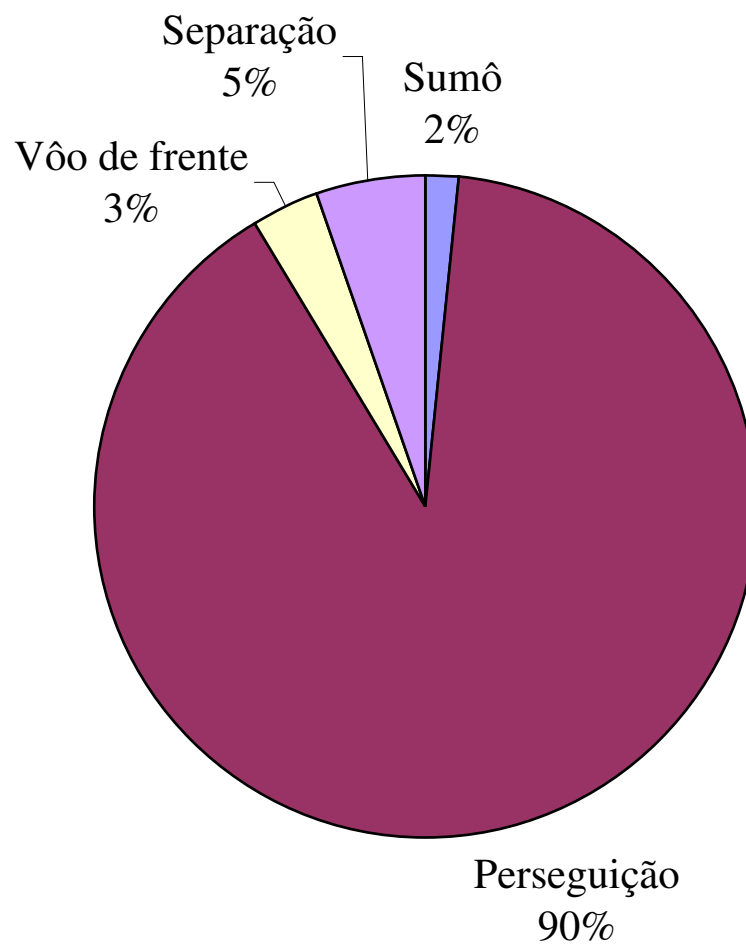


Figura 4.16 - Proporção relativa dos comportamentos anteriores aos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae).

Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=175).

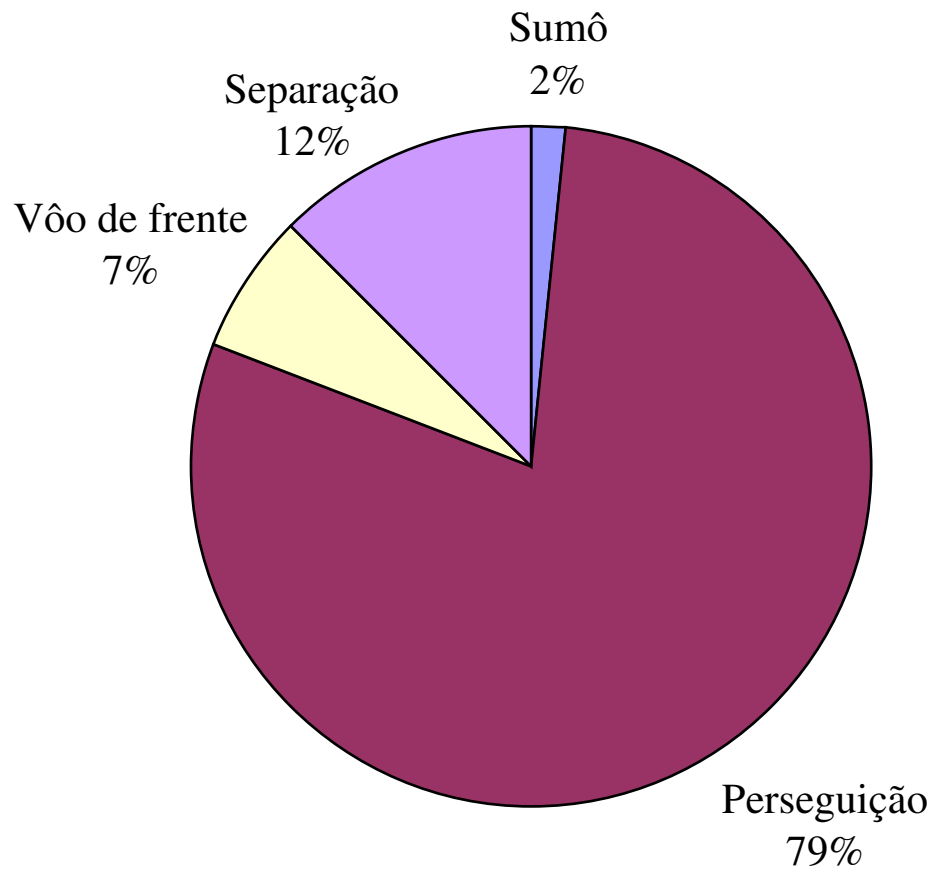


Figura 4.17 - Desfecho (proporção relativa) dos confrontos do tipo sumô apresentados pelos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=159).

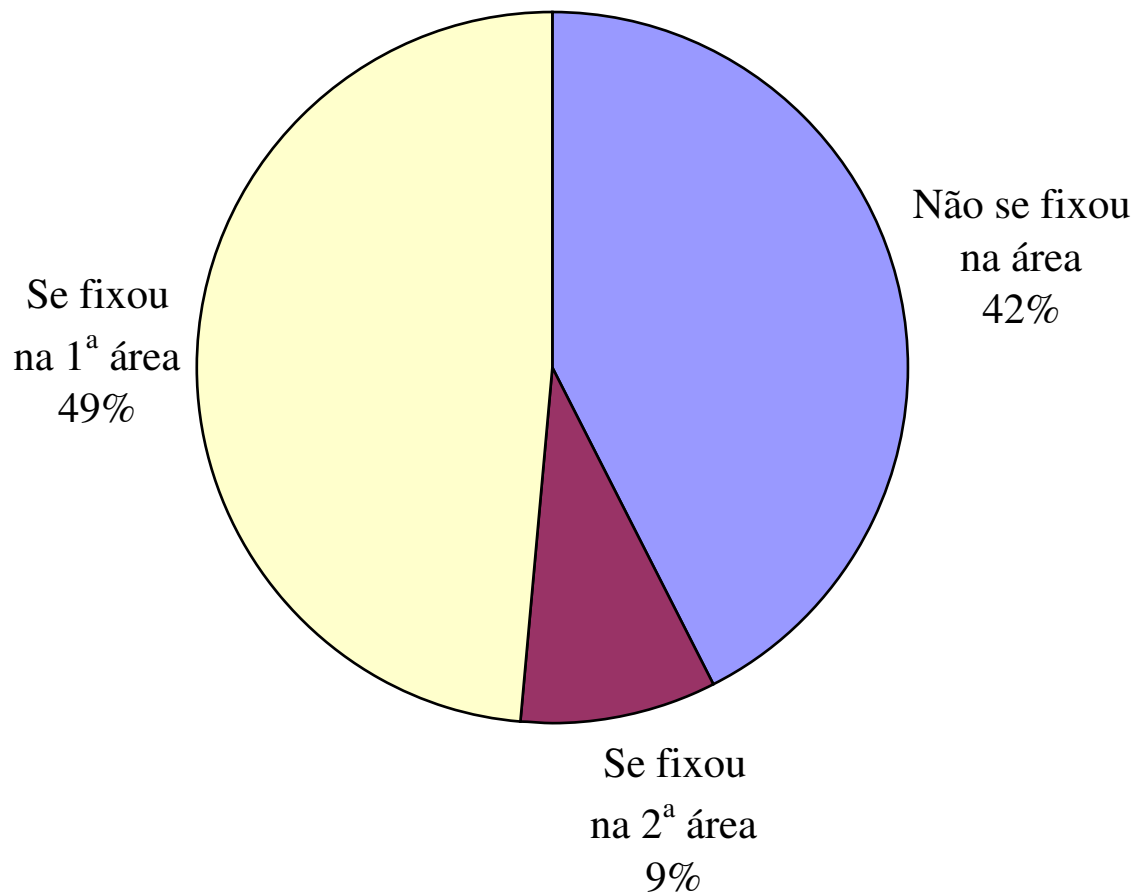


Figura 4.18 - Proporção de machos marcados que se fixaram na primeira ou na segunda área onde foram observados, ou então não se fixaram em nenhuma área conhecida. Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. (n=66)

É importante ressaltar que no final do período de atividade frequentemente observávamos os residentes se posicionando embaixo de alguma folha de plantas na arena. Em uma ocasião, observamos um indivíduo pousar embaixo de uma folha (16:00) e lá permanecer. Ao iniciarmos o transecto (9:30) no dia seguinte, o indivíduo ainda não tinha se tornado ativo e estava embaixo da mesma folha.

Os locais frequentemente apresentavam mais de um indivíduo residente e se mantiveram praticamente os mesmos entre as amostragens, sendo que alguns, como A e B apresentaram residentes em praticamente todas as amostragens (ver figura 4.1; Tabela 4.1). Dentre os residentes, o tempo médio de permanência foi de 6,08 dias ($n=39$; $EP=0,697$), tendo sido a maior permanência de 22 dias (indivíduo foi marcado no final de janeiro e permaneceu na mesma área até as observações de final de fevereiro). Desconsiderando este caso, os indivíduos não sobreviveram de uma amostragem até a do mês seguinte.

A principal razão para um indivíduo sumir de um agrupamento parece ser sua morte. Só foi observada uma situação de real confronto onde dois indivíduos residentes foram deslocados de uma arena por invasores (ver no final dos resultados “Expulsão de residentes por invasores”). A chuva parece ser especialmente importante como fator de mortalidade, pois considerando todos os indivíduos que desapareceram durante o estudo (44), 52,3% destes sumiram após períodos de chuva, enquanto o esperado seria de 33,3% (1/3 dos dias amostrados foram antecidos por períodos de chuva; $\chi^2=7,01$, $gl=1$, $p<0,01$, $n=44$).

Foram observadas duas situações de morte por predação por aranha, sendo uma por um Tomisidae em flor de Asteraceae (W. W. Benson, comunicação pessoal). A outra foi em uma área de concentração de machos (área B, figura 4.1), aonde vimos um indivíduo morto e envolvido por seda em uma teia (Araneidae, figura 4.19). Porém, esta situação



Figura 4.19 - Indivíduo de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) predado por aranha (Araneidae) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Foto Cláudio Patto.

parece não ser muito comum. Frequentemente observamos os indivíduos de *C. cadytis* desviando ou até mesmo se desgrudando de teias de aranha.

As interações entre “residentes” (RxR) e entre “residente e não residente” (RxNR) não seguiram os mesmos padrões. Residentes variam no seu grau de dominância e nos tipos de comportamentos que exibem. Um pouco mais da metade destes indivíduos nunca foi vista interagindo com sumô e quase um quarto nunca foi observado interagindo com outros machos (figura 4.20). Interações entre residentes e não residentes se limitaram a vôos de frente (2 em 7 duplas), e vôos de frente seguidos por perseguições (5 em 7 duplas). Não foi observado nenhum caso onde ocorresse confrontos do tipo sumô. Após a interação, o não residente se afastou do núcleo da área de encontro, às vezes retornando e provocando novas perseguições dos residentes. É importante ressaltar que quando um novo indivíduo (invasor) chega ao agrupamento e este posteriormente se tornará residente, as interações com os antigos residentes são como entre residentes (três comportamentos) desde o princípio, mesmo que os antigos residentes venham a deixar o local (ver item dos resultados “Expulsão de residentes por invasores”).

Nem todos os residentes participaram de confrontos do tipo sumô (figura 4.20), e houve ocasiões onde nenhum residente no território fazia sumô. Dentre os residentes que apresentaram este comportamento, a maioria o fazia sempre com o mesmo oponente. Não foi observado nenhum caso de um macho residente que passasse a fazer sumô após uma mudança na composição do agrupamento, como, por exemplo, após a morte do indivíduo dominante. Ou seja, não existe evidência que qualquer indivíduo tenha se tornado mais agressivo com o passar do tempo ou em diferentes situações: os indivíduos agressivos apresentaram esta característica desde o seu primeiro dia na arena.

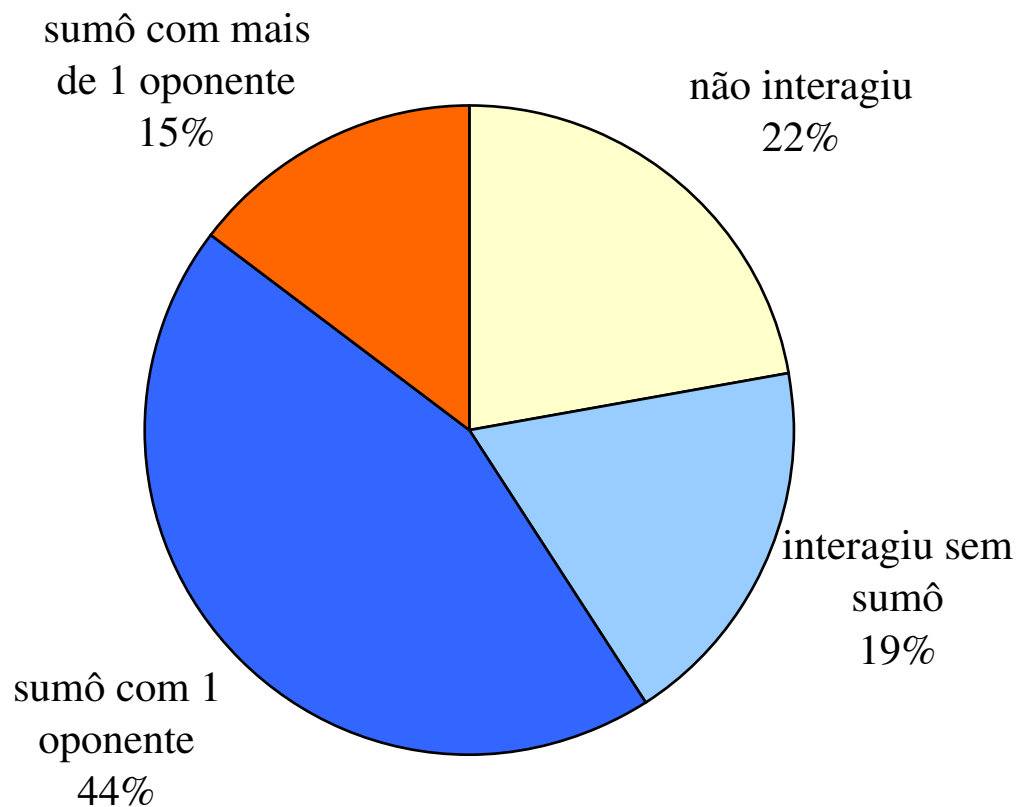


Figura 4.20 - Proporção de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) considerados residentes que apresentou cada um dos diferentes níveis de interações com outros residentes. Todos os machos conviveram com pelo menos um outro indivíduo residente. Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. (n=27 indivíduos)

Tamanho dos Indivíduos

O tamanho das asas anteriores dos machos (expresso pelo seu comprimento) variou entre 10,49 mm e 13,70 mm, sendo a média de 11,97mm ($n=55$; $EP=0,089$; figura 4.21). Considerando os pares de tamanho conhecido, tanto nas interações onde a dupla fez apenas vôo de frente ($n=3$) como naquelas em que ocorreram perseguições também ($n=6$) o oponente vencedor (que ocupava uma posição central privilegiada na arena em relação ao seu par, ou permaneceu no agrupamento enquanto o outro abandonou a área) era o indivíduo menor. Nos conflitos do tipo sumô o indivíduo perdedor é aquele que abandona o confronto voando primeiro, e na maioria dos casos este foi o maior oponente da dupla (figura 4.22), portanto os vencedores aqui também parecem ser os menores.

Na maioria das ocasiões os agrupamentos apresentavam um número de ocupantes pequeno demais (Tabela 4.1) para que pudéssemos relacionar o tamanho do indivíduo com sua posição hierárquica. Porém, o agrupamento da localidade B no mês de janeiro apresentou seis indivíduos de tamanho conhecido, permitindo sua análise. Nesta ocasião observamos dois indivíduos dominantes (localizavam-se na parte central da arena e faziam os três comportamentos), dois indivíduos sub-dominantes (interagiam sem confrontos do tipo sumô), e dois indivíduos errantes (não residentes, não foram observados por mais de um dia no agrupamento). Os indivíduos dominantes eram os menores, os sub-dominantes intermediários, e os errantes os maiores de todos (figura 4.23), indicando que os menores indivíduos devem ocupar posições privilegiadas.

Ao compararmos a média de diferenças de tamanho entre os oponentes que fizeram apenas vôos de frente ($\bar{X}=1,16$ mm; $EP=0,180$; $n=3$), aqueles que além deste comportamento fizeram perseguições também ($\bar{X}=0,74$ mm; $EP=0,035$; $n=6$), e aqueles

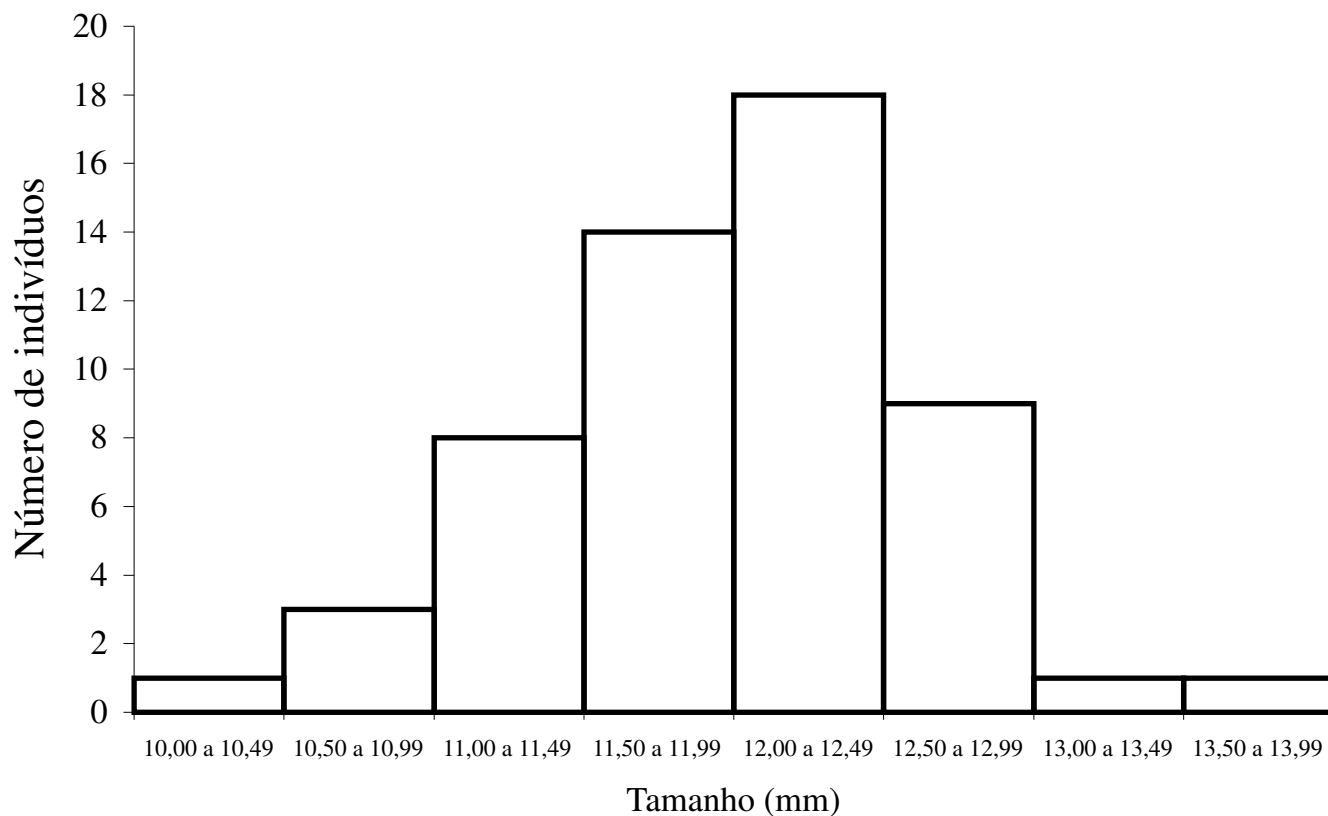


Figura 4.21 - Comprimento da asa anterior de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae). A amostragem foi feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP (n=55).

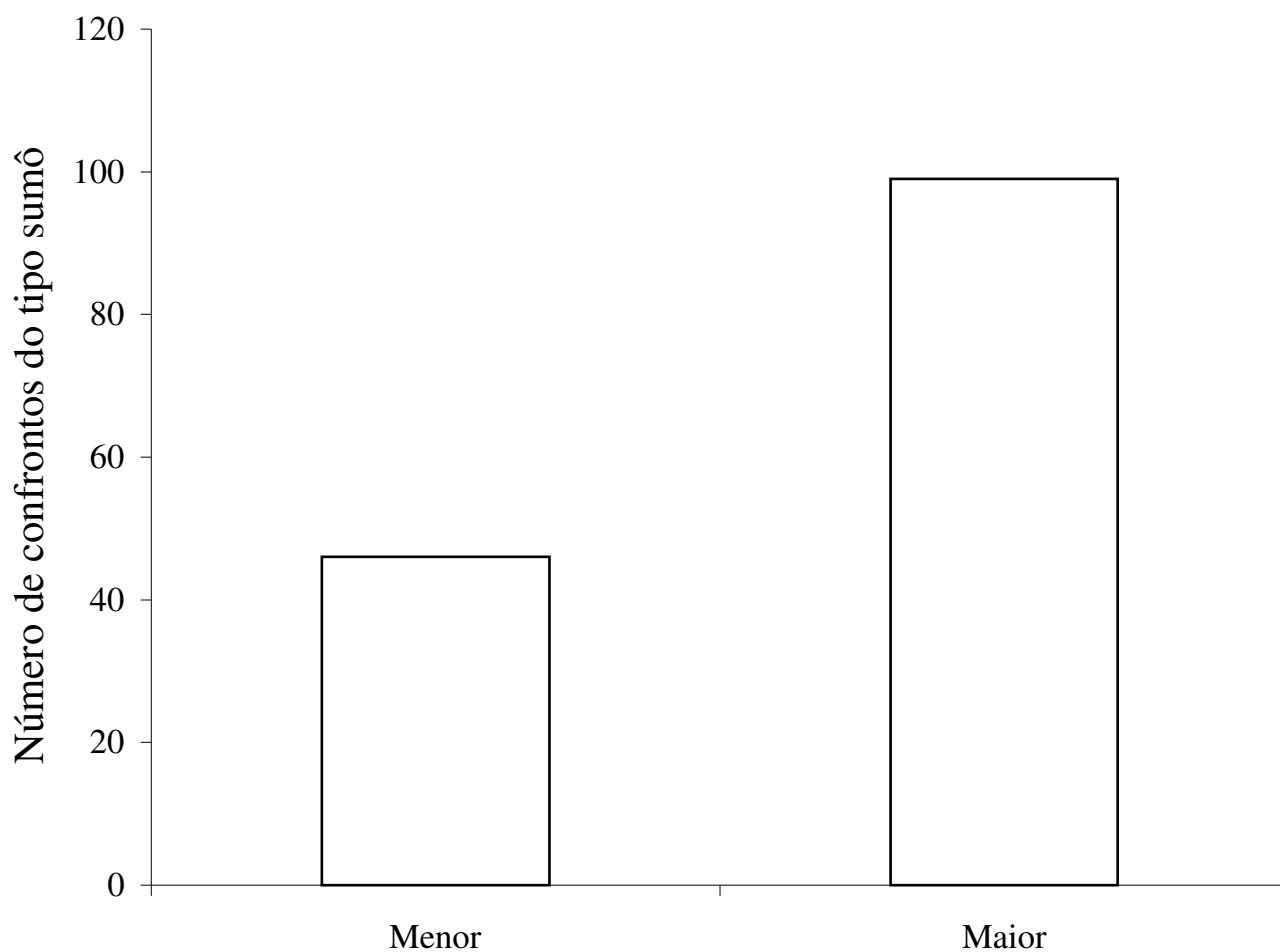


Figura 4.22 - Número de confrontos do tipo sumo em que o menor ou o maior indivíduo de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) foi o primeiro a voar. A amostragem foi feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

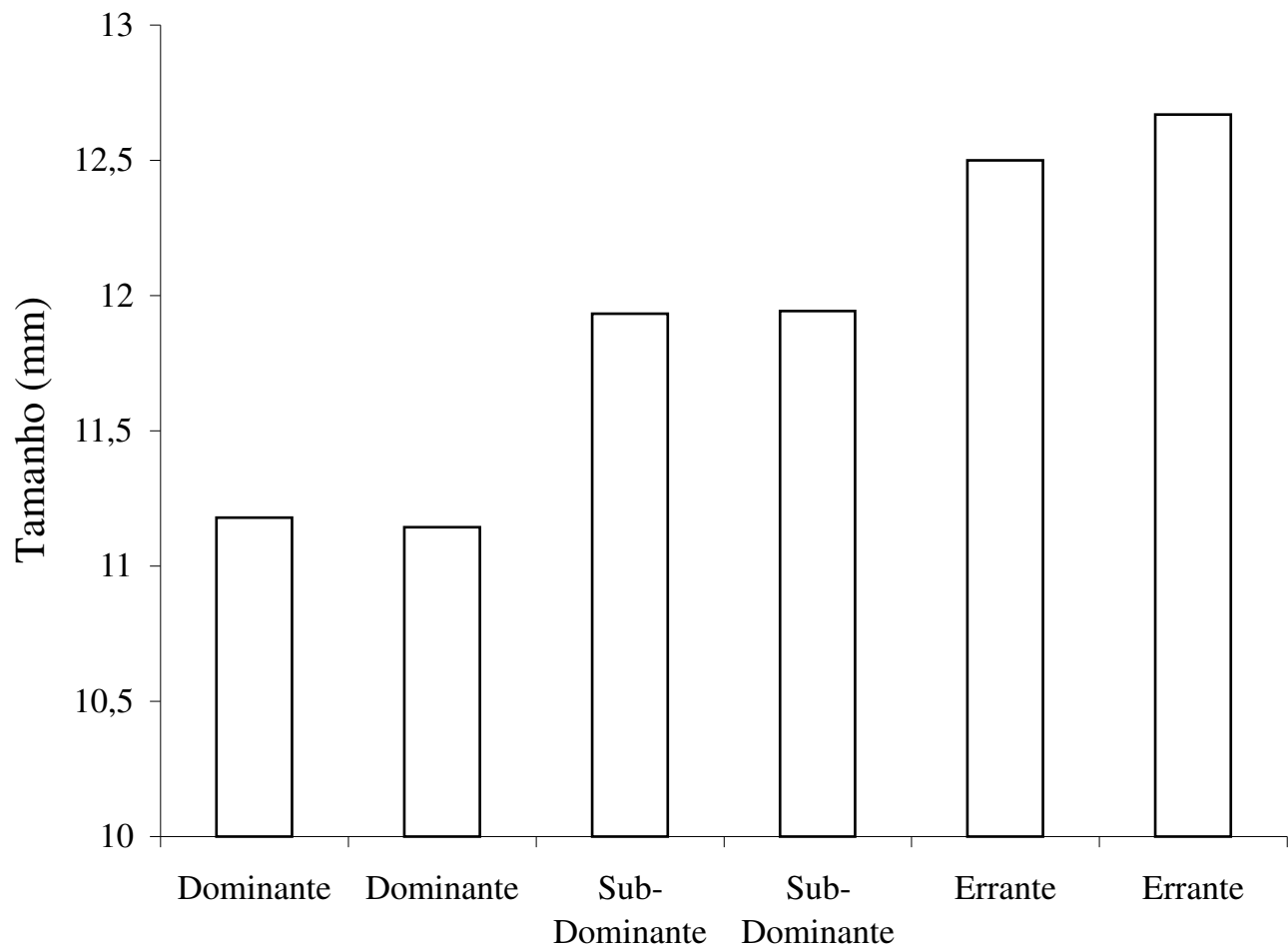


Figura 4.23 - Tamanho dos machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) pertencentes às diferentes classes hierárquicas do lek. Indivíduos observados em agrupamentos na localidade B no mês de janeiro de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP.

que também fizeram sumôs ($\bar{X}=0,30$ mm; $EP=0,065$; $n=9$), observamos que cada classe é composta de duplas progressivamente mais semelhantes ($F_{(2,18)}=25,764$; $p<0,001$; figura 4.24). Assim, os pares com grandes diferenças de tamanho entre si resolvem os confrontos com apenas vôos de frente, enquanto indivíduos um pouco mais semelhantes em tamanho apresentam perseguições também, e aqueles com tamanhos mais próximos fazem os três comportamentos, apresentando confrontos do tipo sumô.

Observamos 15 duplas de machos que fizeram vôo de frente. Ao considerarmos todos os vôos de frente observados para cada uma das duplas, verificamos que quanto maior a diferença de tamanho entre os oponentes, maior a probabilidade destes se separarem neste comportamento ($r_s=0,611$; $p=0,015$; $n=15$; figura 4.25). O vôo de frente também é em média mais curto entre duplas que apresentaram uma maior probabilidade de se separar após este comportamento ($r_s=-0,595$; $p=0,019$; $n=15$; figura 4.26), encerrando a interação. Isto sugere que quando a diferença de tamanho entre dois oponentes é grande, estes (em especial o indivíduo que desiste primeiro) percebem esta diferença com mais rapidez e logo se separam, sem prolongar a interação apresentando outros comportamentos (perseguição e sumô).

Observamos 11 duplas que fizeram perseguições. Aqui também verificamos que quanto maior a diferença de tamanho entre os oponentes, maior a probabilidade destes se separarem após este comportamento ($r_s=0,613$; $p=0,045$; $n=11$; figura 4.27). Porém, não há relação entre a duração média da perseguição e a probabilidade dos indivíduos se separarem ($r_s=-0,102$; $p=0,765$; $n=11$; figura 4.28). Assim, parece que caso uma maior diferença de tamanho fique clara entre os oponentes durante a perseguição estes optam pelo

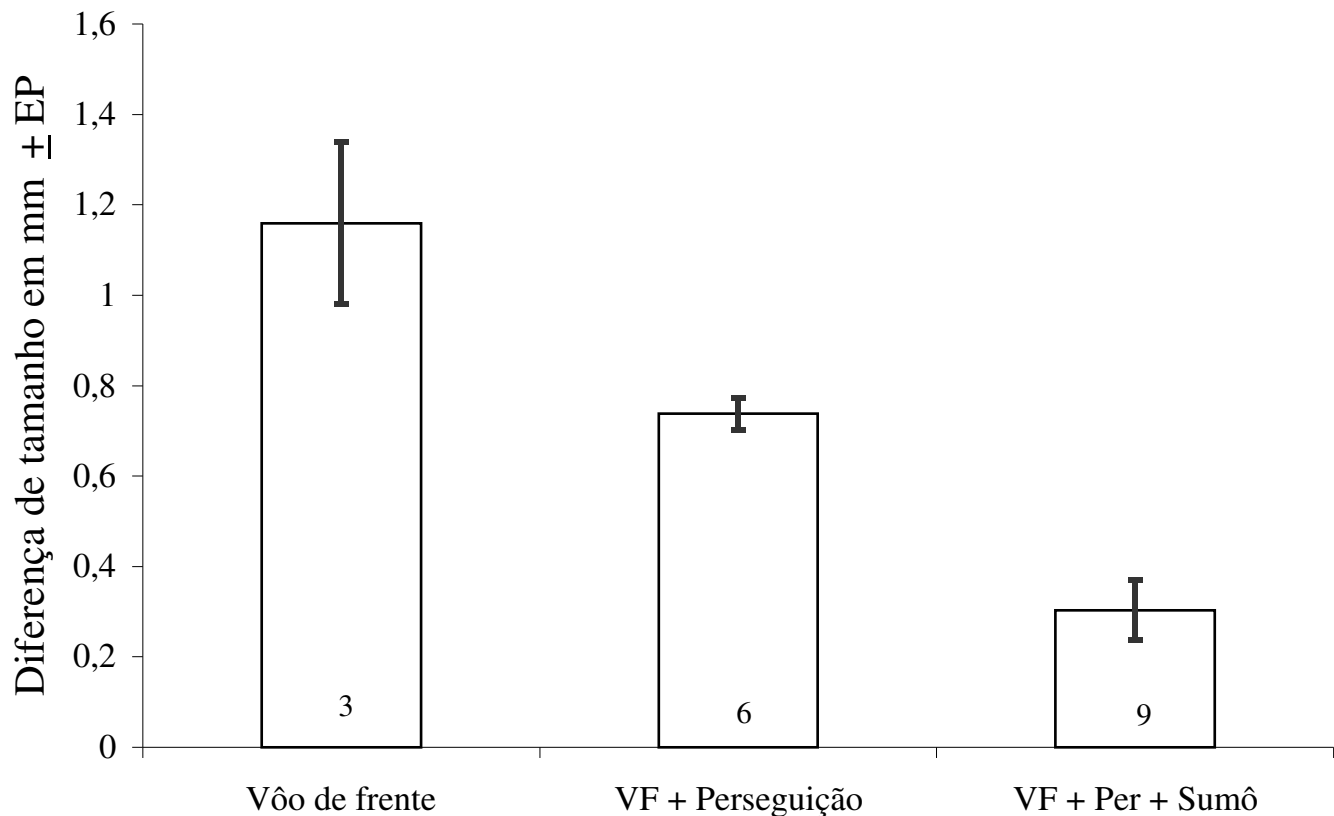


Figura 4.24 - Diferença média de tamanho (mm) $\pm$ EP observada entre duplas de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) que apresentaram como comportamentos durante a interação: apenas vôos de frente; vôos de frente e perseguições; vôos de frente, perseguições e confrontos do tipo sumô. Os números dentro das barras correspondem ao tamanho amostral. Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($F_{(2,18)}=25,76$; $p<0,001$)

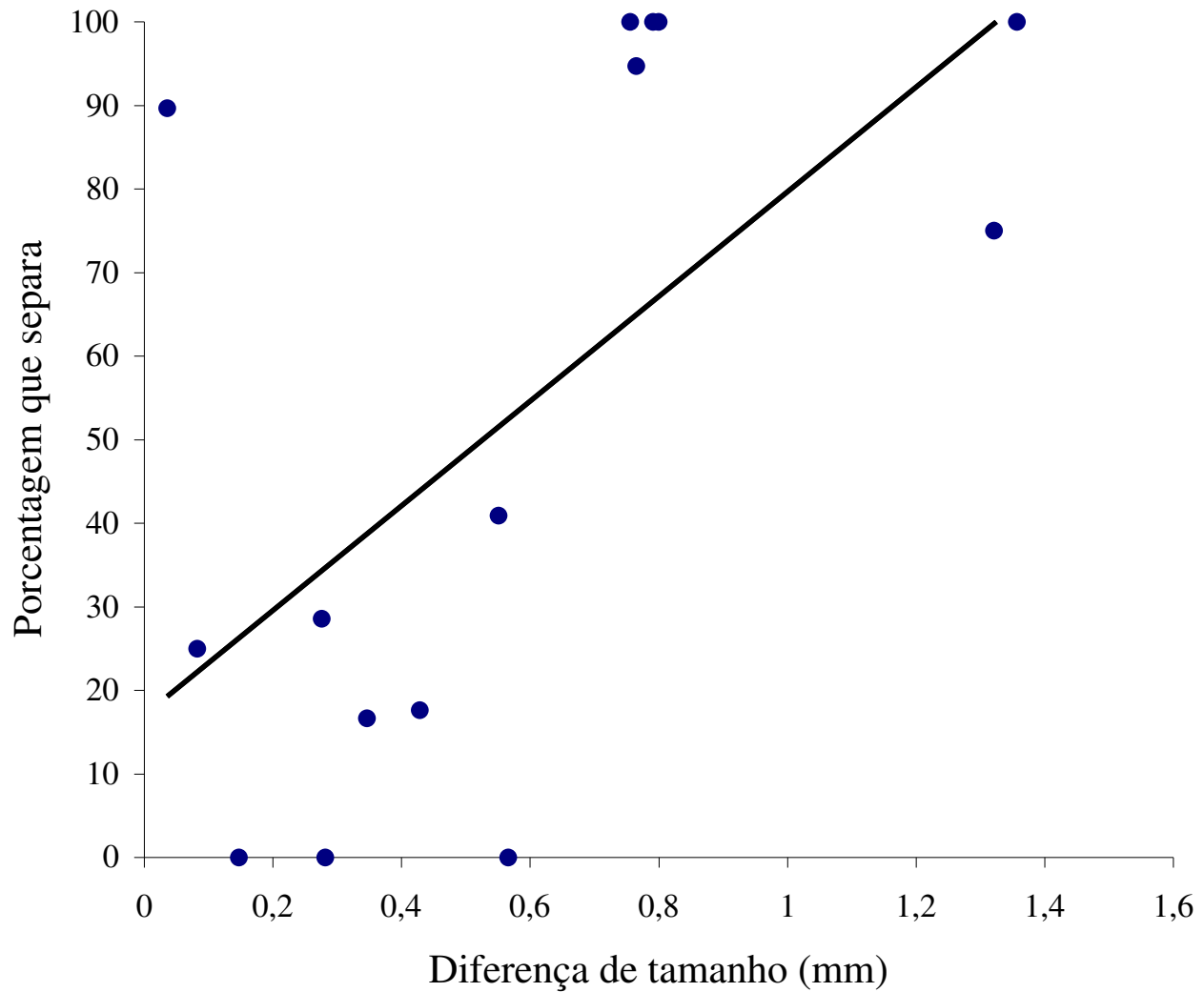


Figura 4.25 - Proporção de vezes em que duplas de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após vôos de frente relacionada à diferença de tamanho (mm) entre os oponentes. Linha de ajuste somente para fins ilustrativos (rs não tem ajuste). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($r_s=0,611$; $p=0,015$)

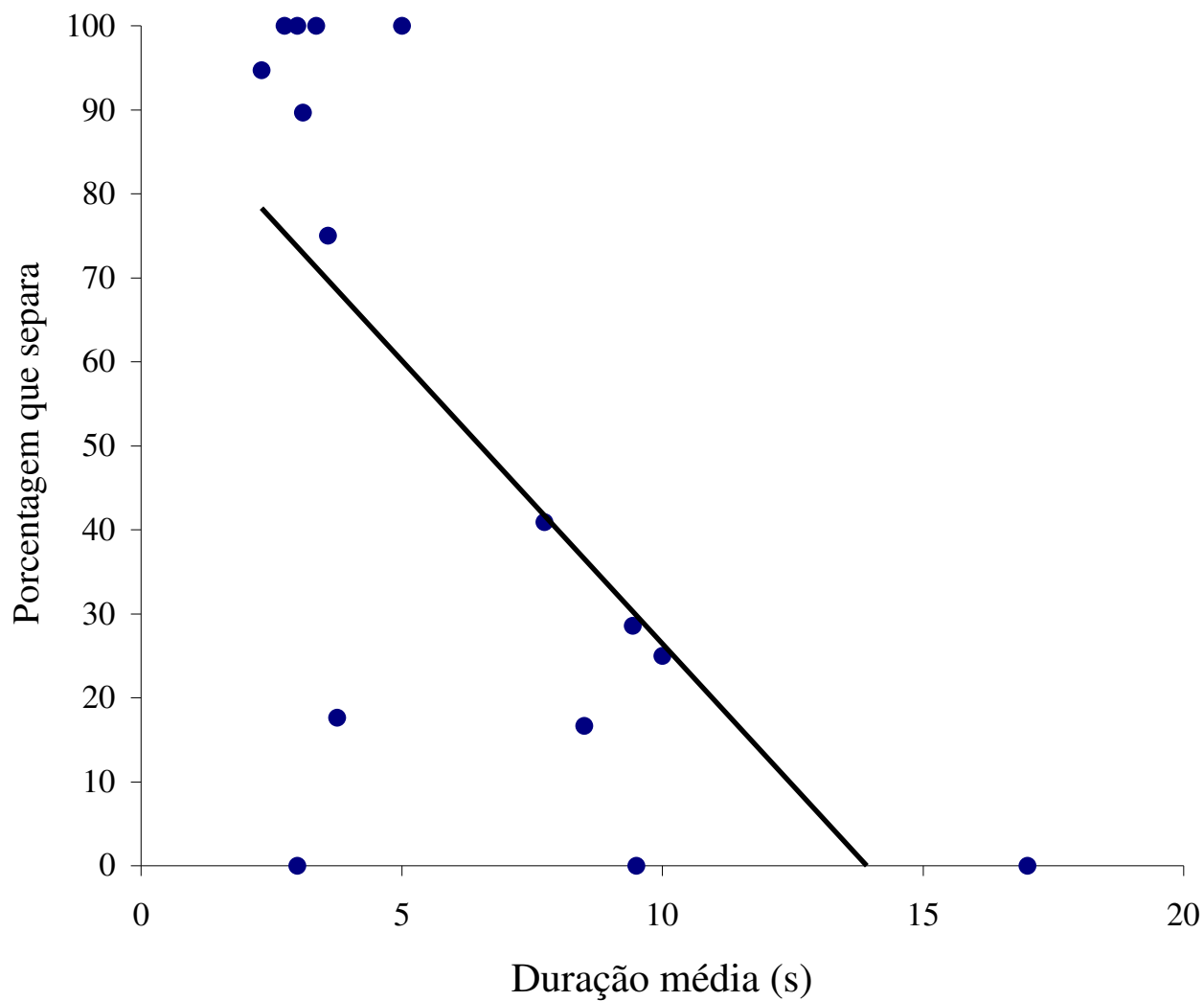


Figura 4.26 - Proporção de vezes em que duplas de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após vôos de frente relacionada à duração média do comportamento para a dupla. Linha de ajuste somente para fins ilustrativos (rs não tem ajuste). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($r_s = -0,595$; $p = 0,019$)

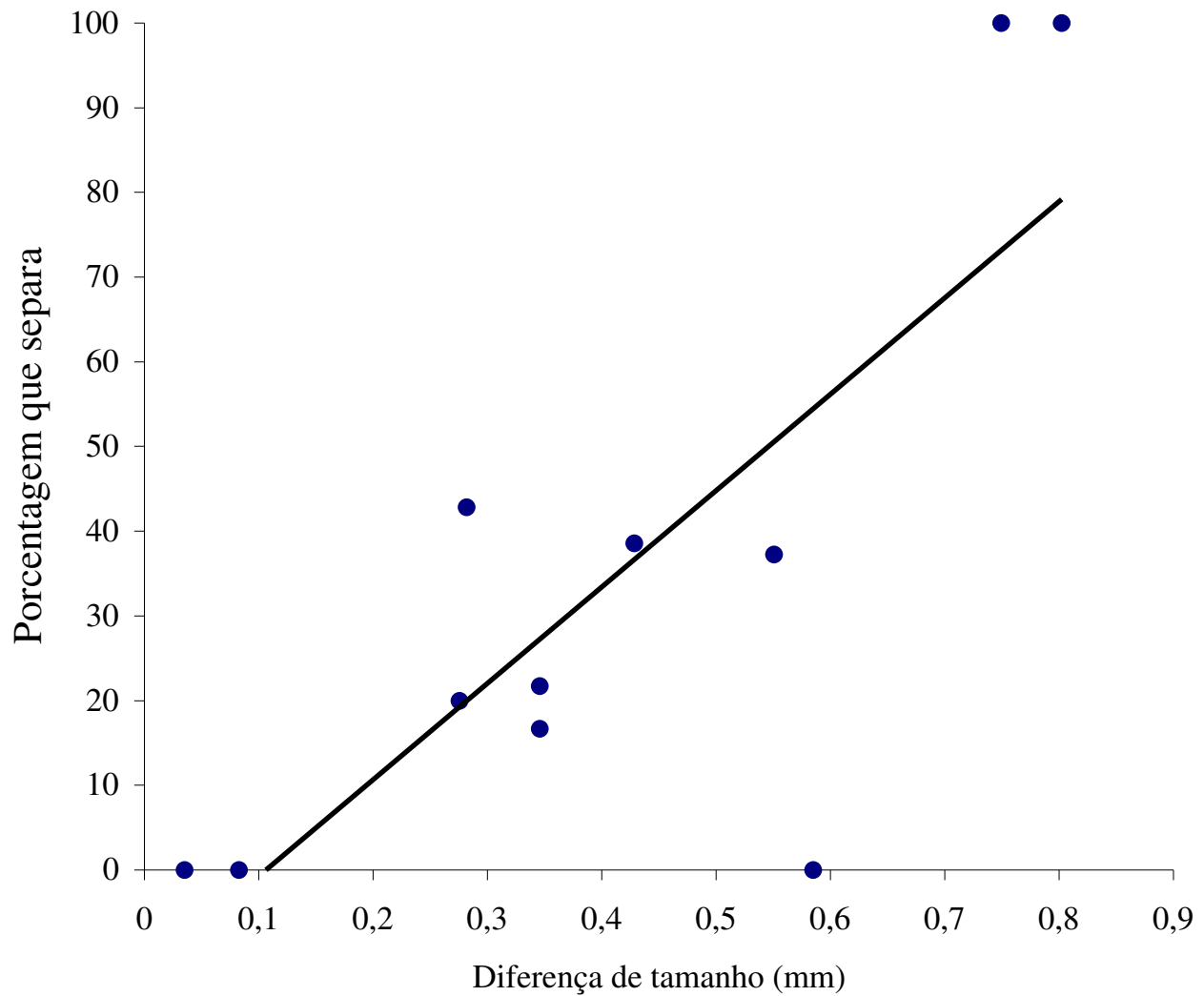


Figura 4.27 - Proporção de vezes em que duplas de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após perseguições relacionada à diferença de tamanho (mm) entre os oponentes. Linha de ajuste somente para fins ilustrativos (rs não tem ajuste). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($r_s=0,613$; $p=0,045$)

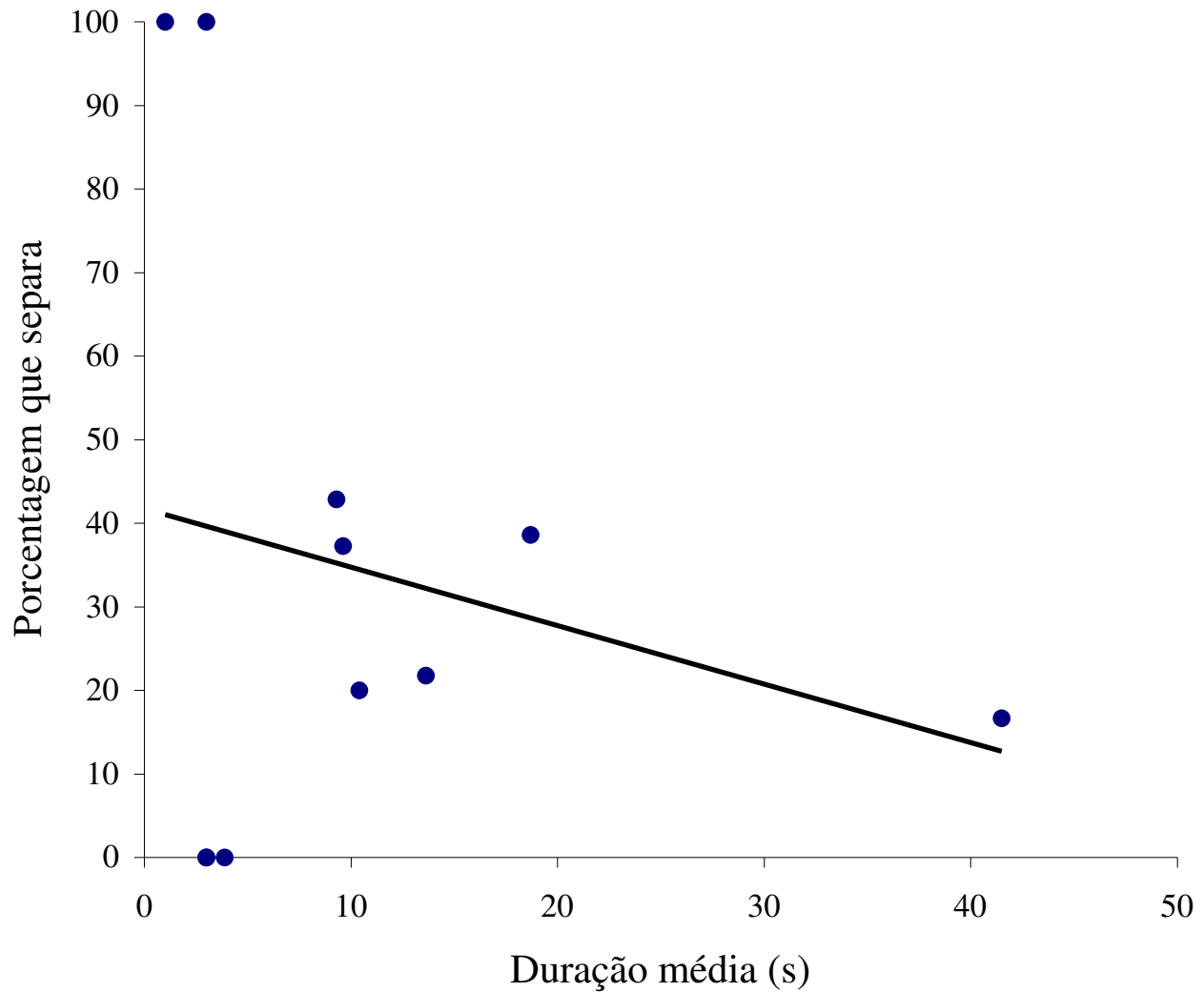


Figura 4.28 - Proporção de vezes em que duplas de machos de *Charis cadytis*

(Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após perseguições relacionada à duração média do comportamento para a dupla. Linha de ajuste somente para fins ilustrativos (rs não tem ajuste). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($r_s = -0,102$; $p = 0,765$)

fim da interação, sem iniciarem um comportamento potencialmente mais desgastante como o confronto sumô.

Apenas 8 das duplas marcadas fizeram confrontos do tipo sumô. Nestas, a diferença de tamanho entre os oponentes não influencia a possibilidade destes se separarem após este comportamento ($r_s=0,659$; $p=0,075$; figura 4.29), porém este resultado é apenas marginalmente não significativo. Isto pode ser um reflexo da pequena diferença de tamanho entre os oponentes das duplas que apresentam este tipo de confronto (figura 4.19). Ainda, separação não é um desfecho freqüente para este comportamento (figura 4.17). A duração média do sumô também não está relacionada à probabilidade dos indivíduos se separarem ($r_s=0,132$; $p=0,756$; figura 4.30). Assim, os indivíduos parecem não perceber as pequenas assimetrias existentes e continuam em conflito por longos períodos.

Os residentes que interagiram entre si apresentaram diferenças de tamanho menores ($\bar{X}=0,39$ mm; $EP=0,078$; $n=11$) que as diferenças de tamanho observadas entre residentes e não residentes ($\bar{X}=0,91$ mm; $EP=0,115$; $n=7$) ($t=3,869$; $gl=16$; $p=0,001$; $n=18$; figura 4.31), ou seja, os residentes dos agrupamentos parecem ser indivíduos de tamanhos mais próximos. Em todos os casos de interações entre residentes e não residentes, os indivíduos que permanecem no local (residentes) foram os menores ($t=-7,874$; $gl=6$; $p<0,001$; $n=7$; figura 4.32).

Expulsão de residentes por invasores

Foi registrado durante o estudo um único caso onde residentes antigos foram aparentemente substituídos por invasores. O local A (ver figura 4.1) apresentava dois machos residentes, indivíduos Ch01 (12,69 mm) e Ch02 (12,34 mm). Estes foram

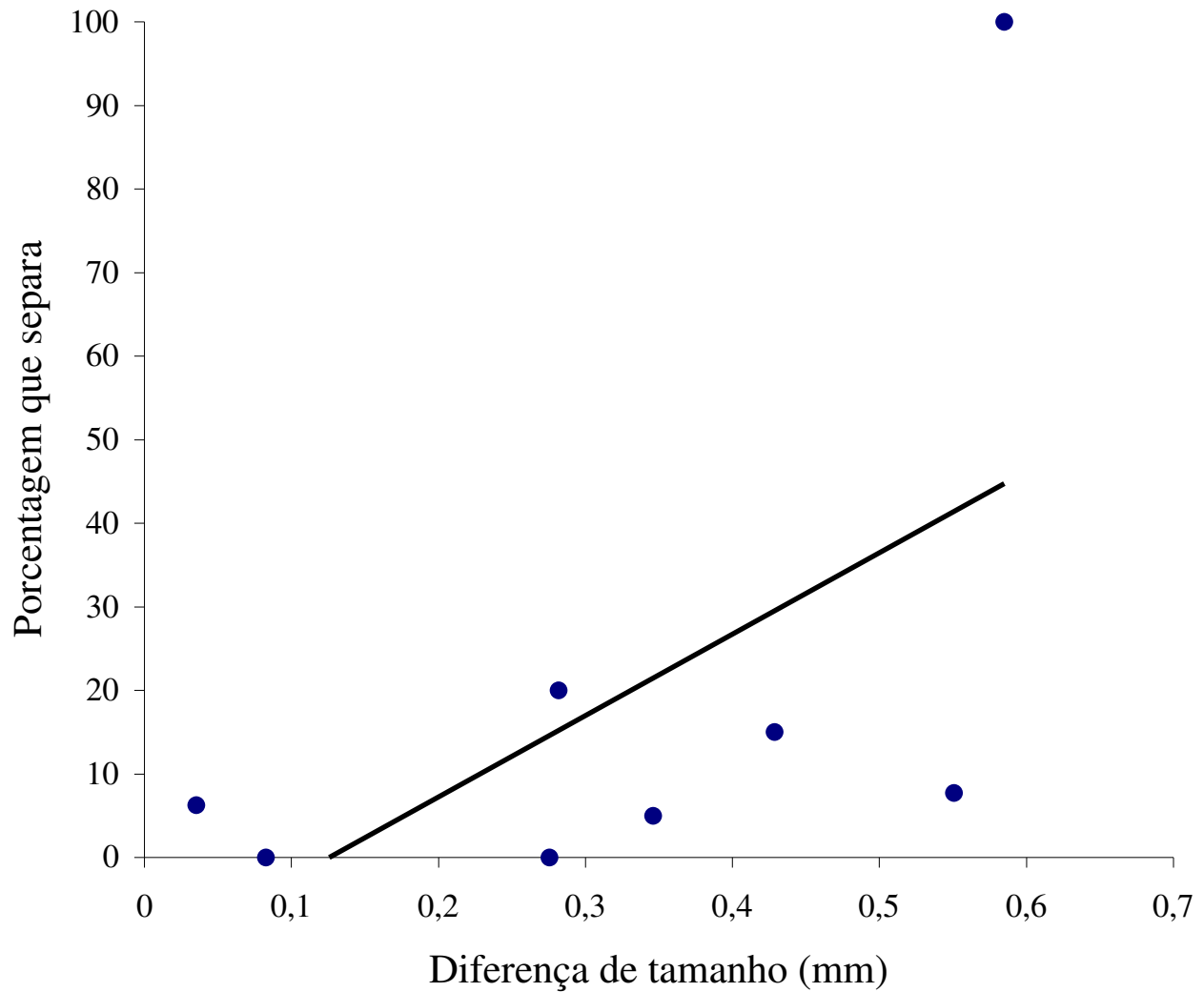


Figura 4.29 - Proporção de vezes em que duplas de machos de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após sumô relacionada à diferença de tamanho (mm) entre os oponentes. Linha de ajuste somente para fins ilustrativos (rs não tem ajuste). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($r_s=0,659$; $p=0,075$)

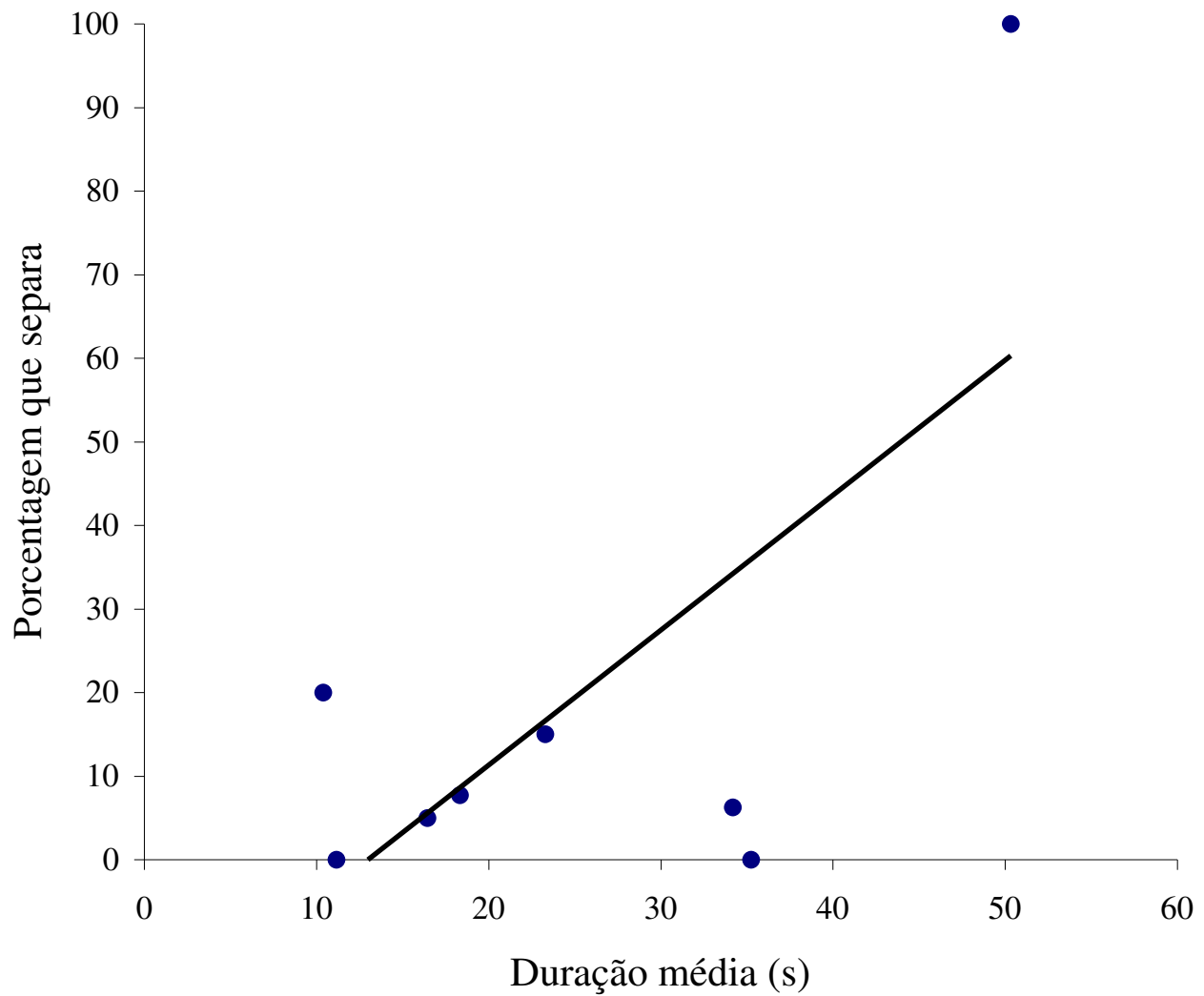


Figura 4.30 - Proporção de vezes em que duplas de machos de *Charis cadytis*

(Lepidoptera: Riodinidae) se separaram após sumô relacionado à duração média do comportamento para a dupla. Linha de ajuste somente para fins ilustrativos (rs não tem ajuste). Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. ($r_s = -0,132$; $p = 0,756$)

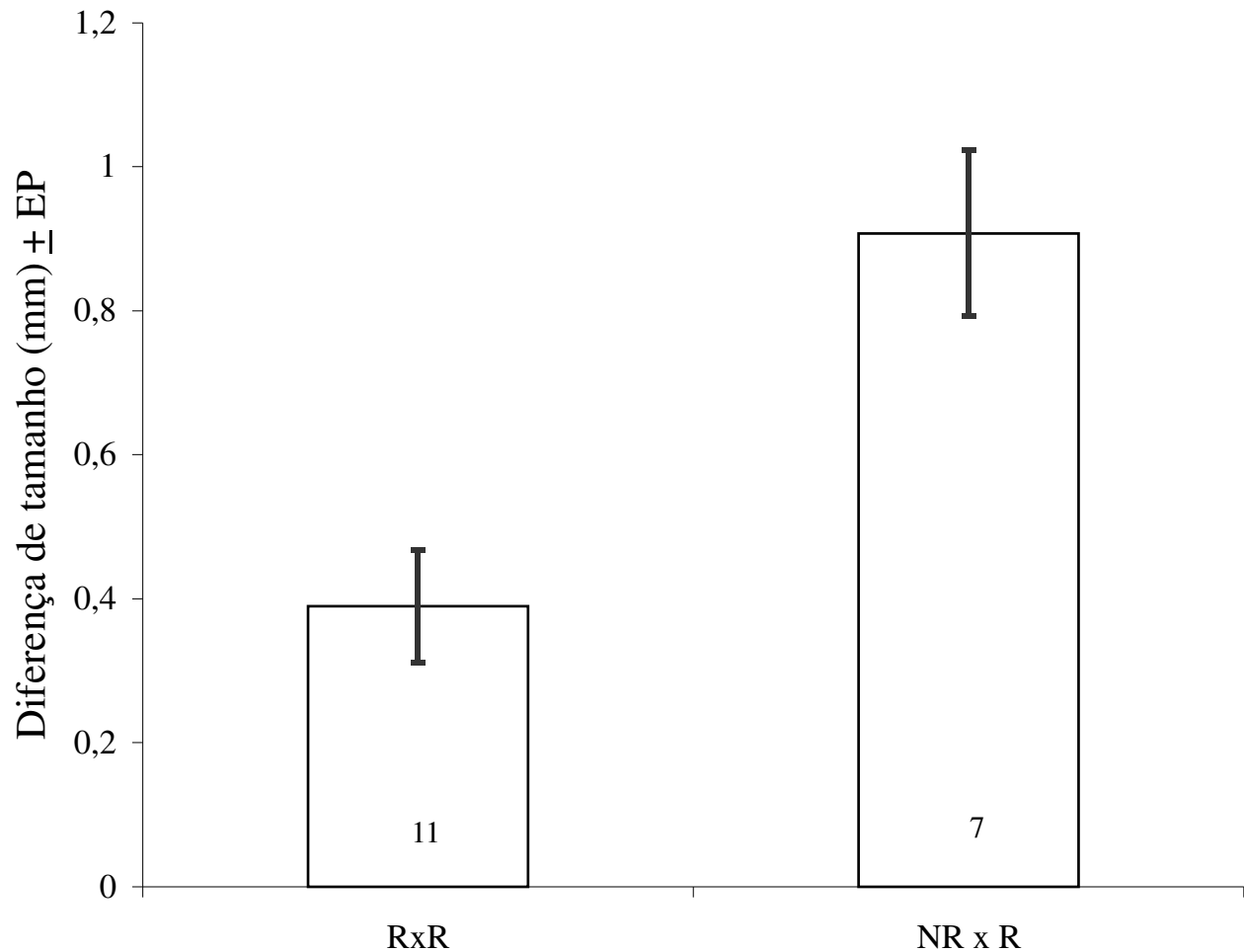


Figura 4.31 - Diferença de tamanho (mm) entre machos “residentes”, e entre “residente e não residente” de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) observados interagindo.

Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Os números dentro das barras correspondem ao número de duplas analisadas ($t=3,869$; $gl=16$; $p=0,001$).

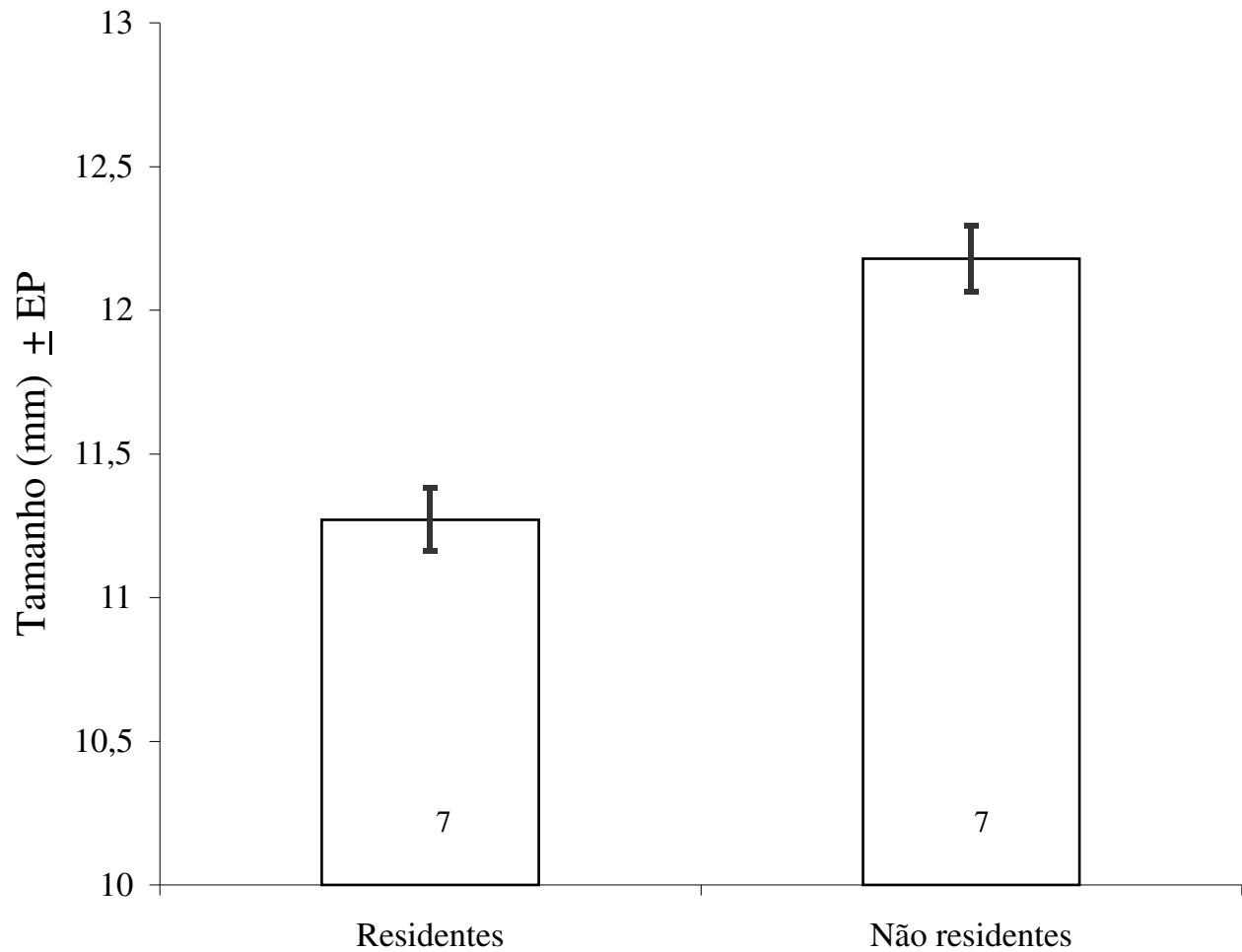


Figura 4.32 - Tamanho médio (mm) + EP dos machos residentes e não residentes de *Charis cadytis* (Lepidoptera: Riodinidae) que interagiram entre si. Amostragem feita no período de outubro de 2001 a junho de 2002 na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Os números dentro das barras correspondem ao número de machos analisados ($t=7,874$; $gl=6$; $p<0,001$).

observados no local nos dias 11 e 12 de outubro de 2001 interagindo exclusivamente entre si (com os três comportamentos).

No dia 13 de outubro as observações se iniciaram às 9:30 h e já estavam no local os indivíduos Ch01 e Ch02, que não interagem entre si provavelmente devido ao horário vespertino. O indivíduo Ch01 não foi mais visto após as 10:30 h, tendo sumido, sem registros de interações com outro macho naquele dia.

Por volta das 11 horas apareceu um novo indivíduo (sem desgaste alar, aparentemente jovem) no local que foi marcado, medido (12,06 mm) e chamado de Ch03. Às 11:13 h ele interagiu rapidamente com Ch02, fazendo sumô. Uma segunda e também breve interação entre esta dupla só foi registrada por volta das 12 horas.

Logo em seguida (12:03 h) um novo indivíduo que apareceu foi marcado, medido (12,49 mm), e designado como Ch04 e segundos depois já estava interagindo (apresentando os 3 comportamentos) com o Ch03 durante aproximadamente 1 minuto, e depois interagiu rapidamente (apenas vôo de frente e sumô, durante 30 segundos) com Ch02. A dupla Ch02 e Ch03 interagiu nova e rapidamente (apenas perseguição e sumô) por volta das 12:08 h, voltando a se encontrar apenas às 13:54 h. Durante estas quase duas horas Ch03 e Ch04 interagiram cerca de 15 vezes, apresentando os 3 comportamentos.

Às 13:54 h e às 14:11 h ocorreram inusitadas e rápidas perseguições com os três indivíduos (11 e 4 segundos de duração, respectivamente). Entre uma perseguição e outra ocorreram interações da dupla Ch03 e Ch04. Várias outras interações (só perseguições e sumô) ocorreram entre Ch03 e Ch04 até as 14:32 h, quando houve uma rápida interação (vôo de frente e perseguição) entre Ch02 e Ch04.

Nenhum indivíduo interagiu mais neste dia, as observações foram encerradas às 15:10 h. Nos próximos 5 dias, até 18 de outubro de 2001, foram observados apenas os

indivíduos Ch03 e Ch04 neste local, que interagem com alta frequência principalmente entre si, como o normal para dois machos residentes. Os machos Ch01 e Ch02 nunca mais foram vistos.

É importante ressaltar que os residentes em geral estavam tão envolvidos em suas interações, que foi possível observar algumas vezes onde uma fêmea chegava à área defendida, se alimentava e partia sem ter sido abordada por nenhum macho. Talvez fosse uma fêmea já copulada e não atrativa (através de feromônios) aos machos.

Discussão

Os agrupamentos formados por machos de *C. cadytis*, em geral, apresentam-se da seguinte forma: machos dominantes ocupam e disputam entre si uma área nuclear, enquanto submissos ficam em poleiros nas áreas periféricas que compõe o resto da arena, evitando contato. Os machos permanecem todo o tempo na arena (inclusive durante a noite), mas parecem utilizar poucas flores ou outros recursos na área nuclear. Todas as cópulas observadas ocorreram na área nuclear. O uso preferencial destas por indivíduos dominantes e o fato que dois machos agressivos não compartilham estas áreas sem haver interações (que podem cumular com a saída de um ou do outro indivíduo), indicam que o agrupamento é a arena de encontro e a área nuclear é um território de acasalamento disputado por machos dominantes.

Desta maneira, os machos de *C. cadytis* parecem estar organizados como um lek, um local de encontro sem recursos onde os machos fazem exhibições e as fêmeas visitam com a única finalidade de acasalar. Além disso, os critérios para esta estratégia são (i) machos não provêm nenhum tipo de cuidado parental, (ii) existe uma arena que é visitada por fêmeas e na qual ocorrem a maioria dos acasalamentos, esta representa apenas uma porção limitada de espaço do habitat utilizado pela espécie, e (iii) os locais de exibição dos machos não contém recursos significativos necessários para fêmeas, além dos machos (Höglund e Alatalo 1995). Fêmeas de *C. cadytis* podem visitar flores nos locais de encontro, porém existem flores em muitos locais do transecto e as áreas de encontro não ficam em cima de concentrações destes

recursos, que poderiam explicar sua atratividade para fêmeas. É interessante ressaltar que a definição de lek apresentada por Höglund e Alatalo (1995) não menciona territorialidade, que é, portanto, opcional. Porém, a distribuição agrupada de territórios em determinados habitats pode caracterizar um lek (Höglund e Alatalo 1995), e esta é a forma mais comumente encontrada em borboletas (Lederhouse 1982, Knapton 1985).

O lek apresentado por *C. cadytis* possui uma característica marcante dos leks apresentados por insetos: aparentemente não há reconhecimento individual entre os machos. Os machos que compõe o lek não se reconhecerem individualmente implica em eles interagirem continuamente para estabelecer a hierarquia. O reconhecimento individual é uma das características mais marcantes em leks de vertebrados, onde os machos interagem poucas vezes para determinar a dominância, sendo sua colocação reconhecida a partir de então. Porém, algumas vezes a posição de um macho pode não estar clara, sendo necessário que ele interaja continuamente (Höglund e Alatalo 1995).

Uma outra diferença importante entre leks de vertebrados e invertebrados é a escolha pela fêmea sobre com qual macho ela copulará. Em vertebrados esta é uma característica muito comum, mas nem tanto em invertebrados. Enquanto machos de vertebrados costumam investir em demonstrações de saúde e beleza para impressionar fêmeas e serem escolhidos por estas para copular, em invertebrados qualquer tipo de acesso preferencial a fêmeas será determinado pela competição entre machos no lek, e estas serão perseguidas e copuladas sem muita escolha de sua parte (Höglund e Alatalo 1995). Porém, na borboleta *Papilio polyxenes* (Papilionidae) as fêmeas parecem ser capazes de controlar com qual macho irão copular (Lederhouse 1982). Em *C. cadytis* esta característica ainda permanece desconhecida.

Nem todos os machos disputam a área nuclear. Vários machos interagem pouco e se colocavam periféricamente na arena. Estes machos provavelmente não eram suficientemente agressivos, ou jovens e hábeis, para defender a área nuclear de concorrentes. Sua estratégia parece ser posicionar-se próximo à área central e assim conseguir interceptar alguma fêmea que se aproxime. Esta tática reprodutiva, chamada de macho satélite, é apresentada por várias espécies de animais, mas nunca foi reportada para borboletas (Höglund e Alatalo 1995; Alcock 1998). Na ave *Philomachus pugnax* (Charadriiformes: Scolopacidae) os machos apresentam duas estratégias principais: (i) defesa de territórios em leks onde copulam com fêmeas visitantes; e (ii) não defender territórios e visitar leks quando estes estão sendo visitados por fêmeas, sendo esta estratégia chamada de satélite (van Rhijn 1983; Höglund e Alatalo 1995). Por ser uma estratégia alternativa, o sucesso reprodutivo de machos satélites é menor que o dos machos territoriais, e em *P. pugnax* satélites correspondem a aproximadamente 20% da população, porém são responsáveis por apenas 12% das cópulas (Höglund et al. 1993).

Os machos de *C. cadytis* interagem agonisticamente entre si, organizando-se nestes leks. Os três tipos de comportamentos observados parecem representar estágios de uma avaliação mútua entre adversários, onde os menores parecem estar em vantagem. O vôo de frente, parece produzir uma rápida comparação entre os oponentes, onde estes avaliam suas chances. Comumente ocorre em um primeiro momento na interação, apresentando assim os adversários mais díspares que rapidamente resolvem o confronto, se separando. Durante este comportamento provavelmente os indivíduos conseguem comparar o seu tamanho por se posicionarem frente a frente durante o vôo com os corpos perpendiculares ao solo, mas paralelos entre si. As manchas cor de laranja na ponta superior das asas talvez possam ser usadas como “marcas” que permitem aos rivais comparar o comprimento das asas.

Corroborar com esta hipótese o fato de que em muitas outras espécies de *Charis* não existe esta característica (DeVries 1997), sugerindo que seja um caráter derivado e, portanto, tenha uma função adaptativa. A localização da mancha na asa também é consistente com a função de comparação de tamanho. Parece possível que um animal que apresentasse estas manchas um pouco menos na ponta da asa pudesse “enganar” o seu adversário se fazendo passar por um indivíduo menor. Porém, o indivíduo “mentiroso” acabaria em um confronto do tipo sumô com um macho avaliado como igual, mas que na realidade seria superior.

Já as perseguições ocorrem geralmente em um momento intermediário das interações e parecem intimidar o indivíduo em desvantagem. Assim, caso algum dos oponentes esteja em uma posição inferior no processo da interação, e não existe previsão de que esta situação seja invertida, a perseguição pode ser o suficiente para afugentá-lo. É a maneira do indivíduo dominante continuar a briga se o submisso não desiste. Porém, caso não esteja claro ainda qual indivíduo está em posição inferior, os oponentes partem para uma nova etapa da interação: confrontos do tipo sumô.

O sumô além de ser um tipo de comportamento desconhecido até agora para borboletas, representa uma interação nada usual para este grupo de insetos: os adversários interagem pousados em uma folha. Aqui, mesmo freqüentemente não sendo o final do confronto, é o momento mais agressivo da interação devido ao contato físico direto entre os adversários. Mesmo assim, os indivíduos que apresentam este comportamento o repetem diversas vezes, entremeado por perseguições. Estes confrontos parecem ser de baixa intensidade, pois, apesar do contato físico direto, nenhuma injúria física foi observada. Disputas convencionais de baixo impacto parecem raras em borboletas (Hernández e Benson 1998), e interações altamente estruturadas entre indivíduos pousados são desconhecidas.

No lek de *C. cadytis* machos dominantes que fazem sumô estão disputando o uso da área nuclear de uma arena. O início deste comportamento é marcado por um macho pousar em uma folha da arena nuclear, sendo imediatamente seguido pelo pouso do segundo. A atitude do primeiro macho pode ser interpretada como uma afirmação de posse do local, visto que o indivíduo pousou em uma folha da arena, ocorrendo a imediata resposta do segundo que o desafia a lutar pelo posto. Os oponentes tentam, então, tirar o equilíbrio do adversário, e o perdedor voará abandonando o posto. Na tentativa de desestabilizar seu rival o indivíduo vencedor coloca suas asas sob as do oponente para assim, ao abri-las, desequilibrar o perdedor e forçá-lo a voar. Esta é uma habilidade que envolve agilidade e, portanto, talvez seja maior em machos menores. Na borboleta *Heliconius hewitsoni* (Nymphalidae) apenas os maiores machos conseguem pousar sobre as pupas de fêmeas emergindo, mas dentre estes os menores conseguem mais hábil e rapidamente curvar seu abdome e copular com elas (Deinert et al 1994). Podemos pensar também que o macho maior teria mais força para abrir suas asas, porém ele só poderia usar esta característica após colocá-las sob as do oponente, necessitando assim primeiro de sua agilidade.

Devido à dificuldade em resolver conflitos entre indivíduos dominantes similares de *C. cadytis*, longos intervalos passam com dois ou mais machos competindo (principalmente através de conflitos do tipo sumô) sem que fique claro quem é superior. Parece provável que os confrontos do tipo sumô não possam ser mais violentos sem o risco de uma injúria séria. Se as lutas são de baixo custo, em especial para o perdedor, não existe razão para ele desistir (caso as capacidades de luta sejam equivalentes e as reservas energéticas adequadas), desde que o aumento na probabilidade de acasalamento compense os gastos e riscos adicionais. Quando os concorrentes são semelhantes e o provável vencedor não é evidente, não existe maneira de resolver o conflito, visto que ambos provavelmente

sofrieriam fortemente se fossem brigar de forma violenta. Deste modo, os machos estão claramente usando confrontos convencionais de avaliação e resolução de disputas para o controle da área de acasalamento.

Em lepidópteros territoriais há diferentes fatores que podem influenciar qual indivíduo levará vantagem nas disputas. Os mais conhecidos são residência (Austad et al. 1979; Lederhouse 1982; Knapton 1985), tamanho corporal dos indivíduos (Rosenberg e Enquist 1991; Hernández e Benson 1998), e temperatura corporal (Hardy 1998; Stutt e Willmer 1998). Para os machos de *C. cadytis* o tamanho relativo dos oponentes parece ser o fator determinante para a definição da interação que a dupla apresentará. Esta diferença entre os adversários determinará quais comportamentos eles apresentarão e em qual provavelmente se separarão. Os machos menores parecem vencer as interações e ocupar posições privilegiadas no lek, o que pode ser considerado inusitado, pois tamanho implica em maior massa muscular e uma maior capacidade de briga (Gwynne 1980; Borgia 1982; Johnson 1982; Rosenberg e Enquist 1991). A borboleta *Heliconius sara* (Nymphalidae) também contraria a intuição, os menores machos têm mais sucesso territorial (Hernández e Benson 1998).

O fato de o tamanho dos indivíduos ser importante em disputas territoriais de borboletas causa muita discussão (veja revisões em Kemp 2000, Kemp e Wiklund 2001). As interações agonísticas conhecidas para lepidópteros são principalmente aéreas (Kemp e Wiklund 2001) e Andersson (1994) coloca que tamanho não deve ser importante neste caso, mas sim a capacidade dos indivíduos em realizar manobras de voo. Porém, os confrontos do tipo sumô apresentados por *C. cadytis* são fundamentalmente “terrestres”. Desta maneira, *C. cadytis* parece representar o primeiro caso de uma vantagem competitiva proveniente de brigas entre borboletas se deslocando num substrato sólido.

Assim os machos de *C. cadytis* apresentam comportamentos nada convencionais para borboletas em suas interações agonísticas. Os agrupamentos destes machos estão organizados sob a forma de leks com machos satélites, onde os mais dominantes parecem ser os menores indivíduos. Tais características tornam esta espécie singular no contexto atual de ecologia reprodutiva de borboletas. A falta de conhecimento sobre estratégias reprodutivas no grupo Riodinidae sugere que novas situações inusitadas como esta poderão ocorrer.

É comum que os machos de espécies raras se concentrem em ambientes onde provavelmente encontrarão fêmeas para melhorar as chances de acasalamento. Nestes locais, é freqüente que a competição entre machos estabeleça algum tipo de organização entre eles para o acesso a fêmeas. A seleção para aumentar as chances de encontrar com um parceiro freqüentemente torna os machos agressivos entre si, gastando tempo e energia nesta atividade, além de correrem riscos como o de injúria e morte, mas compensados com maior número de descendentes (Thornhill e Alcock 1983).

A borboleta *Charis cadytis* (Riodinidae) apresenta agrupamentos de machos em trechos úmidos de trilhas na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Sua abundância é maior na estação chuvosa, com o pico em janeiro, se conformando ao padrão para espécies de matas tropicais do sudeste brasileiro. O período de atividade destas borboletas entre as 9h e as 16h, concentrado no período mais quente do dia, é semelhante ao observado em grande parte dos riodinídeos. Os machos passam a maior parte do seu pico de atividade interagindo entre si, o que sugere que a competição intrasexual é forte.

Várias espécies de Riodinidae formam agrupamentos em habitats preferidos (DeVries 1997), o que parece ser uma característica do grupo. *C. cadytis* não é diferente, e a organização apresentada pelos agrupamentos de machos se enquadra nas definições de lek (Höglund e Alatalo 1995). Porém, os leks desta espécie apresentam algumas peculiaridades nunca assinaladas antes para borboletas: (i) pode ocorrer contato físico durante as interações entre machos, (ii) as disputas prolongadas entre machos dominantes resultam na freqüente presença de dois ou mais machos na área nuclear; (iii) a presença

de machos não agressivos na periferia, provavelmente satélites que ocasionalmente interceptam fêmeas receptivas que se aproximam do lek para se acasalar. As agregações reportadas por DeVries (1997) em diversas espécies de riodinídeos sugerem que as formações de leks com satélites podem ser comuns neste grupo de borboletas.

Os machos dominantes de *C. cadytis* ocupam grande parte da sua atividade diária em interações com outros machos. Estas apresentam vôos de frente, perseguições em vôo e confrontos do tipo sumô. Os vôos de frente parecem ser semelhantes aos observados para outros riodinídeos na Costa Rica (DeVries 1997), enquanto as perseguições não são tão agressivas quanto os vôos acrobáticos apresentados por outros lepidópteros. Já os sumôs são interações muito características que ocorrem com ambos os adversários pousados em uma folha.

Em machos de *C. cadytis* a diferença de tamanho entre os oponentes têm um papel muito importante: definirá quais comportamentos a dupla apresentará durante a interação e os menores indivíduos costumam vencer os conflitos, ocupando posições privilegiadas no lek. Na maioria dos animais, quando tamanho é importante, é o macho de maior porte que ganha disputas territoriais (Gwynne 1980; Borgia 1982; Johnson 1982; Rosenberg e Enquist 1991). Porém, existem casos onde os menores podem levar vantagem na disputa, como *Heliconius sara* (Lepidoptera: Nymphalidae) em que os machos territoriais são relativamente menores e expulsam intrusos com maior facilidade (Hernández e Benson 1998).

Os leks de *C. cadytis* ocorrem apenas em microhábitats especiais e apresentam uma distância considerável entre si. Como consequência, dispersão pode ser uma atividade de alto risco. Se hábitats apropriados para colonização são pequenos e distantes

entre si, um emigrante pode facilmente ficar perdido, sem possibilidades de acasalar ou encontrar locais adequados para botar ovos. Para *C. cadytis* e outros insetos pequenos que ocorrem em baixas densidades, de tal modo que a frequência de encontro entre parceiros sexuais é baixa, a melhor tática para machos é aguardar o aparecimento de fêmeas receptivas num local próximo a onde estas emergem e ovipõe. Os agrupamentos podem ser considerados colônias reprodutivas isoladas onde a dispersão de indivíduos parece ser incomum. Apesar de as colônias serem ligadas por estradas e margens, não é comum que as borboletas as aproveitem para dispersarem entre locais distantes.

Assim, a distribuição espacial de *C. cadytis* parece configurar um quadro clássico de metapopulação, que segundo Hanski et al. (1996), é uma “população de populações”. Embora as informações sejam incompletas, este modelo pode servir de hipótese para orientar a coleta de dados sobre a organização espacial de populações de *C. cadytis* e de outras espécies que apresentem situações semelhantes. A compreensão da localização das populações, a migração de indivíduos entre estas, e os corredores por onde estas migrações ocorrem são de profunda importância para planos de preservação de espécies (Primack 1998).

Todas as informações sobre a ecologia reprodutiva de *C. cadytis* descritas neste estudo evidenciam uma interessantíssima e desconhecida situação ecológica que despertou diversas questões que merecem futuras investigações. E este não é o único caso, outros estudos de ecologia reprodutiva com borboletas tropicais também exaltaram diferentes situações que merecem mais atenção (Freitas et al. 1997; Hernández e Benson 1998). A falta de conhecimento sobre estratégias reprodutivas em borboletas tropicais é uma realidade, que aponta um futuro muito promissor.

- Alcock, J. 1987. Leks and hilltopping in insects. *Journal of Natural History* **21**: 319-328.
- Alcock, J. 1988. The mating system of three territorial butterflies in Costa Rica. *Journal of Research on the Lepidoptera* **26**: 89-97.
- Alcock, J. 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ethology*, **97**:103-118.
- Alcock, J. 1998. *Animal Behavior: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 640 p.
- Alcock, J. e K.M. O'Neill. 1986. Density-dependent mating tactics in the grey hairstreak, *Strymon melinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *The Journal of Zoology* **209**: (105-113).
- Alcock, J. e D. Gwynne. 1988. The mating system of *Vanessa kershawi*: males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **26**:116-124.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Andrade, I. 1997. Avaliação experimental de variações espaciais e temporais no ataque de larvas de Lepidoptera. Tese de mestrado apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ecologia da Unicamp, Campinas, SP. 75pp.
- Andrewartha, H. G. e L.C. Birch. 1954. A general theory on the numbers of animals in natural populations. pp: 648-665. *The Distribution and Abundance of Animals*. University Chicago Press, Chicago.
- Austad, S. N., W.T. Jones e P.M. Waser. 1979. Territorial defense in speckled wood butterflies: why does the resident always win? *Animal Behaviour* **27**: 960-961.

- Bailey, W.J. e G. Field. 2000. Acoustic satellite behaviour in the Australian bushcricket *Elephantodeta nobilis* (Phaneropterinae, Tettigoniidae, Orthoptera). *Animal Behaviour* **59**:361-369.
- Baker, R. R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies *Aglaia urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology* **41**: 453-469.
- Baker, R. R. 1983. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology* **28**: 65-89.
- Benson, W. W., C. B. Haddad e M. Zikán. 1989. Territorial behavior and dominance in some heliconiine butterflies (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **43**: 33-49.
- Berryman, A.A. 1996. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology and Evolution* **11**:28-32.
- Bitzer, R.J. e K.C. Shaw. 1979. Territorial behavior of red admiral, *Vanessa atalanta* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **18**:36-49.
- Bitzer, R.J. e K.C. Shaw. 1983. Territorial behavior of *Nymphalis antiopa* and *Polygonia comma* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **37**:1-13.
- Borgia, G. 1982. Experimental changes in resource structure and male density: size-related differences in mating success among male *Scatophaga stercoraria*. *Evolution* **36**: 307-315.
- Brockmann, H.J. 1996. Satellite male groups in horseshoe crabs, *Limulus polyphemus*. *Ethology* **102**:1-21.
- Brockmann, H.J., T. Colson. e W. Potts. 1994. Sperm competition in horseshoe crabs (*Limulus polyphemus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**:153-160.
- Brockmann, H.J., C. Nguyen e W. Potts. 2000. Paternity in horseshoe crabs when spawning in multiple-male groups. *Animal Behaviour* **60**:837-849.

- Brown, K.S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares, e variação temporal. pp.142-187. Em L.P. Morellato (org.). História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp/Fapesp. Campinas, SP. 321 p.
- Cade, W.H. 1991. Interspecific and intraspecific variation in nightly calling duration in field crickets, *Gryllus interger* and *G. rubens* (Orthoptera, Gryllidae). Journal of Insect Behavior **4**:185-194.
- Chai, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the response of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in tropical rain forest. Biological Journal of the Linnean Society, **29**: 166-189.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London.
- Davies, N.B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. Animal Behaviour **26**: 138-147.
- Deinert, E.I., J.T. Longino e L.E. Gilbert. 1994. Mate competition in butterflies. Nature, **370**: 23-24.
- DeVries, P. J. 1991. The mutualism between *Thisbe irenea* and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. Biological Journal of the Linnean Society **43**: 179-195.
- DeVries, P. J. 1997. The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. Volume II: Riodinidae. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 288 p.
- DeVries, P. J., I.A. Chacon e D. Murray. 1992. Toward a better understanding of host use and biodiversity in riodinid butterflies (Lepidoptera). The Journal of Research on the Lepidoptera **31**: 103-126.

- Eff, D. 1962. A little about the little-know *Papilio indra minori*. Journal of the Lepidopterists' Society **16**:137-143.
- Ehrlich, P.R. 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. pp.25-54. Em R.I. Vane-Wright e P.R. Ackery (ed.). The Biology of Butterflies. Academic Press Inc. London, UK. 429 p.
- Ehrlich, P.R. e S.E. Davidson. 1960. Techniques for capture-recapture studies of lepidoptera populations. Journal of the Lepidopterist`s Society, **14**:227-229.
- Ehrlich, P.R. e L.E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. Biotropica **5**:69-82.
- Emlen, S. T. e L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems. Science **197**:215-223.
- Emmel, T.C. e C.F. Leck. 1970. Seasonal changes in organization of the tropical rain forest butterfly populations in Panama. Journal of Research on the Lepidoptera **8**:133-364.
- Ferreira, A.B.H. 1986. Novo Dicionário da Língua Portuguesa. Editora Nova Fronteira, 2a. ed. Rio de Janeiro, RJ.
- Freitas, A.V.L. 1993. Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae). Journal of the Lepidopterist`s Society **47**:87-105.
- Freitas, A.V.L. 1996. Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its associated atlantic forest Ithomiinae community. Journal of the Lepidopterist`s Society **50**:273-289

- Freitas, A. V. L., W.W. Benson, O.J. Marini-Filho e R.M. Carvalho. 1997. Territoriality by the dawn's early light: the Neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassolinae). *The Journal of Research on the Lepidoptera* **34**:14-20.
- Ginzburg, L.R. e D.E. Taneyhill. 1994. Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology* **63**:79-92.
- Gwynne, D. T. 1980. Female defence polygyny in the bumblebee wolf, *Philanthus bicinctus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **7**: 213-225.
- Haddad, C.F.B. 1991. Satellite behaviour in the Neotropical tree frog *Hyla minuta*. *Journal of Herpetology* **25**:226-229.
- Hagler, J.R. e C.G. Jackson. 2001. Methods for marking insects: current techniques and future prospects. *Annual Review of Entomology* **46**: 511-543.
- Hall, J. P. W. e D.J. Harvey. 2001. Phylogenetic revision of the *Charis gynaea* group (Lepidoptera: Riodinidae) with comments on historical relationships among neotropical áreas of endemism. **94**: 631-647.
- Hall, J. P. W. e D.J. Harvey. 2002a. The phylogeography of Amazônia revisited: new evidence from riodinid butterflies. *Evolution* **56**:1489-1497.
- Hall, J. P. W. e D.J. Harvey. 2002b. A phylogenetic review of *Charis* and *Calephelis* (Lepidoptera: Riodinidae). *Annals of the Entomological Society of América* **95**: 407-421.
- Hammond, T.J. e W.J. Bailey. 2003. Eavesdropping and defensive auditory masking in an Australian Bushcricket, *Caedicia* (Phaneropterinae : Tettigoniidae : Orthoptera). *Behaviour* **140**:79-95.

- Hanski, I., A. Moilanen e M. Gyllenberg. 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist* **147**: 527-541.
- Hardy, I. C. W. 1998. Butterfly battles: on conventional contests and hot property. *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 385-386.
- Harvey, D. J. e J.P.W. Hall. 2002. Phylogenetic revision of the *Charis cleonus* complex (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology* **27**:265-300.
- Hernández, M. I. M. e W.W. Benson. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxal strategy? *Animal Behaviour* **56**: 533-540.
- Höglund, J., R. Montgomerie, e F. Widemo. 1993. Costs and consequences of variation in the size of ruff leks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **21**:211-216.
- Höglund, J. e R.V. Alatalo. 1995. *Leks*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 248p.
- Jeffcoate, G. 1995. Butterfly population along the North Downs escarpment: monitoring changes and identifying threats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **56**(suppl.):99-100.
- Johnson, L. K. 1982. Sexual selection in a tropical brentid weevil. *Evolution* **36**: 251-261.
- Kemp, D. J. 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology* **11**: 591-596.
- Kemp, D. J. e C. Wiklund. 2001. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **49**: 429-442.
- Knapton, R. W. 1985. Leck structure and territoriality in the chryxus artic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **17**: 389-395.

- Lederhouse, R.C. 1982. Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. Behavior Ecology and Sociobiology **10**:109-118.
- Lederhouse, R.C. 1993. Territoriality along flyways as mate-locating behavior in male *Limenitis arthemis* (Nymphalidae). Journal of the Lepidopterists' Society, **47**:22-31.
- Lederhouse, R.C., S.G. Codella, D.W. Grossmueller e A.D. Maccarone. 1992. Host plant-based territoriality in the white peacock butterfly, *Anartia jatrophae* (Lepidoptera: Nymphalidae). Journal of Insect Behavior **5**: 721-728.
- Lucas, J.R. e R.D. Howard. 1995. On alternative reproductive tactics in anurans dynamic-games with density and frequency-dependence. American Naturalist **146**:365-397.
- Lucas, J.R., R.D. Howard e J.G. Palmer. 1996. Callers and satellites: Chorus behaviour in anurans as a stochastic dynamic game. Animal Behaviour **51**:501-518.
- Mallet, J., J.T. Longino, D. Murawski, A. Murawski e A. Simpson de Gamboa. 1987. Handling effects in *Heliconius*: where do all the butterflies go? Journal of Animal Ecology **56**:377-386.
- Maynard Smith, J. e G.A. Paker. 1976. The logic of asymmetric contests. Animal Behaviour **24**:1159-175.
- Morellato, L.P. 1992. Introdução. pp.8-11. Em L.P. Morellato (org.). História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp/Fapesp. Campinas, SP. 321 p.
- Morton, A. C. 1982. The effects of marking and capture on recapture frequencies of butterflies. Oecologia **53**:105-110.
- Murphy, D.D., M.S. Menninger, P.R. Ehrlich e B.A. Wilcox. 1986. Local population dynamics of adults butterflies and conservation status of two closely related species. Biological Conservation, **37**:201-223.

- Myers, J.H. 1988. Can a general hypothesis explain populations cycles of forest Lepidoptera? *Advances in Ecological Research* **18**:179-242.
- Oates, M.R. 1995. The role of the National Trust in the conservation of British butterflies. *Oikos*, **56**(suppl.):73-93.
- Oliveira, R.F., E.J. Goncalves e R.S. Santos. 2001. Gonadal investment of young males in two blenniid fishes with alternative mating tactics. *Journal of Fish Biology* **59**:259-262.
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **47**:223-243.
- Pie, M. R. 1998. Lek behavior as the mating strategy os *Setellia* sp. (Diptera: Richardiidae). *Journal of Insect Behavior* **11**: 823-832.
- Pierce, N., e P. S. Mead. 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between butterfly larvae and ants. *Science* **211**:1185-1187.
- Pinheiro, C. E. G. 1990. Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) in western Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera* **29**: 134-142.
- Pinto, H. S. 1992. Clima da Serra do Japi. pp.30-39. Em L.P. Morellato (org.). *História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp. Campinas, SP. 321 p.
- Pollard, E. 1991. Synchrony of population fluctuations: the dominant influence of widespread factors on local butterfly populations. *Oikos*, **60**:7-10.
- Primack, R.B. 1998. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 660 p.
- Robbins, R. K. 1993. Comparison of butterfly diversity in the Neotropical and Oriental regions. *Journal of the Lepidopteristic Society* **46**:298-300.

- Rosenberg, R. H. e M. Enquist. 1991. Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): the effect of size and residency. *Animal Behaviour* **42**:805-811.
- Rutowski, R. L. 1991. Temporal and spatial overlap in the mating-locating behavior of two species of *Junonia* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **30**:267-271.
- Rutowski, R. L. 1992. Male mate-locating behavior in the common eggfly, *Hypolimnasthe bolina* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopteristic Society* **46**:24-38.
- Rutowsky, R.L. e G.W. Gilchrist. 1988. Male mate-locating behavior in the desert hackberry butterfly, *Asterocampa leilia* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*. **26**: 1-12.
- Scott, J. A. 1986. *The Butterflies of North America: a natural history and field guide*. Stanford University Press. Stanford, California. 583 p.
- Shields, O. 1967. Hilltopping. *Journal of Research on the Lepidoptera*. **6**:69-178.
- Srygley, R.B. 1994. Shivering and its cost during reproductive behaviour in Neotropical owl butterflies, *Caligo* and *Opsiphanes* (Nymphalidae: Brassolini). *Animal Behaviour* **47**:23-32.
- Stutt, A.D. e P. Willmer. 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behavior* **55**: 1341-1347.
- Thornhill, R. e J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 547 p.
- Tyler, H. K. S. Brown e K. Wilson. 1994. *Swallowtail Butterflies of the Americas*. Scientific Publishers, Gainesville, Florida. 376 p.

- van Rhijn, J. G. 1983. On the maintenance and origin of alternative strategies in the ruff *Philomachus pugnax*. *Ibis*, **125**:482-498.
- Warren, M.S., E. Pollard e T.J. Bibbby. 1986. Annual and long-term changes in a population of the wood white butterfly *Leptidea sinapis*. *Journal of Animal Ecology*, **55**:707-719.
- Wickman, P. 1985. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behavior*, **33**:1162-1168.
- Wickman, P., e C. Wiklund. 1983. Territorial defense and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behavior*, **31**:1206-1216.
- Yee, K. K. 2003. Ownership and trades from evolutionary games. *International Reviews of Law and Economics*, **23**:183-197.