Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo candidato CARLOS EDUARDO GUIMARÃES PINHEIRO e aprovada pela comissão julgadora.

Campinas, 06 de abril de 1987

Keith S. Brown Jr.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do grau de Mestre em Biologia (Ecologia)

orientador: Keith Spalding Brown Jr

Carlos Eduardo Guimarães Pinheiro

Dinâmica Populacional e Áreas de Vida de *Heliconius erato* e *Heliconius ethilla* (Lepidoptera, Nymphalidae) em Campinas, SP.

Campinas, 1987

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

[illegible]

Agradecimentos

Ao Dr. Keith Spalding Brown Jr. pela amizade e oportunidade que me concedeu em trabalhar sob sua orientação.

Aos Drs. Woodruff W. Benson, Ivan Sazima, Mohamed E. M. Habib, Aldo Mellender de Araújo (UFRGS) e ao Prof. Paulo Sérgio de Oliveira pelas valiosas críticas e sugestões apresentadas durante o período de redação final (pré-banca) deste trabalho.

Ao Prof. João Vasconcellos-Neto pelas informações sobre marcação e recaptura e métodos de estimativas populacionais.

Ao Dr. Ademir Petenati pela grande colaboração nos testes de análise de covariância e utilização do S.A.S., e ao Dr. Miguel Petrere pelas sugestões apresentadas no tratamento estatístico deste trabalho.

Ao colega Paulo César Motta pela ajuda em programas e indicações sempre precisas do manuseio de computadores.

Aos Drs. Élvio Carlos Moreira (UFMG), Carlos Joly e Hermógenes Leitão (que juntamente com o Prof. Jõao Semir ainda contribuiu com a identificação de algumas espécies vegetais) pelo apoio prestado.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Zoologia pela troca de idéias e favores prestados.

Aos amigos Ângela, Paulo, Jader, Rose, Alex Araújo, Lineu, Cris, Martho, Ari, Renato e, especialmente à Maria Cecília, que tanto me ajudaram neste período conturbado de minha vida.

Ao CNPq e à FAPESP pelas bolsas de estudos concedidas.

Índice geral

Agradecimentos

I. **Introdução**

I. 1. Estudos populacionais em lepidópteros 1

I. 2. Áreas de vida 8

I. 3. Biologia de **Heliconius** 10

II. **Material e Métodos**

II. 1. Descrição das áreas de estudo 18

II. 2. Métodos utilizados no campo 22

II. 3. Análise de dados 26

II. 3. 1. Dinâmica de poulações 26

II. 3. 2. Estrutura etária, proporções sexuais e longevidade 31

II. 3. 3. Áreas de vida 32

III. Resultados

III. 1. Número de animais marcados e taxas de recapturas 35

III. 2. Dinâmica de populações 37

III. 2. 1. Número de indivíduos 37

III. 2. 2. Número de indivíduos, probabilidade de sobrevivência e ganhos populacionais 41

III. 3. Proporções sexuais 47

III. 4. Estruturas etárias 49

III. 5. Longevidade (residência) 53

III. 6. Recursos alimentares e de oviposição 56

III. 7. Deslocamentos entre locais de estudo e áreas de vida 58

IV. **Discussão**

IV. 1. Dinâmica de populações ____ 62

IV. 2. Áreas de vida: estudos comparativos ____ 70

IV. 2. 1. Comparações entre espécies ____ 70

IV. 2. 2. Comparações entre sexos ____ 73

IV. 2. 3. Comparações entre períodos ____ 75

V. **Conclusões** ____ 77

VI. **Resumo** ____ 81

VII. **Summary** ____ 83

VIII. **Bibliografia** ____ 85

IX. **Apêndices** ____ 99

I. INTRODUÇÃO

1. 1. Estudos Populacionais em Lepidópteros

Populações naturais de espécies animais tem sido definidas com base na "população local", no grupo de indivíduos potencialmente intercruzantes em determinada área que, em conjunto, participam de um único patrimônio genético (Mayr, 1977).

Populações naturais são, portanto, "entidades" reais, talvez mais abstratas que indivíduos ou células, mas não menos reais que os mesmos (Pianka, 1978). Entretanto, considerando as dificuldades práticas envolvidas em estudos populacionais em ambientes naturais, bem como o caráter exploratório que os mesmos podem assumir em vista do escasso conhecimento que ainda hoje se tem nestes assuntos, o têrmo "população" pode ser utilizado simplesmente para designar todos os indivíduos de uma determinada espécie em um determinado local (Jolly, 1965), tendo sido empregado desta maneira neste trabalho.

Habitualmente, populações são compostas por indivíduos que interagem e comunicam-se entre si nas diversas atividades que realizam ao longo de suas vidas. Indivíduos se acasalam, competem por recursos escassos, cooperam para a captura de presas ou para escaparem de predadores, e necessitam apresentar respostas adequadas às imposições do ambiente físico no qual estão presentes. Como resultado destas interações diferentes populações tendem a mostrar-se bastante distintas entre si em relação à várias de suas características estruturais e dinâmicas que podem in-

cluir densidade, arranjo espacial, distribuição etária, organização social ou frequência de determinados genes (Berryman, 1981).

Populações naturais de animais são hoje objetos de interêsse comum em várias áreas da biologia, como a ecologia, genética e comportamento. O conhecimento da estrutura e dinâmica de uma população é fundamental não apenas para o conhecimento da estrutura e dinâmica da comunidade e do ecossistema do qual ela faz parte, mas também para o conheçimento dos próprios organismos e suas adaptações. Muitas das características de um determinado indivíduo só podem ser melhor compreendidas quando um grande número de animais é levado em consideração (Ricklefs, 1979).

Por "dinâmica de população" entendem-se as variações em densidade (ou número de indivíduos em determinada área) ao longo do tempo, incluindo as taxas em que se verificam ganhos (pela natalidade e/ou imigração) e perdas (pela mortalidade e/ou emigração), juntamente com os processos reguladores envolvidos nestas variações ou responsáveis, pelo menos em parte, por evitar variações excessivas (Solomon, 1969).

Estudos de regulação populacional foram de fato iniciados pelo trabalho clássico de Thomas Malthus, ainda no final do século XVIII, baseado em dados de populações humanas. Fatores que influenciam crescimentos populacionais têm sido historicamente classificados em "extrinsecos e intrísecos", "bióticos e abióticos", "dependentes e independentes de densidade" (Price, 1975; May, 1981). Tamarin (1978) classificou estas diferentes "escolas de pensamento" em regulação populacional em (1) biótica, (2) a-

biótica, (3) uma combinação entre biótica e abiótica e (4) auto-regulação.

A escola biótica acredita que uma população animal é regulada por interações como competição, predação, doenças ou parasitismo, cujos efeitos se produzem de maneira dependente da densidade populacional, de tal forma que, à medida que a população aumenta em densidade, aumentam também as pressões para diminuir sua taxa de crescimento, até que em determinado momento esta taxa passa a ser nula. Entre os estudos mais clássicos destacam-se os de Howard e Fiske (1911), que utilizaram parasitóides para o controle populacional de algumas mariposas de importância econômica, e de Nicholson (1933) que destaca a competição como principal fator regulador em populações naturais.

A escola abiótica, por sua vez, acredita ser o clima o principal fator regulador da "abundância e distribuição dos animais" sendo mais conhecida através do trabalho de Andrewartha e Birch (1954).

No terceiro conjunto estão agrupados trabalhos de vários autores que, mesmo acumulando diferenças entre si, de certa forma atribuíram importância tanto para os fatores climáticos como para as interações populacionais.

Em último lugar (auto-regulação) encontram-se trabalhos que apóiam a idéia que populações podem ser reguladas de tal maneira que sua densidade pode se manter compatível com a disponibilidade de recursos, seja através do comportamento altruista de seus indivíduos, como proposto por Wynne-Edwards (1962, 1965), seja através de mecanismos genéticos, com as alterações no patrimônio

genético da população (seleção natural) resultando na regulação da mesma (Pimentel, 1961).

Atualmente, aa grande maioria dos ecólogos aceita a proposição de que a taxa de crescimento de uma população esteja relacionada à sua densidade, e que um complexo de variados fatores da população e do seu ambiente possam participar de sua regulação, podendo atuar de forma combinada ou não em determinadas fases ou períodos (Berryman, 1981).

Certas características populacionais, como a longevidade ou a área de vida, normalmente obtidas através de valores médios envolvendo amostras de indivíduos, só podem ser conhecidas quando membros da população são reconhecidos individualmente, o que na maioria dos casos requer a utilização de métodos de marcação individual. Esta condição também se aplica aos estudos de dinâmica, onde boa parte dos métodos até então desenvolvidos e utilizados para estimativas de tamanhos populacionais, taxas de ganho, perda e sobrevivência são também baseados na marcação de indivíduos e na recaptura dos mesmos em amostras populacionais subsequentes (Southwood, 1978).

Estudos de populações de lepidópteros com técnicas de marcação de indivíduos têm sido realizados por diferentes autores e com diferente propósitos mesmo antes que métodos apropriados de estimativas populacionais estivessem disponíveis (Ford, 1975). Métodos deste tipo foram utilizados por Kettlewell (1973) para o conhecimento das variações populacionais ligadas ao "melanismo industrial" em várias mariposas (**Biston betularia** e várias outras espécies de Noctuidae e Geometridae) na Grã-Bretanha, um

dos mais convincentes exemplos de adaptação e seleção natural até agora documentados na natureza.

Algumas espécies do gênero **Euphydryas** (Nymphalidae) têm sido intensivamente estudadas em vários anos consecutivos e em diferentes locais nos estados norteamericanos da Califórnia, Oregon e Colorado (Ehrlich **et al.**, 1975; Schrier **et al.**, 1976; Singer e Ehrlich, 1979; Cullenward **et al.**, 1979; Brown e Ehrlich, 1980; Mooney **et al.**, 1981). Uma das finalidades destes estudos foi determinar os mecanismos reguladores envolvidos nas variações populacionais e, em pelo menos duas espécies estudadas (**E. editha** e **E. chalcedona**) foi verificado que a qualidade e quantidade de recursos larvais, bastante influenciadas pelas condições climáticas, são os principais fatores envolvidos na dinâmica populacional destas espécies em toda a região oeste da América do Norte (Ehrlich, 1984).

Estudos com "marcação e recaptura" em **Erebia epipsodea** (Satyrinae) no Colorado mostraram que nos locais montanhosos onde esta espécie ocorre, indivíduos se distribuiam continuamente em áreas que podiam cobrir até centenas de quilometros quadrados, em populações consideradas efetivamente panmíticas (Brussard e Ehrlich, 1970), e não subdivididas em numerosas populações pequenas com poucas trocas de indivíduos entre as mesmas. Outras espécies como **Danaus plexippus** (Nymphalidae) e **Pieris rapae** (Pieridae) também são mais semelhantes à **E. epipsodea** e foram classificadas por Ehrlich (1984) como tendo uma estrutura "aberta", em oposição à estrutura "fechada" mais característica de outros grupos, como **Euphydryas**.

Entre as espécies de **Colias** (Pieridae), também estudadas em áreas montanhosas do Colorado, verificou-se uma grande variedade de estruturas populacionais entre espécies, locais e períodos do ano. Populações em diferentes "vales" podem permanecer bastante isoladas umas das outras em um verão muito frio e seco, mas em anos mais favoráveis trocas de indivíduos podem ocorrer bastante regularmente, como no caso de **C. alexandra** (Watt **et al.**, 1977). Densidades de adultos podem flutuar drasticamente nestas espécies entre anos consecutivos (Watt **et al.**, 1979; Tabashnik, 1980).

Estudos em populações tropicais de lepidópteros são ainda mais escassos, especialmente os de longa duração. Estas populações podem permanecer "ativas" ao longo do ano inteiro, exigindo para seu estudo um acompanhamento por um tempo bem superior aos dois ou três meses necessários em muitos ambientes temperados, cujas populações diferem bastante em vários aspectos de sua biologia daquelas de locais tropicais (como apenas um ou dois períodos reprodutivos por ano e adaptações como diapausa, mais próprias para fazer face às duras condições climáticas).

A dinâmica populacional de cinco espécies de Ithomiinae foi estudada por Vasconcellos-Neto (1980) no Estado de São Paulo, sendo que três destas (**Mechanitis lysimnia**, **M. polymnia** e **Hypothyris ninonia**) pertencem ao mesmo complexo mimético e pareceram comportar-se de forma semelhante nas variações populacionais. Este autor também observou que no período mais seco do ano estas espécies se agregam em locais denominados "bolsões" e passam a dispersar-se nas épocas mais chuvosas.

O primeiro estudo de dinâmica populacional de longa duração em áreas tropicais foi realizado por Ehrlich e Gilbert (1973) com **Heliconius ethilla** na ilha de Trinidad, Trinidad e Tobago. Entre os outros estudos deste tipo com os Heliconiini encontram-se os de Turner (1971) com **H. erato** e de Cook, Thomason e Young (1976) com **H. charitonius**, e aqueles desenvolvidos no Rio Grande do Sul com H. **erato** (Saalfeld, 1979; Pansera, 1981; Mare, 1984).

I. 2. Áreas de Vida

No caso especial de animais, que em sua grande maioria se caracterizam pela sua mobilidade, certas características populacionais como a densidade, distribuição espacial e frequência de determinados genes são influenciadas pelos deslocamentos de cada um de seus indivíduos isoladamente, e alguma consideração com os padrões gerais de dispersão é sempre necessária para a compreensão destas características (Slatkin, 1985).

Ecologicamente o têrmo dispersão refere-se a dois diferentes grupos de fenômenos: à distribuição espacial dos indivíduos de uma população em determinado momento ou período de tempo e aos aspectos relacionados aos deslocamentos, preferivelmente às posições destes indivíduos (Brown e Orians, 1970), onde se enquadram os estudos de áreas de vida.

A área de vida tem sido definida de diferentes maneiras por diferentes autores. Alguns, como Schoener (1981) e Anderson (1982) se utilizam da definição de Burt (1943) onde a área de vida é considerada como "a área que um indivíduo usa para as suas atividades habituais de obtenção de alimento, acasalamento e cuidado com os jovens".

Brown e Orians (1970) preferem definir a área de vida de um indivíduo (ou uma unidade social qualquer como casais, famílias ou tropas) simplesmente como o local onde o animal vive, não incluindo emigrações, migrações e saídas erráticas não usuais. Não se refere à presença ou não de determinados comportamentos (como defesa ou advertência, mais ligados a territórios) ou da presen-

ça ou não de outros indivíduos. O que importa é a simples presença do animal.

A área de vida de um animal pode ser caracterizada por alguns aspectos especiais tais como o seu tamanho, sua forma e simetria. Schoener (1981) afirma que estas características são importantes por dois motivos principais. Em primeiro lugar, podem ser encaradas como qualquer outro caráter comportamental, revelando um significado adaptativo, comumente associado à estratégia alimentar dos animais, à distribuição dos alimentos e às necessidades metabólicas. Em segundo lugar, podem refletir variações de características populacionais e da comunidade, sendo que em alguns casos foi observado que (1) o tamanho da área de vida pode ser inversamente relacionado à densidade populacional, (2) áreas de vida exclusivas podem indicar aspectos competitivos e (3) a configuração espacial destas áreas em indivíduos de certas espécies é considerada uma propriedade crucial de seus sistemas sociais.

I. 3. Biologia de **Heliconius**

Estes animais têm sido foco de atenções desde a segunda metade do século XIX, quando Bates e Muller formularam a teoria do mimetismo. Atualmente, uma grande quantidade de informações sobre diferente aspectos da biologia dos Heliconiini tem sido obtida e inclui uma extensa bibliografia. Um resumo dos principais tipos de abordagens e o desenvolvimento histórico do estudo deste grupo de lepidópteros, incluindo perspectivas de trabalhos futuros, pode ser encontrado nas revisões de Brown (1981) e de Turner (1981).

A tribo Heliconiini conta com um número de 67 espécies (K.S. Brown Jr., comunicação pessoal) amplamente distribuidas pelos trópicos americanos e comumente encontradas em diferentes tipos de habitat (Brown, 1979).

Os insetos adultos deste grupo são considerados tipicamente impalatáveis (pelo menos parcialmente devido à presença de glicosídeos cianogênicos sintetizados pelos próprios indivíduos, como proposto por Nahrstedt e Davis, 1981) e passam a ser rejeitados após algumas experiências anteriores quando oferecidos a diferentes espécies de aves (Brower **et al.**, 1963; Brower, 1984) ou mesmo lagartos (Boyden, 1976).

Estas características permitiram então que várias espécies de Heliconiini se associassem entre si e com espécies de outros grupos de lepidópteros com características semelhantes para formar anéis miméticos mullerianos. Estas borboletas são frequentemente parasitadas por mímicos batesianos que utilizam os Heliconiini como modelos nestas interações.

Vários aspectos relacionados à genética e evolução dos padrões de coloração e mimetismo nestes insetos têm sido investigados, em particular sobre o par mimético **Heliconius erato** e **H. melpomene**, espécies fortemente politípicas mas mutuamente miméticas em quase toda a área de suas respectivas distribuições geográficas (Turner, 1972, 1975; Sheppard **et al.**, 1985).

Alterando o padrão de coloração de **H. erato petiverana**, que habitualmente possui vários mímicos mullerianos nos locais onde ocorre, para um padrão distinto de qualquer outra espécie presente naquele local, Benson (1972) observou que indivíduos alterados apresentaram maiores quantidades de marcas de bicadas de aves e menor longevidade que indivíduos com coloração normal, demonstrando que mimetismo muelleriano é "funcional" em populações naturais, protegendo as borboletas de seus predadores.

Polimorfismos em populações de **Heliconius numata**, por sua vez, têm sido interpretados em função do ambiente mimético desta espécie, considerado bastante heterogêneo ao longo do tempo em determinado local, mas especialmente entre diferentes locais, favorecendo assim a evolução do polimorfismo mimético encontrado nesta espécie (Brown e Benson, 1974).

Os Heliconiini são fitófagos especialistas em plantas da família Passifloraceae (com exceção de **Eueides procula**, que também pode utilizar uma Turneraceae) estando entre os poucos grupos de insetos capazes de superar toda uma bateria de defesas contra fitófagos apresentadas por estas plantas, algumas das quais consideradas contra-adaptações especificamente evoluídas pelas pressões seletivas promovidas por estas borboletas (Ehrlich e Raven, 1965; Benson **et al.**, 1976; Gilbert, 1975, 1982).

Segundo Gilbert (1975, 1977) um número ao redor de 10 espécies de Heliconiini é tipicamente encontrado em uma dada comunidade tropical, existindo uma correspondência em diversidade nas Passifloraceae da mesma comunidade devido a partilha de plantas-hospedeiras entre as espécies de borboletas.

Benson (1978), entretanto, demonstrou que em ambientes mais equatoriais, como na América Central, os Heliconiini são mais especialistas em plantas-hospedeiras que nos ambientes mais sazonais do sudeste brasileiro, onde uma determinada espécie de borboleta pode utilizar em média um número maior de plantas e, consequentemente, promover uma separação por habitat entre espécies.

Partilha de recursos entre espécies deste grupo é também observada quando uma mesma planta-hospedeira é utilizada, de tal maneira que enquanto alguns Heliconiini são mais especializados em partes jovens da planta, como **H. erato** e **H. ethilla**, outros parecem preferir folhas velhas, como as espécies de **Dryas** ou **Dione** (Benson **et al.**, 1976; Smiley, 1978; Gilbert, 1984).

Ainda hoje, entretanto, não se conhece com precisão a importância destes recursos alimentares (Passifloraceae) na dinâmica populacional dos Heliconiini. Benson (1978) afirma que variações populacionais em **Heliconius** no sudeste brasileiro ocorrem em função da disponibilidade destes recursos ao longo do ano, mas trabalhos realizados na América Central (Ehrlich e Gilbert, 1973; Cook **et al.**, 1976; Gilbert, 1984) apresentam como alterna-

tiva a hipótese de que recursos alimentares dos adultos (fontes de pólen e néctar) como os principais fatores reguladores de crescimentos populacionais, sendo que Passifloráceas nunca foram consideradas como "recursos escassos" ou superexplorados pelas borboletas, como no caso de **H. ethilla** em Trinidad.

Uma das características mais marcantes da dinâmica populacional de **Heliconius** nestes estudos na América Central é a relativa regularidade com que números populacionais são mantidos ao longo do ano, sem maiores flutuações em densidade. Este quadro parece distinto daquele observado nos únicos estudos efetivos de dinâmica populacional realizados no Brasil, com **Heliconius erato** no Rio Grande do Sul, já no limite sul da distribuição geográfica desta espécie. Além de uma acentuada variação em números populacionais, observa-se ainda a ausência total de indivíduos a partir da segunda metade do ano.

Insetos adultos do gênero **Heliconius** são capazes de sobreviver por um período de dois meses em média, com alguns indivíduos podendo chegar a seis meses em alguns casos registrados (Benson, 1972;; Ehrlich e Gilbert, 1973; Mare, 1984), ao longo do qual podem manter uma contínua atividade reprodutiva. Indivíduos de um modo geral são residentes em um dado local, e utilizam áreas de vida relativamente restritas (Turner, 1971), sempre explorando e incorporando novos recursos alimentares encontrados em suas rotas diárias habituais (Ehrlich e Gilbert, 1973). Possuem uma grande capacidade em discriminar entre diferentes colorações, associando-as com recompensas em ganhos de nutrientes em fontes de alimentação preferidas (Swihart e Swihart, 1970).

Características como estas, envolvendo grande longevidade, reprodução contínua e baixos padrões de dispersão fazem com que diferentes gerações possam conviver em um mesmo local por períodos relativamente longos de tempo, permitindo o desenvolvimento de um complicado comportamento social nestas espécies (Wilson, 1975). Entre estes comportamentos são sempre citados os "dormitórios comunais", a educação de borboletas mais jovens que seguem as mais experientes para a localização de recursos alimentares (Gilbert, 1977) e cooperação entre fêmeas para postura de ovos (Turner, 1981).

A ocorrência de dormitórios comunais tem sido bem documentada neste grupo (Crane, 1955; Turner, 1971, 1975; Benson, 1971; Young e Thomason, 1975; Brown e Benson, 1975; Young e Carolan, 1976; Mallet e Jackson, 1980; Brown, 1981). Habitualmente encontram-se localizados em extremidades de ramos ou galhos secos, onde os animais se encontram no final da tarde e passam todo o período noturno até o aumento da temperatura e luminosidade no dia seguinte, quando então passam a retomar suas atividades diárias normais. Boa parte dos animais é sempre encontrada nos mesmos dormitórios, mas uma parcela não desprezível dos mesmos pode permanecer apenas ocasionalmente neste locais (Mallet, 1984; Mare, 1984). Entre as vantajens sugeridas para a evolução deste comportamento são sempre citadas: (1) a agregação de vários indivíduos em um mesmo local promoveria uma aprendizagem mais rápida e de um menor número de predadores daquele que seria necessário caso os animais estivessem mais dispersos no ambiente e (2) indivíduos poderiam seguir uns aos outros para a localização de recursos a partir do próprio dormitório (Turner, 1981).

Quanto aos demais comportamentos sociais citados poucas evidências e informações sobre os mesmos têm sido obtidas e vão pouco além da própria possibilidade de realmente ocorrerem. De fato, os únicos trabalhos com uma abordagem mais clássica em etologia destes insetos foram os realizados por Crane (1955, 1957), principalmente com animais mantidos em insetários, onde foram estudados padrões de cortejamento entre várias espécies, discriminação visual, hábitos de vôo, alimentação e agregação, sendo **Heliconius erato hydara** utilizada nestes experimentos. Deve-se ainda lembrar que seleção de parentesco seria potencialmente viável e poderia constituir um importante mecanismo na evolução de algumas características sociais nestas espécies, tal como foi proposto por Benson (1971) para a evolução de impalatabilidade.

Alguns estudos populacionais sobre os Heliconiini têm pretendido de alguma maneira quantificar deslocamentos realizados pelos insetos adultos, e vários procedimentos têm sido utilizados com esta finalidade. Em alguns casos foi medida a distância entre sucessivas observações de um mesmo indivíduo, quase sempre tomados ao longo de alguma estrada junto à vegetação (e. g. Ehrlich e Gilbert, 1973; Benson, 1982; Mare, 1984; Murawski e Gilbert, 1986). Em outros casos, a área de estudo foi dividida em sub-áreas e foi registrada a frequência com a qual indivíduos se deslocavam entre as mesmas (Cook **et al.**, 1976).

O primeiro estudo objetivando uma estimativa real da área de vida de uma borboleta deste grupo foi realizado por Lopes (1984) com **H. erato** em Sumaré, São Paulo, tendo sido encontrado, entre

outros resultados, uma grande variação individual no tamanho que estas áreas podem atingir.

Ainda hoje, entretanto, pouco se conhece sobre áreas de vida dos Heliconiini, sendo que estudos comparativos envolvendo diferentes espécies deste grupo de lepidópteros nunca foram realizados. Raros são os trabalhos que, como o de Lopes (1984), investigaram sobre as possíveis diferenças nas áreas de vida de indivíduos de diferentes sexos ou idades.

A perspectiva de se conhecer esta característica, juntamente com outros aspectos populacionais destas espécies (como a densidade, estrutura etária, sobrevivência, proporções sexuais ou aspectos comportamentais) pareceu bastante interessante, à medida que poderia fornecer indicações de como estes aspectos estão relacionados entre si e de que maneira poderiam exercer influência uns sobre os outros, motivando a realização do presente trabalho.

O conhecimento destas características populacionais poderia ser importante para a formulação de hipóteses acerca dos mecanismos relacionados à sua evolução, bem como dos fatores envolvidos na regulação destas populações. Entre as questões que pareceram importantes e merecedoras de uma investigação mais aprofundada no presente trabalho destacam-se: (1) De que maneira diferentes populações de uma mesma espécie de **Heliconius** comportam-se em diferentes ambientes, próximos entre si, (2) Quais seriam as semelhanças e diferenças encontradas na dinâmica populacional de diferentes espécies deste grupo nos locais em que ocorrem conjuntamente? (3) de que maneira as varia-

ções em densiestão relacionadas às variações climáticas e de disponibilidade de recursos alimentares? (4) variações em densidade ocorreriam em função do recrutamento de novos indivíduos ou da sobrevivência de indivíduos já presentes na população e (5) de que modo as proporções entre sexos e entre indivíduos de diferentes idades se mantêm ao longo do ano e se relacionam às variações em tamanhos populacionais?

Em vista das questões apresentadas acima os seguintes objetivos são propostos no presente trabalho: (I) obter conhecimentos básicos sobre populações naturais de **Heliconius erato** e **H. ethilla**, especialmente no que se refere aos tamanhos populacionais e suas variações ao longo do ano, aos ganhos populacionais (recrutamento) e probabilidades de sobrevivência, às proporções entre sexos e entre indivíduos de diferentes classes etárias, à longevidade e à área de vida de insetos adultos. (II) com base nos resultados obtidos, discutir os possíveis fatores relacionados à dinâmica populacional destas espécies, bem como dos mecanismos envolvidos na determinação de tamanhos de suas áreas de vida.

II. MATERIAL E MÉTODOS

II. 1. Descrição das áreas de estudo

Populaçoes de **Heliconius erato** e **H. ethilla** foram estudadas em três diferentes locais na Fazenda Santa Elisa, Centro experimental do Instituto Agronômico de Campinas, São Paulo (22º 49'S; 47º 17'W). Estas áreas (denominadas 1. Amarais, 2. Costa e Silva e 3. Monjolinho) estão separadas por distâncias de um a dois Km e se constituem de ilhas de vegetação (matas) dentro da "paisagem geral" da fazenda, com seus campos cultivados e áreas abertas (Figs. 1A, 1B e 1C).

Amarais (Fig. 1B) é uma antiga plantação de **Eucalyptus**. A porção central apresenta árvores relativamente esparsas e é bastante iluminada, com estrato herbáceo bem desenvolvido e tornando-se mais densa em direção ao leste (sub-áreas I e III). No limite sul e na estreita faixa que se estende a oeste (sub-áreas IV e VI) ocorrem manchas de vegetação de cerrado juntamente com os **Eucalyptus**. Estratos herbáceo e arbustivo estão ausentes ao norte (sub-área II), tornando este local pouco visitado pelos insetos, o mesmo ocorrendo ao sul, caracterizado por uma capoeira (sub-área V). A área total é de aproximadamente 35 ha e a área amostrada foi de 20 ha em 1983 e 1984 (sub-áreas I, III, IV e VI) e 12 ha em 1985 (área coberta pelos pontos na Fig. 1B).

Costa e Silva (12 ha) é um remanescente de floresta natural em terra roxa. Dados neste local foram tomados principalmente ao longo das duas estradas que cortam esta mata na direção norte-sul, além do caminho na parte sul desta área. Na direção leste-oeste o terreno apresenta uma acentuada declividade. Recursos alimentares (fontes de

pólen e néctar procuradas pelos Heliconiini) estão distribuidos em todos os estratos, inclusive na copa das árvores, muitas vezes cobertas por trepadeiras, especialmente na borda desta mata.

Monjolinho (3 ha) é uma pequena floresta plantada com diversas espécies nativas de diferentes partes do Brasil. Esta área é ladeada por um jardim aberto, com muitas plantas cultivadas, e também por uma represa que, juntamente com uma nascente, mantêm uma pronunciada umidade nesta área durante boa parte do ano. Outras características deste local podem ser ainda encontradas nos trabalos de Brown **et al.** (1981) e Morais (1986).

Frequentemente estes locais estão sujeitos a vários tipos de perturbações como queimadas e derrubada de árvores. Muitas plantas invasoras estão sempre presentes, inclusive Passifloráceas e plantas cujas flores são visitadas por estas borboletas, principalmente ao longo das estradas e trilhas (como em Costa e Silva e Monjolinho) ou mesmo por quase toda a área, como em Amarais.

De um modo geral, a temperatura e precipitação média anual são bastante variáveis, conferindo uma característica instável ao clima desta região. O período mais seco e frio ocorre no inverno e primavera enquanto o verão e outono são mais chuvosos, úmidos e quentes. A Fig. 2 mostra as flutuações mensais de precipitação e temperatura nos anos de 1983, 1984 e 1985, tomados junto ao setor de climatologia agrícola do I.A.C., na própria Fazenda Santa Elisa. Dados adicionais podem ser encontrados em Brown **et al.** (1981), Vasconcellos-Neto (1980) e Morais (1986).

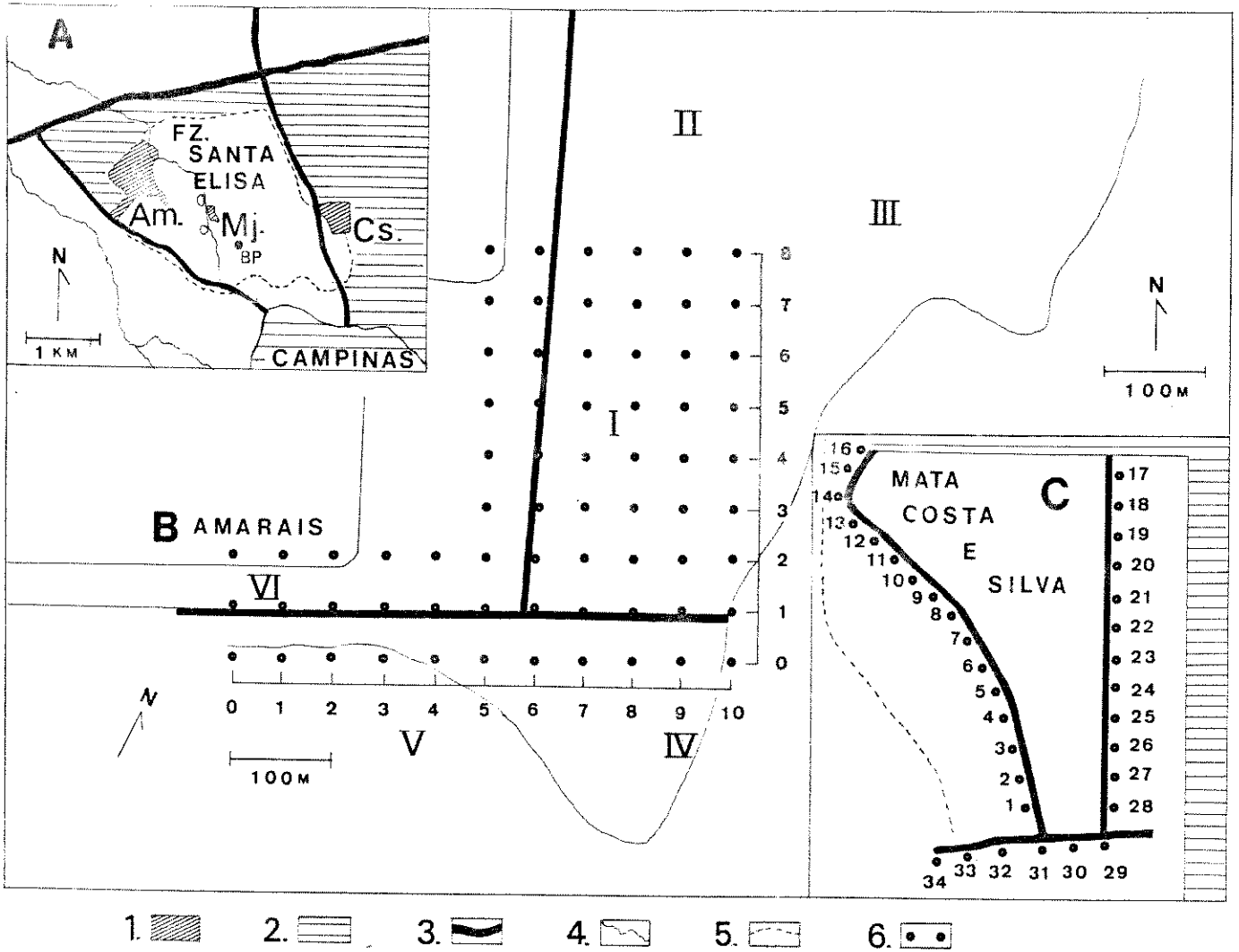

Figura 1 - Áreas de Estudo: A. Fazenda Santa Elisa, IAC Campinas; B. Amarais ; C. Costa e Silva (I-VI) sub-áreas, (1) áreas de estudo, (2) área urbana , (3) estrada, (4) curso d'água, (5) limite da Fazenda Santa Elisa,(6) pontos permanentes de captura.

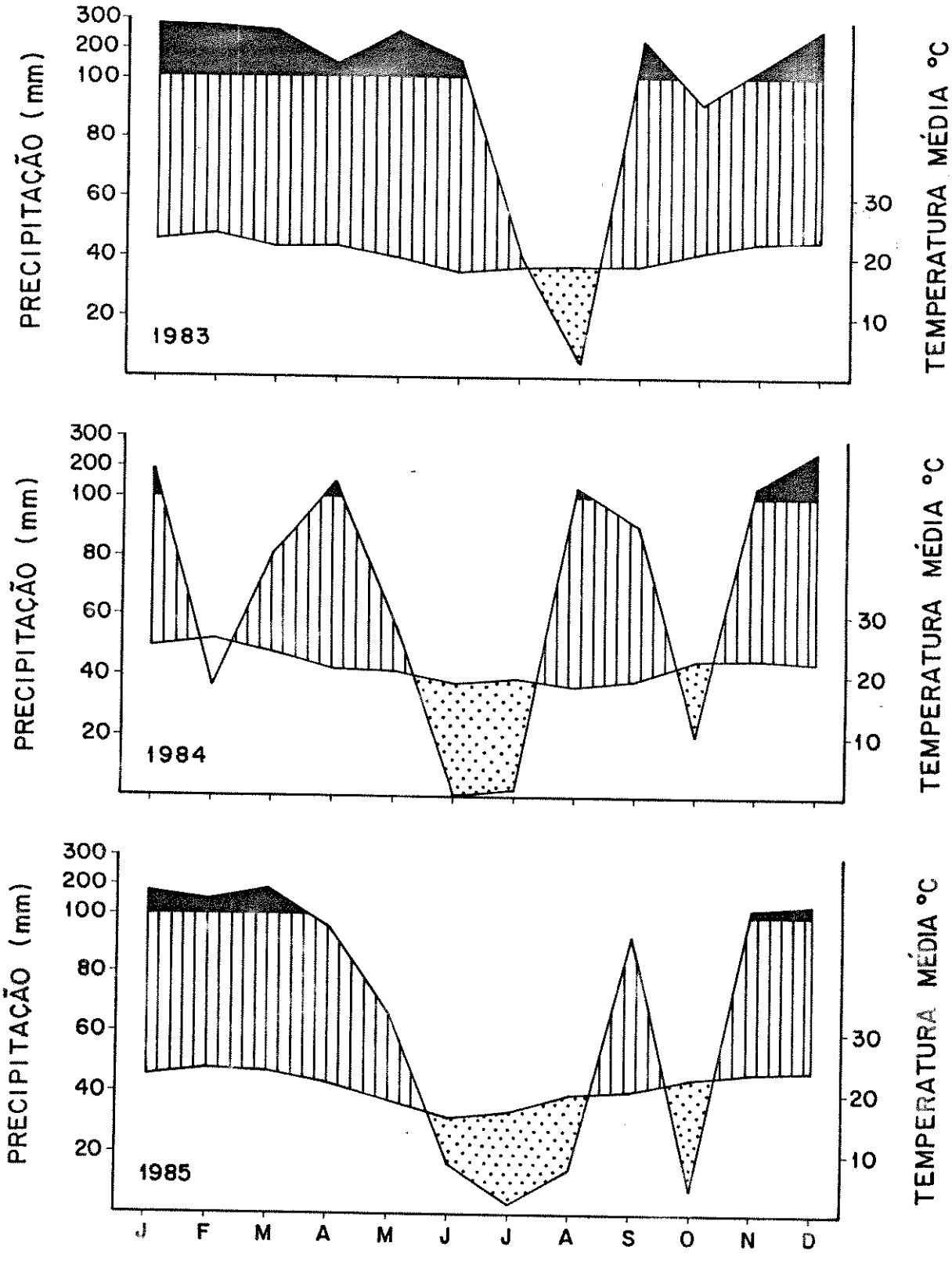

Figura 2 - Flutuações mensais de precipitação e temperatura em 1983, 1984 e 1985, Fazenda Santa Elisa, IAC, Campinas, segundo Walter & Lieth. Áreas escuras correspondem a períodos muito úmidos e áreas pontilhadas correspondem a períodos muito secos.

II. 2. Métodos Utilizados no Campo

Para o estudo da dinâmica populacional de **Heliconius erato** e **H. ethilla** foram utilizadas técnicas de marcação-liberação-recaptura (MLR). Os indivíduos foram capturados com o auxílio de um puçá (rede entomológica) e marcados com um pequeno número na face ventral das asas anteriores, usando-se para isto uma caneta de tinta indelével (marca "Sharpie"). Cores diferentes foram usadas para diferentes locais (populações). Após a captura os seguintes dados eram anotados: espécie, número do indivíduo, sexo, idade aproximada, hora e local da captura. Foram também registradas as espécies de plantas cujas flores eram visitadas por estes animais, assim como as plantas-hospedeiras procuradas pelas fêmeas para oviposição. Aspectos comportamentais e interações com outras espécies (competição, predação, parasitismo) foram também anotados.

Uma estimativa da idade dos imagos pôde ser obtida pelo grau de desgaste das asas, conforme foi demonstrado por Ehrlich e Gilbert (1973) para **H. ethilla**. Seis categorias foram aqui reconhecidas para ambas as espécies estudadas: indivíduos novos (N1), relativamente novos (N2), intermediários (I1,I2) e velhos (V1,V2), embora em certas análises algumas destas categorias tenham sido consideradas em conjunto.

Em 1983 e 1984 amostras populacionais com MLR foram realizadas nos três locais de estudo (Amarais, Monjolinho e Costa e Silva). A princípio tentou-se estabelecer uma visita por semana em cada local. Entretanto, em algumas ocasiões estas amostragens não foram realizadas ou foram interrompidas, como em períodos muito chuvosos. Assim, o pe-

ríodo médio entre amostragens é maior que sete dias. Amostragens populacionais foram realizadas no período da manhã e também ao longo da tarde, nestes locais. O início e o término das atividades, o número de amostragens realizadas (Nº), o tempo médio gasto nas mesmas ($\bar{T}$: em horas/amostra) e o intervalo médio entre amostragens ($\bar{I}$, em dias) estão resumidas na Tab. 1.

Tabela 1. Características das Amostragens Populacionais (MLR) em Amarais, Monjolinho e Costa e Silva em 1983, 1984 e 1985

Local	Período	Nº	$\bar{T}$ hs	$\bar{I}$
1. Amarais (1)	III/1983 a VII/1984	53	3.5	8
Amarais (2)	IV/1985 a IX/1985	45(15)	3.5	1/1/7
2. Costa e Silva	V/1983 a VII/1984	43	2.5	8
3. Monjolinho	III/1983 a IX/1983	20	2.0	10

Em 1985 decidiu-se por uma amostragem mais intensiva em Amarais. As 45 visitas realizadas neste lugar foram agrupadas em 15, cada uma constituida por três dias consecutivos e com intervalo de 7 dias entre elas. Nesta fase foram também sempre mantidas junto ao pesquisador duas inflorescências de **Euphorbia pulcherrima**, que serviram para atrair estas borboletas e facilitar sua captura ou simples observação, quando era possível identificar números. Este procedimento permitiu um aumento no número de capturas e recapturas em geral (Tabs. 2 e 3), embora também apresentasse certos inconvenientes, especialmente quanto a

aprendizagem das borboletas, que passam a "evitar" as inflorescências após algumas experiências anteriores, associando as mesmas com o evento "desagradável" de serem capturadas e manipuladas. Esta dificuldade pareceu ser parcialmente contornada quando se observou que os animais necessitam aproximar-se pelo menos até determinada distância das inflorescências (1 a 2 m) para um reconhecimento inicial, mesmo antes de se "decidirem" pelo evitamento do contacto. Assim, se estas inflorescências são mantidas junto ao solo, torna-se possível captura-los quando entram no raio de ação do coletor. Deve-se notar ainda que todo este procedimento foi utilizado em adição à técnica já praticada anteriormente, quando animais eram capturados enquanto se deslocavam ou se alimentavam sobre os recursos existentes na área. Danos visíveis imediatos sobre os imagos devidos à manipulação não foram verificados.

Dados de MLR, além de permitirem estudos de dinâmica e outras características populacionais, foram também aproveitados para o estudo de deslocamentos individuais e áreas de vida. Para tanto, locais de estudo (especialmente Amarais e Costa e Silva) foram demarcados com pontos permanentes de coleta, como mostrado nas Figs. 1B e 1C. Em Costa e Silva estes pontos foram demarcados ao longo das duas estradas principais que cortam a mata, separados entre si por distâncias de 30m. Já em Amarais, tendo em vista as facilidades de locomoção interna e maior campo visual para observação dos animais, pontos de coleta foram uniformimente distribuidos em uma área de 12 ha, constituidos pelas interseções de uma grade de 50 x 50 m. Desta maneira, cada captura pode ser representada por um ponto (ou coordenadas em um sistema de eixos).

Ainda que dados de capturas individuais tivessem sido tomados durante todos os períodos de amostragens, decidiu-se, como uma primeira maneira de estimar e analisar dados de áreas de vida, restringir este estudo à duas fases ou períodos distintos, em abril e julho de 1985. Para isto várias visitas adicionais foram realizadas em Amarais, além das já mencionadas no trabalho de dinâmica populacional.

II. 3. Análise de Dados

II. 3. 1. Dinâmica de Populações

Para o processamento de dados de marcação-liberação-recaptura tomados entre abril e início de outubro de 1985 em Amarais utilizou-se o método estocástico de Jolly (1965), sendo para isto empregado um programa especial para computadores em FORTRAN, descrito por Davies (1971). Este método, também desenvolvido independentemente por Seber (1965) tem sido frequentemente apontado o de maior utilidade entre os vários outros métodos que lidam com dinâmica de populações onde técnicas de MLR são usadas na tomada de dados (Southwood, 1978; Begon, 1979), inclusive em trabalhos específicos com lepidópteros (Watt **et al.**, 1977; Gall, 1985). Ao contrário de outros métodos que se utilizam de modelos determinísticos, como o de Fisher-Ford (1947), onde um ou mais fatores são presumidos constantes durante todo o período de estudos (especialmente a sobrevivência), estes autores desenvolveram um método "totalmente" (no caso a sobrevivência pode depender da idade, contrapondo uma das premissas deste método) estocástico, próprio para estudos onde uma série múltipla de censos populacionais é efetuada. Populações são consideradas "abertas", com ganhos (natalidade e/ou emigração) e perdas (mortalidade e/ou imigração) podendo ocorrer simultaneamente.

O método de Jolly (1965) permite estimar tamanhos populacionais ou número de indivíduos ($\hat{N}$) para cada amostra populacional, a taxa de sobrevivência ($\hat{\phi}$) e os ganhos populacionais ou recrutamento ($\hat{B}$) entre sucessivas amostras. Variáveis intermediárias também são calculadas.

Assim, pode-se obter ainda uma estimativa do número de animais marcados ($\hat{M}$) na população para cada data ou amostra "i", bem como sua proporção (α) no total de indivíduos capturados. A taxa de sobrevivência $\hat{\phi}$ é estimada pela probabilidade de um animal liberado em uma amostra qualquer i estar presente na amostra seguinte (i + 1). Esta taxa pode ser transformada em uma taxa de perda ($\hat{P}$), tal que P= 1 - $\hat{\phi}$. Estimativas de $\hat{N}$ não podem ser obtidas para a primeira e última (1 e 15 neste caso) amostra populacional. Na primeira, como ainda não existem "recapturas" apenas o número de animais marcados ($\hat{M}$) é conhecido, enquanto que na última $\hat{M}$ é subestimada, tornando a estimativa de $\hat{N}$ também irreal, considerando que $\hat{N}= \hat{M}/\alpha$. Para melhor conhecer as variações que acompanham estas estimativas o método de Jolly também fornece os erros padrões de $\hat{N}$, $\hat{\phi}$ e $\hat{B}$, inclusive com correções para variações reais nos números populacionais, além de erros devidos à estimativa em si para $\hat{N}$ e $\hat{\phi}$. As fórmulas gerais utilizadas são:

(A) Número de Indivíduos:

$$\hat{N}i = \frac{Mi.ni}{ri} = \frac{Mi}{\alpha} \quad ; \quad Mi = \frac{ai.Zi}{Ri} + ri \quad ; \quad = \frac{ri}{ni}$$

(B) Taxa de Sobrevivência:

$$\hat{\phi}i = \frac{Mi+1}{Mi-ri+ai}$$, proporção de indivíduos persistindo no intervalo

(C) Ganhos Populacionais:

$\hat{B}$ = Ni+1-O (Ni-ni+ai), nº de indivíduos recrutados no intervalo

onde: Mi = estimativa do número de indivíduos marcados na amostra i

ni = número de animais capturados na amostra i

ai = número de animais liberados na população na data i

ri = número de animais recapturados na amostra i, independente da amostra da marcação

Ri = número de animais liberados na amostra i e recapturados nas amostras subsequentes

Zi = número de animais marcados antes da amostra i, não capturados nesta amostra mas capturados nas amostras subsequentes

α_i = proporção de animais recapturados na amostra i

A obtenção das fórmulas mencionadas acima, bem como as estimativas das variâncias das mesmas são encontradas em Jolly (1965).

Estimativas de números populacionais de dados coletados nos anos de 1983 e 1984 foram calculadas pelo conhecido "método de Lincoln". Este método, primeiramente utilizado por Petersen em 1896, foi posteriormente modificado por Bailey (1952) para casos especiais de populações pequenas, ou quando o número de recapturas é pequeno (<20). No caso deste método a população é considerada "fechada", sem ganhos ou perdas. Apesar desta premissa este método pode ser de grande utilidade no caso do presente estudo pois, além de sua simplicidade e a consequente diminuição de fontes de variações características dos métodos mais complexos, pode aplicar-se relativamente bem quando censos popu-

lacionais com MLR são efetuados em intervalos de tempo relativamente pequenos, onde variações muito amplas na população têm baixa probabilidade de ocorrer. A fórmula geral utilizada é:

$$\hat{N}i = \frac{n1\ (n2 + 1)}{r + 1}, \text{ onde:}$$

$\hat{N}i$ = estimativa do número de indivíduos na amostra 2

n1 = número de indivíduos marcados e liberados na amostra 1

n2 = número de indivíduos capturados na amostra 2

r = número de indivíduos, entre os n2, marcados na amostra 1

Resumidamente as seguintes premissas são encontradas para os métodos descritos acima (Jolly e Lincoln-Bailey), segundo Southwood (1978):

1. Animais marcados não serão afetados nem no comportamento e nem na expectativa de vida pela marcação, e as marcas não serão perdidas.

2. Animais marcados tornam-se completamente integrados (misturados) em suas populações.

3. A populaçao é amostrada aleatoriamente em relação a presença de marcas, idade, sexo, localização no habitat e capturas anteriores.

4. Amostragens devem ser realizadas em distintos intervalos de tempo, e o tempo real envolvido em tomá-las deve ser pequeno em relação ao tempo total do estudo.

5. É uma população fechada, não existindo perdas ou ganhos entre intervalos de amostragens ou, caso contrário, podem ser medidas ou calculadas (apenas método de Lincoln-Bailey)

De um modo geral as premissas de números 1, 2, 3 e 4 são importantes para todos os métodos de análises de MLR. A de número 5 refere-se exclusivamente ao método de Lincoln-Bailey.

As premissas de números 1, 2 e 4 pareceram ter sido satisfatoriamente cumpridas no caso do presente estudo, mas algumas dúvidas surgiram no caso da de número 3, especialmente quanto a idade, sexo e localização no habitat.

II. 3. 2. Estrutura etária, proporções sexuais e longevidade

Tendo em vista a boa padronização na coleta de dados realizada no período abril-outubro de 1985 em Amarais, aspectos de estrutura etária, proporções sexuais e longevidade dos imagos de **Heliconius erato** e **H. ethilla** foram analisados neste período.

Baseado nas observações individuais do grau de desgaste das asas pôde-se estabelecer a proporção de cada classe etária (novos, intermediários e velhos) em cada uma das amostras populacionais, tendo ocorrido o mesmo com a proporção sexual.

A longevidade dos adultos de ambas as espécies foram estimadas com base no intervalo de tempo entre a primeira e última captura destes insetos. Auguns autores, entretanto, preferem considerar este procedimento como uma estimativa do tempo de residência de um indivíduo em determinada área (e.g. Vasconcellos-Neto, 1980; Tabashnik, 1980). Todavia, levando-se em consideração o desenvolvido comportamento residencial de **Heliconius**, espera-se que, neste caso, estas estimativas sejam bastante próximas entre si. Assim, pôde-se estabelecer uma longevidade (ou residência) máxima e média para estas espécies, inclusive para cada classe etária isoladamente.

II. 3. 3. Áreas de Vida

Estimativas de tamanhos de áreas de vida foram calculadas pel método conhecido como "polígonos convexos". Este método, um dos mai simples e antigos encontrados na literatura, está baseado no mapeamen to de todos os pontos de localização (coordenadas) individuais, com posterior união dos pontos mais extremos para delimitar uma área, qu pode ser medida (Mohr, 1947; Odum e Kuenzler, 1955; Rose, 1982). Ângu lo augum pode estar voltado para o interior do polígono. Entre as van tagens apresentadas por este método são citadas (Southwood, 1978):

1. A obtenção do tamanho da área de vida é independente da form que esta pode assumir;

2. Um determinado conjunto de coordenadas define uma única figu ra gráfica, evitando-se erros de interpretação e fatores de correção como pode ocorrer com outros métodos;

3. O mapeamento e união dos pontos mais extremos produz figura graficamente simples, possibilitando maiores facilidades para a reali zação de cálculos.

Mesmo considerando que MLR é uma técnica que permite tanto estu dos de dinâmica populacional como também de dispersão de lepidópteros nota-se que enquanto uma série de métodos analíticos foram desenvolvi dos para a dinâmica, modelos de dispersão em geral ainda não são dis ponívels com a mesma facilidade (Gall, 1985). De fato, boa parte do trabalhos de área de vida foi realizada com vertebrados, especialmente aves (Weeden, 1965; Odum e Kuenzler, 1955; Stenger e Falls, 1959), ma míferos (Adams e Davis, 1967; Jorgensen, 1968) e répteis (Schoener, 1981; Rose, 1982).

Uma importante questão em estudos de áreas de vida refere-se aos casos onde o número de observações ou dados de posições individuais é pequeno, uma característica comum de trabalhos cujos dados são tomados através de capturas com iscas ou armadilhas, e não de maneira contínua (como no caso de radiotransmissão ou mesmo observação visual direta). A possibilidade de ajustes para número de observações pequenos é a principal vantagem dos métodos que se utilizam de modelos estatísticos para o cálculo destas áreas. Pelo menos dois diferentes métodos podem ser citados: (1) "raio de recaptura", que supõe uma distribuição normal dos pontos de observação individuais e (2) "método dos determinantes", que considera uma distribuição normal bivariada dos mesmos. O primeiro envolve o cálculo da distância de cada ponto ao centro geométrico de todos os pontos individuais para se obter uma distância média, posteriormente tomada como o raio de um círculo que define a área de vida de um indivíduo. O segundo, desenvolvido por Jenrich e Turner (1969), utiliza-se de um índice determinado pela matriz de covariância dos pontos de captura, tendo sido já utilizado para o cálculo de áreas de vida de **H. erato** (Lopes, 1984). Quando trabalhos comparativos entre estes diferentes métodos (polígonos convexos, raio de recaptura, determinantes) foram realizados notou-se uma grande variação entre os mesmos, inclusive quando os mesmos dados foram tomados. "Raio de recaptura" foi considerado como o que fornece os maiores erros (Rose, 1982) e ainda impróprio quando deslocamentos individuais tendem a uma certa linearidade (Jenrich e Turner, 1969). Fatores de correção têm sido desenvolvidos para todos estes, inclusive para o método dos determinantes (Samuel e Garton, 1985). que parece superestimar tamanhos de áreas de vida. Estas considerações levam a conclusão que todos os

métodos apresentam vantagens e desvantagens, sendo que o método mais apropriado dependerá do tipo de animal estudado e da maneira com a qual os dados são tomados. A consequência imediata e a comprovação desta conclusão pode ser encontrada no crescente aparecimento de novos métodos com esta finalidade (Ford e Krumme, 1979; Schoener, 1981; Anderson, 1982). Assim, a escolha do método dos polígonos convexos neste trabalho foi por conveniência, em vista dos objetivos propostos de, além de uma estimativa destas áreas para **H. erato** e **H. ethilla**, pretender ainda comparar estas áreas entre sexos, períodos do ano e entre estas espécies. Deve-se no entanto salientar que, a maneira com que os dados foram tomados, qualquer método citado acima poderia ter sido utilizado.

III. RESULTADOS

III. 1. Número de animais marcados e taxas de recapturas

Durante todo o período de estudos de dinâmica populacional foram marcados 987 imagos de **Heliconius erato** (526 machos e 461 fêmeas) e 887 de **H. ethilla** (533 machos e 344 fêmeas), todos liberados após a marcação. O número de animais marcados por espécie, sexo, período e local de estudos podem ser observados na Tab. 2. Nesta tabela foram omitidos dados de **H. ethilla** em Costa e Silva. Depois de algumas amostragens iniciais, que se mostraram difíceis e com baixas taxas de recapturas, desistiu-se de estudar a dinâmica desta população, embora alguns dados adicionais tenham sido tomados.

As maiores taxas de recapturados em todos os períodos estudados foram obtidas em 1985 em Amarais (Tab. 3), certamente em consequência da maior intensidade de amostragens nesta fase e também da utilização de flores de **Euphorbia pulcherrima** para atrair estas borboletas. Taxas de recapturas para cada amostragem populacional deste período são apresentadas nas Tabs. 4 e 5, juntamente com os demais resultados fornecidos pelo método de Jolly. A distribuição de recapturas por sexo e espécie estudada neste período pode ser ainda observada na Tab. 10.

Tabela 2. Número de animais marcados nas três áreas de estudo (Amarais, Monjolinho e Costa e Silva) em 1983/84/85

Local	Espécie / Período	H. erato ♂	H. erato ♀	H. erato ♂+♀	H. ethilla ♂	H. ethilla ♀	H. ethilla ♂+♀
1. Am.(1)	1983/84	179	160	339	249	174	423
Am.(2)	1985	136	122	258	215	138	353
2. CS.	1983/84	171	144	315	-	-	-
3. Mj.	1983	40	35	75	69	32	101
Totais	1983/84/85	526	461	987	533	344	887

Tabela 3. Taxas de animais recapturados nas três áreas de estudo (Amarais, Monjolinho e Costa e Silva) em 1983/84/85*

Local	Espécie / Período	H. erato ♂	H. erato ♀	H. ethilla ♂	H. ethilla ♀
1. Am.(1)	1983/84	43.91	43.33	31.73	22.41
Am.(2)	1985	65.40	66.31	69.30	65.22
2. CS.	1983/84	40.88	38.81	-	-
3. Mj.	1983	50.00	48.57	49.28	46.88

* (%) animais recapturados pelo menos 1 vez

III. 2. Dinâmica de populações

III. 2. 1. Número de indivíduos

A Fig. 3. mostra as variações no número de indivíduos de 3 diferentes populações (locais) de **Heliconius erato** em Amarais, Monjolinho e Costa e Silva, estimadas pelo método de Lincoln-Bailey em 1983 e 1984. Indivíduos desta espécie estiveram sempre presentes nestes locais em todo o período de estudos, demonstrando um quadro bastante diferente daquele que ocorre no Rio Grande do Sul, onde estes animais não são encontrados em quase toda a segunda metade do ano (Saalfeld, 1979; Pansera, 1981; Mare, 1984).

Foi verificado também que estas populações sofrem uma acentuada variação sazonal em tamanhos ao longo do ano. Crescimento populacional habitualmente ocorre durante o verão e outono, sendo que nesta última estação foram observadas as maiores densidades. No inverno estas densidades foram ainda bem grandes mas, no final desta época apresentavam-se em declínio, atingindo os menores números na primavera.

Este mesmo padrão de variação populacional ao longo do ano foi observado em **H. ethilla** em Amarais e Monjolinho (Fig. 4) que, tal como H. **erato**, não esteve ausente em momento algum destes locais durante o período de estudos. Picos populacionais e períodos de menores densidades pareceram ocorrer com um intervalo de tempo de no máximo 2 meses de diferença entre estas espécies em um mesmo local, e também entre populações de uma mesma espécie nos diferentes locais estudados, próximos entre si.

Por outro lado, os resultados apresentados nas Figuras 3 e 4 mostram que diferenças bastante acentuadas na dinâmica populacional destas espécies, em um mesmo local, podem ocorrer entre anos consecutivos. Esta situação pareceu bastante evidente em Amarais onde populações de **Heliconius erato** e **H. ethilla** atingiram números em 1983 quase duas vezes maiores que em 1984. Este último ano foi, de um modo geral, bem mais seco que o anterior (menor pluviosidade, Fig. 2) e com menor disponibilidade de recursos alimentares para estes insetos. Algumas plantas como **Lantana camara**, **Emilia sonchifolia**, **Mikania cordifolia** e **Stachytarpheta cayennensis**, muito procuradas por estes animais e bem abundantes em Amarais, praticamente desapareceram nas sub-áreas III, IV e V (Fig. 1B). Além dos reduzidos números populacionais em 1984, verificou-se ainda que vários outros Heliconiini que estiveram presentes em 1983 e 1985 não foram observados este ano (Tab. 9).

Variações bruscas no número de indivíduos entre amostras consecutivas das Figuras 3 e 4 podem ser decorrentes tanto de problemas de padronização de coleta de dados nesta fase, como também de fatores climáticos, como chuva intensa ou frio, que interferem na atividade normal dos animais, não refletindo necessáriamente variações populacionais reais.

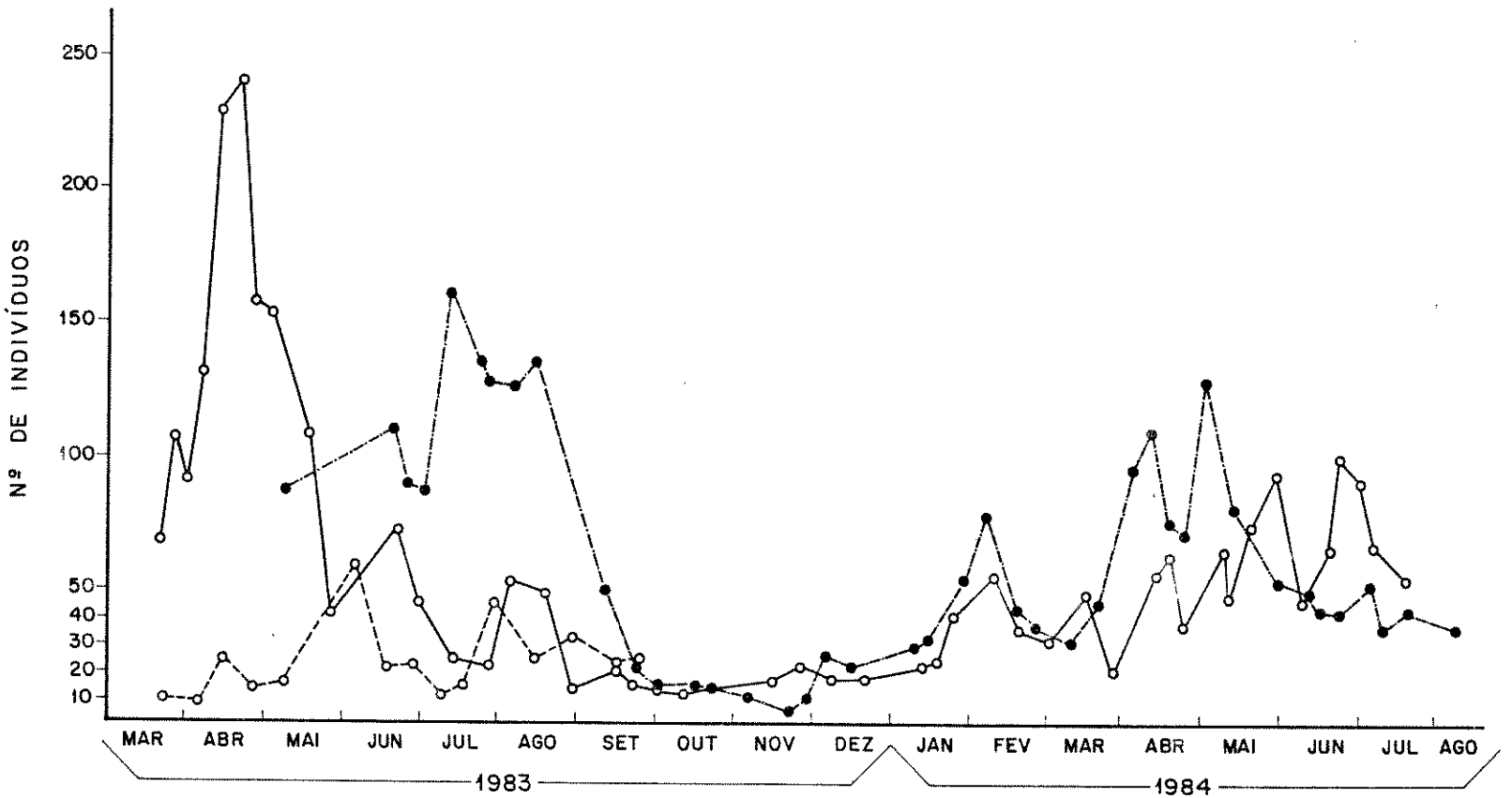

Figura 3 - Número de indivíduos de *Heliconius erato* (método de Lincoln - Bailey) em Amarais (o—o), Monjolinho (o--o) e Costa e Silva (●-●) em 1983 e 1984

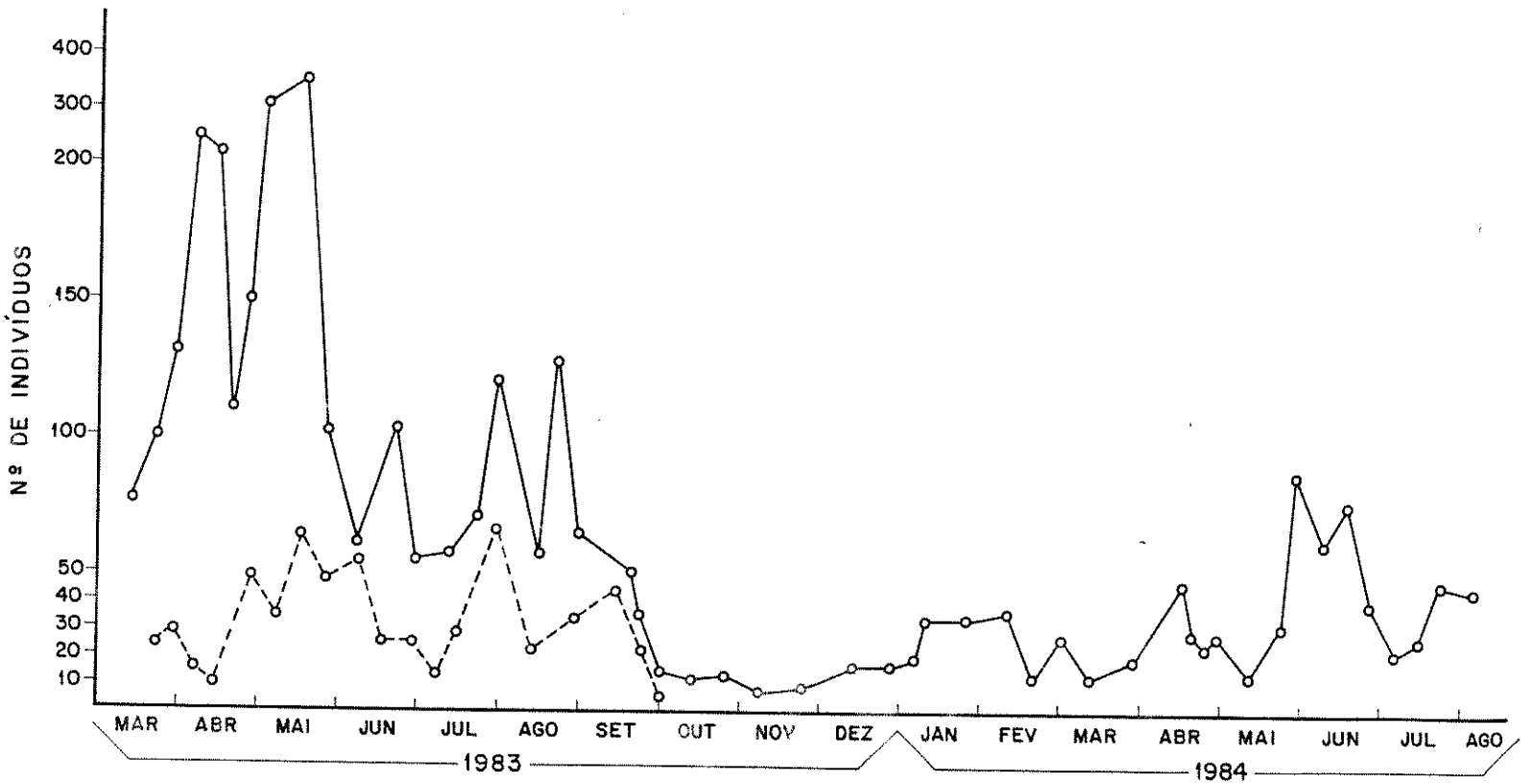

Figura 4 - Número de indivíduos de *Heliconius ethilla* (método de Lincoln - Bailey) em Amarais (o——o) e Monjolinho (o- - -o) em 1983 e 1984

III. 2. 2. Número de indivíduos, probabilidade de sobrevivência e ganhos populacionais

No período entre abril e início de outubro de 1985 foram realizadas 15 amostras populacionais de **Heliconius erato** e **H. ethilla** em Amarais (cada uma constituida por três dias consecutivos, 3.5 h/dia), cujo intervalo de tempo (seis meses) compreende as maiores densidades destas espécies ao longo do ano (Tabelas 4 e 5 e Fig. 5). Estimativas de tamanhos populacionais, taxas de ganho e sobrevivência neste período foram realizadas pelo método de Jolly (1965).

Neste período **H. erato** atingiu um pico populacional no início de junho e ainda neste mes passou a diminuir em números, o que também ocorreu nos meses seguintes, sendo que a partir de agosto sua população já era menor (N<80). **H. ethilla**, por sua vez, não apresentou um pico característico, mantendo um número alto de indivíduos em junho e julho, sendo que as quedas mais pronunciadas só passaram a ocorrer no final de agosto e setembro.

Os resultados obtidos nesta fase mostraram uma variação no número de indivíduos entre amostras consecutivas bem menos intensa ou abrupta daquela observada anteriormente (1983/1984), quando a tomada de dados não foi tão intensiva. Isto, contudo, não invalida as conclusões já tiradas desta fase. O padrão sazonal no número de indivíduos ainda é bastante característico, assim como os períodos de maiores e menores densidades populacionais, a presença constante de indivíduos e as pequenas diferenças (máximo de dois meses) entre as duas espécies nos crescimentos, picos e quedas populacionais.

Os percentuais de animais recapturados em cada amostra populacional realizada (α, Tabelas 4 e 5) foram sempre crescentes em **H. erato**, sendo que a partir da amostra nº 5 já era superior a 70% de indivíduos recapturados. Em **H. ethilla** esta taxa é também bem alta, ainda que tenha apresentado quedas nas amostras de número 5 e 6, provavelmente não pela mortalidade de indivíduos marcados mas, principalmente, pela grande quantidade de indivíduos recrutados ($\hat{B}$).

O número total de indivíduos capturados (marcados + recapturados) em cada amostra populacional deste período pode ser ainda encontrado nas Figuras 6A e 7A, que por si só também pode indicar as variações populacionais destas espécies nesta fase.

As estimativas do número de animais marcados ($\hat{M}$) para cada amostra populacional (Tabelas 4 e 5) mostraram-se bem altas em comparação aos tamanhos populacionais estimados.

Ainda que estas populações estivessem sofrendo variações no número de indivíduos, primeiramente crescendo, depois alcançando os maiores valores e posteriormente voltando a cair, a probabilidade de sobrevivência ($\hat{\phi}$) sempre foi bem alta em todas as amostras (exceto as de nº 10 em **H. erato** e 12 em **H. ethilla**), o que implica em uma mortalidade baixa e relativamente constante neste intervalo (=1-$\hat{\phi}$).

Ganhos populacionais ($\hat{B}$) neste período pareceram acompanhar as variações observadas nos números populacionais, sendo bem maiores em abril e maio, diminuindo posteriormente até atingir os valores mais baixos em agosto e setembro. Números negativos destas estimativas, assim como probabilidades de sobrevivência maiores que 1 são possíveis matematicamente, mas carecem de significado biológico.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Nestas tabelas são ainda fornecidos os erros padrões de todas as estimativas citadas anteriormente ($\hat{N}$, $\hat{\emptyset}$ e $\hat{B}$), inclusive com fatores de correção.

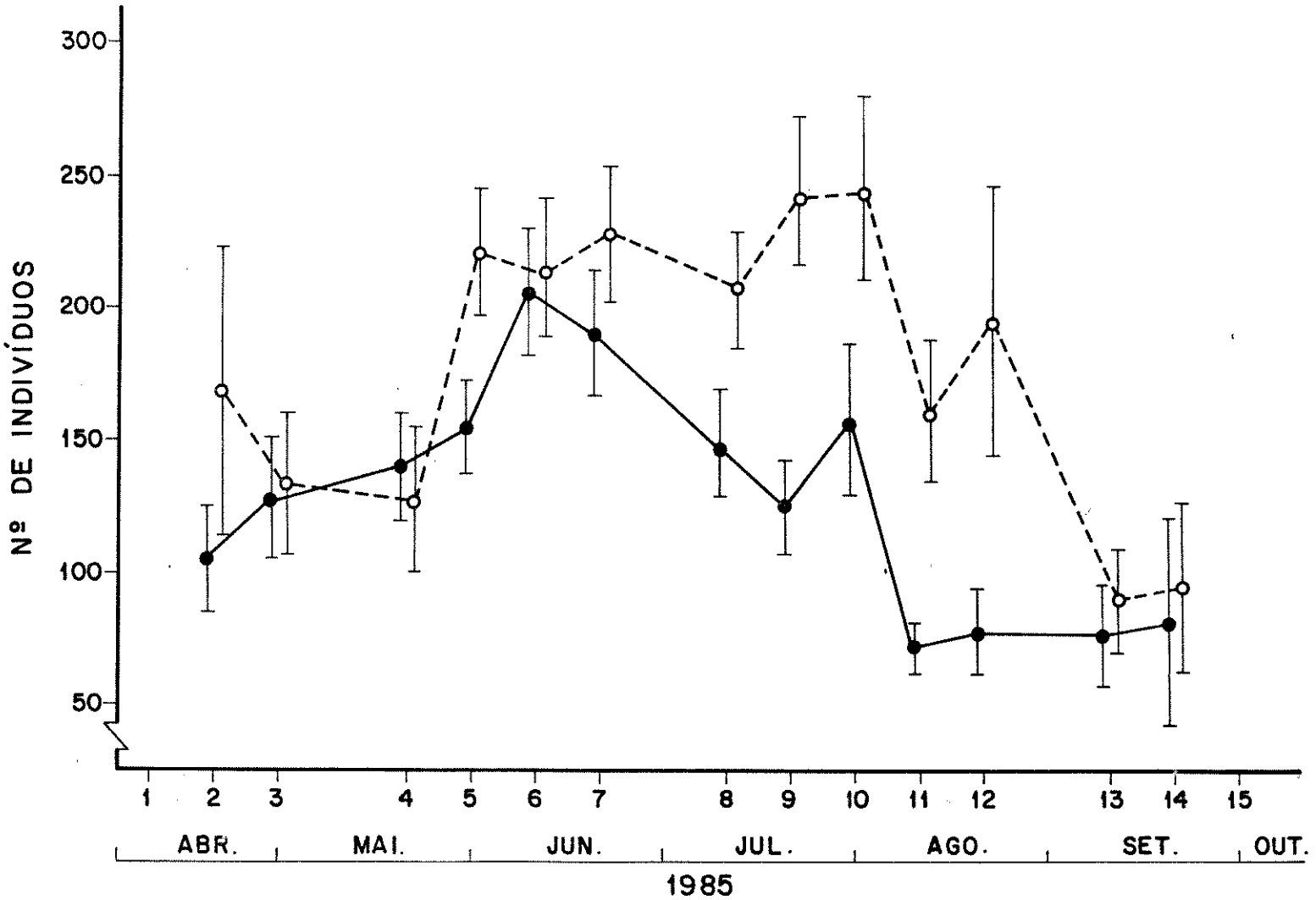

Figura 5 - Número de indivíduos de *Heliconius erato* (●——●) e *Heliconius ethilla* (o--o) (método de Jolly) em Amarais, 1985

Tabela 4. Estimativas populacionais de **Heliconius erato** (Método de Jolly), Amarais, no período abril-out/1985

Amostra "i"	Prop.de recaps. α	Total de marcados $\hat{M}$	Número total $\hat{N}$	Probab.de sobr./dia $\hat{\phi}$	Recrut. /dia $\hat{B}$	E.P.($\hat{N}$)	E.P.($\hat{\phi}$) /dia	E.P.($\hat{B}$) /dia	E.P.($\hat{N}$) (Corr.)	E.P.($\hat{\phi}$) /dia (Corr.)
1				0.9842			0.0148			0.0134
2	0.3400	35.52	104.47	0.9599	6.0167	22.32	0.0136	2.5256	20.20	0.0115
3	0.3760	47.42	126.45	0.9708	4.7878	24.39	0.0113	2.4956	23.01	0.0096
4	0.4237	59.30	139.95	0.9908	1.9528	20.85	0.0046	1.0911	19.33	0.0040
5	0.5143	79.08	153.76	0.9977	6.1711	18.08	0.0107	2.6456	16.27	0.0106
6	0.5373	110.79	206.19	0.9960	1.1133	27.16	0.0141	2.5422	29.98	0.0140
7	0.7241	136.73	188.82	0.9694	0.6344	25.91	0.0159	1.7089	24.62	0.0153
8	0.7778	115.43	148.41	0.9835	0.8350	23.63	0.0075	0.7356	22.05	0.0071
9	0.7317	91.50	125.05	1.0300	0.7322	17.19	0.0250	1.6244	15.08	0.0257
10	0.8542	133.80	156.64	0.9066	1.0367	30.78	0.0156	0.7833	29.69	0.0141
11	0.7857	58.24	74.12	0.9999	0.4878	13.03	0.0468	0.9911	10.97	0.0468
12	0.8182	64.20	78.47	0.9764	1.6533	18.73	0.0305	1.1444	17.36	0.0299
13	0.7037	55.00	78.16	0.9973	0.6178	21.12	0.0283	0.7372	20.04	0.0282
14	0.7500	60.00	80.00			40.37			39.82	
15	0.8000									

Tabela 5. Estimativas populacionais de **Heliconius ethilla** (Método de Jolly),Amarais, no período abril-out./1985

Amostra i	Prop.de recaps. $\propto$	Total de marcados $\hat{M}$	Número total $\hat{N}$	Prob. de sob./dia $\hat{\phi}$	Recrut. /dia $\hat{B}$	E.P.($\hat{N}$)	E.P.($\hat{\phi}$) /dia	E.P.($\hat{B}$) /dia	E.P.($\hat{N}$) (Corr.)	E.P.($\hat{\phi}$) /dia (Corr.)
1				0.9842			0.0184			0,0172
2	0.2045	34.67	169.48	0.9780	0.5056	53.25	0.0178	4.7900	51.86	0.0169
3	0.4250	57.00	134.12	0.9706	2.6233	30.84	0.0182	2.8867	28.77	0.0172
4	0.4848	61.16	126.14	0.9882	6.7372	28.46	0.0086	2.6594	26.71	0.0082
5	0.2830	63.18	223.24	0.9665	5.5967	50.94	0.0107	4.6878	50.13	0.0091
6	0.3462	73.80	213.20	0.9984	1.9856	31.20	0.0090	3.6867	29.76	0.0089
7	0.5395	122.96	227.93	0.9853	1.0556	27.65	0.0106	2.6222	26.00	0.0101
8	0.6615	138.23	208.96	1.0001	1.6839	24.57	0.0010	1.2278	22.61	0.0010
9	0.6707	162.23	241.87	0.9782	4.9511	30.50	0.0160	2.5667	28.95	0.0156
10	0.6389	155.24	242.99	0.9607	0.9533	37.72	0.0186	1.9622	36.40	0.0175
11	0.7857	126.33	160.79	1.0096	1.7744	29.54	0.0352	2.2744	27.81	0.0353
12	0.7714	147.56	191.28	0.9094	1.5078	54.37	0.0220	1.3222	53.42	0.0211
13	0.6970	66.15	94.92	0.9941	0.6650	21.40	0.0192	0.7678	19.82	0.0191
14	0.7037	68.50	97.34			34.05			33.14	
15	0.7391									

III. 3. Proporções sexuais

Tomando-se por base o número total de machos e fêmeas marcados em cada período e local de estudos (Tabela 2) verificou-se que, em **H. erato**, houve uma superioridade em machos, mas não suficiente para mostrar diferenças significativas (teste X^2, 1 g.l.) entre sexos de uma razão sexual de 1:1 (X^2= 0.956 p>0.05 em Amarais; 1983/84; X^2= 0.213 p>0.05 em Monjolinho; X^2= 2.146 p>0.05 em Costa e Silva e X^2 = 0.655 p>0.05 em Amarais, 1985). Entretanto, estas diferenças foram sempre encontradas para **H. ethilla** que, por sua vez, mostrou sempre um número de machos marcados bem superior ao de fêmeas em todas as áreas amostradas (X^2= 12.946 p<0.01 em Amarais, 1983/84; X^2= 12.832 p<0.01 em Monjolinho e X^2= 16.363 p<0.01 em Amarais, 1985).

As Figuras 6B e 7B mostram as variações na proporção sexual de machos ao longo do tempo em cada amostra populacional do período abril-início de outubro de 1985. Pode-se notar que em **Heliconius erato** a proporção de machos manteve-se sempre entre 50 e 60% do total de animais capturados (Figura 6A) em cada amostra. **H. ethilla**, por outro lado, apresentou uma variação bem maior nestes números, com a proporção de machos aumentando bastante a partir do inverno, quando densidades populacionais passam a cair. Nesta fase a razão sexual foi mais próxima de 2:1 ou até maior, como nas amostras 9 e 14. Estes resultados poderiam sugerir, entre outras possibilidades, uma emigração diferencial de fêmeas deste local, ou ainda uma longevidade menor neste sexo em relação aos machos, uma vez que a partir do inverno a idade média da população é maior e machos poderiam viver mais tempo. Ehrlich e Gilbert (1973) sugerem que estas diferenças nas razões sexuais sejam

decorrentes de diferenças comportamentais, uma vez que, em laboratório, estas razões são sempre próximas de 1:1, mas no campo o número de machos e sua taxa de recaptura é maior do que fêmeas.

III. 4. Estruturas etárias

Nas Figuras 6C e 7C estão representadas as proporções de cada classe etária (neste caso agrupadas em indivíduos novos (N1), relativamente novos (N2), intermediários (I1I2) e velhos (V1V2) no total de indivíduos capturados (marcados e recapturados, Figs. 6A e 7A) de **Heliconius erato** e **Heliconius ethilla** no período abril-início de outubro de 1985.

A proporção de indivíduos novos (N1), que pode ser considerada um índice dos ganhos populacionais devido a reprodução e sobrevivência até atingir o estágio adulto, é alta (20%) quando a população está em crescimento em abril e maio, passa a diminuir quando a população também diminui (10% em junho e julho) e bem baixa (<5%) quando o número de indivíduos é também bem baixo, chegando mesmo a zero em três amostras (11, 14 e 15). Assim, este ganho através da quantidade de pupas emergidas mostrou-se bastante variável durante o ano e, sem dúvida, com várias implicações na dinâmica populacional desta espécie. A medida em que passa a diminuir ocorre também um progressivo aumento na proporção das outras classes etárias. Indivíduos velhos, por exemplo, situam-se ao redor de 30% na fase inicial, com a população em crescimento, mas chegam a mais de 50% no final do período.

Basicamente o mesmo processo ocorreu com **H. ethilla** e estes resultados obtidos para ambas as espécies concordam também com as estimativas de ganhos populacionais fornecidas pelo método de Jolly neste mesmo período.

Um processo bastante semelhante nas variações das proporções etárias de adultos foi demonstrado por Vasconcellos-Neto (1980) para

várias espécies de Ithomiinae estudadas na região de Sumaré, São Paulo. Entre os trabalhos realizados com Heliconiini que apresentam resultados de proporções de classes etárias encontra-se o de Cook **et al.** (1976) na Costa Rica, que entretanto, mostrou proporções relativamente constantes destas classes etárias de **H. charitonius** durante os seis meses em que este estudo se desenvolveu.

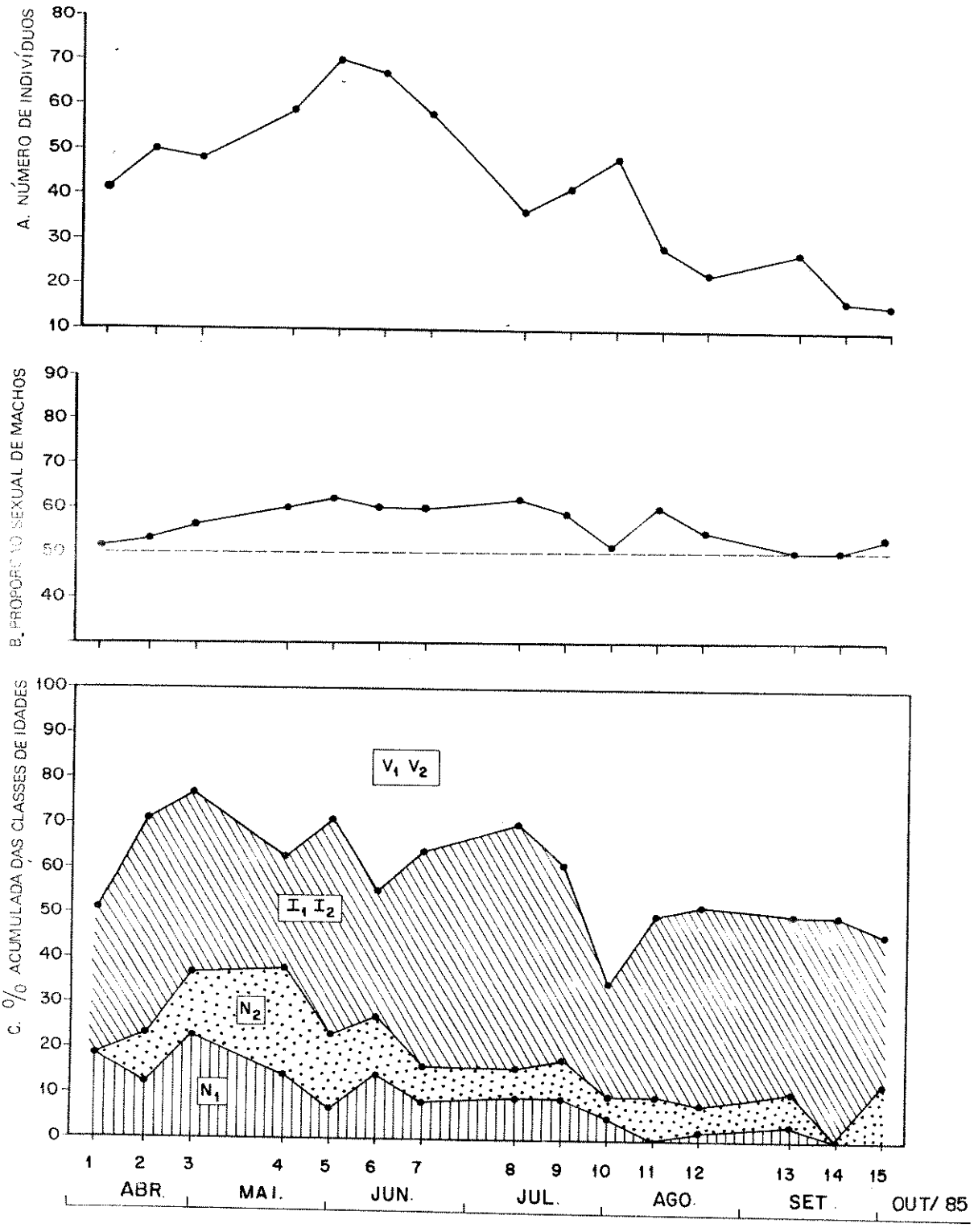

Figura 6 - Características populacionais de *Heliconius erato* em Amarais, 1985

(A) Número de indivíduos capturados

(B) Proporção sexual de machos

(C) Estrutura etária

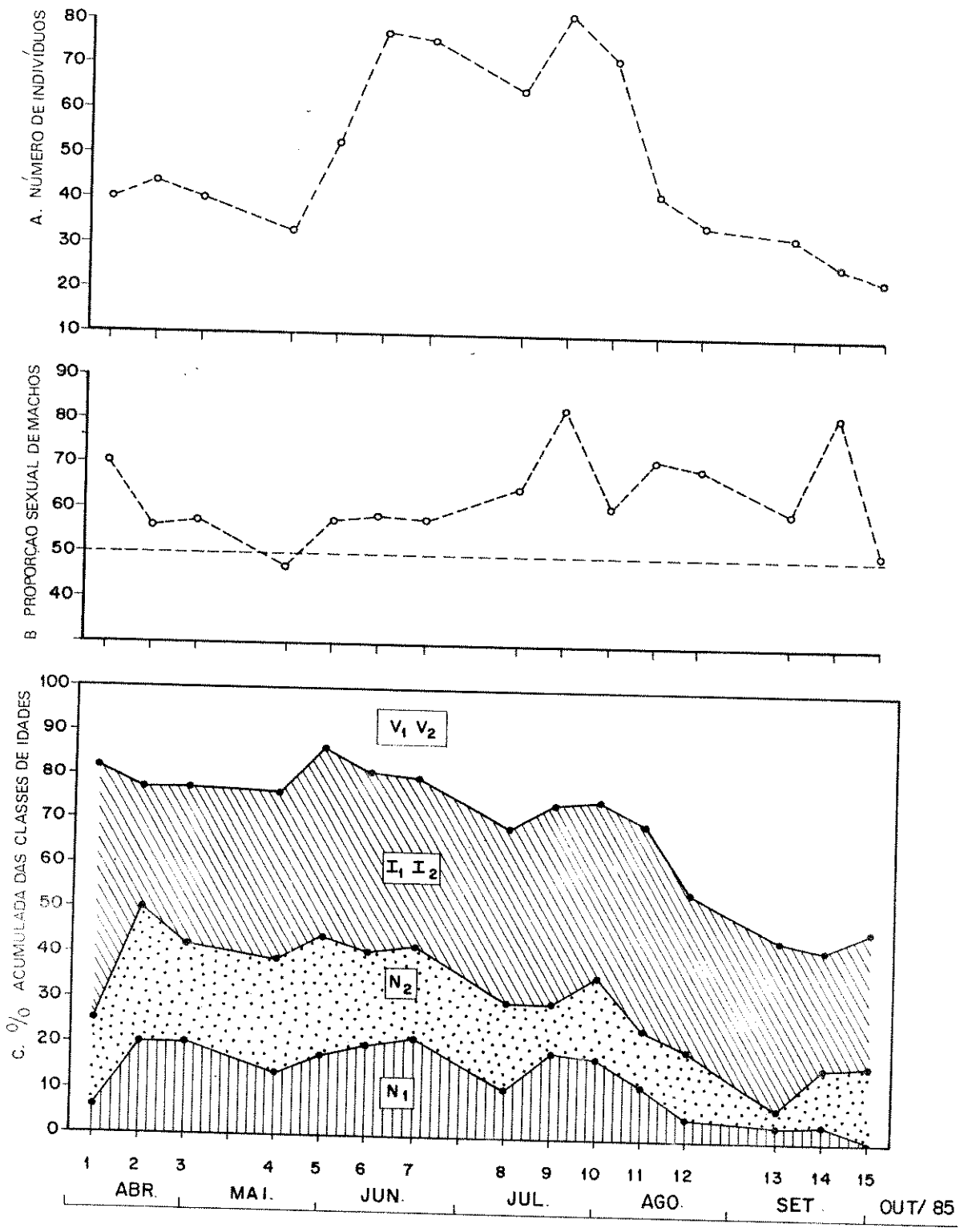

Figura 7 - Características populacionais de *Heliconius ethilla* em Amarais, 1985

(A) Número de indivíduos capturados

(B) Proporção sexual de machos

(C) Estrutura etária

III. 5. Longevidade (residência)

Resultados de longevidade de **Heliconius erato** e **H. ethilla** são mostrados na Tabela 6, tendo sido calculados a partir da primeira e última captura de cada undivíduo adulto. Considerando que estes indivíduos já podiam estar presentes na população antes da primeira captura e ainda permaneceram pelo menos por um certo tempo após a última, espera-se então que a longevidade real destes animais seja ainda maior que os resultados aqui encontrados, que na realidade poderiam corresponder mais à residência destes animais em um dado local.

A Tab. 6 mostra a longevidade média e máxima por sexo e por classe etária (de acordo com a idade aproximada registrada para cada animal quando capturado pela primeira vez) para cada uma destas espécies. Em **H. erato** foi encontrada uma idade média de 52.78 dias em machos e 46.66 dias em fêmeas, não havendo diferenças significativas entre sexos. Em **H. ethilla** a longevidade média foi de 52.09 dias para machos e 43.70 para fêmeas, resultados que também não diferem significativamente ($t_{171\,g.l.} = 1.733$ $p>0.05$ entre sexos de **H. ethilla** e $t_{181\,g.l.} = 1.083$ $p>0.1$ entre sexos de **H. erato**). Quando as duas espécies foram comparadas entre si verificou-se que a longevidade média (independente da idade aproximada) também é semelhante entre as mesmas.

Os resultados de longevidade obtidos para cada classe etária confirmam também a correlação entre idades aproximadas, baseadas nas condições das asas, e as médias observadas para cada classe, à medida que animais novos (N1+N2) têm longevidade média maior que intermeediários (I1I2), e estes, por sua vez, maiores que velhos (V1V2) em ambas as espécies.

As maiores longevidades individuais foram encontradas em **H. erato** (175 dias para um macho e 151 dias para uma fêmea), enquanto que a longevidade máxima encontrada para **H. ethilla** foi de 127 dias para um macho e 122 dias para uma fêmea.

Tabela 6. Longevidade (residência) de insetos adultos de **Heliconius erato** e **H. ethilla** em Amarais, 1985.

		Heliconius erato			**Heliconius ethilla**		
sexo	idade	n	$\bar{x}$ ± d.p.	L.max.	n	$\bar{x}$ ± d.p.	L.max.
Machos	(N1)	23	61.17 ± 33.27	147	28	58.64 ± 27.09	127
	(N2)	18	66.83 ± 51.45	175	45	58.80 ± 36.07	122
	(I1I2)	28	48.64 ± 30.80	158	25	39.80 ± 28.15	106
	(V1V2)	14	29.21 ± 25.27	71	6	22.33 ± 9.61	35
	TOTAL	83	52.78 ± 37.72	175	104	52.09 ± 32.51	127
Fêmeas	(N1)	27	57.19 ± 35.27	120	13	56.54 ± 39.24	122
	(N2)	26	54.19 ± 38.67	148	25	52.84 ± 27.97	103
	(I1I2)	25	47.04 ± 45.96	151	27	32.70 ± 19.79	83
	(V1V2)	22	24.45 ± 23.03	92	4	19.00 ± 8.87	30
	TOTAL	100	46.66 ± 38.35	151	69	43.70 ± 29.10	122

$\bar{x}$ ± d.p. = longevidade média ± desvio padrão

L. max. = longevidade máxima

(N1, N2, I1I2, V1V2) = idade aprox. quando cap. pela 1ª vez

III. 6. Recursos alimentares e de oviposição

Entre os recursos utilizados para a oviposição e alimentação das larvas nestas duas espécies, que foram observadas nas áreas de estudo encontram-se: **Passiflora miersii**, **P. alata**, **P. edulis** (menos comum), utilizadas por **H. ethilla**, **P. suberosa** e **P. capsularis**, mais comumente procuradas por **H. erato**.

Recursos alimentares dos adultos (flores onde são obtidos pólen e néctar) são mostrados na Tabela 7. Entre as plantas mais abundantes nestes locais e que foram muito procurados por estas borboletas encontram-se **Lantana camara**, **Emilia sonchifolia**, **Mikania cordifolia**, **Stachytarpheta cayennensis**, **Vernonia rubriramaea**, **Eupatorium maximilianii** e **Urena lobata**, sendo que **L. camara** pareceu ser o recurso mais importante e mais procurado por ambas as espécies em Amarais. Outras plantas, como **Prestonia coalita** e **Manettia cordifolia**, demonstraram ser muito atraentes para estas borboletas, mas são bem raras neste local.

Em Costa e Silva as plantas mais procuradas por estas borboletas foram **Ruellia longifolia** e **Euphorbia pulcherrima**, não encontradas em Amarais. **E. pulcherrima** também é encontrada em Monjolinho e, juntamente com **L. camara** constituem os recursos mais importantes desta área.

A Tabela 7 mostra ainda os recursos relativamente menos procurados por estas borboletas, juntamente com os períodos em que foram registradas estas observações.

Tabela 7. Flores visitadas por **Heliconius erato** e **H. ethilla** em Amarais, no período nov/83 a out/84

Local	Família	nº	Espécie	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	nº Obs.
Am.	Verbenaceae	(1)	**Lantana camara** L.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	(A,A)
		(2)	**Stachytarpheta cayennensis** Vahl.	*	*	*	*									(B,C)
		(3)	**Lantana lilacina** Desf.				*	*	*	*						(D,D)
	Compositae	(4)	**Emilia sonchifolia** D.C.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	(A,C)
		(5)	**Mikania cordifolia** (Lf.) Willd.					*	*	*	*	*	*			(C,A)
		(6)	**Vernonia rubriramaea** Mart. ex D.C.							*	*	*	*			(C,B)
		(7)	**Eupatorium maximilianii** Schrad.				*	*	*	*						(C,C)
		(8)	**Gochnatia barrosi**										*	*		(-,D)
		(9)	**Vernonia polyanthes** Less.						*							(O,-)
		(10)	**Vernonia scorpioides** Lam.				*									(-,O)
		(11)	**Eupatorium laevigatum** Lam.					*								(O,-)
		(12)	**Trichogonia gardneri** A. Gray			*										(O,-)
	Rubiaceae	(13)	**Manettia cordifolia** Mart.						*	*	*	*	*			(C,C)
		(14)	**Psychotria leiocarpa** Cham. e Schl.	*												(O,-)
	Malvaceae	(15)	**Urena lobata** L.							*	*	*	*			(C,C)
	Apocynaceae	(16)	**Prestonia coalita** (Vell.) Woodson				*	*	*	*						(C,C)
	Asclepiadaceae	(17)	**Asclepias curassavica** L.					*	*	*	*	*	*			(C,D)
	Bignoniaceae	(18)	**Pyrostegia venusta**											*	*	(D,-)
CS	Acanthaceae	(19)	**Ruellia longifolia** (Pohl.) Griseb.			*	*	*	*	*	*	*	*			(A,A)
	Euphorbiaceae	(20)	**Euphorbia pulcherrima**						*	*	*	*	*	*		(A,A)

x= nº obs.(**H. erato,H. ethilla**) / A=(x>100); B=(50<x<100); C=(10<x<50); D=(5<x<10) e O=(1<x<5)

[outras flores sendo visitadas em CS: (1),(2),(4),(5),(6),(8),(13),(16),(17),(18)]

III. 7. Deslocamentos entre locais de estudo e áreas de vida

Enquanto os trabalhos de amostragens populacionais foram realizados simultâneamente nos três locais de estudo, foram registrados alguns deslocamentos de imagos entre estes locais, mostrados na Tabela 8. Embora estes dados fornecidos não permitam estabelecer taxas de trocas de indivíduos entre as diferentes populações, demonstram pelo menos que alguns animais são capázes de realizar movimentos de 1 Km ou mais, considerados relativamente raros entre estas espécies tipicamente residenciais.

Outros dados de deslocamentos individuais de longa distância foram obtidos junto a um grupo de árvores de **Euphorbia pulcherrima** em área aberta, que entretanto pareceu atrair borboletas de diferentes locais estudados (Local BP, Figura 1A). Um dado adicional de deslocamento foi ainda obtido em 1985, quando amostragens populacionais foram realizadas apenas em Amarais. Curiosamente apenas machos foram registrados nestes deslocamentos de grande distância, que também pareceram ser mais fraquentes durante o outono.

Estimativas de áreas de vida de acordo com o número de observações (número de pontos individuais de localização) de cada animal de machos e fêmeas de **Heliconius erato** e **H. ethilla** nos períodos de abril e julho de 1985 podem ser observadas na Figura 8.

De um modo geral indivíduos de **H. ethilla** apresentaram tamanhos de áreas de vida bem superiores aos de **H. erato**. Enquanto nesta última espécie valores destas áreas raramente ultrapassaram 1 ha, alguns indivíduos de **H. ethilla** obtiveram áreas de vida estimadas de duas a três vezes maiores. Estes resultados mostram relativamente bem os ta-

manhos máximos de áreas de vida destas espécies, mas para que testes comparativos pudessem ser realizados outros procedimentos foram necessários.

Inicialmente tentou-se estabelecer qual seria o número mínimo de observações por indivíduo, suficiente para estimar estas áreas (um número a partir do qual acréscimos no número de observações não acarretassem também acréscimos no tamanho da área de vida). Embora os resultados obtidos possam sugerir que cinco ou seis observações são suficientes para o caso de **H. erato**, o mesmo não pareceu ser possível no caso de **H. ethilla**. A solução encontrada foi então comparar o crescimento da curva (tamanho da área x número de observações) entre estas espécies, sexos e períodos do ano, através de um teste de "análise de covariância" (Snedecor e Cochran, 1967). Embora tenha sido verificado que áreas de vida aumentam linearmente com o número de observações (com regressões lineares significativas ao nível de 0.05 em todos os gráficos da Figura 8), uma análise visual da distribuição dos resíduos mostrou que a transformação logaritimica do tamanho destas áreas proporcionou uma melhor linearidade destes resíduos (que constitui uma premissa na utilização deste teste). O modelo inicial foi representado por:

$$\log \text{área}_{ijkl} = \alpha_{il} + \beta_{jl} + \gamma_{kl} + (\alpha\beta)_{ijl} + (\alpha\gamma)_{ikl} + (\beta\gamma)_{jkl} + (\alpha\beta\gamma)_{ijkl} + (N_{ijkl} - \bar{N}) + \varepsilon_{ijkl}$$

onde α = espécie, β = sexo, γ = período, $(N_{ijkl} - \bar{N})$ = covariável e ε = resíduo. Em sua forma final este modelo ficou reduzido à:

$$\log \text{área}_{ij} = \alpha_i + (N_i - \bar{N}) + \varepsilon$$

mostrando que diferenças significativas foram encontradas apenas na covariável (que entra no modelo como uma variável) e entre espécies, não tendo sido observadas entre sexos, períodos ou qualquer interação entre variáveis (apêndice V).

Um número relativamente pequeno de estimativas de tamanhos de áreas de vida foi também obtido para **H. besckei**, um mímico mulleriano de **H. erato**, e são mostrados na Figura 9. Comparações envolvendo estes resultados e aqueles obtidos para machos de **H. erato** e **H. ethilla**, em abril de 1985 em Amarais, mostraram que diferenças significativas são encontradas entre estas espécies (apêndiceVI), mas o valor médio ("ajustado" pela própria análise de covariância) encontrado para **H. besckei** foi próximo ao de **H. erato**, sugerindo que tamanhos de áreas de vida desta espécie também sejam próximos de 1 ha.

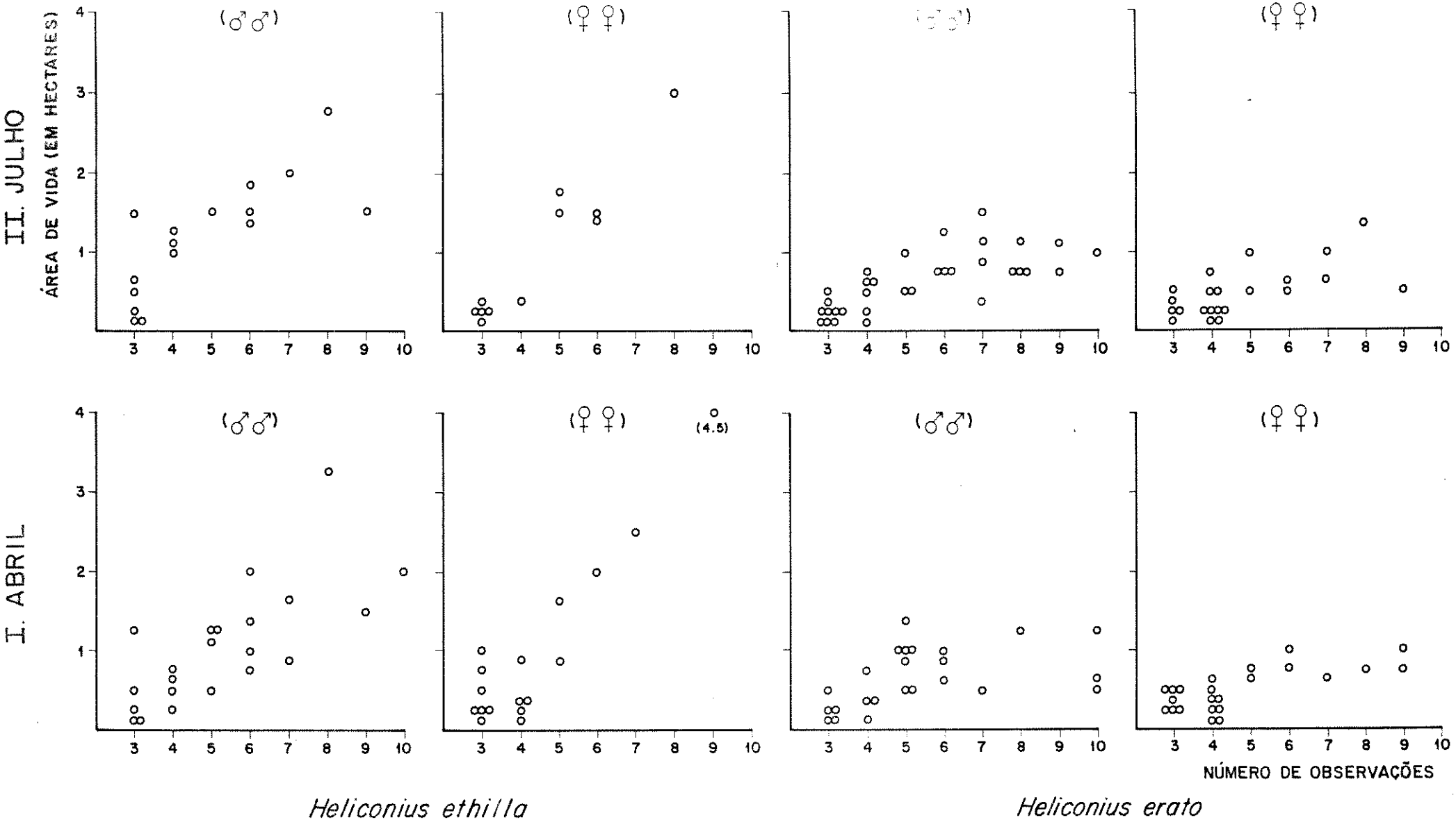

Figura 8 - Áreas de Vida de machos e fêmeas de *Heliconius erato* e *Heliconius ethilla* em abril e julho de 1985, Amarais (cada ponto representa um diferente indivíduo).

IV. DISCUSSÃO

IV. 1. Dinâmica de Populações

Como foi mencionado anteriormente, é difícil determinar os mecanismos reguladores envolvidos na dinâmica populacional destas espécies baseado apenas no comportamento populacional dos insetos adultos. Entretanto, alguns dados aqui levantados parecem ser suficientes pelo menos para estabelecer algumas hipóteses acerca dos fatores ligados aos crescimentos e quedas no número de indivíduos e períodos de maiores e menores densidades.

As populações estudadas de **Heliconius erato** e **Heliconius ethilla** demonstraram sofrer uma acentuada variação sazonal no número de indivíduos ao longo do ano. O verão caracteriza-se por populações pequenas mas em crescimento, que continua ainda maior no outono. Neste período e até meados do inverno observam-se os maiores números populacionais (de abril a julho). No inverno estas populações são ainda grandes mas já se apresentam em declínio, caindo bastante no final desta estação para as mais baixas densidades na primavera que, juntamente com o inverno compreende os períodos mais frios e secos do ano, na região em estudo. Este padrão de variação sazonal observado em Campinas pareceu de certa forma intermediário entre a variação ainda mais pronunciada obtida para **H. erato** no Rio Grande do Sul (Saalfeld, 1979; Pansera, 1981; Mare, 1984) onde, após atingir um pico populacional em março e abril, esta espécie passa a diminuir em números até a ausência total de indivíduos em quase toda a segunda metade do ano, e o padrão de locais mais equatoriais como Trinidad e Costa Rica (Ehrlich e Gilbert,

1973; Cook **et al.**, 1976; Gilbert, 1984) onde o número de indivíduos tende a permanecer constante ao longo do ano em várias espécies estudadas: **H. ethilla**, **H. charitonius**, **H. erato**, **H. pachinus** e **H. ismenius**. Diferenças desta natureza na dinâmica populacional de **Heliconius** em locais tão distantes entre si sugerem que diferentes fatores sejam responsáveis pela regulação de tamanhos populacionais em cada um destes locais, podendo incluir aspectos climáticos, interações populacionais (predação, parasitismo e competição) e recursos alimentares dos jovens (Passifloráceas) e dos adultos (pólen e néctar).

Até o momento duas hipóteses foram sugeridas em relação aos recursos alimentares e sua importância na regulação de tamanhos populacionais nos Heliconiini. A primeira, fornecida por Ehrlich e Gilbert (1973) e Gilbert (1984), considera que recursos alimentares dos adultos são os principais responsáveis pelo estabelecimento de um limite máximo em densidade. Conforme foi demonstrado por Gilbert (1972), várias espécies de Heliconiini, inclusive **H. erato** e **H. ethilla**, são capazes de utilizar pólen como fonte de aminoácidos e proteínas, um comportamento raro em lepidópteros em geral. Estes nutrientes, por sua vez, seriam responsáveis pela longa vida reprodutiva e pela grande longevidade observada nestes insetos. Assim, a disponibilidade deste determinado recurso estabeleceria um limite nas atividades de reprodução e oviposição, sendo este mecanismo responsável pelo tamanho da população. Durante o estudo com **H. ethilla** foi observado que Passifloráceas pareceram abundantes ao longo de todo o ano e nunca foram utilizadas em sua totalidade.

A hipótese alternativa vem das observações de Benson (1978) dos Heliconiini e suas plantas-hospedeiras no Rio de Janeiro. Neste local

populações de adultos também tendem a alcançar os maiores números populacionais em maio e junho, posteriormente diminuindo em abundância até as mais baixas densidades em outubro, bem semelhante à situaçao encontrada na região de Campinas. Enquanto que após o período de chuvas o número de plantas-hospedeiras pareceu ser abundante, permitindo também um crescimento nas populações de borboletas, foi verificada uma redução em suas taxas de crescimento ainda no inverno, acarretando também uma diminuição dos Heliconiini, no período mais seco do ano. Desta maneira a ação do clima sobre a dinâmica e fenologia das Passifloráceas determinaria em grande parte a dinâmica populacional destas borboletas.

A ação de fatores climáticos diretamente sobre as populações de **Heliconius** nunca pode ser evidenciada, especialmente em relação aos insetos adultos e, possivelmente, sua influência sobre estas populações seja principalmente efetuada de maneira indireta, com seus efeitos na disponibilidade de recursos, como aventado por Benson (1978).

A utilização do método de Jolly (1965) no período abril-outubro de 1985 mostrou que as variações nos tamanhos populacionais destas espécies ocorrem principalmente em função das variações dos ganhos populacionais deste período e não, obviamente, em função da sobrevivência, que permaneceu relativamente constante em quase todas as amostras realizadas. Estes resultados concordam ainda com aqueles obtidos das proporções de cada classe etária por amostra realizada neste mesmo período, especialmente quanto a entrada de indivíduos novos (N1) na população, como foi observado anteriormente.

Quais seriam então os fatores responsáveis pelas variações gerais observadas na dinâmica populacional destas espécies? A alternati-

va "Passifloráceas" pareceu bastante atraente: algumas plantas como **Passiflora suberosa**, **P. mersii**, **P. capsularis** e **P. edulis** pareceram bem mais abundantes a partir do período de chuvas até o outono mas, durante o final do inverno e primavera muitas destas plantas, ainda que presentes, nem sempre encontravam-se em condições adequadas para a oviposição ou mesmo alimentação das larvas. Considerando que sítios de oviposição destas espécies são constituidos principalmente pelas partes mais jovens e em crescimento destas plantas, tais como meristemas apicais, folhas novas e gavinhas (mais observado em **H. erato**) próximas às extremidades onde apenas um único ovo é depositado, estes recursos tornam-se escassos a partir do momento no qual estas plantas diminuem seu crescimento, com predominância de ramos e folhas velhas (este não pareceu ser o caso de **P. alata**, utilizada secundariamente por **H. ethilla**, que ao contrário das demais Passiflorácaeas demonstrou continuar seu crescimento através do período seco).

Entretanto, se o clima pode influenciar as estratégias reprodutivas e de crescimento de Passifloráceas, influenciando as variações populacionais dos Heliconiini, o mesmo poderia ocorrer em relação ao período de floração das plantas utilizadas na alimentação dos adultos, que também não pareceu incompatível com estas variações populacionais. Estes recursos também pareceram ser mais abundantes durante o verão, outono e meados do inverno, e mais raros na primavera (isto pelo menos foi o que pareceu ter ocorrido em Amarais, onde a grande maioria dos recursos (Tabela 7) é constituida por plantas "invasoras"). Assim, a hipótese "recursos alimentares dos adultos" poderia também ser responsável pelo padrão de variação populacional observado em **H. erato** e **H. ethilla**, podendo ocorrer de forma combinada com a hipótese "Passifloráceas".

Levando-se em consideração que qualquer uma das hipóteses acima poderia estar ocorrendo, com recursos alimentares em geral tornando-se bastante escassos nos períodos mais secos do ano, que por sua vez se seguem aos períodos de maiores densidades populacionais, podemos ainda supor que a competição seja um importante fator nas quedas populacionais que então se verificam. Esta poderia incluir tanto a competição intrapopulacional, entre adultos por alimento e entre fêmeas para oviposição, como a competição interespecífica, uma vez que, pelo menos qualitativamente, existe uma boa sobreposição nos recursos alimentares dos adultos, inclusive em relação às plantas mais visitadas por ambas as espécies, e até mesmo nos recursos larvais, tendo em vista que **Passiflora miersii** e talvez alguma outra Passiflora pode ser utilizada por **H. erato** e **H. ethilla**, bem mais generalistas em plantas-hospedeiras nesta região sul do Brasil do que em áreas mais equatoriais (Benson, 1978).

Predação e parasitismo sobre as formas jovens destas espécies têm sempre sido considerados importantes fatores de mortalidade em populações de **Heliconius**, bem mais fortemente atingidos do que indivíduos adultos. Um variado número de inimigos naturais é sempre encontrado para estas espécies e inclui parasitas e predadores de ovos, larvas e pupas. Alguns destes, como formigas, vespas e microhimenópteros (especialmente **Trichogramma**) são atraídos pelas glândulas de néctar (nectários extraflorais) encontradas nas Passifloráceas e podem constituir "verdadeiros exércitos" para a defesa destas plantas para os Heliconiini (Gilbert, 1982; Smiley, 1986). Mais recentemente descobriu-se que até mesmo certos vírus podem constituir importantes fatores de mortalidade em larvas deste grupo (Andrade e Habib, 198).

Mesmo reconhecendo a importância destes fatores (predação e parasitismo) na regulação populacional destas espécies, especialmente nos números das fases jovens, torna-se difícil compreender até que ponto sua influência é responsável pelo padrão de dinâmica populacional dos insetos adultos nos locais estudados. Estes fatores, por exemplo, não pareceram responsáveis pelas quedas populacionais verificadas a partir do inverno, quando então estas "taxas" deveriam ter sido bem maiores que nos demais períodos do ano, e suficientemente grandes para reduzir tamanhos populacionais em até seis vezes, como ocorreu nestes locais. Entre as várias espécies de Ithomiinae estudadas por Vasconcellos-Neto (1980) verificou-se que, em apenas uma espécie estudada, **Mcclungia salonina**, a taxa de parasitismo em ovos e larvas pareceu ser importante nesta época do ano (estação seca), quando sua planta-hospedeira ainda era abundante. Esta possibilidade, portanto, ainda que não possa ser descartada, pareceu ser pouco provável no caso de **Heliconius**.

A abundância e a disponibilidade dos recursos alimentares dos adultos e dos jovens, por sua vez sofrendo a influência dos padrões climáticos, pareceram concordar melhor com as semelhanças encontradas na dinâmica populacional destas espécies nos três locais estudados, próximos entre si e, portanto, sujeitos as mesmas variações no macroclima desta região.

Além destes possíveis fatores ligados a regulação populacional de **H. erato** e **H. ethilla** deve-se destacar ainda as semelhanças e diferenças encontradas na dinâmica populacional destas espécies, especialmente **H. ethilla** e seus mímicos mullerianos com os quais coocorre nestes locais de estudo. Entre as espécies mais comuns deste anel miméti-

co (com padrão de coloração dominante de cores preta, laranja, amarela e branca, conhecido como o padrão do tigre) encontram-se os Ithomiinae **Mechanitis lysimnia, M. polymnia, Hypothyris ninonia** e **H. euclea** e o Danainae **Lycorea cleobaea**. Destas as três primeiras tiveram sua dinâmica populacional estudada por Vasconcellos-Neto (1980) em um ambiente semelhante ao de Amarais e em local próximo a Campinas (Sumaré, SP).

A reprodução nestas espécies de Ithomiinae ocorre principalmente no final da primavera, verão e outono, quando recursos alimentares das larvas estão disponíveis, havendo uma redução ou interrupção das desovas à medida que o período seco se intensifica, no inverno e primavera. Nesta fase indivíduos destas espécies estão concentrados em locais de maior umidade denominados "bolsões"e se dispersam com a chegada das chuvas e nos períodos mais úmidos do ano. No que se refere a dinâmica populacional estas três espécies foram consideradas como "comportando-se de maneira semelhante, apenas com ligeiras dissociações temporais" (Vasconcellos-Neto, 1980).

Populações de **H. ethilla** pareceram semelhante às dos Ithomiinae de Sumaré no que se refere aos períodos de maiores abundâncias de indivíduos, crescimentos e quedas populacionais, com algumas pequenas diferenças mensais. Entretanto, ocorrem em densidades de duas a dez vezes menores que as dos Ithomiinae, sofrendo variações populacionais de maneira bem mais regular e não tão pronunciadas quanto as de seus mímicos.

Diferenças destas proporções entre abundâncias de **Heliconius ethilla** e outras espécies deste anel mimético foram também registradas por Collenette e Talbot (1928) em áreas no Estado do Mato Grosso e por Brown e Benson (1974) em locais na Costa Rica e no Brasil, Espírito

Santo. Estes últimos autores, entretanto, consideraram a dinâmica populacional destas espécies como "não harmônicas e não paralelas em abundância em nenhum dos locais estudados", em oposição as conclusões de Vasconcellos-Neto. Talvez a maior semelhança na dinâmica populacional de espécies deste anel mimético encontrada por Vasconcellos-Neto em Sumaré, juntamente com os dados agora obtidos para **H. ethilla** neste trabalho, seja em parte devida a maior sazonalidade dos fatores climáticos nestes locais no Estado de São Paulo, bem mais pronunciada que locais como a Costa Rica ou mesmo no Estado do Espírito Santo, promovendo um maior ajuste nas variações populacionais destas espécies.

IV. 2. Áreas de Vida: estudos comparativos

IV. 2. 1. Comparações entre espécies

Heliconius erato e **H. ethilla** mostraram-se bastante semelhantes em relação à algumas características populacionais estudadas no presente trabalho, incluindo longevidade, comportamento residencial e dinâmica, mas revelaram-se diferentes em relação ao tamanho que suas respectivas áreas de vida podem atingir. Note-se ainda que estas estimativas de áreas de vida foram realizadas com base apenas na distribuição horizontal dos pontos de captura, não se levando em consideração as diferentes faixas de altura de vôo que estas espécies utilizam no interior ou na borda da vegetação, sabidamente uma importante característica da utilização do espaço em borboletas (Papageorgis, 1975). Mesmo assim podemos constatar que o espaço total utilizado por **H. ethilla** é bem superior ao de **H. erato**, uma vez que enquanto esta última espécie é mais frequentemente observada nos estratos inferiores da vegetação, raramente atingindo alturas superiores a cinco metros, **H. ethilla** é comumente encontrada junto às partes mais altas da mata, sem contudo deixar de visitar os estratos inferiores onde, como no caso de Amarais, encontra-se a maior parte dos recursos alimentares.

Segundo a perspectiva apresentada por Ehrlich e Gilbert (1973), Gilbert e Singer (1975) e Gilbert (1975, 1984), os recursos alimentares dos adultos, especialmente os recursos em pólen, seriam os principais responsáveis pelos "padrões de movimentos individuais" destas borboletas em uma determinada área (no caso o estudo de **H. ethilla** em

Trinidad). Estes recursos seriam ainda mais importantes do que néctar ou Passifloráceas para a determinação de "movimentos" individuais (e, implicitamente, sua área de vida). Estas conclusões estão baseadas em um experimento no qual foi verificado que, após a remoção de inflorescências de **Anguria** de um certo local (fontes de pólen), rotas individuais foram bastante alteradas, tendo-se mantido intactos os demais tipos de recursos. Ehrlich e Gilbert (1973) acreditam que o comportamento residencial e áreas de vida restritas em **Heliconius** seriam apenas o resultado da seleção individual maximizando o acesso de uma borboleta aos "raros recursos em pólen" em determinada área e período de tempo, bastante limitados localmente pela competição intrapopulacional e pela presença de outras espécies palinívoras (como **H. erato**).

Embora acreditando que a distribuição dos recursos alimentares seja um importante fator na determinação de tamanhos de áreas de vida nestas espécies, torna-se difícil compreender as diferenças encontradas nas áreas de vida de **H. erato** e **H. ethilla**, uma vez que, pelo menos qualitativamente, existe uma boa sobreposição nos recursos alimentares entre as mesmas, sugerindo que outros fatores possam estar envolvidos na determinação desta característica. Um aspecto ainda não investigado refere-se ao possível papel que o ambiente mimético destas borboletas poderia exercer sobre estas áreas.

Do ponto de vista da teoria do mimetismo (Fisher, 1958) a presença de um mímico muelleriano poderia também ser considerada um "recurso" importante para a sobrevivência de um determinado indivíduo em um dado local, deixando-o sujeito a diferentes intensidades (ou pressões) de predação, como foi demonstrado por Benson (1972).

Se assumíssemos então que o tamanho da área de vida destas espécies pudesse variar em função do número de outros indivíduos com o mesmo padrão de coloração no mesmo local (ou, em outras palavras, pudesse variar em função da densidade do anel mimético), seria mais fácil explicar as diferenças encontradas nos tamanhos de áreas de vida de **H. erato** e **H. ethilla**. Esta última espécie ocorre nos locais de estudo deste trabalho juntamente com vários outros mímicos mullerianos, já citados anteriormente, e apresentou valores de áreas de vida bem superiores aos de **H. erato**, que apenas ocasionalmente contou com a presença de um mímico mulleriano (**H. besckei**, cuja área de vida estimada mostrou-se semelhante a de **H. erato**, sugerindo também que fatores ligados ao mimetismo pudessem também influenciar áreas de vida).

A presença ou não de outros mímicos mullerianos poderia ainda ser importante na evolução de outras características populacionais nos Heliconiini, além da área de vida propriamente dita. Assim, nas espécies cujos aneis mullerianos são mais reduzidos, indivíduos são bem mais dependentes de seu próprio deme para a "educação de predadores", o que poderia explicar o comportamento gregário e socialmente mais evoluído de **H. erato**, inclusive com a formação de dormitórios comunais, aparentemente não tão desenvolvidos em **H. ethilla**. Além dos aspectos relacionados ao parentesco, o fato destas espécies serem bastante generalistas nos recursos alimentares dos adultos pode ter contribuido também para a evolução de características sociais, diminuindo a competição intrapopulacional.

IV. 2. 2. Comparações entre sexos

De um modo geral áreas de vida de machos apresentaram valores maiores do que de fêmeas (com exceção de dois casos em **Heliconius ethilla**, Figura 8), apesar do teste estatístico empregado não ter apontado diferenças significativas entre sexos nestas espécies. Entretanto, várias indicações sugeriam que diferenças deste tipo pudessem ocorrer.

Diferenças na utilização de habitat entre sexos nos Heliconiini já foram anteriormente notadas pelo menos nas únicas espécies deste grupo que apresentam um marcante dimorfismo sexual: **H. natterери**, **H. demeter** e **Eueides vibilia** (Brown, 1972; Brown e Benson, 1975), habitualmente associados com diferenças na razão sexual e com diferentes anéis miméticos (Brown, 1981).

No caso de **H. erato** e **H. ethilla** diferenças comportamentais entre machos e fêmeas pareceram ocorrer nos horários de atividade, tipo de vôo e maneira de exploração do ambiente, especialmente em relação aos recursos utilizados por cada um destes. Além daqueles relacionados à alimentação dos adultos, comuns a ambos os sexos, fêmeas necessitam procurar por plantas-hospedeiras para a oviposição, uma classe de recursos não explorada por machos, acarretando talvez diferenças na área de vida entre sexos.

De um modo geral, fêmeas também pareceram mais solitárias que machos em suas atividades habituais diurnas, sendo que nas poucas oportunidades nas quais se pôde identificar individualmente borboletas se deslocando conjuntamente, ou de maneira sequencial, com sobreposição de rotas, apenas machos foram registrados. Até o momento, entre-

tanto, não se conhecia a composição real destes "bandos". Os resultados encontrados neste trabalho mostraram que "grupos" de machos com dois, três, quatro e até seis indivíduos podem conter animais com diferentes idades, com borboletas jovens e velhas, mas também com idades aparentes semelhantes, como no caso de **Heliconius erato**: (N2V2), (N2I2V2), (N2I2), (N1N1N2), (N1N2N2I1), (N2N2), e de **H. ethilla**: (N2I1I1I2), (N2I1), (N1V1), (I1I1), (V1V1), (I2V1). Em alguns casos foi observado ainda que indivíduos de um mmesmo bando foram novamente capturados conjuntamente vários dias após sua observação inicial, deixando a entender que grupos podem manter-se unidos por longos períodos de tempo, chegando mesmo em um caso especial a quase dois meses.

Diferenças significativas entre sexos nos tamanhos de áreas de vida de **Heliconius erato** foram encontradas por Lopes (1984) no verão, mas não foram encontradas no inverno, quando áreas de vida de ambos os sexos tenderam a ser menores que no verão. Contudo, estimativas destas áreas ($\bar{X}$= 6,1 ha no inverno e $\bar{X}$= 3,1 ha no verão para machos, e $\bar{X}$= 3,9 ha no inverno, $\bar{X}$= 4,2 ha na primavera e $\bar{X}$= 1,7 ha no verão para fêmeas) foram bem superiores as encontradas no presente trabalho, que raramente atingiram valores superiores a 1 ha em ambos os sexos desta espécie. Estas diferenças devem ser provenientes da utilização de diferentes métodos de estimativas de tamanhos de áreas de vida.

IV. 2. 3. Comparações entre períodos

Comparações nas áreas de vida em cada sexo e espécie estudada em diferentes períodos do ano, abril e julho de 1985, podem ser importantes por diversos fatores. Em primeiro lugar, fornecem uma repetição na tomada de dados de áreas de vida destas espécies. Em segundo lugar, pode permitir que estes dados, tomados em diferentes períodos do ano, sejam comparados entre si. Estes períodos poderiam ser caracterizados por diferenças na abundância e distribuição de recursos alimentares, e também nas densidades populacionais de **Heliconius erato** e **H. ethilla**, cuja influência no tamanho da área de vida poderia ser então testada.

Quanto aos recursos alimentares presentes nestas fases foi observado que algumas espécies de plantas cujas flores são muito procuradas por estas borboletas, como **Urena lobata**, só iniciam seu período de floração a partir de junho e, portanto, nem estavam ainda presentes em abril. Mesmo entre as espécies cujos períodos de floração são irregulares e distribuidos ao longo de quase todo o ano (como **Lantana camara**), sofrem acentuadas variações no número de plantas floridas nestes diferentes períodos e também de local para local. Alterações mais extremas são provenientes da destruição parcial pelo fogo na sub-área IV (Figura 1B). Se então como se tem pensado são estes recursos que determinam as características principais das áreas de vida destas borboletas (Ehrlich e Gilbert, 1973) e se estes recursos apresentam-se de maneiras distintas nestes dois períodos, deveriam ser esperadas alterações nos tamanhos destas áreas, o que de fato não ocorreu no presente estudo.

Diferenças nas densidades de **Heliconius erato** e **H. ethilla** podem ser observadas nas estimativas populacionais fornecidas pelo método de Jolly (1965) nestes mesmos períodos e local (Amarais). No caso de **H. erato** estas estimativas apontaram 104 e 127 indivíduos em abril, e 149, 125 e 146 indivíduos em julho, um acréscimo relativamente pequeno. Em **H. ethilla**, entretanto, diferenças em densidades nestes períodos foram bem maiores, com 170 e 135 indivíduos em abril e 209, 242 e 243 em julho. Ainda assim foi verificado que, pelo menos nestes dois períodos, não existem diferenças significativas na área de vida destas espécies, sugerindo (mas não demonstrando) que tamanhos destas áreas não sejam influenciadas por variações em densidade ou dos recursos alimentares. Seria interessante que diferenças nas áreas de vida destas espécies fossem também investigadas durante a primavera e o verão, quando suas populações são bem menores e quando recursos alimentares são também mais escassos (especialmente na primavera).

V. Conclusões

(1) Populações de **Heliconius erato** e **H. ethilla** demonstraram apresentar um característico padrão de variação sazonal no número de indivíduos ao longo do ano nas áreas estudadas na região de Campinas, São Paulo. Os ciclos foram intermediários entre o padrão existente em locais equatoriais, como Costa Rica e Trinidad, onde densidades populacionais são mantidas relativamente constantes ao longo do ano, e o padrão encontrado em locais sub-tropicais, como o Estado do Rio Grande do Sul, onde populações de **H. erato** sofrem uma acentuada variação em números, chegando mesmo a ausência total de indivíduos em quase toda a segunda metade do ano.

(2) O padrão observado no presente estudo caracteriza-se por um crescimento populacional que ocorre durante o verão e o outono, sendo que nesta última estação e até meados do inverno são observadas as maiores densidades populacionais. A partir do final do inverno densidades populacionais passam a diminuir, atingindo os menores valores na primavera.

(3) As diferentes populações estudadas comportaram-se de maneira relativamente semelhante, entre as espécies, em cada um dos locais, e entre as diferentes populações de cada uma destas espécies, nos diferentes ambientes estudados. Diferenças acentuadas na dinâmica populacional destas espécies, em um mesmo local, podem ocorrer entre anos consecutivos, especialmente quanto aos números populacionais alcançados.

(4) As conclusões mencionadas nos ítens (1), (2) e (3) apóiam a idéia de que o padrão de variação anual das densidades populacionais de **H. erato** e **H. ethilla** é pelo menos parcialmente devido às variações do macroambiente físico, cuja influência sobre a fenologia das plantas-hospedeiras (Passifloráceas) e sobre os períodos de floração das plantas utilizadas na alimentação dos adultos determinam períodos de crescimento e quedas populacionais destas borboletas.

(5) Estimativas de tamanhos populacionais, taxas de ganho e sobrevivência de **H. erato** e **H. ethilla** em Amarais, 1985, mostraram que as variações populacionais destas espécies ocorrem em função do recrutamento e não da sobrevivência de indivíduos, que se mantem relativamente constante durante o ano.

(6) O estudo da proporção entre sexos ao longo do ano mostrou que, no caso de **H. erato**, a proporção de machos manteve-se sempre entre 50 e 60% do total de animais capturados por amostra, mas no caso de **H. ethilla** foi encontrada uma variação bem maior nestes números, com a proporção de machos aumentando à medida que populações passam a diminuir em densidade. Tomando-se por base o número total de machos e fêmeas marcados em cada período e local de estudos foi verificado que, em ambas as espécies, houve uma superioridade em machos, mas diferenças significativas de uma razão sexual de 1:1 foi encontrada apenas no caso de **H. ethilla**.

(7) O estudo das proporções entre indivíduos de diferentes classes etárias ao longo do ano mostrou que, em ambas as espécies, ocorre uma predominância de indivíduos jovens durante o período de crescimento populacional, e de indivíduos velhos quando densidades populacionais são pequenas. Estes resultados também corroboram a conclusão de que variações em tamanhos populacionais (ítem 5) ocorrem em função dos ganhos populacionais.

(8) A longevidade média encontrada para imagos novos de **H. erato** foi de 61.17 dias para machos e 52.78 dias para fêmeas e em **H. ethilla** foi de 58.64 dias para machos e 52.09 dias para fêmeas, não tendo sido encontradas diferenças significativas entre sexos ou entre espécies. As maiores longevidades individuais foram encontradas em **H. erato** (175 dias para machos e 151 dias para fêmeas), enquanto que em **H. ethilla** foram de 127 dias para machos e 122 dias para fêmeas. Os resultados de longevidade obtidos para cada classe etária destas espécies mostraram também que existe uma correlação entre as idades "aproximadas", baseadas nas condições das asas, e as médias observadas para cada classe etária.

(9) O levantamento dos recursos alimentares utilizados pelos adultos de **H. erato** e **H. ethilla** mostrou que, embora exista uma preferência por determinadas espécies de plantas (como **Lantana camara** e **Euphorbia pulcherrima**), estas borboletas podem utilizar uma grande variedade de espécies de plantas para a obtenção de pólen e néctar, sendo consideradas, portanto, generalistas em relação a esta classe de recursos. Fêmeas destas espécies de borboletas também demonstraram

utilizar diferentes (duas ou três) plantas-hospedeiras para a oviposição, sempre no gênero **Passiflora**.

(10) Embora alguns dados levantados tenham demonstrado que imagos destas espécies são capazes de realizar deslocamentos superiores a 1 Km, os resultados obtidos com os trabalhos de "captura e recaptura" mostraram que **H. erato** e **H. ethilla** são caracteristicamente "residenciais" nos locais entudados, confirmando resultados encontrados para estas e outras espécies de **Heliconius** estudadas em outras regiões.

(11) A estimativa do tamanho da área de vida de **H. erato** foi de 1 ha e de **H. ethilla** foi de 2 a 3 ha, sendo que diferenças significativas foram encontradas entre estas duas espécies, mas não foram encontradas entre sexos e nem entre os diferentes períodos do ano (em abril e julho de 1985). Resultados limitados sobre **H. besckei**, um mímico de **H. erato**, também indicaram uma área de vida da ordem de 1 ha.

VI. Resumo

O objetivo do presente trabalho foi obter conhecimentos básicos de populações naturais de insetos adultos das espécies **Heliconius erato** e **H. ethilla**, em três diferentes ambientes, próximos entre si, na região de Campinas, São Paulo.

Através do emprego de técnicas de "captura-recaptura" foram estimados os tamanhos populacionais e suas variações ao longo do ano, o recrutamento, a sobrevivência, as proporções entre os sexos e entre as diferentes classes etárias, a longevidade (residência) e a área de vida de imagos destas espécies.

As populações estudadas pareceram comportar-se de maneira relativamente semelhante quanto às variações em densidade ao longo do ano, mostrando em ambas as espécies um característico padrão de variação sazonal. Crescimentos populacionais ocorrem no verão e outono, sendo que nesta última estação verificam-se as maiores densidades populacionais. A partir de meados do inverno densidades passam a cair, atingindo os menores valores na primavera. Verificou-se também que, entre anos consecutivos, diferenças acentuadas podem ocorrer na dinâmica populacional de uma mesma espécie, em um determinado local.

Este padrão de variação anual na dinâmica populacional destas espécies deve ser, pelo menos parcialmente, devido à influência das variações do macroambiente físico na fenologia das plantas-hospedeiras e na abundância dos recursos alimentares dos adultos ao longo do ano, determinando períodos de crescimentos e quedas nas populações destas borboletas.

O emprego do método de Jolly (1965) indicou que as variações no recrutamento e não na sobrevivência são responsáveis pelas mudanças nos tamanhos populacionais ao longo do ano. Os resultados obtidos no estudo das proporções entre as diferentes classes etárias também levam a esta conclusão, especialmente quanto à presença de indivíduos jovens (N1), utilizada como um índice dos ganhos populacionais nos períodos estudados.

A longevidade média encontrada para indivíduos jovens foi de aproximadamente dois meses, não tendo sido encontradas diferenças significativas entre estas espécies ou entre sexos.

Estimativas de tamanhos de áreas de vida, realizadas através do método dos "polígonos convexos", foram de 1 ha para o caso de H. **erato** e de 2 a 3 ha para o caso de **H. ethilla**. Os testes estatísticos mostraram que diferenças significativas existem nos tamanhos das áreas de vida destas duas espécies, mas não foram observadas nem entre sexos e nem entre dois diferentes períodos do ano, em abril e julho de 1985. Ainda assim observou-se que, em geral, tamanhos de áreas de vida de machos foram um pouco maiores do que de fêmeas, com exceção de dois casos encontrados em **H. ethilla**. Algumas estimativas de tamanhos de áreas de vida foram também obtidas para **H. besckei**, mostrando resultados próximos de 1 ha, semelhantes aos obtidos para **H. erato**, um mímico muelleriano desta espécie.

VI. Summary

The purpose of this work was to obtain basic data on natural populations of the butterflies **Heliconius erato** and **H. ethilla**, in three different sites, near to each other, in the region of Campinas, São Paulo.

Capture-recapture studies were utilized to estimate population size, recruitment, survival, sex ratio, age classes, longevity (residence) and home range of adults of these species.

The populations seem to behave in a relatively similar way in relation to seasonal variations in density, showing a caracteristic pattern of population growth during summer and autumn. Peak numbers occur in the latter season. In winter densities decrease and reach the lowest values in spring. Marked differences in the population dynamics of the same species in a given site can be noted between consecutive years.

The pattern of population changes during the year seems to be at least partially due to the influence of climate variations on the phenology of the host-plants, and on abundance of adult food resources during the year, which determine periods of growth and declines in the butterfly populations.

Population parameters were estimated by the method of Jolly (1965). This showed that variations in recruitment rather than survival were responsable for populational changes during the year. This was supported by the study of the age classes, especially the youngest individuals, whose proportion can be used as an index of recruitment.

The average longevity (residence) of young individuals was about two months; no significant differences were found between species and sexes.

Home range sizes, estimated by the "convex polygon method" were about 1 ha in **H. erato** and 2 - 3 ha in **H. ethilla**. Statistical tests showed that significant differences existed in the home range sizes of these two species, but not between sexes, or different periods of the year (April and July of 1985). In general home range sizes were larger in males than in females, except for two cases of **H. ethilla**. The small number of home range estimates obtained for **H. beskei** were similar to those of **H. erato**, a müllerian mimic of this species.

VIII. BIBLIOGRAFIA

Adams, L. & Davis, S.D., 1967. The internal anatomy of home range. J. Mammal. 48 (4): 529-536.

Anderson, D.J., 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. Ecology 63 (1): 103-112.

Andrewartha, H.G. & Birch, L.C., 1954. The Distribution and Abundance of Animals, Univ. Chicago Press.

Andrade, C.F.S. & Habib, M.E.M., 1984. Natural occurrence of baculoviruses in populations of some Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) with symptomatological notes. Revta bras. Zool. 2 (2): 55-62.

Bailey, N.T.J., 1952. Improvements in the interpretation of recapture data. J. Anim. Ecol., 21: 120-127.

Begon, M. 1979. Investigating Animal Abundance: Capture-Recapture for Biologists. Univ. Park Press, Baltimore, 97 p.

Benson, W.W., 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in Heliconiinae (Lepidoptera). Am. Nat. 105: 213-226.

Benson, W.W., 1972. Natural selection for mullerian mimicry in **Heliconius erato** in Costa Rica. Science 176: 936-939.

Benson, W.W., 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution 32: 493-518.

Benson, W.W., 1982. Alternative models for infrageneric diversification in the humid tropics: Tests with passionvine butterflies, pp. 608-640. In: Prance, G.T. ed., Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, N.Y. 714 p.

Benson, W.W., Brown, K.S. Jr. & Gilbert, L.E., 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. Evolution 29: 659-680.

Berryman, A.A., 1981. Population Systems: a general introduction. Plenum, N.Y., 222 p.

Boyden, T.C., 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with **Ameiva** lizards. Evolution 30: 73-81.

Brower, L.P., 1984. Chemical defence in butterflies. pp. 109-133., In: Vane-Wright, R.I. & Ackery, P.R., eds., The Biology of Butterflies. Royal Ent. Soc. London Symposium, Academic Press, London.

Brower, L.P., Brower, J.V.Z. & Collins, C.T., 1963. Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and

Mullerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. Zoologica (NY) 48: 65-84.

Brown, I.L. & Ehrlich, P.R., 1980. Population biology of the checkerspot butterfly **Euphydryas chalcedona**. Structure of the Jasper Ridge colony. Oecologia 47: 239-251.

Brown, J.L. & Orians, G.H., 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 239-262.

Brown, K.S. Jr., 1972. The Heliconians of Brasil. Part III. Ecology and biology of **Heliconius nattereri**, a kel primitive species near extinction, and comments on the evolutionary development of **Heliconius** and **Eueides**. Zoologica (NY) 57: 41-69.

Brown, K.S. Jr., 1979. Ecologia Geográfica e Evolução nas Florestas Neotropicais. vols. 1,2. Tese de Livre Docência, Univ. Estadual de Campinas, Campinas, XXXI + 265 p., 120 p.

Brown, K.S. Jr., 1981. The Biology of **Heliconius** and related genera. Ann. Rev. Entomol. 26: 427-456.

Brown, K.S. Jr. & Benson, W.W., 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Mullerian mimicry in **Heliconius numata**. Biotropica 6: 205-228.

Brown, K.S. Jr. & Benson, W.W., 1975. The Heliconians of Brasil (Lepidoptera, Nymphalidae). Part VI. Aspects of the biology and ecology of **Heliconius demeter**, with description of four new subspecies. Bull. Allyn Mus. 26: 1-19.

Brown, K.S. Jr., Damman, A.J. & Feeny, P., 1981. Troidine swallowtails (Lepidoptera, Papilionidae) in southeastern Brazil: natural history and foodplant relationships. J. Res. Lepid. 19 (4): 199-226.

Brussard, P.F. & Ehrlich, P.R., 1970. Adult behavior and population structure in **Erebia epipsodea** (Lep., Satyrinae). Ecology 51 (5): 880-885.

Burt, W.W., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mammal. 24: 346-352.

Collenette, C.L. & Talbot, G., 1928. Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Mato Grosso, Brasil. Trans. R. Entomol. Soc. London 76: 391-416.

Cook, L.M., Thomason, E.W. & Young, A.M., 1976. Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly **Heliconius charitonius**. J. Anim. Ecol. 45: 851-863.

Crane, J., 1955. Imaginal behavior of a Trinidad butterfly **Heliconius erato hydara** Hewitson, with special reference to the social use of color. Zoologica (NY) 40: 167-196.

Crane, J., 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. Zoologica (NY) 42: 135-145.

Cullenward, M.J., Ehrlich, P.R., White, R.R., Holdren, C.E., 1979. The ecology and population genetics of an alpine checkerspot butterfly **Euphydryas anicia**. Oecologia 38: 1-12.

Davies, R.C., 1971. Computer Programming in Quantitative Biology. Academic Press, London.

Ehrlich, P.R., 1984. The structure and dynamics of butterfly populations., pp. 25-40. In: Vane-Wright, R.I. & Ackery, P.R., eds., The Biology of Butterflies. Royal Ent. Soc. London Symposium, Academic Press, London.

Ehrlich, P.R. & Gilbert, L.E., 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly **Heliconius ethilla**. Biotropica 5: 69-82.

Ehrlich, P.R. & Raven, P.H., 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18 (4): 586-608.

Ehrlich, P.R., White, R.R., Singer, M.C., Mckechnie, S.W. & Gilbert, L.E., 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective. Science 188: 221-228.

Fisher, R.A., 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. 2ª ed., Dover, N.Y.

Fisher, R.A. & Ford, E.B., 1947. The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth **Panaxia dominula** L. Heredity 1: 143-174.

Ford, E.B., 1975. Ecological Genetics. 4ª ed.., Chapman and Hall, London, XX + 422 p.

Ford, R.G. & Krumme, D.W., 1979. The analysis of space use patterns. J. Theor. Biol. 76: 125-155.

Gall, L.F., 1985. Measuring the size of lepidopteran populations. J. Res. Lepid. 24 (2): 97-116.

Gilbert, L.E., 1972. Pollen feeding and reproductive biology of **Heliconius** butterflies. Proc. Nat. Acad. Sci. (EUA) 69: 1403-1407.

Gilbert, L.E., 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Gilbert, L.E. & Raven, P.H. eds., Coevolution of Animals and Plants, Univ. Texas Press, Austin, 246 p.

Gilbert, L.E., 1977. The role of insect plant coevolution in the organization of ecosystems, pp. 399-413, In: Comportemente des Insectes et Milieu Trophique, V. Labyrie ed., Paris: C.N.R.S. Coloq. Int. 265., 439 p.

Gilbert, L.E., 1982. The coevolution of a butterfly and a vine. Scientific American 247: 110-121.

Gilbert, L.E., 1984. The biology of butterfly communities., pp. 41-52. In: Vane-Wright, R.I. & Ackery, P.R., eds., The Biology of Butterflies, Royal Ent. Soc. London Symposium, Academic Press, London.

Gilbert, L.E. & Singer, M.C., 1975. Butterfly ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 365-397.

Howard, L.O. & Fiske, W.F., 1911. The importation into the United States of the parasites of the Gypsy Moth and the Brown-Tail Moth: a report of progress with some consideration of previous and concurrent efforts of this kind. Bur. Ent. Bull. 91: 105-109.

Jenrich, R.I. & Turner, F.B., 1969. Measurement of noncircular home range. J. Theoret. Biol. 22: 227-237.

Jolly, G.M., 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration: a stochastic model. Biometrika 52: 225-247.

Jorgensen, C.D., 1968. Home range as a measure of probable interactions among populations of small mammals. J. Mammal. 49(1): 104-112.

Kettlewell, H.B.D., 1973. The Evolution of Melanism. Clarendon Press, Oxford.

Lopes, F.S., 1984. Padrões de Dispersão e Utilização de Recursos em uma População de **Heliconius erato phyllis**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.

Mallet, J.L.B., 1984. Population Structure and Evolution in **Heliconius** butterflies. Tese de Doutorado. Univ. of Texas, Austin.

Mallet, J.L.B. & Jackson, D.A., 1980. The ecology and social behavior of the Neotropical butterfly **Heliconius xanthocles** Bates in Colombia. Zool. J. Linn. Soc. 69: 1-13.

Mare, R.A., 1984. Dinâmica Populacional e Efeitos do Endocruzamento em **Heliconius erato phyllis**. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre.

May, R.M., 1981. Models for single populations. In: May, R.M. ed., Theoretical Ecology: Principles and Aplications. 2ª ed., Blackwell Scient. Publ, London.

Mayr, E., 1977. Populações, Espécies e Evolução. Comp. Edit. Nac., São Paulo, 485 p.

Mohr, C.O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. Am. Midl. Nat. 37: 223-247.

Mooney, H.A., Williams, K.S., Lincoln, D.E. & Ehrlich, P.R., 1981. Temporal and spatial variability in the interaction between the checkerspot butterfly **Euphydryas chalcedona** and its principal food source the Californian shrub **Diplacus aurantiacus** Oecologia 50: 195-198.

Morais, A.B.B., 1986. Interação entre Troidini (Lepidoptera: Papilionidae) e **Aristolochia** (Aristolochiaceae) em Campinas, SP. Dissertação de Mestrado, Univ. Estadual de Campinas.

Murawski, D.A. & Gilbert, L.E., 1986. Pollen flow in **Psiguria warscewiczii**: a comparision of **Heliconius** butterflies and hummingbirds. Oecologia 68: 161-167.

Nahrstedt, A. & Davis, R.H., 1981. The occurrence of cyanoglucosides linamarin and lotaustralin in **Acraea** and **Heliconius** butterflies. Comp. Biochem. Physiol. (B) 68: 575-577.

Nicholson, A.J., 1933. The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2: 132-148.

Odum, E.P. & Kuenzler, E.J., 1955. Measurement of territory and home range size in birds. Auk 72: 128-137.

Pansera, M.C.G., 1981. Estudos Genéticos e Ecológicos sobre o Par Mimético **Heliconius erato** e **Phyciodes langdorfi** (Lep.: Nymphalidae). Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre.

Papageorgis, C., 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. Why are there so many wing coloration complexes in one place? Amer. Sci. 63: 522-532.

Pianka, E.R., 1978. Evolutionary Ecology. 2ª ed., Harper & How Publs., NY, XII + 397 p.

Pimentel, D. 1961. Animal population regulation by the genetic feed-bach mechanism. Am. Nat. 95 (881): 65-79.

Price, P.W., 1975. Insect Ecology. John Wiley & Sons, NY, XII + 514 p.

Ricklefs, R.E., 1979. Ecology. 2ª ed. Thomas Nelson & Sons, Sunbury-on-Thames, XII + 966 p.

Rose, B., 1982. Lizard home range: methodology and functions J. Herpet. 16 (3): 253-269.

Saalfeld, K., 1979. Parâmetros Ecológicos e Genéticos de uma População Natural de **Heliconius erato phyllis** (Lepidoptera, Nymphalidae). Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre.

Samuel, M.D. & Garton, E.O., 1985. Home range: a weighted normal estimate and tests of underlying assumptions. J. Wildl. Manag, 49 (2): 513-519.

Schoener, T.W., 1981. An empirically based estimate of home range. Theor. Pop. Biol. 20: 281-325.

Schrier, R.D., Cullenward, M.J., Ehrlich, P.R. & White, R.R. 1976. The structure and genetics of a montane population of the checkerspot butterfly **Chlosyne palla**. Oecologia 25: 279-289.

Seber, G.A.F., 1965. A note on the multiple-recapture census Biometrika 52: 249-259.

Sheppard, P.H., Turner, J.R.G., Brown, K.S. Jr., Benson, W.W. & Singer, M.C., 1985. Genetics and the evolution of muellerian mimicry in **Heliconius** butterflies. Phil. Trans. R. Soc. London. B. Biol. Sci 308 (1137): 433-613.

Singer, M.C. & Ehrlich, P.R., 1979. Population dynamics of the checkerspot butterfly **Euphydryas editha**. Fortschr. Zool. 25: 53-60.

Slatkin, M., 1985. Gene flow in natural populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 393-430.

Smiley, J.T., 1978. The Host Plant Ecology of **Heliconius** Butterflies in Northeastern Costa Rica. Tese de doutorado. Univ. of Texas, Austin.

Smiley, J.T., 1986. Ant constancy at **Passiflora** extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. Ecology 67 (2): 516-521.

Snedecor, G.W. & Cochran, W.G., 1967. Statistical Methods. 6ª ed., The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.

Solomon, M.E., 1969. Dinâmica de Populações. Edit. Pedag. e Univ., São Paulo, XII + 78 p.

Southwood, T.R.E., 1978. Ecological Methods. 2ª ed., Halsted Press, NY. 524 p.

Stenger, J. & Falls, J.B., 1959. The utilized territory of the ovenbird. The Wilson Bull. 71 (2): 125-140.

Swihart, C.A. & Swihart, S.L., 1970. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly **Heliconius charitonius** Linn. Anim. Behav. 18: 60-64.

Tabashnik, B.E., 1980. Population structure of pierid butterflies. III. Pest population of **Colias philodice eriphyle**. Oecologia 47: 175-183.

Tamarin, R.H., 1978. Population Regulation. In: Tamarin, R.H. ed., Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., XII + 391 p.

Turner, J.R.G., 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home range behaviour in **Heliconius erato**. Biotropica 3: 21-31.

Turner, J.R.G., 1972. The genetics of some polymorphic forms of the butterflies **Heliconius melpomene** (Linnaeus) and **Heliconius erato** (Linnaeus). II. The hybridization of subspecies of **H. Melpomene** from Suriname and Trinidad. Zoologica (NY) 56: 125-157.

Turner, J.R.G., 1975. A tale of two butterflies. Nat. Hist. (London) 84: 29-36.

Turner, J.R.G., 1981. Adaptation and evolution in **Heliconius:** a defense of NeoDarwinism. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 99-121.

Vasconcellos-Neto, J., 1980. Dinâmica de Populações de Ithomiinae (Lep., Nymphalidae) em Sumaré, SP. Dissertação de Mestrado. Univ. Estadual de Campinas, Campinas.

Watt, W.B., Chew, F.S., Snyder, L.G., Watt, A.G., & Rothschild, D.E., 1977. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane **Colias** species. Oecologia 27: 1-22.

Watt, W.B., Han, D. & Tabashnik, B.E., 1979. Population structure of pierid butterflies. II. A "native" population of **Colias philodice eriphyle** in Colorado. Oecologia 44: 44-52.

Weeden, J.S., 1965. Territorial behavior of the tree sparrow. Condor 67: 193-209.

Wilson, E.O., 1975. Sociobiology: the new synthesis. Harvard Univ. Press, Cambridge. XI + 697 p.

Wynne-Edwards, V.C., 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Oliver & Boyd, Edinburgh.

Wynne-Edwards, V.C., 1965. Self-regulating systems in populations of animals. Science 147: 1543-1548.

Young, A.M. & Carolan, M.E., 1976. Daily instability of communal roosting in the Neotropical butterfly **Heliconius charitonius**. J. Kansas Entomol. Soc. 49: 346-359.

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

Apêndice I.

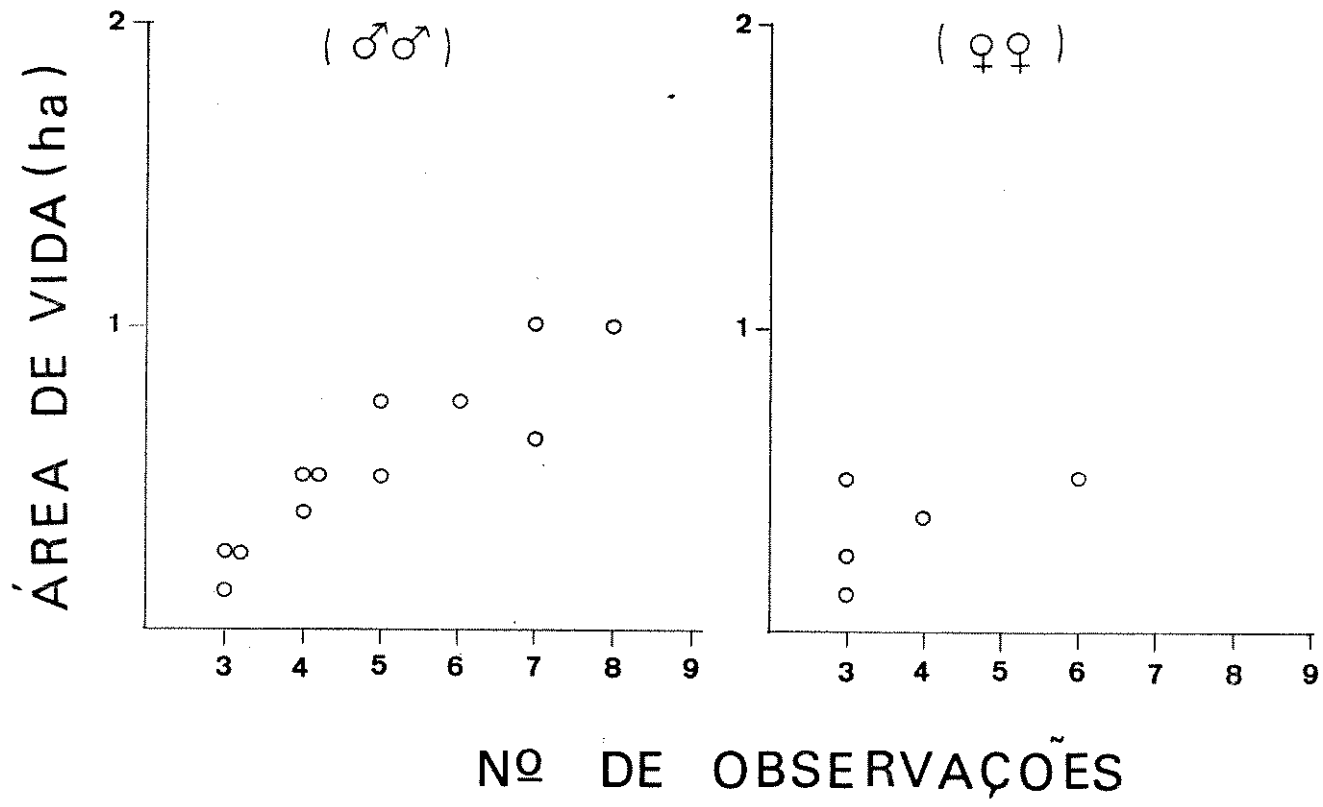

Figura 9. Áreas de vida de machos e fêmeas de **Heliconius beskei** em Amarais, abril de 1985 (cada ponto repr.um dif.indiv.)

Apêndice II.

Tabela 8. Movimentos individuais entre áreas de estudo (Amarais, Monjolinho e Costa e Silva) 1983/84/85.

espécie	ind.	sex.	locais	período	dist.	obs.
H. erato	252	♂	Am⟶Mj	maio/83	1000m	*
	5A	♂	Am⟶CS	junh/85	2000m	**
	?	?	Mj⟶BP	junh/83	500m	***
H.ethilla	43	♂	Mj⟶CS	maio/83	1800m	****
	?	?	Am⟶Mj	maio/83	1000m	***
	?	?	CS⟶BP	junh/83	1800m	***

Am: Amarais, Mj: Monjolinho, CS: Costa e Silva e BP: local a sudeste de Mj com várias **Euphorbia pulcherrima**

*: obs. anters. em Am. em 27 e 30/4 e em Mj em 6 e 16/5

**: observação de A. Ruszczyk

***: animais reconhecidos apenas pela cor das marcas

****: obs. anter. em Mj em 29/4 e em CS em 2/5

Apêndice III.

Tabela 9. Ocorrência de Heliconiini nas três áreas de estudo (Amarais, Monjolinho e Costa e Silva) em 1983/84/85

ano	1983			1984		1985	
espécie /local	Am	Mj	CS	Am	CS	Am	
(1) **Heliconius erato**	+	+	+	+	+	+	C
(2) **Heliconius ethilla**	+	+	+	+	+	+	C
(3) **Dryas iulia**	+	+	+	+	+	+	C
(4) **Dione juno**	+	+	+	–	–	+	I
(5) **Dione moneta**	+	+	+	–	–	–	I
(6) **Dryadula phaeetusa**	+	+	+	–	–	+	I
(7) **Agraulis vanillae**	+	?	?	–	–	+	I
(8) **Eueides aliphera**	+	+	?	–	–	–	I
(9) **Eueides isabella**	+	–	–	–	–	–	I
(10) **Philaethria wernickei**	+	?	+	–	–	+	I
(11) **Heliconius beskei**	+	–	–	–	–	+	I
(12) **Heliconius sara**	–	–	–	–	+	–	R

+/- presente/ausente

(C) comum, (I) irregular, (R) raro

Apêndice IV.

TABELA 10. Distribuição de recapturas de machos e fêmeas de **H. erato** e **H. ethilla** em Amarais, 1985

	Heliconius erato				**Heliconius ethilla**			
recapturas	Machos		Fêmeas		Machos		Fêmeas	
0	47	34.56	41	33.61	66	30.70	48	34.78
1	41	30.15	41	33.61	81	37.67	57	41.31
2	22	16.18	17	13.93	43	20.00	22	15.94
3	8	5.88	17	13.93	13	6.05	9	6.52
4	10	7.35	2	1.64	9	4.19	2	1.45
5	3	2.20	4	3.28	3	1.39	–	–
6	3	2.20	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–	–	–
8	1	0.74	–	–	–	–	–	–
9	1	0.74	–	–	–	–	–	–
N	136		122		215		138	

obs.: considerou-se apenas 1 recaptura/amostra (=3 dias)

Apêndice V.

variável dependente: log área

Fonte de variação	G.l.	SQ	QM	F	Pr> F
Modelo	2	56.34441368	28.17220684	72.28	0.0001
Erro	165	59.38507626	0.35990955		
Total corr.	167				

r^2 :0.486863

c.v.:100.9290

Fonte de variação	G.l.	SQ	F	Pr> F
N	1	45.98668863	127.77	0.0001
espécie	1	10.35772505	28.78	0.0001

Apêndice VI.

variável dependente: log área

Fonte de variação	G.l.	SQ	QM	F	Pr> F
Modelo	3	16.04973038	5.34991013	15.29	0.0001
Erro	54	18.89947523	0.34999028		
Total corr.	57	34.94920561			

r :0.459230

c.v.:100.9290

Fonte de variação	G.l.	SQ	F	Pr> F
N	1	13.84299914	39.55	0.0001
espécie	2	2.20673124	3.15	0.0507

$\overline{X}$(ajust): **H. erato** = - 0.66458389

H. besckei= - 0.66732235

H. ethilla= - 0.26346951