

Contextos Fenotípicos Multifuncionais: Influência do Padrão de Coloração de uma Borboleta Impalatável (*Heliconius erato phyllis*) sobre seu Sucesso de Acasalamento, Ritmo Diário de Atividades e Sobrevivência em Campo

Leonardo V. Lutz

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, para obtenção do título de Doutor em Genética e Biologia Molecular.

Orientador: Prof. Dr. Aldo Mellender de Araújo

**Porto Alegre
– 2002 –**

AGRADECIMENTOS

Ao Aldo, pelo prazer no conviver, pela responsabilidade e respeito no orientar e pela sedução no ensinar a voar. E, é claro, pela incoerência momentânea e recorrente no mostrar como não fazer.

À luz, que delinea, contorna e tempera a realidade.

À mente, que transforma a realidade em horizontes recheados de perspectiva e emoção.

Às cores em vôo, que me permitiram exercitar o prazer da curiosidade.

Ao Daniel, Luciano, Marcos e Victor Hugo, por acreditarem na sementeira e cultivo das idéias.

À Mel, pelo exercício conjunto da observação e da descoberta.

À Karen, pelas horas de vôo.

Ao Adriano, pela cooperação e divisão de informações.

À Adriana e Melina, pela harmonia e alegria do conviver.

Ao Paim, irmão na interpretação e hipnose das cosmologias do dia-a-dia.

À Aninha, ao Mau, à Cris e ao Rodrigo, irmãos nos horizontes, nuvens e revoluções.

À Profa. Nance Nardi, pela receptividade cotidiana e pela aquisição de equipamentos fundamentais.

À Profa. Helga Winge, por compartilhar o precioso recurso espaço, no atendimento da solicitação em relação ao uso da casa de vegetação.

À Profa. Sídia M. C. Jacques, pela luz e objetividade no universo da estatística.

Ao Elmo, pela inesgotável solicitude.

Aos moradores das áreas adjacentes aos locais de estudo, por permitirem a intromissão curiosa.

À Prefeitura Municipal de Santa Maria de Jetibá, especialmente na figura elemental do Sr. Alfredo Stange, então Secretário Municipal de Agricultura e Meio-Ambiente, pela permissão de pesquisa na área do Viveiro Municipal.

Ao Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Santa Teresa (ES), principalmente nas pessoas de Hélio Q. de Boudet Fernandes, Sérgio Lucena, Cláudio Fraga, Rose Kolmann e André M. de Assis, pelo apoio irrestrito.

Ao Adriano Chiarello, Marcelo Passamani, Jenílson Dalmaschio e Luciano Oliveira, pela acolhida e ensinamentos no Espírito Santo.

Ao Keko Sinclair, por prestar, através da Memory Produções, um serviço de alta qualidade na digitalização das imagens filmadas, em longas horas de café, atenção, boa-vontade, vidas secretas das borboletas e slow motion.

Às famílias Fischer e Kröening, de Santa Maria de Jetibá (ES), por terem acrescentado um toque familiar ao apoio recebido. E um agradecimento especial à D. Alma Kröening, que não só confeccionou a rede entomológica e o cilindro de tule utilizados na porção capixaba da tese, como também me encantou com preocupações e favores de avó. Danke shoen, Mutha.

Ao Vini, Elda, Dirce e Edzé, por terem acrescentado outras dimensões ao meu viver.

À minha mãe e minha irmã, por me ensinarem a ser eu mesmo.

A quem me ensinou no convívio amoroso.

A quem gosto.

Estas linhas são dedicadas à Luli, amor na forma mais linda, cheirosa e profunda do universo visível e invisível...

À Daisy Oliveira, por praticar uma biologia com curiosidade e responsabilidade num tempo tão curto...

A quem olha em torno com a mente escancarada, seja de olhos abertos ou fechados...

SUMÁRIO

1. Introdução	1
2. Objetivos	13
3. Materiais e Métodos	14
3.1. Organismos estudados	15
3.2. Locais de estudo	17
3.3. Ritmo diário de atividades	20
3.4. Sucesso de acasalamento	23
3.5. Sobrevivência em campo	26
3.6. Herdabilidade	33
4. Resultados	34
4.1. Ritmo diário de atividades	34
4.2. Sucesso de acasalamento	44
4.3. Sobrevivência em campo	49
4.3.1. Rio das Pedras	53
4.3.1.1. VD/AF	53
4.3.1.2. AD/AF	55
4.3.1.3. VV/AF	57
4.3.1.4. AV/AF	58
4.3.1.5. (VD – AD)/AF	60
4.3.1.6. (VV – AV)/AF	62
4.3.1.7. CVD/CAF	64
4.3.1.8. CVV/CAF	65
4.3.1.9. LAD/CAF	67
4.3.1.10. LAV/CAF	69
4.3.1.11. DVAD/CAF	71
4.3.1.12. DVAV/CAF	73
4.3.1.13. PD	76
4.3.1.14. PV	78
4.3.2. Viveiro	122
4.3.2.1. VD/AF	122
4.3.2.2. AD/AF	123
4.3.2.3. VV/AF	125
4.3.2.4. AV/AF	127
4.3.2.5. (VD – AD)/AF	129

4.3.2.6. (VV – AV)/AF	131
4.3.2.7. CVD/CAF	133
4.3.2.8. CVV/CAF	136
4.3.2.9. LAD/CAF	138
4.3.2.10. LAV/CAF	140
4.3.2.11. DVAD/CAF	142
4.3.2.12. DVAV/CAF	144
4.3.2.13. PD	146
4.3.2.14. PV	148
4.4. Herdabilidade	158
5. Discussão	160
5.1. Contexto multifuncional do padrão de coloração	160
5.1.1. Propriedades termorregulatórias do padrão de coloração	161
5.1.2. Sinalização intraspecífica mediada pelo padrão de coloração	165
5.1.3. Sinalização interespecífica mediada pelo padrão de coloração	176
5.2. Diversidade de estratégias adaptativas	227
6. Resumo e conclusões	233
7. Summary and conclusions	241
8. Referências bibliográficas	248

1. INTRODUÇÃO

As asas das borboletas exibem grande diversidade na forma e na cor, com o padrão de uma espécie sendo distinto do exibido pelas demais. Os padrões de coloração das superfícies dorsal e ventral são freqüentemente diferentes, bem como os das asas anteriores e posteriores. O padrão de coloração das asas de borboletas é o produto de interações entre mecanismos de sinalização intercelular que determinam a síntese espacialmente determinada de pigmentos. O padrão de coloração, na verdade, é um conjunto de elementos discretos, sendo o resultado evolutivo de modificações no tamanho, forma, posição e coloração destes mesmos elementos. Os componentes do padrão são arranjados em vários sistemas paralelos de simetria que se desenvolvem independentemente um do outro. Em adição, a asa é compartimentalizada pela venação, sendo o desenvolvimento do padrão nesses compartimentos altamente independente de compartimentos adjacentes. Esse duplo sistema de compartimentalização do padrão de coloração resultou em um sistema de desenvolvimento extremamente flexível que permite a cada elemento variar e evoluir independentemente, o que deve explicar a incrível diversidade nos padrões de coloração das asas de borboletas (NIJHOUT, 1990, 1991, 1994). Mesmo em toda esta diversidade, têm-se reconhecido que muito desta variação, na verdade, pode ser categorizado em relação a um padrão máximo idealizado, o "nymphalid ground plan", isto é, "plano básico ninfalídeo", do qual a grande maioria, se não todos os padrões, nas asas de lepidópteros podem ser derivados (NIJHOUT, 1978; BRAKEFIELD & FRENCH, 1993).

Os padrões de coloração da maioria dos animais são extremamente importantes para suas vidas. As funções do padrão de coloração das superfícies dorsal e ventral das asas de borboletas estão relacionadas, em várias intensidades, à comunicação intraspecífica, à sinalização interespecífica e à eficiência termorregulatória. Sistemas de sinalização interespecífica são, em geral, designados a proporcionar proteção contra predadores, sendo considerados, desta forma, como mecanismos de defesa. Neste contexto, o fenótipo de coloração pode prevenir a detecção de determinada presa por um predador, pode evitar a identificação de uma presa como alimento ou sinalizar a um predador em potencial que determinada presa possui defesas as quais operam durante a subjugação ou consumo (ENDLER, 1988), com esta última função incluindo estratégias relacionadas a altas taxas de sinalização-ruído (coloração de aviso, p. ex.) e as primeiras incluindo estratégias de baixas taxas de sinalização-ruído, como padrões

crípticos ou disruptivos (VANE-WRIGHT & BOPPRÉ, 1993). Em relação à comunicação intraspecífica, estes últimos autores citam alguns contextos específicos de funcionamento, os quais incluem não somente o comportamento de agregação (com valor tanto protetivo como sexual), a localização de parceiros, o reconhecimento pré-nupcial, a aceitação e a recusa de acasalamento, mas também a competição intrasexual. Muitas borboletas utilizam suas asas, ainda, como estruturas de absorção da radiação solar. O calor produzido pela absorção durante a exposição ao sol pode ser diretamente conduzido ao corpo através das asas e/ou as asas podem produzir uma região de ar aquecido próximo ao corpo, reduzindo a perda de calor por convecção (WATT, 1968; KINGSOLVER, 1987; KINGSOLVER & WIERNASZ, 1987). A função do padrão de coloração como fator na termorregulação é evidente na relação entre predação e eficiência termorregulatória, como já relatado e bem conhecido para várias espécies de borboletas e evidenciado, principalmente, em locais de repouso (BROWN & VASCONCELOS-NETO, 1976; BOWERS *et al.*, 1985; BROWER & CALVERT, 1985; BROWER *et al.*, 1985; LEDERHOUSE *et al.*, 1987; CHAI & SRYGLEY, 1990).

Borboletas de cores vivas ou conspícuas são freqüentemente presas não palatáveis (EDMUNDS, 1974; CHAI, 1986), coincidência geralmente explicada pela teoria da coloração de aviso: presas com qualidades aversivas a predadores apresentam sucesso adaptativo anunciando suas qualidades através de uma coloração conspícua, como um meio de aumentar a associação entre um determinado padrão de cor e a memória do predador com relação a experiências anteriores frente a determinada defesa (RETTENMEYER, 1970; ENDLER, 1988). Tais animais são ditos aposemáticos. Parece consenso que a maioria dos predadores aprende a evitar presas aposemáticas após um ou poucos atos de predação (BROWER, 1958a, b, c; WIKLUND & JÄRVI, 1982), sendo a rapidez com que os predadores aprendem a evitar as presas impalatáveis diretamente proporcional ao grau de conspicuidade exibido pela presa (GIBSON, 1980; GITTLEMAN *et al.*, 1980a, b). Estes resultados estariam relacionados ou a uma maior eficiência no processo de detecção ou a uma tomada de decisão mais rápida. De modo geral, para que o aposematismo seja vantajoso, o predador, após provar e achar impalatável certo número de presas, deve aprender a evitar animais de aparência similar no futuro (EDMUNDS, 1974).

É provável que a maioria das borboletas impalatáveis apresentem coloração de aviso, sendo protegidas contra predação e, portanto, passíveis de servirem como modelos em sistemas miméticos (TURNER, 1977), cuja essência é, justamente, que um organismo, o mímico, possua alguma vantagem em sobrevivência e/ou reprodução

pela sua semelhança a outro organismo, o modelo. A efetividade desta vantagem usualmente depende da capacidade de aprendizado de algum animal denominado "receptor do sinal" (WICKLER, 1968) ou, mais simplesmente, "iludido" (PASTEUR, 1982), cuja reação ao modelo é explorada pelo mímico.

A teoria do mimetismo lida com a origem de uma adaptação complexa, envolvendo genética, ecologia, fisiologia, comportamento e comunicação, com um objetivo claramente definido: convergência para um padrão modelo. Interessa-nos, aqui, os clássicos mimetismos Mülleriano e Batesiano.

A teoria do mimetismo Mülleriano propõe que duas ou mais espécies impalatáveis que dividam o mesmo padrão aposemático são mutuamente protegidas por suas semelhanças, devido ao fato de que a predação, realizada por um predador inexperiente, em uma das espécies, protegerá a ambas (SHEPPARD & TURNER, 1977). Dentre as premissas que esta teoria envolve (SHEPPARD, 1965), duas são de interesse neste estudo, quais sejam, as semelhanças entre as formas não necessitam ser tão exatas e as espécies participantes de complexos miméticos Müllerianos são raramente polimórficas. Numa interação mimética Mülleriana, as espécies participantes são denominadas de co-mímicos. É importante salientar, entretanto, que esta designação traz, de forma implícita, o pressuposto de que as espécies miméticas sejam igualmente defendidas, o que, em condições naturais, deve representar a minoria das interações deste tipo (TURNER & SPEED, 1996; SPEED & TURNER, 1999; SPEED, 2000). Estes autores propõem, em função da existência de graus de proteção distintos entre as espécies miméticas e da consideração de vários aspectos relacionados à percepção/cognição durante eventos de predação, o reconhecimento de interações miméticas Batesianas, Müllerianas e quase-Batesianas (sendo que esta última despreveria o contexto evolutivo de convergência fenotípica entre espécies impalatáveis e distintamente protegidas).

O mimetismo Batesiano ocorre quando um predador, que evita de se alimentar de um animal portador de um determinado padrão fenotípico de sinalização (modelo), é enganado a ponto de evitar um segundo animal que produza uma sinalização similar porém sem defesas subjacentes (mímico) (EDMUNDS, 1974). Dentre as várias premissas citadas por RETTENMEYER (1970), uma merece especial atenção: espera-se uma estreita convergência, em termos do padrão de coloração do mímico, em direção ao modelo. Desta forma, as pressões seletivas envolvidas no mimetismo Mülleriano e Batesiano talvez sejam completamente diferentes: mímicos Batesianos são parasitas de

canais de comunicação interspecíficos, enquanto mímicos Müllermanos são mutualistas em comunicação (VANE-WRIGHT, 1991).

Vários experimentos com mímicos e modelos naturais ou artificiais mostraram como semelhanças, mesmo muito superficiais, podem ter influência no valor de sobrevivência do mímico. SCHIMDT (1958, 1960) demonstrou um aumento proporcional na taxa em que os mímicos eram rejeitados dependente de um maior grau de semelhança entre mímico e modelo, e que mesmo um certo grau de semelhança seria suficiente para proporcionar alguma proteção contra predação. IKIN & TURNER (1972) mostraram que o reconhecimento de presas, por parte das aves, se dá preferencialmente pela aparência geral (percepção Gestalt). PILECKI & O'DONALD (1971) também mostraram que mímicos imperfeitos proporcionam alguma proteção contra predação, da mesma forma que BROWER *et al.* (1971). Estes resultados implicam que predadores como aves podem generalizar e, conseqüentemente, mesmo mímicos incipientes receberão certa proteção quanto à sua semelhança.

Entretanto, aves podem também discriminar entre mímicos bons e incipientes, o que resultaria em seleção favorecendo a evolução progressiva de uma semelhança mais estreita entre mímico e modelo (EDMUNDS, 1974). Os experimentos de DUNCAN & SHEPPARD (1965) e FORD (1971) demonstraram justamente um caráter qualitativo/quantitativo no grau de proteção: predadores evitam com maior intensidade mímicos cada vez mais parecidos com os modelos. Assim, de forma geral, vale a consideração de que ao redor de um padrão fenotípico aposemático há uma curva de proteção; padrões miméticos que caíam dentro dela encontram-se protegidos, aumentando esta quanto maior a semelhança (TURNER, 1977).

O trajeto mais aceito de evolução do mimetismo, compreendido através destas generalizações, lida com conceitos introduzidos por Fisher (TURNER, 1988). Fisher identificou duas classes de genes definidos pela natureza e grau de seu impacto sobre o fenótipo: genes principais, nos quais mutações causariam modificações fenotípicas maiores; e genes modificadores, cujas mutações causariam pequenas modificações em componentes do padrão de coloração e que responderiam pela gradual evolução do fenótipo no período de tempo compreendido entre mudanças maiores (GILBERT, 1983). Assim sendo, o mimetismo deve ser produzido por uma mutação principal e melhorado à medida que modificadores específicos forem selecionados.

BROWER (1960), DUNCAN & SHEPPARD (1965), O'DONALD & PILECKI (1970) e PILECKI & O'DONALD (1971) demonstraram que, quanto maior a impalatabilidade do

modelo em questão, maior a vantagem do mímico Batesiano. No entanto, como sugerem os dados de O'DONALD & PILECKI (1970), deve-se esperar encontrar, na natureza, polimorfismos miméticos somente quando os modelos não forem tão impalatáveis, o que estaria relacionado à vantagem de um mímico raro sobre um mais comum, com seleção dependente de frequência mantendo tal polimorfismo estável. Com modelos extremamente impalatáveis, o mímico é bem protegido mesmo a uma alta frequência, não havendo vantagem dependente de frequência para mímicos mais raros sobre os mais comuns. Não só o grau de impalatabilidade tem influência na evolução de polimorfismos; o grau de perfeição do mimetismo também parece ser importante, na medida em que mímicos não tão semelhantes aos modelos, só poderiam existir a baixas frequências.

Já o mimetismo Mülleriano tem como essência a repetição de um sinal idêntico para predadores; a peça fundamental é a uniformidade. Isto tem duas importantes consequências: seleção normalizadora e seleção dependente positivamente de densidade. Logo, espécies aposemáticas são, normalmente, monomórficas (TURNER, 1977). Presas de todos os padrões de coloração são amostradas durante a fase de aprendizado do predador. Se uma forma comum e uma rara são igualmente conspicuas, impalatáveis e proporcionam a mesma facilidade de memorização, predadores jovens (ingênuos) devem capturar o mesmo número de ambas na aprendizagem dos padrões, o que resulta em perda proporcionalmente maior para a mais rara (MALLETT & BARTON, 1989). Assim sendo, seleção dependente de frequência favoreceria a forma mais comum. Esta seleção resultaria em monomorfismo ao nível intrapopulacional (MALLETT & SINGER, 1987) e levaria a complexos miméticos Müllerianos no interior de comunidades (TURNER, 1977). Da mesma forma, características comportamentais de parceiros sexuais em potencial também podem resultar em seleção dependente de frequência ou de densidade agindo sobre o padrão de coloração.

Similaridade no padrão dentro de uma espécie impalatável constitui-se, então, em forte predição da teoria convencional da coloração de aviso. A teoria prediz que haverá seleção normalizadora sobre o padrão de coloração porque os indivíduos de espécies predadas ganham máxima proteção por assemelharem-se detalhadamente aos membros de sua própria espécie previamente encontrados por predadores. Assim sendo, seria o padrão em si, e não somente a conspicuidade, que se constituiria em uma sinalização específica de impalatabilidade (GUILFORD & DAWKINS, 1993).

Além de predadores poderem ser psicologicamente caracterizados por suas capacidades de discriminação e generalização e pela dinâmica de alimentação mediada pelos efeitos de densidade e frequência (além das referências acima, ver também GREENWOOD *et al.*, 1989, e bibliografia referida), o ato de predação é ainda influenciado pelos mecanismos perceptivos de formação de imagem de busca e taxa de procura (GUILFORD & DAWKINS, 1991 e bibliografia referida). Levando todas estas características comportamentais em consideração, predições claras e explícitas são feitas em relação aos resultados da ação de seleção estabilizadora ou normalizadora sobre o padrão de coloração de borboletas aposemáticas, perfazendo um importante papel na manutenção do monomorfismo e alto grau de semelhança entre espécies impalatáveis.

Vários estudos tentaram demonstrar a ação de seleção natural sobre o padrão de coloração de borboletas na natureza ou em cativeiro, com relativo sucesso. Estes experimentos normalmente envolveram modificações artificiais que, freqüentemente, resultaram em grandes mudanças no padrão de sinalização, tais como a adição de uma nova mancha ao padrão de coloração ou a perda completa de um elemento componente do fenótipo de sinalização (BROWER *et al.*, 1964; BROWER *et al.*, 1967; COOK *et al.*, 1969; BENSON, 1972; BOYDEN, 1976; WALDBAUER & STERNBURG, 1975; STERNBURG *et al.*, 1977; JEFFORDS *et al.*, 1979; CHAI, 1986). Estas chamadas modificações artificiais do padrão de coloração, segundo os pressupostos teóricos destes trabalhos, deveriam receber uma pressão de predação desproporcionalmente elevada, o que resultaria em menores taxas de sobrevivência aos indivíduos portadores destas modificações fenotípicas. Entretanto, será que experimentos deste tipo apresentariam as características adequadas para verificar a existência de taxas mais elevadas de predação sobre os indivíduos tornados distintos em relação à maioria da população e, assim, comprovar a ação de seleção normalizadora na construção evolutiva de um dado padrão aposemático de coloração? Afinal, que maior modificação poderia existir num dado padrão de coloração do que a perda ou adição de componentes inteiros? De fato, estes experimentos não enfocaram as pretensas desvantagens associadas às variações presentes num determinado fenótipo de sinalização e, sim, tópicos relativos à memorização de um novo padrão de coloração aposemático.

Alguns poucos trabalhos consideraram as variações naturalmente presentes no padrão de coloração, tais como o realizado por BOWERS *et al.* (1985), que correlacionou predação e variação na quantidade de manchas vermelhas presentes nas

asas de uma borboleta, MALLETT (1986) e MALLETT & BARTON (1989), que apresentaram uma estimativa direta de seleção natural sobre formas híbridas naturais em zonas de contato entre raças monomórficas de *Heliconius erato*. A grande maioria dos estudos utilizando presas artificiais e aves como predadores também envolveu modificações grosseiras no padrão, principalmente no que se refere à coloração (p. ex., SCHMIDT, 1960; SEXTON, 1960; DUNCAN & SHEPPARD, 1965; MORREL & TURNER, 1970; LEA & TURNER, 1972). SHIDELER (1973) investigou, em adição, o papel da posição no padrão, TERHUNE (1977) testou cor, padrão e tamanho, e MARPLES (1993) encontrou resultados interessantes na percepção e comportamento alimentar no que concerne ao tamanho das presas. Ainda assim, estes testes referem-se à ação de seleção natural sobre formas explicitamente diferentes em relação a predadores que caçam utilizando a visão, restringindo a análise à variação discreta na população e desconsiderando a característica curva de distribuição contínua que quase qualquer variável morfológica exibe em populações naturais.

Além do delineamento da pressão de predação sobre borboletas até aqui feito, deve-se considerar as demais funções desempenhadas pelas asas e padrões de coloração de lepidópteros, no sentido de se montar um contexto de entendimento em torno do complexo resultado adaptativo representado por essas estruturas anatômicas. Assim, em função do reconhecimento de diferentes papéis desempenhados por uma mesma estrutura fenotípica, a morfologia e a coloração das asas devem ser compreendidas como um compromisso entre requerimentos ou fatores que evoluem conjuntamente sob diferentes pressões de seleção, ao que se deve ainda adicionar, inequivocamente, pressões específicas associadas ao habitat das plantas hospedeiras, fatores climáticos e posturas comportamentais. O trabalho de PAPAGEORGIS (1975), ao tentar solucionar o aparente paradoxo da multiplicidade de anéis miméticos Müllermanos, parece ser a primeira tentativa no sentido de considerar a atuação de distintas pressões ambientais sobre o padrão de coloração de borboletas, ao mesmo tempo em que reconhece suas múltiplas funções como adaptativas. Assim, a existência de vários anéis miméticos ao mesmo tempo e no mesmo local seria o resultado de adaptações específicas, ao nível fenotípico do padrão de coloração e comportamental, à estratificação de luminosidade e altura no interior de florestas, que se refletiriam na múltipla compatibilidade do padrão em termos de termorregulação, tamanho alar e sinalização a predadores (com ênfase no caráter dual da sinalização, envolvida tanto na advertência como na imitação, por um lado, e na capacidade de camuflagem e desorganização do contorno corporal, por outro). Estas conclusões são reforçadas

pelas considerações posteriores de BROWN (1988). Ainda que os trabalhos realizados por BURD (1994) e por MALLET & GILBERT (1995) apontem para conclusões diferentes, no que se refere às causas da existência de múltiplos anéis miméticos em simpatria, o contexto de multifuncionalidade dos padrões de coloração analisados continua válido. As funções das superfícies dorsal e ventral das asas também estariam relacionadas às posturas comportamentais, mediadas pela ênfase a funções particulares. As funções de advertência e termorregulação relacionadas às faces dorsal ou ventral das asas provavelmente variem com o comportamento e com a seleção associada às limitações impostas por fatores climáticos e de habitat de planta hospedeira, provavelmente se refletindo e/ou sendo influenciadas por relações filogenéticas (KINGSOLVER, 1988; DENNIS & SHREEVE, 1988; SHREEVE & DENNIS, 1992; KINGSOLVER, 1994).

A morfologia das asas e o comportamento de vôo estão relacionados à palatabilidade e necessidades de fuga a tentativas de predação por aves, em borboletas neotropicais. Assim, borboletas impalatáveis seriam caracterizadas por vôos lentos e regulares, asas e abdômen longos e tórax relativamente pequenos, o que estaria altamente relacionado ao fato de que estas espécies impalatáveis estariam liberadas do custo energético de alocação de massa muscular para vôos rápidos em resposta a predadores, podendo redistribuir maiores quantidades de seus recursos para o abdômen (e, portanto, para a reprodução). Tal quadro se constituiria num exemplo concreto de evolução em concerto de fenótipos complexos e de claro valor adaptativo. Já borboletas palatáveis, com exceção dos mímicos de borboletas impalatáveis, mostrariam estratégias alternativas no sentido de evitar a predação: exibiriam um vôo rápido e errático, asas e abdômen relativamente curtos e grandes massas torácicas, fenótipos obviamente de grande valia durante a fuga em vôo (CHAI & SRYGLEY, 1990; SRYGLEY & CHAI, 1990; MARDEN & CHAI, 1991; SRYGLEY & DUDLEY, 1993; ver também BROWER, 1995). O comportamento de vôo e a morfologia ainda estariam correlacionados com o sistema de acasalamento; o efeito do regime de acasalamento de qualquer espécie afetaria principalmente o "design" dos machos, já que estes alocam a maior parte de seu tempo e energia à localização e disputa por fêmeas (RUTOWSKI, 1991; WICKMAN, 1992). Além de todos estes fatores, haveria as limitações impostas por características biomecânicas e aerodinâmicas (ELLINGTON, 1984; BETTS & WOOTTON, 1988; DUDLEY, 1990, 1991; ELLINGTON, 1991; WOOTTON, 1993). Assim sendo, as asas de borboletas, e principalmente os elementos do padrão de coloração, seriam influenciadas e, ao mesmo tempo, refletiriam todas

essas pressões de seleção, que atuariam ao mesmo tempo e em intensidades variadas, conjuntamente ou em oposição.

Após as considerações acima, pode-se situar, especificamente, o ponto central deste trabalho que se refere à análise quantitativa do padrão de coloração das asas de borboletas aposemáticas, com o objetivo de comparar as características morfológicas (bem como suas variações), encontradas em populações naturais, com as claras predições teóricas acerca da ação de seleção natural e sexual sobre o fenótipo de coloração. Até que ponto variações no padrão de coloração de uma borboleta aposemática são permitidas, ou de outra forma, qual seria o limiar em que tais variações seriam percebidas por predadores como desviantes da norma populacional do padrão de coloração? Algum elemento do padrão se constituiria em marca privilegiada na associação entre repelência e sinalização? Ainda, em que grau o padrão de coloração refletiria diferentes pressões de seleção com distintas conseqüências sobre o fenótipo de coloração de aviso? Desse modo, este trabalho constitui-se numa tentativa de demonstrar a existência de papéis funcionais, em adição ao de sinalização interespecífica, desempenhados pelo padrão de coloração de aviso das asas de uma borboleta impalatável, especialmente os relacionados à sinalização intraspecífica e termorregulação. Além desses tópicos, este trabalho tenta mostrar, em populações naturais, a ação de seleção normalizadora, tida como a principal pressão seletiva a influenciar um padrão de coloração aposemático.

A descoberta de como as partes componentes de uma característica morfológica tão complexa como o padrão de coloração são integradas na formação de um todo reconhecível e multifuncional é o primeiro passo para a compreensão tanto dos processos ontogenéticos quanto evolutivos que produziram tal fenótipo (PAULSEN & NIJHOUT, 1993). O padrão de coloração das asas de uma borboleta é uma característica complexa construída a partir de vários elementos tanto independentes como funcionalmente interatuantes. Já que a evolução do padrão de coloração de lepidópteros, em grande parte, ocorreu pela diversificação de tamanho, forma, posicionamento e cor desses elementos, uma forma provável de detecção de seleção ao nível do padrão de coloração de uma espécie impalatável seria a comparação intrapopulacional das variações apresentadas por componentes do padrão de coloração de aviso, como tamanho e forma da asa, com as variações presentes nos elementos formadores do padrão de coloração em si, como manchas e barras, além da intensidade de coloração das mesmas. Além disso, de modo geral, a quantificação e interpretação das variações presentes num padrão de coloração, ao nível populacional,

de alguma forma, forneceriam "insights" sobre os vários compromissos a que estão submetidas as asas de borboletas.

LUTZ (1995) quantificou e caracterizou o padrão de coloração da borboleta aposemática *H. erato phyllis*, a partir de medidas morfométricas lineares e de superfície, realizadas em indivíduos coletados de populações naturais ou criados em insetário. Neste estudo, foram identificadas várias diferenças sexuais, exibidas ao nível do padrão de coloração, sendo estas analisadas sob o ponto de vista da multiplicidade de funções exercidas, e interpretadas como sendo o compromisso adaptativo resultante de distintas pressões de seleção. São discutidos vários cenários adaptativos, no intuito de explicar a origem e manutenção das diferenças amostradas, em termos de vantagens distintas exibidas em contextos seletivos de predação, sinalização intraspecífica, competição intrasexual e eficiência termorregulatória. Os resultados obtidos por LUTZ (1995) revelaram a existência de dimorfismo sexual em uma espécie experimentalmente considerada como exibindo uniformidade em relação ao padrão fenotípico de coloração e teoricamente esperada como sendo monomórfica em relação à sinalização aposemática. Na discussão desses dados, é sugerido um quadro explicativo que levaria em consideração tanto os aspectos intraspecíficos quanto os interspecíficos do fenótipo de sinalização: os componentes principais do padrão de coloração, considerados como sendo os de maior influência na memorização de um fenótipo de sinalização aposemática por predadores orientados pela visão, refletiriam pressões específicas de predação (apresentando uma menor variação, claras diferenças entre as faces dorsal e ventral e uniformidade quanto ao sexo), enquanto que as diferenças sexuais seriam o resultado de pressões seletivas relacionadas ao acasalamento (essas diferenças são observadas somente na face dorsal, que pode ser considerada como preponderante no ritual de acasalamento, são condizentes com fatos relativos à biologia da reprodução do grupo, e poderiam agir no sentido de sinalização de características adaptativas e/ou sujeitas à seleção sexual). Deste modo, estes resultados abriram novas linhas de investigação sobre as diversas pressões de seleção que determinariam a construção de um fenótipo complexo como o padrão de coloração. Além das tentativas experimentais de quantificação do padrão de coloração serem extremamente raras, a consideração conjunta de diversos fatores seletivos como contexto explicativo é, em geral, sugerida e, muito mais raramente, praticada.

Apesar do quadro lógico delineado para o entendimento dos resultados obtidos em LUTZ (1995), compatível com uma quantidade enorme de informações biológicas conhecidas para o gênero ou espécie em questão, várias premissas centrais

permaneceram não testadas. Assim, o presente trabalho pode ser considerado como uma tentativa de ultrapassar o limiar de hipóteses explicativas razoáveis, através de observações diretas acerca dos significados biológicos das características descritivas do padrão de coloração das asas. Assim, a prévia quantificação morfológica e posterior acompanhamento sazonal de animais encontrados em populações naturais poderia fornecer dados importantes acerca da ação de seleção normalizadora sobre o padrão de coloração de aviso. Da mesma forma, a prévia quantificação do padrão, em conjunto com estudos, em insetário, do comportamento envolvido no acasalamento, com especial ênfase na escolha exercida pelas fêmeas, sinalização de determinadas características por parte dos machos e competição entre estes por acesso às fêmeas, resultariam em maior conhecimento sobre o papel do padrão de coloração como sinalizador sexual e como este fenótipo refletiria estas pressões, tanto do ponto de vista específico como do ponto de vista de balanços seletivos entre fatores diversos. Conduzidos em cativeiro, estes experimentos permitiriam, além do exposto, a consideração do papel adaptativo das variações individuais, em termos da eficácia termorregulatória do padrão de coloração, a partir da observação comportamental e caracterização das atividades envolvidas no ritmo diário, o que poderia estar relacionado a modificações específicas do fenótipo de coloração.

Evidentemente, a constatação da existência de um contexto de multifuncionalidade associado ao fenótipo de sinalização, não aponta diretamente para a existência de um contexto adaptativo de construção evolutiva do padrão de coloração das asas de uma borboleta. O significado evolutivo da variabilidade morfológica relacionada a papéis funcionais distintos encontra-se intrinsecamente associado ao fato de tais variações serem transmitidas às próximas gerações. Neste sentido, a criação de borboletas em cativeiro, com possibilidades de cruzamentos e proles extensas, constitui uma ferramenta imprescindível para estimativas da herdabilidade das características de interesse.

Espécies pertencentes à subfamília Heliconiinae (Nymphalidae), e em especial as do gênero *Heliconius*, constituem-se em organismos preferenciais para este estudo, centrado na quantificação do padrão de coloração de espécies aposemáticas. Além de serem espécies abundantes em toda a região tropical e subtropical do Brasil, apresentam facilidade de coleta, manuseio e criação, e várias espécies podem ser caracterizadas como portadoras de padrões fenotípicos de coloração não excessivamente complexos, entre elas *Heliconius erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*. Com especial atenção para *H. erato* e *H. melpomene*, as espécies do

gênero têm sido extensivamente estudadas por quase um século, com ênfase no papel adaptativo do padrão de coloração. Além disso, para as duas espécies mencionadas anteriormente, destaca-se o trabalho de SHEPPARD *et al.* (1985), os quais estudaram a genética dos seus padrões de coloração. Por último, é importante destacar que uma série de informações são conhecidas a respeito de várias espécies do gênero, no que diz respeito a diversos aspectos da história de vida, o que proporciona um contexto fértil em relação aos quais pode-se comparar ou discutir os resultados obtidos neste trabalho.

No presente estudo, serão enfocadas as seguintes espécies: *Heliconius erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*. Estas taxa neotropicais são todas de distribuição extra-Amazônica, ocorrendo simpatricamente na porção centro-sul do continente sul-americano, além de apresentarem padrões de coloração quase idênticos.

2. OBJETIVOS

Com base no exposto anteriormente e, de um modo especial, levando em conta as perguntas formuladas nas páginas 7 e 9, os objetivos propostos para este trabalho podem ser sumarizados como a seguir:

1. caracterização e quantificação do padrão de coloração das asas de três espécies aposemáticas de borboletas impalatáveis do gênero *Heliconius* (*H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*), a partir de indivíduos de populações naturais ou de cativeiro;
2. identificação, nas referidas espécies do gênero *Heliconius*, dos componentes do padrão de coloração responsáveis pela formação de um complexo mimético Mülleriano;
3. identificação dos componentes do padrão de coloração de *H. erato phyllis* associados à sinalização intraspecífica, bem como a caracterização da influência destes elementos sobre o comportamento de escolha de parceiros para o acasalamento, do qual pode-se inferir intensidades de seleção sexual ou a existência de cruzamento preferencial;
4. inferência do papel termorregulatório do fenótipo de sinalização de *H. erato phyllis*, através da observação comportamental de indivíduos morfologicamente distintos, na tentativa de estabelecer a influência do padrão de coloração no ritmo diário e individual de atividades;
5. analisar as variações temporais dos diversos elementos do padrão de coloração de *H. erato phyllis*, em populações naturais, no intuito de avaliar a compatibilidade dos dados obtidos com os resultados teoricamente esperados como decorrência da ação de seleção normalizadora.
6. estimativa da herdabilidade das dimensões lineares e de superfície dos principais componentes do padrão de coloração das asas de *H. erato phyllis*,

3. MATERIAL E MÉTODOS

Em relação à metodologia aplicada neste trabalho, convém ressaltar três pontos básicos. Em primeiro lugar, todas as conclusões deste trabalho são resultantes da investigação de padrões de coloração de ocorrência natural. A magnitude das medidas lineares e de superfície utilizadas na descrição de cada um dos fenótipos de sinalização, bem como a variabilidade presente entre as mesmas, são decorrentes da amostragem em populações naturais. Esta escolha se refere às possibilidades de consideração e análise de padrões de coloração não artificialmente modificados, no intuito de focar e descrever a variabilidade disponível em populações naturais e, desta forma, tentar verificar a ação das diversas pressões seletivas propostas na construção evolutiva destes fenótipos.

Em segundo lugar, este trabalho reflete uma escolha tanto técnica quanto ideológica, no que diz respeito ao fato de não terem sido mortos nenhum único organismo das espécies sob investigação. Em função de claras necessidades metodológicas, todos os indivíduos analisados foram caracterizados quanto ao seu fenótipo de sinalização previamente à realização das observações que constituem o corpo deste trabalho. A investigação da influência dos diferentes componentes do padrão de coloração sobre o ritmo diário de atividades, sobre o sucesso de acasalamento e sobre as probabilidades de sobrevivência em condições naturais, evidentemente, demanda uma descrição fenotípica prévia, sob pena de influenciar os próprios padrões comportamentais e os aspectos das histórias de vida individuais a serem observados ou descritos. Por acreditar em possibilidades concretas de investigação da Vida a partir de organismos vivos, todos os procedimentos metodológicos escolhidos na confecção deste trabalho cultivaram a beleza e o fascínio de ser e estar vivo. Nenhuma das borboletas capturadas, marcadas, observadas, manipuladas ou criadas durante esta tese foram consideradas como simples objetos de pesquisa, não tiveram sua natureza dessacralizada e nem foram mortas em nome da ciência da Vida.

E, por último, convém ressaltar que este trabalho não envolveu testes experimentais diretos e, sim, observações detalhadas e sistemáticas dos fenômenos sob análise. Mesmo reconhecendo a limitação intrínseca dos procedimentos relativos à observação, no que diz respeito às possibilidades de decisão ou escolha por mecanismos de ação ou contextos hipotéticos distintos, baseados em testes diretos sobre o significado biológico de diferentes variáveis, a prática experimental mediada

pela observação tem a capacidade de ser altamente produtiva e informativa. Uma das grandes vantagens associadas aos procedimentos de observação experimental se refere à quase total ausência de manipulação ou intervenção explícitas sobre o fenômeno a ser estudado, o que torna mais abrangentes ou menos tendenciosos os contextos explicativos propostos. Logo, este trabalho consiste numa tentativa de identificação dos diferentes papéis funcionais tradicionalmente associados ao fenótipo de coloração das asas de borboletas impalatáveis, através da descrição das variações presentes em distintos elementos do padrão de cor e da observação direta sobre aspectos da história de vida potencialmente associados às mesmas. As inferências evolutivas resultantes da análise destes aspectos devem, portanto, serem consideradas como tentativas de comprovação, em condições naturais ou, pelo menos, representantes de variabilidade natural, dos pressupostos ou mecanismos teoricamente propostos constantes na literatura especializada, aos quais faltam, em sua maioria, comprovação experimental direta.

3.1. Organismos estudados

No presente trabalho, serão enfocadas as espécies *H. erato*, *H. melpomene* e *H. besckei*, todas borboletas impalatáveis (Nymphalidae: Heliconiinae). As duas primeiras espécies apresentam uma ampla distribuição geográfica, sendo caracterizadas pela presença de numerosas subespécies, formando complexos miméticos Müllermanos onde ocorrem em simpatria. Cada população é considerada como basicamente monomórfica quanto ao padrão de coloração. Este par mimético vem sendo extensivamente estudado nos últimos 45 anos (BROWN, 1981; TURNER, 1981; SHEPPARD *et al.*, 1985). *H. besckei* é uma espécie caracterizada pela ausência de formas subespecíficas, exibindo o mesmo padrão de coloração em todas suas populações, apresenta uma distribuição geográfica restrita e considerada relictual, além de ser agrupada ao lado de espécies filogeneticamente mais primitivas dentro do gênero (BROWN & MIELKE, 1972), o que torna seu estudo ainda mais instigante.

H. besckei, *H. erato phyllis* e *H. melpomene nanna* dividem o mesmo padrão fenotípico de sinalização (Figura 1), ocorrendo simpatricamente em grandes porções de suas distribuições. *H. erato phyllis* distribui-se por toda a região centro-oriental do continente sul-americano; já *H. melpomene nanna*, também de distribuição extra-

amazônica, ocupa porções menos centrais do continente, totalmente contidas na distribuição da primeira espécie; e *H. besckei* ocorre em áreas bem mais restritas, localizadas em zonas de altitude. As regiões montanhosas dos estados brasileiros de Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo constituem-se nas áreas principais de sobreposição geográfica destas três espécies, sendo que o centro geográfico desta região de sobreposição localiza-se na porção montanhosa do Espírito Santo (Figura 2).



Figura 1 – Vistas dorsais de **(A)** *Heliconius erato phyllis*, **(B)** *H. melpomene nanna* e **(C)** *H. besckei*.

Essas borboletas são reconhecidas como participantes de anéis miméticos amplamente distribuídos (TURNER, 1981), apresentando uma incrível diversidade de padrões de coloração, aposemáticos e quase sempre monomórficos em cada localidade. Suas características impalatáveis foram demonstradas em experimentos utilizando aves (BROWER *et al.*, 1963; CHAI, 1986; PINHEIRO, 1996), lagartos (BOYDEN, 1976) e camundongos (MARSH & ROTHSCHILD, 1974). A associação alimentar nos estágios larvais com plantas da família Passifloraceae (BENSON *et al.*, 1976) lhes conferem impalatabilidade através do seqüestro, metabolização e armazenamento de glicosídeos cianogênicos (NAHRSTEDT & DAVIS, 1981). De modo particular, *H. erato* parece já ter superado esta etapa evolutiva, uma vez que é capaz de sintetizar seus compostos cianogênicos (NAHRSTEDT & DAVIS, 1985; SPENCER, 1988). Vários aspectos da história natural (revisados em BROWN, 1981), sistemática e inferências evolutivas (EMSLEY, 1963, 1965; BROWN, 1972; BROWN & MIELKE, 1972; BROWN & BENSON, 1975; LEE *et al.*, 1992; BROWER, 1994a, b; BROWER, 1996; MALLET *et al.*, 1996; BROWER, 1997; BROWER & EGAN, 1997; PENZ, 1999) e sobre a genética subjacente ao padrão de coloração (EMSLEY, 1965; TURNER, 1972; PANSERA & ARAÚJO, 1983; SHEPPARD *et al.*, 1985; GILBERT *et al.*, 1988; MALLET, 1989) são atualmente bem compreendidos. Além disso, o gênero exibe uma grande diversidade

de mecanismos comportamentais no acasalamento (CRANE, 1955; DEINERT *et al.*, 1994) e complexas interações entre alimentação e biologia reprodutiva (GILBERT, 1972; DUNLAP-PIANKA *et al.*, 1977; BOGGS & GILBERT, 1979; BOGGS, 1981a, b). De um modo geral, *H. erato phyllis* vem sendo estudada a vários anos nos departamentos de Genética e de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Há uma grande quantidade de dados coletados, parte dos quais já publicados e que aqui se omite apenas por razões de espaço e por não estarem diretamente vinculadas ao presente estudo.

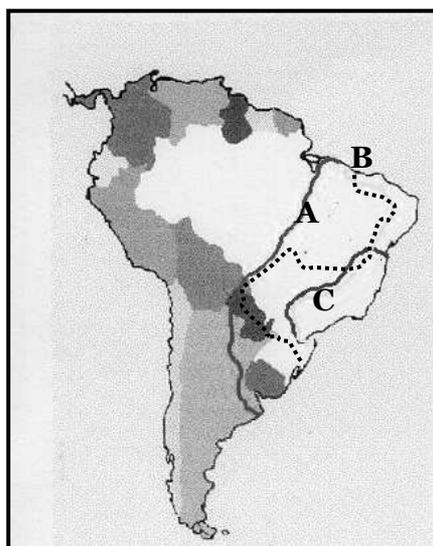


Figura 2 – Distribuição geográfica de **(A)** *Heliconius erato phyllis*, **(B)** *H. melpomene nanna* e **(C)** *H. besckei*.

3.2. Locais de Estudo

Os objetivos referentes à identificação dos papéis funcionais relativos à sinalização intraspecífica e à termorregulação do fenótipo de sinalização de *H. erato phyllis* foram realizados no município de Porto Alegre (RS). A observação direta dos indivíduos cujos padrões de coloração foram previamente descritos foram conduzidas numa ampla casa de vegetação (12 x 8 m), localizada no Campus do Vale da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, numa área rodeada por vegetação em estado avançado de sucessão secundária. A utilização da casa de vegetação foi gentilmente permitida pela Profa. Dra. Helga Winge.

O acompanhamento sistemático e sazonal do anel mimético Mülleriano composto por *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*, realizado no intuito de comprovar a ação de seleção normalizadora sobre os componentes do padrão de coloração destas espécies, foi realizado na porção serrana do estado do Espírito Santo. Foram amostradas, simultaneamente, cinco áreas diferentes nos municípios de Santa Teresa e Santa Maria de Jetibá, que se localizam no extremo norte da Serra da Mantiqueira, mais ou menos no centro do estado (Figura 3). A cobertura vegetal destas áreas pode ser caracterizada como Floresta Atlântica Montana, recebendo uma pluviosidade anual de cerca de 1800 mm e situando-se entre 700 e 900 m de altitude. Grande parte da pluviosidade anual ocorre nos meses da primavera e verão, com uma estação seca entre junho e agosto que resulta num pequeno déficit hídrico em setembro ou outubro. Das cinco áreas estudadas, somente duas apresentaram densidades populacionais adequadas para análises confiáveis ou robustas. Estes dois locais situam-se no município de Santa Maria de Jetibá, sendo, deste momento em diante, denominadas como Rio das Pedras e Viveiro. Suas localizações geográficas podem ser descritas pelas coordenadas 19°59'45" S e 40°42'62" W.

A área de estudo de Rio das Pedras consiste de uma estrada não pavimentada que dá acesso a três propriedades rurais, com um baixíssimo trânsito de veículos, distante cerca de 16 km da sede do município. Esta estrada corre paralelamente ao Rio das Pedras, a cerca de 100 m de distância do leito do curso d'água, localizada na encosta do vale formado pelo rio, cerca de 60 m mais alta que o mesmo, a 725 m acima do nível do mar. Além dos 1300 m da estrada, foram sistematicamente visitados uma estrada menor, com cerca de 200 m de comprimento, que parte da estrada principal, e uma clareira formada por uma das quedas d'água ao longo do Rio das Pedras. A vegetação desta encosta pode ser descrita como formações florestais em vários estágios de conservação ou regeneração, havendo porções de floresta primária, bem como secundárias em estágios iniciais ou avançados de regeneração. O bom estado de conservação das matas adjacentes à estrada ainda permite a existência de aves e mamíferos de grande porte, tendo sido observados felinos, lontras e várias espécies de primatas ao longo da realização deste estudo. Neste local, há uma grande diversidade de plantas hospedeiras dos estágios larvais do gênero *Heliconius*, sendo registradas oito espécies diferentes. Recursos alimentares para os estágios adultos de *Heliconius* são particularmente abundantes na área, com o complexo mimético utilizando as flores de 73 indivíduos pertencentes a nove espécies de Verbenaceae, Asteraceae, Rubiaceae e Rosaceae.

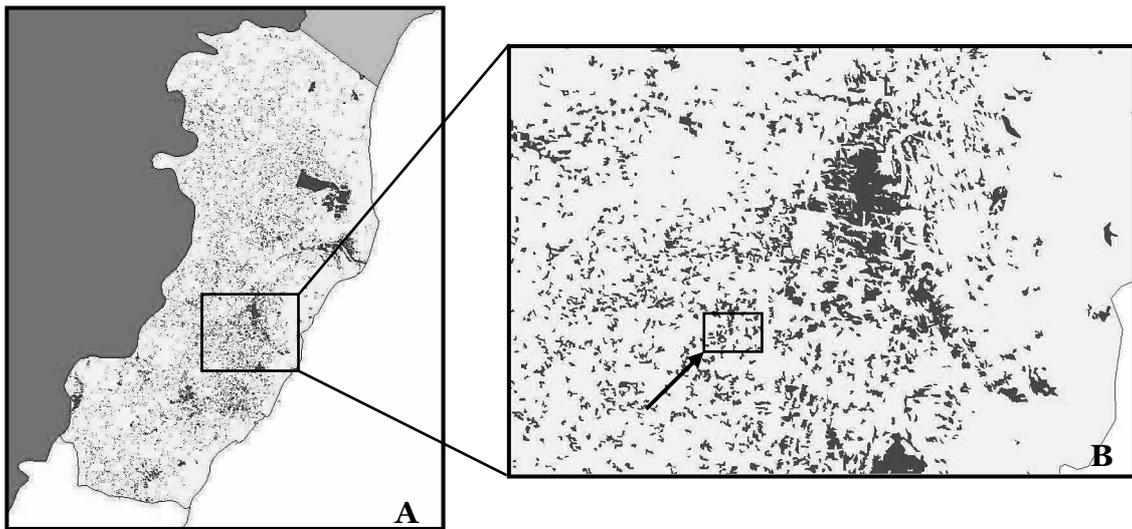


Figura 3 – Mapas do estado do Espírito Santo, mostrando a localização da região estudada **(A)** e a localização das áreas amostradas (Rio das Pedras e Viveiro), indicadas pela seta **(B)**. As manchas mais escuras, em ambos os mapas, se referem aos fragmentos florestais remanescentes (disponível on line: <http://www.sosmatatlantica.org.br>).

A área de estudo do Viveiro situa-se a mais ou menos 9 km de distância da área descrita acima, e a cerca de 13 km da sede municipal. Sua altitude é de 699 m acima do nível do mar. Esta área de estudo localiza-se no Viveiro Municipal de Santa Maria de Jetibá e pode ser descrita como uma pequena área (ao redor de 4 hectares) onde se cultivam eucaliptos, café e mudas de diversas espécies ornamentais, pontuada por cinco lagos ao longo de um pequeno córrego e rodeada por dezenas de hectares de floresta intacta. Todas as amostragens realizadas nesta área foram conduzidas nas bordas das matas adjacentes a esta área central. Foram registradas nove espécies diferentes de Passifloraceae e os adultos das espécies componentes deste anel mimético utilizaram, ao longo do estudo, as flores de 68 indivíduos de seis espécies diferentes de plantas pertencentes às famílias Verbenaceae, Asteraceae, Rosaceae e Rubiaceae.

3.3. Ritmo Diário de Atividades

No intuito de evidenciar a influência de alguns componentes do fenótipo de sinalização de *H. erato phyllis* na sua eficiência termorregulatória e, conseqüentemente, no padrão individual diário de atividades, foram descritas as pautas comportamentais de distintos grupos de machos mantidos em cativeiro. Foram criados, no total, 84 indivíduos e, destes, foram liberados em insetário 47 indivíduos. O padrão de coloração de todos estes 47 machos foi previamente registrado em fotografia e o tamanho (área) das asas anteriores e posteriores, sobrepostas em posição natural, bem como as áreas de pigmentação escura em ambas as faces dorsal e ventral das asas do lado direito, foram medidas (Figura 4). Para tanto, as fotografias foram digitalizadas e as diversas áreas foram quantificadas através da utilização de um programa específico, UTHSCSA Image Tool 2.0, desenvolvido pela University of Texas Health Science Center em San Antonio, Texas. Dos 47 machos liberados no insetário, somente os dados referentes a 27 deles foram aqui considerados. Esta diferença é resultante da morte de vários indivíduos em dois únicos dias de intenso calor (no interior da casa de vegetação, a temperatura chegou a 48°C), da retirada de alguns indivíduos em virtude dos danos causados durante o processo de imobilização das asas para registro fotográfico do padrão de coloração ou da retirada daqueles indivíduos não adaptados às condições de cativeiro no intervalo de uma semana.

Desde a criação inicial dos indivíduos até o final do período de observação, decorreram 242 dias. Foram realizadas 28 observações para registro comportamental de cada indivíduo, o que totalizou cerca de 152 horas de descrição das pautas comportamentais dos diversos machos de *H. erato*. Todos os indivíduos introduzidos em insetário foram criados em condições de temperatura constante (25°C), a partir de ovos capturados em canteiros de passifloras vizinhos à casa de vegetação. Todos estes indivíduos, na fase larval, foram alimentados com *Passiflora suberosa* e *P. misera*. Logo, a variabilidade fenotípica presente em cada momento, no interior do insetário, deveria refletir a variabilidade natural entre os indivíduos da densa população encontrada ao redor da casa de vegetação.

Houve uma grande variação na composição diária dos indivíduos em insetário, ao longo do período de observação. O número de machos, por dia, no interior da casa de vegetação, variou de 8 a 16.

As observações diárias eram iniciadas a partir da saída do primeiro macho do dormitório comunal e duravam até uma hora depois da saída do último indivíduo. A temperatura ambiente no momento da saída do primeiro indivíduo era considerada como a temperatura inicial daquele dia de observação, enquanto a temperatura após decorrida uma hora após a saída do último macho era tida como a temperatura final daquele dia. A hora de saída de cada indivíduo do dormitório comunal era anotada e, em cada dia de observação, era registrada a proporção de tempo gasto em alimentação, aquecimento corporal ("sun basking"), vôo e pouso. Os registros comportamentais foram feitos pelo autor e por Andrea de Mello, em conjunto, através da utilização de gravador e binóculos. Cada um dos machos em observação foram, além de fotografados, previamente numerados (sistema de pontos) na mancha vermelha da face ventral das asas anteriores, no intuito de permitir sua individualização e posterior identificação. A duração de todos os eventos de alimentação e "basking" foram registradas e, a cada três minutos, eram identificados os machos em vôo ou pousados. Foram considerados como eventos de alimentação todas as aproximações a uma flor ou alimentador artificial, seguidas de desenrolamento da espirotromba. O comportamento de aquecimento corporal é facilmente distinguível, já que os indivíduos, pousados sobre a vegetação, mantêm suas asas totalmente abertas, expondo a face dorsal das mesmas em direção aos raios do sol. Um indivíduo era considerado como pousado toda a vez em que se mantinha parado e com ambas as asas fechadas sobre o corpo.

No intuito de verificar a influência do tamanho das asas e das proporções em pigmentação escura nas faces dorsal e ventral das asas sobre as proporções diárias alocadas, por cada indivíduo, para as atividades de aquecimento, alimentação e vôo, bem como sobre o horário de saída matinal dos dormitórios comunais, foram comparadas as médias diárias dos grupos de indivíduos maiores e menores, em relação a cada uma das variáveis. Como as temperaturas iniciais e finais, a cobertura de nuvens, a luminosidade, a pressão atmosférica e a umidade relativa do ar foram muito variáveis ao longo de todo o período de observação, a única comparação válida entre as pautas comportamentais de indivíduos fenotipicamente distintos consistiu na comparação entre indivíduos submetidos às mesmas condições ambientais, ou seja, entre aqueles machos presentes, ao mesmo tempo, no interior do insetário. Assim, em cada um dos dias de registro comportamental, a distribuição dos valores de cada uma das variáveis morfológicas sob análise foi dividida em dois grupos: indivíduos com valores acima da mediana em um dado dia e indivíduos abaixo da mediana naquele

mesmo dia. A média das proporções de tempo alocadas em cada uma das atividades comportamentais pelos indivíduos abaixo da mediana (menores) foi, então, subtraída da média referente aos indivíduos acima da mediana (maiores), em cada um dos dias de observação, o que resultou numa distribuição de diferenças diárias entre indivíduos maiores e menores, por atividade. Em seguida, essa distribuição de diferenças diárias foi comparada, através de teste t bicaudal, a uma distribuição com média zero. A ausência de significância estatística indicaria a ausência de distinções entre os indivíduos maiores e menores, o que significaria uma ausência de influência de uma dada variável sobre uma determinada pauta comportamental.

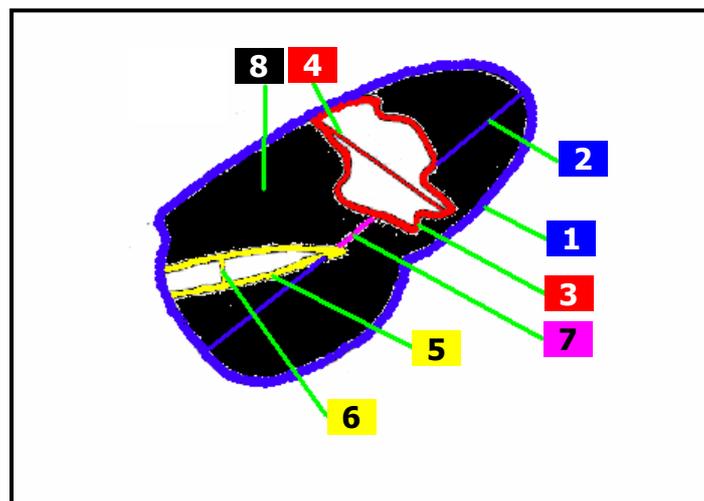


Figura 4 – Esquema simplificado do padrão de coloração das espécies analisadas. Mostra-se as asas do lado direito, em vista dorsal; porém, em função da semelhança existente entre as faces dorsal e ventral das asas, este mesmo esquema é válido para as medidas na face oposta. A partir das medidas indicadas, todas as variáveis podem ser calculadas. **(1)** área das asas anteriores e posteriores, sobrepostas como em vôo, denominada de asa funcional (AF), **(2)** comprimento da asa funcional (CAF), **(3)** área da mancha vermelha dorsal (VD), **(4)** comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD), **(5)** área da barra amarela dorsal (AD), **(6)** largura da barra amarela dorsal (LAD), **(7)** distância entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais, medida ao longo do CAF (DVAD) e **(8)** área dorsal de pigmentação escura (PD), calculada através de $(AF - VD - AD)/AF$.

Além da influência das variáveis morfológicas sobre as proporções de tempo dispendidas em alimentação, aquecimento e vôo, foi verificada a influência das

mesmas variáveis fenotípicas (tamanho das asas e proporções dorsal e ventral de pigmentação escura) sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal. A análise estatística pertinente a este tópico foi conduzida exatamente da mesma maneira que o exposto acima. Para ambas as situações, foi utilizado o pacote estatístico SYSTAT 5.0 para a realização dos procedimentos estatísticos.

Em adição à investigação da influência de variáveis morfológicas sobre o ritmo diário de atividades, foi estudada a influência de uma variável comportamental sobre os mesmos. Será que o fato dos indivíduos repousarem perpendicularmente, ou não, aos raios do sol ao amanhecer influenciaria nos seus horários de saída dos dormitórios ou nas proporções gastas em diferentes pautas comportamentais? Durante os últimos 17 dias de observação, foram identificados os indivíduos em posição perpendicular aos primeiros raios de sol da manhã. Em princípio, estes indivíduos apresentariam uma maior proporção das superfícies ventrais das asas expostas à luz solar. Todos os machos cujos números de identificação pudessem ser lidos, através de binóculo, a uma distância de cerca de 20 m do dormitório, a partir do ponto exato, no horizonte, que representasse o local do nascer do sol, foram considerados em posição perpendicular. Este ponto de medida localizava-se fora do insetário, na base de uma pequena elevação do terreno, a qual permitia demarcar com razoável precisão o ponto do sol nascente. Os mesmos procedimentos estatísticos foram utilizados nesta análise, com a única diferença devida ao fato da distribuição das diferenças diárias não representar a subtração das médias do grupo de indivíduos menores dos maiores e, sim, a diferença entre os machos não perpendicularmente posicionados e aqueles perpendicularmente posicionados em relação à primeira luz solar, ao amanhecer.

3.4. Sucesso de Acasalamento

No sentido de avaliar a influência dos diversos elementos que compõem o padrão de coloração das asas dos machos de *H. erato phyllis* sobre a probabilidade de serem escolhidos pelas fêmeas, para a realização da cópula, foram liberadas fêmeas virgens em insetário. Este experimento também foi inteiramente conduzido na mesma casa de vegetação descrita no item acima. Todos os machos e as fêmeas sob análise foram criados a partir de ovos coletados em canteiros de passifloras adjacentes ao insetário, criados até a fase adulta em condições controladas e com a mesma dieta (*P.*

suberosa e *P. misera*). Foram criados 73 machos e, destes, foram liberados em insetário 39 indivíduos, dos quais 29 tiveram seus dados morfométricos incluídos neste experimento. Somente foram considerados os machos que se apresentaram saudáveis após o procedimento de registro fotográfico dos seus padrões de coloração, bem como aqueles que mantiveram padrões comportamentais típicos após o intervalo de uma semana em cativeiro. A composição diária de machos, em insetário, variou muito ao longo do período de observação, contendo de 9 a 18 indivíduos por dia. Foram criadas 74 fêmeas, sendo 44 liberadas em insetário e, destas, 33 foram consideradas nesta atividade experimental. Todas estas 33 fêmeas virgens adaptaram-se às condições do insetário. Como estas atividades foram realizadas durante o pico de abundância populacional da espécie, o qual ocorre no final do outono e início do inverno, somente 14 cópulas foram efetivamente registradas, o que sugere a existência de algum tipo de diapausa reprodutiva na espécie. As 14 primeiras fêmeas liberadas realmente copularam, enquanto as 19 restantes, provavelmente em função de sinais climáticos, ou não aceitaram a corte de nenhum dos machos ou não as receberam. Todos os procedimentos pertinentes à consecução deste objetivo consumiram 192 dias de trabalho e 105 de observação direta, o que equivaleu a 315 horas de registro comportamental. O padrão de coloração de cada macho ou fêmea se refere às asas do lado direito do corpo.

Da mesma forma que os machos, todas as fêmeas introduzidas em insetário receberam um número de identificação, sendo este codificado na forma de pontos na face ventral da mancha vermelha, no caso dos machos, e diretamente escritos na face ventral da barra amarela, no caso das fêmeas. No primeiro dia de vida adulta, as fêmeas eram alimentadas em alimentadores artificiais e introduzidas na casa de vegetação, uma por vez. Estas fêmeas eram mantidas isoladas dos machos habitantes do insetário por dois ou três dias, numa gaiola de 1 m³ com tela, no sentido de permitir uma adequada ambientação anteriormente à liberação definitiva e registro experimental. A liberação definitiva no insetário ocorria antes do início das atividades dos machos, por volta de 05:00 h e envolvia a retirada da parte superior da gaiola, com o mínimo de influência sobre a fêmea. Todas as fêmeas analisadas foram apresentadas aos machos após, no máximo, quatro dias de vida adulta. Após a realização da cópula, as fêmeas eram retiradas da casa de vegetação, fotografadas para posterior descrição do padrão de coloração e liberadas na natureza. Se, após dois dias inteiros em insetário, uma determinada fêmea ainda não houvesse copulado, era retirada, liberada na natureza e substituída por outra.

As apresentações das fêmeas virgens aos machos habitantes do insetário mantinham, entre si, um intervalo mínimo de três dias, no sentido de permitir a recuperação do macho que eventualmente houvesse copulado com a fêmea testada anteriormente. Desse modo, todos os machos, em cada um dos dias de liberação de fêmeas virgens, apresentariam as mesmas possibilidades de alcançarem o sucesso no acasalamento. Uma vez efetivada a cópula, o macho participante era identificado e, após o término da cópula, a fêmea era retirada do insetário. Se a escolha das fêmeas fosse mediada por um ritual de acasalamento e se suas preferências fossem determinadas por estímulos visuais relacionados ao padrão de coloração dos machos, indivíduos com fenótipos particulares de sinalização, em média, apresentariam um sucesso de acasalamento relativamente maior que o restante dos machos.

Para efetuar esta comparação, foram realizadas 15 análises diferentes, cada uma considerando um único elemento do padrão de coloração dos machos que efetivamente estavam presentes durante cada uma das cópulas observadas. O fenótipo de sinalização dos machos foram descritos através destas variáveis, compreendendo medidas de área e lineares, levando em conta valores absolutos ou relativos (Figura 4). Assim, foram consideradas, em cada macho, a área das asas anteriores e posteriores, sobrepostas em posição natural, denominada como asa funcional (AF), a área da mancha vermelha dorsal (VD) e ventral (VV), a área da barra amarela dorsal (AD) e ventral (AV), bem como os valores de cada uma destas variáveis padronizadas em relação ao tamanho das asas (VD/AF, VV/AF, AD/AF e AV/AF). Cada um dos componentes do padrão de coloração também foram descritos através de medidas lineares, sendo consideradas o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD) e ventral (CVV), a largura da barra amarela dorsal (LAD) e ventral (LAV), bem como essas medidas padronizadas em relação ao comprimento da asa funcional (CVD/CAF, CVV/CAF, LAD/CAF e LAV/CAF). Também foram consideradas várias medidas referentes a mais de um elemento do padrão de coloração, como a razão entre as áreas da barra amarela e da mancha vermelha dorsais (AD/VD) e ventrais (AV/VV), a distância, ao longo do comprimento da asa funcional, entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais (DVAD), esta última variável padronizada (DVAD/CAF) e a proporção de pigmentação escura na face dorsal (PD) e ventral (PV) das asas. Estas duas últimas variáveis foram calculadas através de $(AF - VD - AD)/AF$ e $(AF - VV - AV)/AF$, respectivamente.

Considerando-se uma variável por vez, a distribuição dos valores dos machos que haviam copulado com as fêmeas liberadas em insetário foram comparadas,

através de teste t unicaudal, com uma distribuição de média zero. Estes valores referentes aos machos, entretanto, não representavam, de forma direta, as variáveis propriamente ditas e, sim, o escore z do valor medido para o macho que havia copulado num determinado dia. Novamente, como no item anterior, a única comparação significativa seria aquela realizada entre os machos presentes durante uma determinada cópula. Assim, a distribuição dos valores referentes a cada um dos machos presentes no insetário no dia em que foi registrada a ocorrência de cada uma das 14 cópulas, foi transformada ou padronizada através de escores z, que torna suas distribuições diárias com média zero. Este procedimento apresenta duas claras vantagens: o valor de cada macho que efetivamente copulou representa uma grandeza comparativa em relação aos machos presentes num mesmo dia, mas que não obtiveram sucesso no acasalamento e, além disso, o valor de cada macho indica diretamente sua condição em relação aos demais indivíduos presentes no mesmo dia. Isto ocorre porque o escore z do macho que copulou em determinado dia pode ser lido como quantos desvios padrões o valor deste macho específico se distancia do macho médio, neste dia, e em que direção. A questão de interesse, neste ponto, pode ser descrita da seguinte forma: os machos que obtiveram sucesso de acasalamento representariam, para cada uma das variáveis utilizadas na descrição do padrão de coloração, indivíduos acima da média (ou de sinalização mais intensa), em relação aos demais fenótipos de sinalização disponíveis? A questão, formulada deste modo, justificaria a utilização de um teste t unicaudal.

3.5. Sobrevivência em campo

Com o objetivo de tentar mostrar a ação de seleção normalizadora como fator evolutivo atuante na construção do fenótipo de sinalização de uma borboleta mimética e impalatável, foram acompanhadas cinco populações diferentes de três espécies do gênero *Heliconius* que, juntas, compõem um anel mimético Mülleriano. Apesar de terem sido estudadas as espécies *H. erato*, *H. melpomene* e *H. besckei*, o foco de interesse manteve-se sobre a primeira delas. Estas cinco populações foram sistematicamente monitoradas por 390 dias consecutivos, durante um período que se estendeu da primavera de um ano à mesma estação do ano seguinte. Este experimento envolveu cerca de 900 horas de trabalho, distribuídas em 112 saídas a

campo. Em função das densidades populacionais observadas, somente os dados referentes a duas das localidades amostradas foram incluídas nesta tese, por permitirem maior confiabilidade na análise dos padrões temporais observados. No total, foram capturados e marcados 302 indivíduos, pertencentes às três espécies, sendo 196 deles aqui considerados (98 indivíduos em Rio das Pedras e 98 indivíduos no Viveiro). O restante deles ou não permitiu uma análise morfométrica adequada ou eram indivíduos pertencentes às outras três populações amostradas. Cada uma das populações foi analisada separadamente e, posteriormente, comparadas quanto aos resultados e interpretações.

Ao longo de todo o período de amostragem, em cada uma das populações, foi conduzido um programa de captura-marcação-recaptura, no intuito de acompanhar, no tempo, as variações em termos de densidades populacionais e de determinar a composição populacional ao longo de cada uma das semanas, para cada uma das variáveis utilizadas na descrição do padrão de coloração deste anel mimético. Os espécimes foram capturados utilizando-se uma rede entomológica, a partir do que eram individualmente numerados, identificados ao nível de espécie e sexo e, por último, filmados. Em média, os indivíduos foram marcados em menos de 30 segundos e filmados em menos de quatro minutos. No total, nenhum espécime foi retido por mais do que cinco minutos. Todos os indivíduos capturados tiveram seus padrões de coloração registrados.

No intuito de influenciar o menos possível o próprio fenômeno sob observação, relacionado à sobrevivência diferencial das variações fenotípicas observadas, o método de registro do padrão de coloração empregado foi a filmagem das faces dorsais e ventrais das asas. Do modo como foi feita, esta metodologia resultou num impacto mínimo sobre os espécimes amostrados, dada a redução do tempo de manipulação individual, bem como a alteração da própria forma de manipulação, em relação ao registro fotográfico conduzido nos experimentos em cativeiro. A manipulação envolvida no registro fotográfico, em função do tempo gasto por indivíduo e da extensa manipulação necessária ao adequado posicionamento das asas, representaria, na maioria das vezes, experiências desagradáveis, as quais poderiam influenciar negativamente a longevidade dos indivíduos sob análise, bem como poderiam trazer modificações comportamentais, tais como mudanças nas taxas de visitação aos locais de captura ou mesmo emigração da área, como sugerido por MALLETT *et al.* (1987).

As imagens filmadas, então, permitiram o registro dos padrões de coloração individuais, bem como sua posterior medição. Para tanto, foram escolhidos os quadros

em que as asas de cada indivíduo estivessem perpendicularmente posicionadas em relação ao plano da filmadora e em que os padrões de coloração estivessem em foco, bem iluminados e num aumento suficiente. Essa seleção foi realizada através da utilização de uma ilha de edição não-linear (pertencente à Memory Produções, localizada em Vitória, ES e utilizada mediante pagamento por hora de análise), a qual permite a digitalização das imagens filmadas, sua reprodução em velocidades bem mais lentas, o congelamento dos quadros mais adequados à posterior medição dos padrões de coloração e sua transformação em arquivos comuns de imagens (como, por exemplo, arquivos de extensão JPEG, TIFF e BMP). Tais imagens digitalizadas, da mesma forma que nos ítems acima, foram analisadas através do "software" UTHSCSA Image Tool 2.0, a partir do que todos os elementos fenotípicos do padrão de coloração poderiam ser medidos, em ambas as faces (dorsal e ventral) das asas.

Evidentemente, o padrão de coloração da asa anterior pode ser facilmente reconhecido como uma das unidades que compõem o complexo fenótipo de sinalização. No entanto, o reconhecimento do padrão de coloração revestido de maior significado biológico, nos termos dos objetivos deste trabalho, se refere ao fenótipo de sinalização existente (ou criado) em função da percepção dos predadores guiados, de forma preponderante, pela visão. E, provavelmente, do ponto de vista dos predadores, o padrão de coloração é percebido como um todo constituído por ambas as asas (asa funcional, AF). Assim, no intuito, de registrar o padrão de coloração composto por ambas as asas do lado direito do corpo de cada um dos indivíduos, foi montada uma estrutura que os confinasse a um espaço de deslocamento restrito, o que permitiria maior definição e aumento das imagens filmadas e, ao mesmo tempo, os deixasse livres para movimentos típicos de vôo ou pouso, durante os quais o fenótipo de sinalização resultante do posicionamento natural das asas pudesse ser capturado. Esta estrutura consistia de um cilindro inteiramente revestido por uma malha fina de tule, estruturado a partir de dois aros grossos de alumínio. Estes aros possuíam um diâmetro de 80 cm e a altura do cilindro media 150 cm, o que constituia um volume de cerca de 0,75 m³ a ser livremente utilizado pela borboleta nele introduzida. Na extremidade de cima do cilindro, foi adaptada uma estrutura que o permitisse deixar pendurado em algum galho da vegetação e, na parte de baixo do cilindro, havia uma abertura através da qual os indivíduos eram introduzidos ou retirados circundada por um elástico que permitia seu fechamento.

A partir das imagens digitalizadas, foram medidas diversas variáveis componentes do fenótipo de sinalização dos indivíduos pertencentes às três espécies.

É importante ressaltar que, em função da metodologia utilizada, as medidas absolutas de cada uma das variáveis não refletiam suas magnitudes absolutas. Isto porque cada indivíduo, no exato momento da filmagem, poderia estar em qualquer ponto do espaço no interior do cilindro, o que resultava numa distância variável entre a lente e a borboleta sob registro. Como resultado, o tamanho de cada indivíduo, na imagem filmada ou digitalizada, refletiria tanto suas diferenças em termos de tamanho quanto suas diferenças em termos da distância de filmagem. Assim sendo, todas as variáveis analisadas neste experimento têm a forma de proporções, realizadas em função do tamanho da asa funcional de cada indivíduo. Todas as medidas morfométricas foram efetuadas tendo como unidade de medida os pontos que compõem o visor de um microcomputador, "pixels", e todas foram padronizadas dividindo-se o valor medido pelo valor da área funcional (AF) ou pelo comprimento da asa funcional (CAF) de cada espécime. Cada fenótipo de sinalização foi caracterizado através das seguintes variáveis (Figura 4): as áreas relativas da mancha vermelha dorsal (VD/AF) e ventral (VV/AF), as áreas relativas da barra amarela dorsal (AD/AF) e ventral (AV/AF), as diferenças entre as áreas destes dois elementos do padrão de cor, na face dorsal [(VD - AD)/AF] e ventral [(VV - AV)/AF], os comprimentos relativos da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF) e ventral (CVV/CAF), as larguras relativas da barra amarela dorsal (LAD/CAF) e ventral (LAV/CAF), as distâncias relativas, medidas ao longo do comprimento da asa funcional, entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais (DVAD/CAF) e ventrais (DVAV/CAF) e as proporções de pigmentação escura nas faces dorsal (PD) e ventral (PV) das asas. Estas duas últimas foram calculadas através de $(AF - VD - AD)/AF$ e $(AF - VV - AV)/AF$, respectivamente.

Os dados resultantes do programa de captura-marcação-recaptura foram agrupados, para análise estatística, em semanas. Assim, em função da presença de diferentes indivíduos a cada semana, a composição populacional, avaliada para cada uma das variáveis, foi se modificando como resultado do recrutamento ou imigração de novos indivíduos e da morte ou emigração de indivíduos já previamente amostrados. No sentido de inferir a ação de seleção normalizadora sobre os distintos elementos do fenótipo de sinalização, foram avaliados os padrões de modificação temporais, em cada uma das 14 variáveis, no que se refere aos seus valores propriamente ditos ou à variabilidade observada. A análise estatística não poderia ser efetuada correlacionando-se o valor medido para cada uma das variáveis e a longevidade de cada indivíduo, já que os mesmos experimentaram condições ambientais totalmente diversas, ao longo do período de amostragem. A longevidade de

um determinado indivíduo poderia refletir tanto o fato do seu padrão de coloração estar próximo ou não da média dos indivíduos presentes numa mesma semana quanto a época em que este determinado indivíduo tornou-se adulto, já que as possibilidades de sobrevivência daqueles presentes no início da curva de crescimento populacional (período intenso de aprendizado por parte dos predadores jovens ou ingênuos, maior oferta de recursos alimentares e condições climáticas mais amenas) seriam diferentes em relação às semanas após o pico de abundância populacional (período de fixação do aprendizado, por parte dos predadores, menor oferta de flores e condições climáticas menos adequadas). Assim sendo, a existência ou não de padrões temporais de modificação fenotípica foi avaliada de quatro modos distintos e, ao mesmo tempo, complementares entre si.

Em primeiro lugar, os valores médios semanais, referentes a cada uma das variáveis, foram analisados à procura da existência de tendências estatisticamente significativas de modificação ao longo do período de amostragem. No sentido de assegurar uma distribuição normal dos dados morfométricos, os valores de cada indivíduo presente em cada semana foram transformados através do arco seno da raiz quadrada. Em seguida, foi realizada uma análise de regressão linear simples, levando-se em conta os valores individuais semanais, como variáveis dependentes, contra as semanas de amostragem, como variável independente. Foram incluídos os valores de todos os indivíduos presentes numa mesma semana, ao invés dos seus valores médios, em função de duas razões. Primeiro, a interpretação das análises conduzidas sobre os valores individuais ou médios seriam absolutamente equivalentes, em função do fato de estarem incluídos, no cálculo das médias semanais, todos os indivíduos. Segundo, o número de pontos amostrais, considerando-se os valores individuais, é muito maior do que os pontos amostrais referentes às médias semanais (centenas de indivíduos em relação a menos de 20 semanas, respectivamente), o que torna possível, do ponto de vista estatístico, a inclusão de termos referentes à comparação entre os sexos (b_2) e à interação entre o sexo e tempo (b_3), nas retas de regressão resultantes da análise de cada variável ($y = a + b_1 \text{semanas} + b_2 \text{sexo} + b_3 \text{sexosemanas}$). Em função das fêmeas terem recebido valores "0" para a variável sexo e dos machos terem recebido valores "1", valores de b_2 estatisticamente diferentes de zero seriam indicativos da presença de um dimorfismo sexual em *H. erato*, com o sinal negativo indicando valores maiores para as fêmeas e positivo indicando maiores valores para os machos da espécie.

Em segundo lugar, foi investigada a possibilidade da existência de tendências de modificação temporal estatisticamente significativas, ao longo do período de

amostragem, da variabilidade fenotípica semanal. A variabilidade foi descrita através dos coeficientes de variação semanais. Novamente, os c.v. semanais foram transformados através do arco seno da raiz quadrada e a existência ou não de tendências temporais significativas foi investigada através de uma análise de regressão linear simples, tendo, como variáveis dependentes, os c.v. semanais e, como variável independente, as semanas de amostragem.

Terceiro, em função dos c.v. semanais se constituírem na razão entre o desvio padrão e a média, esses poderiam mostrar tendências significativas de modificação temporal não diretamente relacionadas à própria variabilidade descrita. Por exemplo, se numa determinada variável do padrão de coloração tivesse sido observada uma diminuição significativa dos valores médios semanais, a qual não houvesse sido acompanhada nem por um aumento nem por um declínio dos desvios padrões semanais, os c.v. semanais poderiam exibir uma significativa tendência ao crescimento, ao longo do período de amostragem, como um mero resultado algébrico da diminuição constante do denominador (média) e da estabilidade do numerador (desvios). Assim, os valores médios semanais foram correlacionados com os respectivos desvios padrões semanais, através de análise de correlação de Spearman, o que permitiu sua consideração conjunta à variação temporal dos c.v. semanais, na tentativa de descrição dos padrões temporais de variabilidade fenotípica. Afinal, uma das formas de identificação da ação de seleção normalizadora sobre um dado elemento do fenótipo de sinalização seria a observação de um declínio significativo dos desvios padrões ou dos coeficientes de variação semanais, durante a estação de amostragem.

E por último, numa tentativa complementar ao restante das análises, foi efetuada uma descrição dos padrões de variação temporal das freqüências dos diferentes indivíduos, classificados em três categorias fenotípicas. Em cada uma das semanas de amostragem, analisando-se cada uma das 14 variáveis morfométricas por vez, os valores individuais foram transformados através de escore z e categorizados em classes fenotípicas distintas: os valores referentes a uma dada variável que estivessem distantes até um desvio padrão da média daquela determinada semana foram classificados como pertencentes a indivíduos "médios", distantes entre um e dois desvios padrões como pertencentes a indivíduos "desviantes" e mais distantes do que dois desvios padrões como pertencentes a indivíduos "extremos". Uma vez classificados os valores, em cada semana, a distribuição das proporções semanais dos valores referentes aos indivíduos médios, desviantes e extremos, transformadas

através do arco seno da raiz quadrada, foram consideradas como variáveis dependentes numa análise de regressão linear simples, que tinha, como variável independente, as semanas de amostragem. Afinal, um quadro de diminuição significativa das proporções semanais dos indivíduos desviantes, associada a um crescimento significativo das proporções semanais dos indivíduos médios, ao longo do período de amostragem, seria bastante compatível com os reflexos da ação de seleção normalizadora sobre algum componente específico do fenótipo de sinalização de aviso. Apesar de, como nos três itens acima, não terem sido analisados, isoladamente, os padrões de modificação temporal referentes a *H. melpomene* e *H. besckei*, os indivíduos de *H. erato* classificados como médios, desviantes ou extremos, em uma dada semana, foram assim categorizados em função das suas distâncias à média semanal do complexo mimético como um todo. Não haveria sentido em classificar os indivíduos de *H. erato* em relação aos valores médios observados somente entre os indivíduos da própria espécie, já que, em relação ao domínio cognitivo dos predadores, o contexto de sinalização de aviso se refere a todos os indivíduos com o mesmo padrão de coloração, ou seja, todos os indivíduos componentes do anel mimético.

Todas estas formas de análise se referem à espécie *H. erato*, particularmente. As densidades populacionais das demais espécies não foram altas o suficiente para uma abordagem estatística específica. Mesmo assim, os dados referentes a *H. melpomene* e *H. besckei* foram incluídos na descrição do anel mimético como um todo. Assim, todas as formas de análise utilizadas na investigação dos padrões temporais de modificação fenotípica da espécie *H. erato*, descritos acima, também foram usadas na análise das tendências temporais referentes ao complexo mimético. Além destes dois níveis de consideração ou análise, o mesmo tratamento estatístico foi realizado levando-se em conta, separadamente, cada um dos sexos de *H. erato*, totalizando quatro níveis de consideração.

Todas as análises estatísticas referentes a este experimento foram realizadas utilizando-se o pacote estatístico SPSS 8.0. Ainda com relação à metodologia estatística, é importante esclarecer que, nas análises de regressão ou correlação, somente foram incluídos os dados referentes às semanas cujas densidades, em cada um dos níveis de consideração, foram iguais ou maiores do que cinco indivíduos.

3.6. Herdabilidade

Na tentativa de estimar a herdabilidade das medidas morfométricas de cada um dos elementos utilizados na descrição do padrão de coloração, foram criadas as proles de cinco cruzamentos distintos, realizados a partir de fêmeas virgens. Todos estes 91 indivíduos foram criados em condições de temperatura e luminosidade constantes, alimentados, durante os estágios larvais, com a mesma dieta (*Passiflora suberosa* e *P. misera*) e tiveram seus fenótipos de sinalização caracterizados e medidos a partir da digitalização do registro fotográfico individual. Como nos demais itens, os elementos do padrão de coloração foram medidos através do programa UTHSCSA Image Tool 2.0. A herdabilidade de cada um dos componentes do padrão de coloração foi estimada a partir da média ponderada dos coeficientes de regressão dos valores medidos nos respectivos genitores maternos, paternos ou da média de ambos os genitores em relação à média dos valores das respectivas proles, através da seguinte equação (BEIGUELMAN, 1994):

$$h^2 = [2b(FM) \cdot I(FM) + 2b(FP) \cdot I(FP) + b(FG) \cdot I(FG)] / [I(FM) + I(FP) + I(FG)],$$

onde $b(FM)$ representa o coeficiente de regressão entre a média da prole e o valor do genitor materno, $b(FP)$ representa o coeficiente de regressão entre a média da prole e o valor do genitor paterno, $b(FG)$ representa o coeficiente de regressão entre a média da prole e a média de ambos os genitores, e $I(FM)$, $I(FP)$ e $I(FG)$ se referem ao inverso da variância dos coeficientes de regressão entre o valor do genitor materno, o valor do genitor paterno e a média de ambos os genitores, respectivamente, em relação à média da prole.

O fenótipo de sinalização dos indivíduos de *H. erato* foram descritos através das mesmas variáveis (Figura 4) enfocadas no item relativo ao "Sucesso de acasalamento".

4. RESULTADOS

Os resultados obtidos neste trabalho serão expressos em quatro itens diferentes, que se referem a cada um dos tópicos ou objetivos realizados, os quais representam tentativas experimentais de demonstração de distintos papéis funcionais para o mesmo fenótipo de coloração. Estas funções estariam relacionadas à sinalização intraspecífica, eficiência termorregulatória e sinalização interespecífica, efetuadas em conjunto ou de modo particular por todos ou somente alguns dos elementos componentes do padrão de coloração das espécies estudadas. Além destes tópicos, foi estimada a herdabilidade das medidas realizadas em cada um dos elementos utilizados na descrição do fenótipo de sinalização das espécies consideradas neste trabalho.

4.1. Ritmo diário de atividades

A influência de elementos específicos do padrão de coloração sobre a eficiência termorregulatória individual dos machos de *Heliconius erato phyllis* foi inferida a partir da observação das diferenças individuais em termos das proporções de tempo alocadas em atividades específicas, por dia, durante as horas iniciais do período de atividade diário. Três variáveis morfométricas foram consideradas neste experimento: a área da asa funcional (AF), tratada como representando o tamanho de cada indivíduo, a proporção de pigmentação escura nas asas em vista dorsal (PD) e a proporção de pigmentação escura nas asas em vista ventral (PV). Estas variáveis têm sido tradicionalmente associadas à eficiência termorregulatória do padrão de coloração. Além destas variáveis morfométricas, também foi investigada a influência do posicionamento individual ao amanhecer (asas perpendiculares ou não aos primeiros raios do sol) sobre as proporções de tempo gastas em diferentes pautas comportamentais. Em adição às proporções de tempo dispendidas em diferentes atividades, as três variáveis morfométricas (AF, PD e PV) e o posicionamento em relação aos primeiros raios luminosos ao amanhecer (designada por SOL) foram analisadas quanto às suas influências sobre o horário de saída matinal dos dormitórios comunitários.

Todas as pautas comportamentais consideradas neste experimento representam, claramente, atividades de grande significado biológico, em função de

apresentarem o potencial de determinar ou influenciar o ritmo diário de atividades de cada indivíduo e, portanto, tanto o seu sucesso reprodutivo quanto a sua capacidade de sobrevivência. As atividades aqui consideradas se referem à alimentação, vôo, aquecimento corporal e pouso. Esta última pauta comportamental não recebeu influência de nenhuma das variáveis analisadas e, sim, das condições climáticas presentes durante os dias de registro comportamental; logo, a análise pertinente a esta atividade não é mostrada, nem discutida. Como pode ser observado na Tabela 1, todas as pautas comportamentais utilizadas na descrição do ritmo diário de atividades dos machos de *H. erato phyllis* sofreram uma clara influência da área da asa funcional, da proporção de pigmentação escura e/ou do posicionamento das asas em relação aos primeiros raios do sol.

A área da asa funcional determinou diferenças estatisticamente significativas entre os horários de saída matinal do dormitório comunal dos diversos machos sob análise ($t = -3,3923$; $P = 0,0022$; $n = 28$), bem como diferenças nas proporções de tempo alocadas para o vôo ($t = 2,0590$; $P = 0,0493$; $n = 28$), ao mesmo tempo que não influenciou as proporções de tempo gastas em aquecimento corporal e em alimentação (Figura 5). Em função das diferenças diárias terem sido calculadas subtraindo-se o valor médio referente aos machos menores dos respectivos valores dos maiores, o valor negativo de t , no que diz respeito à saída matinal, indica um horário de início das atividades anterior para os machos de maior tamanho. Já em relação à atividade de vôo, o valor positivo de t indica que os indivíduos de maior tamanho passam uma maior proporção do seu tempo em vôo.

A proporção de pigmentação escura na face dorsal das asas (PD) esteve significativamente associada, somente, às proporções de tempo dispendidas nas atividades de alimentação ($t = 2,1325$; $P = 0,0422$; $n = 28$) e de aquecimento corporal ($t = -2,6336$; $P = 0,0138$; $n = 28$) (Figura 6). Entretanto, sua influência foi distinta em relação a ambas as pautas comportamentais: os indivíduos apresentando uma maior proporção de pigmentação escura dorsal necessitaram de um menor tempo de exposição aos raios de sol para se aquecerem, podendo alocar uma proporção maior do seu dia para a atividade de alimentação. Ou, durante os eventos de alimentação, a maior proporção de pigmentação escura sobre a face das asas expostas ao sol, já seria suficiente para garantir (ou manter) o alcance de uma temperatura compatível com um nível adequado de atividades, permitindo que os indivíduos de maior PD passem maior tempo sobre as flores.

Tabela 1 – Resultados da análise estatística realizada no sentido de avaliar a influência do tamanho (AF), da proporção de pigmentação escura nas faces dorsal (PD) e ventral (PV) das asas e da orientação das asas em relação ao nascer do sol (SOL) sobre as proporções de tempo alocadas para as atividades de alimentação, aquecimento corporal (“basking”) e vôo, bem como sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal.

Influência de	Sobre	Teste t	N	Probabilidade
AF	Saída matinal	t = - 3,3923	28	0,0022
	Alimentação (%)	t = - 0,7895	28	0,4367
	“Basking” (%)	t = - 1,2244	28	0,2314
	Vôo (%)	t = 2,0590	28	0,0493
PD	Saída matinal	t = 0,7299	28	0,4718
	Alimentação (%)	t = 2,1325	28	0,0422
	“Basking” (%)	t = - 2,6336	28	0,0138
	Vôo (%)	t = - 0,4793	28	0,6356
PV	Saída matinal	t = 2,3776	28	0,0248
	Alimentação (%)	t = 2,1501	28	0,0407
	“Basking” (%)	t = 0,4410	28	0,6627
	Vôo (%)	t = - 2,2000	28	0,0366
SOL	Saída matinal	t = - 3,6670	17	0,0021
	Alimentação (%)	t = - 0,6270	17	0,5395
	“Basking” (%)	t = 1,9100	17	0,0742
	Vôo (%)	t = - 0,3616	17	0,7224

A proporção de pigmentação escura sobre a face ventral das asas (PV) se constituiu na variável de maior influência sobre os padrões comportamentais registrados (Figura 7). Como poderia se esperar a partir da observação direta do comportamento de aquecimento corporal, que consiste na exposição da face dorsal das asas aos raios do sol, indivíduos com diferentes valores de PV não apresentaram distintas proporções de tempo alocadas para este comportamento (PV – “basking”%, não significante). As demais atividades foram significativamente influenciadas pelos valores de PV, porém de um modo não claramente entendido. Os indivíduos de maior proporção de pigmentação escura na face ventral das asas alocaram mais do seu tempo para a atividade de alimentação (t=2,1501; P=0,0407; n=28) e menos para a de vôo (t= -2,2000; P=0,0366; n=28). Estes resultados podem refletir a complementaridade das proporções de tempo, em que o tempo gasto numa atividade

é realizado às custas de outras. De modo alternativo, pode-se pensar que os indivíduos de maior PV percam menos calor para o ambiente, por convecção, podendo alocar mais tempo para a alimentação e menos tempo para a atividade de vôo, a qual pode se constituir numa fonte alternativa de energia térmica. E, por fim, analisando-se os gráficos relativos a estas duas pautas comportamentais (Figura 7), pode-se observar padrões distintos entre as duas metades do período de registro sistemático. Na primeira delas, que se refere ao final do verão e início do outono, os indivíduos de maior PV passam uma maior porção do dia se alimentando, talvez em função das temperaturas mais elevadas ainda permitirem uma menor perda de calor. E, na segunda metade do período, com os indivíduos submetidos às menores temperaturas do final do outono e início do inverno, os machos que apresentam maiores valores de PV necessitem de um menor intervalo de tempo para se aquecerem em vôo. E, em relação a última atividade significativamente influenciada por PV, foi observado que os machos de maior pigmentação escura na face ventral das asas iniciaram suas atividades diárias mais tarde que os de menor proporção de pigmentação escura ventral ($t=2,3776$; $P=0,0248$; $n=28$). Tal resultado é completamente oposto ao esperado, já que os indivíduos em repouso mantêm a face ventral das asas expostas e poderia se pensar que os indivíduos de maior pigmentação escura se aquecessem mais eficientemente e, mais cedo, saíssem do dormitório. Um modo de conciliar este contexto aos resultados obtidos é avaliar as diferenças nos horários de saída matinal em relação às curvas de temperatura. As maiores diferenças entre as temperaturas iniciais e finais indicam dias ensolarados, enquanto que a quase sobreposição das curvas indicam dias de céu nublado. Se os indivíduos de maior PV realmente se aquecessem mais cedo, as diferenças no tocante aos horários de saída matinal do dormitório comunal ocorreriam em favor destes indivíduos, em dias de céu sem nuvens. Houve uma sugestão de que, em dias nublados, os machos de maior PV iniciaram suas atividades mais tarde, com esta diferença sendo mais ou menos compensada em dias de sol. Mas por que os indivíduos de maior PV apresentariam uma tal propensão? No momento, não se tem uma explicação razoável para este fato.

Finalmente, a posição dos diferentes indivíduos em relação aos primeiros raios de sol da manhã (SOL) somente apresentou uma influência estatisticamente significativa sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal (Figura 8). A orientação em relação à primeira luminosidade do dia foi determinante sobre a hora de início das atividades diárias ($t= -3,6670$; $P=0,0021$; $n=17$), com os indivíduos perpendicularmente posicionados deixando o dormitório comunal, em média, cerca de

11 minutos mais cedo. Em vários dias, a diferença média chegou a cerca de 30 minutos, sendo comuns diferenças individuais em torno de 70 minutos.

Na Figura 9, as variáveis morfométricas e a orientação das asas são comparadas de acordo com a sua influência sobre cada uma das atividades analisadas. Com relação ao horário de saída matinal do dormitório comunal, pode-se observar que os indivíduos de maior PV iniciaram suas atividades mais tarde, em média, e que os indivíduos de maior tamanho e perpendicularmente orientados em relação ao sol nascente, em média, iniciaram suas atividades diárias antes que os demais. Dois aspectos devem, ainda, ser ressaltados com relação a esta atividade: em primeiro lugar, o horário de saída matinal é a pauta comportamental que mais sofre influência do conjunto de fatores investigados e, em segundo, que esta influência é mais pronunciada no que se refere ao posicionamento das asas ao amanhecer. Em relação à atividade de alimentação, pode-se perceber uma clara influência do padrão de coloração na determinação das diferenças individuais. Os machos com uma maior proporção de pigmentação escura em ambas as faces das asas alocaram, em média, 4% a mais do seu tempo em alimentação. A única variável a influenciar a proporção de tempo gasta na atividade de aquecimento corporal, como era esperado, foi a proporção de pigmentação escura dorsal, com os machos de maior PD alocando, em média, 5% menos do seu tempo para esta atividade. E, por último, os resultados indicaram que os machos de maior tamanho (AF) e menor PV alocaram, em média, de 3% a 4% mais do seu tempo para a atividade de vôo.

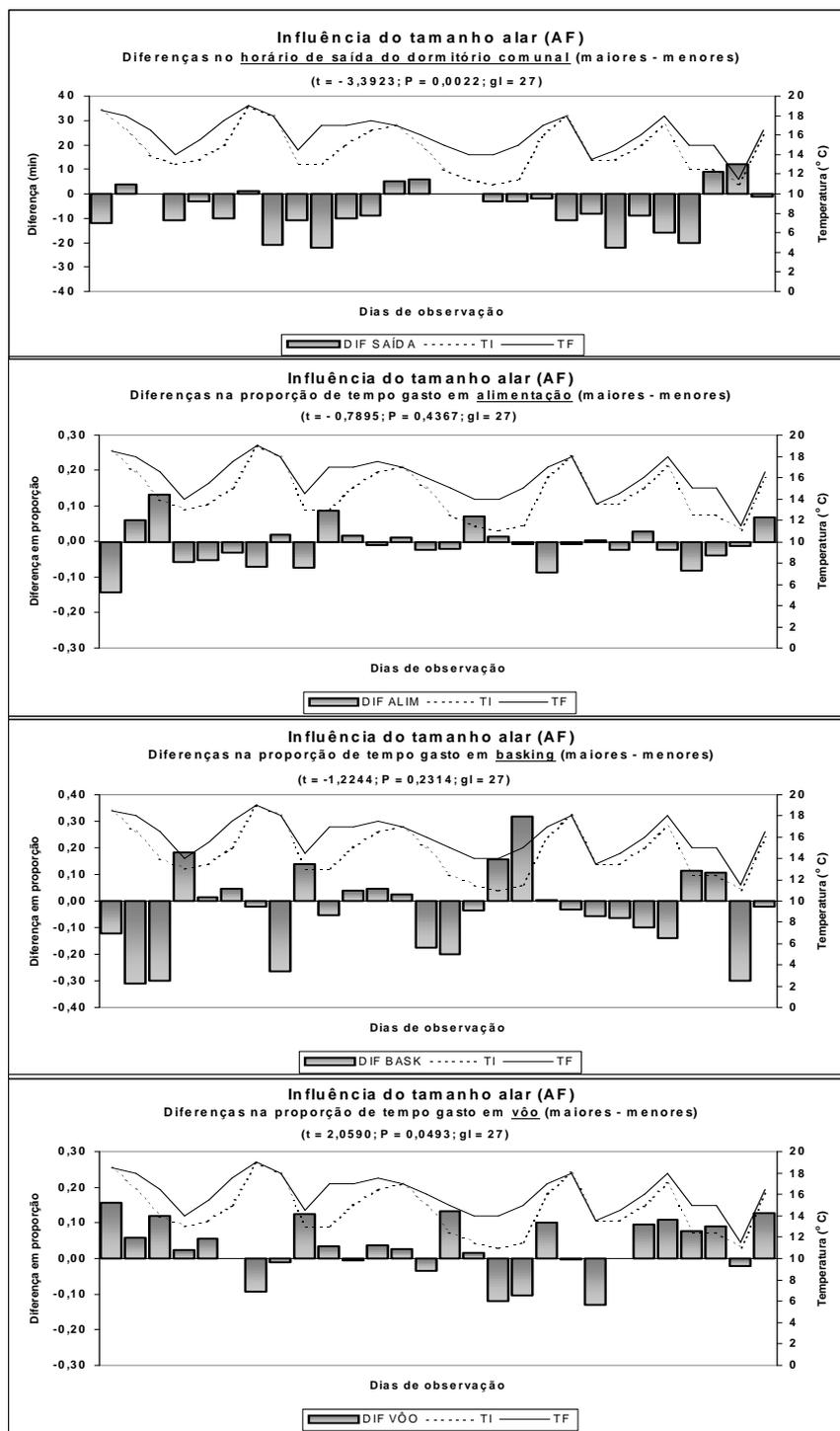


Figura 5 – Gráficos referentes à influência do tamanho corporal (AF) sobre as proporções de tempo alocadas em alimentação, aquecimento corporal (“basking”) e vôo, bem como sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal. Cada uma das colunas representa, em cada dia de registro comportamental, a diferença entre os valores médios dos indivíduos com a área da asa funcional acima (maiores) e abaixo (menores) da mediana. Estão representadas as temperaturas iniciais (TI) e as finais (TF), em cada dia de registro comportamental, conectadas no tempo. O teste t se refere à comparação entre a média das diferenças diárias e a de uma distribuição com média zero.

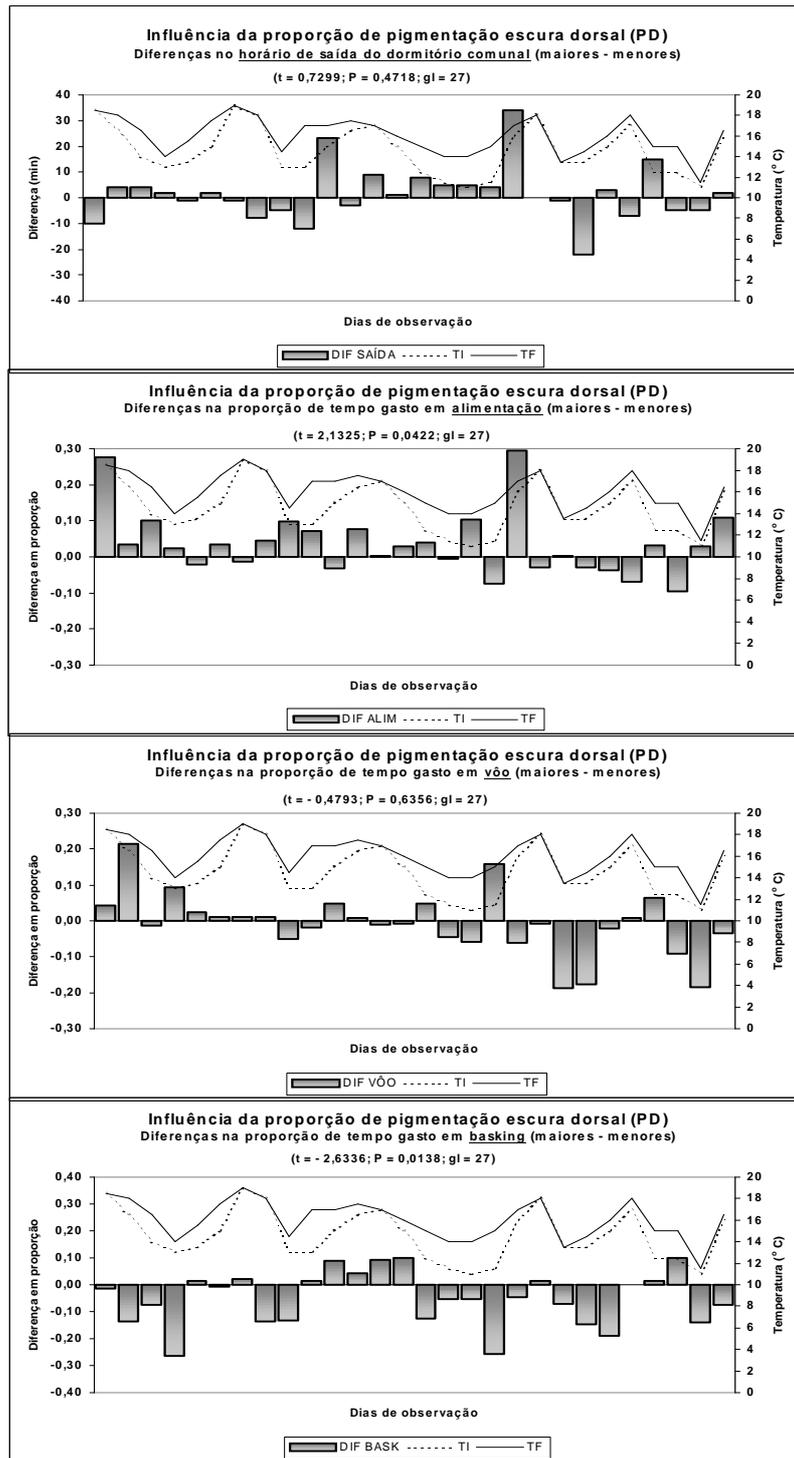


Figura 6 – Gráficos referentes à influência da proporção de pigmentação escura dorsal (PD) sobre as proporções de tempo alocadas em alimentação, aquecimento corporal (“basking”) e vôo, bem como sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal. Cada uma das colunas representa, em cada dia de registro comportamental, a diferença entre os valores médios dos indivíduos com a área da asa funcional acima (maiores) e abaixo (menores) da mediana. Estão representadas as temperaturas iniciais (TI) e as finais (TF), em cada dia de registro comportamental, conectadas no tempo. O teste t se refere à comparação entre a média das diferenças diárias e a de uma distribuição com média zero.

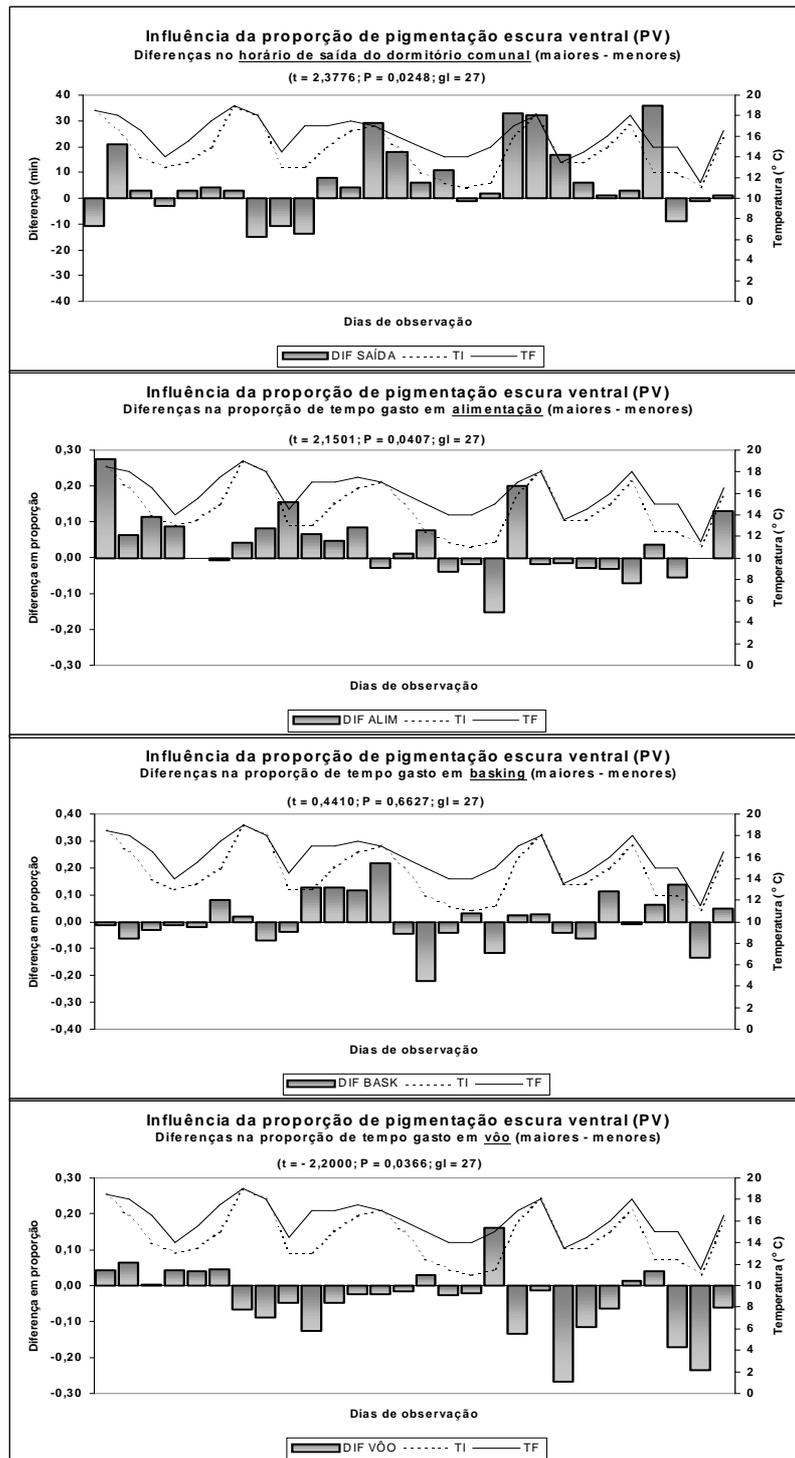


Figura 7 – Gráficos referentes à influência da proporção de pigmentação escura ventral (PV) sobre as proporções de tempo alocadas em alimentação, aquecimento corporal (“basking”) e vôo, bem como sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal. Cada uma das colunas representa, em cada dia de registro comportamental, a diferença entre os valores médios dos indivíduos com a área da asa funcional acima (maiores) e abaixo (menores) da mediana. Estão representadas as temperaturas iniciais (TI) e as finais (TF), em cada dia de registro comportamental, conectadas no tempo. O teste t se refere à comparação entre a média das diferenças diárias e a de uma distribuição com média zero.

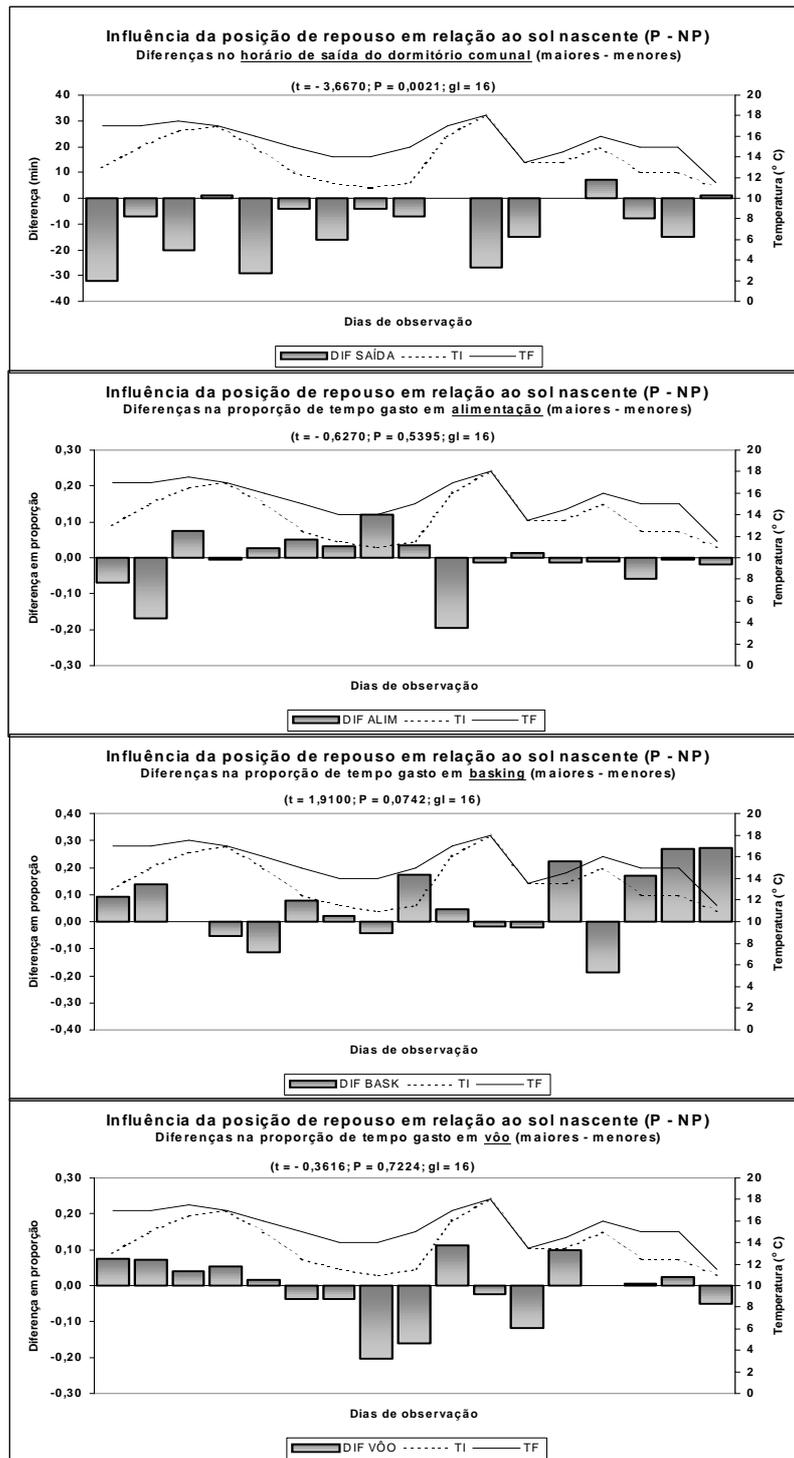


Figura 8 – Gráficos referentes à influência da posição em relação aos primeiros raios de sol da manhã sobre as proporções de tempo alocadas em alimentação, aquecimento corporal ("basking") e vôo, bem como sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal. Cada uma das colunas representa, em cada dia de registro comportamental, a diferença entre os valores médios dos indivíduos com a área da asa funcional acima (maiores) e abaixo (menores) da mediana. Estão representadas as temperaturas iniciais (TI) e as finais (TF), em cada dia de registro comportamental, conectadas no tempo. O teste t se refere à comparação entre a média das diferenças diárias e a de uma distribuição com média zero.

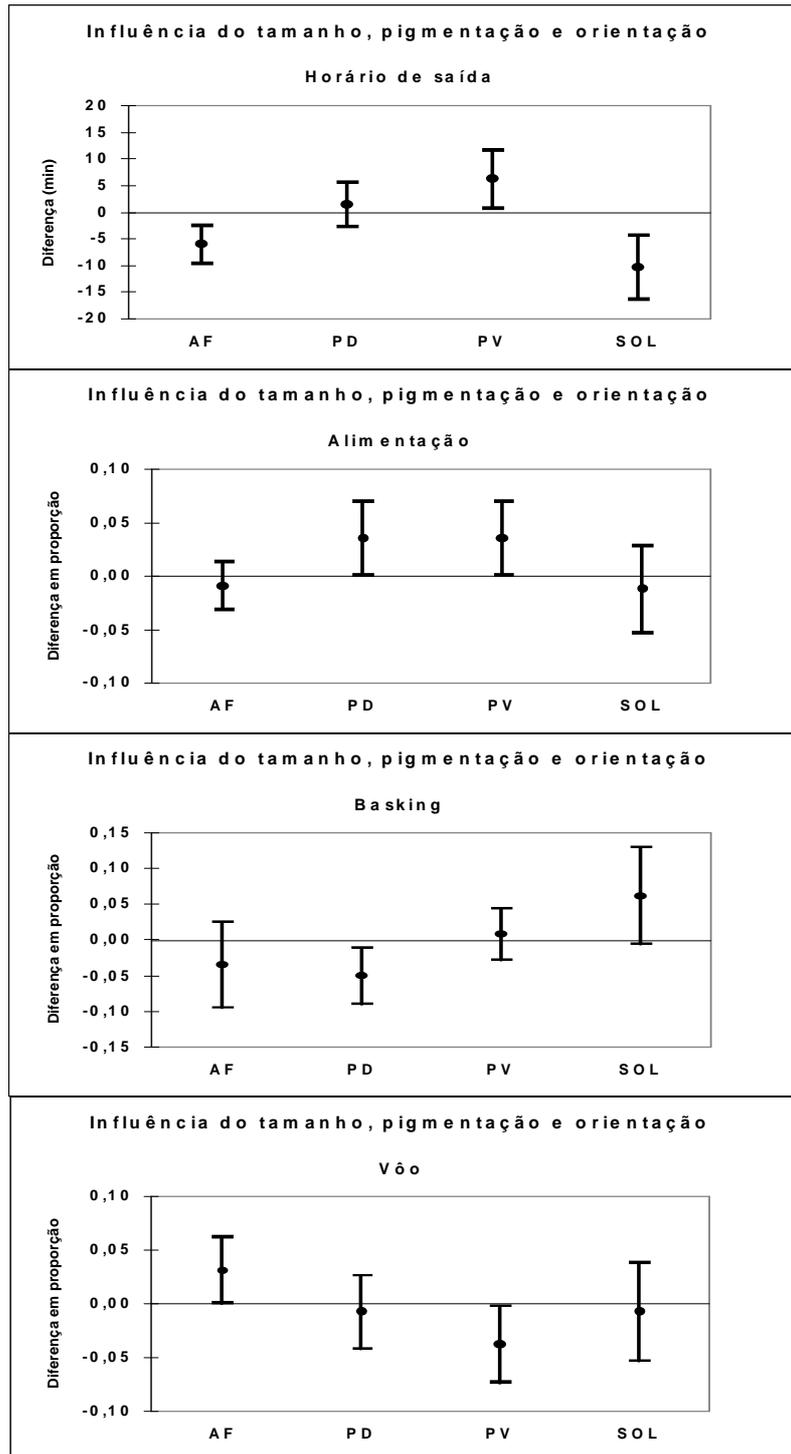


Figura 9 – Gráficos comparativos mostrando a influência do padrão de coloração e do posicionamento em relação aos primeiros raios do sol da manhã (SOL) sobre o horário de saída do dormitório comunal e sobre as proporções de tempo gastas em alimentação, aquecimento corporal (“basking”) e vôo. Cada ponto mostrado se refere à média das diferenças diárias entre os indivíduos maiores e menores, em relação a AF, PD e PV, e à média das diferenças diárias entre os indivíduos posicionados perpendicularmente ou não à primeira luminosidade da manhã, em relação a SOL. Também são mostrados os intervalos de confiança (95%) ao redor de cada média.

4.2. Sucesso de acasalamento

Foram liberadas, em insetário, várias fêmeas adultas, virgens, as quais foram, pelo menos durante as semanas de outono, ativamente cortejadas por machos cujos padrões de coloração haviam sido previamente caracterizados. Através da comparação dos valores de cada uma das variáveis utilizadas na descrição do padrão de coloração dos machos que obtiveram acesso às fêmeas, padronizados através do escore z em relação a todos os machos presentes no insetário quando das realizações de cada uma das cópulas, foi estimada a importância relativa de cada um dos elementos do padrão de cor como sinalizador sexual. A Tabela 2 e a Figura 10 mostram que, aparentemente, algumas variáveis são determinantes no sucesso de acasalamento dos machos, como resultado da escolha exercida pelas fêmeas durante as demonstrações envolvidas na ritualização de corte.

Pode-se observar uma clara influência das variáveis relacionadas à barra amarela sobre o sucesso de acasalamento demonstrado pelos machos estudados. Os machos de *H. erato phyllis* que tiveram acesso às fêmeas foram aqueles que apresentaram valores acima da média, em relação aos demais machos presentes, no que diz respeito à área da barra amarela dorsal (AD, $t=2,1322$; $P=0,0263$; $n=14$) e ventral (AV, $t=1,9725$; $P=0,0351$; $n=14$) e à largura da barra amarela dorsal (LAD, $t=2,1796$; $P=0,0242$; $n=14$) e ventral (LAV, $t=2,5905$; $P=0,0112$; $n=14$). As áreas relativas da barra amarela dorsal e ventral (AD/AF e AV/AF, respectivamente) não representaram uma influência estatisticamente significativa sobre os mecanismos de escolha sexual das fêmeas da espécie, porém as larguras relativas da barra amarela dorsal (LAD/CAF, $t=1,7658$; $P=0,0505$; $n=14$) e ventral (LAV/CAF, $t=2,4976$; $P=0,0134$; $n=14$) pareceram se constituir em sinalizadores importantes.

Algumas medidas referentes à mancha vermelha também influenciaram, de modo significativo, a obtenção das cópulas por parte dos machos. Entretanto, tal influência, foi completamente oposta em relação aquela descrita para as variáveis relacionadas à barra amarela. Assim, os machos preferidos foram aqueles que apresentavam valores abaixo da média para a área relativa da mancha vermelha dorsal (VD/AF, $t= -2,2190$; $P=0,9776$; $n=14$) e ventral (VV/AF, $t= -1,9750$; $P=0,9651$; $n=14$). O teste t unicaudal foi empregado no sentido de responder à seguinte questão: os machos que obtiveram acesso às fêmeas apresentavam valores acima da média, para cada uma das variáveis, em relação àqueles que não obtiveram sucesso nas

tentativas de acasalamento? Se a questão formulada tivesse sido exatamente o contrário, a análise estatística referente às duas variáveis acima (VD/AF e VV/AF) teriam apresentado uma significância estatística, já que seus valores de t teriam ultrapassado o valor crítico de 1,7710. Ou seja, os machos preferencialmente escolhidos pelas fêmeas foram os de menor valor de área relativa da mancha vermelha.

Tabela 2 – Resultados da análise estatística utilizada na investigação da influência de diversas variáveis morfométricas sobre o sucesso de acasalamento. A distribuição dos escores z dos machos que apresentaram sucesso na obtenção das cópulas foi comparada, através de teste t unicaudal, a uma distribuição de média zero.

Variável analisada	Teste t	N	Probabilidade
AF	t= 1,7822	14	0,0491
VD	t= 0,7915	14	0,2215
AD	t= 2,1322	14	0,0263
VV	t= 1,0827	14	0,1493
AV	t= 1,9725	14	0,0351
VD/AF	t= - 2,2190	14	0,9776
AD/AF	t= 1,1791	14	0,1298
VV/AF	t= - 1,9750	14	0,9651
AV/AF	t= 0,1374	14	0,4464
AD/VD	t= 1,7319	14	0,0535
AV/VV	t= 1,2297	14	0,1203
LAD	t= 2,1796	14	0,0242
LAV	t= 2,5905	14	0,0112
LAD/CAF	t= 1,7658	14	0,0505
LAV/CAF	t= 2,4976	14	0,0134
DVAD	t= 1,4538	14	0,0849
DVAD/CAF	t= 0,7840	14	0,2236
PD	t= 0,8135	14	0,2153
PV	t= 0,7694	14	0,2277

AF: asa funcional; VD: área da mancha vermelha dorsal; AD: área da barra amarela dorsal; VV: área da mancha vermelha ventral; AV: área da barra amarela ventral; VD/AF: área relativa da mancha vermelha dorsal; AD/AF: área relativa da barra amarela dorsal; VV/AF: área relativa da mancha vermelha ventral; AV/AF: área relativa da barra amarela ventral; AD/VD: proporção da área em amarelo em relação à área em vermelho, na face dorsal; AV/VV: proporção da área em amarelo em relação à área em vermelho, na face ventral; LAD/CAF: largura relativa da barra amarela dorsal; LAV/CAF: largura relativa da barra amarela ventral; DVAD: distância entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais; DVAD: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais; PD: proporção dorsal em pigmentação escura; PV: proporção ventral em pigmentação escura.

As relações entre as influências opostas das variáveis relacionadas à mancha vermelha e à barra amarela, no tocante à obtenção da cópula, também foram evidentes na análise da razão entre as áreas da barra amarela e da mancha vermelha dorsais, cujos machos de maior valor obtiveram sucesso no acasalamento (AD/VD,

$t=1,7319$; $P=0,0535$; $n=14$), embora o valor do teste tenha sido marginalmente significativo.

Além da importância de algumas variáveis morfométricas, envolvidas diretamente na sinalização às fêmeas, o tamanho, considerado através da área da asa funcional, também exerceu uma significativa influência na obtenção das cópulas, por parte dos machos: os de maior tamanho copularam numa taxa mais elevada (AF, $t=1,7822$; $P=0,0491$; $n=14$).

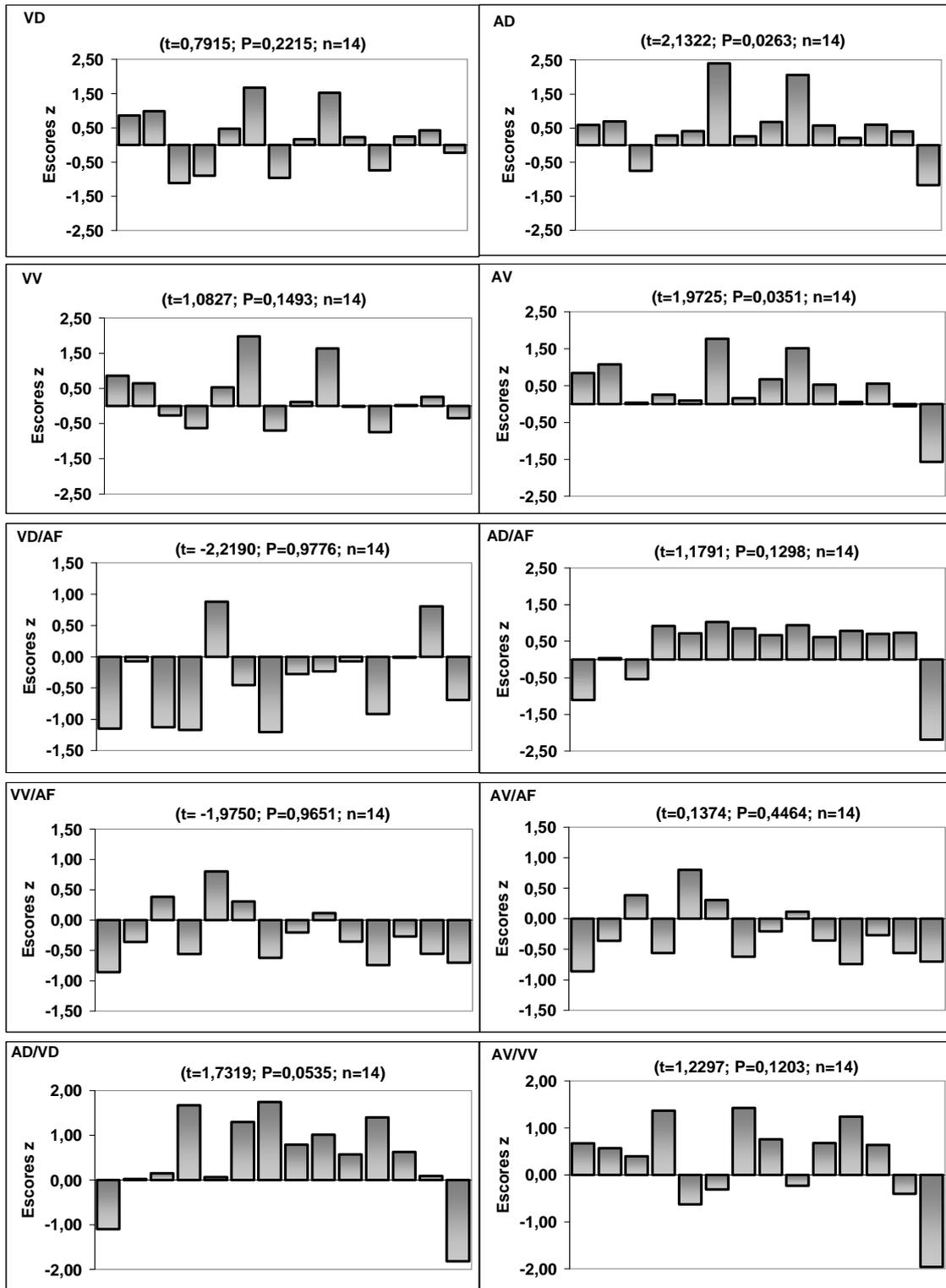


Figura 10 – Gráficos relativos à influência de cada variável sobre o sucesso de acasalamento dos machos de *H. erato phyllis*. As colunas, em cada gráfico, representam o escore z dos machos que apresentaram sucesso na obtenção de cópulas. O teste t mostrado se refere à comparação entre a média dos escore z dos machos que obtiveram acesso às cópulas e a média de uma distribuição com média zero. Notar escalas diferentes no eixo y.

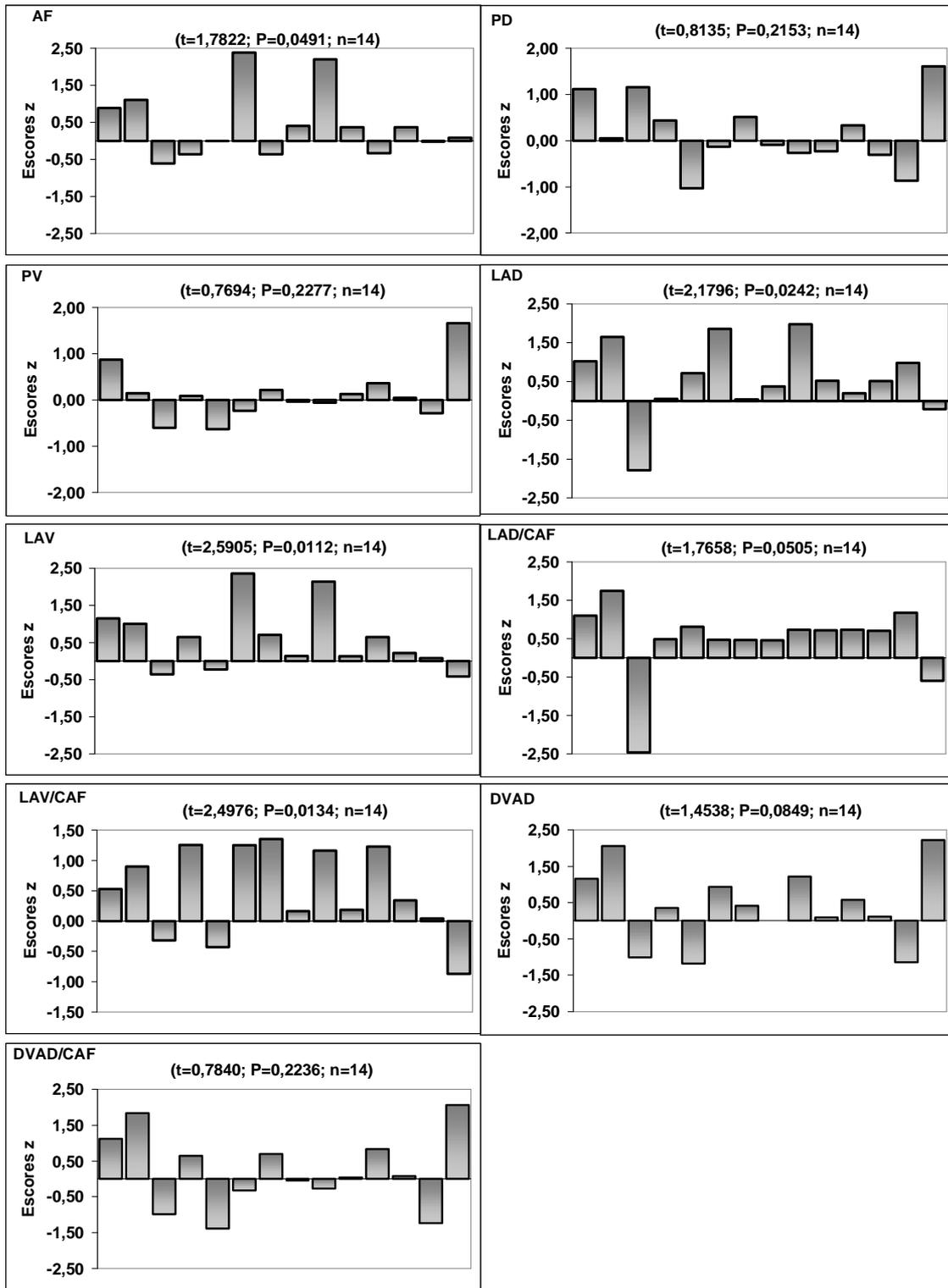


Figura 10 – continuação.

4.3. Sobrevivência em campo

Neste trabalho, foram examinados os padrões de modificação temporal dos componentes do fenótipo de sinalização, na tentativa de verificar a compatibilidade do contexto observado com a ação de seleção normalizadora. Foram analisadas as variações temporais das medidas de vários elementos do fenótipo de coloração, bem como foram examinadas, em detalhe, as tendências de modificação da variabilidade fenotípica, ao longo do período de amostragem. Estas investigações abordaram o complexo mimético constituído por *Heliconius erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*. A espécie mais abundante nas duas localidades consideradas, *H. erato*, se constituiu num outro nível de análise e, em mais detalhe, foram examinados ambos os sexos desta espécie.

Em cada um dos locais de estudo (Rio das Pedras e Viveiro), foram amostrados, ao longo de 14 meses de monitoramento (agosto/1999 a outubro/2000), 98 indivíduos pertencentes a este complexo mimético. Em função das baixas e variáveis densidades populacionais dos meses de inverno e primavera, somente foram analisados, do ponto de vista estatístico, os indivíduos presentes nos meses de janeiro/2000 a agosto/2000, que constituem os meses de pico populacional. Em Rio das Pedras, foram analisados 62 indivíduos e, no Viveiro, 61 indivíduos (Tabela 3), neste período. Apesar de não constar a espécie *H. melpomene*, em Rio das Pedras, pelo fato de três dos seis indivíduos terem ocorrido fora deste período e em função da casual inadequação das imagens filmadas, esta espécie esteve também presente nesta localidade e em frequências próximas as do Viveiro.

Uma boa parte dos indivíduos foram recapturados pelo menos uma vez (Tabela 4), não sendo aqui computadas as recapturas ocorridas na mesma semana que a (re)captura anterior. Nas semanas contidas no intervalo entre duas capturas seguidas, foram considerados presentes estes mesmos indivíduos, no cômputo da composição populacional semanal. As densidades populacionais semanais de ambos os anéis miméticos são mostradas na Figura 11.

Tabela 3 – Descrição, por espécie e sexo, dos indivíduos capturados de janeiro/2000 a agosto/2000, em ambas as localidades consideradas neste trabalho.

Local	Espécie	Fêmeas	Machos	Total
Rio das Pedras	<i>H. besckei</i>	1	8	9
	<i>H. erato</i>	24	29	53
Viveiro	<i>H. besckei</i>	0	3	3
	<i>H. erato</i>	22	32	54
	<i>H. melpomene</i>	1	3	4

Tabela 4 – Proporções dos indivíduos capturados e recapturados em ambas as localidades amostradas.

Locais	Capturas	<i>H. besckei</i>		<i>H. erato</i>		<i>H. melpomene</i>	
		Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
Rio das Pedras	1	100%	87,5%	66,7%	65,5%	-	-
	2	-	12,5%	33,3%	27,6%	-	-
	3	-	-	-	6,9%	-	-
Viveiro	1	-	100%	81,8%	68,8%	100%	66,7%
	2	-	-	13,6%	25%	-	33,3%
	3	-	-	4,6%	6,2%	-	-

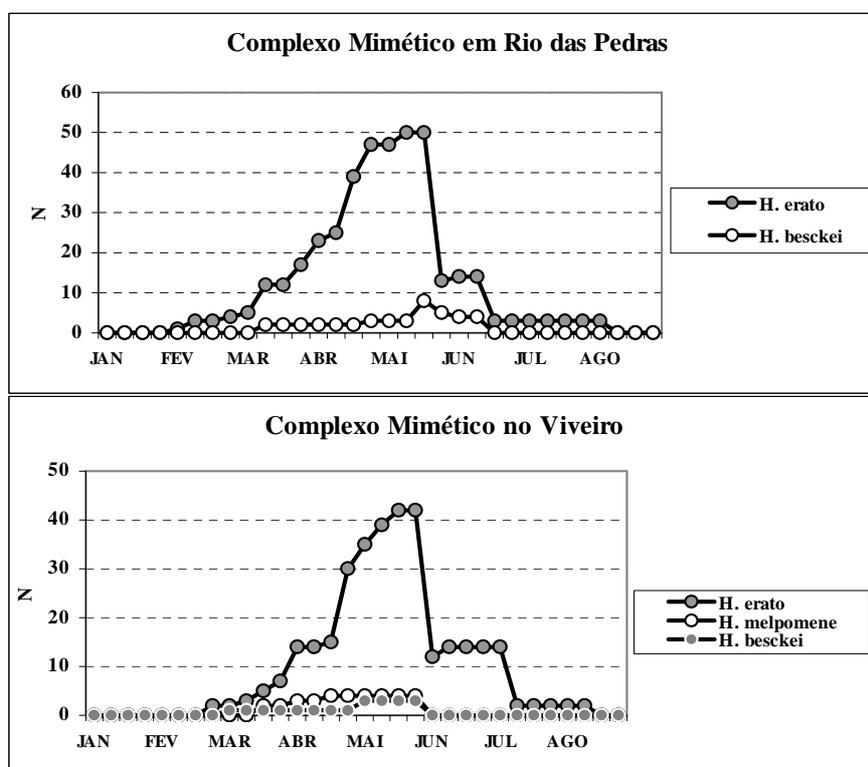


Figura 11 – Densidades populacionais das espécies participantes do complexo mimético, em ambas as localidades, durante os meses de janeiro a agosto de 2000.

A seguir, serão mostrados os resultados pertinentes aos padrões temporais de modificação fenotípica observados para cada uma das variáveis utilizadas na descrição dos padrões de coloração das espécies componentes deste anel mimético Mülleriano. Esta análise será apresentada para ambas as localidades, separadamente, enfocando as modificações temporais dos valores medidos das variáveis morfométricas, bem como sua variabilidade, ao longo do período de amostragem. Todas as análises foram realizadas em quatro níveis de consideração: o anel mimético como um todo, a espécie *H. erato* em sua totalidade e ambos os sexos desta. E, em conjunto, cada um dos elementos deste contexto foi avaliado quanto a sua compatibilidade em relação à ação de seleção normalizadora na construção evolutiva do monomorfismo intrapopulacional e da convergência fenotípica entre estas espécies impalatáveis.

Ao início da análise de cada uma das variáveis, será indicada a tabela que mostra a avaliação estatística das tendências temporais referentes às médias semanais e à variabilidade fenotípica, sendo esta última considerada através dos desvios padrões, coeficientes de variação e frequências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos. Com relação a Rio das Pedras, o número de semanas (n) considerado foi de 14 para o anel mimético e para *H. erato*, e de 13 para ambos os sexos desta espécie; já para o Viveiro, foram analisadas 15 semanas para o anel mimético e para *H. erato*, 13 semanas para as fêmeas e 14 semanas para os machos desta espécie. No texto, cada uma das populações será tratada separadamente com relação a todo o conjunto de variáveis; mesmo assim, optou-se por construir tabelas com os dados referentes a ambas as localidades, no sentido de facilitar uma posterior comparação entre as mesmas, no que se refere a cada uma das variáveis, efetuada na parte final da discussão deste trabalho. Em função de estarem representadas ambas as localidades em cada uma das tabelas, estas são mostradas, em conjunto, entre a apresentação dos resultados dos dois locais de amostragem, ao final de Rio de Pedras e início do Viveiro.

Ao início da análise de cada uma das variáveis, também será indicada a figura que representa, graficamente, as modificações temporais das médias e da variabilidade semanais. Cada uma das tendências temporais mostradas na tabela, também poderão ser observadas nos diversos gráficos contidos na respectiva figura, com exceção dos desvios padrões semanais, os quais poderão ser acompanhados através da inspeção das linhas que acompanham as médias semanais. Adicionalmente aos quatro níveis de consideração tratados estatisticamente, cada figura conterá gráficos referentes às modificações temporais das médias semanais de *H. besckei*, em Rio das Pedras, e de

H. melpomene, no Viveiro, os quais permitem a consideração das similaridades fenotípicas eventualmente existentes entre as diferentes espécies.

No sentido de tornar o texto explicativo mais fluido, não serão explicitamente indicadas as linhas das tabelas ou os gráficos específicos, em cada figura, que mostram determinados resultados. Em função das tabelas e dos gráficos conterem informações suficientes, no que diz respeito à variável e à população analisadas, à forma de análise empregada e ao nível de consideração discutido, espera-se que os resultados descritos ao longo do texto possam ser facilmente comprovados através da inspeção das tabelas e gráficos respectivos. No intuito de facilitar o acompanhamento das análises, em cada variável, a descrição dos resultados será efetuada na mesma ordem, sendo primeiramente enfocadas as médias semanais e, posteriormente, as medidas de variabilidade fenotípica. Em cada um dos dois itens, em cada variável, serão abordados os diversos níveis de consideração, iniciando-se pelo mais amplo, o complexo mimético, até se alcançar os níveis mais específicos, representados por ambos os sexos de *H. erato*. Este padrão só não será obedecido diante da ocorrência de tendências semelhantes, que permitam a consideração conjunta e, conseqüentemente, tornem o texto mais enxuto ou encadeado.

4.3.1. Rio das Pedras

4.3.1.1. VD/AF (Tabela 5; Figuras 12 e 13)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

O complexo mimético apresentou uma tendência significativa de variação temporal crescente na área em vermelho dorsal ($b=0,0007$; $P=0,0501$; $n=14$), com o mesmo ocorrendo em relação à espécie *Heliconius erato*, que apresentou um aumento significativo no valor médio semanal da mancha vermelha dorsal ($b_1=0,0022$; $P=0,0002$; $n=13$). *H. besckei* apresentou uma tendência à diminuição da mancha vermelha dorsal, havendo um decréscimo de cerca de 0,02 do valor médio semanal. Os valores médios semanais referentes à área relativa da mancha vermelha dorsal apresentaram tendências claramente opostas e convergentes entre *H. erato* e *H. besckei*.

Os machos ($b=0,0008$; $P=0,0570$; $n=13$) e as fêmeas ($b=0,0022$; $P=0,0017$; $n=13$) de *H. erato* também exibiram uma tendência temporal de crescimento. Houve aumento em torno de 0,02 no valor médio semanal para a espécie como um todo e para ambos os sexos. As médias semanais dos machos apresentaram, ao longo da estação, valores superiores aos das fêmeas ($b_2=0,0353$; $P=0,0076$; $n=13$), com estas últimas exibindo valores iniciais menores do que os verificados para os machos e mostrando um coeficiente de crescimento quase três vezes maior. Ao final da estação, as médias semanais de VD/AF, em ambos os sexos de *H. erato*, assumiram valores bem próximos, caracterizando uma clara convergência temporal em termos de sinalização.

b) Tendências de modificação temporal da variabilidade fenotípica

Parece haver uma certa tendência à diminuição dos coeficientes de variação com o passar do tempo, mas as inclinações das curvas referentes às fêmeas, aos machos e à espécie *H. erato* como um todo não mostraram nenhuma tendência significativa. Esta sugestão é menos evidente nos machos de *H. erato*. Os c.v. semanais referentes ao anel mimético apresentaram uma tendência ao declínio, ao longo da estação ($b= -0,0008$; $P=0,0541$; $n=14$), embora esta tenha sido marginalmente significativa.

Ao nível do complexo mimético, pôde-se observar um crescimento semanal da área em vermelho dorsal acompanhada por uma diminuição da sua variação (desvio padrão) ($r_s = -0,8324$; $P = 0,0002$; $n = 14$), quadro este compatível com a provável forte influência deste elemento na construção do padrão aposemático de coloração. As curvas referentes ao complexo mimético, à espécie *H. erato* e a ambos os sexos são muito semelhantes durante as semanas de pico de crescimento populacional. Uma diferença importante está no fato de que os coeficientes de variação dos machos foram menores que os das fêmeas ao longo de todas as semanas de amostragem. Durante o pico de crescimento (abril e maio), os coeficientes de variação das fêmeas estabilizaram ao redor de 13% e os dos machos em torno de 9%.

Houve uma clara tendência, ao nível do complexo mimético, de um aumento nas freqüências relativas dos indivíduos médios, mas que não se traduziu numa associação significativa entre o tempo (semanas) e as proporções semanais desses indivíduos. As freqüências relativas dos indivíduos extremos aumentaram significativamente com o passar do tempo ($b = 0,0127$; $P < 0,0001$; $n = 14$), enquanto as dos desviantes decresceram ($b = -0,0059$; $P = 0,0192$; $n = 14$). Considerando-se somente a espécie *H. erato*, os dados indicam um aumento significativo nas proporções semanais dos indivíduos extremos ($b = 0,8417$; $P = 0,0125$; $n = 14$) e um decréscimo marginalmente significativo nas dos indivíduos desviantes ($b = -0,0032$; $P = 0,0604$; $n = 14$). As curvas referentes às fêmeas de *H. erato* apresentaram tendências significativas em direções que tornam a análise e interpretação bastante complicadas. As fêmeas médias aumentaram sua representatividade ao longo da estação ($b = 0,0107$; $P = 0,0002$; $n = 13$), bem como as fêmeas extremas ($b = 0,0229$; $P < 0,0001$; $n = 13$). Ao contrário, as fêmeas desviantes, que compreendiam cerca de 60% das fêmeas no início da estação, chegaram a desaparecer nas últimas três semanas de acompanhamento ($b = -0,0324$; $P < 0,0001$; $n = 13$). Já os machos de *H. erato* apresentaram um comportamento completamente diferente daquele demonstrado pelas fêmeas. As curvas de freqüência dos indivíduos médios e desviantes apresentaram tendências opostas, havendo uma diminuição significativa no tempo para as proporções semanais dos machos médios ($b = -0,0105$; $P < 0,0001$; $n = 13$) e um significativo aumento para as dos desviantes ($b = 0,0105$; $P = 0,0003$; $n = 13$).

4.3.1.2. AD/AF (Tabela 6; Figuras 14 e 15)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

Verificou-se, no anel mimético, um aumento (marginalmente) significativo no valor médio semanal da área relativa da barra amarela dorsal, com o passar do tempo ($b=0,0006$; $P=0,0598$; $n=14$), tendência esta compartilhada por *H. erato* ($b_1=0,0011$; $P=0,0303$; $n=13$) e pelas fêmeas desta espécie ($b=0,0011$; $P=0,0168$; $n=13$). Os machos de *H. erato* não apresentaram uma tendência significativa de modificação temporal da área relativa da barra amarela dorsal.

H. besckei apresentou uma clara tendência ao declínio nos valores médios semanais de AD/AF. Os valores médios semanais desta espécie foram maiores que os presentes em *H. erato*, ao longo de toda a estação, estando esta diferença situada em torno de 0,02. Houve uma clara tendência à convergência entre os valores médios semanais de ambas as espécies mais comuns. *H. erato* sofreu um aumento significativo nos valores médios de AD/AF (de 0,055 para 0,065), enquanto que *H. besckei* sofreu uma diminuição concomitante (de 0,08 para 0,07).

Apesar de ter havido um aumento significativo somente com relação aos valores médios semanais das fêmeas de *H. erato*, os machos, ao longo de quase toda a amostragem, apresentaram valores médios maiores, embora tal tendência não tenha sido explicitamente significativa, do ponto de vista estatístico ($b=0,0207$; $P=0,0658$; $n=14$). Os valores médios referentes aos machos variaram em torno de 0,065, enquanto que os das fêmeas só ultrapassaram este valor no último mês de amostragem, quando só havia permanecido na população uma única fêmea. Os valores médios iniciais das fêmeas de *H. erato* situaram-se em torno de 0,05, enquanto que as médias iniciais dos machos tiveram valores ao redor de 0,065. Houve, portanto, por parte das fêmeas de *H. erato*, uma elevação significativa das médias semanais em direção aos valores exibidos pelos machos. De modo geral, no entanto, as variações semanais ocorreram quase que paralelamente, ao invés de terem apresentado uma clara convergência mútua.

b) Tendências de modificação temporal da variabilidade fenotípica

O complexo mimético apresentou uma diminuição significativa dos c.v. semanais ao longo da estação ($b= -0,0014$; $P=0,0002$; $n=14$). Não há nenhuma tendência significativa no que se refere às variações temporais dos coeficientes de variação

semanais da espécie *H. erato*; no entanto, as fêmeas ($b=0,0019$; $P=0,0024$; $n=13$) e os machos ($b=0,0013$; $P=0,0251$; $n=13$) desta espécie, analisados separadamente, mostraram um crescimento significativo dos coeficientes de variação semanais.

Considerando-se a fórmula para o cálculo do coeficiente de variação (desvio padrão/média), a diminuição temporal significativa dos c.v. semanais, observada para o anel mimético, poderia ser resultante do contínuo aumento semanal do denominador (médias semanais) associada a uma possível estabilidade dos desvios padrões semanais. Tal não parece ser o caso, já que existe uma associação negativa marginalmente significativa entre estas duas variáveis ($r_s = -0,5017$; $P=0,0676$; $n=14$). Nos casos dos aumentos temporais significativos dos c.v. semanais observados em ambos os sexos de *H. erato*, pode-se afirmar que são resultantes diretos de um aumento na variabilidade semanal da área da barra amarela dorsal. Tal afirmação é corroborada, ainda, pela correlação positiva existente entre as médias e os desvios padrões referentes às fêmeas ($r_s=0,9048$; $P<0,0001$; $n=13$) e aos machos ($r_s=0,8123$; $P=0,0007$; $n=13$) desta espécie.

As curvas referentes a ambos os sexos de *H. erato* são muito semelhantes durante o pico de crescimento populacional da espécie. Nestas semanas, os coeficientes de variação variaram em torno dos 15%. Ambos os sexos apresentaram um crescimento significativo dos c.v. semanais com o passar das semanas. As fêmeas de *H. erato* apresentaram c.v. no início da estação em torno de 12% e em seu término, por volta de 15%. Já os machos apresentaram c.v. nas semanas iniciais ao redor de 28%, decaindo até cerca de 8%, ao final da estação. Porém, ao longo das semanas de maior densidade populacional, os valores dos c.v. semanais apresentaram uma clara tendência crescente. Os machos da espécie, ao longo de quase toda a estação de amostragem, exibiram coeficientes de variação mais altos do que os das fêmeas.

Nenhuma das curvas que representam as variações das frequências relativas semanais, referentes ao anel mimético e às fêmeas de *H. erato*, apresentaram qualquer tendência significativa ao longo da estação. Houve um decréscimo significativo das proporções semanais dos indivíduos médios de *H. erato* ($b = -0,0065$; $P=0,0354$; $n=14$) e dos machos desta espécie ($b= -0,0133$; $P=0,0129$; $n=13$). As frequências relativas dos machos desviantes cresceram ao longo do tempo ($b=0,0117$; $P=0,0232$; $n=13$). No caso dos machos de *H. erato*, o declínio observado nas proporções semanais dos indivíduos médios, concomitante ao

aumento da representatividade dos indivíduos desviantes, resultaram no aumento da variabilidade semanal, em termos da sinalização relacionada a área da barra amarela dorsal. Mesmo não sendo indicado pela análise de regressão, as curvas referentes às frequências relativas semanais das fêmeas médias e desviantes sugerem um quadro de aumento temporal da variabilidade, já que ambas as frequências se igualaram ao final da estação. As curvas de frequência representam tendências bem semelhantes entre os machos e as fêmeas de *H. erato*. Entretanto, as diferenças observadas ao final da estação são mais marcantes para os primeiros.

4.3.1.3. VV/AF (Tabela 7; Figuras 16 e 17)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

Em relação à área da mancha vermelha ventral, não houve nenhuma modificação significativa, no tempo, dos seus valores médios semanais, no que se refere ao complexo mimético, à espécie *H. erato* e a ambos os sexos desta última, em Rio das Pedras.

Apesar dos valores médios semanais de *H. erato* terem se mantido mais ou menos estáveis ao longo da estação, os valores médios de *H. besckei* decaíram continuamente ao longo das semanas, claramente convergindo em direção aos valores da primeira. As médias semanais de VV/AF, em *H. besckei*, apresentaram valores próximos a 0,15, superiores aos de *H. erato*.

As médias semanais, em todos os níveis de análise, mantiveram-se, ao longo da estação, ao redor de 0,125. As curvas de ambos os sexos de *H. erato* são muito semelhantes em suas tendências temporais de variação, bem como em seus valores médios semanais. As variações semanais ocorreram paralelamente, ao invés de apresentarem convergência.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

O complexo mimético apresentou uma diminuição significativa dos c.v. semanais ao longo da estação ($b = -0,0019$; $P = 0,0019$; $n = 14$). O mesmo ocorre com a tendência temporal dos c.v. semanais da espécie *H. erato* ($b = -0,0016$; $P = 0,0092$; $n = 14$) e dos machos desta ($b = -0,0032$; $P = 0,0002$; $n = 13$).

Não há nenhum padrão estatisticamente significativo de variação temporal dos desvios padrões semanais de VV/AF em associação com as variações temporais das médias semanais.

Em relação ao complexo mimético, pôde-se constatar um aumento significativo das proporções semanais dos indivíduos extremos ($b=0,0099$; $P=0,0053$; $n=14$). Para a espécie *H. erato*, os dados também indicaram somente um aumento significativo nas proporções semanais dos indivíduos extremos ($b=0,0112$; $P=0,0002$; $n=14$), ao longo da estação. As curvas das freqüências relativas dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) das fêmeas e dos machos de *H. erato* apresentaram tendências completamente opostas. Nas primeiras, as proporções semanais das médias decaíram significativamente ao longo da estação ($b= -0,0128$; $P=0,0003$; $n=13$), ao contrário das fêmeas desviantes, cujas proporções semanais sofreram uma elevação significativa ($b=0,0116$; $P=0,0130$; $n=13$). Já com relação aos machos de *H. erato*, os indivíduos médios e extremos apresentaram um aumento significativo em suas freqüências relativas ($b=0,0130$; $P=0,0001$; $n=13$ e $b=0,0128$; $P=0,0002$; $n=13$, respectivamente), ao longo das semanas de amostragem, enquanto os machos desviantes exibiram uma diminuição significativa ($b= -0,0258$; $P<0,0001$; $n=13$).

4.3.1.4. AV/AF (Tabela 8, Figuras 18 e 19)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

Os valores médios semanais da área relativa da barra amarela ventral, em Rio das Pedras, não apresentaram qualquer tendência de modificação temporal ao longo da estação, com seus valores situando-se ao redor de 0,065. Ao longo de todo o período de amostragem, os valores médios de AV/AF da espécie *H. besckei* foram maiores que os de *H. erato*, ao redor de 0,075 para a primeira e 0,065 para a última. Os valores médios iniciais das espécies mais abundantes deste complexo mimético, em Rio das Pedras, apresentaram-se bem diferentes, situando-se ao redor de 0,075 em *H. besckei* e 0,06 em *H. erato*. A comparação entre as médias semanais destas espécies sugere uma tendência à convergência, evidenciada na porção final do período de amostragem. Ambas as espécies apresentaram, ao final

da estação, valores médios mais semelhantes (0,065 em *H. erato* e 0,07 em *H. besckei*) do que aqueles mostrados ao longo das semanas iniciais.

As médias semanais das fêmeas de *H. erato* não variaram significativamente ao longo da estação, tendência também demonstrada pelos dados referentes aos machos desta espécie. Ao longo dos meses de maior abundância populacional, as médias semanais dos machos apresentaram valores maiores do que os relativos às fêmeas (0,07 nos machos contra 0,06 nas fêmeas). Como ocorreu ao longo de todo o período de amostragem, os valores médios iniciais dos machos (por volta de 0,06) foram maiores do que os das fêmeas (ao redor de 0,0550). Mesmo assim, não há a indicação de dimorfismo sexual na espécie, do ponto de vista estatístico. Tampouco houve uma clara tendência à convergência entre os valores médios semanais de AV/AF entre os machos e as fêmeas de *H. erato*.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais, referentes à área relativa da barra amarela ventral do complexo mimético como um todo, aumentaram significativamente ao longo da estação ($b=0,0038$; $P<0,0001$; $n=14$). Esta tendência também caracterizou a curva dos c.v. de *H. erato* ($b=0,0044$; $P=0,0001$; $n=14$) e a dos machos desta espécie ($b=0,0070$; $P=0,0002$; $n=13$). As fêmeas de *H. erato* também apresentaram um certo aumento dos c.v. semanais ao longo da estação, embora tal tendência não tenha se revelado significativa do ponto de vista estatístico ($b=0,0024$; $P=0,0835$; $n=13$).

De março a maio, os c.v. semanais das fêmeas apresentaram uma clara tendência ao aumento, subindo de 5% até 17%. Em junho, entretanto, os coeficientes de variação semanais atingiram valores próximos a 12,5%. Já os machos desta espécie mantiveram um crescimento semanal quase que constante ao longo dos meses de março a junho, subindo de valores próximos a 7% para em torno de 12% em abril e maio, atingindo 17% no fim de maio e cerca de 25% em junho.

Apesar da ausência de tendências temporais significativas, no que se refere às médias semanais de todos os níveis de análise, houve associações significativas destas com os desvios padrões semanais (complexo mimético: $r_s=0,6911$; $P=0,0062$; $n=14$; *H. erato*: $r_s=0,8998$; $P<0,0001$; $n=14$; fêmeas de *H. erato*: $r_s=0,9373$; $P<0,0001$; $n=13$; machos de *H. erato*: $r_s=0,8167$; $P=0,0007$; $n=13$).

Em relação ao complexo mimético, há um quadro sugestivo de um aumento temporal da uniformidade, com as proporções semanais dos indivíduos médios ($b=0,0044$; $P=0,0085$; $n=14$) e extremos ($b=0,0079$; $P=0,0017$; $n=14$) aumentando significativamente com o passar do tempo. O oposto foi observado para os indivíduos desviantes, cujas proporções semanais decaíram de modo significativo ($b= -0,0069$; $P=0,0002$; $n=14$). O mesmo contexto pôde ser constatado quando a análise recai sobre *H. erato* (médios: $b=0,0032$; $P=0,0242$; $n=14$; desviantes: $b= -0,0059$; $P=0,0007$; $n=14$; extremos: $b=0,0087$; $P=0,0008$; $n=14$). Com relação às fêmeas de *H. erato*, os dados sugerem um crescimento temporal nas freqüências relativas dos indivíduos médios ($b=0,0076$; $P=0,0039$; $n=13$) e um decréscimo nas dos indivíduos desviantes ($b= -0,0087$; $P=0,0186$; $n=13$). As proporções semanais dos machos médios, ao contrário dos outros níveis de análise, apresentaram um decréscimo temporal significativo ($b= -0,0039$; $P=0,0120$; $n=13$), embora esta diminuição somente tenha levado os valores iniciais de 0,82 para 0,77. Ou seja, os padrões de variação temporal claramente indicam tendências distintas entre fêmeas e machos.

4.3.1.5. (VD – AD)/AF (Tabela 9, Figuras 20 e 21)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

Em relação aos valores médios semanais de (VD-AD)/AF, somente a espécie *H. erato* e as fêmeas desta apresentaram tendências temporais significativas, com as médias semanais aumentando com o transcorrer da estação ($b_1=0,0019$; $P=0,0220$; $n=13$ e $b=0,0019$; $P=0,0446$; $n=13$, respectivamente). A espécie *H. erato* exibiu médias semanais de (VD-AD)/AF ao redor de 0,08, no início da estação; já os valores médios relativos a *H. besckei* foram um pouco superiores, no início da estação, girando em volta de 0,09. As espécies mais abundantes do complexo mimético, em Rio das Pedras, apresentaram seus valores médios semanais dentro da mesma faixa de amplitude, com *H. besckei* variando 0,09 a 0,07 e *H. erato* atingindo valores de 0,07 a 0,10. Apesar das médias semanais das espécies participantes do anel mimético terem assumido valores dentro da mesma faixa de amplitude, pareceu haver uma certa divergência temporal entre as curvas respectivas.

Somente as fêmeas de *H. erato* apresentaram uma tendência temporal significativa ao longo da estação. No entanto, os machos também podem ser caracterizados através de um leve aumento ao longo das semanas, embora tal tendência não tenha se revelado significativa. Ambas as curvas são bastante semelhantes, não existindo diferenças significativas entre ambos os sexos ($b_2=0,0279$; $P=0,1205$; $n=13$). Os machos e as fêmeas de *H. erato* apresentaram valores médios semanais, no início do período de crescimento populacional, muito próximos, situando-se ao redor de 0,08, o que se repetiu ao longo de todo o período de amostragem, caracterizando uma variação paralela no tempo.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

O complexo mimético apresentou-se extremamente estável em relação aos coeficientes de variação semanais, que variaram ao redor de 20%. O mesmo padrão de variação temporal foi seguido pelos machos de *H. erato*. Já os c.v. semanais da espécie *H. erato* como um todo e das suas fêmeas diminuíram significativamente ao longo do período de amostragem ($b= -0,0013$; $P=0,0099$; $n=14$ e $b= -0,0019$; $P=0,0002$; $n=13$, respectivamente). Os c.v. semanais das fêmeas caíram de valores semanais próximos dos 40%, no início do período de crescimento populacional, para cerca de 20%, ao término da amostragem.

Em função do crescimento temporal significativo observado nas médias semanais referentes à espécie *H. erato* e às suas fêmeas, seus c.v. semanais mostrariam um declínio temporal significativo se os desvios padrões permanecessem constantes ao longo do período. A existência de uma concreta diminuição da variabilidade semanal deveria, em princípio, se refletir numa associação negativa entre as médias semanais crescentes e os desvios padrões; porém, tal correlação negativa não foi verificada para *H. erato* nem para as fêmeas desta espécie.

As proporções semanais dos indivíduos médios do anel mimético ($b=0,0038$; $P=0,0185$; $n=14$), de *H. erato* como um todo ($b=0,0040$; $P=0,0374$; $n=14$) e das fêmeas desta espécie ($b=0,0077$; $P=0,0026$; $n=13$) sofreram um significativo aumento no tempo. As proporções semanais dos indivíduos desviantes referentes a estes três níveis de análise mostraram um declínio temporal significativo (anel mimético: $b= -0,0063$; $P=0,0072$; $n=14$; *H. erato*: $b= -0,0066$; $P=0,0067$; $n=14$; fêmeas: $b= -0,0136$; $P=0,0001$; $n=13$). Já os machos de *H. erato* não apresentaram nenhuma tendência de modificação temporal das freqüências relativas

semanais dos diferentes tipos de indivíduos. As proporções semanais dos machos médios mantiveram-se em valores elevados na maior parte do tempo; além disso, é importante ressaltar a total ausência de machos extremos, ao longo de todas as semanas de amostragem.

Ao contrário das tendências verificadas nas fêmeas, as proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, entre os machos de *H. erato*, permaneceram mais ou menos estáveis ao longo da estação, ao redor de valores elevados (em torno de 0,75), só alcançados, entre as fêmeas, ao final do período de amostragem. A proporção semanal de fêmeas médias praticamente dobrou ao longo da estação.

4.3.1.6. (VV – AV)/AF (Tabela 10, Figuras 22 e 23)

a) Tendências temporais no valor médio

As médias semanais de (VV–AV)/AF, em Rio das Pedras, apresentaram-se estáveis ao longo da estação, assumindo valores em torno de 0,06. Esta descrição vale para todos os níveis de consideração. A espécie *H. erato* exibiu médias semanais ao redor de 0,05, no início da estação; já os valores médios relativos a *H. besckei* foram superiores, no início da estação, girando em volta de 0,075. As médias semanais de *H. besckei* apresentaram uma certa tendência ao declínio, com os valores iniciais em torno de 0,075 caindo até atingir valores próximos a 0,065. Como os valores médios semanais de *H. erato* mantiveram-se mais ou menos constantes ao longo da estação, este quadro pode ser descrito como a convergência, por parte de *H. besckei*, em direção a *H. erato*.

Bem no início do período de crescimento, ocorreram as diferenças mais aparentes entre as tendências temporais das médias semanais de ambos os sexos de *H. erato*. As médias semanais referentes às fêmeas giraram em torno de 0,065, enquanto as relativas aos machos, em torno de 0,04. As curvas dos valores semanais de ambos os sexos de *H. erato*, especialmente durante os meses de março, abril e maio, foram muito semelhantes, variando paralelamente no tempo.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais relativos ao complexo mimético mantiveram-se mais ou menos estáveis ao longo de toda a estação favorável, por

volta de 28%. Tal padrão de variação temporal também caracterizou a espécie *H. erato* como um todo.

Entretanto, a consideração por sexo revelou algumas diferenças aparentes, embora não significativas do ponto de vista estatístico. Durante os meses de maior densidade populacional (abril e maio), os c.v. semanais das fêmeas seguiram as mesmas tendências exibidas pelos machos, embora os valores para as primeiras tenham sido ligeiramente maiores. No início do período de crescimento populacional da espécie, os c.v. semanais das fêmeas assumiam valores próximos a 33%, atingindo cerca de 18% ao final deste período. Já os c.v. semanais dos machos subiram de cerca de 25% para 37%, ao longo da estação. Os valores iniciais das fêmeas, portanto, foram maiores que os respectivos valores ao final da estação, com o contrário ocorrendo em relação aos machos de *H. erato*, o que indica tendências temporais opostas entre os sexos. A inspeção visual do gráfico referente aos machos de *H. erato* reforça a tendência marginalmente significativa de crescimento indicada pela variação temporal dos c.v. semanais ($b=0,0033$; $P=0,0758$; $n=13$).

Em todos os níveis de consideração analisados, são evidentes as tendências temporais de aumento das frequências relativas semanais dos indivíduos médios e uma diminuição das proporções semanais dos indivíduos desviantes. No entanto, nem todas as tendências temporais revelaram-se estatisticamente significativas. Ao nível do complexo mimético, houve indicações de aumento da uniformidade fenotípica ao longo do período de amostragem, resultantes do significativo aumento das proporções semanais dos indivíduos médios ($b=0,0075$; $P=0,0247$; $n=14$) e da significativa diminuição das proporções referentes aos indivíduos desviantes ($b= -0,0104$; $P=0,0049$; $n=14$). Houve uma grande semelhança entre as curvas do anel mimético como um todo e as da espécie *H. erato*, com uma diminuição significativa das frequências relativas semanais dos indivíduos desviantes ($b= -0,0091$; $P=0,0099$; $n=14$) e um aparente aumento das proporções semanais dos indivíduos médios, embora este tenha sido marginalmente significativo ($b=0,0057$; $P=0,0682$; $n=14$).

As proporções semanais das fêmeas médias de *H. erato* também aumentaram significativamente ao longo do período de amostragem ($b=0,0109$; $P=0,0021$; $n=13$), com o inverso ocorrendo com as proporções das fêmeas desviantes ($b= -0,0109$; $P=0,0001$; $n=13$). Em relação aos machos de *H. erato*, pôde ser

observado um quadro de variação temporal similar ao verificado para a espécie como um todo, com as frequências relativas semanais dos indivíduos desviantes mostrando um significativo declínio no tempo ($b = -0,0141$; $P = 0,0013$; $n = 13$) e as frequências relativas dos machos médios aumentando ao longo da estação, embora este crescimento tenha sido somente marginalmente significativo ($b = 0,0084$; $P = 0,0685$; $n = 13$). Com exceção das fêmeas de *H. erato*, houve um crescimento temporal significativo das proporções semanais dos indivíduos extremos em todos os níveis de análise (anel mimético: $b = 0,0096$; $P = 0,0001$; $n = 14$; *H. erato*: $b = 0,0107$; $P < 0,0001$; $n = 14$; machos de *H. erato*: $b = 0,0152$; $P = 0,0001$; $n = 13$). Entre as fêmeas de *H. erato*, é nítida a tendência à diminuição da variação ao longo da estação, com a proporção de indivíduos médios subindo de 0,60 para 0,83. Nos machos, existem tendências semelhantes as das fêmeas, mas somente marginalmente significativas (no caso dos machos médios), em função da falta de regularidade na variação temporal das proporções semanais. Dentre os machos, as proporções semanais dos indivíduos médios subiram, ao longo da estação, de 0,36 para 0,76, enquanto as dos indivíduos desviantes caíram de 0,65 para 0,15.

4.3.1.7. CVD/CAF (Tabela 11, Figuras 24 e 25)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

Nenhuma das tendências temporais dos valores médios de CVD/CAF, em Rio das Pedras, revelou qualquer padrão de modificação significativo ao longo da estação. Tanto o complexo mimético quanto a espécie *H. erato* (ou as fêmeas ou os machos desta espécie) apresentaram uma incrível regularidade nas médias semanais desta variável, com os valores pouco se distanciando de 0,40. As médias semanais de *H. besckei* aparentemente convergiram em direção aos valores apresentados por *H. erato*. No início do período de crescimento populacional, as médias semanais da primeira situavam-se por volta de 0,47 e, ao longo das semanas, tais valores caíram para cerca de 0,42, bem próximo aos valores característicos da segunda espécie (0,40). As curvas dos valores semanais de ambos os sexos de *H. erato*, ao longo de todo o período, foram muito semelhantes, variando paralelamente no tempo.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Da mesma forma que para as médias semanais de CVD/CAF, os coeficientes de variação referentes ao complexo mimético apresentaram-se mais ou menos constantes ao longo das semanas. Seus valores iniciais situaram-se ao redor de 7% e, a partir do mês de março, estabilizaram-se em torno dos 10%. As únicas tendências temporais significativas, do ponto de vista estatístico, foram as relacionadas à espécie *H. erato* como um todo, a qual demonstrou um crescimento constante dos c.v. semanais ao longo da estação ($b=0,0013$; $P=0,0018$; $n=14$), subindo de 7% para 10%, com o mesmo acontecendo em relação aos machos desta espécie ($b=0,0015$; $P=0,0236$; $n=13$). As médias e os desvios padrões das fêmeas de *H. erato* apresentaram uma significativa correlação positiva ($r_s=0,8303$; $P=0,0004$; $n=13$). As curvas referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram poucas diferenças, apesar de somente a referente aos machos da espécie ter apresentado modificações direcionais significativas ao longo da estação.

Em todos os níveis de análise, houve a indicação de um certo aumento na variabilidade fenotípica, à medida que passaram as semanas. Esta sugestão é mais clara para as fêmeas de *H. erato*, cujas proporções semanais dos indivíduos médios decresceram de modo significativo ($b= -0,0061$; $P=0,0016$; $n=13$) e as dos indivíduos desviantes sofreram um aumento significativo ($b=0,0073$; $P=0,0155$; $n=13$). Nos demais níveis de análise, as proporções semanais dos indivíduos médios e desviantes mantiveram-se no mesmo patamar, ao longo da estação, ou apresentaram padrões de variação temporal não uniformes, mas com grande semelhança em termos de valores iniciais e finais. Houve um aumento significativo das freqüências relativas semanais dos indivíduos extremos do anel mimético ($b=0,0083$; $P=0,0014$; $n=14$), de *H. erato* ($b=0,0107$; $P<0,0001$; $n=14$) e dos machos desta espécie ($b=0,0107$; $P=0,0142$; $n=13$).

4.3.1.8. CVV/CAF (Tabela 12, Figuras 26 e 27)

a) Tendências de variações temporais no valor médio

A tendência temporal referente aos valores médios de CVV/CAF do anel mimético, em Rio das Pedras, não se mostrou significativa, com as médias

semanais situando-se ao redor de 0,41 ao longo do período de amostragem. Os valores médios semanais referentes aos demais níveis de análise também não sofreram modificações temporais significativas, embora em todos os casos, as médias semanais tenham assumido valores próximos de 0,40, menores que os referentes aos do complexo mimético como um todo. Em relação às espécies mais comuns nesta localidade, os valores médios semanais, ao início da estação, foram bem diferentes: *H. erato* apresentou médias semanais em torno de 0,39, ao passo que *H. besckei* apresentou médias semanais em torno de 0,51. As médias semanais de *H. erato* mantiveram-se constantes ao longo da estação, ao redor de 0,40. *H. besckei*, no entanto, apresentou valores bem maiores, ao redor de 0,50, com um leve declínio com o passar das semanas. Há, de fato, uma tendência aparente de declínio das médias semanais de *H. besckei*, em direção aos valores observados em *H. erato*. No entanto, ao final da estação, os valores médios de CVV/CAF (0,48) ainda se encontravam bem acima daqueles verificados em *H. erato*. As curvas dos valores semanais de ambos os sexos de *H. erato*, ao longo de todo o período, foram muito semelhantes, variando paralelamente no tempo.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Em relação ao complexo mimético, os coeficientes de variação semanais não apresentaram modificações temporais significativas, do ponto de vista estatístico. No início da estação, os c.v. semanais situavam-se em torno dos 13% e, ao seu final, assumiram valores próximos dos 14%. Durante as semanas de maior densidade populacional, os c.v. semanais declinaram constantemente até cerca de 11%. Se o foco de análise for transferido para a espécie *H. erato*, pode-se constatar que os c.v. semanais apresentaram um aumento significativo no tempo ($b=0,0028$; $P=0,0003$; $n=14$), o que aconteceu tanto com relação às fêmeas ($b=0,0030$; $P=0,0026$; $n=13$), quanto com relação aos machos desta espécie ($b=0,0030$; $P=0,0001$; $n=13$). Os c.v. semanais cresceram de cerca de 7%, no início do período de crescimento populacional, até próximos de 12%. As curvas referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram poucas diferenças.

As médias e os desvios padrões semanais apresentaram-se significativa e positivamente correlacionadas ao nível do complexo mimético ($r_s=0,6726$;

$P=0,0084$; $n=14$), de *H. erato* ($r_s=0,7472$; $P=0,0021$; $n=14$) e das fêmeas desta espécie ($r_s=0,9832$; $P<0,0001$; $n=13$).

Com exceção da curva referente às proporções semanais das fêmeas médias, cuja inclinação decrescente é sugestiva porém não estatisticamente significativa, todas as demais curvas relacionadas às frequências relativas dos indivíduos médios apresentaram tendências temporais significativamente decrescentes (complexo mimético: $b= -0,0066$; $P=0,0031$; $n=14$; *H. erato*: $b= -0,0092$; $P=0,0025$; $n=14$; machos de *H. erato*: $b= -0,0116$; $P<0,0001$; $n=13$). As inclinações das curvas referentes às proporções semanais dos indivíduos desviantes do anel mimético, de *H. erato* e dos machos desta espécie revelaram um aumento significativo com o passar da estação ($b=0,0081$; $P=0,0051$; $n=14$; $b=0,0089$; $P=0,0039$; $n=14$ e $b=0,0116$; $P<0,0001$; $n=13$, respectivamente). Embora a curva referente às proporções semanais das fêmeas desviantes de *H. erato* não tenha apresentado um padrão de variação temporal significativo, houve a sugestão de um certo crescimento ao longo da estação. Nenhuma das curvas referentes às proporções semanais dos indivíduos extremos apresentou qualquer tendência temporal significativa, sendo que, dentre os machos de *H. erato*, nem mesmo houve indivíduos com fenótipos extremos ao longo de todo o período de amostragem.

As formas das curvas referentes às proporções semanais dos indivíduos médios e desviantes diferem entre as fêmeas e os machos de *H. erato*. Mesmo assim, há a sugestão de tendências temporais compartilhadas entre ambos os sexos. As proporções semanais das fêmeas médias iniciaram a estação com valores 1,00 e terminaram próximas a 0,72; enquanto isso, os machos apresentaram proporções semanais iniciais ao redor de 0,82 e finais em torno de 0,50. Com relação aos indivíduos desviantes, nas fêmeas de *H. erato* suas proporções semanais subiram de 0,00 para 0,30 e, nos machos, de 0,18 para 0,50, durante o período de amostragem.

4.3.1.9. LAD/CAF (Tabela 13, Figuras 28 e 29)

a) Tendências de variação temporal do valor médio

Houve uma diminuição significativa dos valores médios semanais de LAD/CAF referentes ao complexo mimético presente em Rio das Pedras ($b= -0,0008$;

$P=0,0197$; $n=14$), que caíram de 0,09 para cerca de 0,08 ao longo do período de amostragem. Tal tendência temporal também é observada nos machos de *H. erato* ($b = -0,0014$; $P=0,0120$; $n=13$). Ao longo da maior parte da estação, as médias semanais referentes aos machos de *H. erato* foram superiores às das fêmeas da espécie ($b_2=0,0341$; $P=0,0110$; $n=13$). Além disso, ambos os sexos de *H. erato* apresentaram tendências distintas em diferentes momentos do período de amostragem ($b_3 = -0,0016$; $P=0,0423$; $n=13$).

Os valores médios iniciais das espécies *H. erato* e *H. besckei* foram muito semelhantes, situados em torno de 0,08. Houve uma variação temporal conjunta das espécies mais frequentes em Rio das Pedras. Em *H. erato*, as médias semanais decaíram de 0,08 para 0,07, enquanto em *H. besckei*, houve um decréscimo de 0,08 para 0,075.

As médias semanais iniciais dos machos de *H. erato* apresentaram valores por volta de 0,08, enquanto as médias iniciais referentes às fêmeas desta espécie foram mais ou menos 0,07. Pareceu haver um leve aumento ($b=0,6922$; $P=0,3146$; $n=13$), embora não estatisticamente significativo, nas médias semanais das fêmeas de *H. erato*, que iniciaram com valores próximos a 0,07 e chegaram ao final da estação com valores ao redor de 0,075. Os machos desta espécie, cujas médias semanais iniciais assumiram valores ao redor 0,08, apresentaram uma diminuição significativa das mesmas ao longo da estação, cujos valores chegaram até cerca de 0,07. É importante ressaltar que, ao final da estação, os valores médios de LAD/CAF foram muito semelhantes, quando são considerados os machos e as fêmeas de *H. erato*. Ou seja, as tendências temporais opostas, de ambos os sexos de *H. erato*, sugerem uma certa convergência temporal. Ao longo de todo o período de crescimento populacional, as médias semanais dos machos foram superiores às das fêmeas, denotando a existência de dimorfismo sexual. Mesmo assim, os valores médios semanais de ambos os sexos situaram-se dentro da mesma faixa de amplitude.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais do anel mimético foram extremamente uniformes ao longo de todo o período de amostragem, situando-se por volta de 16%. Este mesmo padrão de variação temporal dos c.v. semanais foi observado para *H. erato* e para os machos desta espécie. Os c.v. semanais das fêmeas,

entretanto, sofreram um aumento significativo ao longo da estação ($b=0,0021$; $P=0,0017$; $n=13$), subindo dos 12% para os 17%. As curvas referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram poucas diferenças durante as semanas de pico populacional, com os valores referentes aos machos sendo cerca de 2% maiores que os relativos às fêmeas. As principais diferenças entre as curvas de ambos os sexos estão localizadas nas duas semanas iniciais e nas duas últimas, o que dá às fêmeas uma inclinação crescente.

As médias e os desvios padrões semanais referentes às fêmeas de *H. erato* encontraram-se significativamente associados ($r_s=0,8303$; $P=0,0004$; $n=13$).

No geral, as frequências relativas semanais dos indivíduos médios aumentaram, ao longo da estação, de forma significativa, para o complexo mimético ($b=0,0048$; $P=0,0003$; $n=14$), para *H. erato* ($b=0,0034$; $P=0,0016$; $n=14$) e para os machos desta espécie ($b=0,0082$; $P=0,0016$; $n=13$). Ao contrário, as frequências relativas semanais das fêmeas médias de *H. erato* decresceram, de modo significativo, com o tempo ($b= -0,0043$; $P=0,0035$; $n=13$). Em relação às proporções semanais dos indivíduos desviantes, houve um decréscimo significativo para o complexo mimético ($b= -0,0060$; $P<0,0001$; $n=14$), para *H. erato* ($b= -0,0048$; $P<0,0001$; $n=14$) e para os machos desta espécie ($b= -0,0108$; $P<0,0001$; $n=13$). Já as proporções semanais das fêmeas desviantes de *H. erato* aumentaram significativamente ao longo da estação ($b=0,0048$; $P=0,0019$; $n=13$). Nenhuma das curvas referentes às frequências relativas semanais dos indivíduos extremos apresentou qualquer tendência significativa de variação temporal.

As tendências temporais observadas nas fêmeas de *H. erato*, no geral, podem ser consideradas contrárias as dos machos desta espécie. Nas fêmeas, a variabilidade semanal tendeu a aumentar ao longo da estação, enquanto nos machos a mesma tendeu a diminuir.

4.3.1.10. LAV/CAF (Tabela 14, Figuras 30 e 31)

a) Tendências de variação temporal dos valores médios

Houve uma estabilidade temporal dos valores médios semanais de LAV/CAF referentes ao anel mimético presente em Rio das Pedras, cujas médias semanais mantiveram-se próximas a 0,07. As médias semanais relativas à espécie *H. erato*

também se mantiveram constantes ao longo de todo o período, por volta de 0,065. Ambos os sexos desta espécie apresentaram padrões opostos de variação, com as médias semanais das fêmeas apresentando um aumento temporal marginalmente significativo ($b=0,0008$; $P=0,0598$; $n=13$) e as dos machos, uma diminuição também marginalmente significativa ($b= -0,0011$; $P=0,0637$; $n=13$).

Os valores médios iniciais das espécies mais freqüentes deste anel mimético, em Rio das Pedras, foram bem distintos: as médias semanais de *H. erato* ficaram em torno de 0,06 e as *H. besckei*, ao redor de 0,08. As médias semanais desta última sofreram uma clara diminuição ao longo da estação, decaindo de 0,08 para cerca de 0,065, enquanto que os valores médios semanais de *H. erato* mantiveram-se constantes neste último patamar. Ou seja, houve uma clara convergência temporal dos valores médios semanais de *H. besckei* em direção aos valores encontrados em *H. erato*.

As médias semanais, durante o início do período de crescimento populacional, das fêmeas de *H. erato* foram de mais ou menos 0,055, enquanto as dos machos foram próximas a 0,08. As tendências temporais de ambos os sexos de *H. erato* são diametralmente opostas, já que as médias semanais das fêmeas aumentaram ao longo da estação, partindo de valores próximos a 0,055 e chegando até 0,065, ao final do período de amostragem, enquanto as médias semanais dos machos decresceram ao longo da estação, partindo de valores próximos a 0,08 e chegando à casa dos 0,055. É importante salientar que, durante todas as semanas de amostragem, as médias de LAV/CAF dos machos foram superiores às observadas nas fêmeas, caracterizando um claro dimorfismo sexual relacionado a este elemento do padrão de coloração ($b_2=0,0476$; $P=0,0001$; $n=13$). Houve uma interação significativa entre as variáveis sexo e tempo ($b_3= -0,0019$; $P=0,0107$; $n=13$). Apesar dos valores médios dos machos de *H. erato* terem sido, sempre, superiores aos das fêmeas desta espécie, pode-se facilmente observar uma clara convergência entre as médias semanais de ambos os sexos.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais do complexo mimético apresentaram um constante e significativo declínio ao longo do período de amostragem ($b= -0,0026$; $P<0,0001$; $n=14$), caindo de 20%, no início da estação, para cerca de 13%, ao seu final. Tal inclinação negativa dos c.v. semanais também foi observada em *H. erato*

($b = -0,0028$; $P=0,0001$; $n=14$) e nas fêmeas desta espécie ($b = -0,0039$; $P=0,0002$; $n=13$). O declínio temporal destas últimas não pareceu ser resultante do aumento constante dos seus valores médios semanais, já que estes apresentaram-se inversamente correlacionados aos desvios padrões semanais, à margem do nível de significância ($r_s = -0,5340$; $P=0,0602$; $n=13$). Os c.v. semanais das fêmeas de *H. erato*, ao longo da estação, caíram de 14% para 7%. Os c.v. semanais dos machos desta espécie, que não apresentaram modificações significativas ao longo do período, caíram de 17% para 14% nas três primeiras semanas de amostragem, cresceram durante as nove semanas subsequentes até alcançar cerca de 22% e, por fim, estacionaram em 16% nas duas últimas semanas. É importante ressaltar que, durante todo o período de crescimento populacional (com exceção de uma única semana), os c.v. semanais da fêmeas foi inferior aos dos machos.

Os padrões de variação temporal das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, tanto no complexo mimético como um todo quanto na espécie *H. erato*, foram muito semelhantes. As proporções semanais dos indivíduos médios mantiveram-se constantes, por volta de 0,60, e as dos desviantes, ao redor de 0,25. Com relação a ambos os sexos de *H. erato*, as frequências relativas semanais dos indivíduos médios e desviantes apresentaram tendências opostas. As proporções semanais das fêmeas médias aumentaram significativamente no tempo ($b=0,0087$; $P=0,0003$; $n=13$), enquanto as dos machos diminuíram significativamente ao longo da estação ($b = -0,0081$; $P=0,0003$; $n=13$). Em relação às proporções semanais dos indivíduos desviantes, houve um decréscimo significativo entre as fêmeas ($b = -0,0087$; $P=0,0003$; $n=13$) e um aumento significativo entre os machos ($b=0,0066$; $P=0,0040$; $n=13$).

4.3.1.11. DVAD/CAF (Tabela 15, Figuras 32 e 33)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

O complexo mimético, em Rio das Pedras, não apresentou qualquer tendência significativa no que se refere à variação temporal nas médias semanais de DVAD/CAF, com os valores situando-se ao redor de 0,19. Porém, considerando-se a espécie *H. erato*, pôde-se verificar que as médias semanais sofreram uma

diminuição significativa no tempo ($b_1 = -0,0028$; $P = 0,0004$; $n = 13$), com seus valores caindo de 0,20 para 0,18. Tendência similar pôde ser verificada no tocante às fêmeas de *H. erato* ($b = -0,0002$; $P = 0,0002$; $n = 13$), com seus valores iniciais em torno de 0,19 caindo até alcançarem cerca de 0,16. Já nos machos desta espécie, pôde-se observar um significativo aumento ao longo da estação ($b = 0,0021$; $P = 0,0005$; $n = 13$), com os valores subindo de 0,19 para 0,22.

Houve uma grande diferença inicial entre os valores médios semanais de *H. erato* e *H. besckei*, com a primeira apresentando médias semanais por volta de 0,19 e a segunda, em torno de 0,15. Houve uma clara convergência entre as médias semanais das espécies mais abundantes neste anel mimético, resultante do aumento observado na espécie *H. besckei*, cujos valores iniciais foram de 0,15 e alcançaram, ao final da estação, cerca de 0,20.

Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram valores médios semanais iniciais em torno de 0,19. As variações temporais das médias semanais de ambos os sexos mostraram-se completamente opostas, em clara divergência, com os valores referentes às fêmeas de *H. erato* diminuindo significativamente ao longo do período e os relativos aos machos aumentando de forma significativa no tempo. Apesar dos valores observados nos machos terem sido superiores aos das fêmeas, durante a maior parte do período de amostragem, a diferença estatisticamente significativa existente entre os sexos de *H. erato* ($b_2 = -0,0526$; $P = 0,0027$; $n = 13$) aponta o contrário. Ambos os sexos desta espécie, ainda, apresentaram padrões de variação heterogêneos ao longo da estação ($b_3 = 0,0049$; $P < 0,0001$; $n = 13$).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação do anel mimético, bem como os da espécie *H. erato*, aumentaram significativamente ao longo da estação ($b = 0,0015$; $P = 0,0012$; $n = 14$ e $b = 0,0038$; $P < 0,0001$; $n = 14$, respectivamente). Os c.v. semanais referentes ao complexo mimético variaram entre 13% e 14%, enquanto que o crescimento temporal observado em *H. erato* foi bem mais pronunciado, com os valores iniciando em torno de 12% e alcançando cerca de 17%. Ambos os sexos de *H. erato* não exibiram modificações temporais direcionais estatisticamente significativas, com seus padrões temporais de variação sendo paralelos. As formas das curvas referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* foram

muito semelhantes; entretanto, com exceção de uma única semana, os c.v. dos machos foram sempre superiores aos das fêmeas em cerca de 6%.

Somente três das curvas referentes às freqüências relativas semanais demonstraram uma tendência clara de variação temporal: os indivíduos extremos de *H. erato* aumentaram significativamente suas proporções semanais ($b=0,0119$; $P<0,0001$; $n=14$), bem como as fêmeas extremas desta espécie ($b=0,0167$; $P<0,0001$; $n=13$), enquanto as proporções semanais das fêmeas médias de *H. erato* decresceram significativamente no tempo ($b= -0,0057$; $P=0,0287$; $n=13$). As proporções semanais dos indivíduos médios e desviantes do complexo mimético e da espécie *H. erato* mantiveram-se estáveis, ao longo da estação, ao redor de 0,70 e 0,20, respectivamente. Com relação aos machos desta espécie, observou-se a ausência de um padrão regular de variação temporal, o que resultou numa tendência não estatisticamente significativa. Os padrões de variação temporal das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos diferiram diametralmente entre as fêmeas e os machos de *H. erato*. As fêmeas médias iniciaram a estação com freqüências próximas a 0,60, que logo se elevaram até 0,80, no início de abril, para caírem regularmente até atingirem 0,50, enquanto que os machos médios apresentaram freqüências iniciais de 1,00, que decresceram até atingirem, no início de abril, 0,63 e, após, voltaram a crescer até alcançarem cerca de 0,86. As freqüências iniciais das fêmeas desviantes foram de 0,40, que logo decaíram até atingirem 0,20, no início de abril, para depois se elevarem até cerca de 0,35, ao passo que as freqüências dos machos desviantes iniciaram em 0,00, subiram até cerca de 0,38, no início de abril e, após, diminuíram gradualmente até mais ou menos 0,15. As fêmeas extremas apresentaram um tendência crescente de suas freqüências relativas semanais, de 0,00 a 0,18.

4.3.1.12. DVAV/CAF (Tabela 16, Figuras 34 e 35)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios de DVAV/CAF, em Rio das Pedras, sofreram tendências muito parecidas, no que se refere ao complexo mimético, à *H. erato* e a ambos os sexos desta espécie, nos quais as médias se elevaram de 0,17 até 0,19, ao longo das semanas de amostragem. No entanto, somente o complexo mimético como um todo ($b=0,0019$; $P=0,0135$; $n=14$) e os machos de *H. erato* ($b=0,0031$; $P=0,0286$;

n=13) apresentaram uma tendência de modificação temporal significativa, com os valores médios semanais crescendo de 0,17 a 0,20, no anel mimético, e de 0,16 a 0,20, nos machos de *H. erato*.

Os valores médios iniciais de *H. erato* e *H. besckei* foram os mesmos. Os valores médios semanais referentes à espécie *H. erato* variaram, ao longo da estação, entre 0,17 e 0,20, enquanto os relativos à *H. besckei* situaram-se em torno de 0,20. Os valores médios semanais destas espécies variaram dentro da mesma faixa de amplitude, com as médias semanais de *H. erato* só alcançando os valores observados em *H. besckei*, ao final da estação, o que provavelmente possa caracterizar um contexto de convergência temporal.

Com o exceção das semanas iniciais, houve uma variação temporal paralela entre as fêmeas e os machos de *H. erato*. Apesar de somente os machos de *H. erato* terem apresentado uma tendência temporal significativa, a curva referente às fêmeas desta espécie apresentou variações temporais semelhantes. Da mesma forma que nos machos, as médias semanais das fêmeas cresceram a partir do fim de março em diante, com seus valores, ao final da estação, sendo praticamente iguais aos apresentados pelos machos, em torno de 0,20. A única diferença importante entre as tendências temporais de ambos os sexos encontrou-se no início do período de crescimento populacional, no qual as médias semanais das fêmeas atingiram cerca de 0,22 e as dos machos, 0,17. Os valores médios iniciais das fêmeas caíram até atingir, no fim de março, 0,18 e, a partir daí, entraram em ascensão até o final da estação.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais referentes ao complexo mimético apresentaram uma tendência temporal significativa à diminuição ($b = -0,0044$; $P = 0,0027$; $n = 14$), caindo de 22%, no início da estação, para 12%, nas últimas semanas. O padrão de variação temporal dos c.v. semanais referentes à espécie *H. erato* foi muito semelhante ao observado no anel mimético como um todo ($b = -0,0040$; $P = 0,0049$; $n = 14$), com os valores iniciais de 25% caindo até 13%. Os c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* também diminuíram significativamente ao longo da estação ($b = -0,0014$; $P = 0,0323$; $n = 13$), variando entre 15% e 20%. A curva referente aos c.v. semanais dos machos desta espécie apresentou uma

inclinação negativa estatisticamente significativa ($b = -0,0079$; $P < 0,0001$; $n = 13$), com seus valores iniciais caindo de 30% para 13%.

Todos as médias semanais referentes aos diferentes níveis de análise apresentaram uma associação significativa com os respectivos desvios padrões semanais (complexo mimético: $r_s = -0,9755$; $P < 0,0001$; $n = 14$; *H. erato*: $r_s = -0,9732$; $P < 0,0001$; $n = 14$; fêmeas de *H. erato*: $r_s = -0,9608$; $P < 0,0001$; $n = 13$; machos de *H. erato*: $r_s = -0,9056$; $P = 0,0002$; $n = 13$). Tais correlações foram negativas, o que reforça a sugestão de um crescimento temporal das médias concomitante a um certo declínio da variabilidade fenotípica.

Em ambos os sexos de *H. erato*, os c.v. semanais iniciais foram maiores que os finais, sendo estes últimos de 15% para as fêmeas e de 13% para os machos. Nas fêmeas, os c.v. apresentaram valores iniciais em torno de 20%, enquanto nos machos estes mesmos valores giraram ao redor de 30%. O quadro aponta para uma convergência temporal do nível de variação semanal.

Em relação às frequências relativas dos indivíduos médios, no que se refere ao complexo mimético, à *H. erato* e aos machos desta espécie, houve uma certa estabilidade, ao longo da estação, em torno de 0,70 para o primeiro, 0,65 para a segunda e 0,60 para os últimos. As proporções semanais das fêmeas médias decresceram significativamente ao longo da estação ($b = -0,0077$; $P = 0,0001$; $n = 13$), de 0,80 para 0,55. O mesmo quadro pode ser descrito para as proporções semanais dos indivíduos desviantes, que se mantiveram constantes em torno de 0,25 no complexo mimético, por volta de 0,30 em *H. erato* e ao redor de 0,35 nos machos desta espécie, se bem que nestes últimos pôde ser observada uma tendência direcional de modificação temporal apontando para o crescimento das proporções semanais ($b = 0,0072$; $P = 0,0406$; $n = 13$). As frequências relativas semanais das fêmeas desviantes de *H. erato* também apresentaram um significativo crescimento no tempo ($b = 0,0077$; $P = 0,0001$; $n = 13$), de 0,20 a 0,45. As proporções semanais dos indivíduos extremos sofreram um declínio significativo somente nos machos de *H. erato* ($b = -0,0142$; $P = 0,0009$; $n = 13$).

As frequências relativas semanais das fêmeas médias de *H. erato* diminuíram ao longo da estação, enquanto as dos machos mantiveram-se mais ou menos constantes. As proporções semanais das fêmeas desviantes aumentaram ao longo do período, com o mesmo ocorrendo com as dos machos. Não foram observadas fêmeas extremas ao longo da estação, enquanto que as proporções semanais dos

machos extremos declinaram de forma significativa, durante o período de amostragem, caindo de 0,18 para 0,00.

4.3.1.13. PD (Tabela 17, Figuras 36 e 37)

a) Tendências de variação temporal os valores médios

Os valores médios da proporção de pigmentação escura na face dorsal das asas, em Rio das Pedras, sofreram tendências muito parecidas, no que se refere ao complexo mimético, à *H. erato* e a ambos os sexos desta espécie, nos quais as médias ficaram entre 0,81 e 0,77 ao longo das semanas de amostragem. Todas estas tendências apresentaram um componente significativo de variação temporal, havendo uma diminuição dos seus valores médios com o passar do tempo (complexo mimético: $b = -0,0010$; $P = 0,0176$; $n = 14$; *H. erato*: $b_1 = -0,0026$; $P = 0,0001$; $n = 13$; fêmeas de *H. erato*: $b = -0,0026$; $P = 0,0003$; $n = 13$; machos de *H. erato*: $b = -0,0010$; $P = 0,0538$; $n = 13$).

As médias semanais de *H. erato*, no início da estação, foram de 0,80, enquanto as de *H. besckei* assumiram valores próximos a 0,76. As médias semanais de *H. erato* apresentaram uma diminuição, no tempo, de 0,80 a 0,78. Já as médias semanais de *H. besckei* apresentaram um aumento, ao longo da estação, de 0,76 a 0,79, o que constituiu uma clara convergência temporal entre as médias semanais.

Como observado para o restante das semanas de amostragem, os valores médios iniciais dos machos de *H. erato* foram menores do que os das fêmeas desta espécie: 0,79 contra 0,80. Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram um declínio significativo dos seus valores médios semanais, havendo uma variação temporal paralela entre eles. Ao longo de toda a estação, os valores médios semanais dos machos desta espécie foram menores que os das fêmeas ($b_2 = -0,0427$; $P = 0,0030$; $n = 13$), apontando para a existência de mais um dimorfismo sexual em *H. erato*.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais de PD, em Rio das Pedras, mantiveram-se mais ou menos estáveis ao redor de 2,5%, no que se refere ao complexo mimético, à espécie *H. erato* e a ambos os sexos desta. No entanto, em função de valores finais mais altos (em torno de 3,5%), houve uma tendência temporal significativa

de aumento dos c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* ($b=0,0012$; $P=0,0037$; $n=13$) e, conseqüentemente, dos c.v. semanais da espécie em sua totalidade ($b=0,0004$; $P=0,0450$; $n=14$). Como a fórmula de cálculo dos coeficientes de variação tem as médias semanais como denominador, e estas declinaram ao longo da estação, os c.v. semanais poderiam apresentar valores em crescimento mesmo no caso de estabilidade dos desvios padrões. Tal pode ser o caso no que diz respeito à espécie *H. erato*, cujos desvios padrões não apresentaram uma associação significativa com as médias semanais. Tal aumento da variabilidade, provavelmente, pode ter como causa o dimorfismo sexual detectado na espécie. Já o aumento da variabilidade fenotípica sugerido pelos c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* pareceram refletir, de fato, a existência de eventos concretos. Isto porque os desvios padrões, ao contrário das médias semanais, aumentaram significativamente, ao longo da estação ($r_s = -0,5963$; $P=0,0315$; $n=13$). Ao nível do complexo mimético, existiu uma clara sugestão de diminuição temporal da variabilidade, não refletida pelos c.v. semanais, mas indicada pela associação significativa entre as suas médias e seus desvios padrões semanais ($r_s=0,7597$; $P=0,0016$; $n=14$). As tendências temporais referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* foram muito semelhantes, diferindo somente nas semanas finais do período de amostragem.

Cada um dos níveis de análise apresentou conjuntos únicos de tendências temporais das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. No complexo mimético, as proporções semanais dos indivíduos médios e extremos sofreram um aumento significativo ao longo da estação ($b=0,0069$; $P<0,0001$; $n=14$ e $b=0,0097$; $P=0,0002$; $n=14$, respectivamente), enquanto diminuíram significativamente as proporções dos indivíduos desviantes ($b= -0,0098$; $P<0,0001$; $n=14$). Em *H. erato*, houve um aumento temporal verificado nas freqüências relativas semanais dos indivíduos extremos ($b=0,0109$; $P=0,0001$; $n=14$) e uma significativa diminuição nas dos indivíduos desviantes ($b= -0,0048$; $P=0,0298$; $n=14$). Nas fêmeas de *H. erato*, da mesma forma que no complexo mimético como um todo, foi observado um crescimento significativo das freqüências relativas semanais dos indivíduos médios e extremos ($b=0,0104$; $P=0,0005$; $n=13$ e $b=0,0180$; $P<0,0001$; $n=13$), bem como uma diminuição significativa nas dos desviantes ($b= -0,0183$; $P<0,0001$; $n=13$). De modo contrário às fêmeas, os machos desta espécie apresentaram um declínio significativo nas proporções semanais dos indivíduos médios ($b= -0,0151$; $P=0,0014$; $n=13$) e um

crescimento significativo das proporções semanais dos indivíduos desviantes ($b=0,0160$; $P=0,0006$; $n=13$). As fêmeas de *H. erato* diferiram do anel mimético em sua totalidade por terem apresentado tendências de modificação temporal mais acentuadas: as proporções semanais dos indivíduos médios do complexo mimético cresceram de mais ou menos 0,60 para 0,78, ao longo da estação de amostragem, enquanto que nas fêmeas de *H. erato*, os valores iniciais foram de mais ou menos 0,40 e subiram até atingir cerca de 0,65; e os indivíduos desviantes tiveram suas proporções semanais decaindo de mais ou menos 0,40 para 0,18, ao nível do anel mimético, e de mais ou menos 0,60 para 0,18, dentre as fêmeas de *H. erato*. Com relação às variações temporais observadas nas proporções semanais dos indivíduos médios e desviantes de ambos os sexos de *H. erato*, pode-se afirmar, além do fato das fêmeas terem apresentado tendências completamente opostas às exibidas pelos machos, que as frequências relativas semanais, tanto dos indivíduos médios quanto dos desviantes, convergiram para um ponto mais ou menos em comum em relação a ambos os sexos.

4.3.1.14. PV (Tabela 18, Figuras 38 e 39)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios de PV, em Rio das Pedras, com relação ao complexo mimético, mantiveram-se constantes, através da maior parte do período de amostragem, ao redor de 0,80. As médias semanais referentes a *H. erato* também não apresentaram qualquer tendência significativa de variação temporal, situando-se, ao longo da estação, por volta de 0,81. Nenhum dos sexos de *H. erato* apresentaram uma tendência temporal significativa, com as médias semanais ficando em torno de 0,82 para as fêmeas e 0,80 para os machos. As médias semanais de *H. erato*, no início da estação, foram de 0,80, enquanto as de *H. besckei* assumiram valores próximos a 0,78. As médias semanais desta última se elevaram ao longo do período de amostragem, partindo de 0,78 e atingindo 0,80, e, conseqüentemente, aproximando-se dos valores observados em *H. erato*.

Como observado para o restante das semanas de amostragem, os valores médios iniciais dos machos de *H. erato* foram menores do que os das fêmeas desta espécie: 0,80 contra 0,82. As médias semanais de ambos os sexos de *H. erato*

mantiveram-se constantes ao longo da estação, havendo uma variação temporal paralela entre os mesmos.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais de PV, em Rio das Pedras, mantiveram-se mais ou menos estáveis ao redor de 2,5%, no que se refere ao complexo mimético, à *H. erato* e aos machos desta espécie. Os c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* sofreram um aumento significativo, ao longo da estação, de 2% para 2,5% ($b=0,0011$; $P=0,0010$; $n=13$). Mesmo assim, as tendências temporais referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* foram muito semelhantes. Os valores, ao final da estação, foram realmente muito próximos. Durante a primeira metade do período de amostragem, entretanto, os c.v. semanais referentes às fêmeas foram menores do que os dos machos, ficando esta diferença em torno de 1%. Houve associações significativas entre as médias e os desvios padrões semanais referentes à *H. erato* ($r_s = -0,6401$; $P=0,0137$; $n=14$) e aos machos desta espécie ($r_s = -0,6556$; $P=0,0150$; $n=13$).

As proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos do complexo mimético e da espécie *H. erato* não apresentaram uma tendência temporal significativa no tempo, o que vale também para os machos desta espécie. As únicas tendências temporais significativas se referiram à diminuição observada nas fêmeas médias de *H. erato* ($b = -0,0102$; $P=0,0005$; $n=13$) e ao aumento das desviantes ($b=0,0097$; $P=0,0070$; $n=13$). Apesar da ausência de tendências temporais estatisticamente significativas, as proporções semanais dos machos médios comportaram-se de modo oposto ao observado nas fêmeas da espécie, apresentando um aparente crescimento temporal ($b=0,0053$; $P=0,0719$; $n=13$). As curvas referentes às freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos, em relação aos machos, são bastante irregulares. As proporções semanais dos machos médios elevaram-se, ao longo da estação, de 0,5 para 0,75, enquanto as dos desviantes decaíram de 0,5 para 0,25. O contrário aconteceu com relação às fêmeas desta espécie, nas quais as proporções semanais de indivíduos médios declinaram de modo significativo, de cerca de 0,80 para 0,56, ao longo do período de amostragem, e as freqüências semanais dos desviantes elevaram-se, também de modo significativo, de 0,20 para cerca de 0,42.

Tabela 5 – Análise de regressão, considerando-se a variável **VD/AF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,3795 + 0,0007$ semanas	0,0501	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3468 + 0,0022$ semanas + $0,0353$ sexo – $0,0014$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0002$ $b_2 \rightarrow 0,0076$ $b_3 \rightarrow 0,0813$	+
		Fêmeas	$y = 0,3468 + 0,0022$ semanas	0,0017	+
		Machos	$y = 0,3821 + 0,0008$ semanas	0,0570	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3510 - 0,0008$ semanas	0,0541	–
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3424 - 0,0003$ semanas	0,4367	
		Fêmeas	$y = 0,3692 + 0,0002$ semanas	0,7648	
		Machos	$y = 0,3069 - 0,0005$ semanas	0,2827	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,8324$	0,0002	–
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,2195$	0,4508	
		Fêmeas	$r_s = 0,4454$	0,1272	
		Machos	$r_s = -0,2333$	0,4430	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9300 + 0,0013$ semanas	0,5292	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6556 - 0,0059$ semanas	0,0192	–
			Extremos $\rightarrow y = -0,0139 + 0,0127$ semanas	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0230 - 0,0025$ semanas	0,0924	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5757 - 0,0032$ semanas	0,0604	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0253 + 0,0139$ semanas	0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,6974 + 0,0107$ semanas	0,0002	+
			Desviantes $\rightarrow y = 1,0418 - 0,0324$ semanas	< 0,0001	–
Extremos $\rightarrow y = -0,0933 + 0,0229$ semanas			< 0,0001	+	
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,2293 - 0,0105$ semanas	< 0,0001	–	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,3159 + 0,0105$ semanas	0,0003	+	
		Extremos $\rightarrow y = 0,1344 - 0,0009$ semanas	0,8147		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,4052 - 0,0009$ semanas	0,0128	–
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4132 - 0,0019$ semanas – $0,0333$ sexo + $0,0023$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0020$ $b_2 \rightarrow 0,0271$ $b_3 \rightarrow 0,0035$	–
		Fêmeas	$y = 0,4144 - 0,0019$ semanas	0,0061	–
		Machos	$y = 0,3750 + 0,0007$ semanas	0,1046	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4176 - 0,0024$ semanas	0,0154	–
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4223 - 0,0023$ semanas	0,0149	–
		Fêmeas	$y = 0,2805 + 0,0035$ semanas	0,0001	+
		Machos	$y = 0,3493 - 0,0002$ semanas	0,8348	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,4164$	0,0856	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,4038$	0,1001	
		Fêmeas	$r_s = -0,9075$	< 0,0001	–
		Machos	$r_s = -0,2174$	0,4186	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9136 + 0,0086$ semanas	< 0,0001	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7078 - 0,0214$ semanas	0,0001	–
			Extremos $\rightarrow y = 0,1135 + 0,0095$ semanas	0,0026	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,1399 + 0,0007$ semanas	0,6163	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4907 - 0,0139$ semanas	0,0030	–
			Extremos $\rightarrow y = 0,0112 + 0,0130$ semanas	< 0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,0175 + 0,0050$ semanas	0,0311	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6679 - 0,0275$ semanas	0,0005	–
Extremos $\rightarrow y = -0,0457 + 0,0147$ semanas			0,0009	+	
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,2016 - 0,0010$ semanas	0,5590		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,2710 - 0,0071$ semanas	0,2263		
		Extremos $\rightarrow y = 0,1447 + 0,0078$ semanas	0,0522	+	

Tabela 6 – Análise de regressão, considerando-se a variável **AD/AF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2450 + 0,0006 \text{ semanas}$	0,0598	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2286 + 0,0011 \text{ semanas} + 0,0207 \text{ sexo} - 0,0006 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,0303$ $b_2 \rightarrow 0,0658$ $b_3 \rightarrow 0,3459$	+
		Fêmeas	$y = 0,2286 + 0,0011 \text{ semanas}$	0,0168	+
		Machos	$y = 0,2493 + 0,0005 \text{ semanas}$	0,3187	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4324 - 0,0014 \text{ semanas}$	0,0002	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4075 - 0,0001 \text{ semanas}$	0,8299	
		Fêmeas	$y = 0,3433 + 0,0019 \text{ semanas}$	0,0024	+
		Machos	$y = 0,3855 + 0,0013 \text{ semanas}$	0,0251	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,8324$	0,0002	-
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,2195$	0,4508	
		Fêmeas	$r_s = 0,4454$	0,1272	
		Machos	$r_s = -0,2333$	0,4430	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9668 - 0,0019 \text{ semanas}$	0,2964	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5722 + 0,0019 \text{ semanas}$	0,4894	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1285 + 0,0001 \text{ semanas}$	0,9809	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0210 - 0,0065 \text{ semanas}$	0,0354	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5306 + 0,0062 \text{ semanas}$	0,0970	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0821 + 0,0013 \text{ semanas}$	0,6933	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,0123 - 0,0041 \text{ semanas}$	0,1339	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5472 + 0,0036 \text{ semanas}$	0,2609	
Extremos $\rightarrow y = 0,0443 + 0,0024 \text{ semanas}$			0,5085		
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,0809 - 0,0113 \text{ semanas}$	0,0129	-	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,4539 + 0,0117 \text{ semanas}$	0,0232	+	
		Extremos $\rightarrow y = 0,1337 - 0,0009 \text{ semanas}$	0,8167		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2780 - 0,0013 \text{ semanas}$	0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2692 - 0,0012 \text{ semanas} + 0,0140 \text{ sexo} - 0,0002 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,0506$ $b_2 \rightarrow 0,3772$ $b_3 \rightarrow 0,8362$	-
		Fêmeas	$y = 0,2649 - 0,0010 \text{ semanas}$	0,1323	
		Machos	$y = 0,2837 - 0,0014 \text{ semanas}$	0,0026	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3462 + 0,0039 \text{ semanas}$	0,0011	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3557 + 0,0034 \text{ semanas}$	0,0075	+
		Fêmeas	$y = 0,4427 + 0,0007 \text{ semanas}$	0,6718	
		Machos	$y = 0,4199 - 0,0007 \text{ semanas}$	0,4071	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,1755$	0,4860	
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,4714$	0,0483	+
		Fêmeas	$r_s = 0,6012$	0,0298	+
		Machos	$r_s = 0,6601$	0,0054	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0359 - 0,0018 \text{ semanas}$	0,3655	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5110 + 0,0018 \text{ semanas}$	0,3809	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0848 - 0,00001 \text{ semanas}$	0,9989	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9568 + 0,0014 \text{ semanas}$	0,3745	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5855 - 0,0014 \text{ semanas}$	0,5131	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0922 - 0,00001 \text{ semanas}$	0,9973	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,9945 + 0,0012 \text{ semanas}$	0,5932	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5257 - 0,0001 \text{ semanas}$	0,9771	
Extremos $\rightarrow y = 0,1533 - 0,0032 \text{ semanas}$			0,4497		
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,8995 + 0,0033 \text{ semanas}$	0,0025	+	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,6342 - 0,0029 \text{ semanas}$	0,0462	-	
		Extremos $\rightarrow y = 0,1231 - 0,0013 \text{ semanas}$	0,7784		

Tabela 7 – Análise de regressão, considerando-se a variável **VV/AF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,3571 + 0,0002 \text{ semanas}$	0,6269	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3531 + 0,0001 \text{ semanas} + 0,0045 \text{ sexo} + 0,0001 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,8920$ $b_2 \rightarrow 0,7591$ $b_3 \rightarrow 0,9474$	
		Fêmeas	$y = 0,3531 + 0,0001 \text{ semanas}$	0,8931	
		Machos	$y = 0,3576 + 0,0001 \text{ semanas}$	0,8060	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4014 - 0,0019 \text{ semanas}$	0,0019	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3939 - 0,0016 \text{ semanas}$	0,0092	-
		Fêmeas	$y = 0,3607 + 0,0002 \text{ semanas}$	0,7107	
		Machos	$y = 0,4256 - 0,0032 \text{ semanas}$	0,0002	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,0133$	0,9461	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,2873$	0,3193	
		Fêmeas	$r_s = -0,4391$	0,1333	
		Machos	$r_s = -0,0982$	0,7497	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0205 - 0,0021 \text{ semanas}$	0,3343	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5321 - 0,0007 \text{ semanas}$	0,8304	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0343 + 0,0099 \text{ semanas}$	0,0053	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0231 - 0,0011 \text{ semanas}$	0,5711	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5487 - 0,0024 \text{ semanas}$	0,3531	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0008 + 0,0112 \text{ semanas}$	0,0002	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,1642 - 0,0128 \text{ semanas}$	0,0003	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3911 + 0,0116 \text{ semanas}$	0,0130	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,0506 + 0,0035 \text{ semanas}$	0,4256	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 0,8376 + 0,0130 \text{ semanas}$	0,0001	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,8058 - 0,0258 \text{ semanas}$	< 0,0001	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0236 + 0,0128 \text{ semanas}$	0,0002	+
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,3818 - 0,0016 \text{ semanas}$	< 0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3824 - 0,0019 \text{ semanas} + 0,0067 \text{ sexo} - 0,00004 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,0012$ $b_2 \rightarrow 0,6465$ $b_3 \rightarrow 0,9601$	
		Fêmeas	$y = 0,3824 - 0,0019 \text{ semanas}$	0,0010	-
		Machos	$y = 0,3830 - 0,0016 \text{ semanas}$	0,0001	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,2628 + 0,0034 \text{ semanas}$	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2697 + 0,0030 \text{ semanas}$	0,0003	+
		Fêmeas	$y = 0,2270 + 0,0059 \text{ semanas}$	0,0003	+
		Machos	$y = 0,3246 + 0,0001 \text{ semanas}$	0,9058	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,4963$	0,0362	-
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,4545$	0,0581	
		Fêmeas	$r_s = -0,8911$	< 0,0001	-
		Machos	$r_s = 0,3127$	0,2383	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9928 - 0,0004 \text{ semanas}$	0,8321	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5344 + 0,0008 \text{ semanas}$	0,7726	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1435 - 0,0012 \text{ semanas}$	0,7414	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9631 + 0,0004 \text{ semanas}$	0,8071	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5592 + 0,0003 \text{ semanas}$	0,8779	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1569 - 0,0019 \text{ semanas}$	0,6007	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,4880 - 0,0253 \text{ semanas}$	0,0006	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,0520 + 0,0258 \text{ semanas}$	0,0002	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,1048 - 0,0013 \text{ semanas}$	0,7532	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 0,8502 + 0,0071 \text{ semanas}$	0,0038	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6315 - 0,0045 \text{ semanas}$	0,0427	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,2730 - 0,0073 \text{ semanas}$	0,0731	

Tabela 8 – Análise de regressão, considerando-se a variável **AV/AF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2510 + 0,0004 \text{ semanas}$	0,2232	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2382 + 0,0006 \text{ semanas} + 0,0196 \text{ sexo} - 0,0003 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,2569$ $b_2 \rightarrow 0,1043$ $b_3 \rightarrow 0,6754$	
		Fêmeas	$y = 0,2382 + 0,0006 \text{ semanas}$	0,2356	
		Machos	$y = 0,2578 + 0,0003 \text{ semanas}$	0,5587	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3425 + 0,0038 \text{ semanas}$	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3410 + 0,0044 \text{ semanas}$	0,0001	+
		Fêmeas	$y = 0,3332 + 0,0024 \text{ semanas}$	0,0835	
		Machos	$y = 0,2877 + 0,0070 \text{ semanas}$	0,0002	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,6911$	0,0062	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,8998$	< 0,0001	+
		Fêmeas	$r_s = 0,9373$	< 0,0001	+
		Machos	$r_s = 0,8167$	0,0007	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9602 + 0,0044 \text{ semanas}$	0,0085	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6037 - 0,0069 \text{ semanas}$	0,0002	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0480 + 0,0079 \text{ semanas}$	0,0017	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9624 + 0,0032 \text{ semanas}$	0,0242	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6030 - 0,0059 \text{ semanas}$	0,0007	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0425 + 0,0087 \text{ semanas}$	0,0008	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,8044 + 0,0076 \text{ semanas}$	0,0039	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7464 - 0,0087 \text{ semanas}$	0,0186	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0616 + 0,0033 \text{ semanas}$	0,5080	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,1811 - 0,0039 \text{ semanas}$	0,0120	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3713 + 0,0004 \text{ semanas}$	0,8218	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0425 + 0,0086 \text{ semanas}$	0,0835	
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,3023 - 0,0025 \text{ semanas}$	< 0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2720 - 0,0013 \text{ semanas} + 0,0446 \text{ sexo} - 0,0019 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,0741$ $b_2 \rightarrow 0,0117$ $b_3 \rightarrow 0,0428$	+
		Fêmeas	$y = 0,2720 - 0,0013 \text{ semanas}$	0,0450	-
		Machos	$y = 0,3169 - 0,0032 \text{ semanas}$	< 0,0001	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4340 + 0,0006 \text{ semanas}$	0,5457	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4343 + 0,0008 \text{ semanas}$	0,5548	
		Fêmeas	$y = 0,4667 - 0,0008 \text{ semanas}$	0,5415	
		Machos	$y = 0,4685 - 0,0010 \text{ semanas}$	0,4595	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,2422$	0,3330	
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,2455$	0,3333	
		Fêmeas	$r_s = 0,8968$	< 0,0001	+
		Machos	$r_s = 0,8054$	0,0002	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,1102 - 0,0076 \text{ semanas}$	0,0121	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4455 + 0,0055 \text{ semanas}$	0,1142	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0296 + 0,0092 \text{ semanas}$	0,0001	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0420 - 0,0050 \text{ semanas}$	0,1054	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5119 + 0,0032 \text{ semanas}$	0,3624	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0388 + 0,0080 \text{ semanas}$	0,0044	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,3135 - 0,0144 \text{ semanas}$	0,0269	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3222 + 0,0063 \text{ semanas}$	0,3605	
			Extremos $\rightarrow y = -0,1427 + 0,0178 \text{ semanas}$	0,0004	+
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,0667 - 0,0066 \text{ semanas}$	0,0015	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4174 + 0,0093 \text{ semanas}$	0,0018	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,2405 - 0,0067 \text{ semanas}$	0,0810	

Tabela 9 – Análise de regressão, considerando-se a variável **(VD – AD)/AF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2828 + 0,0004 \text{ semanas}$	0,4484	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2548 + 0,0019 \text{ semanas} + 0,0279 \text{ sexo} - 0,0013 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,0220$ $b_2 \rightarrow 0,1205$ $b_3 \rightarrow 0,2444$	+
		Fêmeas	$y = 0,2548 + 0,0019 \text{ semanas}$	0,0446	+
		Machos	$y = 0,2827 + 0,0006 \text{ semanas}$	0,3150	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4770 - 0,0007 \text{ semanas}$	0,2194	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4892 - 0,0013 \text{ semanas}$	0,0099	-
		Fêmeas	$y = 0,5336 - 0,0019 \text{ semanas}$	0,0002	-
		Machos	$y = 0,4281 + 0,0005 \text{ semanas}$	0,4333	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,3831$	0,1764	
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,4765$	0,0849	
		Fêmeas	$r_s = -0,1073$	0,7271	
		Machos	$r_s = 0,4650$	0,1094	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9312 + 0,0038 \text{ semanas}$	0,0185	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6484 - 0,0063 \text{ semanas}$	0,0072	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0314 + 0,0091 \text{ semanas}$	0,0060	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9075 + 0,0040 \text{ semanas}$	0,0374	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6769 - 0,0066 \text{ semanas}$	0,0067	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0402 + 0,0093 \text{ semanas}$	0,0030	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,7568 + 0,0077 \text{ semanas}$	0,0026	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,8439 - 0,0136 \text{ semanas}$	0,0001	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0462 + 0,0139 \text{ semanas}$	0,0054	+
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,0587 + 0,0003 \text{ semanas}$	0,9168	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5121 - 0,0003 \text{ semanas}$	0,9168	
			Extremos $\rightarrow \text{AUSENTES}$		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2839 + 0,00004 \text{ semanas}$	0,9357	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3002 - 0,0011 \text{ semanas} - 0,0526 \text{ sexo} + 0,0030 \text{ sextempo}$	$b_1 \rightarrow 0,2062$ $b_2 \rightarrow 0,0156$ $b_3 \rightarrow 0,0091$	- +
		Fêmeas	$y = 0,3002 - 0,0011 \text{ semanas}$	0,2071	
		Machos	$y = 0,2408 + 0,0022 \text{ semanas}$	0,0006	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,5995 - 0,0038 \text{ semanas}$	0,0127	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,5670 - 0,0034 \text{ semanas}$	0,0104	-
		Fêmeas	$y = 0,5785 - 0,0058 \text{ semanas}$	0,0019	-
		Machos	$y = 0,4647 + 0,0016 \text{ semanas}$	0,1426	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,4725$	0,0477	-
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,6834$	0,0018	-
		Fêmeas	$r_s = 0,5896$	0,0339	+
		Machos	$r_s = 0,6461$	0,0068	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9252 + 0,0036 \text{ semanas}$	0,0221	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6558 - 0,0072 \text{ semanas}$	0,0018	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0234 + 0,0117 \text{ semanas}$	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,1190 - 0,0034 \text{ semanas}$	0,0572	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4677 - 0,0002 \text{ semanas}$	0,9019	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0401 + 0,0118 \text{ semanas}$	< 0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,9563 + 0,0033 \text{ semanas}$	0,2476	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5902 - 0,0024 \text{ semanas}$	0,5029	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0556 - 0,0220 \text{ semanas}$	0,4467	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,2850 - 0,0107 \text{ semanas}$	0,0093	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3296 + 0,0027 \text{ semanas}$	0,4659	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0763 + 0,0175 \text{ semanas}$	< 0,0001	+

Tabela 10 – Análise de regressão, considerando-se a variável $(VV - AV)/AF$, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2489 - 0,0003$ semanas	0,5980	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2534 - 0,0005$ semanas - 0,0071 sexo + 0,00002 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,6091$ $b_2 \rightarrow 0,7450$ $b_3 \rightarrow 0,9905$	
		Fêmeas	$y = 0,2534 - 0,0005$ semanas	0,6425	
		Machos	$y = 0,2463 - 0,0005$ semanas	0,5520	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,5352 + 0,0002$ semanas	0,7572	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,5306 + 0,0010$ semanas	0,1336	
		Fêmeas	$y = 0,5834 - 0,0031$ semanas	0,1242	
		Machos	$y = 0,5006 + 0,0033$ semanas	0,0758	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,4022$	0,1539	
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,4191$	0,1358	
		Fêmeas	$r_s = -0,6020$	0,0295	-
		Machos	$r_s = -0,7622$	0,0025	-
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,8273 + 0,0075$ semanas	0,0247	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7528 - 0,0104$ semanas	0,0049	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0040 + 0,0096$ semanas	0,0001	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,8373 + 0,0057$ semanas	0,0682	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7455 - 0,0091$ semanas	0,0099	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0104 + 0,0107$ semanas	< 0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,7770 + 0,0109$ semanas	0,0021	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7438 - 0,0109$ semanas	0,0001	-
Extremos $\rightarrow y = 0,1610 + 0,0001$ semanas			0,9895		
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,7527 + 0,0084$ semanas	0,0685		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,8715 - 0,0141$ semanas	0,0013	-	
		Extremos $\rightarrow y = -0,1333 + 0,0152$ semanas	0,0001	+	
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2231 + 0,0006$ semanas	0,1675	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2605 - 0,0014$ semanas - 0,0454 sexo + 0,0024 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,1307$ $b_2 \rightarrow$ 0,0510 $b_3 \rightarrow$ 0,0550	- +
		Fêmeas	$y = 0,2605 - 0,0014$ semanas	0,1581	
		Machos	$y = 0,2064 + 0,0014$ semanas	0,0279	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,5844 - 0,0017$ semanas	0,1510	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,5941 - 0,0016$ semanas	0,2097	
		Fêmeas	$y = 0,5187 + 0,0034$ semanas	0,0239	+
		Machos	$y = 0,5675 - 0,0011$ semanas	0,5292	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,5466$	0,0189	-
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,5008$	0,0343	-
		Fêmeas	$r_s = -0,5645$	0,0445	-
		Machos	$r_s = -0,5393$	0,0311	-
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9859 - 0,0008$ semanas	0,6091	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5650 + 0,0010$ semanas	0,5777	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0891 - 0,0006$ semanas	0,8090	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9529 - 0,0002$ semanas	0,8898	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5946 + 0,0005$ semanas	0,7648	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0991 - 0,0007$ semanas	0,7976	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,9947 - 0,0042$ semanas	0,0348	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5455 + 0,0046$ semanas	0,0748	
Extremos $\rightarrow y = 0,1048 - 0,0013$ semanas			0,7532		
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,9773 + 0,0007$ semanas	0,7700		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,5497 + 0,0008$ semanas	0,6509		
		Extremos $\rightarrow y = 0,1520 - 0,0051$ semanas	0,1416		

Tabela 11 – Análise de regressão, considerando-se a variável **CVD/CAF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,6950 - 0,0007$ semanas	0,2247	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,6757 + 0,0007$ semanas + $0,0194$ sexo - $0,0021$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,4566$ $b_2 \rightarrow 0,3640$ $b_3 \rightarrow 0,1036$	
		Fêmeas	$y = 0,6757 + 0,0007$ semanas	0,4642	
		Machos	$y = 0,6951 - 0,0014$ semanas	0,0996	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,2941 + 0,0006$ semanas	0,1801	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2753 + 0,0013$ semanas	0,0018	+
		Fêmeas	$y = 0,3085 - 0,0005$ semanas	0,4609	
		Machos	$y = 0,2754 + 0,0015$ semanas	0,0236	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,3110$	0,2792	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,2616$	0,3662	
		Fêmeas	$r_s = 0,8303$	0,0004	+
		Machos	$r_s = -0,2611$	0,3889	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,8923 + 0,0048$ semanas	0,0003	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6758 - 0,0060$ semanas	< 0,0001	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0231 + 0,0047$ semanas	0,1389	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,8712 + 0,0034$ semanas	0,0016	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6978 - 0,0048$ semanas	< 0,0001	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0216 + 0,0052$ semanas	0,1279	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,0895 - 0,0043$ semanas	0,0035	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4637 + 0,0048$ semanas	0,0019	+
Extremos $\rightarrow y = 0,0490 - 0,0015$ semanas			0,6147		
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,7336 + 0,0082$ semanas	0,0016	+	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,8368 - 0,0108$ semanas	< 0,0001	-	
		Extremos $\rightarrow y = 0,0193 + 0,0072$ semanas	0,1482		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,6858 + 0,0008$ semanas	0,2440	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,7799 - 0,0043$ semanas - $0,1744$ sexo + $0,0091$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0016$ $b_2 \rightarrow < 0,0001$ $b_3 \rightarrow < 0,0001$	- - +
		Fêmeas	$y = 0,7799 - 0,0043$ semanas	0,0002	-
		Machos	$y = 0,6225 + 0,0040$ semanas	0,0003	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3101 + 0,0023$ semanas	0,0212	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3197 + 0,0022$ semanas	0,0370	+
		Fêmeas	$y = 0,3253 - 0,0004$ semanas	0,3041	
		Machos	$y = 0,2697 + 0,0053$ semanas	0,0014	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,4164$	0,0856	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,4038$	0,1001	
		Fêmeas	$r_s = -0,9075$	< 0,0001	-
		Machos	$r_s = -0,2174$	0,4186	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0390 - 0,0041$ semanas	0,0001	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4838 + 0,0031$ semanas	0,0021	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,1701 + 0,0038$ semanas	0,0690	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9643 - 0,0009$ semanas	0,4311	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5404 + 0,0009$ semanas	0,6231	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1957 + 0,0023$ semanas	0,3604	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,0047 + 0,0028$ semanas	0,4672	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3660 - 0,0056$ semanas	0,0286	-
Extremos $\rightarrow y = 0,4243 - 0,0179$ semanas			0,0008	-	
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,0159 - 0,0075$ semanas	0,0008	-	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,5927 + 0,0009$ semanas	0,6241		
		Extremos $\rightarrow y = -0,0744 + 0,0173$ semanas	< 0,0001	+	

Tabela 12 – Análise de regressão, considerando-se a variável **CVV/CAF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,6801 + 0,0010$ semanas	0,1678	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,6652 + 0,0013$ semanas + $0,0099$ sexo – $0,0005$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,2085$ $b_2 \rightarrow 0,6651$ $b_3 \rightarrow 0,7051$	
		Fêmeas	$y = 0,6652 + 0,0013$ semanas	0,1893	
		Machos	$y = 0,6751 + 0,0007$ semanas	0,4403	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3273 + 0,0010$ semanas	0,1573	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2604 + 0,0028$ semanas	0,0003	+
		Fêmeas	$y = 0,2550 + 0,0030$ semanas	0,0026	+
		Machos	$y = 0,2666 + 0,0030$ semanas	0,0001	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,6726$	0,0084	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,7472$	0,0021	+
		Fêmeas	$r_s = 0,9832$	< 0,0001	+
		Machos	$r_s = 0,4278$	0,1448	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9264 + 0,0005$ semanas	0,6270	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6465 - 0,0014$ semanas	0,2605	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0016 + 0,0044$ semanas	0,0920	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9625 + 0,0005$ semanas	0,7341	
			Desviantes $\rightarrow y = -0,0014 - 0,0014$ semanas	0,3453	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0009 + 0,0044$ semanas	0,1021	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,9072 + 0,0087$ semanas	0,0003	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6636 - 0,0087$ semanas	0,0003	-
Extremos \rightarrow AUSENTES					
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,0526 - 0,0081$ semanas	0,0003	-	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,5169 + 0,0066$ semanas	0,0040	+	
		Extremos $\rightarrow y = 0,0176 + 0,0055$ semanas	0,1755		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,6918 + 0,0001$ semanas	0,9117	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,6991 - 0,0002$ semanas + $0,0437$ sexo – $0,0026$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,8703$ $b_2 \rightarrow 0,1495$ $b_3 \rightarrow 0,1085$	
		Fêmeas	$y = 0,6991 - 0,0002$ semanas	0,8734	
		Machos	$y = 0,7411 - 0,0027$ semanas	0,0018	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3593 - 0,0011$ semanas	0,1594	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3648 - 0,0012$ semanas	0,1442	
		Fêmeas	$y = 0,3177 + 0,0014$ semanas	0,1482	
		Machos	$y = 0,3737 - 0,0021$ semanas	0,0004	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,3497$	0,1548	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,0272$	0,9147	
		Fêmeas	$r_s = -0,6791$	0,0107	-
		Machos	$r_s = 0,7781$	0,0004	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0659 - 0,0050$ semanas	0,0851	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3916 + 0,0082$ semanas	0,0484	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,2855 - 0,0072$ semanas	0,0467	-
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0580 - 0,0048$ semanas	0,0884	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3784 + 0,0090$ semanas	0,0426	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,3092 - 0,0086$ semanas	0,0269	-
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,6467 - 0,0305$ semanas	< 0,0001	-
			Desviantes $\rightarrow y = -0,0759 + 0,0305$ semanas	< 0,0001	+
Extremos \rightarrow AUSENTES					
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,9534 - 0,0017$ semanas	0,5108		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,3726 + 0,0107$ semanas	0,0059	+	
		Extremos $\rightarrow y = 0,5416 - 0,0188$ semanas	< 0,0001	-	

Tabela 13 – Análise de regressão, considerando-se a variável **LAD/CAF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2894 - 0,0008$ semanas	0,0197	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2676 + 0,0002$ semanas + $0,0341$ sexo - $0,0016$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,7030$ $b_2 \rightarrow$ 0,0110 $b_3 \rightarrow$ 0,0423	+
		Fêmeas	$y = 0,2676 + 0,0002$ semanas	0,6819	-
		Machos	$y = 0,3017 - 0,0014$ semanas	0,0120	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4160 - 0,0008$ semanas	0,1514	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4242 - 0,0007$ semanas	0,1221	
		Fêmeas	$y = 0,3622 + 0,0021$ semanas	0,0017	+
		Machos	$y = 0,4221 - 0,0004$ semanas	0,6088	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,1335$	0,6492	
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,1400$	0,6444	
		Fêmeas	$r_s = 0,6809$	0,0104	+
		Machos	$r_s = 0,4993$	0,0824	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9774 + 0,0019$ semanas	0,3399	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5814 - 0,0042$ semanas	0,1096	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0467 + 0,0083$ semanas	0,0014	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0790 - 0,0013$ semanas	0,6072	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4954 - 0,0019$ semanas	0,5135	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0072 + 0,0107$ semanas	< 0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,1731 - 0,0061$ semanas	0,0016	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3338 + 0,0073$ semanas	< 0,0155	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,1578 - 0,0014$ semanas	0,7464	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,1163 - 0,0027$ semanas	0,5030	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4883 - 0,0034$ semanas	0,8147	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0285 + 0,0107$ semanas	0,0142	+
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2819 - 0,0004$ semanas	0,1509	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2779 - 0,0006$ semanas - $0,0080$ sexo + $0,0008$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,3266$ $b_2 \rightarrow 0,5765$ $b_3 \rightarrow 0,2721$	
		Fêmeas	$y = 0,2779 - 0,0006$ semanas	0,2649	
		Machos	$y = 0,2757 - 0,00002$ semanas	0,9674	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4364 - 0,0019$ semanas	< 0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4436 - 0,0021$ semanas	0,0007	-
		Fêmeas	$y = 0,4912 - 0,0067$ semanas	0,0036	-
		Machos	$y = 0,3809 + 0,0012$ semanas	0,0366	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,6162$	0,0069	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,7908$	0,0001	+
		Fêmeas	$r_s = 0,9422$	< 0,0001	+
		Machos	$r_s = 0,1125$	0,6782	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,8783 + 0,0091$ semanas	0,0054	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6972 - 0,0126$ semanas	0,0063	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0034 + 0,0085$ semanas	0,0169	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,7894 + 0,0133$ semanas	0,0001	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7770 - 0,0164$ semanas	0,0005	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0211 + 0,0078$ semanas	0,0430	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,6368 + 0,0202$ semanas	< 0,0001	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,9165 - 0,0196$ semanas	< 0,0001	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0556 - 0,0020$ semanas	0,4467	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 0,8872 + 0,0100$ semanas	0,0091	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6908 - 0,0205$ semanas	0,0132	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0024 + 0,0121$ semanas	0,0292	+

Tabela 14 – Análise de regressão, considerando-se a variável **LAV/CAF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,2676 - 0,0005$ semanas	0,1661	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2345 + 0,0008$ semanas + $0,0476$ sexo - $0,0019$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,1369$ $b_2 \rightarrow 0,0001$ $b_3 \rightarrow 0,0107$	+
		Fêmeas	$y = 0,2345 + 0,0008$ semanas	0,0598	
		Machos	$y = 0,2821 - 0,0011$ semanas	0,0637	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,4744 - 0,0026$ semanas	< 0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4706 - 0,0028$ semanas	0,0001	-
		Fêmeas	$y = 0,4206 - 0,0039$ semanas	0,0002	-
		Machos	$y = 0,4191 + 0,0005$ semanas	0,5259	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,5562$	0,0389	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,0089$	0,9759	
		Fêmeas	$r_s = -0,5340$	0,0602	
		Machos	$r_s = 0,0139$	0,9639	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0667 - 0,0066$ semanas	0,0031	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4316 + 0,0081$ semanas	0,0051	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,2515 - 0,0048$ semanas	0,1782	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,1795 - 0,0092$ semanas	0,0025	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3925 + 0,0089$ semanas	0,0039	+
			Extremos $\rightarrow y = -0,0073 + 0,0017$ semanas	0,2910	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,2843 - 0,0111$ semanas	0,1138	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,2882 + 0,0105$ semanas	0,1362	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0071 + 0,0023$ semanas	0,3454	
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,1734 - 0,0116$ semanas	< 0,0001	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3974 + 0,0116$ semanas	< 0,0001	+
			Extremos \rightarrow AUSENTES		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,3146 - 0,0030$ semanas	< 0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2913 - 0,0021$ semanas + $0,0489$ sexo - $0,0022$ sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0025$ $b_2 \rightarrow 0,0047$ $b_3 \rightarrow 0,0146$	- + -
		Fêmeas	$y = 0,2913 - 0,0021$ semanas	0,0001	-
		Machos	$y = 0,3359 - 0,0041$ semanas	< 0,0001	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,5554 - 0,0054$ semanas	0,0008	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,5680 - 0,0067$ semanas	0,0003	-
		Fêmeas	$y = 0,4159 - 0,0020$ semanas	0,0033	-
		Machos	$y = 0,6433 - 0,0099$ semanas	< 0,0001	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,9356$	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,9310$	< 0,0001	+
		Fêmeas	$r_s = 0,8657$	0,0001	+
		Machos	$r_s = 0,9662$	< 0,0001	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0227 - 0,0012$ semanas	0,2396	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5208 - 0,0010$ semanas	0,4747	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0940 + 0,0074$ semanas	0,0020	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9664 + 0,0005$ semanas	0,7247	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5685 - 0,0022$ semanas	0,1205	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1154 + 0,0064$ semanas	0,0155	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,8946 + 0,0060$ semanas	0,1452	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,7008 - 0,0135$ semanas	0,0068	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0378 + 0,0165$ semanas	< 0,0001	+
		Machos	Médios $\rightarrow y = 0,9577 + 0,0001$ semanas	0,9426	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4734 + 0,0048$ semanas	0,0145	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,3699 - 0,0116$ semanas	0,0030	-

Tabela 15 – Análise de regressão, considerando-se a variável **DVAD/CAF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,4371 + 0,0007$ semanas	0,2376	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4818 - 0,0028$ semanas – 0,0526 sexo + 0,0049 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0004$ $b_2 \rightarrow 0,0027$ $b_3 \rightarrow < 0,0001$	– – +
		Fêmeas	$y = 0,4818 - 0,0028$ semanas	0,0022	–
		Machos	$y = 0,4292 + 0,0021$ semanas	0,0005	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3596 + 0,0015$ semanas	0,0012	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3049 + 0,0038$ semanas	< 0,0001	+
		Fêmeas	$y = 0,3698 + 0,0004$ semanas	0,6466	
		Machos	$y = 0,3128 - 0,0007$ semanas	0,5185	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,5929$	0,0254	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,4102$	0,1452	
		Fêmeas	$r_s = 0,1429$	0,6415	
		Machos	$r_s = -0,1222$	0,6908	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9987 + 0,0006$ semanas	0,7214	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5196 - 0,0011$ semanas	0,6487	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1732 + 0,0028$ semanas	0,1645	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0468 - 0,0020$ semanas	0,3484	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5468 - 0,0014$ semanas	0,5001	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0670 + 0,0119$ semanas	< 0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,0062 - 0,0057$ semanas	0,0287	–
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6110 - 0,0006$ semanas	0,7098	
Extremos $\rightarrow y = -0,0961 + 0,0167$ semanas			< 0,0001	+	
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,2813 - 0,0075$ semanas	0,2375		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,2854 + 0,0069$ semanas	0,2618		
		Extremos $\rightarrow y = 0,0166 + 0,0027$ semanas	0,3882		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,4058 + 0,0026$ semanas	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3678 + 0,0044$ semanas + 0,0605 sexo – 0,0025 sextempo	$b_1 \rightarrow < 0,0001$ $b_2 \rightarrow 0,0089$ $b_3 \rightarrow 0,0404$	++ –
		Fêmeas	$y = 0,3678 + 0,0044$ semanas	0,0002	+
		Machos	$y = 0,4294 + 0,0019$ semanas	0,0004	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,2802 + 0,0046$ semanas	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,2844 + 0,0044$ semanas	< 0,0001	+
		Fêmeas	$y = 0,3080 + 0,0064$ semanas	0,0001	+
		Machos	$y = 0,2991 + 0,0008$ semanas	0,0213	+
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,9289$	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,9017$	< 0,0001	+
		Fêmeas	$r_s = 1,0000$	0,0000	+
		Machos	$r_s = 0,7502$	0,0008	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0925 - 0,0028$ semanas	0,0001	–
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4148 + 0,0046$ semanas	0,0018	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,2088 - 0,0053$ semanas	0,1276	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0352 + 0,0002$ semanas	0,9184	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4664 + 0,0017$ semanas	0,5113	
			Extremos $\rightarrow y = 0,2181 - 0,0055$ semanas	0,1244	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,1674 - 0,0114$ semanas	< 0,0001	–
			Desviantes $\rightarrow y = -0,0333 + 0,0284$ semanas	< 0,0001	+
Extremos $\rightarrow y = 0,5463 - 0,0191$ semanas			< 0,0001	–	
Machos		Médios $\rightarrow y = 1,0406 + 0,0067$ semanas	0,0898		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,5195 - 0,0063$ semanas	0,1046		
		Extremos $\rightarrow y = 0,0362 - 0,0012$ semanas	0,5565		

Tabela 16 – Análise de regressão, considerando-se a variável **DVAV/CAF**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,4089 + 0,0019$ semanas	0,0135	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4199 + 0,0013$ semanas – 0,0363 sexo + 0,0018 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,3256$ $b_2 \rightarrow 0,2333$ $b_3 \rightarrow 0,3256$	
		Fêmeas	$y = 0,4199 + 0,0013$ semanas	0,2328	
		Machos	$y = 0,3836 + 0,0031$ semanas	0,0286	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,5240 - 0,0044$ semanas	0,0027	-
		<i>H. erato</i>	$y = 0,5308 - 0,0040$ semanas	0,0049	-
		Fêmeas	$y = 0,4519 - 0,0014$ semanas	0,0323	-
		Machos	$y = 0,6327 - 0,0079$ semanas	< 0,0001	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,9755$	< 0,0001	-
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,9732$	< 0,0001	-
		Fêmeas	$r_s = -0,9608$	< 0,0001	-
		Machos	$r_s = -0,9056$	0,0002	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9406 + 0,0010$ semanas	0,3891	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5508 + 0,0008$ semanas	0,6719	
			Extremos $\rightarrow y = 0,2757 - 0,0058$ semanas	0,1001	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9749 - 0,0027$ semanas	0,1546	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5017 + 0,0050$ semanas	0,0821	
			Extremos $\rightarrow y = 0,2969 - 0,0064$ semanas	0,0925	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,1091 - 0,0077$ semanas	0,0001	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4617 + 0,0077$ semanas	0,0001	+
Extremos \rightarrow AUSENTES					
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,9113 - 0,0010$ semanas	0,6648		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,4497 + 0,0072$ semanas	0,0406	+	
		Extremos $\rightarrow y = 0,5204 - 0,0142$ semanas	0,0009	-	
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 0,4135 + 0,0017$ semanas	0,0016	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,4498 - 0,0007$ semanas – 0,0768 sexo + 0,0051 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,5249$ $b_2 \rightarrow$ 0,0042 $b_3 \rightarrow$ 0,0003	-
		Fêmeas	$y = 0,4498 - 0,0007$ semanas	0,5163	
		Machos	$y = 0,3785 + 0,0041$ semanas	< 0,0001	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,3961 + 0,0015$ semanas	0,0026	+
		<i>H. erato</i>	$y = 0,3735 + 0,0023$ semanas	0,0004	+
		Fêmeas	$y = 0,3496 + 0,0029$ semanas	0,0067	+
		Machos	$y = 0,6327 - 0,0079$ semanas	< 0,0001	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,5947$	0,0092	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,6948$	0,0014	+
		Fêmeas	$r_s = -0,4017$	0,1736	
		Machos	$r_s = 0,6672$	0,0048	+
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,8818 + 0,0046$ semanas	0,0258	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6891 - 0,0048$ semanas	0,0180	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0008 + 0,0010$ semanas	0,4158	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,9422 + 0,0035$ semanas	0,0854	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6287 - 0,0036$ semanas	0,0642	
			Extremos $\rightarrow y = -0,0008 + 0,0010$ semanas	0,4158	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,9576 + 0,0064$ semanas	0,0460	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6132 - 0,0064$ semanas	0,0460	-
Extremos \rightarrow AUSENTES					
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,9452 + 0,0008$ semanas	0,7073		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,6245 - 0,0011$ semanas	0,6249		
		Extremos $\rightarrow y = 0,0053 + 0,0012$ semanas	0,5439		

Tabela 17 – Análise de regressão, considerando-se a variável **PD**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 1,1117 - 0,0010$ semanas	0,0176	-
		<i>H. erato</i>	$y = 1,1497 - 0,0026$ semanas - 0,0427 sexo + 0,0016 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0001$ $b_2 \rightarrow 0,0030$ $b_3 \rightarrow 0,0700$	- - -
		Fêmeas	$y = 1,1497 - 0,0026$ semanas	0,0003	-
		Machos	$y = 1,1071 - 0,0010$ semanas	0,0538	-
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,1680 - 0,0003$ semanas	0,2510	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,1546 + 0,0004$ semanas	0,0450	+
		Fêmeas	$y = 0,1453 + 0,0012$ semanas	0,0037	+
		Machos	$y = 0,1488 + 0,0001$ semanas	0,7526	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,7597$	0,0016	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,1441$	0,6230	
		Fêmeas	$r_s = -0,5963$	0,0315	-
		Machos	$r_s = 0,0222$	0,9426	
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,8860 + 0,0069$ semanas	< 0,0001	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6885 - 0,0098$ semanas	< 0,0001	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,0040 + 0,0097$ semanas	0,0002	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0000 + 0,0014$ semanas	0,4191	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5757 - 0,0048$ semanas	0,0298	-
			Extremos $\rightarrow y = -0,0036 - 0,0109$ semanas	0,0001	+
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 0,7174 + 0,0104$ semanas	0,0005	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,9033 - 0,0183$ semanas	< 0,0001	-
			Extremos $\rightarrow -0,0886 + 0,0180$ semanas	< 0,0001	+
		Machos	Médios $\rightarrow y = 1,4409 - 0,0151$ semanas	0,0014	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,0745 + 0,0160$ semanas	0,0006	+
			Extremos $\rightarrow y = 0,1341 - 0,0009$ semanas	0,8183	
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 1,0693 + 0,0016$ semanas	0,0002	+
		<i>H. erato</i>	$y = 1,0675 + 0,0024$ semanas + 0,0206 sexo - 0,0019 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0010$ $b_2 \rightarrow 0,2545$ $b_3 \rightarrow 0,0443$	+
		Fêmeas	$y = 1,0675 + 0,0024$ semanas	0,0021	+
		Machos	$y = 1,0921 + 0,0002$ semanas	0,6374	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,1816 - 0,0005$ semanas	0,1197	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,1753 - 0,0003$ semanas	0,4231	
		Fêmeas	$y = 0,1129 + 0,0027$ semanas	< 0,0001	+
		Machos	$y = 0,1869 - 0,0013$ semanas	< 0,0001	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,8695$	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$r_s = 0,8389$	< 0,0001	+
		Fêmeas	$r_s = 0,9422$	< 0,0001	+
		Machos	$r_s = -0,4880$	0,0551	-
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9986 + 0,0022$ semanas	0,1391	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5354 - 0,0036$ semanas	0,1530	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1330 + 0,0040$ semanas	0,1638	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,1047 - 0,0009$ semanas	0,4360	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3543 + 0,0026$ semanas	0,4666	
			Extremos $\rightarrow y = 0,1693 + 0,0027$ semanas	0,3987	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,5294 - 0,0208$ semanas	0,0004	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,0666 + 0,0133$ semanas	0,0069	+
			Extremos $\rightarrow y = -0,0450 + 0,0166$ semanas	< 0,0001	+
		Machos	Médios $\rightarrow y = 0,9415 + 0,0081$ semanas	0,0009	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,4212 + 0,0010$ semanas	0,8290	
			Extremos $\rightarrow y = 0,3484 - 0,0148$ semanas	0,0007	-

Tabela 18 – Análise de regressão, considerando-se a variável **PV**, das variações temporais referentes aos quatro níveis de análise em ambos os locais de amostragem. Também são mostrados os coeficientes de correlação de Spearman, referentes à associação entre as médias e os desvios padrões semanais das medidas desta variável, nos quatro níveis de análise em ambos os locais. O sinal das tendências temporais dos coeficientes de regressão ou coeficientes de correlação de Spearman que se mostraram estatisticamente significativos estão indicados.

Local	Variações temporais	Nível de análise	Reta de regressão ou Coeficiente de Correlação de Spearman	Probabilidade	Tendência
Rio das Pedras	Médias semanais	Anel mimético	$y = 1,1276 - 0,0004$ semanas	0,3485	
		<i>H. erato</i>	$y = 1,1385 - 0,0004$ semanas – 0,0152 sexo + 0,0001 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,5414$ $b_2 \rightarrow 0,3621$ $b_3 \rightarrow 0,9299$	
		Fêmeas	$y = 1,1385 - 0,0004$ semanas	0,5137	
		Machos	$y = 1,1234 - 0,0004$ semanas	0,6163	
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,1684 - 0,00003$ semanas	0,9052	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,1622 + 0,0002$ semanas	0,3690	
		Fêmeas	$y = 0,1338 + 0,0011$ semanas	0,0010	+
		Machos	$y = 0,1780 - 0,0002$ semanas	0,5438	
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = -0,3404$	0,2337	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,6401$	0,0137	-
		Fêmeas	$r_s = -0,5147$	0,0719	
		Machos	$r_s = -0,6556$	0,0150	-
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 1,0134 - 0,0013$ semanas	0,4676	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5328 + 0,0009$ semanas	0,7079	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0780 + 0,0027$ semanas	0,4610	
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 1,0549 - 0,0028$ semanas	0,1818	
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5014 + 0,0020$ semanas	0,4370	
			Extremos $\rightarrow y = 0,0575 + 0,0035$ semanas	0,2922	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,2186 - 0,0102$ semanas	0,0005	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,3389 + 0,0097$ semanas	0,0070	+
Extremos $\rightarrow 0,0432 + 0,0023$ semanas			0,5075		
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,8795 + 0,0053$ semanas	0,0719		
		Desviantes $\rightarrow y = 0,6654 - 0,0061$ semanas	0,1359		
		Extremos $\rightarrow y = 0,0865 + 0,0021$ semanas	0,6562		
Viveiro	Médias semanais	Anel mimético	$y = 1,0738 + 0,0029$ semanas	< 0,0001	+
		<i>H. erato</i>	$y = 1,0936 + 0,0024$ semanas – 0,0356 sexo + 0,0013 sextempo	$b_1 \rightarrow 0,0033$ $b_2 \rightarrow 0,0729$ $b_3 \rightarrow 0,2054$	+
		Fêmeas	$y = 1,0936 + 0,0024$ semanas	0,0009	+
		Machos	$y = 1,0630 + 0,0034$ semanas	< 0,0001	+
	Coeficientes de variação semanais	Anel mimético	$y = 0,1460 + 0,0006$ semanas	0,2239	
		<i>H. erato</i>	$y = 0,1528 + 0,0001$ semanas	0,8360	
		Fêmeas	$y = 0,1412 + 0,0005$ semanas	0,0016	+
		Machos	$y = 0,1851 - 0,0015$ semanas	0,0401	-
	Correlações entre médias e desvios padrões semanais	Anel mimético	$r_s = 0,0031$	0,9902	
		<i>H. erato</i>	$r_s = -0,1390$	0,5823	
		Fêmeas	$r_s = 0,8395$	0,0003	+
		Machos	$r_s = -0,8201$	0,0001	-
	Proporções semanais	Anel mimético	Médios $\rightarrow y = 0,9453 + 0,0032$ semanas	0,0288	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,5966 - 0,0050$ semanas	0,0096	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,1032 + 0,0059$ semanas	0,0391	+
		<i>H. erato</i>	Médios $\rightarrow y = 0,8892 + 0,0051$ semanas	0,0028	+
			Desviantes $\rightarrow y = 0,6437 - 0,0065$ semanas	0,0003	-
			Extremos $\rightarrow y = 0,1247 + 0,0048$ semanas	0,1122	
		Fêmeas	Médios $\rightarrow y = 1,5188 - 0,0258$ semanas	0,0002	-
			Desviantes $\rightarrow y = 0,0735 + 0,0201$ semanas	0,0012	+
Extremos $\rightarrow y = -0,0385 + 0,0146$ semanas			0,0013	+	
Machos		Médios $\rightarrow y = 0,6797 + 0,0181$ semanas	< 0,0001	+	
		Desviantes $\rightarrow y = 0,7634 - 0,0138$ semanas	< 0,0001	-	
		Extremos $\rightarrow y = 0,3699 - 0,0116$ semanas	0,0030	-	

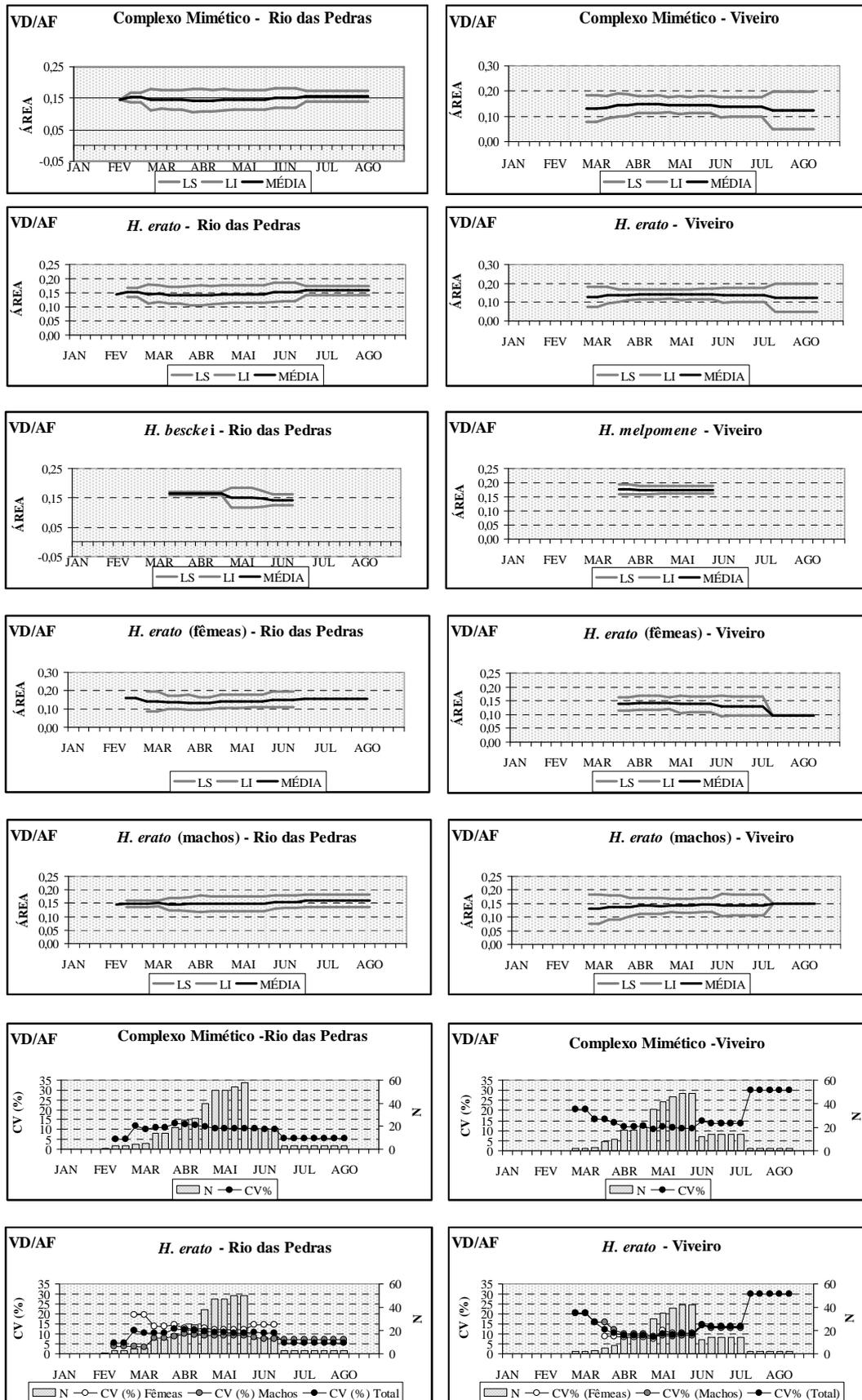


Figura 12 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável VD/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

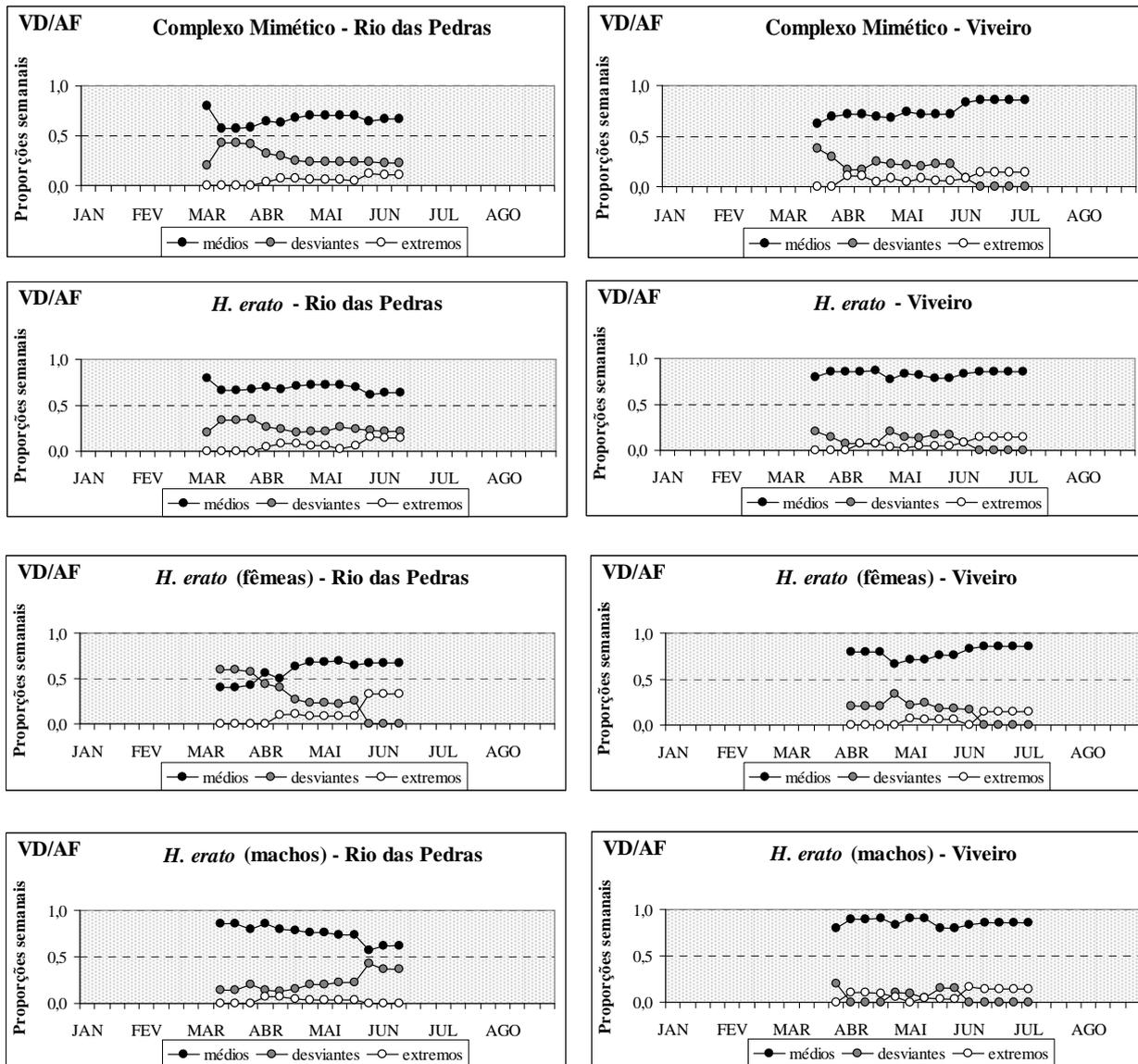


Figura 13 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável VD/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

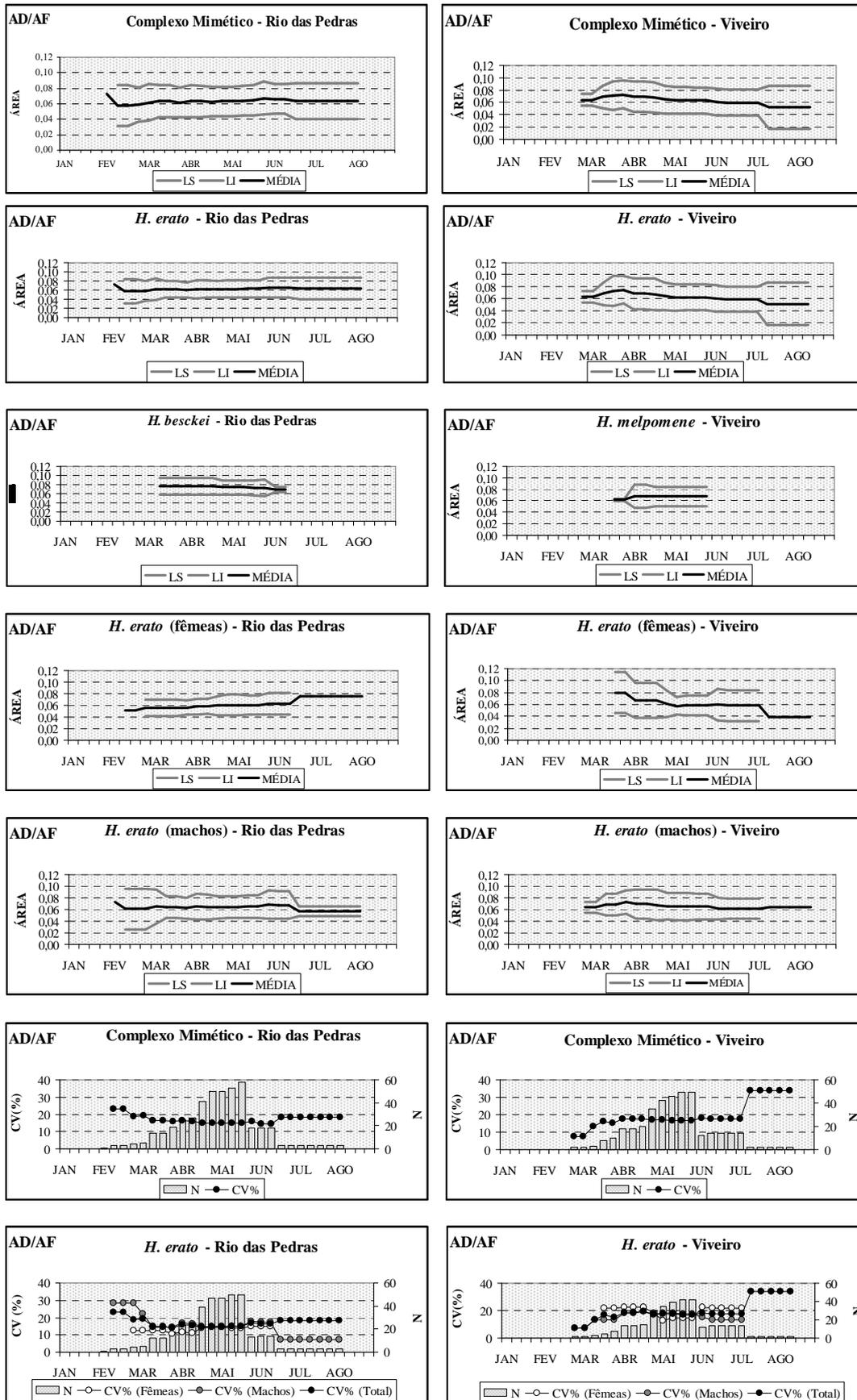


Figura 14 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável AD/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

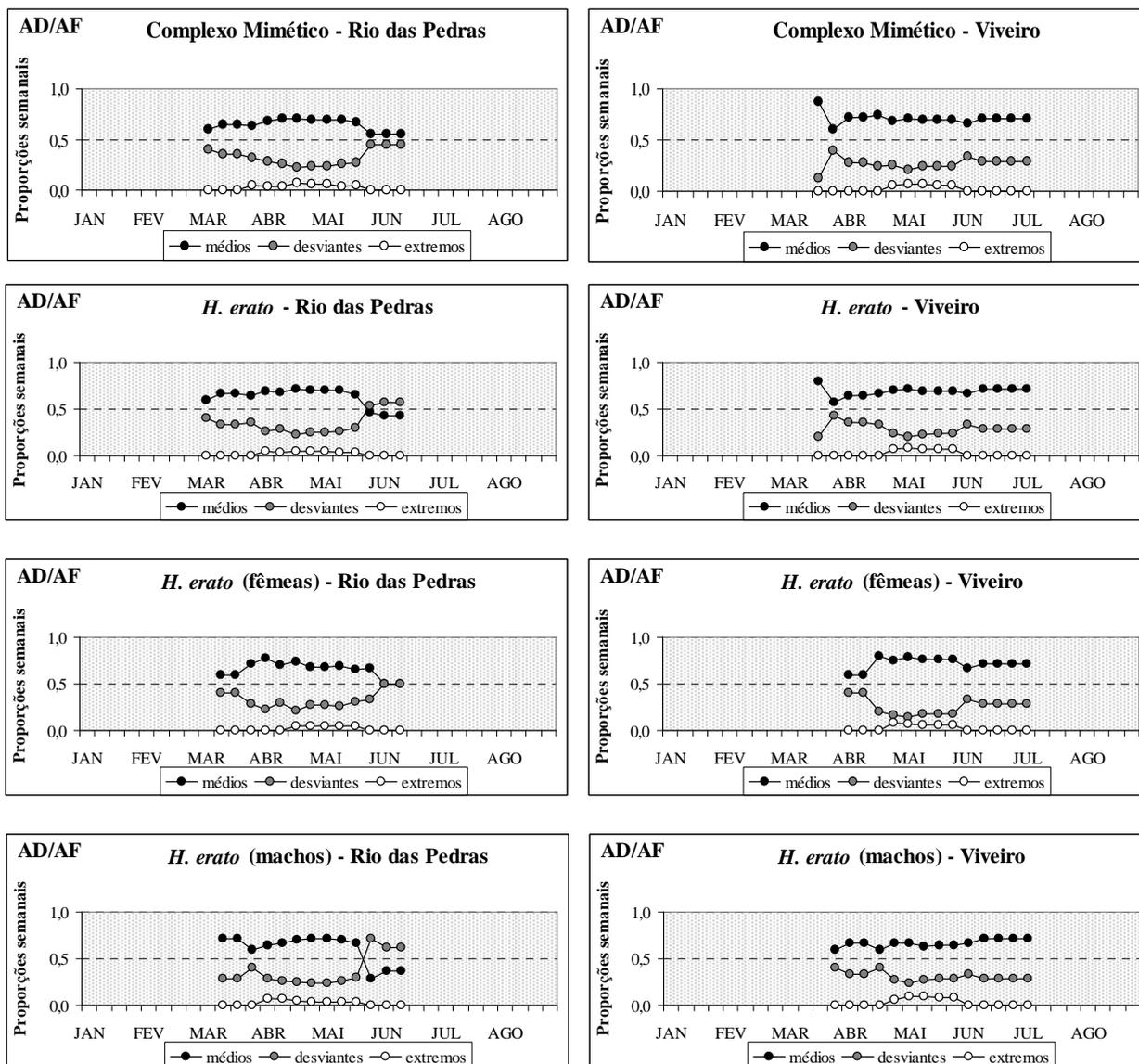


Figura 15 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável AD/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

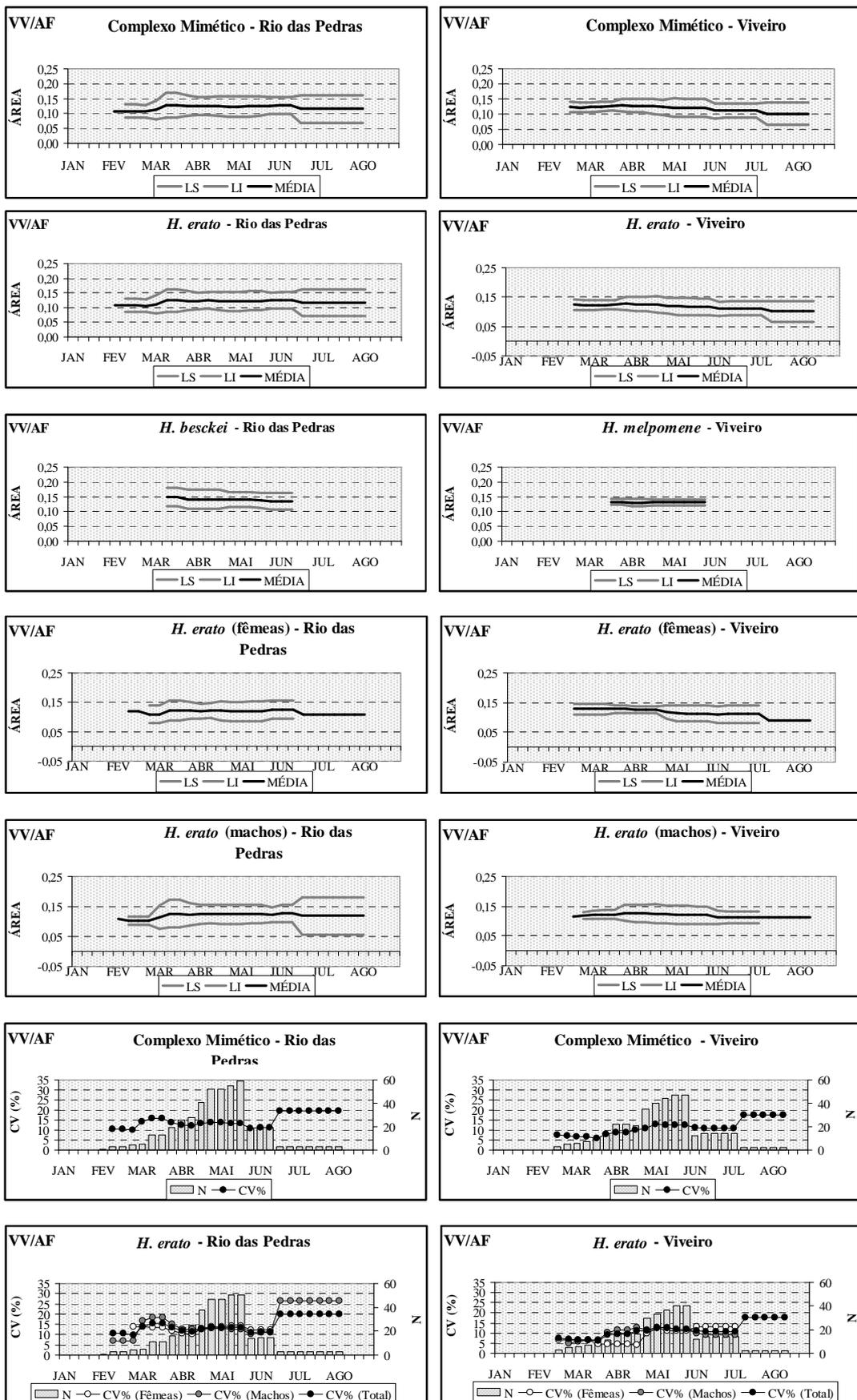


Figura 16 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável VV/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

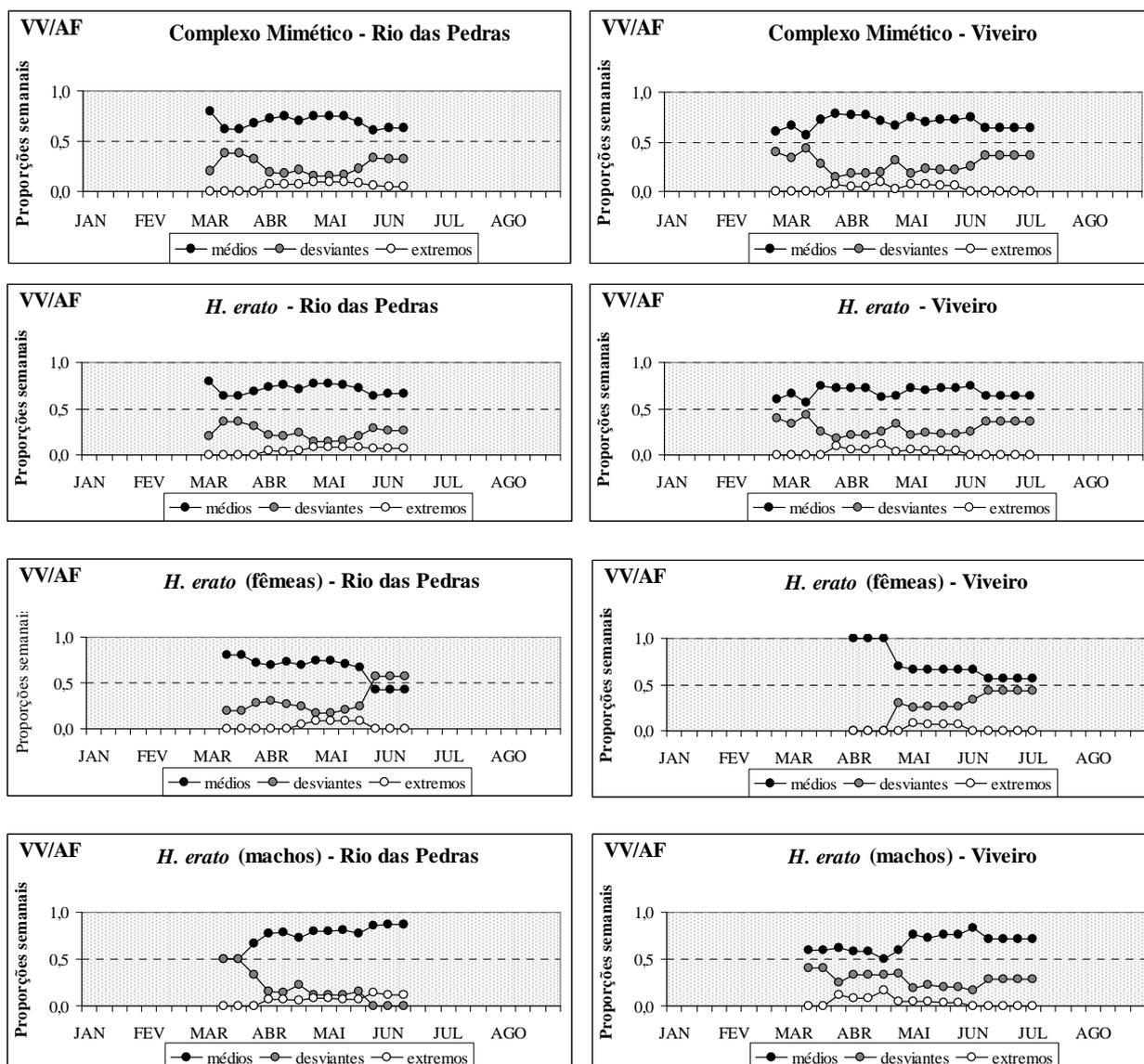


Figura 17 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável VV/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

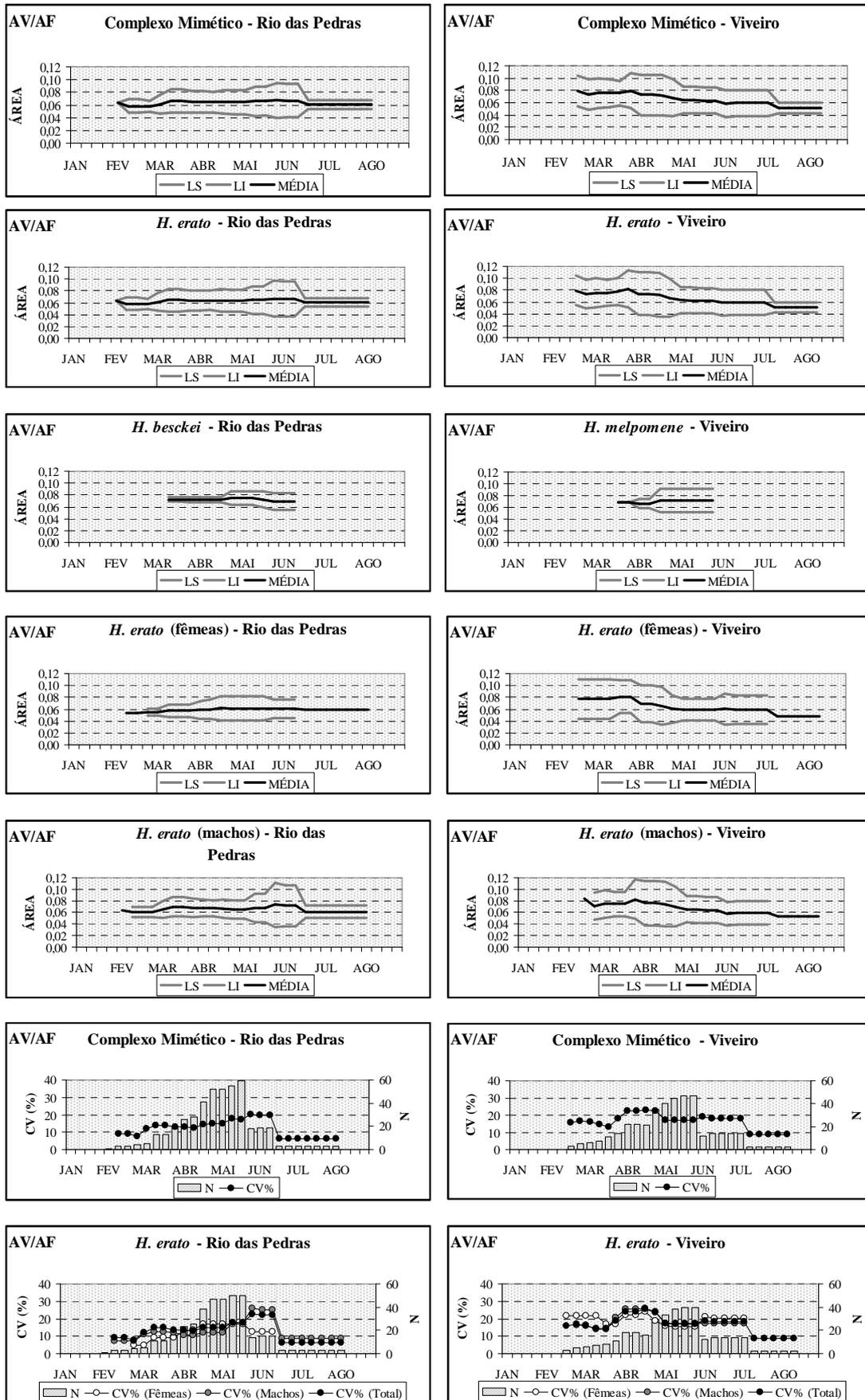


Figura 18 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável AV/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

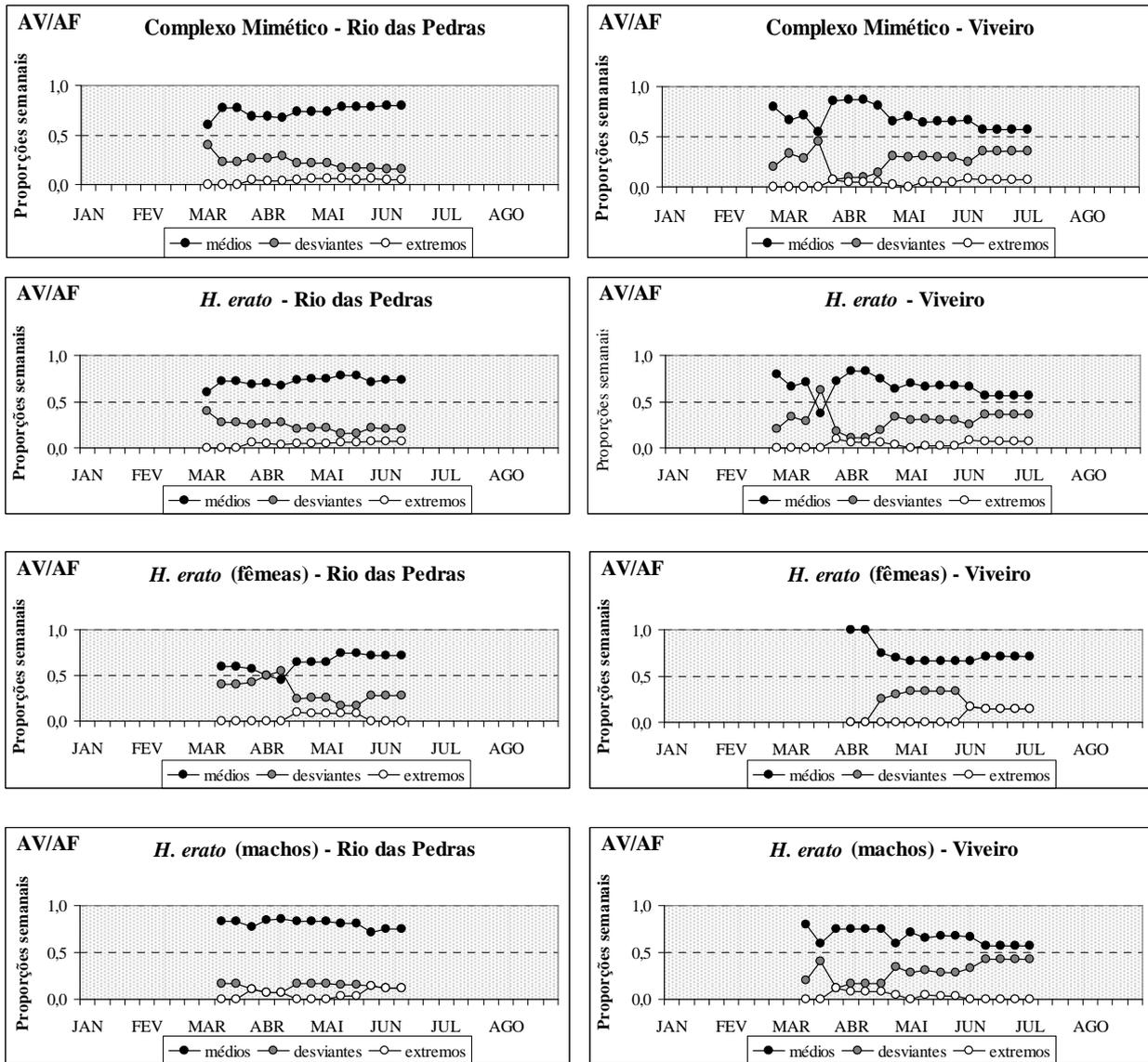


Figura 19 -Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável AV/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

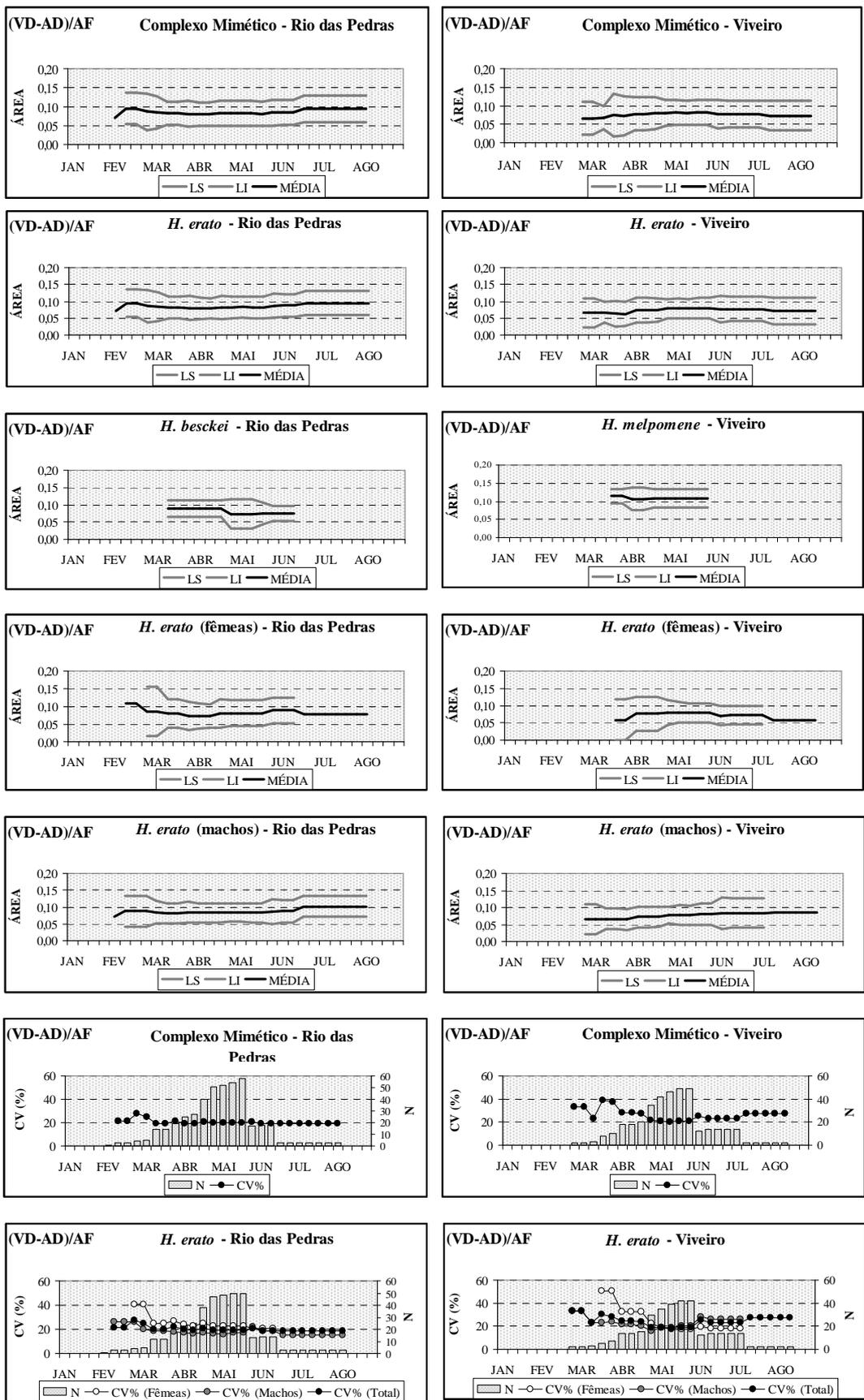


Figura 20 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável (VD - AD)/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

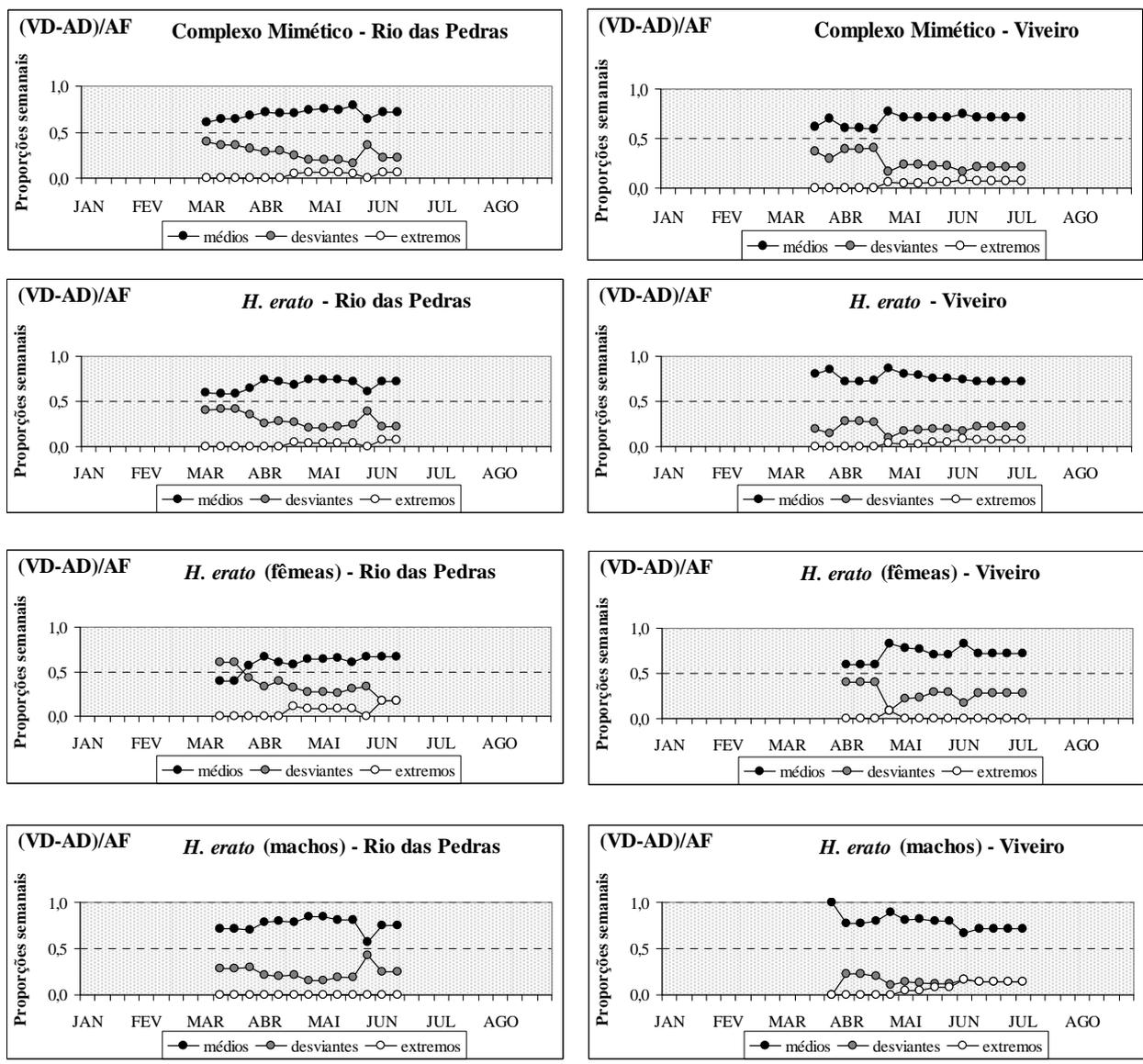


Figura 21 - Tendências temporais das freqüências relativas dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável (VD - AD)/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

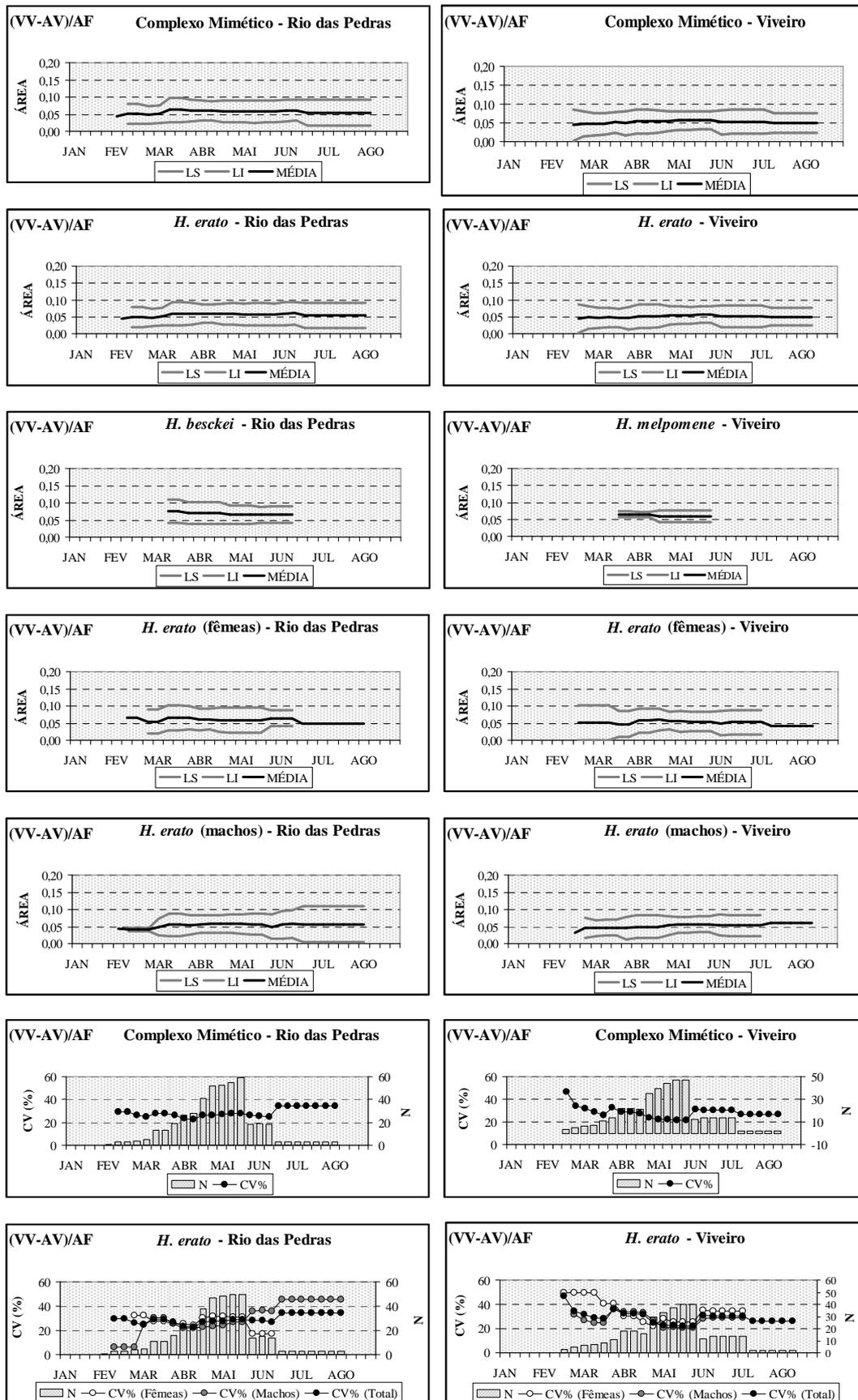


Figura 22 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável (VV - AV)/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

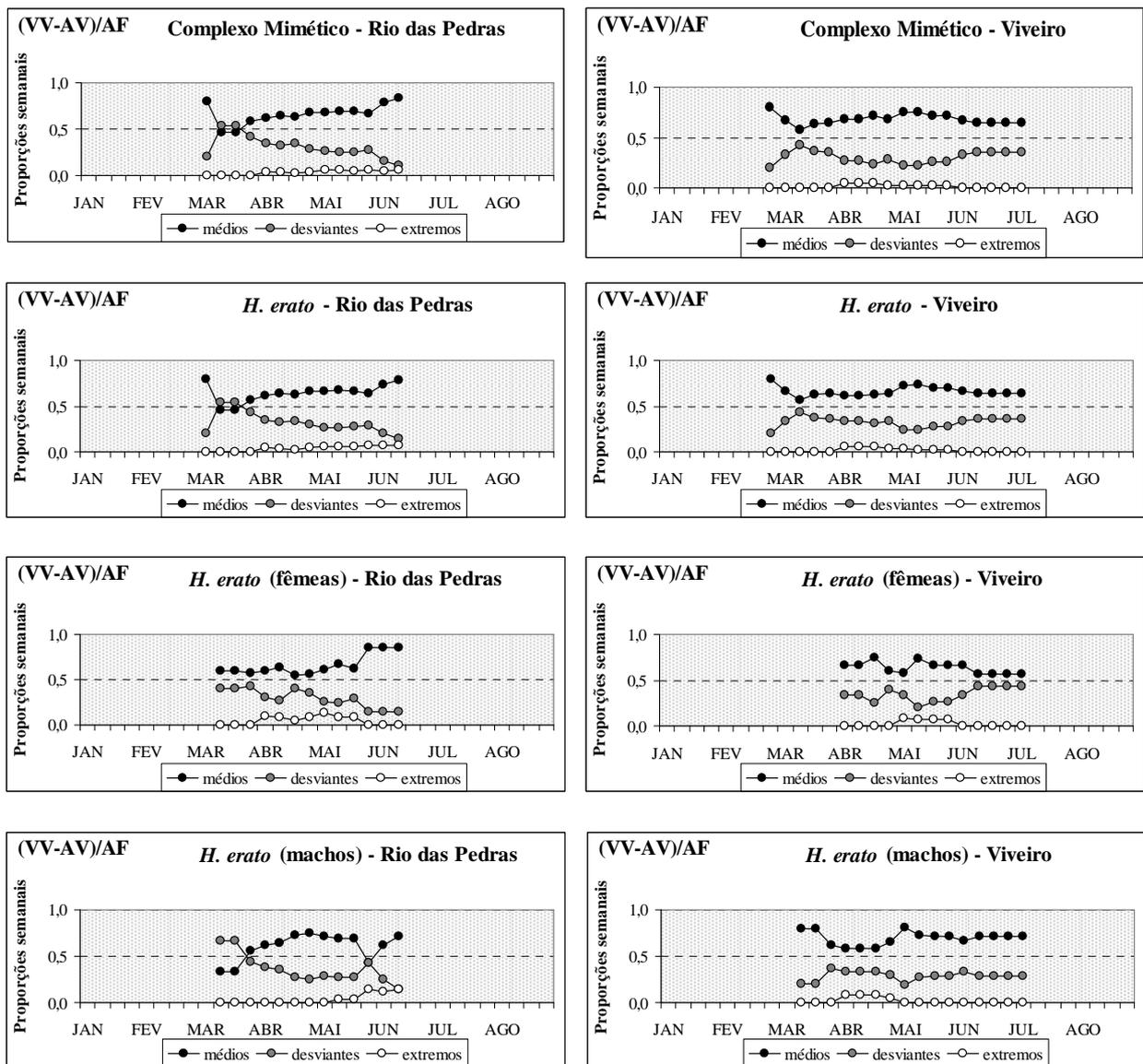


Figura 23 - Tendências temporais das frequências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável (VV - AV)/AF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

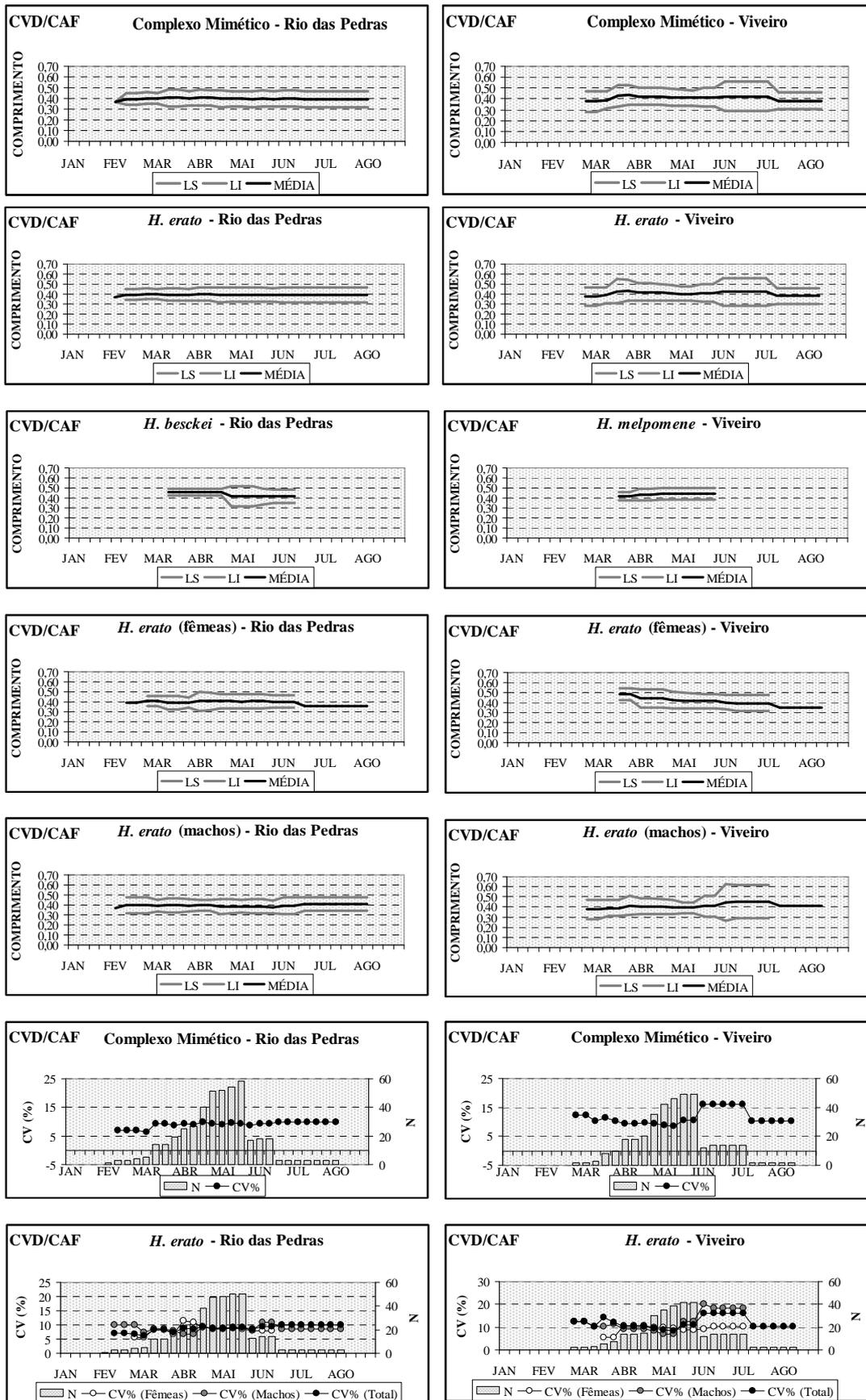


Figura 24 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável CVD/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

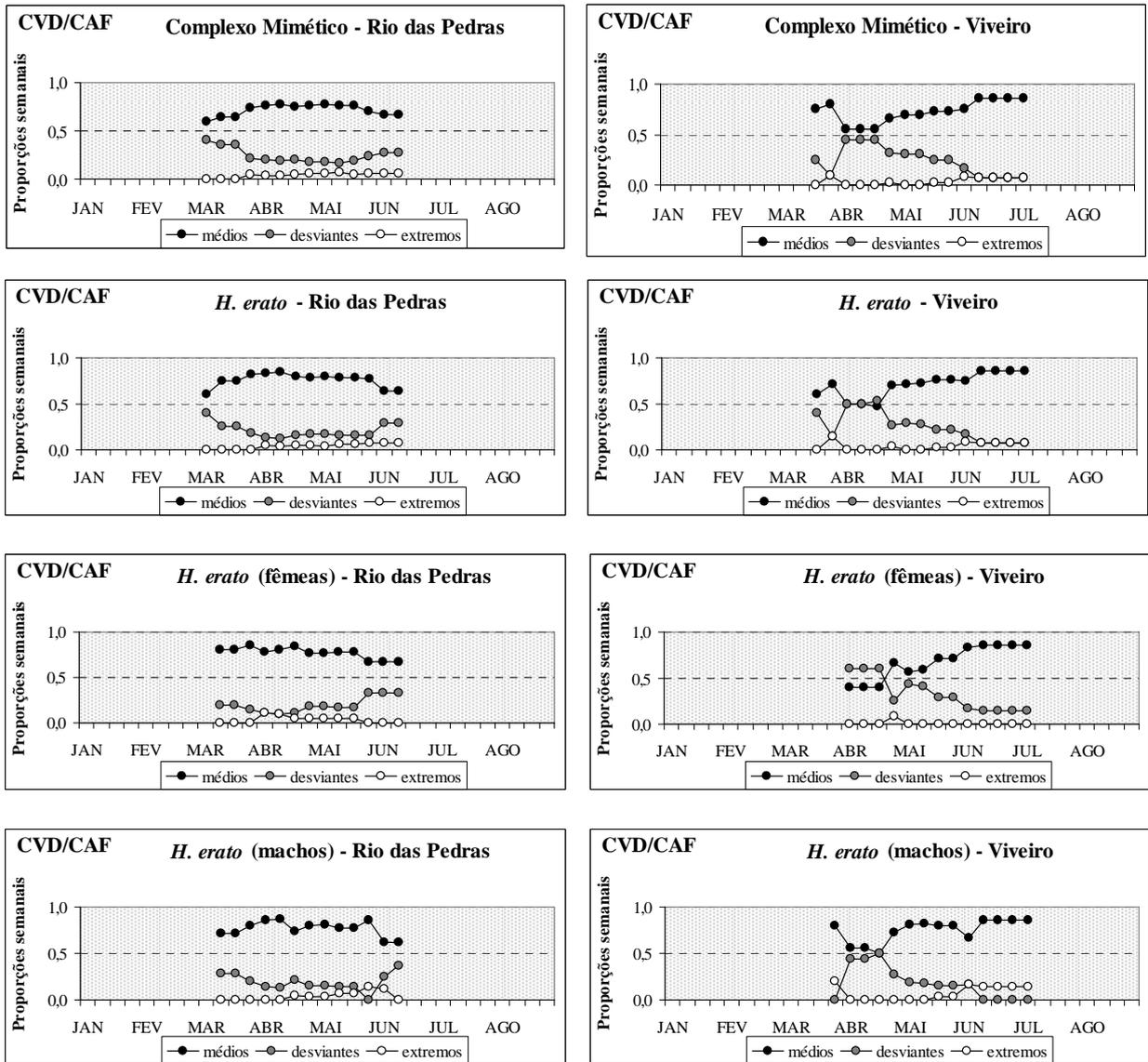


Figura 25 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável CVD/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

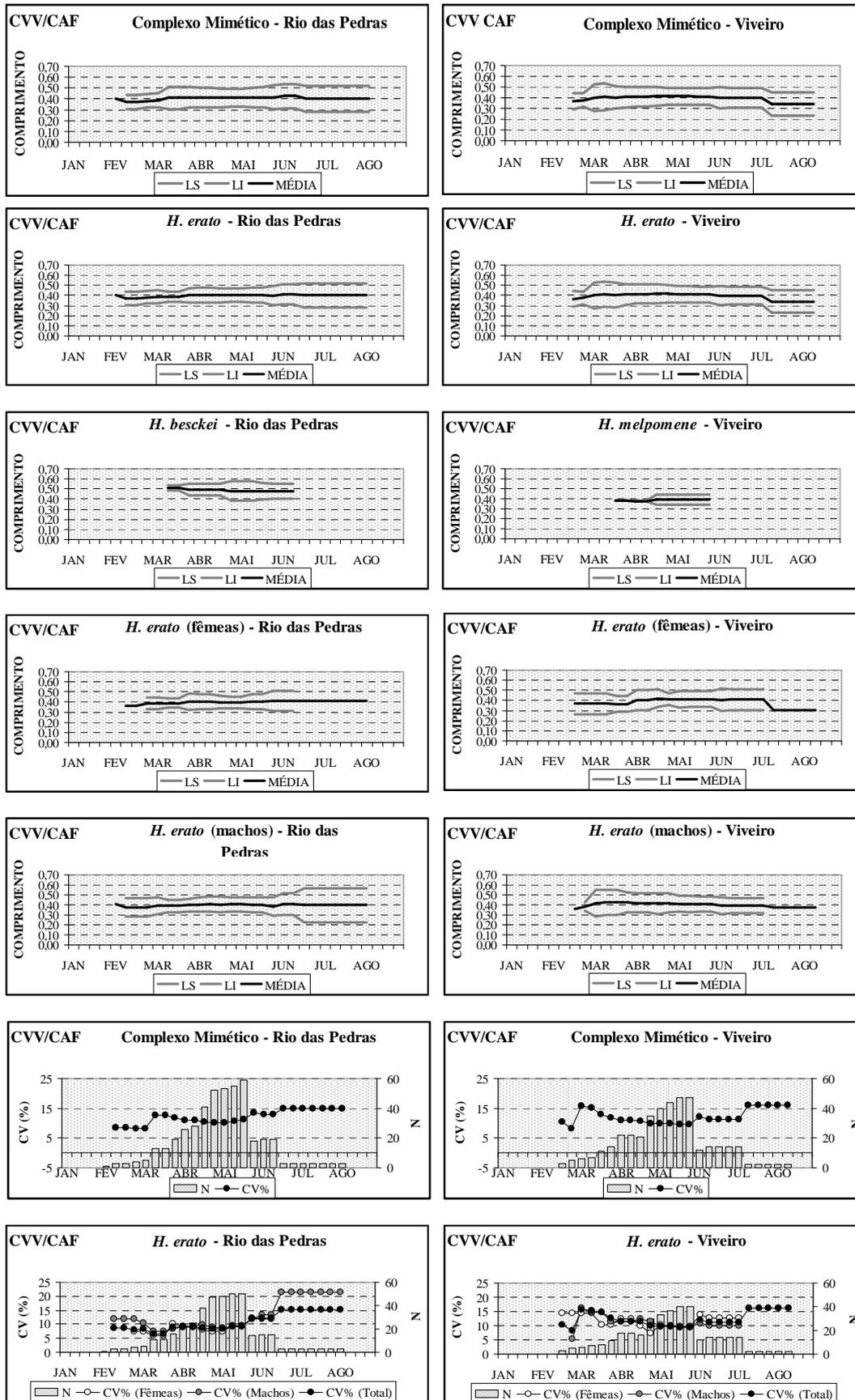


Figura 26 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável CVV/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

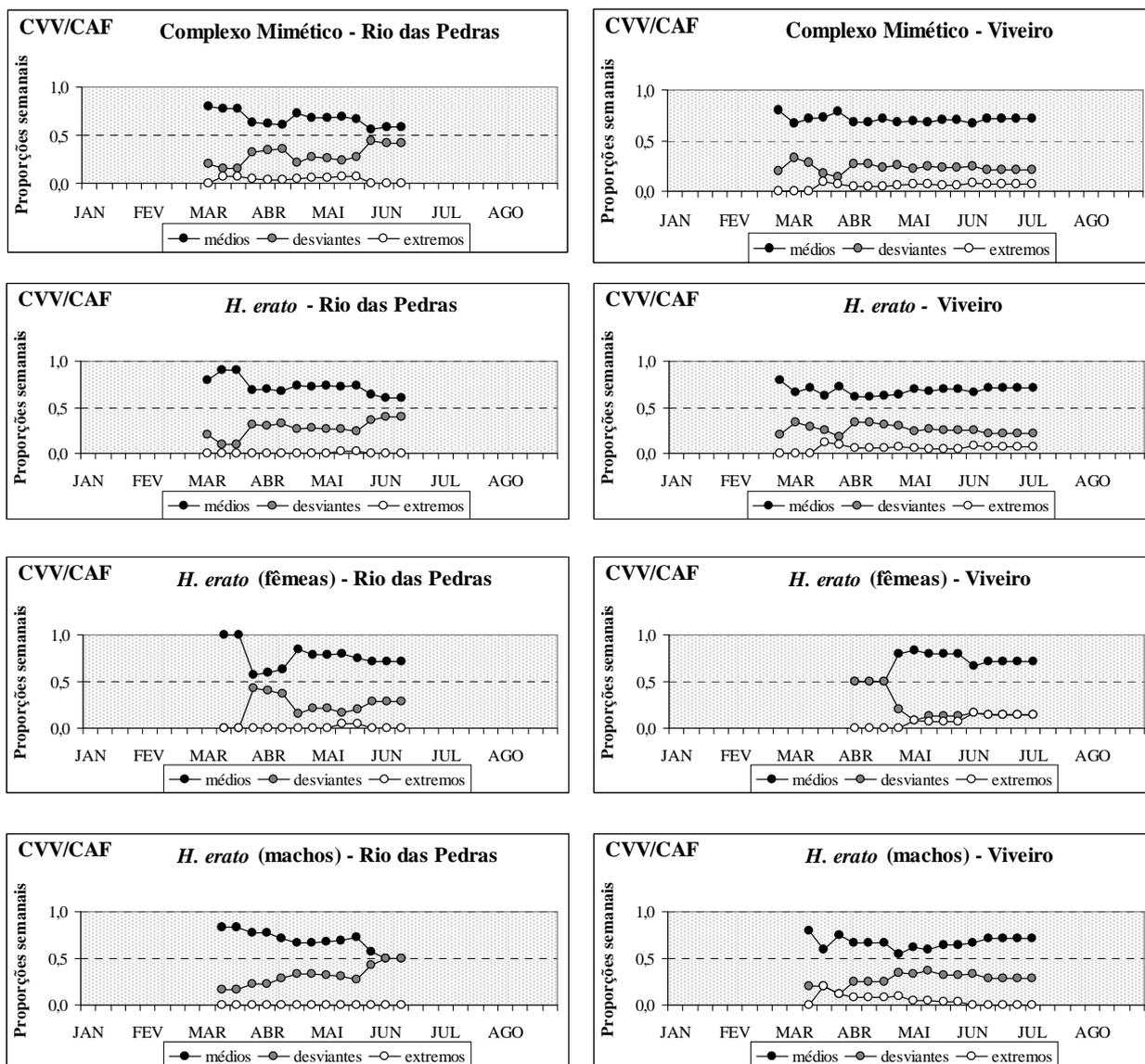


Figura 27 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável CVV/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

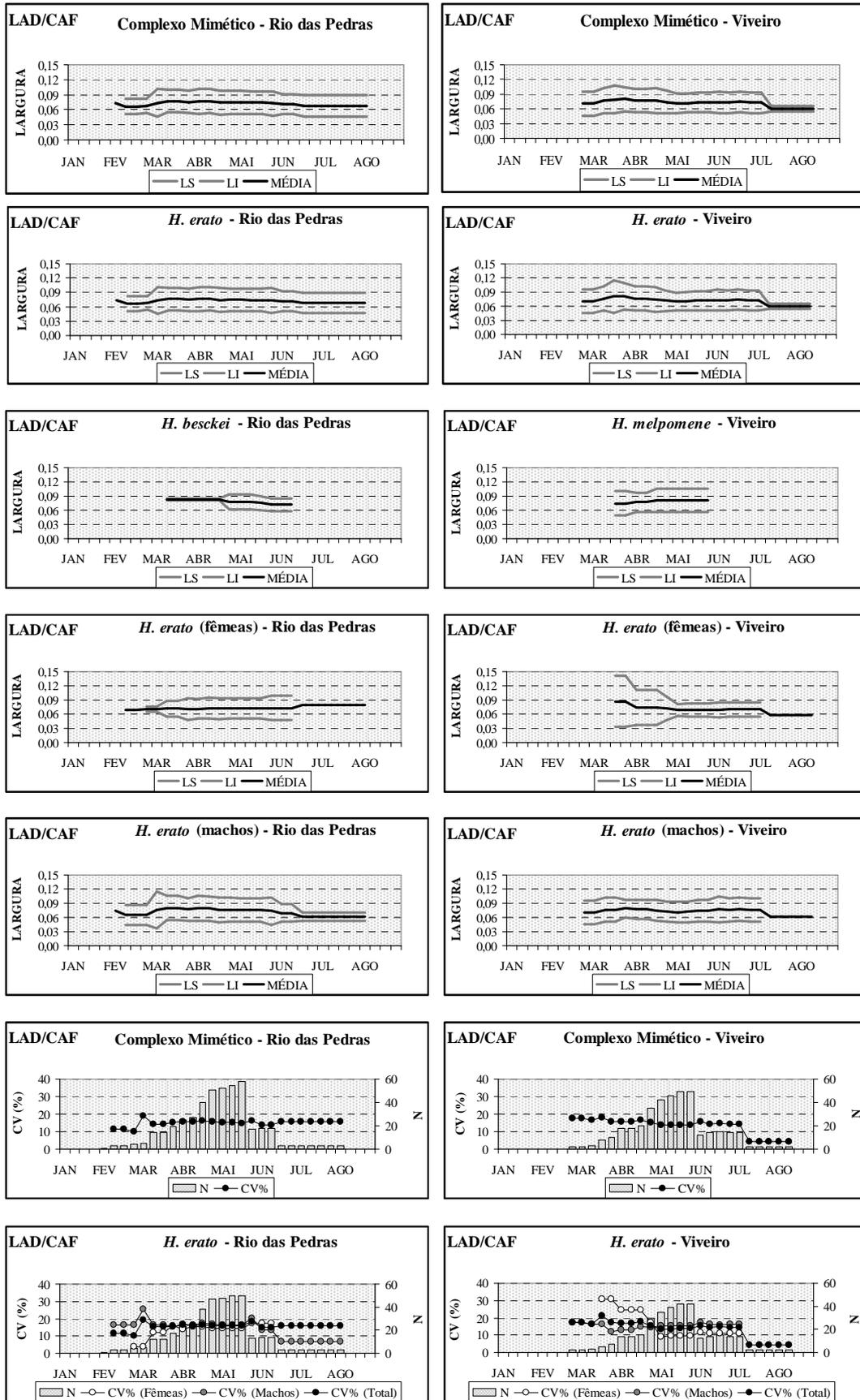


Figura 28 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável LAD/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

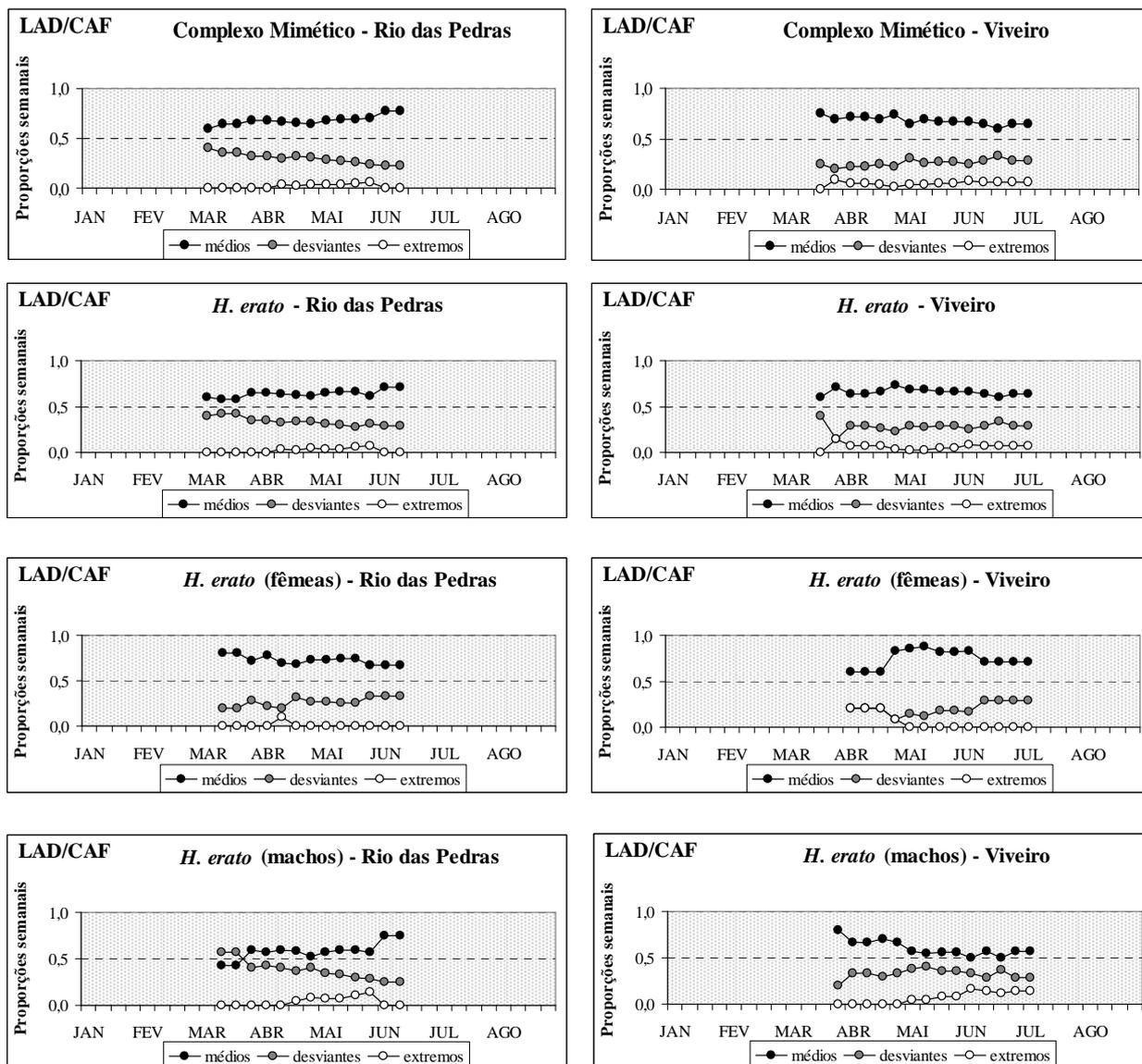


Figura 29 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável LAD/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

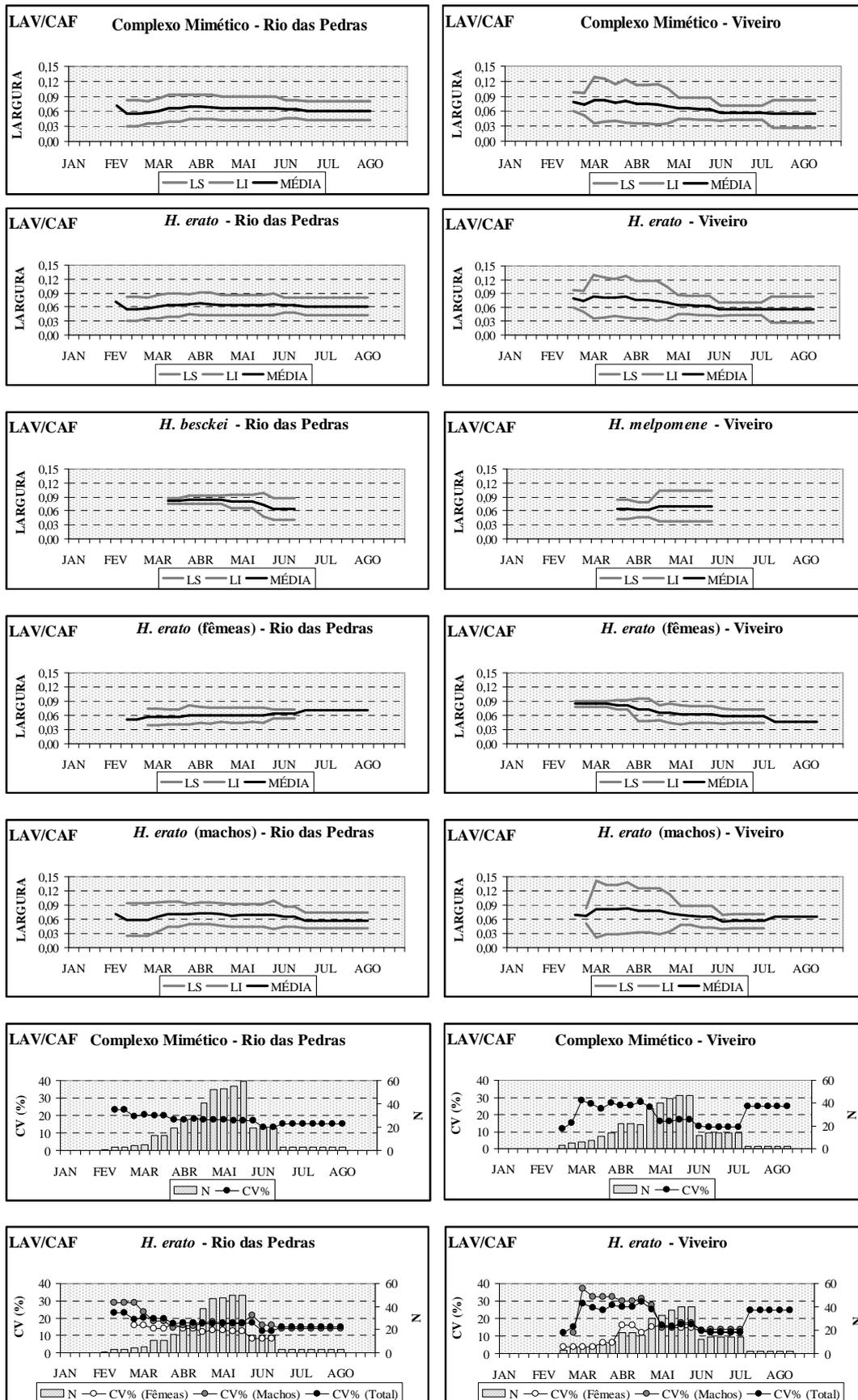


Figura 30 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável LAV/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

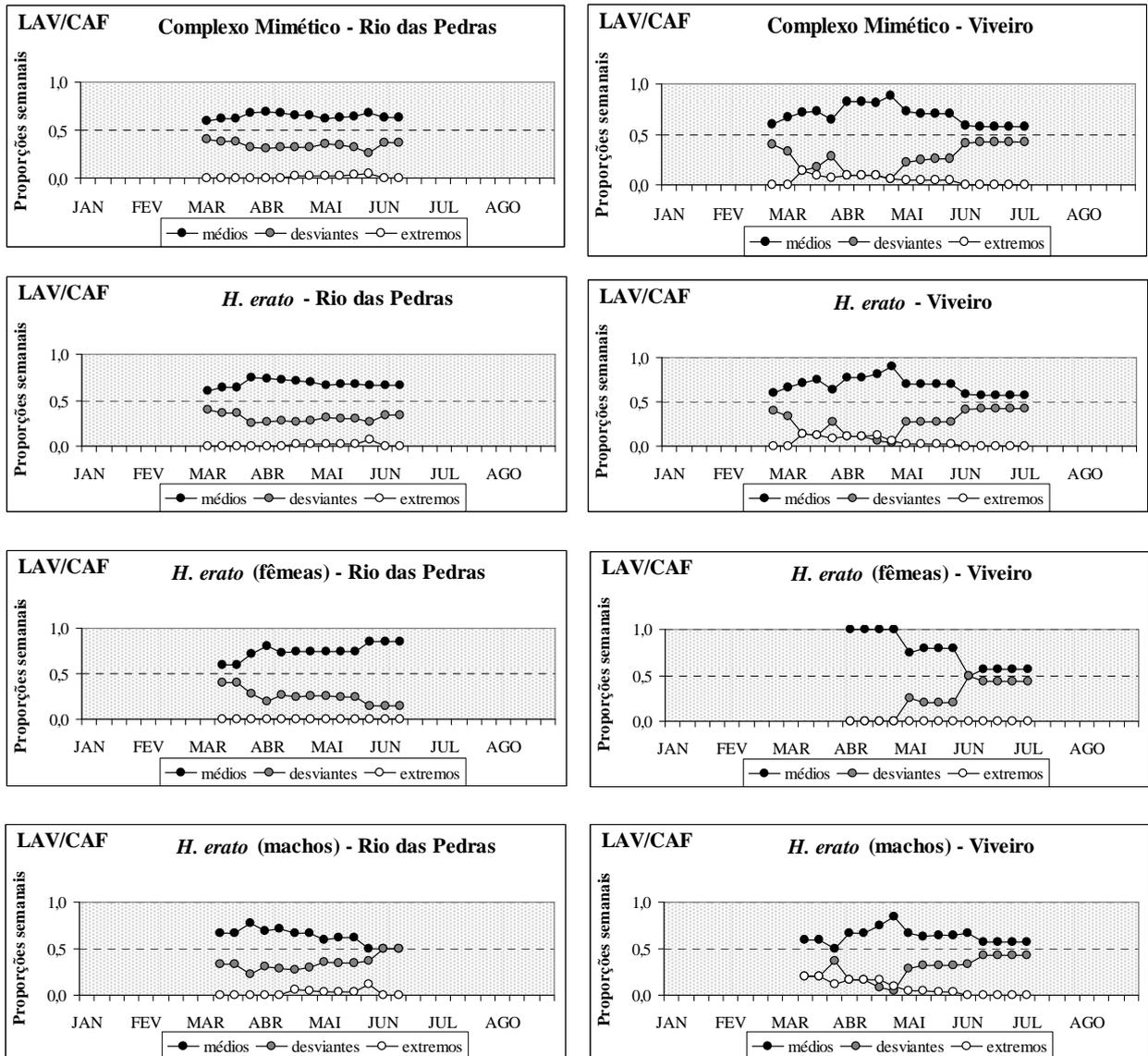


Figura 31 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável LAV/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

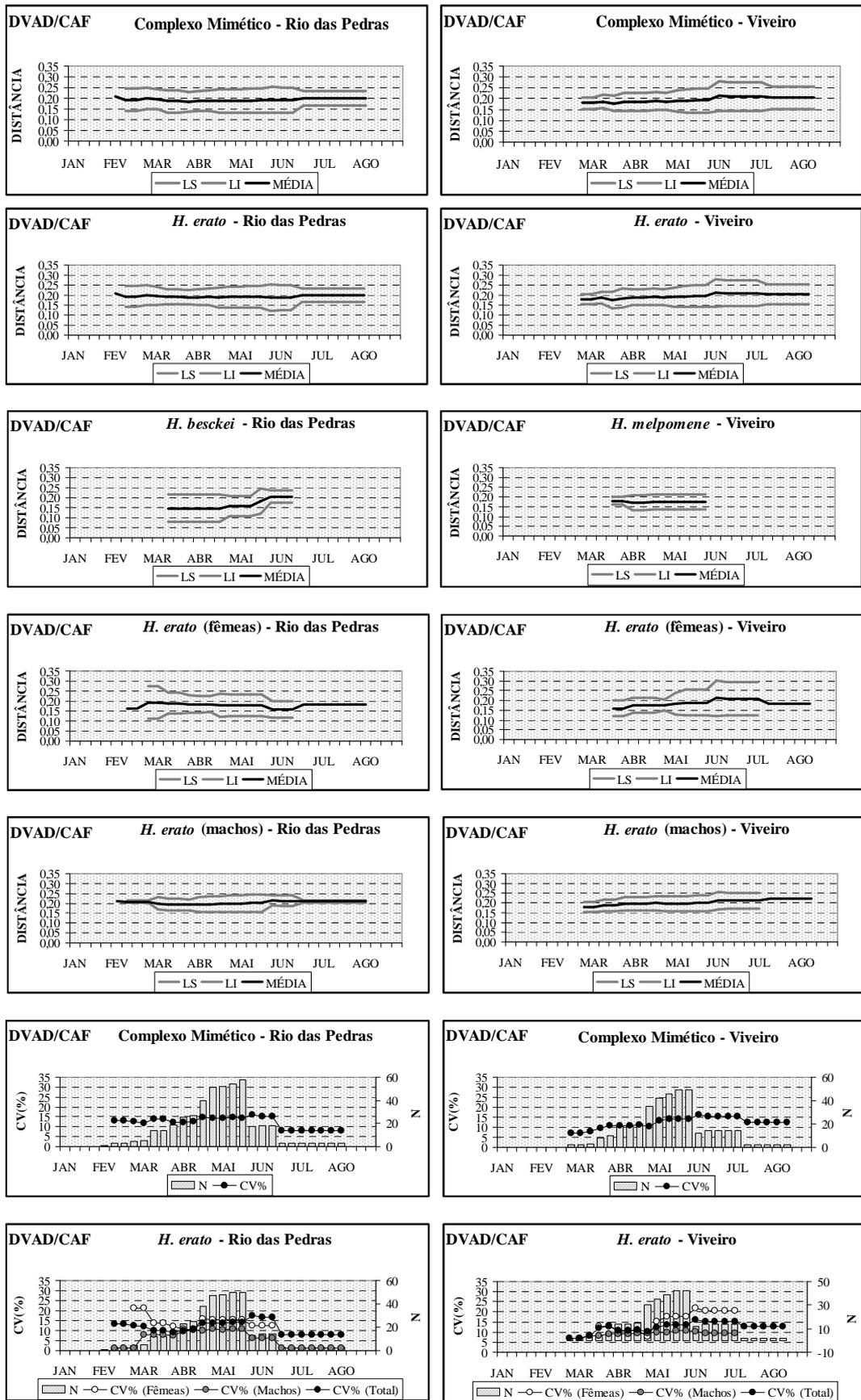


Figura 32 - Tendências temporais dos valores médio e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável DVAD/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

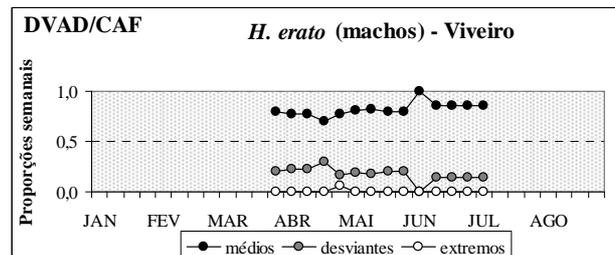
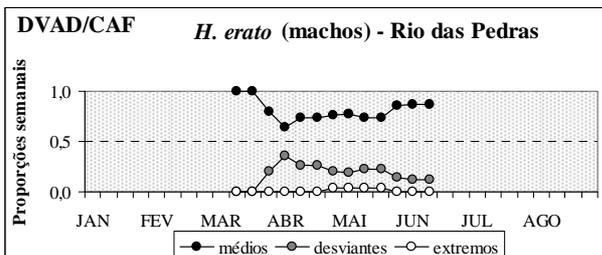
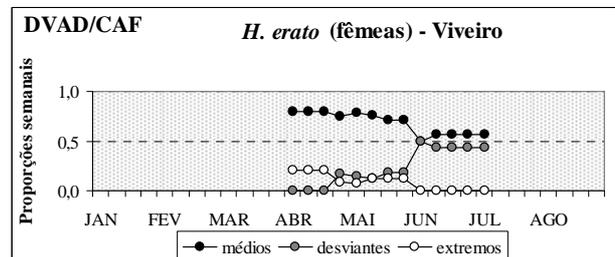
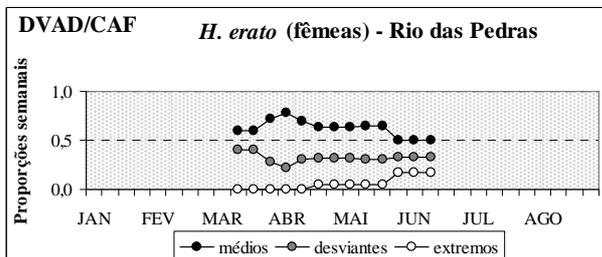
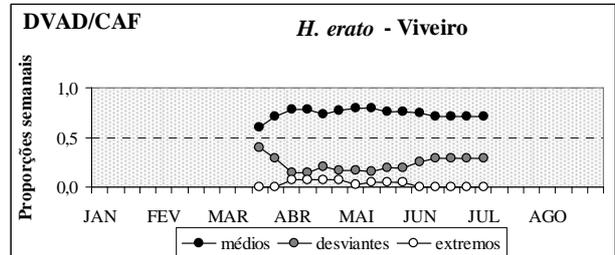
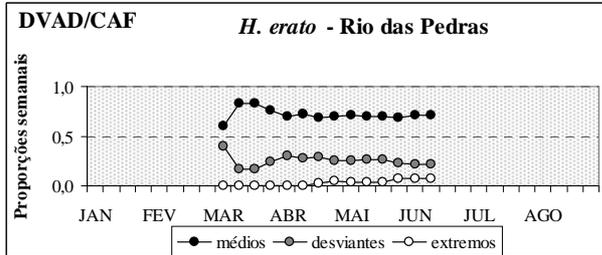
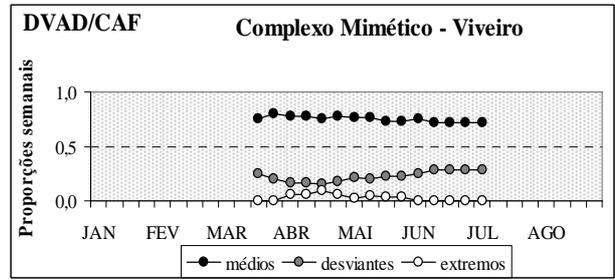
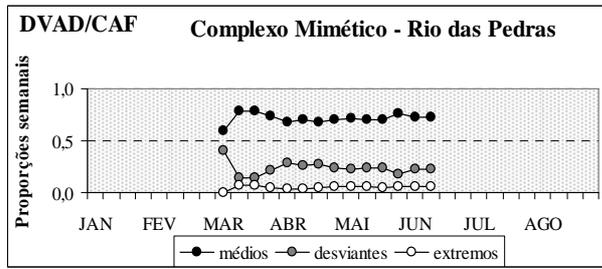


Figura 33 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável DVAD/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

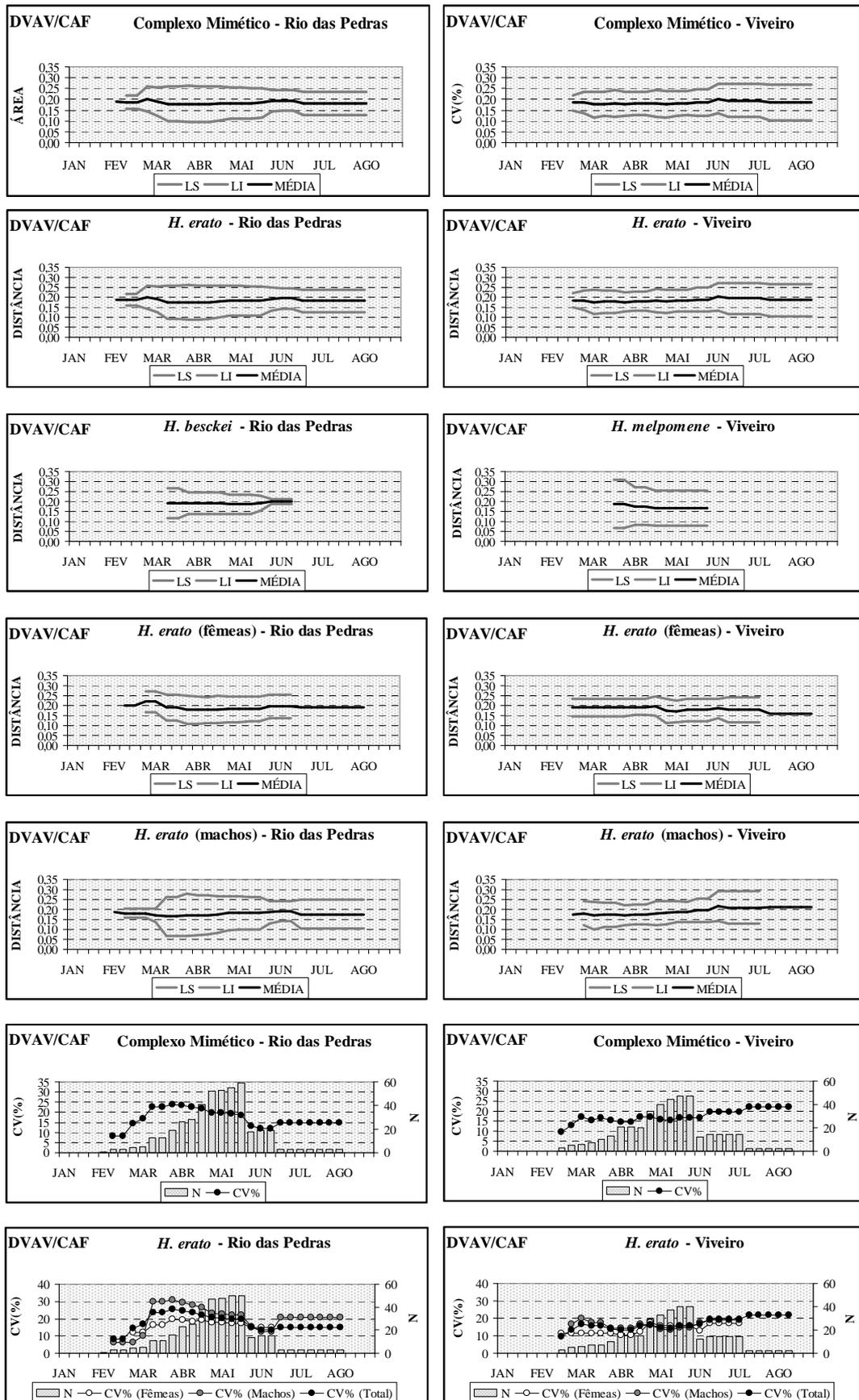


Figura 34 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável DVAV/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

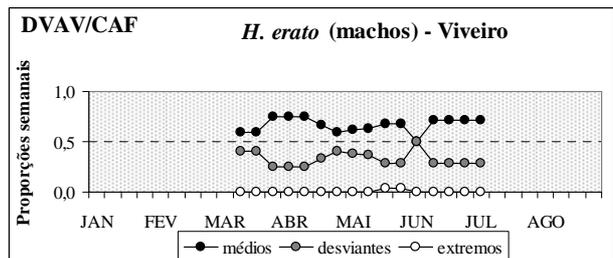
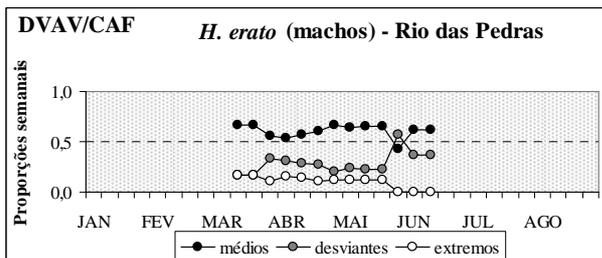
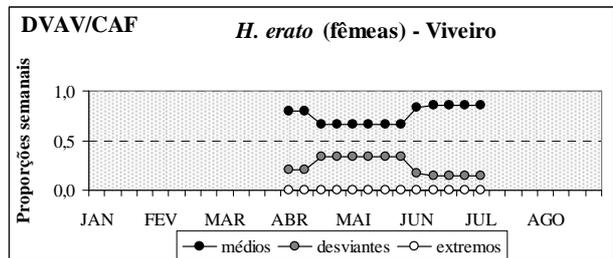
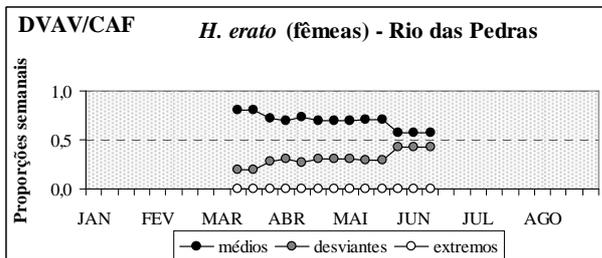
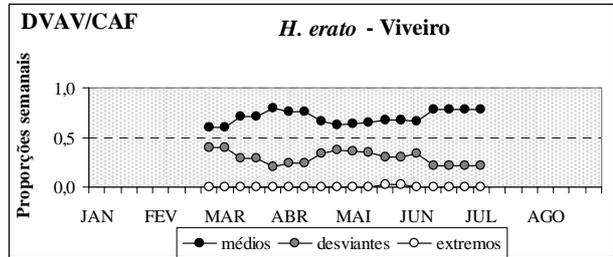
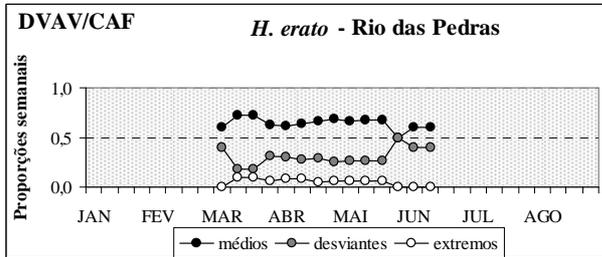
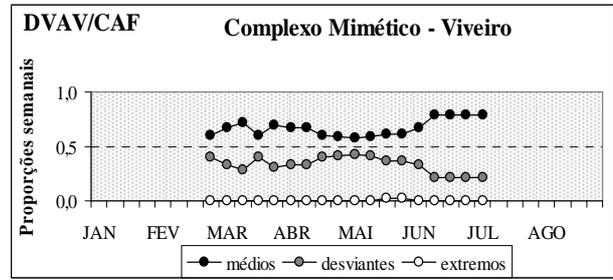
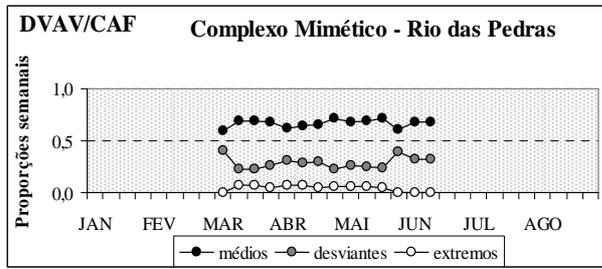


Figura 35 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável DVAV/CAF, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

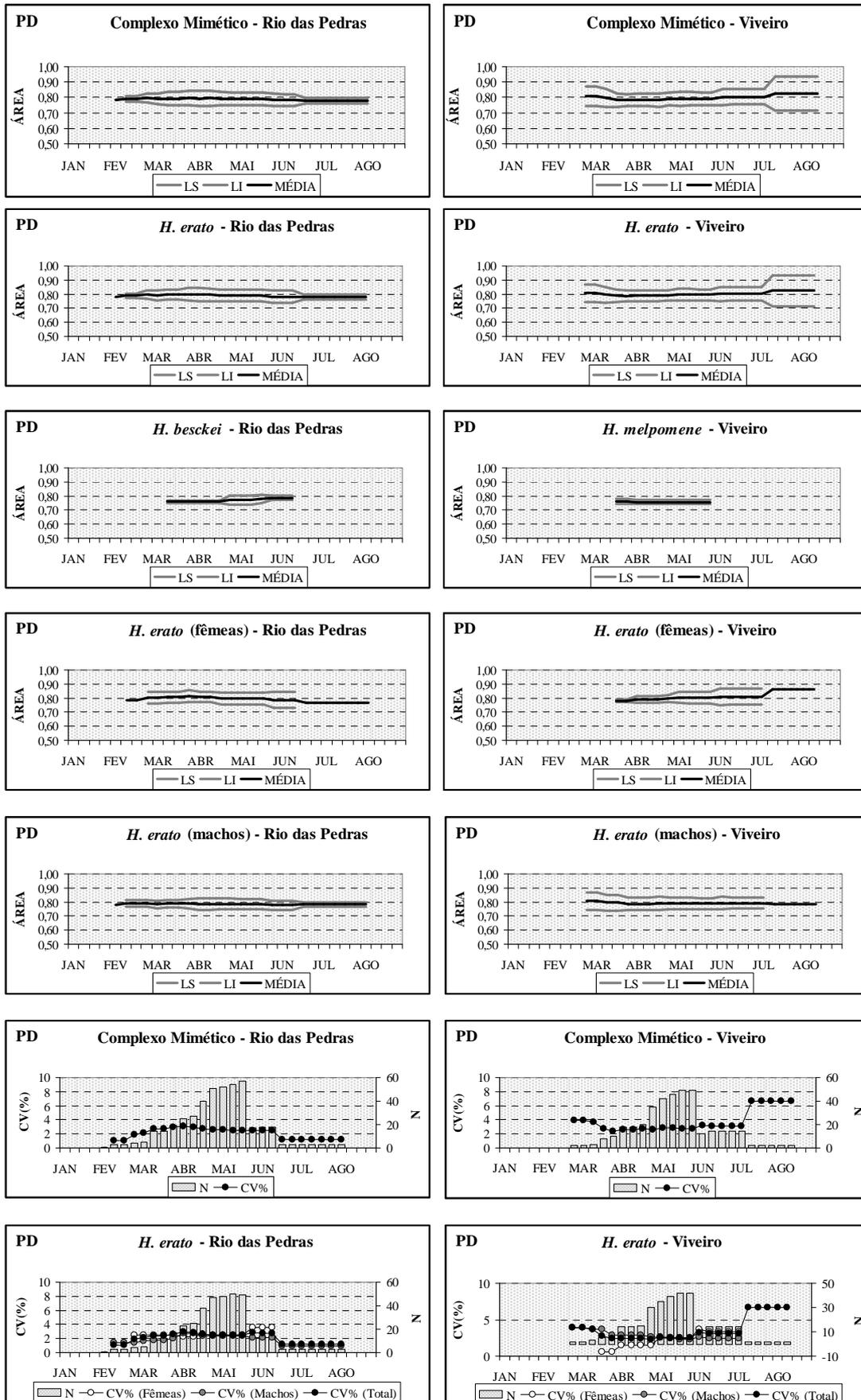


Figura 36 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável PD, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

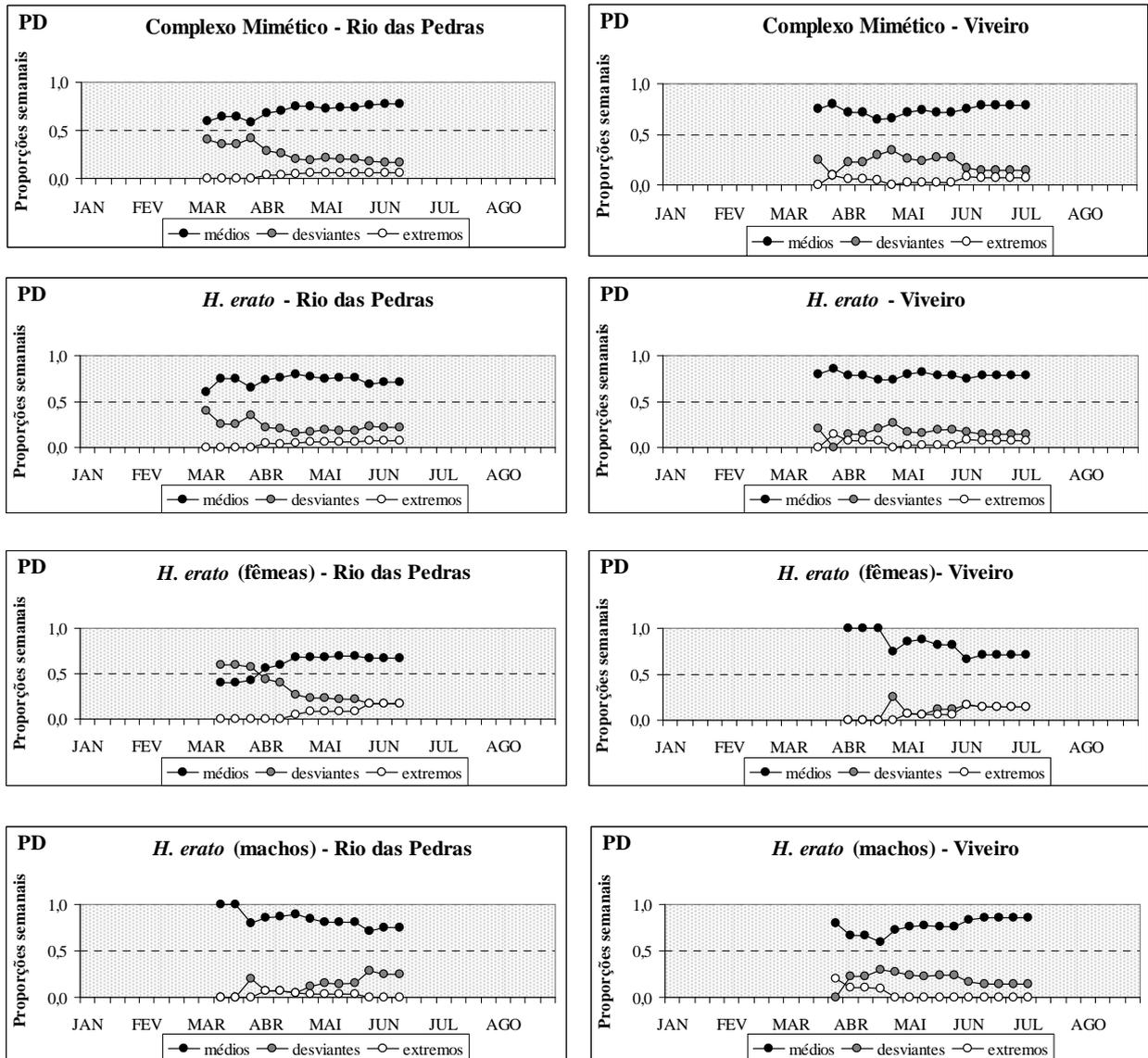


Figura 37 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável PD, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

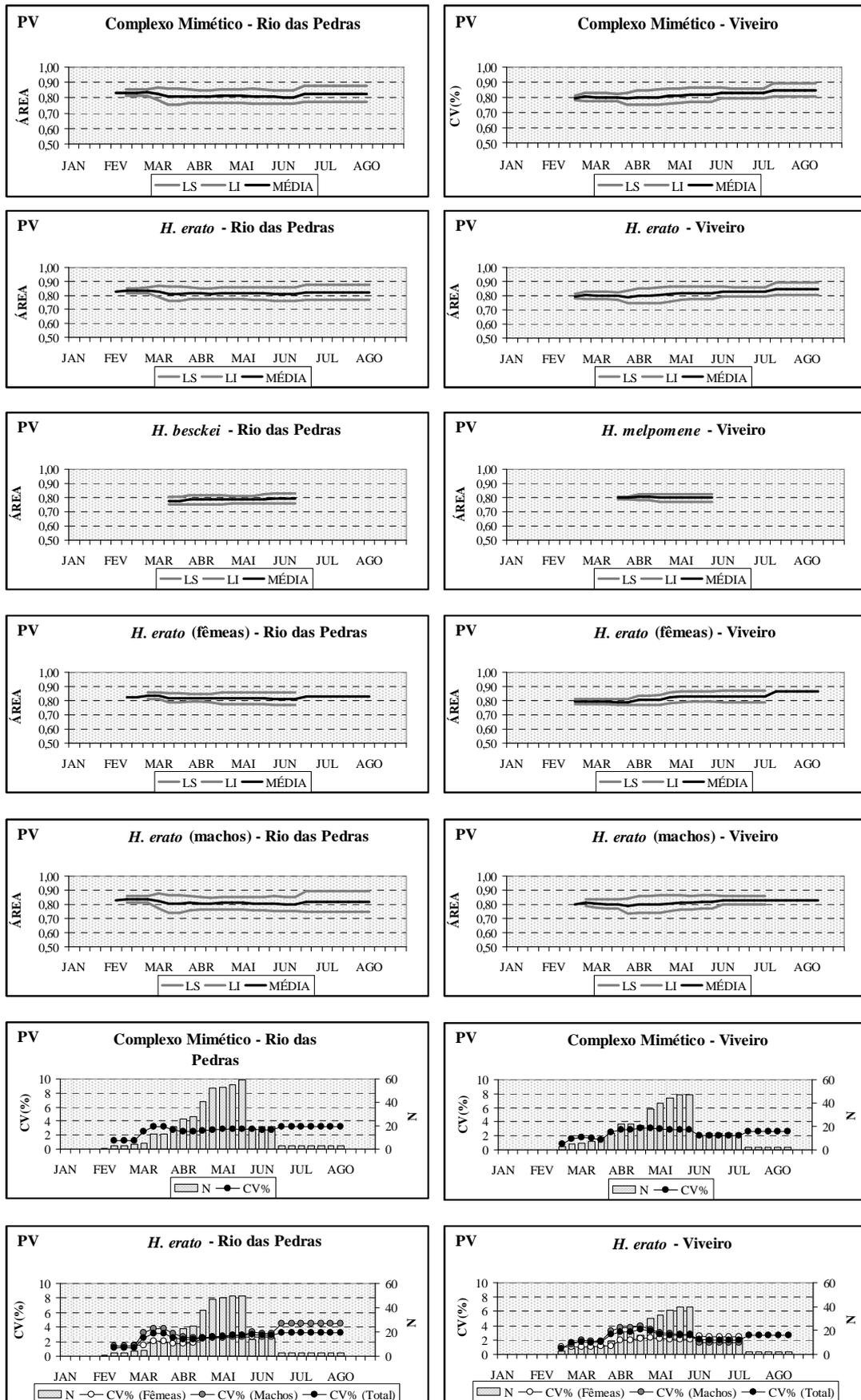


Figura 38 - Tendências temporais dos valores médios e dos coeficientes de variação semanais referentes à variável PV, em Rio das Pedras (a esquerda) e no Viveiro (à direita). Nos gráficos referentes às médias semanais, as mesmas vêm acompanhadas pelos limites inferiores (LI) e superiores (LS) equivalentes a dois desvios padrões em relação à média. As colunas representam os tamanhos populacionais semanais do complexo mimético ou de *H. erato* (N).

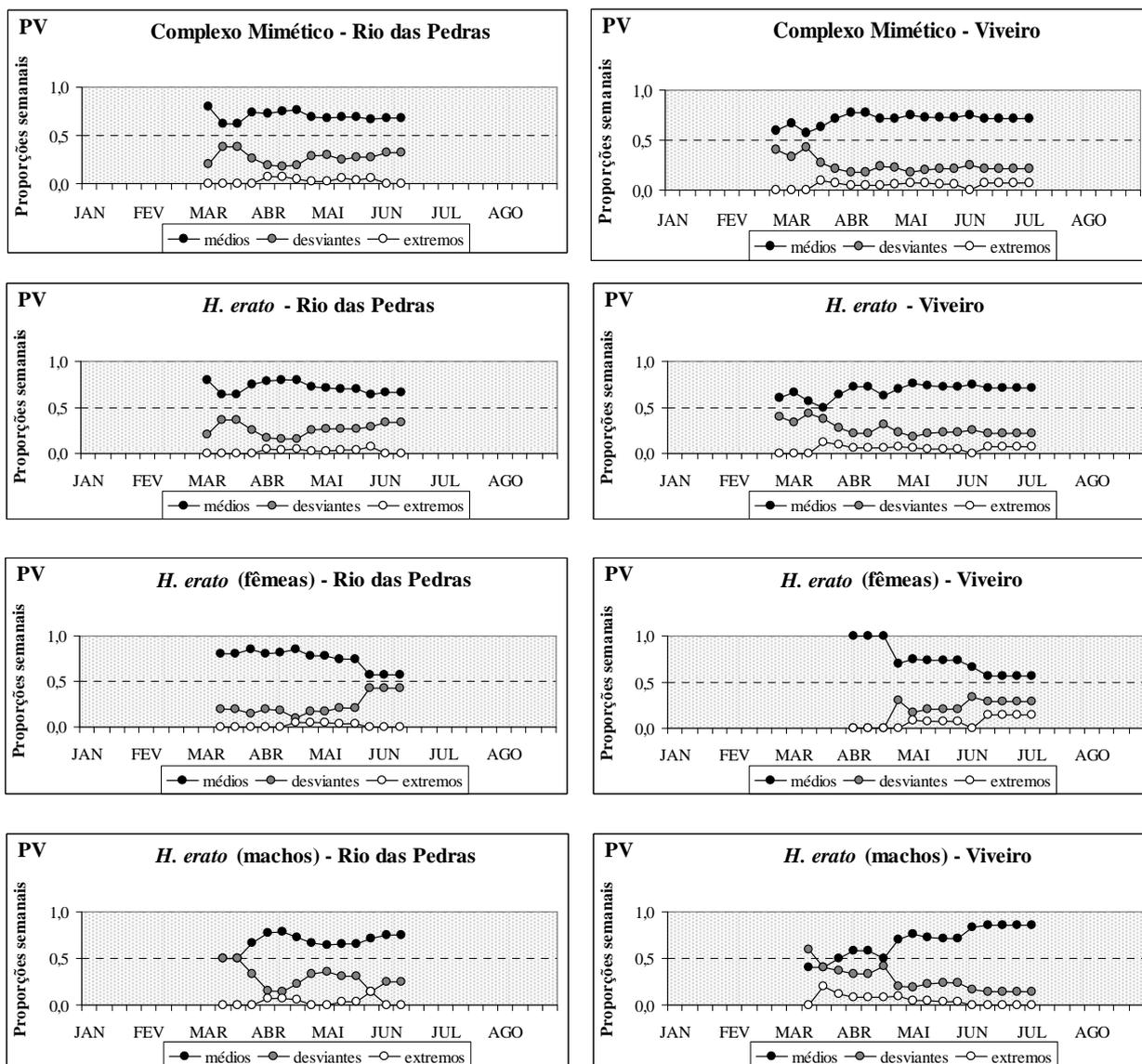


Figura 39 - Tendências temporais das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos) referentes à variável PV, em Rio das Pedras (à esquerda) e no Viveiro (à direita). Os indivíduos médios distavam não mais do que 1 desvio padrão da média semanal, os indivíduos desviantes se distanciavam da média semanal entre 1 e 2 desvios padrões e os indivíduos extremos apresentavam valores mais do que 2 desvios padrões distantes da média semanal.

4.3.2. Viveiro

4.3.2.1. VD/AF (Tabela 5, Figuras 12 e 13)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

O complexo mimético, em relação à mancha vermelha dorsal, apresentou uma diminuição significativa de seus valores médios semanais ($b = -0,0009$; $P = 0,0128$; $n = 15$), bem como a espécie *H. erato* ($b_1 = -0,0019$; $P = 0,0020$; $n = 13$). Nas fêmeas desta espécie também pôde-se observar essa mesma tendência ($b = -0,0019$; $P = 0,0061$; $n = 13$), distintamente aos machos, cuja mancha vermelha dorsal não apresentou uma tendência significativa de modificação temporal.

As diferenças entre *H. erato* e *H. melpomene* foram constantes ao longo do período de amostragem, mantendo-se em torno de 0,03. *H. melpomene* não pareceu apresentar uma tendência clara de variação temporal nos valores médios de VD/AF, mantendo-se em torno de 0,17 ao longo da estação, valor este fora da faixa de amplitude da espécie *H. erato*, cuja média variou ao redor de 0,13.

Os valores médios semanais das fêmeas de *H. erato* sofreram uma diminuição significativa, caindo de 0,14, no início da estação, até 0,10, ao fim do período de acompanhamento, enquanto os machos apresentaram um aumento não significativo ao longo da estação, subindo de 0,13 a 0,15. No mês de pico populacional (maio), os machos apresentavam valores médios semanais maiores dos que os das fêmeas. Ao longo da maior parte da estação, no entanto, as médias semanais referentes às fêmeas de *H. erato* apresentaram valores superiores aos dos machos ($b_2 = -0,0333$; $P = 0,0271$; $n = 13$). Há uma clara divergência entre as médias semanais das fêmeas e dos machos.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

As curvas dos coeficientes de variação semanais de VD/AF apresentaram uma inclinação negativa estatisticamente significativa, no que se refere ao anel mimético ($b = -0,0024$; $P = 0,0154$; $n = 15$) e à espécie *H. erato* ($b = -0,0023$; $P = 0,0149$; $n = 15$). Os c.v. semanais das fêmeas de *H. erato*, ao contrário, aumentaram ao longo da estação ($b = 0,0035$; $P = 0,0001$; $n = 13$), o que também pode ser evidenciado pela associação negativa existente entre as médias e os desvios padrões dos seus valores semanais ($r_s = -0,9075$; $P < 0,0001$; $n = 13$). As

curvas de ambos os sexos de *H. erato* são muito semelhantes no que se refere aos valores observados. Os c.v. das fêmeas, dos machos e da espécie como um todo se situaram, nos meses de pico de crescimento, em torno de 9%. Entretanto, no que se refere às tendências temporais observadas, pôde-se constatar uma oposição entre os sexos de *H. erato*. O aumento semanal significativo dos coeficientes de variação das fêmeas constrasta com o aparente declínio verificado para os machos.

À medida que a estação de amostragem transcorreu, houve um aumento significativo das proporções semanais dos indivíduos médios ($b=0,0086$; $P<0,0001$; $n=15$) e uma diminuição significativa das proporções dos indivíduos desviantes ($b=-0,0214$; $P=0,0001$; $n=15$) no complexo mimético como um todo. As frequências relativas dos indivíduos extremos também sofreram um significativo aumento no tempo ($b=0,0095$; $P=0,0026$; $n=15$). Na espécie *H. erato*, pôde-se observar uma significativa diminuição da proporção semanal de indivíduos desviantes ($b=-0,0139$; $P=0,0030$; $n=15$) e um crescimento significativo das frequência relativas semanais dos indivíduos extremos ($b=0,0130$; $P<0,0001$; $n=15$). Os indivíduos médios apresentaram proporções semanais relativamente constantes, ao longo do período de amostragem, assumindo valores altos em torno de 0,85. Nas fêmeas de *H. erato*, houve uma diminuição significativa das desviantes ($b=-0,0275$; $P=0,0005$; $n=13$) e um aumento das fêmeas médias ($b=0,0050$; $P=0,0311$; $n=13$) e extremas ($b=0,0147$; $P=0,0009$; $n=13$) com o passar das semanas. Já dentre os machos, não se observou nenhuma tendência temporal significativa, com exceção do aumento (marginalmente significativo) das proporções semanais dos indivíduos extremos ($b=0,0078$; $P=0,0522$; $n=14$). Verificou-se um contexto de seleção normalizadora no complexo mimético, onde houve um aumento nas proporções dos indivíduos médios. Tal contexto não se verificou nas curvas referentes à espécie *H. erato*. Esta diferença pode estar relacionada ao fato de que a proporção inicial dos indivíduos médios já era bem alta desde o início da estação, por volta de 0,80, valor este que só foi atingido, no anel mimético, no final da estação.

4.3.2.2. AD/AF (Tabela 6, Figuras 14 e 15)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Em relação à área relativa da barra amarela dorsal, existiu uma diminuição significativa dos valores médios semanais referentes ao anel mimético ($b = -0,0013$; $P = 0,0001$; $n = 15$), com o transcorrer da estação. Da mesma forma, tal tendência se manifestou em *H. erato* ($b_1 = -0,0012$; $P = 0,0506$; $n = 15$), bem como nos machos ($b = -0,0014$; $P = 0,0026$; $n = 14$) desta espécie.

Os valores das médias semanais de AD/AF, no início da estação, giravam em torno de 0,07 em ambas as espécies mais abundantes deste complexo mimético. Estes valores mantiveram-se constantes, ao longo da estação, em *H. melpomene*, mas sofreram uma diminuição significativa em *H. erato*. Não houve uma convergência aparente entre as médias semanais de *H. erato* e de *H. melpomene*. Ambas as curvas de variação temporal das médias semanais compreenderam a mesma faixa de variação, sendo que os valores relativos à primeira espécie situaram-se em torno de 0,06 e os da segunda próximos a 0,07.

As fêmeas de *H. erato* exibiram médias semanais de AD/AF um pouco mais altas (0,08) que as dos machos (0,07) no início da estação favorável. Somente os machos de *H. erato* apresentaram uma tendência significativa à diminuição de AD/AF ao longo das semanas. Apesar da ausência de significância estatística no que se refere à existência de dimorfismo sexual, os maiores valores semanais foram encontrados nos machos. Somente no final do período de amostragem as médias destes caíram até valores próximos a 0,06, o qual foi o valor semanal mais comum nas fêmeas. Houve uma variação temporal mais ou menos paralela entre as médias semanais de ambos os sexos de *H. erato*.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Não houve uma tendência estatisticamente significativa no que se refere à variação temporal dos coeficientes de variação de AD/AF observados em ambos os sexos de *H. erato*. No entanto, tanto a espécie como um todo ($b = 0,0034$; $P = 0,0075$; $n = 15$) quanto o complexo mimético em sua totalidade ($b = 0,0039$; $P = 0,0011$; $n = 15$) apresentaram um aumento temporal significativo dos seus coeficientes de variação semanais. O aumento da variabilidade semanal observado ao nível do anel mimético, em virtude da aparente estabilidade dos seus c.v. semanais em torno de valores próximos a 16%, e também por decorrência da falta de uma associação significativa entre suas médias e desvios padrões semanais,

parece ser resultante do declínio observado nas médias semanais (que constitui o denominador na fórmula do cálculo do coeficiente de variação).

Durante os meses de maior tamanho populacional (abril e maio), os c.v. da espécie assumiram valores em torno de 17%. A mesma descrição pode ser realizada para os machos que, no entanto, exibiram valores ao final da estação em torno de 13%. Já as fêmeas de *H. erato* apresentaram c.v. semanais distintos daqueles presentes nos machos; seus valores iniciais e finais aproximaram-se de 22%, com um declínio acentuado durante o pico de abundância populacional (14%). Durante as semanas de pico populacional, houve maior variação entre os machos de *H. erato*.

Nenhuma das curvas de variação temporal nas proporções semanais de indivíduos médios, desviantes ou extremos, referentes ao anel mimético, à espécie *H. erato* ou às suas fêmeas, mostrou uma tendência significativa ao longo da estação. Com relação aos machos de *H. erato*, entretanto, houve um aumento significativo das proporções semanais dos indivíduos médios ($b=0,0033$; $P=0,0025$; $n=14$) e um declínio significativo das proporções referentes aos indivíduos desviantes ($b= -0,0029$; $P=0,0462$; $n=14$). Ao longo da estação, as proporções semanais das fêmeas médias apresentaram comportamentos variados. Comparando-se os valores iniciais e os finais, pode-se considerar que houve um crescimento de 0,60 para 0,72 nas proporções semanais das fêmeas médias. No entanto, ao longo da maior parte da estação de amostragem, foi observada uma nítida queda, após a elevação inicial até a frequência de 0,80. Já nos machos, pôde-se observar um claro e constante acréscimo, com a proporção semanal de indivíduos médios subindo de quase 0,60 até cerca de 0,72. Ao longo de quase toda a estação, as frequências relativas semanais de fêmeas médias foram maiores que as apresentadas pelos machos médios.

4.3.2.3. VV/AF (Tabela 7, Figuras 16 e 17)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios semanais de VV/AF, referentes ao complexo mimético existente no Viveiro, sofreram uma diminuição significativa durante o período de amostragem ($b= -0,0016$; $P<0,0001$; $n=15$), decaindo de valores próximos a 0,12 para médias ao redor de 0,10. Tal diminuição, ao longo do tempo, também pôde ser verificada na espécie *H. erato* ($b_1= -0,0019$; $P=0,0012$; $n=13$), em suas

fêmeas ($b = -0,0019$; $P = 0,0010$; $n = 13$) e nos machos desta espécie ($b = -0,0016$; $P = 0,0001$; $n = 14$).

No início da estação de crescimento, as médias semanais das espécies *H. erato* e *H. melpomene* apresentavam valores bem próximos: 0,125 na primeira e 0,13 na segunda. As médias semanais da área relativa da mancha vermelha ventral, em *H. erato*, apresentaram valores em torno de 0,10, ao final da estação de amostragem; tendência, esta, distinta daquela demonstrada pelas médias semanais de *H. melpomene*, que se apresentaram estáveis, ao longo de toda a estação, em valores próximos a 0,13. Ou seja, as médias semanais de VV/AF, para as espécies mais comuns neste complexo mimético, divergiram ao longo da estação, como resultado da diminuição significativa observada em *H. erato*.

As curvas referentes às médias semanais da área relativa da mancha vermelha ventral, em ambos os sexos de *H. erato*, exibiram tendências temporais semelhantes e valores observados na mesma faixa de amplitude, havendo uma variação temporal mais ou menos paralela entre as suas médias semanais.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais sofreram um significativo aumento ao longo da estação, no que se refere ao complexo mimético ($b = 0,0034$; $P < 0,0001$; $n = 15$), à *H. erato* ($b = 0,0030$; $P = 0,0003$; $n = 15$) e às fêmeas desta espécie ($b = 0,0059$; $P = 0,0003$; $n = 13$). De valores iniciais próximos a 7%, os c.v. semanais alcançaram, ao final da estação, valores ao redor de 12%. À medida que as médias semanais de VV/AF decresceram, ao longo do período de amostragem, os desvios padrões respectivos sofreram uma elevação estatisticamente significativa (anel mimético: $r_s = -0,4963$; $P = 0,0362$; $n = 15$; *H. erato*: $r_s = -0,4545$; $P = 0,0581$; $n = 15$; fêmeas de *H. erato*: $r_s = -0,8911$; $P < 0,0001$; $n = 13$). A inspeção visual das curvas referentes às médias semanais de VV/AF, em *H. erato* e *H. melpomene*, indicaram um nível de variação menor para a última espécie.

As fêmeas apresentaram um aumento significativo dos c.v. semanais, ao longo do período de amostragem, partindo de valores iniciais próximos a 5% e alcançando valores ao redor de 13%. Os coeficientes de variação dos machos de *H. erato* não exibiram tendências de modificação temporal significativas, apresentando valores iniciais próximos aos das fêmeas, para logo em seguida atingir patamares ao redor dos 13% e, a seguir, chegar acerca dos 8%.

Dentre os níveis de consideração analisados, somente ambos os sexos de *H. erato* exibiram tendências temporais significativas das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. As freqüências relativas semanais das fêmeas médias diminuíram com o passar do tempo ($b = -0,0253$; $P = 0,0006$; $n = 13$) e as das desviantes aumentaram ao longo das semanas ($b = 0,0258$; $P = 0,0002$; $n = 13$). O padrão de variação temporal exibido pelos machos de *H. erato* foi completamente contrário ao observado nas fêmeas, com um crescimento significativo das proporções semanais dos machos médios ($b = 0,0071$; $P = 0,0038$; $n = 14$) e uma diminuição significativa das proporções semanais dos desviantes ($b = -0,0045$; $P = 0,0427$; $n = 14$). As proporções semanais das fêmeas médias decaíram de 1,00 para cerca de 0,57, enquanto as proporções semanais das desviantes iniciaram a estação em 0,00 e alcançaram cerca de 0,42. As freqüências relativas semanais dos machos médios aumentaram ao longo da estação (de valores iniciais próximos a 0,60 para valores ao redor de 0,72 ao final do período) e as dos machos desviantes exibiram um decréscimo com o tempo (de valores iniciais próximos a 0,40 para proporções finais ao redor de 0,28).

4.3.2.4. AV/AF (Tabela 8, Figuras 18 e 19)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios semanais da área relativa da barra amarela ventral, no Viveiro, apresentaram um significativo decréscimo ao longo da estação, seja para o complexo mimético em sua totalidade ($b = -0,0025$; $P < 0,0001$; $n = 15$), para as fêmeas de *H. erato* ($b = -0,0013$; $P = 0,0450$; $n = 13$) ou para os machos desta espécie ($b = -0,0032$; $P < 0,0001$; $n = 14$). *H. erato* também apresentou uma clara diminuição dos seus valores médios semanais ao longo do período de amostragem, porém tal tendência não foi significativa, do ponto de vista estatístico ($b_1 = -0,0013$; $P = 0,0741$; $n = 13$). Em todos estes níveis de consideração, as médias semanais caíram de mais ou menos 0,08, no início da estação, para próximo de 0,05, ao final da mesma.

Os valores relativos ao início da estação, em *H. erato*, situaram-se próximos a 0,08, enquanto que os referentes a *H. melpomene*, estiveram ao redor de 0,07. As médias semanais de AV/AF, em *H. melpomene*, mantiveram-se ao redor de 0,07 por toda a estação, bem no centro da faixa de amplitude encontrada para *H. erato*.

No entanto, os valores durante as semanas finais foram mais distintos entre estas espécies, quando comparados aos iniciais.

As curvas referentes aos valores médios de AV/AF, em ambos os sexos de *H. erato*, foram extremamente semelhantes, no que diz respeito às suas tendências temporais. No que se refere aos valores médios semanais, entretanto, os machos foram significativamente maiores que as fêmeas ($b_2=0,0446$; $P=0,0117$; $n=13$). Tal dimorfismo sexual foi mais aparente durante as semanas de maior densidade populacional, praticamente desaparecendo ao final da estação de amostragem. Tal fato pode ter sido responsável pela interação significativa observada entre as variáveis sexo e tempo ($b_3= -0,0019$; $P=0,0428$; $n=13$).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Em relação ao anel mimético, a área relativa da barra amarela ventral não apresentou qualquer tendência temporal significativa de variação dos c.v. semanais, com o mesmo ocorrendo para os demais níveis de análise. No entanto, levando-se em conta a fórmula de cálculo do coeficiente de variação, deve ter havido uma certa queda nos desvios padrões semanais mais ou menos conjunta à diminuição significativa verificada para as médias semanais, dada a ausência de tendências temporais significativas nos c.v. semanais. Esta sugestão é apoiada pelas associações conjuntas verificadas entre as médias e os desvios padrões semanais nas fêmeas ($r_s=0,8968$; $P<0,0001$; $n=13$) e nos machos ($r_s=0,8054$; $P=0,0002$; $n=14$) de *H. erato*, bem como a partir da inspeção visual dos gráficos referentes às variações semanais dos valores médios e dos coeficientes de variação. As curvas que descrevem as variações temporais dos coeficientes de variação semanais de ambos os sexos de *H. erato* foram bastante parecidas, apresentando um alto grau de sobreposição.

Pôde-se observar um significativo declínio das freqüências relativas semanais dos indivíduos médios do complexo mimético ($b= -0,0076$; $P=0,0121$; $n=15$) e de ambos os sexos de *H. erato* (fêmeas: $b= -0,0144$; $P=0,0269$; $n=13$; machos: $b= -0,0066$; $P=0,0015$; $n=14$). Tal tendência também é clara na espécie *H. erato* como um todo, embora esta não tenha se revelado estatisticamente significativa ($b= -0,0050$; $P=0,1054$; $n=15$). Coerente com o aumento da variabilidade sugerido pelo decréscimo das proporções semanais dos indivíduos médios, houve um significativo crescimento temporal das freqüências relativas dos indivíduos

extremos ao nível do anel mimético ($b=0,0092$; $P=0,0001$; $n=15$), de *H. erato* ($b=0,0080$; $P=0,0044$; $n=15$) e das fêmeas desta espécie ($b=0,0178$; $P=0,0004$; $n=13$). Entre os machos de *H. erato*, o aumento verificado ocorreu nas proporções semanais dos indivíduos desviantes ($b=0,0092$; $P=0,0018$; $n=14$).

4.3.2.5. (VD – AD)/AF (Tabela 9, Figuras 20 e 21)

a) Tendências de variação nos valores médios

Os valores médios semanais de (VD–AD)/AF referentes ao anel mimético presente no Viveiro mantiveram-se estáveis ao longo da estação, em torno de 0,07. Padrão temporal similar ocorreu para a espécie *H. erato* e para as fêmeas desta espécie. Já as médias semanais dos machos aumentaram significativamente ao longo do período de amostragem ($b=0,0022$; $P=0,0006$; $n=14$). Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram padrões de modificação temporal distintos em momentos diferentes ao longo da estação de amostragem ($b_3=0,0030$; $P=0,0030$; $n=13$). Além disso, as médias semanais das fêmeas foram significativamente maiores que as dos machos ($b_2= -0,0526$; $P=0,0156$; $n=13$).

Os valores médios semanais de *H. erato*, durante o início do período de crescimento populacional, foram de mais ou menos 0,06, bem diferentes das médias semanais de *H. melpomene*, que giraram em torno de 0,11. As médias semanais de *H. erato* assumiram, ao longo de toda a estação, valores próximos a 0,07, enquanto que os valores médios semanais de *H. melpomene* giraram em torno de 0,11.

Em ambos os sexos de *H. erato*, os valores semanais iniciais de (VD–AD)/AF foram próximos a 0,06. Ao longo dos meses de pico de abundância, as médias semanais das fêmeas de *H. erato* variaram ao redor de 0,075, decrescendo levemente ao final da estação. Já os valores médios semanais dos machos apresentaram um crescimento significativo ao longo da estação, de 0,06 para 0,09. É importante notar que, durante os meses de maior densidade populacional, os valores semanais das fêmeas e dos machos de *H. erato* foram absolutamente equivalentes, por volta de 0,075. Ou seja, não houve convergência ao longo do período de amostragem e, sim, uma variação temporal quase paralela, até os meses de pico populacional.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Durante o pico populacional, os coeficientes de variação semanais assumiram valores próximos a 20%, no que se refere ao complexo mimético, à espécie *H. erato* como um todo ou às fêmeas e aos machos desta espécie. Tendências temporais significativas foram apresentadas pelo anel mimético ($b = -0,0038$; $P = 0,0127$; $n = 15$), pela espécie *H. erato* ($b = -0,0034$; $P = 0,0104$; $n = 15$) e pelas fêmeas desta espécie ($b = -0,0058$; $P = 0,0019$; $n = 13$), cujos c.v. semanais decresceram ao longo da estação, caindo de valores ao redor de 50% para 18% (fêmeas), 40% para 22% (anel mimético) e de 30% para 22% (*H. erato*). As curvas referentes aos c.v. semanais dos machos de *H. erato* exibiram uma certa estabilidade ao longo da estação.

À medida que as médias semanais foram aumentando, ao longo do período de amostragem, os desvios padrões referentes aos machos de *H. erato* também exibiram um significativo crescimento ($r_s = 0,6461$; $P = 0,0068$, $n = 14$). Houve associações negativas entre as médias e os desvios padrões semanais do complexo mimético como um todo ($r_s = -0,4725$; $P = 0,0477$; $n = 15$) e de *H. erato* ($r_s = -0,6834$; $P = 0,0018$; $n = 15$). Já em relação às fêmeas de *H. erato*, as médias semanais mostraram uma associação positiva com os desvios padrões semanais ($r_s = 0,5896$; $P = 0,0339$; $n = 13$).

Em relação aos indivíduos médios, o único crescimento temporal significativo das proporções semanais ocorreu ao nível do complexo mimético ($b = 0,0036$; $P = 0,0221$; $n = 15$). Tanto *H. erato* ($b = -0,0034$; $P = 0,0572$; $n = 15$) quanto os machos desta espécie ($b = -0,0107$; $P = 0,0093$; $n = 14$) apresentaram uma diminuição significativa das proporções semanais dos indivíduos médios. As frequências relativas semanais dos indivíduos desviantes do anel mimético diminuíram, ao longo do período de amostragem, de forma estatisticamente significativa ($b = -0,0072$; $P = 0,0018$; $n = 15$). As proporções semanais dos indivíduos extremos cresceram de forma significativa, ao nível do anel mimético ($b = 0,0117$; $P < 0,0001$; $n = 15$), de *H. erato* ($b = 0,0118$; $P < 0,0001$; $n = 15$) e dos machos desta espécie ($b = 0,0175$; $P < 0,0001$; $n = 14$). Apesar da ausência de modificações temporais significativas nas frequências relativas semanais referentes às fêmeas de *H. erato*, pôde-se notar, com relação às frequências relativas semanais dos indivíduos médios, uma tendência ao aumento. As curvas referentes às proporções semanais de indivíduos médios de ambos os sexos de *H. erato*

pareceram apontar para tendências de variação temporal diferentes, com as fêmeas apresentando proporções semanais em tendência crescente ao longo da estação, e com os machos exibindo um significativo declínio com o passar do tempo. As proporções referentes às fêmeas situaram-se em torno de 0,60, durante o início da estação, e mais ou menos 0,75, ao final da mesma. Já as proporções referentes aos machos iniciaram a estação com o valor 1,00 e giraram, ao final do período favorável, em torno de 0,75.

4.3.2.6. (VV – AV)AF (Tabela 10, Figuras 22 e 23)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

O complexo mimético presente no Viveiro apresentou valores médios semanais de (VV–AV)/AF bastante estáveis ao longo da estação, por volta de 0,05. As médias semanais referentes à espécie *H. erato* ou às suas fêmeas também apresentaram tal padrão de variação temporal. Somente as médias semanais dos machos de *H. erato* sofreram uma elevação significativa ao longo do período de amostragem ($b=0,0014$; $P=0,0279$; $n=14$), de cerca de 0,01. A análise estatística indicou a existência de um dimorfismo sexual em *H. erato*, com os machos apresentando médias semanais inferiores às exibidas pelas fêmeas ($b_2= -0,0454$; $P=0,0510$; $n=13$). Em adição, os sexos desta espécie pareceram apresentar padrões heterogêneos de variação temporal, ao longo das semanas de amostragem ($b_3=0,0024$; $P=0,0550$; $n=13$).

Os valores médios semanais de *H. erato*, durante o início do período de crescimento populacional, foram de mais ou menos 0,05, enquanto as médias semanais de *H. melpomene* giraram em torno de 0,065. As médias semanais das espécies mais abundantes no Viveiro foram ligeiramente distintas, com *H. melpomene* apresentando valores cerca de 0,01 superiores aos de *H. erato*, ao longo de toda a estação de amostragem. De fato, os valores médios semanais de *H. melpomene* apresentaram-se mais próximos dos exibidos por *H. erato* ao final da estação.

Em ambos os sexos de *H. erato*, os valores semanais iniciais de (VV–AV)/AF foram próximos a 0,05. Apesar dos machos de *H. erato* terem apresentado uma tendência temporal significativa ao longo das semanas, os valores de ambos os sexos foram muito próximos ao longo de toda a estação. Não houve convergência

ao longo do período de amostragem e, sim, uma variação temporal quase paralela, até os meses de pico populacional.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Não houve nenhuma tendência significativa de variação temporal dos coeficientes semanais, no que se refere ao anel mimético, à espécie *H. erato* ou aos machos desta. Os c.v. semanais exibidos pelas fêmeas de *H. erato*, entretanto, cresceram de modo estatisticamente significativo ao longo da estação ($b=0,0034$; $P=0,0239$; $n=13$). Os c.v. semanais do complexo mimético como um todo e da espécie *H. erato* variaram, ao longo da estação, ao redor dos 30%. Houve distinções claras entre os valores dos c.v. semanais das fêmeas e dos machos de *H. erato*, porém não ocorreram diferenças muito grandes em termos dos padrões temporais de variação encontrados. Ao longo de quase todo o período de amostragem, os coeficientes de variação semanais das fêmeas foram superiores aos dos machos. Durante as semanas de maior densidade populacional de *H. erato*, os c.v. semanais de ambos os sexos apresentaram valores bem próximos, ao redor de 23%, sendo esta a única semelhança entre as fêmeas e os machos desta espécie. Apesar de somente a tendência temporal referente às fêmeas de *H. erato* ter se revelado estatisticamente significativa, ambos os sexos exibiram padrões parcialmente comuns de variação temporal dos c.v. semanais, apresentando comportamentos distintos em momentos diferentes do período de amostragem. De maio a julho, os c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* aumentaram a partir dos 20% e chegaram a atingir valores ao redor de 35%, no caso das fêmeas, ou em torno de 29%, no caso dos machos. Durante o início da estação, os c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* decaíram até alcançarem cerca de 20%, partindo de valores próximos a 50%, no caso das fêmeas, e ao redor de 30%, no caso dos machos.

Em todos os níveis de análise, houve associações negativas, estatisticamente significativas, entre as médias e os desvios padrões semanais (complexo mimético: $r_s = -0,5466$; $P=0,0189$; $n=15$; *H. erato*: $r_s = -0,5008$; $P=0,0343$; $n=15$; fêmeas de *H. erato*: $r_s = -0,5645$; $P=0,0445$; $n=13$; machos de *H. erato*: $r_s = -0,5393$; $P=0,0311$; $n=14$).

As freqüências relativas semanais dos indivíduos médios, desviantes e extremos do complexo mimético, de *H. erato* e dos machos desta espécie não sofreram nenhuma modificação significativa ao longo do período de amostragem. A única

tendência temporal significativa foi a diminuição das proporções semanais das fêmeas médias de *H. erato* ($b = -0,0042$; $P = 0,0348$; $n = 13$). A principal diferença entre as fêmeas e os machos de *H. erato* não se referiu às formas das curvas dos diferentes tipos de indivíduos analisados (médios, desviantes ou extremos) e, sim, às proporções semanais destes indivíduos. As proporções semanais das fêmeas médias iniciaram a estação com valores em torno de 0,65 e terminaram com valores ao redor de 0,58. Já os machos apresentaram valores iniciais de 0,80 e finais de 0,72. Provavelmente, a tendência temporal relativa às fêmeas de *H. erato* revelou-se estatisticamente significativa por apresentar um comportamento menos heterogêneo do que o exibido pelos machos da espécie. O indicativo de aumento da variabilidade temporal associado às fêmeas de *H. erato* é, ainda, reforçado pela tendência crescente dos seus c.v. semanais. Em relação às frequências relativas semanais dos indivíduos desviantes, as fêmeas apresentaram valores iniciais e finais, respectivamente, de 0,35 e 0,42, enquanto que para os machos os valores cresceram de 0,20 para cerca de 0,30.

4.3.2.7. CVD/CAF (Tabela 11, Figuras 24 e 25)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

O complexo mimético como um todo não apresentou qualquer tendência temporal significativa em relação às médias semanais de CVD/CAF, com as mesmas estabilizadas, ao longo da estação, em valores próximos de 0,41. Entretanto, os valores médios semanais de *H. erato* ($b_1 = -0,0043$; $P = 0,0016$; $n = 13$) e das fêmeas desta espécie ($b = -0,0043$; $P = 0,0002$; $n = 13$) apresentam um declínio significativo no tempo, enquanto os dos machos exibiram um crescimento significativo com o passar das semanas ($b = 0,0040$; $P = 0,0003$; $n = 14$). Além das tendências temporais de ambos os sexos de *H. erato* terem se comportado de maneiras opostas, a interação entre o sexo dos indivíduos e o tempo apresentou-se estatisticamente significativa ($b_3 = 0,0091$; $P < 0,0001$; $n = 13$). Ainda, não só os padrões de variação temporal mostraram-se distintos entre os sexos de *H. erato*, mas também seus valores foram suficientemente diferentes, ao longo da estação, a ponto de caracterizarem um significativo dimorfismo sexual associado ao comprimento da mancha vermelha dorsal ($b_2 = -0,1744$; $P < 0,0001$; $n = 13$), com os

machos apresentando valores menores do que os exibidos pelas fêmeas da espécie.

Os valores médios semanais iniciais, para ambas as espécies mais abundantes no Viveiro, são idênticos. Os valores médios semanais das duas espécies mais abundantes do anel mimético, no Viveiro, apresentaram uma certa divergência, se bem que seus valores se situaram na mesma faixa de variação. *H. melpomene*, no início do período de crescimento populacional, apresentou suas médias semanais ao redor de 0,41, enquanto que ao final da estação, estes valores atingiram cerca de 0,425. As médias semanais de *H. erato* permaneceram estáveis, durante toda a estação, ao redor de 0,41.

Os valores médios semanais das fêmeas de *H. erato*, no início do período de amostragem, situaram-se em torno de 0,49, apresentando um declínio constante até o final da estação, quando atingiram valores próximos de 0,39. Em relação aos machos desta espécie, as médias semanais cresceram de valores próximos a 0,38 para cerca de 0,45. É importante salientar que, durante as semanas de pico populacional, tanto as médias das fêmeas quanto as dos machos giraram em torno de 0,40, caracterizando a existência de uma certa convergência entre as curvas referentes às médias semanais de ambos os sexos de *H. erato*.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais do anel mimético apresentaram mudanças significativas e crescentes no tempo ($b=0,0023$; $P=0,0212$; $n=15$). Seus valores iniciais de 10% se elevaram até mais ou menos 16%, ao final da estação. Mesmo apresentando um padrão de variação temporal mais variável, a espécie *H. erato*, bem como seus machos, também apresentaram tendências temporais significativas na direção de um aumento de variabilidade ($b=0,0022$; $P=0,0370$; $n=15$ e $b=0,0053$; $P=0,0014$; $n=14$, respectivamente), enquanto que os c.v. semanais das fêmeas desta espécie não experimentaram qualquer modificação significativa ao longo das semanas, mantendo-se ao redor dos 10%. Apesar da variabilidade relativa ao comprimento relativo da mancha vermelha dorsal, no Viveiro, ter efetivamente aumentado ao longo do período de amostragem, deve ser salientada a existência de um declínio contínuo dos c.v. semanais, ao longo das semanas de crescimento populacional, que levaram estes valores de cerca de 13% para ao redor de 10%. Nas semanas que se seguiram ao pico de abundância do anel

mimético, pôde ser observada a elevação dos c.v. semanais até alcançarem cerca de 17%, que acabaram por definir a tendência geral de crescimento significativo dos coeficientes de variação.

As médias e os desvios padrões semanais apresentaram-se significativamente correlacionados, de forma positiva, seja em relação ao anel mimético ($r_s=0,6778$; $P=0,0020$; $n=15$), à *H. erato* ($b=0,6729$; $P=0,0022$; $n=15$), às fêmeas ($b=0,6160$; $P=0,0250$; $n=13$) ou aos machos desta espécie ($b=0,8141$; $P=0,0001$; $n=14$). A correlação positiva existente entre as médias e os desvios padrões semanais referentes à espécie *H. erato* seria indicativa de uma diminuição da variabilidade associada a este elemento do padrão de sinalização; no entanto, tal diminuição da variabilidade (descrita pelos desvios padrões semanais) não aconteceu na magnitude observada para o declínio temporal das médias semanais. Como resultado deste contexto, surgiu a tendência de aumento da variabilidade semanal indicada pela tendência temporal crescente dos coeficientes de variação.

Duas características devem ser ressaltadas com relação às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. Em primeiro lugar, no que se refere às curvas das variações temporais dos indivíduos médios e desviantes, houve padrões de variação bastante irregulares. E, em segundo lugar, houve um sugestivo contexto de aumento na uniformidade semanal, indicados por aumentos significativos das proporções semanais dos indivíduos médios do complexo mimético ($b=0,0091$; $P=0,0054$; $n=15$), de *H. erato* ($b=0,0133$; $P=0,0001$; $n=15$), das fêmeas ($b=0,0202$; $P<0,0001$; $n=13$) e dos machos desta espécie ($b=0,0100$; $P=0,0091$; $n=14$), acompanhados por declínios significativos das respectivas proporções semanais dos indivíduos desviantes (complexo mimético: $b= -0,0126$; $P=0,0063$; $n=15$; *H. erato*: $b= -0,0164$; $P=0,0005$; $n=15$; fêmeas de *H. erato*: $b= -0,0196$; $P<0,0001$; $n=13$; machos de *H. erato*: $b= -0,0205$; $P=0,0132$; $n=14$). As proporções semanais dos indivíduos extremos apresentaram um significativo crescimento, ao longo da estação, no que diz respeito ao anel mimético ($b=0,0085$; $P=0,0169$; $n=15$), à *H. erato* ($b=0,0078$; $P=0,0430$; $n=15$) e aos machos desta espécie ($b=0,0121$; $P=0,0292$; $n=14$). Em todos os níveis de consideração, o crescimento temporal das proporções semanais dos indivíduos médios, elevou seus valores até alcançarem cerca de 0,83. As tendências exibidas pelos machos indicaram o mesmo padrão de variação temporal que o apresentado pelas fêmeas.

4.3.2.8. CVV/CAF (Tabela 12, Figuras 26 e 27)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

As médias semanais de CVV/CAF, no Viveiro, referentes ao complexo mimético, não variariam, no tempo, de forma significativa, situando-se por volta de 0,40 ao longo de toda a estação. A espécie *H. erato* também apresentou uma certa estabilidade em suas médias semanais, que ficaram em torno de 0,41 ao longo de todo o período de amostragem, o que também vale para as fêmeas desta espécie. Já os machos de *H. erato* apresentaram uma diminuição significativa dos valores médios semanais ($b = -0,0027$; $P = 0,0018$; $n = 14$). Apesar das diferenças em termos das tendências temporais exibidas pelos sexos de *H. erato*, não houve diferenças nos valores médios semanais entre eles.

As médias semanais de *H. melpomene*, como as de *H. erato*, também se mantiveram estáveis ao longo da estação, só que ao redor de 0,40. Os valores médios semanais da espécie *H. melpomene* iniciaram a estação com valores em torno de 0,39, que se elevaram até cerca de 0,40, enquanto as médias semanais, ao final da estação, de *H. erato*, que giraram em torno de 0,41 ao longo de quase toda a estação, decaíram até cerca de 0,40. Este contexto pode ser indicativo da existência de uma certa convergência temporal entre as médias semanais de CVV/CAF de ambas as espécies.

Os valores médios semanais referentes aos machos de *H. erato* diminuíram significativamente ao longo dos meses, apresentando valores iniciais em torno de 0,41 e finais ao redor de 0,39. As fêmeas desta espécie não apresentaram qualquer tendência temporal significativa de modificação dos seus valores médios, embora possa ser percebida uma certa tendência ao aumento das suas médias semanais, que iniciaram a estação por volta de 0,38 e alcançaram, ao final do período de crescimento populacional, cerca de 0,41. Ao longo dos meses de maior abundância populacional, abril e maio, os valores médios semanais de ambos os sexos de *H. erato* assumiram valores muito próximos, ao redor de 0,41. Ou seja, as fêmeas exibiram uma tendência temporal contrária à observada entre os machos desta espécie, indicando a possível existência de uma convergência temporal entre os valores médios semanais de ambos os sexos de *H. erato*.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais referentes ao complexo mimético não apresentaram uma tendência geral significativa, do ponto de vista estatístico. Os c.v. semanais iniciais tinham valores próximos a 13%, apresentando um declínio sistemático durante o período de crescimento populacional, até atingir seu menor valor (cerca de 9%) na semana de maior densidade populacional. A seguir, os c.v. semanais voltaram a subir até cerca de 12%. Ao contrário da espécie *H. erato* como um todo ou das fêmeas desta espécie, cujos c.v. semanais não apresentaram uma tendência temporal significativa, os c.v. semanais dos machos diminuíram significativamente ao longo da estação ($b = -0,0021$; $P = 0,0004$; $n = 14$). Seus valores caíram de 16% para 10% durante o período de amostragem. Durante a metade inicial do período de acompanhamento, os c.v. semanais das fêmeas caíram de 13% para 7%, voltando a subir até os 13% durante a metade final da estação.

Em função das médias semanais se constituírem no denominador da fórmula de cálculo dos coeficientes de variação semanais, o declínio das mesmas, entre os machos de *H. erato*, levaria a um conseqüente aumento dos últimos, no caso dos desvios padrões apresentarem-se estáveis ao longo da estação. No entanto, como indicado pela associação positiva entre as médias e os desvios padrões semanais ($r_s = 0,7781$; $P = 0,0004$; $n = 14$), os desvios padrões acompanharam a queda das médias semanais, a ponto de resultarem no declínio significativo dos c.v. semanais dos machos de *H. erato*. As médias e os desvios padrões semanais referentes às fêmeas de *H. erato* encontraram-se inversamente correlacionados ($r_s = -0,6791$; $P = 0,0107$; $n = 13$).

As freqüências relativas semanais dos indivíduos médios, no que se refere ao complexo mimético, à *H. erato* e a ambos os sexos desta espécie, mantiveram-se estáveis durante o período de amostragem, ao redor de 0,70. Em relação às proporções semanais dos indivíduos extremos, as curvas referentes a todos os níveis de análise apresentaram um padrão significativo de modificação temporal, com seus valores aumentando ao longo da estação ao nível do anel mimético ($b = 0,0074$; $P = 0,0020$; $n = 15$), de *H. erato* ($b = 0,0064$; $P = 0,0155$; $n = 15$) e das fêmeas desta espécie ($b = 0,0165$; $P < 0,0001$; $n = 13$). O exame das proporções semanais dos indivíduos desviantes de ambos os sexos de *H. erato* estabelece uma clara distinção entre os mesmos: houve uma diminuição significativa nas fêmeas ($b = -0,0135$; $P = 0,0068$; $n = 13$) e um significativo crescimento nos machos ($b = 0,0048$; $P = 0,0145$; $n = 14$). Em relação às freqüências relativas semanais dos

indivíduos médios, as fêmeas de *H. erato* iniciaram a estação com proporções ao redor de 0,50, que subiram durante as semanas de pico populacional para cerca de 0,80 e terminaram estabilizando-se em torno de 0,72, ao passo que os machos, na primeira metade da estação, apresentaram proporções que decaíram de 0,80 para 0,55 e, na metade final, subiram até cerca de 0,74. Com relação às frequências relativas semanais dos indivíduos desviantes, as fêmeas apresentaram frequências iniciais de 0,50 que logo caíram e se mantiveram em torno de 0,17, enquanto os machos apresentaram frequências iniciais em torno de 0,20 e que, ao final da estação, alcançaram frequências ao redor de 0,30. Da mesma forma que para os indivíduos desviantes, as proporções semanais dos indivíduos extremos apresentaram padrões de variação temporal opostos: as frequências relativas semanais referentes às fêmeas aumentaram significativamente ao longo da estação, enquanto que as dos machos, após a segunda semana de amostragem, caíram regularmente de 0,20 para 0.

4.3.2.9. LAD/CAF (Tabela 13, Figuras 28 e 29)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

As médias semanais de LAD/CAF, no Viveiro, no que se refere ao anel mimético, mantiveram-se constantes ao longo da estação. As médias semanais de *H. erato* não variaram significativamente ao redor de 0,075 ao longo do período de amostragem. As fêmeas de *H. erato* também apresentaram uma certa estabilidade temporal em suas médias semanais, em torno de 0,07, bem como os machos desta espécie, cujos valores médios ficaram em torno de 0,08.

Os valores médios iniciais de *H. erato* situaram-se ao redor de 0,07, enquanto os de *H. melpomene* foram de mais ou menos 0,075. As médias semanais do complexo mimético apresentaram uma queda, não estatisticamente significativa, de 0,08 para 0,07, ao longo da estação. Já os valores médios semanais de *H. erato* mantiveram-se estáveis em torno de 0,075, enquanto os de *H. melpomene* experimentaram um certo crescimento no tempo, de 0,075 para 0,08. Houve, de fato, uma certa sugestão de divergência temporal entre os valores médios semanais das espécies mais abundantes deste anel mimético, em função de uma tendência crescente apresentada por *H. melpomene*.

Os valores médios semanais de ambos os sexos de *H. erato*, durante o início da estação, mantiveram-se muito próximos. As médias de ambos os sexos de *H. erato* variaram paralelamente ao longo das semanas de amostragem. No entanto, ao longo de todo o período, as médias semanais referentes aos machos desta espécie foram superiores às exibidas pelas fêmeas, embora tal diferença não tenha se revelado estatisticamente significativa.

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

O anel mimético apresentou uma tendência temporal significativa de diminuição ($b = -0,0019$; $P < 0,0001$; $n = 15$) dos seus c.v. semanais, cujos valores variaram pouco ao redor de 15%. O mesmo quadro pode ser descrito para a espécie *H. erato*, cujos c.v. semanais experimentaram um significativo declínio (de 17% para 14%), ao longo da estação ($b = -0,0021$; $P = 0,0007$; $n = 15$). Em relação a ambos os sexos de *H. erato*, as tendências temporais foram opostas, com os machos apresentando um crescimento significativo no tempo ($b = 0,0012$; $P = 0,0366$; $n = 14$) e as fêmeas exibindo uma significativa tendência ao declínio ($b = -0,0067$; $P = 0,0036$; $n = 13$). Os c.v. semanais dos machos de *H. erato* apresentaram um crescimento significativo ao longo da estação, de 12% para 16%. Durante as primeiras seis semanas do período de crescimento populacional, os c.v. semanais das fêmeas caíram de 31% para 9%, estabilizando-se no patamar de 10% até o final da estação.

Em todos os níveis de consideração, com exceção dos machos de *H. erato*, houve uma associação positiva entre as médias e os desvios padrões semanais (anel mimético: $r_s = 0,6122$; $P = 0,0069$; $n = 15$; *H. erato*: $r_s = 0,7908$; $P = 0,0001$; $n = 15$; fêmeas de *H. erato*: $r_s = 0,9422$; $P < 0,0001$; $n = 13$).

Os diversos níveis de análise delimitam contextos bem distintos no que se refere aos padrões de variação temporal amostrados, no que diz respeito às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. Em relação ao complexo mimético, observou-se um decréscimo significativo das freqüências relativas semanais dos indivíduos médios ($b = -0,0041$; $P = 0,0001$; $n = 15$), e um significativo crescimento das freqüências relativas dos indivíduos desviantes ($b = 0,0031$; $P = 0,0021$; $n = 15$). Quando o nível de consideração recai somente sobre a espécie *H. erato*, pôde-se observar a existência de uma estabilidade temporal das proporções semanais de todos os tipos de indivíduos. Quando somente as fêmeas de *H. erato* são

analisadas, pôde ser verificada uma significativa elevação das proporções semanais dos indivíduos desviantes ($b=0,0056$; $P=0,0286$; $n=13$) e uma diminuição nas dos extremos ($b= -0,0179$; $P=0,0008$; $n=13$). Quando o foco de análise recai sobre os machos de *H. erato*, pôde ser evidenciada uma diminuição significativa na proporção semanal dos indivíduos médios ($b= -0,0075$; $P=0,0008$; $n=14$), uma estabilidade na proporção dos desviantes e um aumento significativo da proporção semanal dos machos extremos ($b=0,0173$; $P<0,0001$; $n=14$). Os padrões temporais de variação exibidos por ambos os sexos de *H. erato* indicaram tendências contrárias. As proporções semanais das fêmeas médias aumentaram de 0,60 para 0,72, embora tal tendência não tenha sido significativa, enquanto as das extremas diminuíram significativamente no tempo. Já os machos desta espécie apresentaram uma diminuição significativa das proporções semanais dos indivíduos médios, de 0,80 para 0,57, e um aumento significativo das proporções dos indivíduos extremos, de 0 para 0,17.

4.3.2.10. LAV/CAF (Tabela 14, Figuras 30 e 31)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios semanais de LAV/CAF, no Viveiro, apresentaram uma diminuição temporal significativa em relação ao complexo mimético ($b= -0,0030$; $P<0,0001$; $n=15$), à *H. erato* ($b_1= -0,0021$; $P=0,0025$; $n=13$), às fêmeas ($b= -0,0021$; $P=0,0001$; $n=13$) e aos machos desta espécie ($b= -0,0041$; $P<0,0001$; $n=14$). Em relação ao complexo mimético, as médias iniciais foram 0,08 e as finais, em torno de 0,055, o que valeu, também, para a espécie *H. erato*.

As médias semanais de *H. erato*, ao início da estação, situaram-se ao redor de 0,08, enquanto as de *H. melpomene* apresentaram valores em torno de 0,06. Esta última apresentou valores médios semanais de LAV/CAF, ao longo da maior parte do período de amostragem, em torno de 0,07, dentro da faixa de amplitude exibida por *H. erato*.

Não houve diferenças nos valores médios iniciais de ambos os sexos de *H. erato*. Ambos os sexos mostraram médias semanais variando entre 0,08 e 0,06, ao longo do período de amostragem, com uma variação temporal conjunta. Uma importante diferença entre os sexos desta espécie se referiu ao fato de que os valores médios dos machos foram significativamente superiores aos das fêmeas, durante a maior

parte das semanas de amostragem ($b_2=0,0489$; $P=0,0047$; $n=13$). Ainda, houve uma significativa interação entre o sexo e o tempo ($b_3= -0,0022$; $P=0,0146$; $n=13$).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Os coeficientes de variação semanais do anel mimético diminuíram significativamente ao longo da estação ($b= -0,0054$; $P=0,0008$; $n=15$). Tal tendência também foi exibida por *H. erato* ($b= -0,0067$; $P=0,0003$; $n=15$). Em ambos os níveis de consideração, os valores semanais decaíram de cerca de 30% para próximo de 13%. Os c.v. semanais referentes às fêmeas de *H. erato* também apresentaram uma tendência significativa ao declínio ao longo do período ($b= -0,0020$; $P=0,0033$; $n=13$), com o mesmo ocorrendo com os machos da espécie ($b= -0,0099$; $P<0,0001$; $n=14$). A queda dos c.v. semanais foi mais intensa entre estes últimos, cujos valores iniciais caíram de mais ou menos 33% para cerca de 14%, enquanto que nas fêmeas o declínio ocorreu de valores iniciais ao redor de 16% para 12% ao final da estação. Nas últimas nove semanas do período de amostragem, os c.v. semanais de ambos os sexos foram praticamente iguais. A grande diferença entre os sexos de *H. erato* ocorreu nas primeiras oito semanas do período, nas quais os c.v. semanais das fêmeas subiram de 4% para 15% e os dos machos decresceram de 37% para 15%. De fato, é como se houvesse uma convergência temporal dos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato*.

À medida que as médias semanais do complexo mimético foram diminuindo, os desvios padrões semanais também sofreram uma diminuição significativa no tempo ($r_s=0,9356$; $P<0,0001$; $n=15$), o que também aconteceu com relação à espécie *H. erato* ($r_s=0,9310$; $P<0,0001$; $n=15$), às fêmeas ($r_s=0,8657$; $P=0,0001$; $n=13$) e aos machos desta espécie ($r_s=0,9662$; $P<0,0001$; $n=14$).

O anel mimético como um todo, bem como a espécie *H. erato*, apresentaram padrões de variação temporal das freqüências relativas semanais muito semelhantes. As proporções semanais dos indivíduos médios, na primeira metade do período de amostragem, subiram de 0,60 a 0,87 e, na segunda metade, voltaram a decair até 0,60. As proporções semanais dos indivíduos desviantes, na primeira metade do período, caíram de 0,40 para 0,04 e, na segunda metade, voltaram a subir até 0,40. Em ambos os níveis de análise, houve um crescimento temporal significativo das proporções semanais dos indivíduos desviantes (anel

mimético: $b=0,0082$; $P=0,0484$; $n=15$; *H. erato*: $b=0,0090$; $P=0,0426$; $n=15$) e um declínio significativo das dos extremos (anel mimético: $b= -0,0072$; $P=0,0467$; $n=15$; *H. erato*: $b= -0,0086$; $P=0,0269$; $n=15$). As freqüências relativas semanais dos machos médios de *H. erato* comportaram-se como o descrito anteriormente. No entanto, as freqüências relativas dos desviantes sofreram um significativo aumento no tempo ($b=0,0107$; $P=0,0059$; $n=14$) e as dos extremos experimentaram uma diminuição significativa ao longo da estação ($b= -0,0188$; $P<0,0001$; $n=14$). Com relação às fêmeas de *H. erato*, as proporções semanais dos indivíduos médios sofreram uma forte queda no tempo ($b= -0,0305$; $P<0,0001$; $n=13$), enquanto os desviantes apresentaram um crescimento significativo ao longo da estação ($b=0,0305$; $P<0,0001$; $n=13$). Tanto nos machos quanto nas fêmeas de *H. erato*, as proporções semanais dos indivíduos médios, desviantes e extremos, ao final do período de amostragem, apresentaram valores iguais. Os indivíduos desviantes de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram suas freqüências relativas semanais em significativo crescimento. Quando são considerados os indivíduos médios de ambos os sexos, as diferenças se tornam mais nítidas, com as proporções semanais das fêmeas caindo de 1,00 para 0,58, o que representa uma tendência estatisticamente significativa, e com as proporções semanais dos machos não revelando qualquer padrão temporal significativo de modificação. As freqüências relativas semanais dos machos extremos decaíram no tempo, de modo significativo; já nas fêmeas da espécie, não foram detectados indivíduos extremos.

4.3.2.11. DVAD/CAF (Tabela 15, Figuras 32 e 33)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

As médias semanais de DVAD/CAF do complexo mimético sofreram um aumento significativo ao longo da estação ($b=0,0026$; $P<0,0001$; $n=15$), partindo de 0,17 e alcançando cerca de 0,21. O mesmo padrão foi observado em *H. erato* ($b_1=0,0044$; $P<0,0001$; $n=13$) e nos machos desta espécie ($b=0,0019$; $P=0,0004$; $n=14$). As médias semanais das fêmeas também aumentaram de forma significativa ao longo da estação ($b=0,0044$; $P=0,0002$; $n=13$), só que seus valores iniciais foram mais baixos, por volta de 0,155.

Durante o início do período de amostragem, as médias semanais das espécies mais abundantes deste anel mimético apresentaram-se quase idênticas. As médias semanais de *H. melpomene* mantiveram-se contantes, durante todo o período de amostragem, por volta de 0,17. Apesar do aumento significativo dos valores médios semanais observado em *H. erato*, as médias mensais desta espécie e as de *H. melpomene* mantiveram-se dentro da mesma faixa de amplitude.

As fêmeas, como aconteceu ao longo de toda a estação, apresentaram médias semanais mais baixas que as dos machos, ao longo das semanas iniciais do período de acompanhamento populacional sistemático. Os valores médios semanais de ambos os sexos de *H. erato* variaram, no tempo, de forma paralela. Mesmo assim, as médias semanais dos machos foram maiores que as das fêmeas ao longo de todas as semanas ($b_2=0,0605$; $P=0,0089$; $n=13$), caracterizando a existência de um dimorfismo sexual relacionado a este elemento do padrão de coloração. Ao final da estação, as médias semanais de ambos os sexos de *H. erato* atingiram valores bem próximos. Comparando-se os padrões temporais de variação dos machos e das fêmeas desta espécie, pôde-se verificar a existência de padrões heterogêneos entre os mesmos ($b_3= -0,0025$; $P=0,0404$; $n=13$).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Houve um aumento significativo, ao longo do período de amostragem, dos coeficientes de variação semanais do anel mimético ($b=0,0046$; $P<0,0001$; $n=15$), de *H. erato* ($b=0,0044$; $P<0,0001$; $n=15$), das fêmeas desta espécie ($b=0,0064$; $P=0,0001$; $n=13$) e dos machos da mesma ($b=0,0008$; $P=0,0213$; $n=14$). Os c.v. semanais do anel mimético se elevaram de 9% até 15%. Na espécie *H. erato*, os c.v. semanais subiram de 13% para 16%. Os c.v. semanais referentes aos machos de *H. erato* elevaram-se, ao longo da estação, dos 7% aos 10%. Os c.v. semanais das fêmeas desta espécie, no início da estação, foram de 13%, logo caindo para 8%, no começo de maio, e se elevando até atingir, ao fim da estação, cerca de 22%. Com exceção de uma única semana durante o período de amostragem, os coeficientes de variação das fêmeas de *H. erato* foram maiores do que os exibidos pelos machos da espécie.

À medida que as médias semanais do anel mimético aumentaram, também cresceram seus desvios padrões semanais ($r_s=0,9289$; $P<0,0001$; $n=15$). Tal associação significativa também foi observada em relação à *H. erato* ($r_s=0,9017$;

$P < 0,0001$; $n=15$), às fêmeas ($r_s=1,0000$; $P=0$; $n=13$) e aos machos desta espécie ($r_s=0,7502$; $P=0,0008$; $n=14$).

Com exceção dos machos de *H. erato* e da própria espécie como um todo, que se mantiveram mais ou menos estáveis em torno de 0,80 durante o período de amostragem, as proporções semanais relativas aos indivíduos médios diminuíram significativamente no complexo mimético ($b = -0,0028$; $P=0,0001$; $n=15$) e nas fêmeas de *H. erato* ($b = -0,0114$; $P < 0,0001$; $n=13$). As únicas tendências temporais relativas aos indivíduos desviantes a resultarem significativas foram as do complexo mimético ($b=0,0046$; $P=0,0018$; $n=15$) e as das fêmeas de *H. erato* ($b=0,0284$; $P < 0,0001$; $n=13$). Também com relação às fêmeas desta espécie, pôde-se observar uma diminuição significativa das proporções semanais dos indivíduos extremos ($b = -0,0191$; $P < 0,0001$; $n=13$).

4.3.2.12. DVAV/CAF (Tabela 16, Figuras 34 e 35)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Em relação ao complexo mimético e aos machos de *H. erato*, houve um crescimento temporal significativo dos valores médios semanais de DVAV/CAF ($b=0,0017$; $P=0,0016$; $n=15$ e $b=0,0041$; $P < 0,0001$; $n=14$, respectivamente). Já as fêmeas de *H. erato* apresentaram uma clara tendência ao declínio, durante o período de amostragem, de 0,19 a 0,17, embora esta não tenha se revelado estatisticamente significativa. Tanto no anel mimético quanto na espécie *H. erato* as médias semanais iniciais em torno de 0,18 se elevaram até alcançar, ao final da estação, valores próximos a 0,20. Os machos de *H. erato* apresentaram médias iniciais ao redor de 0,17 e finais em torno de 0,21.

As tendências referentes às modificações temporais nas médias semanais de ambas as espécies mais abundantes neste complexo mimético mostraram-se divergentes. Em *H. erato*, as médias semanais aumentam de 0,17 a 0,20, enquanto que os valores médios semanais de *H. melpomene* decrescem de 0,19 a 0,16. Mesmo assim, suas médias finais situaram-se dentro da mesma faixa de variação.

Os valores médios semanais, no início da estação, foram de 0,19 para as fêmeas e de 0,17 para os machos de *H. erato*. As médias semanais de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram tendências temporais divergentes, ao longo da estação. No geral, as médias semanais referentes às fêmeas foram superiores às dos machos

da espécie ($b_2 = -0,0768$; $P = 0,0042$; $n = 13$). Na primeira metade do período de crescimento populacional, os valores médios semanais das fêmeas foram superiores aos dos machos, com o inverso ocorrendo na segunda metade, o que provavelmente tenha influenciado na interação significativa entre as variáveis sexo e tempo ($b_3 = 0,0051$; $P = 0,0003$; $n = 13$).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Houve um aumento significativo dos coeficientes de variação semanais do complexo mimético ($b = 0,0015$; $P = 0,0026$; $n = 15$), de 16% para 19%, e da espécie *H. erato* ($b = 0,0023$; $P = 0,0004$; $n = 15$), também de 16% para 19%. As tendências temporais referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* foram contrárias, sendo crescente nas fêmeas ($b = 0,0029$; $P = 0,0067$; $n = 13$) e decrescente nos machos ($b = -0,0079$; $P < 0,0001$; $n = 14$). As curvas relativas aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* foram especialmente parecidas durante as semanas de maior abundância populacional. As principais diferenças entre as curvas de variação temporal dos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* ocorreram no início da estação de amostragem, quando os valores das fêmeas giraram ao redor de 12% e os dos machos em torno de 16%, e no final da estação, quando os valores referentes às fêmeas foram de 17% e aos machos, de 19%.

Em função das médias e dos desvios padrões semanais referentes ao complexo mimético ($r_s = 0,5947$; $P = 0,0092$; $n = 15$) e à espécie *H. erato* ($r_s = 0,6948$; $P = 0,0014$; $n = 15$) estarem positivamente correlacionados, as tendências crescentes dos c.v. semanais muito provavelmente representaram aumentos de variabilidade fenotípica concretos. Da mesma forma que nos níveis de consideração acima, as médias referentes aos machos de *H. erato* encontraram-se positivamente correlacionadas aos seus desvios padrões semanais ($r_s = 0,6672$; $P = 0,0048$; $n = 14$). No entanto, estes últimos não cresceram tanto quanto as primeiras, já que os c.v. semanais dos machos desta espécie diminuíram ao longo das semanas de amostragem.

Nenhuma das curvas referentes às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, ao nível de *H. erato* e dos machos desta espécie, demonstraram qualquer padrão significativo de variação temporal. Já o complexo mimético e as fêmeas de *H. erato* exibiram tendências muito semelhantes: as proporções

semanais dos indivíduos médios aumentaram significativamente (anel mimético: $b=0,0046$; $P=0,0258$; $n=15$; fêmeas de *H. erato*: $b=0,0064$; $P=0,0460$; $n=13$) e as dos desviantes diminuíram (anel mimético: $b= -0,0048$; $P=0,0180$; $n=15$; fêmeas de *H. erato*: $b= -0,0064$; $P=0,0460$; $n=13$). Estas tendências não foram coerentes com o aumento de variabilidade demonstrado pelos coeficientes de variação semanais. Nos machos de *H. erato*, houve uma menor diferença em relação às fêmeas da espécie, ao longo de toda a estação, entre as proporções semanais dos indivíduos médios e desviantes. Além disso, as proporções semanais referentes aos machos apresentaram-se mais ou menos constantes no tempo, ao passo que as das fêmeas sugeriram uma diminuição na variabilidade fenotípica temporal. Todos os indivíduos extremos identificados, com relação a este elemento do padrão de coloração, foram machos de *H. erato*.

4.3.2.13. PD (Tabela 17, Figuras 36 e 37)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios semanais de PD, no Viveiro, apresentaram um aumento significativo ao longo da estação, no que se refere ao anel mimético ($b=0,0016$; $P=0,0002$; $n=15$), à *H. erato* ($b_1=0,0024$; $P=0,0010$; $n=13$) e às fêmeas desta espécie ($b=0,0024$; $P=0,0021$; $n=13$). As médias semanais, em todos os níveis de consideração que apresentaram modificações temporais significativas, aumentaram de valores próximos a 0,78, no início do período de amostragem, até atingirem valores ao redor de 0,81.

As diferenças iniciais entre os valores médios de *H. erato* e *H. melpomene* mantiveram-se ao longo da estação. As médias semanais de *H. erato* variaram, ao longo da estação, entre 0,79 e 0,81, ao passo que as médias semanais referentes à espécie *H. melpomene* mantiveram-se constantes em torno de 0,77. As médias semanais de ambas as espécies variaram dentro da mesma faixa de amplitude, embora tenham se mantido distintas ao longo de todo o período de amostragem.

Não houve diferenças entre as médias semanais iniciais de ambos os sexos de *H. erato*. Os padrões de variação temporal destes variaram distintamente, ao longo de toda a estação, com as médias semanais crescendo nas fêmeas e mantendo-se estáveis nos machos. Apesar da variação levemente divergente entre ambos os sexos de *H. erato*, as variações temporais ocorreram numa restrita faixa de

amplitude. Além disso, as variações temporais observadas ocorreram de modo heterogêneo entre os sexos de *H. erato* ($b_3 = -0,0019$; $P = 0,0443$; $n = 13$).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Em relação ao anel mimético como um todo, houve uma certa estabilidade temporal dos coeficientes de variação semanais, tendência esta também observada em *H. erato*, embora estas tenham demonstrado um aparente crescimento temporal (de mais ou menos 2% para 3%). Os c.v. semanais das fêmeas desta espécie, por outro lado, apresentaram uma tendência temporal crescente ($b = 0,0027$; $P < 0,0001$; $n = 13$). Já os c.v. semanais dos machos de *H. erato* declinaram significativamente ao longo da estação ($b = -0,0013$; $P < 0,0001$; $n = 14$).

A inspeção visual dos gráficos, bem como a presença de uma forte correlação positiva entre as médias e os desvios padrões semanais referentes ao anel mimético ($r_s = 0,8695$; $P < 0,0001$; $n = 15$), indicam, de forma clara, um crescimento da variabilidade fenotípica semanal, a qual não foi revelada pelos c.v. semanais provavelmente pelo fato dos desvios padrões semanais terem aumentado na mesma magnitude que as médias semanais. O mesmo contexto serve para a espécie *H. erato*, cujas médias e desvios padrões semanais também encontraram-se positivamente correlacionados ($r_s = 0,8389$; $P < 0,0001$; $n = 15$). As médias e os desvios padrões semanais referentes às fêmeas de *H. erato* também cresceram de forma conjunta ($r_s = 0,9422$; $P < 0,0001$; $n = 13$), porém a magnitude de crescimento dos desvios padrões foi grande o suficiente para determinar um aumento nos c.v. semanais. A diminuição dos c.v. semanais observada entre os machos de *H. erato*, entretanto, pareceu constituir um efetivo declínio da variabilidade fenotípica semanal. Ainda, houve uma associação negativa, marginalmente significativa, entre as médias e os desvios padrões semanais, no que diz respeito aos machos desta espécie ($r_s = -0,4880$; $P = 0,0551$; $n = 14$). As tendências temporais demonstradas pelos c.v. semanais dos sexos de *H. erato*, então, foram completamente opostas, com as fêmeas apresentando uma inclinação positiva e os machos, negativa. Os c.v. semanais das fêmeas, ao longo da estação, aumentaram de 0,5% para 3%, enquanto os dos machos diminuíram de 3,5% para 2%. Pode-se observar que, durante as quatro semanas de maior abundância populacional, os c.v. semanais de ambos os sexos mantiveram valores muito próximos, ao redor de 2,5%.

As proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos mantiveram-se mais ou menos constantes no tempo, quando se considera o anel mimético como um todo ou somente a espécie *H. erato*. É importante ressaltar que os valores das proporções semanais dos indivíduos médios, em ambos os níveis de consideração, mantiveram-se elevados (em torno de 0,80), ao longo de todo o período de amostragem. Já os sexos desta espécie apresentaram tendências temporais aparentemente contrárias. As proporções semanais das fêmeas médias sofreram um declínio significativo ao longo do período de amostragem ($b = -0,0208$; $P = 0,0004$; $n = 13$) e as dos machos médios experimentam um aumento significativo ($b = 0,0081$; $P = 0,0009$; $n = 14$). As frequências relativas semanais das fêmeas desviantes ($b = 0,0133$; $P = 0,0069$; $n = 13$) e das extremas aumentaram significativamente com o tempo ($b = 0,0166$; $P < 0,0001$; $n = 13$), enquanto que as dos machos extremos sofreram uma diminuição significativa ao longo da estação ($b = -0,0148$; $P = 0,0007$; $n = 14$). As tendências exibidas pelas fêmeas de *H. erato* são distintas das que ocorreram nos machos desta espécie. As proporções semanais das fêmeas médias diminuiram com o passar do tempo, de 1,00 para cerca de 0,75, enquanto as dos machos médios passaram de 0,80 a 0,85 (com um forte decréscimo até cerca de 0,60 no meio de abril e uma acentuada ascensão a partir deste ponto). Enquanto as fêmeas extremas apresentaram um aumento temporal em suas proporções semanais, de 0,00 a 0,17, os machos extremos experimentam um forte declínio, de 0,20 a 0,00.

4.3.2.14. PV (Tabela 18, Figuras 38 e 39)

a) Tendências de variação temporal nos valores médios

Os valores médios semanais de PV, no Viveiro, apresentaram um aumento significativo ao longo da estação, no que se refere ao anel mimético ($b = 0,0029$; $P < 0,0001$; $n = 15$), à *H. erato* ($b_1 = 0,0024$; $P = 0,0033$; $n = 13$), às fêmeas ($b = 0,0024$; $P = 0,0009$; $n = 13$) e aos machos desta espécie ($b = 0,0034$; $P < 0,0001$; $n = 14$). As médias semanais, em todos os níveis de consideração, aumentaram de valores próximos a 0,80, no início do período de amostragem, até atingirem valores ao redor de 0,83.

As diferenças iniciais entre os valores médios de *H. erato* e *H. melpomene* foram inexistentes, com ambas as espécies apresentando valores em torno de 0,80. As

médias semanais de *H. erato* variaram, ao longo da estação, entre 0,80 e 0,83, ao passo que as médias semanais referentes à espécie *H. melpomene* mantiveram-se constantes em torno de 0,80. Apesar dos valores médios semanais destas espécies terem variado dentro da mesma faixa de amplitude, as médias semanais referentes à primeira espécie apresentaram um crescimento significativo, partindo de valores próximos a 0,80.

Apesar dos valores médios semanais de ambos os sexos de *H. erato* terem variado concomitantemente, ao longo de toda a estação, no final do período de amostragem, as médias semanais referentes às fêmeas alcançaram valores maiores que os relativos aos machos (0,83 contra 0,82).

b) Tendências de modificações temporais na variabilidade fenotípica

Em relação ao anel mimético como um todo, houve um certo aumento temporal dos coeficientes de variação semanais, que se elevaram de 2% para 3%, no pico de abundância populacional, voltando a decair para 2% ao final da estação. Durante a primeira metade do período de crescimento populacional, os c.v. semanais da espécie *H. erato* e dos seus machos aumentaram de 1,5% para cerca de 4%, caindo durante a segunda metade até atingir cerca de 2%. Nenhuma destas tendências exibiu modificações temporais direcionais estatisticamente significativas. Os c.v. semanais das fêmeas desta espécie apresentaram uma tendência temporal crescente, estatisticamente significativa ($b=0,0005$; $P=0,0016$; $n=13$), enquanto os dos machos mostraram um significativo declínio ao longo da estação ($b= -0,0015$; $P=0,0401$; $n=14$), o que torna suas tendências temporais completamente opostas. Pôde-se observar que, durante as quatro semanas de maior abundância populacional, os c.v. semanais de ambos os sexos mantiveram valores muito próximos, ao redor de 2,5%.

As correlações significativas existentes entre as médias e os desvios padrões semanais de ambos os sexos de *H. erato* vêm a reforçar os padrões temporais referentes aos c.v. semanais: nas fêmeas da espécie, o aumento das médias semanais foi acompanhado por um crescimento dos desvios padrões semanais ($r_s=0,8395$; $P=0,0003$; $n=13$), e nos machos, houve uma diminuição dos desvios padrões semanais à medida que as médias cresciam ($r_s= -0,8201$; $P=0,0001$; $n=14$).

Em relação ao anel mimético, todas as tendências temporais foram estatisticamente significativas, podendo-se observar um aumento nas proporções semanais dos indivíduos médios ($b=0,0032$; $P=0,0288$; $n=15$) e dos extremos ($b=0,0059$; $P=0,0391$; $n=15$), e uma diminuição nas dos indivíduos desviantes ($b=-0,0050$; $P=0,0096$; $n=15$). As proporções semanais referentes aos indivíduos médios, durante as primeiras seis semanas do período de crescimento populacional, elevaram-se de 0,60 a 0,80, mantendo-se constantes neste valor até o final da estação. As proporções semanais dos indivíduos desviantes, durante as primeiras seis semanas, decaíram de 0,40 para 0,20, sendo este valor mantido até o fim da estação. Este quadro também valeu para a espécie *H. erato*, na qual houve um significativo declínio das proporções semanais dos indivíduos desviantes ($b=-0,0065$; $P=0,0003$; $n=15$) e um aumento também significativo das dos indivíduos médios ($b=0,0051$; $P=0,0028$; $n=15$). As proporções semanais das fêmeas médias de *H. erato* sofreram um declínio significativo ao longo do período de amostragem ($b=-0,0258$; $P=0,0002$; $n=13$) e as dos machos médios experimentaram um aumento significativo ($b=0,0181$; $P<0,0001$; $n=14$). As freqüências relativas semanais das fêmeas desviantes sofreram um aumento estatisticamente significativo ($b=0,0201$; $P=0,0012$; $n=13$), ao passo que as freqüências dos machos desta espécie experimentaram uma diminuição significativa ($b=-0,0138$; $P<0,0001$; $n=14$). As freqüências relativas semanais das fêmeas extremas aumentaram significativamente com o tempo ($b=0,0146$; $P=0,0013$; $n=13$), enquanto as dos machos declinaram ($b=-0,0116$; $P=0,0030$; $n=14$). Ou seja, as tendências exibidas pelas fêmeas de *H. erato* são completamente opostas as que ocorrem nos machos desta espécie. As proporções semanais das fêmeas médias diminuíram com o passar do tempo, de 1,00 para cerca de 0,60, enquanto as dos machos médios passaram de 0,40 a 0,85. Enquanto as fêmeas desviantes apresentaram um aumento temporal em suas proporções semanais, de 0,00 a 0,30, os machos desviantes experimentaram um forte declínio, de 0,60 a 0,15.

Em teoria, pode-se esperar diferenças no que diz respeito às influências de cada um dos elementos componentes do padrão de coloração na construção do fenótipo de sinalização de aviso, em termos gerais, e na memorização dos mesmos,

por parte dos predadores, em termos mais específicos. E estas influências distintas, em tese, estariam refletidas na variabilidade observada em cada variável morfométrica utilizada na descrição fenotípica. Em função dessa perspectiva, as médias referentes aos coeficientes de variação semanais, de cada variável, foram comparadas visualmente, em cada um dos níveis de consideração (complexo mimético, *H. erato* e ambos os sexos desta espécie) e em cada uma das localidades estudadas. Assim, variáveis mais importantes na sinalização de aviso, em cada nível de consideração, deveriam refletir, em maior intensidade, um contexto seletivo voltado à uniformidade fenotípica e, em consequência, apresentariam menores coeficientes de variação médios.

Em Rio das Pedras, os coeficientes de variação médios referentes aoanel mimético como um todo ou somente à espécie *H. erato* comportaram-se de maneira quase idêntica (Figura 40), o que não é surpreendente em vista do fato de que a grande maioria dos indivíduos capturados pertenciam a esta espécie. Ao longo do período de amostragem, a proporção de pigmentação escura sobre as asas dorsais ou ventrais (PD e PV) se constituíram nas medidas morfométricas com a menor variabilidade média (cerca de 2,5%). Como estas variáveis foram calculadas subtraindo-se as áreas em vermelho e amarelo da asa funcional, tal fato pode ser considerado como indicativo da grande importância da coloração escura na sinalização aos predadores ou, de modo alternativo, indicativo da existência de seleção normalizadora sobre a proporção alar conjunta em vermelho e amarelo. A comparação entre as medidas ligadas à mancha vermelha e à barra amarela revelou uma menor variabilidade média para a primeira delas. Com exceção das áreas ventrais destes componentes (VV/AF em relação à AV/AF), todas as comparações realizadas na mesma face das asas indicaram a existência de uma menor quantidade de variação relacionada à mancha vermelha. Ainda, quando a comparação é realizada enfocando a variabilidade média presente na face dorsal e ventral da mesma variável, pôde-se observar uma menor quantidade de variação na primeira delas, que se constitui na mais exposta à visão dos predadores. A única exceção a este padrão foi a referente, novamente, à área da barra amarela. Por último, é importante salientar que as variáveis que consideram ambas as áreas coloridas do padrão de coloração [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF] foram, justamente, as que apresentaram uma maior variabilidade média ao longo do período de amostragem.

A descrição acima é completamente válida para o nível de consideração referente aos machos de *H. erato*. Já as fêmeas da espécie apresentaram tanto

semelhanças quanto diferenças em relação aos machos (Figura 41). As medidas de área do padrão de coloração das fêmeas de *H. erato* mostraram quantidades relativas de variação completamente diferentes das dos machos: a mancha vermelha dorsal (VD/AF) e ventral (VV/AF) apresentaram-se mais variáveis que as respectivas barras amarelas (AD/AF e AV/AF), na mesma face das asas; a mancha vermelha dorsal e a barra amarela dorsal variaram mais que os mesmos componentes da face ventral das asas; e a área da barra amarela ventral foi a medida de superfície que apresentou a menor variabilidade média. As medidas lineares relacionadas à mancha vermelha (CVD/CAF e CVV/CAF) e à barra amarela (LAD/CAF e LAV/CAF) comportaram-se como nos machos, o que também vale para PD e PV. Duas variáveis apresentaram quantidades de variação bastante diferentes entre os machos e as fêmeas de *H. erato*, em Rio das Pedras: $(VD - AD)/AF$ e $DVAD/CAF$. Nos machos, seus valores foram, respectivamente, de mais ou menos 18% e 6%, enquanto nas fêmeas, atingiram cerca de 25% e 14%. Uma das poucas variáveis em que as fêmeas apresentaram uma menor variabilidade média se referiu à LAV/CAF (12% contra 18%).

Da mesma forma que em Rio das Pedras, a espécie *H. erato* e o complexo mimético como um todo, presentes no Viveiro, demonstraram uma grande semelhança nos coeficientes de variação médios (Figura 42). PD e PV foram as variáveis de menor variabilidade média, enquanto $(VD - AD)/AF$ e $(VV - AV)/AF$ apresentaram as maiores variações. Todas as medidas relativas à mancha vermelha, quando comparadas às referentes à barra amarela, na mesma face das asas, mostraram uma maior uniformidade fenotípica. Quando a comparação se estende à variabilidade observada nas faces dorsal e ventral da mesma variável, pôde-se constatar uma menor variação dorsal, apenas, para a largura da barra amarela (LAD/CAF), para a distância entre a mancha vermelha e a barra amarela (DVAD/CAF) e para $(VD - AD)/AF$. A variabilidade fenotípica média presente nas faces dorsal e ventral do comprimento da mancha vermelha (CVD/CAF e CVV/CAF) foram equivalentes, enquanto que a variação relativa às áreas da mancha vermelha e da barra amarela exibiram valores maiores na face dorsal das asas. De fato, estas foram as variáveis que, juntamente com LAV/CAF e DVAV/CAF, mais variaram (entre 15 e 20%), após $(VD - AD)/AF$ e $(VV - AV)/AF$ (entre 25% e 30%).

Também como observado em Rio das Pedras, os padrões de variabilidade média de ambos os sexos de *H. erato*, no Viveiro, diferiram em vários aspectos (Figura 43). Nos machos da espécie, a variação fenotípica de todas as medidas relativas à mancha vermelha, quando comparadas às da barra amarela, na mesma face das asas,

foi menor. Nas fêmeas, tal fato também pôde ser observado, com a única exceção se referindo à comparação entre CVV/CAF e LAV/CAF. Nos machos, bem como nas fêmeas, a área da mancha vermelha foi mais variável na face dorsal das asas, ao passo que nos machos, a área da barra amarela dorsal (AD/AF) foi menos variável que a ventral (AV/AF) e, nas fêmeas, houve uma certa equivalência na variabilidade observada. Em ambos os sexos de *H. erato*, (VD – AD)/AF foi bem mais uniforme que (VV – AV)/AF e as variáveis referentes ao comprimento da mancha vermelha apresentaram coeficientes de variação médios semelhantes, quando comparadas às faces dorsal e ventral das asas. A largura da barra amarela mostrou uma menor variabilidade na face dorsal, no que se refere aos machos, e ventral, no que diz respeito às fêmeas, fato este que também pôde ser verificado para a distância entre a mancha vermelha e a barra amarela. Em relação aos valores dos coeficientes de variação médios, as maiores diferenças observadas entre os sexos se referiram à (VV – AV)/AF (28% nos machos e 35% nas fêmeas), à LAV/CAF (22% nos machos e 11% nas fêmeas) e à DVAD/CAF (9% nos machos e 16% nas fêmeas).

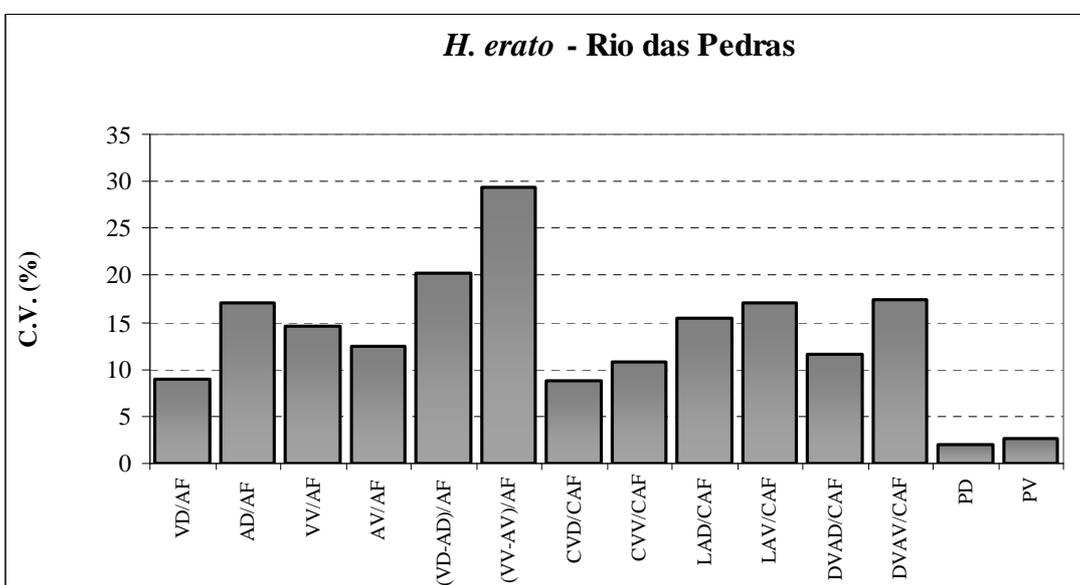
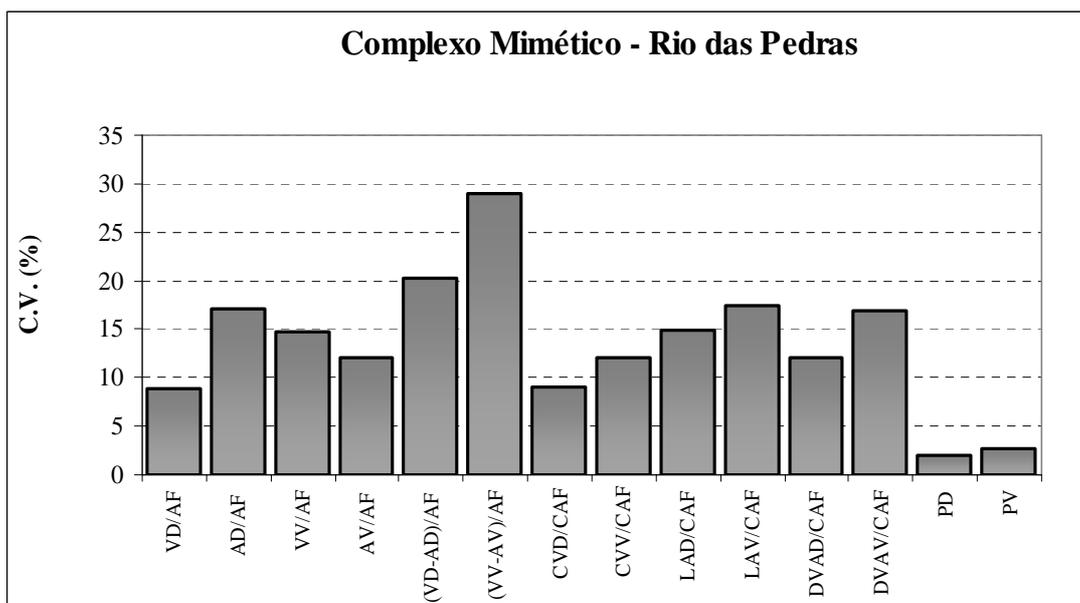


Figura 40 - Comparação da variabilidade fenotípica presente em cada uma das variáveis, considerando o complexo mimético como um todo e somente *H. erato*, em Rio das Pedras. Cada uma das colunas representa a média dos coeficientes de variação semanais. VD/AF: área relativa da mancha vermelha dorsal; AD/AF: área relativa da barra amarela dorsal; VV/AF: área relativa da mancha vermelha ventral; AV/AF: área relativa da barra amarela ventral; (VD-AD)/AF: aspecto geral do padrão de coloração dorsal; (VV-AV)/AF: aspecto geral do padrão de coloração ventral; CVD/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha dorsal; CVV/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha ventral; LAD/CAF: largura relativa da barra amarela dorsal; LAV/CAF: largura relativa da barra amarela ventral; DVAD/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais; DVAV/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais; PD: proporção dorsal em pigmentação escura; PV: proporção ventral em pigmentação escura.

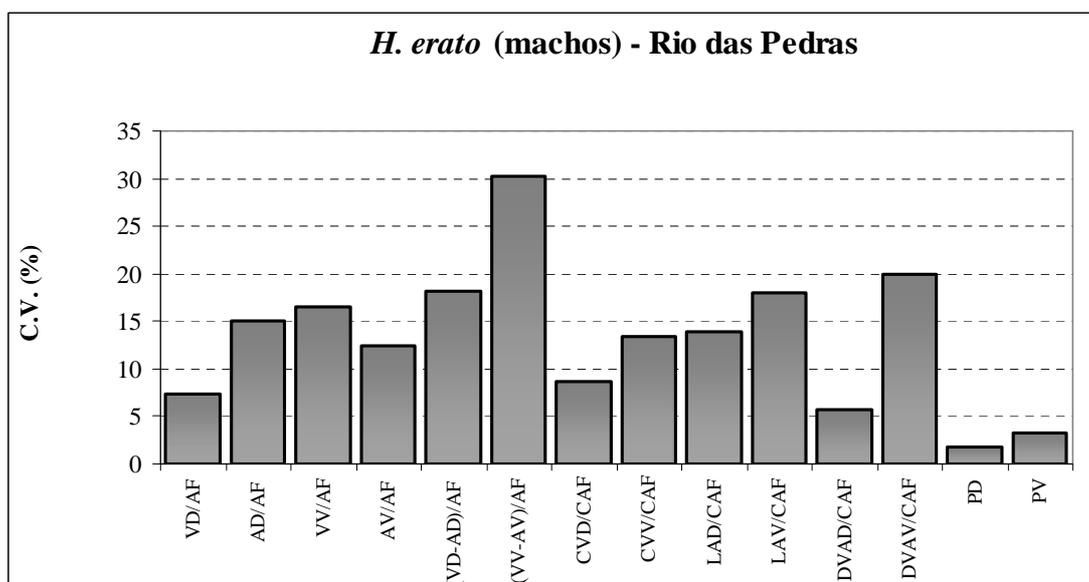
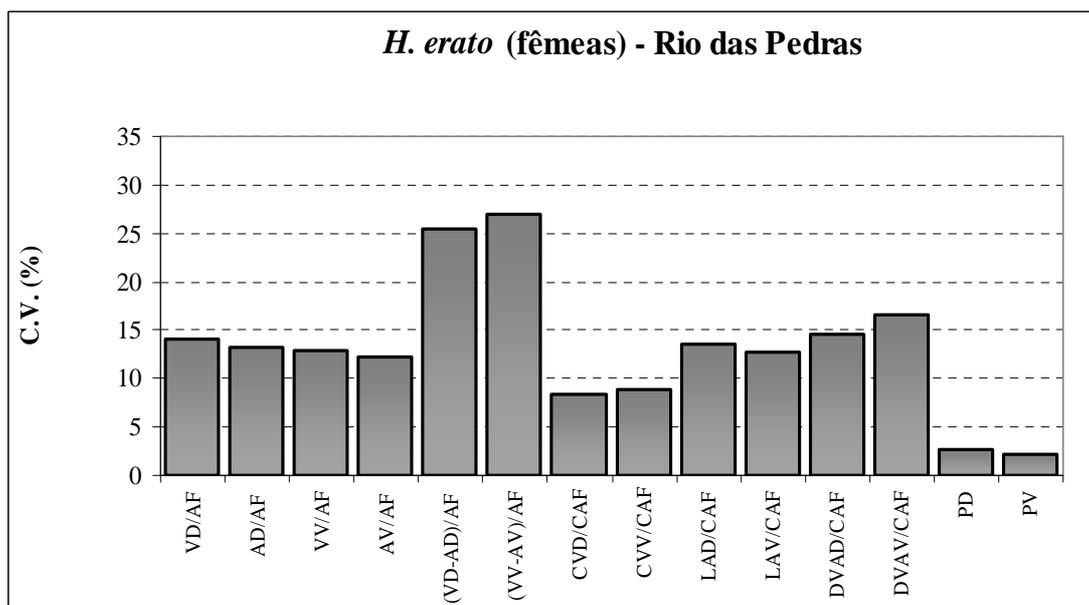


Figura 41 - Comparação da variabilidade fenotípica presente em cada uma das variáveis, considerando ambos os sexos de *H. erato*, em Rio das Pedras. Cada uma das colunas representa a média dos coeficientes de variação semanais. VD/AF: área relativa da mancha vermelha dorsal; AD/AF: área relativa da barra amarela dorsal; VV/AF: área relativa da mancha vermelha ventral; AV/AF: área relativa da barra amarela ventral; (VD-AD)/AF: aspecto geral do padrão de coloração dorsal; (VV-AV)/AF: aspecto geral do padrão de coloração ventral; CVD/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha dorsal; CVV/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha ventral; LAD/CAF: largura relativa da barra amarela dorsal; LAV/CAF: largura relativa da barra amarela ventral; DVAD/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais; DVAV/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais; PD: proporção dorsal em pigmentação escura; PV: proporção ventral em pigmentação escura.

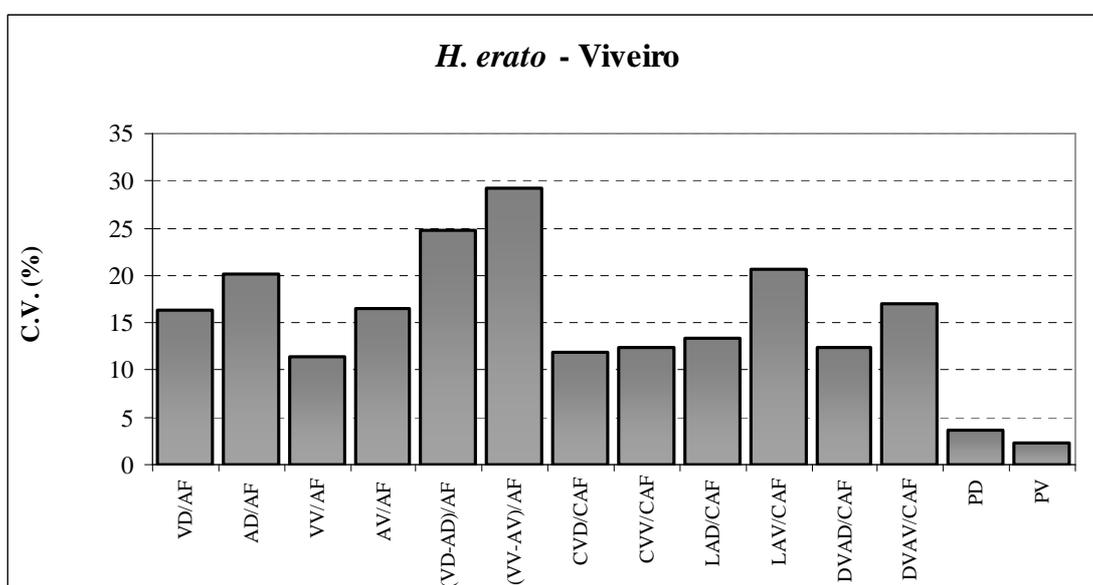
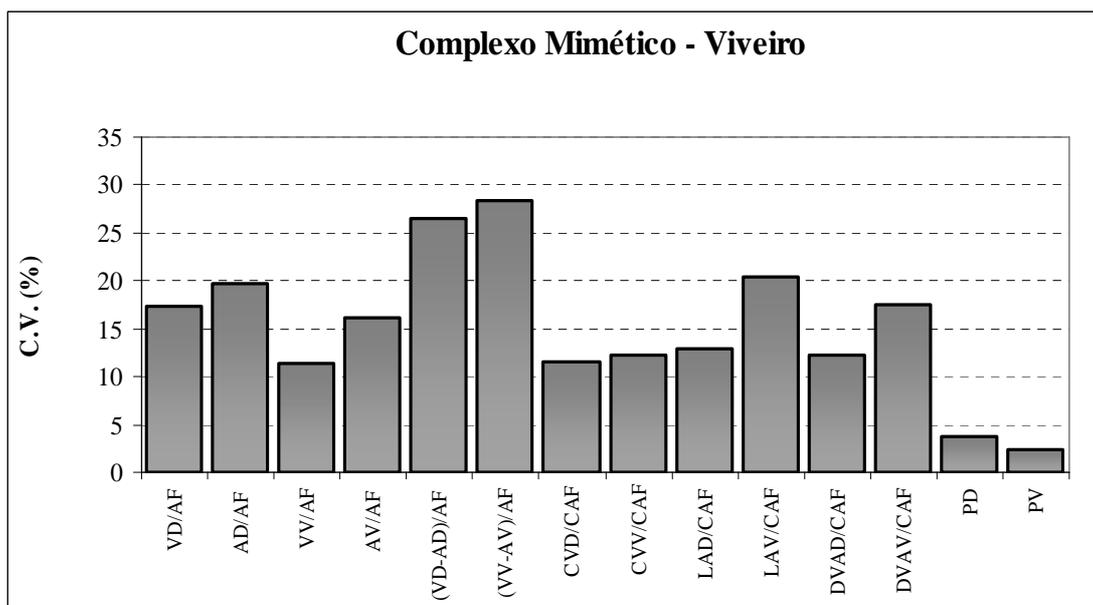


Figura 42 - Comparação da variabilidade fenotípica presente em cada uma das variáveis, considerando o complexo mimético como um todo e somente *H. erato*, no Viveiro. Cada uma das colunas representa a média dos coeficientes de variação semanais. VD/AF: área relativa da mancha vermelha dorsal; AD/AF: área relativa da barra amarela dorsal; VV/AF: área relativa da mancha vermelha ventral; AV/AF: área relativa da barra amarela ventral; (VD-AD)/AF: aspecto geral do padrão de coloração dorsal; (VV-AV)/AF: aspecto geral do padrão de coloração ventral; CVD/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha dorsal; CVV/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha ventral; LAD/CAF: largura relativa da barra amarela dorsal; LAV/CAF: largura relativa da barra amarela ventral; DVAD/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais; DVAV/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais; PD: proporção dorsal em pigmentação escura; PV: proporção ventral em pigmentação escura.

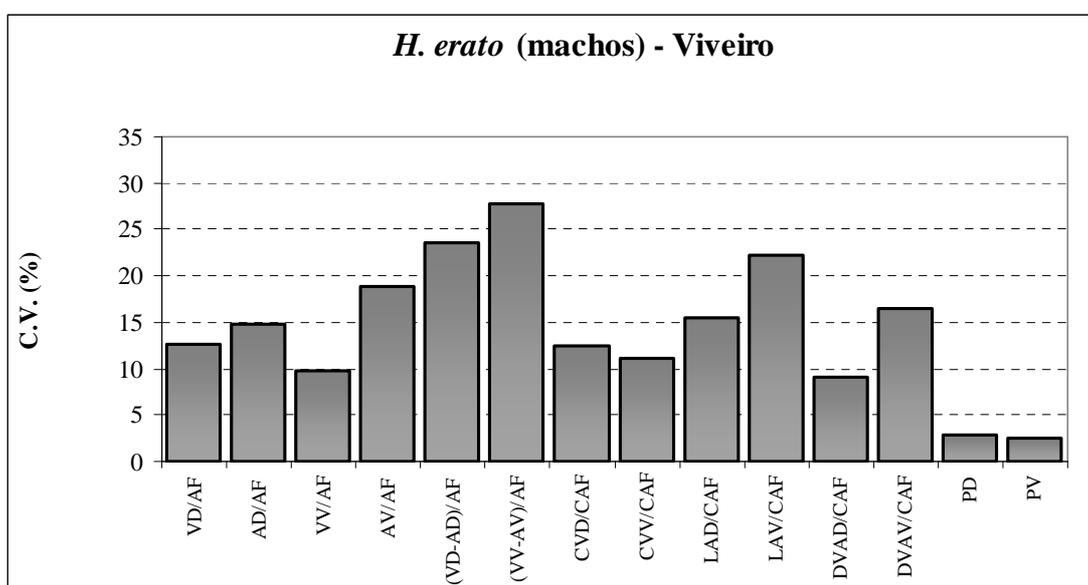
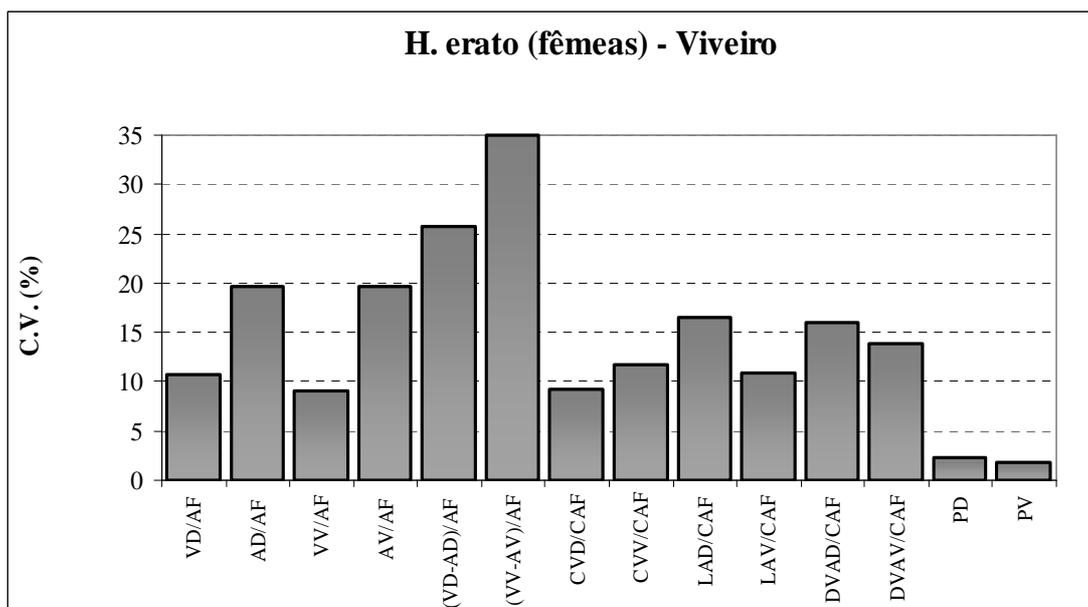


Figura 43 - Comparação da variabilidade fenotípica presente em cada uma das variáveis, considerando ambos os sexos de *H. erato*, no Viveiro. Cada uma das colunas representa a média dos coeficientes de variação semanais. VD/AF: área relativa da mancha vermelha dorsal; AD/AF: área relativa da barra amarela dorsal; VV/AF: área relativa da mancha vermelha ventral; AV/AF: área relativa da barra amarela ventral; (VD-AD)/AF: aspecto geral do padrão de coloração dorsal; (VV-AV)/AF: aspecto geral do padrão de coloração ventral; CVD/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha dorsal; CVV/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha ventral; LAD/CAF: largura relativa da barra amarela dorsal; LAV/CAF: largura relativa da barra amarela ventral; DVAD/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais; DVAV/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais; PD: proporção dorsal em pigmentação escura; PV: proporção ventral em pigmentação escura.

4.4. Herdabilidade

Das cinco proles criadas no intuito de permitir o cálculo da herdabilidade das medidas utilizadas na descrição do padrão de coloração de *Heliconius erato*, somente em três delas houve a possibilidade de registro do fenótipo de sinalização de ambos os genitores. Nas duas proles restantes, somente houve a caracterização fenotípica dos genitores maternos. Assim, os resultados obtidos no cálculo da herdabilidade foram resultantes da análise de regressão baseada em somente três pontos, que correspondiam à interseção da média de ambos os genitores e a média de sua respectiva prole. Vários dos valores obtidos não apresentam sentido algum, no âmbito da fórmula utilizada de cálculo da herdabilidade, como, por exemplo, valores negativos ou acima da unidade. Em função deste fato, não é válido nem mesmo conjecturar sobre a existência de influências hereditárias sobre as variações observadas nas medidas das variáveis morfométricas utilizadas. Em todo caso, no sentido de permitir uma inspeção de todos os dados disponíveis, são apresentados os coeficientes de herdabilidade obtidos, bem como os coeficientes de regressão de cada prole em relação a todos os genitores disponíveis (Tabela 19).

Tabela 19 – Coeficientes de herdabilidade das medidas morfométricas utilizadas na descrição do padrão de coloração de *H. erato* e os coeficientes de regressão utilizados no cálculo dos primeiros.

Variável	Regressão entre as médias das proles e as médias de			Herdabilidade
	Genitor materno	Genitor paterno	Ambos os genitores	
VD/AF	b=0,3766	b=0,9003	b=1,8461	1,6442
AD/AF	b=1,4434	b=0,4853	b=0,9393	2,0738
VV/AF	b=0,3862	b=0,6404	b=0,2986	0,6236
AV/AF	b=0,0896	b=0,2290	b=0,5932	0,4673
(VD – AD)/AF	b=0,5928	b=1,0530	b=1,5614	1,5611
(VV – AV)/AF	b=0,1225	b=0,1998	b= –0,5229	–0,1727
CVD/CAF	b=0,0018	b=0,1228	b=0,8241	0,8133
CVV/CAF	b=0,1023	b=0,2069	b=0,3258	0,3045
LAD/CAF	b=0,0874	b= –0,5955	b= –0,5161	–0,3771
LAV/CAF	b=0,1726	b=0,2083	b= –0,1871	0,1630
DVAD/CAF	b=0,0140	b= –0,2530	b= –0,2279	–0,1030

VD/AF: área relativa da mancha vermelha dorsal; AD/AF: área relativa da barra amarela dorsal; VV/AF: área relativa da mancha vermelha ventral; AV/AF: área relativa da barra amarela ventral; (VD–AD)/AF: aspecto geral do padrão de coloração dorsal; (VV–AV)/AF: aspecto geral do padrão de coloração ventral; CVD/CAF: comprimento relativo da mancha vermelha dorsal; CVV/CAF: comprimento relativo da mancha

vermelha ventral; largura relativa da barra amarela dorsal; LAV/CAF: largura relativa da barra amarela ventral; DVAD/CAF: distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais

5. DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho serão avaliados considerando-se os fenótipos de coloração investigados como fenótipos adaptativos multifuncionais, cuja evolução será discutida sob o contexto teórico do fenômeno da sinalização e da manutenção da temperatura corporal. Mais especificamente, os dados coletados serão analisados quanto à indicação da existência de distintos papéis funcionais relacionados ao padrão de coloração, quanto à influência dos elementos componentes do fenótipo de coloração em funções específicas e quanto à compatibilidade entre as informações obtidas e os pressupostos e mecanismos teóricos tradicionalmente associados à construção evolutiva do padrão de coloração das asas.

5.1. Contexto multifuncional do padrão de coloração

Como todo e qualquer fenótipo, o padrão de coloração de uma espécie aposemática pode ser avaliado a partir do reconhecimento realizado em diferentes esferas ou escalas de observação. Assim, o fenótipo de sinalização como um todo, bem como cada um dos seus elementos formadores, constituem-se em características reconhecíveis, as quais permitem considerações e análises particulares. Estes aspectos reconhecíveis foram transformados em variáveis que representariam a intensidade da sinalização ou da informação transmitida (medidas de área ou lineares), a posição relativa dos diversos componentes do padrão de coloração (distância entre a mancha vermelha e a barra amarela) e a capacidade termorregulatória (áreas de pigmentação escura sobre as asas). E, como a grande maioria dos fenótipos adaptativos, o padrão de coloração das asas das borboletas permite considerações específicas sobre o seu modo de funcionamento, sobre a sua influência na sobrevivência e capacidade reprodutiva dos indivíduos portadores de diferenças fenotípicas e sobre as pressões seletivas envolvidas em sua construção evolutiva. O reconhecimento das diferentes pressões seletivas a influenciar o fenótipo de coloração das asas de uma borboleta impalatável, portanto, necessariamente passaria pelo reconhecimento das distintas funções por ele exercidas. Dessa forma, como ponto central nesta investigação, foram realizadas uma série de observações com o intuito de verificar a existência de diferentes papéis funcionais desempenhados pelo mesmo padrão de coloração. Tal fenótipo, em borboletas, apresentaria o potencial de atuar sobre a capacidade de

sobrevivência e/ou reprodução individuais, influenciando suas propriedades de termorregulação, de sinalização intraspecífica e de sinalização interespecífica (VANE-WRIGHT & BOPPRÉ, 1993).

O fenótipo de coloração de *Heliconius erato phyllis* parece exercer todas as funções acima, a julgar pelos resultados obtidos neste trabalho. E, além disso, os dados obtidos são altamente sugestivos da existência de contextos funcionais distintos relacionados a diferentes elementos do padrão de coloração. Nem todos os componentes do fenótipo de coloração desempenhariam as funções termorregulatórias ou de sinalização e, ao mesmo tempo, alguns componentes apresentariam a capacidade de influenciar tanto as propriedades de termorregulação quanto as de sinalização. Desse modo, cada elemento do padrão de coloração desta espécie representaria o resultado evolutivo da sua contribuição às diferentes funções desempenhadas, moldado como um compromisso mediado por diferentes influências em termos de seleção natural e/ou sexual.

5.1.1. Propriedades termorregulatórias do padrão de coloração

A influência de elementos específicos do fenótipo de sinalização das asas sobre a capacidade termorregulatória de *H. erato phyllis* foi investigada a partir da análise do ritmo diário de atividades. Neste experimento, foram consideradas variáveis morfológicas tradicionalmente associadas à termorregulação (tamanho das asas e proporção de pigmentação escura sobre as asas) e foram descritas as proporções diárias de tempo dispendido em diferentes atividades (aquecimento corporal, vôo e alimentação). Além disso, foi estimada a influência da orientação das asas aos primeiros raios do sol sobre as proporções de tempo gastas nas diversas atividades, e foi avaliada a influência das três variáveis morfométricas e da variável comportamental (posicionamento ao amanhecer) sobre o horário de início das atividades diárias.

O horário de saída matinal do dormitório comunal, bem como a proporção de tempo dispendida em aquecimento corporal, vôo e alimentação, potencialmente, constituem-se em pautas comportamentais de clara influência no valor adaptativo individual. Assim, os machos que, em função do seu padrão de coloração, saiam mais cedo do dormitório comunal, podem garantir um maior acesso às fêmeas, por

chegarem antes às pupas das quais nascerão fêmeas, por encontrarem, também mais cedo, fêmeas virgens em vôo ou por terem mais horas disponíveis de sol para interagirem com as fêmeas virgens e, eventualmente, copularem. Os machos que entram em atividade antes dos demais também podem garantir um maior acesso aos recursos alimentares, coletando uma maior quantidade de néctar ou pólen, especialmente naquelas flores cuja antese ocorre ao amanhecer ou algumas horas antes do nascer do sol. Os machos cujos padrões de coloração os permitam destinar uma menor proporção de tempo à atividade de aquecimento corporal ("sun basking"), poderiam alocar uma maior proporção diária ao vôo ou à alimentação e, desta forma, encontrar novos suprimentos de alimento ou fêmeas aptas à cópula. Ou seja, as pautas comportamentais através das quais foi descrito o ritmo individual diário de atividades, bem como as diferenças observadas entre os indivíduos, são de clara importância e, como tal, devem influenciar o sucesso relativo em termos de reprodução ou sobrevivência. E, em consequência, devem se constituir numa clara pressão seletiva a influenciar a construção evolutiva do padrão de coloração da espécie.

Os indivíduos de maior tamanho, em média, iniciaram suas atividades diárias mais cedo, bem como passaram maior parte do seu tempo em vôo. Estes indivíduos também apresentaram as menores proporções de pigmentação escura na face ventral das asas, talvez em função de maiores constantes alométricas dos elementos formadores das áreas coloridas do padrão de coloração em relação aos elementos em preto, os quais, conjuntamente, formariam a área de pigmentação escura (NIJHOUT *et al.*, 1990). O posicionamento em relação aos primeiros raios de sol da manhã foi o fator de maior influência sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal, com os indivíduos orientados perpendicularmente ao sol nascente deixando o dormitório comunal, em média, mais cedo.

Estes resultados, considerados em conjunto, podem ser interpretados como um indicativo da existência de interações competitivas durante a agregação ao sol poente. Durante as interações individuais ocorridas na formação dos dormitórios comunais, a cada anoitecer, os indivíduos de maior tamanho alar conseguiriam garantir um posicionamento mais adequado em relação ao sol nascente, no qual uma maior porção da superfície das asas estivesse perpendicularmente orientada aos primeiros raios do sol. Em função disto, estes indivíduos se aqueceriam em menos tempo após o nascer do sol e, como consequência, mais cedo deixariam o local de repouso noturno, no amanhecer seguinte. As vantagens individuais relacionadas ao fato de deixarem o

dormitório mais cedo passariam, evidentemente, pelo acesso aos recursos alimentares, anteriormente aos demais, garantindo uma maior quantidade de alimento ou uma melhor qualidade nutricional, e pela chegada às pupas das quais emergirão fêmeas, antes dos demais, garantindo, no mínimo, espaço sobre a pupa e, eventualmente, o acasalamento. Outras interações competitivas mediadas pelo tamanho das asas foram verificadas no gênero *Heliconius* (DEINERT *et al.*, 1994), durante as interações existentes entre os machos no momento de garantirem espaço na pupa de fêmeas ainda por emergir e, assim, realizar a cópula. Além disso, em épocas de escassez de recursos alimentares para os adultos, as flores são disputadas e defendidas (MURAWSKI, 1987), sendo o tamanho das asas e a ordem de chegada aos recursos, provavelmente, aspectos determinantes do sucesso individual.

Os indivíduos que apresentaram uma maior proporção de pigmentação escura nas asas alocaram uma maior parcela das suas atividades diárias à alimentação, por se aquecerem mais rapidamente, no caso daqueles com maior proporção de pigmentação escura na face dorsal das asas, ou por provavelmente se manterem mais tempo aquecidos, no caso daqueles com maior proporção de pigmentação escura na face ventral das mesmas. Os indivíduos com maiores quantidades relativas de pigmentação escura na face ventral das asas alocaram mais tempo, em média, à alimentação, às custas do tempo em vôo, enquanto aqueles com maiores proporções na face dorsal das asas alocaram mais tempo à alimentação às custas de uma menor porção de tempo dispendida em aquecimento corporal ("basking").

Todas as pautas comportamentais investigadas (horário de saída matinal do dormitório comunal e as proporções de tempo gastas em alimentação, vôo e aquecimento corporal) mostraram-se influenciadas por pelo menos uma das variáveis morfométricas (tamanho das asas ou quantidade relativa de pigmentação escura) ou comportamentais (posicionamento das asas em relação ao sol nascente). Se estas atividades, como consideradas aqui, representarem aspectos importantes da história de vida desta espécie, e dada a influência do padrão de coloração sobre as mesmas, pode-se inferir que as variações populacionais destes elementos do fenótipo de sinalização refletiriam pressões seletivas significativas associadas a estes aspectos.

O contexto de relação existente entre a biologia alimentar e reprodutiva das espécies pertencentes ao gênero *Heliconius*, talvez, forneça uma moldura adequada ao quadro que representa, na forma de exemplo, a importância das diferenças nos ritmos diários individuais de atividades. As espécies deste gênero, provavelmente, estejam

entre as borboletas de maior longevidade conhecida, atingindo cerca de cinco ou seis meses de vida adulta em populações naturais (SAAFELD, 1979)e, até, cerca de oito meses em insetário. Tal longevidade estaria relacionada à utilização de pólen, durante o estágio adulto, como principal fonte de aminoácidos essenciais (GILBERT, 1972). Além disso, a ingestão contínua de compostos nitrogenados, obtidos a partir da coleta seletiva de pólen de algumas espécies de flores, manteria um nível contínuo e uniforme de produção de ovos, ao longo de toda a vida adulta das fêmeas destas espécies (DUNLAP-PIANKA *et al.*, 1977). Em *H. erato*, ainda, nutrientes adquiridos durante a alimentação na fase adulta, por parte dos machos, seriam transferidos para a fêmea durante a cópula, na forma de um espermatóforo. Sua estrutura lipoprotéica seria aproveitada, por parte das fêmeas, tanto na manutenção somática quanto na vitelogênese (BOGGS & GILBERT, 1979; BOGGS, 1981b). Sendo assim, o aporte contínuo de nitrogênio, durante a fase adulta, seria responsável pela alta longevidade, em ambos os sexos de *Heliconius*, com o total de descendentes produzido por cada fêmea, ao longo da sua vida reprodutiva, sendo dependente da quantidade de nutrientes adquiridos através da alimentação, durante os estágios larvais e adulto, bem como dos nutrientes adquiridos, via alimentação, durante a fase adulta dos machos, repassados para as fêmeas durante a cópula e por elas utilizados na produção dos compostos indispensáveis à sua sobrevivência e ovogênese. E, como evidenciado neste trabalho, as diferenças individuais nos ritmos diários de atividades, mediadas por variáveis morfométricas do padrão de coloração, poderiam influenciar o valor adaptativo dos machos de *H. erato*, de dois modos diferentes: determinando o horário de saída matinal do dormitório comunal e a proporção de tempo alocada para a alimentação. Ambos os aspectos, evidentemente, se refletiriam na qualidade de vida e na capacidade reprodutiva dos diferentes indivíduos, através das suas influências sobre a qualidade e a quantidade dos recursos alimentares obtidos. A competição por quantidades limitadas de pólen seria tão intensa e seus resultados tão significativos às histórias de vida das espécies do gênero *Heliconius* que GILBERT (1975) chegou a sugerir que esta seria a principal causa da existência do fenômeno neural denominado “mudança diurna de fase”, detectado no eletroretinograma de espécies do gênero, o que permitiria a orientação visual durante o vôo realizado em horas de pouca luminosidade, ao amanhecer.

5.1.2. Sinalização intraspecífica mediada pelo padrão de coloração

Os diversos componentes do padrão de coloração das asas dos machos de *H. erato phyllis* também foram investigados quanto à sua influência sobre o sucesso de acasalamento, em cativeiro. A mancha vermelha e a barra amarela, em ambas as faces das asas, foram descritas através de variáveis de área e lineares, representando tanto o tamanho quanto a disposição espacial, nas asas. Estas variáveis se referiram ao tamanho absoluto das manchas do padrão de coloração, provavelmente relacionadas à magnitude da intensidade da sinalização enviada, e também se referiram às áreas relativas de cada mancha, potencialmente envolvidas na percepção conjunta dos elementos fenotípicos e no reconhecimento de padrões gerais. Além destas variáveis, também foram consideradas o tamanho da asa funcional e as proporções de pigmentação escura nas asas.

Corroborando os achados de CRANE (1955, 1957), este trabalho também demonstrou uma importância clara do fenótipo de coloração sobre a comunicação intraspecífica, em *H. erato*. Na subespécie analisada por aquela autora, *H. erato hydara*, o padrão de coloração é composto por uma única mancha vermelha nas asas anteriores, em meio à pigmentação escura predominante, enquanto *H. erato phyllis*, em adição, apresenta uma barra amarela nas asas posteriores. Como nos trabalhos acima, os resultados aqui expostos confirmam a existência de pelo menos uma fase mediada por estímulos visuais, durante a ritualização de corte, e também indicam a participação de todos os elementos coloridos do padrão de cor na sinalização sexual. No entanto, foram observadas diferenças nítidas no grau de importância ou de influência de cada componente do fenótipo de sinalização sobre o sucesso de acasalamento.

Os machos de maior sucesso de acasalamento foram os de maior tamanho e em cujas asas houvesse uma sinalização mais intensa relacionada à cor amarela. A intensidade de sinalização está sendo aqui considerada como resultante tanto do brilho e saturação da cor em si, bem como do tamanho do componente fenotípico em amarelo. Neste trabalho, somente foi considerado este último aspecto morfométrico da intensidade de sinalização; ou seja, machos com maiores porções das asas em amarelo emitiriam estímulos de maior intensidade ou elicitariam respostas, por parte de coespecíficos, com uma probabilidade maior. Dessa forma, os machos que apresentaram uma maior área absoluta das asas em amarelo, tanto na face dorsal

quanto na ventral das mesmas, obtiveram um maior número de cópulas; ao contrário dos machos que apresentaram uma maior proporção das asas em amarelo, os quais não copularam, em média, um maior número de vezes. Além do tamanho (área) absoluto da barra amarela, a largura da mesma foi determinante na consecução de cópulas, por parte dos machos. Tanto a largura absoluta quanto a relativa da barra amarela, dorsal ou ventral, acabaram determinando um maior sucesso de acasalamento para os machos que as apresentaram em maior valor. A proporção de pigmentação em amarelo, em relação ao vermelho, nas asas dorsais, também influenciaram significativamente a probabilidade de obtenção de cópulas, por parte dos machos, de tal modo que mais copularam aqueles com maiores proporções de amarelo em relação ao vermelho. E, por último, os indivíduos de menor área relativa das asas em vermelho, seja na face dorsal ou ventral das mesmas, se acasalaram um maior número de vezes.

Este último dado ainda é compatível com a importância da sinalização em amarelo durante os eventos de reprodução, se for considerada a associação supostamente existente entre a eficiência na sinalização e a distinção fenotípica (DAWKINS, 1993). Se a eficácia na transmissão da informação for dependente da clareza com a qual esta é transmitida, haveria fortes pressões seletivas para a evolução de sinais cada vez mais conspícuos, específicos ou distintivos (GUILFORD & DAWKINS, 1995). Tal contexto poderia ser responsável pela própria existência dos rituais de corte, pelo "exagero" dos caracteres sexuais secundários ou, mais especificamente, pela diminuição na área relativa da mancha vermelha dorsal e ventral, nos machos de *H. erato phyllis*. Esta estratégia pode ser compreendida no contexto seletivo de um aumento da razão entre informação e ruído durante a emissão do sinal: quanto menor a mancha vermelha, mais clara seria a sinalização associada à barra amarela e, portanto, maior a probabilidade na obtenção da cópula.

As diferenças entre os machos e as fêmeas, no que se refere às atitudes comportamentais e aos aspectos morfológicos da sinalização, bem como à tendência de que um dos sexos tenha um papel mais ativo na sinalização, parecem estar primariamente ligadas às diferenças sexuais em termos de investimento reprodutivo. De modo geral, o sucesso reprodutivo de uma fêmea, cujo investimento gamético e parental, por prole, é grande, seria limitado por sua habilidade na obtenção de recursos energéticos adequados e pelo valor adaptativo dos machos, pais dos seus descendentes, transmitido através de sua contribuição genética. O sucesso reprodutivo

de um macho, cujo investimento por prole é menor, seria limitado, principalmente, pela quantidade de fêmeas com as quais conseguisse copular. Assim, parece que a seleção afetaria ambos os sexos de forma distinta, favorecendo as fêmeas que escolhessem mais cuidadosamente os machos, durante o acasalamento (OTTE, 1974). A este padrão geral, válido para a maioria dos lepidópteros, deve-se adicionar o fato referente à doação de um grande espermatóforo às fêmeas, por parte dos machos de *Heliconius*, durante a realização da cópula. A quantidade de recursos oferecidos na forma de produtos específicos secretados por glândulas acessórias, constituintes do espermatóforo, pode representar até cerca de 20% do peso total dos machos que os produzem (BOGGS & GILBERT, 1979; BOGGS, 1981b). Apesar do investimento, por zigoto formado, ainda ser menor que o relativo às fêmeas, os machos de *Heliconius* apresentariam um alto investimento por cópula, talvez suficiente para tornar o sucesso reprodutivo de cada macho dependente tanto da quantidade de cópulas quanto do valor adaptativo ou qualidade genética das fêmeas escolhidas para a reprodução (RUTOWSKI *et al.*, 1983). Com isto, não seria surpreendente, do ponto de vista evolutivo, o aparecimento e manutenção de estratégias adaptativas ligadas às preferências sexuais dos machos.

Apesar deste contexto poder influenciar o padrão de cópulas observado durante a realização dos experimentos, os resultados aqui obtidos serão considerados, somente, como consequência direta da escolha exercida pelas fêmeas da espécie. Além das 315 horas de observação direta terem detectado inúmeras tentativas de acasalamento, por parte de múltiplos machos, bem como a recusa ativa por parte de todas as fêmeas aqui avaliadas, os machos que obtiveram sucesso de acasalamento não foram os mesmos, ao longo do experimento. Ou seja, o acesso dos machos às fêmeas liberadas em insetário, na tentativa de iniciarem a ritualização envolvida na corte, aparentemente, não foi mediada pela formação de claras hierarquias determinadas através da interação entre os machos. Se assim o fosse, provavelmente, nem todos os machos teriam tido livre acesso às fêmeas, como aconteceu, e os machos que já haviam obtido sucesso de acasalamento sempre o repetiriam, o que não aconteceu. Uma estratégia reprodutiva baseada na escolha de parceiros somente seria favorecida por seleção naquelas circunstâncias ecológicas em que a frequência dos encontros com os membros receptivos ou sexualmente ativos do sexo oposto fosse relativamente alta (RUTOWSKI, 1982). O contato entre os machos e as fêmeas seria diretamente proporcional à densidade populacional, à longevidade dos adultos e ao grau de agregação da espécie. Assim sendo, a história de vida e a dinâmica

populacional de *H. erato* são altamente compatíveis com o exercício da escolha de parceiros mediada pelas preferências sexuais das fêmeas.

Neste ponto, é importante salientar que a espécie aqui estudada apresenta complexas estratégias de acasalamento, uma delas denominada "pupal mating" e outra mediada por um ritual de acasalamento. A primeira delas designa o acasalamento efetuado no momento em que a fêmea emerge da pupa. Neste tipo de acasalamento, a fêmea não exerceria qualquer tipo de avaliação dos machos disponíveis, sendo o sucesso de acasalamento determinado por interações competitivas entre os machos, mediadas pelo tamanho das asas (DEINERT *et al.*, 1994). A estratégia de acasalamento mediada por rituais de corte utilizaria estímulos visuais e olfativos, na qual as cores do fenótipo de sinalização das asas, odores e correntes de ar relacionadas ao bater das asas se constituiriam em importantes sinais. Aparentemente, não há registro algum acerca da ocorrência relativa de ambas as estratégias em populações naturais; em insetário, "pupal mating" parece ser influenciado por densidade (Aldo M. de Araújo, comunicação pessoal).

Os critérios para a escolha de parceiros, praticados pelas fêmeas, determinariam, ou pelo menos influenciariam fortemente, a direção da evolução dos caracteres masculinos mais atrativos às ou preferencialmente utilizados pelas mesmas durante a localização, identificação, avaliação, comparação ou escolha de eventuais parceiros sexuais (SEARCY, 1982; RUTOWSKI, 1991). Em borboletas, vários estudos identificaram a existência de preferências sexuais exercidas pelas fêmeas, bem como suas conseqüências evolutivas nos fenótipos de sinalização dos machos (por exemplo, SHEPPARD, 1952; SILBERGLIED & TAYLOR, 1978; WICKMAN, 1985; BRUNTON & MAJERUS, 1995). Tais conseqüências envolveriam, geralmente, o exagero de tais fenótipos, alvos das preferências das fêmeas. Por exemplo, RYAN & KEDDY-HECTOR (1992) relataram a preferência por características exageradas em mais de 150 estudos enfocando a escolha de parceiros sexuais mediada pelas fêmeas, em diversas espécies animais.

As variáveis morfométricas relacionadas à transmissão de estímulos na cor amarela, nas asas de *H. erato phyllis*, não só podem ser funcionalmente consideradas como sinais como também teriam evoluído de forma típica, na direção de características masculinas exageradas. Por exemplo, em 16 populações naturais desta subespécie, amostradas em quatro estados brasileiros diferentes (resultados deste trabalho; LUTZ, 1995), as diferenças em favor dos machos, no que se refere à área ou

largura da barra amarela, foram suficientes para identificar um claro dimorfismo sexual. HASSON (1994) define um sinal como uma ação ou estrutura que aumenta o valor adaptativo do indivíduo através da alteração do comportamento de outros organismos. No caso, o sucesso de acasalamento dos machos de *H. erato phyllis* seria dependente da atração da sinalização em amarelo exercida sobre as fêmeas da espécie, as quais determinariam o conjunto restrito de machos capazes de transmitirem sua bagagem genética às próximas gerações.

No contexto das teorias de sinalização, a confiabilidade da informação transmitida seria determinante na manutenção evolutiva dos fenótipos de sinalização, na medida em que sinais propensos ao engano ou parasitismo não se constituiriam em estratégias evolutivamente estáveis (MAYNARD SMITH & HARPER, 1995). A questão passaria a ser, então, compreender os processos evolutivos que assegurariam a confiabilidade da informação transmitida ou que garantissem que o sinal enviado refletisse, de modo confiável, a condição do indivíduo emissor. Ou, posto no contexto da seleção sexual, por que as fêmeas teriam evoluído propriedades receptoras que tornariam uma característica mais atrativa que outras (RYAN & RAND, 1993). Em sistemas de acasalamento baseados em recursos, a escolha de parceiros sexuais traz benefícios diretos à fêmea e as suas preferências irão evoluir sob pressões diretas de seleção, já que a escolha teria um efeito imediato sobre a sua viabilidade, fecundidade ou sucesso reprodutivo (KIRKPATRICK, 1987; WEDDELL, 1996). Naqueles sistemas de acasalamento em que os únicos recursos recebidos pelas fêmeas são espermatozoides, a escolha estaria baseada em sinais indicativos da qualidade genética do macho ("good genes"), no que se refere ao seu vigor ou à sua capacidade futura de sobrevivência. Os benefícios associados à escolha da fêmea seriam indiretos, na forma de genes que garantissem uma alta viabilidade para sua prole. Estes sinais apresentariam uma confiabilidade proporcional aos custos envolvidos em sua produção ou emissão, com estes custos representando, de forma geral, qualquer diminuição em termos da capacidade de sobrevivência (ZAHAVI, 1975). Uma outra alternativa ao estabelecimento evolutivo de uma determinada preferência sexual se baseia num processo em escalada ("runaway process"), proposto por Fisher, resultante do desequilíbrio de ligação entre os genes ligados à preferência e aos caracteres preferidos (POMIANKOWSKI *et al.*, 1991). Por último, as preferências expressas pelas fêmeas podem ter evoluído num contexto de exploração sensorial, originadas como efeitos colaterais de uma arquitetura perceptiva e neural que evoluiu sob outras pressões de seleção (ENDLER & McLELLAN, 1988; RYAN & RAND, 1990).

Independentemente dos mecanismos envolvidos no surgimento e na manutenção evolutiva das preferências sexuais, estas quatro teorias levariam ao mesmo resultado evolutivo: caracteres utilizados na sinalização sexual se apresentariam conspícuos ou exagerados.

Os resultados deste trabalho indicam a existência de preferências, exibidas pelas fêmeas de *H. erato phyllis*, em favor de machos com uma sinalização mais intensa (ou exagerada) na cor amarela. Conforme exposto, estes seriam os resultados esperados se a barra amarela dos machos da espécie tivesse evoluído como uma sinalização moldada por seleção sexual interssexual. Este trabalho, entretanto, não foi confeccionado no intuito de permitir a decisão entre os quatro cenários abordados. O que pode ser feito é a avaliação da compatibilidade entre as informações biológicas disponíveis para os Heliconiinae e os requerimentos e conseqüências de cada uma das hipóteses acima.

Independente dos contextos evolutivos que podem ser propostos para explicar o surgimento e manutenção temporal dos fenótipos envolvidos na comunicação intraspecífica, pode-se esperar que as propriedades sinalizadoras dos caracteres masculinos envolvidos na reprodução evoluíram no sentido de explorar as características sensoriais de recepção das fêmeas (KIRKPATRICK, 1987; ENDLER, 1992). A canalização fenotípica resultante da "necessidade" de utilização de sinais que tenham significados dentro do campo perceptivo das fêmeas demarcaria o campo de possibilidades a serem evolutivamente exploradas. Uma série de dados referentes à biologia do gênero mostra-se compatível com a importância da sinalização em amarelo durante as interações sociais mediadas pela visão. Indivíduos pertencentes ao gênero *Heliconius* ou à espécie *H. erato* apresentam sensibilidade a estímulos luminosos na faixa do amarelo (SWIHART, S.L., 1963, 1964), têm a capacidade bem desenvolvida de discriminar cores na faixa de comprimentos de onda no âmbito do amarelo-laranja-vermelho (SWIHART, C.A., 1971) e, efetivamente, utilizam cores como estímulos no comportamento de acasalamento (CRANE, 1955; EMSLEY, 1970; TURNER, 1978; McMILLAN *et al.*, 1997; JIGGINS *et al.*, 2001; NAISBIT *et al.*, 2001). Além disso, nas flores de uma das espécies mais utilizadas durante a alimentação no estágio adulto, *Lantana camara*, a distinção entre as cores amarela e vermelha indica que somente as primeiras contêm recursos alimentares. Por último, SWIHART (1967) demonstrou, em *H. erato* e mais duas outras espécies do mesmo gênero, uma sensibilidade desproporcional às cores presentes nas asas de coespecíficos, a qual teria

presumivelmente evoluído em função do papel desempenhado pelos estímulos visuais durante a ritualização de acasalamento.

Se, como proposto aqui, os elementos fenotípicos do padrão de coloração associados à sinalização em amarelo forem determinantes do sucesso de acasalamento dos machos, em função das propriedades sensoriais das fêmeas, a evolução desta característica deve ser analisada como um sistema de comunicação moldado por seleção sexual e mediado por um contexto seletivo interssexual. Presumivelmente, as cópulas envolvendo ritualização de corte e, conseqüentemente, estímulos visuais (ao contrário das cópulas estabelecidas a partir da agregação dos machos sobre as pupas das quais emergirão fêmeas), são realizadas, nesta espécie, após uma avaliação dos machos, por parte das fêmeas, seguida de escolha. Mesmo que, neste caso, o sucesso reprodutivo dos machos seja determinado pelas fêmeas, os primeiros podem ser considerados como entidades em conflito, competindo entre si pelo acesso às mesmas, atraindo sua atenção através da utilização de sinais visuais (ANDERSSON, 1994; ARAK & ENQUIST, 1995).

A exploração sensorial não atuaria somente no sentido de delimitar o conjunto possível ou significativo de sinais exibidos pelos machos que poderiam atuar no escopo sensorial das fêmeas. A preferência exercida pelas fêmeas seria uma das principais pressões seletivas a determinar a evolução dos caracteres masculinos, os quais, desse modo, evoluiriam no sentido de serem mais atrativos às mesmas. Entretanto, os sistemas sensoriais das fêmeas não estariam somente envolvidos nas preferências sexuais, mas também funcionariam numa variedade de outros aspectos biológicos e, conseqüentemente, também evoluiriam em resposta a um conjunto de forças seletivas. Assim, a seleção sexual favoreceria os machos portadores de sinais que se adequassem a essas tendências ("bias") sensoriais, o que resultaria em caracteres exagerados, nos machos, e em preferências por estes caracteres, nas fêmeas (ARAK & ENQUIST, 1993; RYAN & RAND, 1993). Aparentemente, esta hipótese não considera as vantagens referentes às fêmeas como requisito para a manutenção evolutiva de tal sistema de acasalamento. Entretanto, a emissão de sinais mais atrativos às fêmeas, por parte dos machos, poderia resultar numa diminuição dos custos associados à detecção, identificação e discriminação de parceiros para a cópula. A preferência por sinais sexuais conspícuos, em relação às suas propriedades sensoriais, demandaria, por parte das fêmeas, um menor gasto de energia e de tempo à localização dos machos, representaria uma menor taxa de erro na identificação de coespecíficos e, ainda,

permitiriam a discriminação dos machos reprodutivamente aptos (OTTE, 1974; DAWKINS & GUILFORD, 1996).

A maior sinalização em amarelo, nos machos de *H. erato phyllis*, poderia ser o resultado evolutivo da correlação genética entre os genes envolvidos na construção deste fenótipo e os determinantes da preferência por este mesmo fenótipo, por parte das fêmeas. O “runaway process” referente a este contexto poderia ser assim descrito: se houvesse uma vantagem inicial associada à escolha de parceiros com determinada característica, e a preferência pela característica começasse a se espalhar entre as fêmeas, então a preferência das fêmeas por estes fenótipos representaria uma vantagem adicional aos machos. A partir deste ponto, o processo iria acelerar a distribuição da preferência entre as fêmeas, já que as mesmas teriam filhos que herdariam a característica preferida e, conseqüentemente, sua vantagem reprodutiva. Neste tipo de escalada evolutiva, a característica em questão pode evoluir numa direção que a localiza num ponto muito além da sua vantagem seletiva original. Assim, em seu ponto final, este processo resultaria em fêmeas exibindo uma preferência por uma característica masculina, neste ponto, presumivelmente desvantajosa em termos de viabilidade. O que justamente manteria este sistema característica-preferência seria a transmissão genética de um alto sucesso de acasalamento aos descendentes. Assim, os fenótipos observados em populações naturais atuais se constituiriam num ponto de equilíbrio do processo coevolutivo entre os machos e as fêmeas da espécie, mantido por forças seletivas opostas. Provavelmente, o exagero relativo à barra amarela estaria no ponto máximo no que se refere às desvantagens ou aos custos admitidos em termos da capacidade de sobrevivência. Os custos associados à diminuição da viabilidade, provavelmente, seriam resultantes da pressão de predação desproporcionalmente elevada sobre aqueles indivíduos fenotipicamente mais extremos e, portanto, mais distintos em relação ao padrão de coloração aposemático memorizado (discutido mais adiante, no item 5.1.3.).

Por outro lado, as desvantagens, em termos da diminuição da capacidade de sobrevivência individual dos machos, associadas ao fenótipo tornado exagerado em função da preferência exercida pelas fêmeas de *H. erato*, podem ser consideradas como o “handicap” que garantiria a confiabilidade da informação transmitida. O sistema de escolha sexual mediado pela sinalização em amarelo, em *H. erato phyllis*, se constituiria numa estratégia evolutivamente estável em função da vantagem indireta obtida pelas fêmeas que escolhessem os machos cujos sinais representassem os

maiores custos, em termos de viabilidade. Desta forma, escolhendo os machos com maior intensidade de sinalização em amarelo, as fêmeas estariam garantindo para sua prole os genes responsáveis pelo vigor revelado na capacidade de sobrevivência dos mesmos. Somente os machos de maior qualidade genética poderiam suportar as desvantagens associadas aos fenótipos extremos de sinalização e às maiores probabilidades de predação.

Esta avaliação também seria aplicável à preferência demonstrada pelas fêmeas por machos de maior tamanho. Se os machos maiores apresentassem algum tipo de desvantagem, como uma maior susceptibilidade à predação ou parasitismo durante os estágios larvais, em função de um maior tempo de desenvolvimento, ou uma maior probabilidade de sofrer atos de predação na fase adulta (MARPLES, 1993), o custo envolvido na sinalização seria proporcional à diminuição da capacidade de sobrevivência individual. Tal "handicap", em decorrência da correlação positiva existente entre a área da asa e a área da barra amarela (LUTZ, 1995), seria sinalizado através das medidas lineares e de superfície relacionadas ao elemento em amarelo do padrão de coloração.

E, por último, a evolução de um sistema de comunicação sexual, em *H. erato phyllis*, baseado na sinalização emitida pela barra amarela, também seria compatível com um modelo evolutivo no qual a escolha exercida pela fêmea fosse mantida como uma estratégia adaptativa mediada por benefícios diretos. Os trabalhos de BOGGS & GILBERT (1979) e BOGGS (1981a, b) mostraram que a longevidade e a fecundidade das fêmeas de *Heliconius* são dependentes do aporte de compostos nitrogenados, especialmente durante o estágio adulto, e que estes são adquiridos através da alimentação à base de pólen. Além dos nutrientes diretamente coletados das flores, as reservas nutricionais das fêmeas são complementadas por um grande espermátóforo transferido pelos machos, durante a cópula. Dada a importância dos nutrientes doados pelos machos tanto na manutenção somática das fêmeas quanto na ovogênese, e em função de sua clara influência sobre o valor adaptativo das mesmas, mais se beneficiariam aquelas que conseguissem avaliar a contribuição alimentar de cada macho (tamanho do espermátóforo transferido). Como isto somente é possível após a consumação da própria cópula, a preferência exercida pelas fêmeas teria de recair sobre fenótipos capazes de serem visualizados e avaliados anteriormente à efetivação do cruzamento, provavelmente durante a ritualização envolvida na corte. Além disso,

os sinais atrativos às fêmeas, neste contexto evolutivo, deveriam estar diretamente associados aos benefícios obtidos pelas mesmas ao copularem.

Deste modo, a intensidade da sinalização em amarelo, nos machos da espécie, atuaria como um sinal revelador da contribuição potencialmente oferecida pelos mesmos a cada cópula. De acordo com o conjunto de informações conhecidas para os Heliconiinae e para o gênero *Heliconius*, especificamente, isto poderia ocorrer de dois modos distintos e não mutuamente excludentes. Em primeiro lugar, BOGGS (1981b) descreveu uma associação significativa entre o tamanho corporal e o tamanho do espermátóforo produzido. Em função da conhecida relação entre o tamanho corporal e o tamanho das asas, em borboletas, pode-se considerar o tamanho das asas como indicadores adequados do tamanho de cada indivíduo e, portanto, da sua capacidade de produzir grandes espermátóforos. Como indivíduos de maior área alar, em geral, também apresentam uma maior barra amarela (LUTZ, 1995), a preferência por machos de maior sinalização em amarelo, por parte das fêmeas, poderia ser adaptativamente mantida como um mecanismo que possibilitasse às fêmeas a escolha dos machos que mais pudessem contribuir com compostos nitrogenados, durante a cópula.

Alternativamente, o tamanho da barra amarela poderia refletir, diretamente, o estado nutricional de cada macho, informação esta de extremo valor às fêmeas. Uma grande variedade de espécies utilizam estímulos visuais na sinalização sexual, os quais geralmente encontram-se correlacionados com a idade, a dominância hierárquica, a carga de parasitismo, o cuidado parental, o tamanho e a viabilidade (JOHNSTONE, 1995). Além destas características adaptativas, o padrão de coloração tem a capacidade de denotar a condição nutricional, provavelmente em função de conexões fisiológicas entre o aporte de nutrientes e a construção do fenótipo sinalizador. Por exemplo, determinadas cores são bioquimicamente derivadas a partir do metabolismo de carotenóides, os quais não são, em geral, sintetizados pelo próprio animal (HILL, 1991). Logo, a intensidade dos sinais baseados em carotenóides revelaria um sucesso em termos de forrageamento ou uma alta eficiência metabólica (KODRIC-BROWN, 1989). Em *Heliconius*, o aminoácido triptofano é somente adquirido via alimentação, sendo especialmente abundante no pólen coletado durante a fase adulta (GILBERT, 1972). Este aminoácido é a base da rota biossintética de produção de vários tipos de pigmentos em insetos (LINZEN, 1974), incluindo a forma alcalina de 3-hidroxiquinurenina, que é o pigmento responsável pela coloração amarela em várias

espécies do gênero *Heliconius* (GILBERT *et al.*, 1988). Ou seja, somente os machos com adequado suprimento alimentar poderiam alocar recursos essenciais à construção de fenótipos de sinalização extremos. A expressão fenotípica do potencial genético relacionado à produção da barra amarela seria regulada por fatores ambientais referentes à qualidade nutricional ou disponibilidade de recursos, o que tornaria a sinalização em amarelo uma característica diretamente indicadora da condição alimentar e, possivelmente, do vigor genético de cada macho (cf. ANDERSSON, 1994; KIRKPATRICK, 1996). Desta forma, haveria um benefício direto às fêmeas que escolhessem os machos de maior barra amarela, se houvesse uma conexão direta entre as reservas alimentares adquiridas durante os estágios larvais, utilizadas na construção deste elemento do padrão de coloração, e o tamanho do espermátforo produzido. Na ausência de tal relação, a preferência por sinalizações exageradas em amarelo, por parte das fêmeas, poderia ser considerada como sendo compatível a uma estratégia adaptativa baseada em benefícios indiretos ("good genes"). Considerando-se a intensidade da sinalização em amarelo como diretamente associada às condições de alimentação durante os estágios larvais, a barra amarela poderia indicar uma alta aptidão darwiniana dos machos, no que se refere à capacidade, provavelmente hereditária, de escolha de plantas hospedeiras nutricionalmente adequadas, por parte dos genitores maternos, ou uma alta eficiência metabólica, por parte dos próprios machos, em transformar os recursos alimentares disponíveis em seu próprio corpo.

Sejam diretos ou indiretos os benefícios associados à escolha sexual exercida pelas fêmeas, espera-se que os fenótipos utilizados pelas mesmas como sinais indicadores apresentem duas características: variação intrapopulacional e vínculo direto com o valor adaptativo total (SEARCY, 1979, 1982). Evidentemente, não haveria sistemas de acasalamento baseados em benefícios adaptativos e mediados pelas preferências das fêmeas se não houvesse machos suficientemente distintos, ao ponto de permitirem a escolha, e se tais diferenças não estivessem diretamente associadas às qualidades genéticas dos machos e/ou aos benefícios obtidos pelas fêmeas. A barra amarela dos machos de *H. erato phyllis* parece atender a estes dois requisitos. Os coeficientes de variação médios associados a várias medidas morfométricas referentes à barra amarela, tanto em Rio das Pedras quanto no Viveiro, mostraram uma variabilidade bem maior nos machos da espécie. E a intensidade de sinalização em amarelo, nos machos, pode ser diretamente correlacionada, por exemplo, ao tamanho do espermátforo doado durante a cópula ou ao vigor implícito na capacidade de suportar uma maior pressão de predação.

Enfim, o reconhecimento da barra amarela como um importante sinalizador durante a comunicação sexual, em *H. erato phyllis*, seria compatível com todas as hipóteses adaptativas normalmente propostas na consideração de sistemas de sinalização sexual evolutivamente estáveis. Ou seja, os dados disponíveis, ao mesmo tempo em que não excluem nenhuma das hipóteses propostas, também não fornecem subsídios para a escolha de nenhuma delas. Experimentos específicos seriam necessários para o esclarecimento dos mecanismos fisiológicos, comportamentais, ecológicos ou evolutivos que tornariam esta estratégia reprodutiva uma estratégia também adaptativa.

Além da comprovação da importância de elementos específicos do padrão de coloração dos machos, utilizados pelas fêmeas no exercício da preferência sexual, os parágrafos anteriores exploraram os mecanismos evolutivos através dos quais este sistema de sinalização sexual e escolha exercida pelas fêmeas, utilizando a barra amarela, poderiam ter sido adaptativamente mantidos em *H. erato phyllis*. No intuito de examinar, da forma mais ampla possível, o contexto funcional da comunicação intraspecífica baseada na sinalização em amarelo, três outros aspectos merecem destaque. Em primeiro lugar, *H. besckei*, cujo padrão de coloração das asas é muito similar ao de *H. erato phyllis*, é altamente sensível e responsiva ao estímulo da barra amarela durante o ritual de corte, embora tal conclusão tenha sido elaborada a partir de observações casuais (BROWN & MIELKE, 1972; EMSLEY, 1970). Em segundo, ENDLER (1992) sugeriu que espécies que apresentam seus rituais de acasalamento em clareiras ou zonas de vegetação mais aberta na floresta, como *H. erato*, deveriam fazer uso do amarelo e laranja como cores de máxima sinalização. Por último, é também digno de consideração que o padrão de coloração do hipotético ancestral heliconíneo seja basicamente constituído de um fundo preto, uma mancha amarela na asa anterior e uma barra também amarela na asa posterior; esta última seria na mesma posição da barra amarela em *H. erato phyllis*, o que não implicaria em mudança alguma no comportamento de acasalamento, à medida que o padrão de coloração de aviso fosse evoluindo, caso a barra amarela funcionasse como um estímulo sexual às fêmeas (SHEPPARD *et al.*, 1985).

5.1.3. Sinalização interespecífica mediada pelo padrão de coloração

As variáveis morfométricas associadas ao padrão de coloração das asas de *Heliconius erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei* foram analisadas quanto às possibilidades de compatibilidade das variações temporais observadas com as proposições teóricas do mimetismo e do aposematismo. Cada variável será discutida separadamente, o que permitirá, a seguir, a formação de um contexto comparativo de análise, seja entre as duas localidades estudadas ou entre os níveis de consideração investigados (anel mimético, *H. erato* e ambos os sexos desta espécie).

Os dados deste trabalho permitiram a identificação dos elementos do padrão de coloração, em ambas as localidades, que mais contribuem, presumivelmente, para a construção do anel mimético Mülleriano investigado. As idéias expressas na formulação dos contextos evolutivos responsáveis pelo aparecimento e manutenção temporal dos fenótipos aposemáticos e miméticos foram consideradas como hipóteses de trabalho, em relação às quais os dados morfométricos foram analisados. A compatibilidade dos dados amostrados com as premissas da teoria da coloração de aviso e do mimetismo foram aqui consideradas como um indicativo da importância relativa de cada uma das variáveis na construção evolutiva do fenótipo de sinalização interespecífica. Assim sendo, a semelhança entre as espécies mais abundantes, em cada local, pode ser utilizada como um indicador da importância de cada variável do fenótipo de sinalização na formação da uniformidade fenotípica característica de uma associação mimética. E, da mesma forma, podem ser consideradas como variáveis funcionalmente importantes na evolução do mimetismo Mülleriano, aquelas nas quais podem ser detectadas uma diminuição temporal significativa da variabilidade fenotípica. Tais fatos seriam os resultados esperados em decorrência de um contexto evolutivo especialmente marcado por seleção positivamente dependente de frequência e por seleção normalizadora. A uniformidade fenotípica, ao nível do anel mimético, está sendo utilizada para designar a aparente semelhança entre os valores médios medidos para as espécies mais abundantes, *H. erato* e *H. besckei*, no caso de Rio das Pedras, e *H. erato* e *H. melpomene*, no Viveiro.

Interações miméticas Müllerianas, por definição, existem entre espécies impalatáveis portadoras de coloração de aviso. Logo, também espera-se uma grande uniformidade populacional nas variáveis de maior influência na sinalização aos predadores, em cada espécie, sendo esta uniformidade acompanhada, no tempo, por um nível decrescente de variabilidade fenotípica. Da mesma forma que no complexo mimético, tais fatos seriam os resultados esperados em decorrência de um contexto evolutivo especialmente marcado por seleção dependente de frequência e por seleção

normalizadora. Quando a análise recai somente sobre a espécie *H. erato*, o termo uniformidade fenotípica está sendo usado para descrever a ausência de diferenças estatisticamente significativas entre ambos os sexos.

Dada a importância de seleção normalizadora como fator explicativo na construção e manutenção evolutiva de um fenótipo de sinalização aposemático e mimético, foi avaliada a dinâmica temporal da variabilidade fenotípica, em todos os níveis de consideração (anel mimético, *H. erato* e ambos os sexos desta espécie). A variabilidade semanal, associada a cada um dos componentes do padrão de coloração, foi investigada a partir da consideração dos valores semanais referentes aos desvios padrões, aos coeficientes de variação e às frequências relativas dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos). Estes três parâmetros populacionais, apesar de interrelacionados, revelam aspectos distintos da dinâmica temporal da variabilidade fenotípica.

A quantidade de variação semanal pode ser diretamente descrita através do desvio padrão, além desta medida de dispersão permitir a correlação direta com os valores médios semanais medidos para cada uma das variáveis. No entanto, o desvio padrão se constitui numa grandeza dimensional, refletindo tanto a unidade da variável analisada quanto a magnitude dos valores medidos. Justamente por isso, esta medida de dispersão não é a mais adequada para a realização de comparações entre variáveis que representam fenótipos cujos tamanhos sejam muito diferentes, como é o caso dos componentes do padrão de coloração de *H. erato*, *H. besckei* e *H. melpomene*.

A medida de dispersão mais adequada na realização de comparações entre diferentes variáveis seria o coeficiente de variação, que se constitui numa grandeza adimensional. Entretanto, em função desta medida levar em conta valores em constante mudança temporal (médias e desvios padrões semanais), pode acabar refletindo uma simples relação algébrica entre estas, ao invés de representar tendências de modificação temporal diretamente relacionadas às mudanças na variabilidade fenotípica observada. Além disso, pelo fato do coeficiente de variação descrever um padrão geral de variação populacional, alguns aspectos importantes em relação ao fenômeno tratado neste trabalho podem não ser explicitamente retratados.

Logo, optou-se por descrever, também, as variações populacionais dos indivíduos fenotipicamente mais próximos (médios), relativamente próximos (desviantes) e distantes (extremos) da média populacional. Os pressupostos teóricos da teoria da coloração de aviso e do mimetismo se baseiam na ação de seleção

normalizadora como fator evolutivo especialmente determinante, o qual, no tempo ecológico, representaria uma intensidade de predação proporcionalmente maior sobre os indivíduos cujos fenótipos fossem proporcionalmente mais distintos aos da média populacional. Assim, os diferentes indivíduos foram classificados quanto a sua semelhança em relação à média populacional, para cada variável, e a dinâmica temporal de cada uma das classes foi estatisticamente analisada, o que permitiu um nível maior de detalhamento na descrição dos padrões temporais amostrados. Espera-se, então, um aumento nas proporções semanais dos indivíduos médios, com o passar do tempo, naquelas variáveis sob ação de seleção normalizadora, o que seria indicativo da sua importância na construção do padrão de coloração aposemático ou mimético. Entretanto, algumas considerações devem ser feitas, no que concerne às limitações intrínsecas à utilização desta forma de análise. Em primeiro lugar, como as classes fenotípicas foram arbitrariamente delimitadas, podem ter sido escolhidos valores (até um desvio padrão, entre um e dois desvios padrões, e mais do que dois desvios padrões distantes da média) que não necessariamente reflitam as propriedades sensoriais e/ou perceptivas dos predadores. Em segundo lugar, dadas as abundâncias semanais crescentes observadas durante os meses de janeiro a maio, não pode se esperar, nas variáveis submetidas à ação de seleção normalizadora, um decréscimo nas proporções dos indivíduos desviantes e, especialmente, extremos. Em função da grande proximidade a uma distribuição normal, apresentada por todas as variáveis investigadas, os extremos, por definição, devem ocorrer em abundâncias relativamente baixas. Ou seja, estes tipos de indivíduos somente começariam a aparecer em semanas de grande abundância populacional, tornando de difícil identificação uma tendência temporal decrescente, que seria o indicativo mais claro da ação de seleção normalizadora. Em terceiro lugar, também seria uma questão arbitrária a escolha do padrão conjunto de variação temporal mais adequado à sugestão da ação de seleção normalizadora; isto é, somente a identificação de uma queda nas proporções semanais dos indivíduos extremos seria compatível com os pressupostos teóricos? Uma elevação das freqüências relativas semanais dos indivíduos médios só seria claramente indicativa da ação de seleção normalizadora se acompanhada por uma queda correspondente nas proporções semanais dos desviantes ou extremos? Como em todo processo de investigação científica, a utilidade de determinada forma de análise ou de investigação é dimensionada pelo reconhecimento das suas limitações intrínsecas, o que delimita seu alcance e aplicabilidade. Não há fragilidade em processos conscientes, só um redimensionamento na curiosidade lúdica.

Uma dada variável será considerada como estando sujeita à ação de seleção normalizadora se houver um indicativo de diminuição temporal da variabilidade fenotípica em pelo menos uma das formas de análise: diminuição significativa dos desvios padrões ou coeficientes de variação semanais ou um aumento temporal nas proporções semanais dos indivíduos médios.

A seguir, serão traçadas considerações gerais, no que se refere a cada uma das variáveis analisadas, em cada uma das populações, na tentativa de sintetizar o conjunto de informações coletadas ao longo de oito meses em três ou quatro parágrafos. Após, de forma resumida, serão indicadas as variáveis que, em função da análise da semelhança fenotípica e/ou das tendências temporais da variabilidade fenotípica, sejam presumivelmente consideradas como fenótipos importantes na sinalização aos predadores, dada sua compatibilidade aos padrões teoricamente esperados como resultado da ação de seleção normalizadora.

Rio das Pedras

A avaliação das modificações temporais das médias da área relativa da mancha vermelha dorsal (**VD/AF**) sugere um importante papel desta variável na construção da sinalização aposemática da espécie *H. erato* e do complexo mimético como um todo. Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram uma variação temporal convergente dos valores médios semanais de VD/AF, sendo observado um crescimento significativo de ambas as médias semanais, ao longo da estação, o que se refletiu no aumento significativo verificado para a espécie como um todo. Ao longo de quase todo o período de coleta, as médias semanais dos machos foram maiores do que as verificadas nas fêmeas. Concomitante ao crescimento das médias semanais verificado em *H. erato*, foi observado uma clara diminuição das mesmas na espécie *H. besckei*, de tal modo que, ao final do período de amostragem, as médias semanais de ambas as espécies alcançaram valores realmente muito próximos. Ou seja, ao nível do complexo mimético, houve uma clara convergência entre os valores médios semanais das espécies mais abundantes neste anel mimético.

Durante as semanas de maior densidade populacional, pôde-se notar uma certa tendência à diminuição dos coeficientes de variação de *H. erato* e de ambos os sexos desta espécie, embora tais tendências não tenham se revelado estatisticamente significativas. A convergência observada entre os valores médios semanais de *H. erato*

e *H. besckei* acabaram resultando numa diminuição temporal marginalmente significativa dos c.v. semanais do complexo mimético como um todo. O aparente declínio dos c.v. semanais, ao longo do pico de abundância do complexo mimético, é menos evidente para os machos de *H. erato*, o que é reforçado pelo decréscimo significativo das proporções semanais dos machos médios. Ainda, à medida que as médias semanais referentes ao complexo mimético como um todo aumentaram, durante o período de amostragem, os c.v. semanais sofreram uma significativa diminuição.

Em relação às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, duas observações devem ser salientadas. Em primeiro lugar, o aumento significativo das frequências relativas semanais dos indivíduos extremos, constatado em todos os níveis de consideração (com exceção dos machos de *H. erato*, nos quais o aumento referiu-se à proporção semanal dos indivíduos desviantes), estaria relacionado, atuando como fator causal, às modificações direcionais verificadas nas médias semanais de todos estes níveis. Ou seja, o aumento significativo observado nos valores médios semanais da área da mancha vermelha dorsal implicaria em um certo aumento da variabilidade, ao longo do período de amostragem. Os sinais da ação de seleção normalizadora atuando sobre a intensidade da sinalização em vermelho não estariam no esperado crescimento da uniformidade deste componente do padrão de coloração, mas sim na extrema semelhança, ao longo de toda a estação, das médias semanais de ambos os sexos de *H. erato* e na clara convergência entre as espécies participantes deste anel mimético.

Em segundo lugar, é importante ressaltar as diferenças observadas entre os sexos de *H. erato*. As fêmeas apresentaram padrões de variação temporal completamente contrários aos dos machos. A indicação de erosão da variabilidade, ao longo da estação, observada nas proporções semanais das fêmeas de *H. erato*, seria decorrente da grande variabilidade ocorrida nas semanas iniciais do período de crescimento populacional. A proporção semanal de fêmeas médias elevou-se de 0,40 para 0,65, enquanto a dos machos decaiu de 0,85 para 0,62. Ou seja, as proporções semanais dos indivíduos médios de ambos os sexos de *H. erato*, ao final da estação, apresentaram valores muito semelhantes entre si, representando valores próximos à proporção esperada de indivíduos distantes até um desvio padrão numa distribuição normal (0,68).

As indicações da ação de seleção normalizadora referentes à área da mancha vermelha dorsal são bem mais claras entre as fêmeas de *H. erato*, que acabaram

influeciando, ou até mesmo determinando, os padrões de variação temporal observados para a totalidade do complexo mimético.

Houve um aumento temporal significativo da área relativa da barra amarela dorsal (**AD/AF**), em todos os níveis de consideração, com a exceção dos machos de *H. erato*, os quais exibiram, ao longo de toda a estação, médias semanais maiores que as das fêmeas. Mesmo assim, as variações temporais ocorreram de forma quase conjunta ou unilateralmente convergente entre ambos os sexos desta espécie. Esta tendência à variação temporal conjunta é compatível com o esperado teórico para um elemento que compõe um padrão de coloração aposemático, da mesma forma que a clara convergência temporal observada entre os tamanhos da barra amarela dorsal das espécies *H. erato* e *H. besckei*. Além do próprio tamanho da barra amarela dorsal, os sexos de *H. erato* apresentaram uma outra distinção: o padrão de variação temporal das médias semanais do complexo mimético pareceu refletir, em maior grau, o observado entre os machos.

Com relação à variabilidade, medida ao longo da estação através dos c.v. semanais, foi observada uma diminuição significativa ao nível do complexo mimético, provavelmente resultante da convergência verificada entre as médias das espécies mais abundantes. Já para ambos os sexos de *H. erato*, houve um aumento de variabilidade ao longo das semanas, o que é exatamente o contrário do que seria esperado num quadro de seleção normalizadora. O aumento da variabilidade semanal em *H. erato* talvez tenha sido resultante das tendências de modificação direcional observadas entre as médias semanais.

Com relação à variabilidade, medida através das modificações nas frequências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos, as tendências temporais estatisticamente significativas indicam um quadro de aumento na variabilidade semanal.

Se as modificações temporais observadas forem resultantes de pressões de seleção relacionadas à sinalização de aviso, a área da barra amarela dorsal contribui para a construção de um padrão de coloração uniforme, ao nível da espécie *H. erato* e do anel mimético como um todo, como pode ser constatado através dos eventos de convergência dos seus valores médios semanais. No entanto, o dimorfismo sexual relacionado a esta variável, concomitante ao aumento semanal da variabilidade populacional, em ambos os sexos de *H. erato*, indicariam tanto um papel menos

relevante na sinalização de aviso, em relação a VD/AF, por “suportar” uma quantidade maior de variação, quanto a existência de outras pressões de seleção em potencial.

Dois dados observados com relação à área relativa da mancha vermelha ventral (**VV/AF**), em Rio das Pedras, são compatíveis com a ação de seleção normalizadora num componente importante da sinalização de aviso. Em primeiro lugar, os valores médios semanais referentes a ambos os sexos de *H. erato* foram muito semelhantes ao longo de todo o período de amostragem, apresentando uma extrema constância nos seus valores médios semanais. Em segundo lugar, houve uma clara convergência entre os valores médios semanais de *H. erato* e *H. besckei*. Uma única diferença entre as fêmeas e os machos de *H. erato* encontra-se relacionada ao fato do padrão de variação temporal das primeiras parecer determinar o padrão observado para a espécie como um todo.

Há uma indicação da ação de seleção normalizadora sobre VV/AF na observação de uma diminuição significativa dos c.v. semanais do complexo mimético, de *H. erato* e dos machos desta espécie. Mesmo que não tenha sido observada uma tendência temporal significativa no que se refere aos c.v. semanais das fêmeas, é importante ressaltar que estes valores, ao longo do período de amostragem, foram muito semelhantes aos verificados nos machos da espécie, sendo tipicamente menores.

Apesar da diminuição da variabilidade indicada pela análise dos c.v. semanais relativos ao complexo mimético, não houve um aumento significativo das proporções semanais dos indivíduos médios neste nível de análise. O mesmo acontece com as proporções referentes à espécie *H. erato*. Esta estabilidade das proporções semanais dos indivíduos médios, ao longo de todo o período, é resultante das tendências opostas observadas entre os sexos desta espécie, com as fêmeas sofrendo um aumento de variabilidade ao longo da estação e com os machos tendendo a uma maior uniformidade em termos da sinalização relacionada à área relativa da mancha vermelha ventral. A análise dos padrões de variação temporal sugere a ação de seleção normalizadora, de modo mais pronunciado, nos machos de *H. erato*.

As médias semanais da área relativa da barra amarela ventral (**AV/AF**) referentes a todos os níveis de análise, em Rio das Pedras, não apresentaram qualquer tendência temporal direcional. As médias semanais dos machos de *H. erato* foram consistentemente maiores que as relativas às fêmeas desta espécie, ao longo de todo o período de amostragem. Apesar desta forte indicação da existência de dimorfismo

sexual, as médias semanais de ambos os sexos não diferiram estatisticamente ($b_2=0,0196$; $P=0,1043$; $n=13$) e mantiveram-se dentro da mesma faixa de amplitude. Este indicativo de um contexto favorável à uniformidade populacional, é reforçado pela existência de uma clara convergência entre os valores médios semanais de *H. erato* e *H. besckei*.

Em todos os níveis de análise, foi constatado um claro aumento temporal dos c.v. semanais, embora os relativos às fêmeas de *H. erato* não tenham sido estatisticamente significativos.

Com relação às variações nas frequências relativas semanais, os machos de *H. erato* apresentaram uma certa estabilidade temporal em todos os tipos de indivíduos, mas com as proporções referentes aos indivíduos médios decrescendo significativamente ao longo do período de amostragem, o que não está em conflito com o aumento da variabilidade semanal indicado pelos coeficientes de variação, a não ser pelo fato de que as proporções semanais relativas aos indivíduos médios foram muito altas (em torno de 0,80). Os padrões de variação temporal das frequências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos referentes aos outros níveis de consideração indicaram claramente uma diminuição de variabilidade, contrariamente ao indicado pelos c.v. semanais. Tanto no complexo mimético quanto na espécie *H. erato* como um todo e em suas fêmeas, houve tendências significativas ao aumento nas proporções semanais dos indivíduos médios e à diminuição nas frequências dos desviantes. As fêmeas de *H. erato* exibiram esta tendência de maneira mais acentuada. É interessante ressaltar que os padrões de variação temporal observados nas proporções semanais dos machos e das fêmeas de *H. erato* resultaram, ao final da estação, em proporções dos indivíduos médios bastante similares.

Em relação ao aspecto geral do padrão de coloração dorsal [$(VD - AD)/AF$], as curvas das médias semanais são bastante semelhantes, quando se considera ambos os sexos de *H. erato* ou esta espécie e o anel mimético como um todo. No entanto, somente foi verificada uma tendência de modificação temporal significativa no que se refere às médias semanais de *H. erato* e das fêmeas desta espécie. As médias semanais das espécies presentes neste complexo mimético também variaram dentro da mesma faixa de variação, embora tenham divergido em certo grau. Ou seja, houve uma relativa uniformidade em termos de sinalização aposemática, tanto no âmbito de *H. erato* quanto no do anel mimético.

Os c.v. semanais relativos ao complexo mimético e aos machos desta espécie foram extremamente estáveis, ao longo da estação, ao redor de 20%. Os c.v. referentes às fêmeas de *H. erato*, bem como à espécie como um todo, apresentaram uma diminuição significativa no tempo. É importante ressaltar que a diminuição dos c.v. semanais pode representar o resultado algébrico de uma fração com o denominador em crescimento. Além disso, este resultado pode não ser resultante de uma inclinação claramente distinta em relação aos demais níveis de consideração e, sim, em decorrência dos seus altos c.v. semanais durante o início do período de amostragem, por volta de 40%, para as fêmeas, e de 30%, para *H. erato* como um todo.

Com exceção dos machos de *H. erato*, os demais níveis de análise apresentaram um quadro bem similar, com as proporções semanais dos indivíduos médios e extremos aumentando com o passar das semanas e as proporções semanais dos indivíduos desviantes decrescendo ao longo do período de amostragem. Embora as freqüências relativas semanais referentes aos machos de *H. erato* não tenham exibido modificações temporais direcionais, o contexto de uniformidade em termos de sinalização observado para os demais níveis de análise, também parece se aplicar a estes: as proporções semanais dos indivíduos médios mantiveram-se elevadas durante a maior parte da estação e não foram registrados indivíduos extremos.

Houve uma grande uniformidade, em termos da sinalização referente ao aspecto geral do padrão de coloração ventral [$(VV - AV)/AF$], quando se considera a espécie *H. erato* e o anel mimético como um todo, os quais não apresentaram qualquer tendência temporal significativa. Ambos os sexos de *H. erato* variaram conjuntamente ao longo de todo o período e houve uma clara convergência dos valores médios semanais de *H. besckei* em direção aos apresentados por *H. erato*.

Os coeficientes de variação semanais relativos ao complexo mimético mantiveram-se mais ou menos estáveis ao longo de toda a estação favorável, por volta de 28%. Tal padrão de variação temporal também caracterizou a espécie *H. erato* como um todo. Entretanto, a consideração por sexo revelou algumas diferenças aparentes, embora não significativas do ponto de vista estatístico. Durante os meses de maior densidade populacional (abril e maio), os c.v. semanais das fêmeas seguiram as mesmas tendências exibidas pelos machos, embora os valores para as primeiras tenham sido ligeiramente maiores. Os valores iniciais das fêmeas foram maiores que os respectivos valores ao final da estação, com o contrário ocorrendo em relação aos machos de *H. erato*, o que evidencia a existência de tendências temporais opostas

entre as fêmeas (menor variabilidade ao longo da estação) e os machos (maior variabilidade ao longo do período).

Em todos os níveis de consideração, é possível se observar um quadro indicativo da ação de seleção normalizadora, com um aumento das freqüências relativas dos indivíduos médios e uma diminuição das proporções semanais referentes aos indivíduos desviantes, apesar de algumas das curvas não terem apresentado inclinações estatisticamente significativas. Acompanhando a tendência sugerida pela análise dos c.v. semanais, este quadro de crescente uniformidade de sinalização, ao longo da estação, é bem mais evidente nas fêmeas de *H. erato*. Com exceção destas, as proporções semanais dos indivíduos extremos do anel mimético, de *H. erato* e dos machos desta espécie, apresentaram um acréscimo significativo ao longo do período de amostragem. Em todos os níveis de consideração, as freqüências relativas semanais dos indivíduos médios atingiram, ao final da estação, valores relativamente altos, por volta de 0,80.

Houve uma grande uniformidade, em termos da sinalização apresentada pelo comprimento relativo da mancha vermelha dorsal (**CVD/CAF**), na espécie *H. erato*, o que também aconteceu ao nível do anel mimético. As médias semanais de ambos os sexos de *H. erato* mantiveram-se praticamente constantes, ao longo da estação. Em relação às espécies participantes desta interação mimética, observou-se uma convergência dos valores médios semanais de *H. besckei* em direção aos de *H. erato*.

Da mesma forma que com relação às médias semanais, os coeficientes de variação apresentaram uma grande estabilidade, em todos os níveis de consideração. Os c.v. semanais da espécie *H. erato*, entretanto, aumentaram de forma significativa, ao longo do período de amostragem, subindo de 7% para 10%. O mesmo pode ser descrito com relação aos machos desta espécie.

Refletindo a estabilidade geral observada para as médias e os c.v. semanais, as freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos mantiveram-se numa faixa relativamente restrita, ao longo da estação. Mesmo assim, houve um leve aumento da variabilidade em todos os níveis, resultantes do crescimento temporal significativo das proporções semanais dos indivíduos extremos referentes ao anel mimético, à espécie *H. erato* e aos seus machos, bem como do aumento temporal significativo das proporções semanais dos indivíduos desviantes referentes às fêmeas de *H. erato*. Além disso, neste último nível de análise, foi constatado um significativo

declínio das frequências relativas dos indivíduos médios, ao longo do período de amostragem.

As médias semanais do comprimento relativo da mancha vermelha ventral (**CVV/CAF**), referentes ao anel mimético e a ambos os sexos de *H. erato*, não apresentaram tendências temporais estatisticamente significativas, mantendo-se quase que constantes ao longo do período de amostragem. Além disso, ambos os sexos de *H. erato* não apresentaram valores médios significativamente diferentes ao longo do período de amostragem. No tocante à sinalização fenotípica, portanto, a espécie *H. erato* apresentou-se extremamente uniforme. Em relação ao complexo mimético, entretanto, os valores médios semanais de *H. erato* e *H. besckei* mantiveram-se muito distantes ao longo da estação (mesmo que as médias semanais desta última tenham convergido em direção aos valores da primeira), o que sugere uma importância menor desta variável na construção da convergência fenotípica que define um anel mimético.

Possivelmente, a aparente convergência observada nos valores médios semanais de *H. erato* e de *H. besckei*, tenha sido responsável pela tendência temporal distinta apresentada pelos c.v. semanais do complexo mimético. Com exceção deste nível de consideração, todos os demais apresentaram um aumento significativo dos seus c.v. semanais. Os padrões de variação observados nas fêmeas e nos machos de *H. erato* foram muito semelhantes entre si, tanto em tendência quanto nos próprios valores semanais.

O aumento da variabilidade observado através da análise dos c.v. semanais é confirmado pela consideração das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. Com exceção da curva referente às proporções semanais das fêmeas médias, cuja inclinação decrescente é sugestiva porém não estatisticamente significativa, todas as demais curvas relacionadas às frequências relativas dos indivíduos médios apresentaram tendências temporais significativamente decrescentes. As inclinações das curvas referentes às proporções semanais dos indivíduos desviantes de todos os níveis de análise, com exceção das fêmeas de *H. erato*, revelaram um aumento significativo com o passar da estação. Embora as proporções semanais das fêmeas desviantes não tenham apresentado um padrão de variação temporal significativo, são sugestivas de um certo crescimento ao longo da estação. É importante notar que a frequência de indivíduos extremos, em relação a esta variável, foi muito pequena e, inclusive, ausente nos machos de *H. erato*.

No que se refere à largura relativa da barra amarela dorsal (**LAD/CAF**), houve um significativo declínio dos valores médios semanais do complexo mimético como um todo, bem como dos machos de *H. erato*. Enquanto isso, as médias semanais referentes a *H. erato* ou às fêmeas desta espécie não apresentaram nenhuma tendência à modificação temporal. Apesar das diferenças nos padrões temporais de variação observadas nos diferentes níveis de análise, o fenótipo de sinalização determinado pela largura relativa da barra amarela dorsal mostrou-se extremamente uniforme, seja entre ambos os sexos de *H. erato* ou entre as espécies *H. erato* e *H. besckei*, em função de padrões paralelos ou convergentes de variação temporal. É importante salientar que as médias semanais dos machos de *H. erato*, ao longo de todo o período de amostragem, foram maiores que as das fêmeas desta espécie.

Os c.v. semanais, em todos os níveis de consideração, mantiveram-se praticamente constantes em valores muito próximos, durante as semanas de maior densidade populacional. A tendência temporal relativa aos c.v. semanais das fêmeas, entretanto, apresentou uma inclinação positiva e estatisticamente significativa, ao longo de todo o período.

As fêmeas de *H. erato*, que se constituíram no único nível de consideração a apresentar um aumento significativo de variabilidade fenotípica com o passar das semanas, também apresentou tendências significativas de modificação temporal nas proporções semanais dos seus diferentes tipos de indivíduos. O declínio sofrido, ao longo da estação, pelas frequências relativas semanais dos indivíduos médios, bem como o aumento significativo observado nas proporções semanais dos indivíduos desviantes, estão de pleno acordo com os padrões temporais evidenciados para os c.v. semanais. Todos os outros níveis de consideração sugeriram um quadro de diminuição temporal da variabilidade fenotípica, resultantes de aumentos significativos observados nas proporções semanais dos indivíduos médios e declínios, também significativos, nas dos desviantes.

A dinâmica temporal exibida por este elemento do padrão de coloração pareceu refletir pressões (de seleção) opostas, resultantes do seu papel na sinalização tanto intraspecífica quanto interespecífica. Há um claro dimorfismo sexual associado a esta variável, evidenciado pelas diferenças em termos dos valores médios semanais, ao longo da estação, e pelos padrões distintos de variação temporal. Este elemento do padrão de coloração também pareceu refletir pressões seletivas relacionadas ao aumento da uniformidade fenotípica, indicadas pela semelhança crescente de ambos os sexos de *H. erato*, resultante da tendência temporal ao declínio observada entre as

médias semanais dos machos da espécie. Além disso, a análise das proporções semanais dos machos sugeriu um quadro compatível ao aumento da uniformidade em termos de sinalização fenotípica.

Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram padrões temporais de variação completamente distintos, em relação à largura relativa da barra amarela ventral (**LAV/CAF**), porém coerentes entre os diversos modos de análise. Houve um dimorfismo sexual relacionado a este elemento do padrão de coloração, cujos valores médios semanais foram bem maiores nos machos da espécie. Apesar disso, as médias semanais de ambos os sexos desta espécie convergiram, ao final do período de amostragem, para valores relativamente semelhantes, em função de tendências temporais opostas: declínio nos machos e crescimento nas fêmeas da espécie. A uniformização observada ao nível de *H. erato*, também pôde ser verificada ao nível do anel mimético, como resultado da convergência dos valores médios referentes à *H. besckei* em direção às médias semanais mais ou menos estáveis, no tempo, de *H. erato*. Esta convergência resultou em c.v. semanais decrescentes ao longo das semanas, ao nível do complexo mimético. Da mesma forma, a convergência entre os sexos de *H. erato* acabou determinando uma tendência decrescente dos c.v. semanais ao nível da espécie como um todo. Além disso, houve uma tendência de uniformidade crescente dentre as fêmeas de *H. erato*, revelada através da diminuição dos seus c.v. semanais e da análise das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. As freqüências relativas semanais das fêmeas médias apresentaram um significativo aumento no tempo, enquanto as das fêmeas desviantes mostraram um significativo declínio ao longo do período de amostragem. Além disso, durante todas as semanas de acompanhamento sistemático, não foi encontrada uma única fêmea extrema para esta variável. A respectiva análise referente aos machos da espécie pareceu indicar um quadro oposto, de aumento de variabilidade fenotípica, em função da tendência crescente das proporções semanais dos machos desviantes e decrescente das dos machos médios.

No geral, este elemento do padrão de coloração pareceu refletir pressões seletivas relacionadas tanto à sinalização interespecífica (aumento temporal da uniformidade fenotípica), quanto à sinalização intraspecífica (competição interssexual entre os machos de *H. erato*).

Os valores médios semanais da distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais (**DVAD/CAF**) mantiveram-se estáveis, ao longo da estação, no que se refere ao complexo mimético. Houve uma clara convergência temporal dos

valores semanais de *H. besckei* em direção aos encontrados em *H. erato*, o que é compatível com o esperado para uma variável que tenha um papel importante no fenótipo aposemático e, portanto, seja resultante da ação de seleção normalizadora. Na espécie *H. erato* como um todo, houve um decréscimo significativo dos valores médios semanais. Quando são comparados ambos os sexos desta espécie, no entanto, fica evidente a existência de uma divergência temporal, decorrente de tendências temporais significativas contrárias. Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram valores médios iniciais idênticos, com as fêmeas divergindo destes valores através de uma significativa diminuição das médias semanais e os machos se distanciando dos mesmos através de um crescimento significativo das suas médias semanais. Na maior parte das semanas, as médias referentes aos machos foram superiores às exibidas pelas fêmeas.

Mesmo havendo uma clara convergência entre as médias semanais das espécies mais abundantes do anel mimético, os c.v. semanais do mesmo apresentaram uma significativa elevação, ao longo da estação. Esta elevação, porém, correspondeu a um aumento de somente 1%, quando são considerados os valores iniciais e finais do período de amostragem. Em função da divergência observada entre as médias semanais de ambos os sexos de *H. erato*, os c.v. semanais relativos à espécie também apresentaram uma tendência significativa ao crescimento, só que bem mais acentuada que a verificada para o complexo mimético. Os valores iniciais subiram de 12% até atingirem cerca de 17%. Os c.v. semanais referentes aos machos e às fêmeas de *H. erato* apresentaram o mesmo padrão temporal de variação, indicando uma ausência de modificações direcionais. Uma distinção importante entre ambas as curvas se refere ao fato de que os c.v. relativos aos machos foram cerca de 6% maiores que os das fêmeas, durante todas as semanas de amostragem.

A análise das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos revelou um quadro de grande estabilidade temporal. Ao nível da espécie *H. erato*, somente as proporções semanais dos indivíduos extremos apresentaram uma tendência temporal estatisticamente significativa, com as mesmas crescendo ao longo da estação. Com relação às fêmeas de *H. erato*, os indivíduos médios apresentaram uma tendência temporal estatisticamente significativa, com as proporções semanais diminuindo no tempo. Este padrão resultou no aumento significativo das proporções semanais dos indivíduos extremos da espécie *H. erato* como um todo. O número de indivíduos extremos foi bem maior entre as fêmeas de *H. erato*, quando comparado aos machos da espécie.

Os valores médios semanais, em todos os níveis de consideração, apresentaram padrões temporais de variação muito semelhantes, com uma leve tendência ao aumento, embora somente as médias semanais referentes ao anel mimético e aos machos de *H. erato* tenham apresentado uma modificação estatisticamente significativa. Um contexto de uniformidade fenotípica, no que se refere à distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais (**DVAV/CAF**), pôde ser evidenciado através da comparação entre ambos os sexos de *H. erato* e através da convergência temporal observada entre as médias semanais desta espécie e de *H. besckei*.

O contexto de uniformidade fenotípica sugerido pela avaliação das médias semanais é reforçado pela análise dos c.v. semanais. Em todos os níveis de consideração, houve uma diminuição da variabilidade fenotípica à medida que os valores médios semanais aumentaram, durante a estação. Ao longo de praticamente toda a estação, os c.v. semanais dos machos desta espécie foram maiores que os das fêmeas. Somente ao final da estação, os c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* atingiram valores semelhantes, com as diferenças iniciais de até 10% caindo para 1%.

As proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos mantiveram-se, ao longo da estação, praticamente estáveis, no que se refere ao anel mimético e a *H. erato*. Coerentes com um contexto de diminuição temporal da variabilidade, as proporções semanais dos machos extremos de *H. erato* declinaram significativamente. Porém, as proporções semanais dos indivíduos desviantes sofreram um aumento significativo. As frequências relativas semanais das fêmeas médias de *H. erato* sofreram uma diminuição significativa, ao longo do período de amostragem, enquanto as proporções das desviantes aumentaram de forma significativa. É importante, ainda, citar o fato de que a quase totalidade dos indivíduos extremos era de machos de *H. erato*, com as fêmeas desta espécie não apresentando este tipo de indivíduo.

Foi observada uma extrema uniformidade fenotípica proporção dorsal de pigmentação escura (**PD**), no que se refere a todos os níveis de consideração. Em todos eles, foi verificada uma diminuição temporal estatisticamente significativa das médias semanais, dentro de uma faixa bastante restrita de amplitude. Ao nível do anel mimético, foi observada uma clara convergência entre os valores médios semanais de *H. erato* e *H. besckei*. Em contraste a este padrão de uniformidade, os machos de *H. erato*, ao longo de todo o período de amostragem, apresentaram médias semanais cerca de 1% menores que as relativas às fêmeas da espécie (0,79 contra 0,78),

indicando a existência de um dimorfismo sexual nesta espécie, associado à proporção de pigmentação escura dorsal.

Os c.v. semanais de todos os níveis de consideração foram incrivelmente semelhantes entre si, mantendo-se praticamente estáveis em torno de valores realmente muito baixos, em torno de 2,5%. No entanto, os valores mais elevados, exibidos pelas fêmeas de *H. erato* ao final do período de amostragem, resultaram numa tendência temporal crescente para estas e, conseqüentemente, para a espécie em sua totalidade. É importante salientar que o aumento dos c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* pareceu realmente representar um aumento semanal de variabilidade fenotípica, enquanto que o crescimento dos c.v. semanais referentes à espécie como um todo pareceu ter como causa as diferenças entre os sexos da mesma. Há uma forte indicação de diminuição da variabilidade semanal, ao nível do anel mimético, como sugerido pela correlação existente entre as suas médias e os seus desvios padrões semanais.

Padrões de variação temporal distintos só foram observados para a análise das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. As curvas referentes ao anel mimético são indicativas de um contexto de seleção normalizadora, com as proporções semanais dos indivíduos médios aumentando de modo significativo, ao longo da estação, acompanhadas pelo declínio significativo observado nas proporções dos desviantes. Este quadro sugestivo da ação de seleção normalizadora é constraído pelo aumento significativo observado nas proporções semanais dos indivíduos extremos. Talvez em virtude das tendências temporais opostas verificadas em ambos os sexos de *H. erato*, as freqüências relativas semanais dos indivíduos médios da espécie como um todo mantiveram-se constantes no tempo. Já as proporções semanais dos indivíduos desviantes declinaram de modo significativo e as dos extremos apresentaram um crescimento significativo, ao longo do período. Os sexos de *H. erato* apresentaram tendências opostas, mas que levaram a um resultado final muito semelhante. As freqüências relativas semanais das fêmeas médias aumentaram significativamente, concomitante a um declínio significativo nas dos machos. As freqüências referentes às fêmeas se elevaram de 0,40 até cerca de 0,67, enquanto as dos machos declinaram de 1,00 até 0,75. As proporções semanais das fêmeas desviantes apresentaram um declínio estatisticamente significativo, de 0,60 a 0,18, ao passo que as proporções dos machos desviantes apresentaram um crescimento significativo, com as mesmas subindo de 0,00 para cerca de 0,25. Ainda com relação às fêmeas de *H. erato*, as proporções semanais dos seus indivíduos extremos

aumentaram significativamente, ao longo da estação. Se as proporções semanais dos indivíduos médios de ambos os sexos de *H. erato*, ao final do período de amostragem, representarem um ótimo, a tendência crescente mostrada pelas fêmeas da espécie seria resultante de frequências iniciais menores do que este ponto ótimo, e a tendência ao declínio exibida pelos machos teria como causa o fato de suas frequências iniciais terem sido mais elevadas do que este ponto hipotético. Se esta interpretação for válida, pode-se caracterizar os padrões temporais de variação relacionados a PD como sendo sugestivos de tendências direcionadas a um aumento temporal da uniformidade fenotípica, em que pese a existência de um claro dimorfismo sexual na espécie *H. erato*.

Em relação às médias semanais da proporção ventral de pigmentação escura (**PV**), há um quadro geral indicativo de uma grande uniformidade fenotípica, decorrente da constância temporal observada em todos os níveis de consideração e da semelhança entre os valores, ao longo da estação. Além disso, houve uma convergência temporal entre os valores médios de *H. erato* e de *H. besckei*. Ao longo de todas as semanas de amostragem, as médias referentes aos machos de *H. erato* foram menores do que as referentes às fêmeas da espécie, embora, do ponto de vista estatístico, tal diferença não tenha resultado no reconhecimento de um dimorfismo sexual.

Os c.v. semanais de todos os níveis de consideração foram muito semelhantes entre si, ao longo do tempo, girando ao redor de 2,5%. Somente os c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* apresentaram uma tendência temporal estatisticamente significativa, aumentando de 2% até 2,5%, durante os meses de amostragem.

As curvas referentes às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, no que se refere ao complexo mimético e à espécie *H. erato*, refletiram uma grande estabilidade temporal. Da mesma forma, as proporções semanais referentes aos machos desta espécie não apresentaram tendências significativas de variação temporal, exibindo um padrão muito irregular. Entretanto, houve a indicação de um certo aumento das proporções semanais dos machos médios de *H. erato*, padrão este contrário ao das fêmeas. Concordante com o indicado pela análise dos c.v. semanais, as fêmeas médias de *H. erato* apresentaram suas frequências relativas semanais em significativo declínio, juntamente com o aumento observado das desviantes, ao longo do período de amostragem.

Viveiro

As médias semanais da área relativa da mancha vermelha dorsal (**VD/AF**), no Viveiro, sofreram um declínio significativo no tempo, no que se refere ao complexo mimético, à espécie *H. erato* e às fêmeas desta espécie. As médias semanais das fêmeas caíram de 0,14 para 0,10 e as dos machos subiram de 0,13 para 0,15. A sinalização associada à área da mancha vermelha dorsal foi mais conspícua nas fêmeas de *H. erato*. A área da mancha vermelha dorsal, no Viveiro, não se constituiu numa semelhança entre as espécies mais abundantes deste anel mimético, já que *H. erato* apresentou valores próximos de 0,13 e *H. melpomene*, por volta de 0,17.

Apesar dos valores e dos padrões de variação temporal dos c.v. semanais terem sido aparentemente semelhantes entres ambos os sexos de *H. erato*, a análise estatística indicou um significativo aumento da variabilidade semanal, ao longo de toda a estação, referente somente às fêmeas. Esta tendência apareceu no aumento significativo dos c.v. semanais e na associação inversamente proporcional entre as médias e desvios padrões semanais. Visualmente, os c.v. semanais dos machos de *H. erato*, poderiam ser caracterizados por um leve declínio no tempo.

Verificou-se um contexto de seleção normalizadora no complexo mimético, onde houve um aumento nas proporções dos indivíduos médios, o que não se verificou nas curvas referentes à espécie *H. erato*. Tal quadro pode ser resultante de dois fatos. Em primeiro lugar, as proporções iniciais dos indivíduos médios na espécie *H. erato* já era bem alta desde o início da estação, por volta de 0,80, valor este que só foi atingido, no anel mimético, ao final da estação. Em segundo, as tendências observadas para ambos os sexos são contrariamente distintas, o que torna o padrão de variação temporal observado para espécie como um todo sem uma direção clara. As variações temporais referentes às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos das fêmeas de *H. erato* indicaram um contexto de seleção normalizadora, ao contrário das referentes aos machos desta espécie. No entanto, nestes últimos, as proporções semanais dos indivíduos médios mantiveram-se constantes em valores bem altos (0,85-0,90) e as dos desviantes e extremos em valores baixos, ao redor de 0,10.

No geral, a avaliação dos padrões de variação temporal encontrados para VD/AF, no Viveiro, não é completamente compatível com o que seria esperado para uma variável que estivesse sofrendo a ação de seleção normalizadora. Ao longo da

estação, os tamanhos da mancha vermelha dorsal foram se tornando cada vez mais distintos, no que se refere aos sexos de *H. erato* e à comparação entre esta espécie e *H. melpomene*. Além disso, as proporções semanais de indivíduos extremos aumentaram em todos os níveis de consideração. Indicando uma tendência à uniformização da sinalização aposemática, pôde-se constatar o declínio dos c.v. semanais ao nível do anel mimético e de *H. erato*, além de um aumento significativo nas proporções semanais dos indivíduos médios do complexo mimético e das fêmeas de *H. erato* e a manutenção temporal de proporções muito elevadas dos indivíduos médios na espécie *H. erato* como um todo e em seus machos. Nos níveis de consideração nos quais as proporções semanais dos indivíduos médios iniciaram a estação com valores relativamente baixos, foram observadas tendências ao crescimento temporal; já nos níveis de consideração nos quais as proporções semanais dos indivíduos médios foram elevadas desde o início, foi observada a manutenção destes valores. E, por último, independente da tendência temporal exibida, os valores dos coeficientes de variação semanais sugeriram uma clara uniformidade de sinalização associada a VD/AF, dados seus valores relativamente baixos (em torno de 9 %), ao longo do período de amostragem.

Em relação à área relativa da barra amarela dorsal (**AD/AF**), houve uma tendência direcional de modificação temporal em quase todos os níveis de consideração, ou seja, as áreas relativas da barra amarela dorsal diminuíram significativamente, ao longo da estação, ao nível do anel mimético, da espécie *H. erato* e dos machos desta espécie. Apesar dos maiores valores semanais de AD/AF observados para os machos de *H. erato*, quando comparados às fêmeas, ambos os sexos variaram conjuntamente, ao longo da estação, o que pode ser considerado como um indicativo da existência de uma pressão seletiva direcionada à manutenção da uniformidade nesta espécie, no que se refere à variável. Outro dado compatível com a ação de seleção normalizadora neste componente do padrão de coloração se relaciona às semelhanças observadas entre os tamanhos desta variável em *H. erato* e *H. melpomene*.

Analisando-se os c.v. semanais, pôde-se observar a sugestão da existência de um aumento na variabilidade referente ao complexo mimético, e a clara indicação de um crescimento temporal na variação semanal presente em *H. erato*.

A maioria das freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos também não apresentou tendências temporais significativas. Um quadro sugestivo de um crescimento temporal da uniformidade populacional do padrão de coloração pôde

ser verificado dentre os machos de *H. erato*, cujas proporções semanais de indivíduos médios aumentaram ao longo do tempo e cujas proporções semanais de indivíduos desviantes decaíram. Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram variações temporais mais ou menos equivalentes nas proporções semanais de indivíduos desviantes e bem semelhantes nas de indivíduos extremos; no entanto, ao longo da maior parte do período de amostragem, as frequências relativas semanais das fêmeas médias foram maiores do que as dos machos da espécie. Em todos os níveis de consideração, as proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, ao final do período de amostragem, situaram-se muito próximas às esperadas para uma distribuição normal.

Em todas as formas de análise, houve a indicação de influências atuando de formas distintas na construção da sinalização associada à área da barra amarela dorsal em ambos os sexos de *H. erato*. Com exceção da associação positiva existente entre as médias e os desvios padrões semanais, as fêmeas de *H. erato* não exibiram nenhuma outra tendência temporal estatisticamente significativa. Tais tendências, nos machos desta espécie, puderam ser observadas em todas as formas de análise. Porém, o quadro que emerge da análise geral, para os machos, não é totalmente claro. Por um lado, houve a indicação de um contexto de uniformidade crescente, ao longo do período, em decorrência da queda significativa dos desvios padrões semanais (correlação positiva entre médias e desvios padrões) e do aumento significativo das proporções semanais dos machos médios. E, por outro, houve a sugestão de um contexto de manutenção de variabilidade, identificado em função dos valores tipicamente menores das proporções semanais dos machos médios, quando comparadas às das fêmeas, e dos valores tipicamente maiores dos c.v. semanais dos machos, em relação aos das fêmeas, durante as semanas de maior abundância populacional.

Ambos os sexos de *H. erato*, no Viveiro, apresentaram valores médios semanais da área relativa da mancha vermelha ventral (**VV/AF**) na mesma faixa de amplitude, as quais diminuíram conjuntamente ao longo da estação. Esta uniformidade em termos de sinalização contrastou com os padrões de variação temporal observados para o complexo mimético como um todo, no qual as médias semanais referentes a *H. erato*, em virtude de sua diminuição significativa no tempo, acabaram divergindo em relação aos valores encontrados em *H. melpomene*.

Com exceção dos c.v. semanais referentes aos machos de *H. erato*, que se mantiveram mais ou menos estáveis, os demais mostraram um acréscimo significativo

no tempo, diretamente indicativos de um aumento temporal da variabilidade fenotípica associada à área relativa da mancha vermelha ventral.

Em relação ao complexo mimético ou à espécie *H. erato*, não houve qualquer tendência temporal significativa das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, o que deve estar relacionado ao fato de que ambos os sexos desta espécie apresentaram padrões de variação temporal conflitantes, havendo um aumento de variabilidade em relação às fêmeas e uma diminuição no que se refere aos machos. Em relação aos sexos de *H. erato*, os padrões de variação temporal relacionados às frequências relativas semanais estão de acordo com as modificações temporais observadas nos c.v. semanais, no que se refere às fêmeas. O aumento da uniformidade observado dentre os machos da espécie não parecem ter se refletido nas demais estimativas.

Os valores médios semanais referentes à área relativa da barra amarela ventral (**AV/AF**), no Viveiro, sofreram uma diminuição significativa ao longo da estação, seja considerando-se o complexo mimético como um todo, somente *H. erato* ou os machos e as fêmeas desta espécie (a tendência observada para *H. erato* não foi estatisticamente significativa, apesar de acompanhar as restantes). Houve uma variação temporal paralela entre os sexos de *H. erato*, o que garantiu uma certa uniformidade populacional em termos de sinalização. Entretanto, as médias semanais relativas aos machos desta espécie foram superiores, na maioria das semanas de amostragem, às das fêmeas, o que é indicativo da existência de um dimorfismo sexual, no que se refere a este elemento do padrão de coloração. Os valores médios semanais de *H. erato* e *H. melpomene* variaram dentro da mesma faixa de amplitude, ao longo da estação, embora houvesse uma maior distinção entre estes ao término do período de amostragem.

Com relação à variabilidade semanal inferida através da análise dos coeficientes de variação, pôde-se observar que não houve diferenças claras entre os padrões de variação dos diversos níveis de análise. As tendências temporais dos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram-se praticamente sobrepostas, com ambas indicando uma ausência de modificações significativas no tempo. Este quadro pode ser generalizado, também, para a espécie *H. erato* em sua totalidade, bem como para o anel mimético. Se a análise dos c.v. semanais envolver, apenas, as semanas de maior densidade populacional (abril e maio), nota-se uma clara diminuição dos mesmos, de 25% para 17%. A análise de correlação entre as médias e os desvios padrões semanais sugeriu uma diminuição da variabilidade semanal.

No geral, a análise das curvas referentes às freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos não sugeriu um contexto de seleção normalizadora. As tendências temporais referentes às proporções semanais dos indivíduos médios decresceram significativamente, ao longo das semanas, sendo esta tendência menos pronunciada para *H. erato*. As proporções semanais dos indivíduos extremos ou desviantes apresentaram um crescimento temporal significativo.

No geral, com relação à área relativa da barra amarela ventral, o conjunto total de informações não permite a construção de um quadro único e coerente.

Em relação ao aspecto geral do padrão de coloração dorsal [$(VD - AD)/AF$], os valores médios semanais referentes ao anel mimético, a *H. erato* e às fêmeas desta espécie não apresentaram qualquer tendência temporal significativa, mantendo-se mais ou menos estáveis ao longo de todo o período de amostragem. Houve um acréscimo significativo das médias semanais dos machos de *H. erato* que, mesmo assim, ainda se situaram dentro da mesma faixa de amplitude que a verificada para os demais níveis de consideração. Ao longo da maioria do período de amostragem, as médias semanais dos machos de *H. erato* foram inferiores em relação às das respectivas fêmeas, o que resultou na indicação da existência de um dimorfismo sexual para a espécie, no que diz respeito a esta variável. A relativa uniformidade, em termos de sinalização, observada em relação à espécie *H. erato*, não foi constatada quando se considera o anel mimético em sua totalidade, já que as médias semanais referentes a *H. melpomene* foram quase duas vezes maiores que as observadas em *H. erato*.

Enquanto os c.v. semanais dos machos de *H. erato* mantiveram-se mais ou menos constantes no tempo, foi observado um declínio significativo dos mesmos quando a análise recai sobre os demais níveis de consideração. Durante as semanas de pico de abundância, os c.v. semanais de todos os níveis de consideração assumiram valores muito próximos, em torno de 20%, os quais também foram os menores verificados para cada um destes níveis.

O contexto de variação temporal das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos observado no anel mimético sugeriu um aumento na uniformidade, ao longo das semanas, coerente com a diminuição significativa em seus c.v. semanais. Em relação à espécie *H. erato*, o quadro de aumento da variabilidade fenotípica sugerido pela análise das variações temporais das proporções semanais é contrastante com a diminuição verificada para os coeficientes de variação. Da mesma forma que o padrão de variação temporal verificado ao nível do complexo mimético, a análise dos machos

de *H. erato* revelou uma clara e coerente tendência de modificação temporal; entretanto, todos os indicativos apontaram para uma diminuição na uniformidade populacional do padrão de sinalização. É importante notar que as frequências relativas semanais dos indivíduos médios, em todos os níveis de consideração, convergiram para cerca de 0,72, ao final do período de amostragem.

No que se refere ao Viveiro, os valores médios semanais do aspecto geral do padrão de coloração ventral [$(VV - AV)/AF$] apresentaram-se bastante estáveis ao longo da estação. Esta observação é válida para o complexo mimético, para *H. erato* e para as fêmeas desta espécie. Já os machos de *H. erato* apresentaram um crescimento temporal significativo das suas médias semanais. Este fato, no entanto, não invalida a extrema semelhança entre as curvas e os próprios valores médios dentro da espécie. Tal uniformidade também foi observada com relação às espécies participantes deste complexo mimético.

Os c.v. semanais referentes a todos os níveis de consideração variaram, ao longo do período de amostragem, de forma muito irregular. Nenhuma das curvas demonstrou qualquer tendência temporal significativa, com exceção do padrão observado nas fêmeas de *H. erato*, cuja tendência temporal de queda dos c.v. semanais, ao longo de todo o período, levou os valores iniciais, em torno de 48%, até cerca de 36%, ao final da estação. Quando são considerados os meses de maior densidade populacional, observou-se um claro declínio da variabilidade em todos os níveis de consideração.

As frequências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos, em todos os níveis de consideração, apresentaram-se mais ou menos estáveis, ao longo do período de amostragem, a não ser pelo declínio significativo verificado para as proporções semanais das fêmeas médias de *H. erato*. Com exceção da clara tendência ao aumento da variabilidade temporal expressa pelas fêmeas de *H. erato*, não há qualquer indicação de aumento ou diminuição da uniformidade da sinalização referente a esta variável.

Os valores médios semanais do comprimento relativo da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF), ao nível do anel mimético, não apresentaram modificações temporais significativas, mantendo-se estáveis ao redor de 0,41. Os valores médios semanais referentes à espécie *H. erato*, entretanto, sofreram um significativo declínio no tempo. Ambos os sexos de *H. erato* apresentaram tendências de variação temporal conflitantes, com as fêmeas exibindo um decréscimo significativo dos seus valores

médios semanais e os machos, um aumento significativo, ao longo da estação. Estes padrões contrários de variação temporal acabaram resultando numa certa convergência entre os sexos de *H. erato*. Esta convergência ocorreu antes do término da estação, durante as semanas de pico de densidade; ao final do período, as médias semanais de ambos os sexos voltaram a diferir, porém de modo contrário ao observado durante as semanas iniciais. Tal uniformidade aparente em termos de sinalização não ocorreu ao nível do complexo mimético, já que as médias semanais de *H. melpomene* elevaram-se ao longo do período de amostragem. Mesmo com essa aparente divergência nas médias semanais, ambas as espécies ainda se encontraram na mesma faixa de amplitude.

Como resultado da divergência observada entre as médias semanais de *H. erato* e *H. melpomene*, os c.v. semanais do complexo mimético apresentaram um crescimento significativo. Provavelmente, também em função dos padrões temporais de variação opostos entre os sexos de *H. erato*, os c.v. semanais da espécie aumentaram de modo significativo, ao longo da estação de amostragem. A variabilidade relativa às fêmeas de *H. erato*, medida através dos seus c.v. semanais, manteve-se praticamente constante com o passar do tempo.

Houve uma clara tendência, entre as fêmeas de *H. erato*, a um aumento da uniformidade observada nesta variável. As proporções semanais das fêmeas médias subiram, ao longo do período, de 0,40 para 0,83, enquanto que as das desviantes decresceram de 0,60 para 0,15, sendo ambas as tendências estatisticamente significativas. Mesmo assim, essa clara tendência a um aumento da uniformidade fenotípica não se refletiu numa diminuição significativa dos c.v. semanais. Mesmo assim, é perceptível o declínio dos desvios padrões semanais (significativamente associado ao declínio das médias semanais), que acabou por compensar a diminuição das médias semanais e resultou na ausência de uma tendência significativa de modificação temporal dos c.v. semanais. A espécie *H. erato* como um todo também exibiu esta tendência, com um aumento significativo das proporções semanais dos indivíduos médios e um decréscimo significativo das proporções dos desviantes, embora isto não tenha evitado o crescimento significativo dos c.v. semanais. Apesar do aumento na variabilidade (de acordo com as tendências crescentes dos seus c.v. semanais) verificado entre os machos de *H. erato* e ao nível do anel mimético como um todo, ambos os níveis de consideração apresentaram as mesmas tendências observadas para as fêmeas de *H. erato* (no que se refere às frequências relativas semanais), se bem que as proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos não

apresentaram tendências temporais tão regulares. É importante salientar que as frequências relativas semanais dos indivíduos médios, em todos os níveis de consideração, atingiram valores elevados, ao final da estação, ao redor de 0,83.

As médias semanais do comprimento relativo da mancha vermelha ventral (**CVV/CAF**) relativas ao anel mimético, à espécie *H. erato* e às fêmeas desta espécie não apresentaram variações temporais direcionais, mantendo-se constantes ao longo de todo o período de amostragem. Os valores médios semanais dos machos de *H. erato*, porém, sofreram um declínio estatisticamente significativo. Mesmo assim, a grande uniformidade exibida pela espécie, em termos de sinalização, foi mantida ao longo de toda a estação. Os valores médios semanais de *H. erato* e de *H. melpomene* apresentaram uma certa convergência temporal, com médias semanais, ao fim do período, muito próximas.

Os c.v. semanais, em todos os níveis de consideração, apresentaram um claro declínio até a semana de maior densidade populacional, voltando a subir até o final do período de amostragem. Apesar da grande semelhança observada entre as curvas referentes aos c.v. semanais, somente aquela referente aos machos de *H. erato*, entretanto, exibiram uma tendência temporal estatisticamente significativa. Desse modo, a variabilidade dos machos de *H. erato*, no que se refere ao comprimento relativo da mancha vermelha ventral, diminuiu com o passar da estação.

As proporções semanais dos indivíduos médios, em todos os níveis de consideração, apresentaram uma grande estabilidade, ao longo dos meses de amostragem. As proporções semanais dos indivíduos médios, em todos os níveis de consideração, alcançaram, ao final da estação, valores ao redor de 0,72. As proporções semanais dos indivíduos extremos aumentaram em todos os níveis de análise, com exceção dos machos de *H. erato*, nos quais foi verificado um aumento no tempo. Enquanto as proporções semanais das fêmeas desviantes de *H. erato* diminuíram de modo significativo, ao longo da estação, as dos machos desviantes apresentaram um crescimento estatisticamente significativo. A consideração das frequências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos aponta para um quadro caracterizado por um certo aumento de variabilidade fenotípica associada a este elemento do padrão de coloração.

Analisando-se a largura relativa da barra amarela dorsal (**LAD/CAF**), pôde-se observar que as médias semanais referentes a ambos os sexos de *H. erato* não apresentaram uma tendência significativa de variação temporal, padrão este repetido

quando se considera a espécie como um todo ou a totalidade do complexo mimético. Os valores médios semanais de ambos os sexos variaram conjuntamente, ao longo da estação, com as fêmeas apresentando médias semanais ao redor de 0,07 e os machos, em torno de 0,08. Durante todo o período de amostragem, as médias semanais dos machos apresentaram-se maiores do que as relativas às fêmeas, embora tal diferença não tenha sido suficiente para caracterizar um dimorfismo sexual, do ponto de vista estatístico. A constância dos valores médios semanais, em *H. erato*, contrasta com o leve crescimento observado nas médias semanais de *H. melpomene*. Embora esta tendência seja sugestiva de uma certa divergência temporal entre as espécies participantes deste anel mimético, as médias de ambas variaram dentro da mesma faixa de amplitude. No geral, é evidente uma grande uniformidade fenotípica, no que se refere a esta variável, seja entre as fêmeas e os machos de *H. erato* ou entre as espécies componentes desta interação mimética.

O exame dos c.v. semanais revelou a existência de um padrão distinto de variação temporal em ambos os sexos de *H. erato*: houve uma diminuição significativa nas fêmeas e um crescimento nos machos. O aumento da uniformidade verificado para as fêmeas de *H. erato* também é compartilhado pela espécie como um todo e pelo complexo mimético em sua totalidade.

Existem contradições quando são comparados os c.v. semanais e as proporções dos diferentes tipos de indivíduos, nos diversos níveis de análise. A diminuição da variabilidade ao nível do anel mimético, ao longo da estação, indicada pela inspeção visual do respectivo gráfico e pela diminuição significativa dos c.v. semanais, encontrou-se em clara oposição ao crescimento temporal significativo das proporções dos indivíduos desviantes e o declínio das dos indivíduos médios. Em relação à espécie *H. erato*, a diminuição significativa dos c.v. semanais não foi resultante de modificações temporais das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos. O declínio significativo dos c.v. semanais das fêmeas de *H. erato* não teve uma clara contrapartida nas proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos: embora as proporções semanais das fêmeas médias tenham iniciado a estação em valores ao redor de 0,60 e terminado em torno de 0,73, tal tendência não resultou estatisticamente significativa; as freqüências relativas semanais das fêmeas desviantes aumentaram significativamente ao longo do período de amostragem; e, por fim, a diminuição significativa observada nas proporções semanais dos indivíduos extremos é compatível com o indicado pelo decréscimo dos c.v. semanais. Por último, o aumento dos c.v. semanais dos machos de *H. erato* é completamente coerente com o declínio

observado nas proporções semanais dos indivíduos médios e com o crescimento das proporções semanais referentes aos indivíduos extremos.

No geral, houve indicativos claros tanto de uma certa tendência à uniformidade fenotípica deste elemento do padrão de coloração, quanto de nítidas diferenças entre os machos e as fêmeas de *H. erato*.

Houve modificações temporais significativas nos valores médios semanais referentes a todos os níveis de consideração; a largura relativa da barra amarela ventral (**LAV/CAF**) tornou-se menor, ao longo do período de amostragem. Esta diminuição das médias semanais foram acompanhadas por uma diminuição significativa dos c.v. semanais, também observada em todos os níveis de análise. Apesar dos padrões de variação temporal semelhantes, os machos e as fêmeas de *H. erato* exibiram um claro dimorfismo sexual relacionado a esta variável, com as médias semanais dos machos sendo superiores. Além de valores médios semanais superiores, os machos de *H. erato* foram caracterizados, ao longo de toda a estação, por coeficientes de variação semanais maiores que os referentes às fêmeas da espécie, principalmente durante as semanas iniciais.

No que diz respeito às proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, ambos os sexos de *H. erato* apresentaram padrões distintos, embora claramente convergentes ao final do período de amostragem, que pareceram refletir as grandes diferenças nas condições iniciais.

Os padrões temporais de variação pareceram ser resultantes de pressões seletivas associadas a um aumento da uniformidade fenotípica, relacionadas ao papel aposemático do padrão de coloração, e a um aumento da variabilidade fenotípica, decorrentes da competição entre os machos por uma sinalização sexual de maior intensidade.

Os padrões temporais de variação das médias semanais da distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais (**DVAD/CAF**) foram bastante homogêneos em *H. erato*. Apesar dos valores referentes aos machos terem sido, ao longo de todas as semanas de amostragem, maiores que os relativos às fêmeas, ambos os sexos apresentaram um aumento significativo e paralelo de suas médias semanais, o que sugeriu uma certa manutenção temporal da uniformidade fenotípica dentro da espécie. Os valores médios semanais referentes à espécie *H. erato* em sua totalidade também cresceram no tempo e, com isso, acabaram divergindo das médias semanais presentes em *H. melpomene*, que se mantiveram estáveis ao redor dos

valores iniciais. Mesmo assim, as médias semanais de ambas as espécies compartilharam a mesma faixa de amplitude, durante os meses de amostragem. Ao nível do complexo mimético, os valores médios semanais também apresentaram um crescimento estatisticamente significativo.

Em todos os níveis de consideração houve um aumento significativo da variabilidade fenotípica, durante as semanas de amostragem, o que sugere uma fraca pressão seletiva no que se refere à seleção normalizadora. Os c.v. semanais dos machos de *H. erato* não só se mantiveram praticamente constantes ao longo da estação, apesar do aumento temporal significativo, como também apresentaram os menores valores, em torno de 10%.

Em concordância com o aumento temporal da variabilidade fenotípica indicado pelo crescimento dos c.v. semanais, as proporções semanais dos indivíduos médios do anel mimético decaíram, ao longo da estação, de modo significativo. Tal tendência geral também pôde ser observada para as fêmeas de *H. erato*. O significativo aumento das proporções semanais das fêmeas desviantes de *H. erato* e dos indivíduos desviantes do complexo mimético em sua totalidade ainda reforçam o quadro de aumento temporal da variabilidade fenotípica indicado pela análise dos c.v. semanais. É importante ressaltar que a grande maioria dos indivíduos extremos do complexo mimético se constituiu de fêmeas de *H. erato*.

Em função do forte aumento verificado nos valores médios semanais da distância relativa entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais (**DVAV/CAF**) dos machos de *H. erato*, também foi observado um aumento significativo das médias semanais no anel mimético em sua totalidade. A comparação entre os sexos de *H. erato* revelou a existência de uma divergência temporal das suas médias semanais, o que deve explicar a ausência de uma tendência temporal significativa referente à espécie como um todo. Divergência temporal também ocorreu em relação às espécies *H. erato* e *H. melpomene*. Tal quadro não parece ser compatível com a ação de seleção normalizadora, embora a magnitude das diferenças entre os sexos de *H. erato* ou entre as espécies mais abundantes neste anel mimético não tenham sido suficientes para fazer com que as variações temporais ocorressem em faixas de amplitude distintas. Além disso, a análise desta variável mostrou a existência de um dimorfismo sexual em *H. erato*, com os machos apresentando valores menores do que os das fêmeas.

Os contextos acima, pouco indicativos da ação de seleção normalizadora, são ainda reforçados pelos padrões de variação observados para os c.v. semanais de todos os níveis de consideração. As curvas referentes aos c.v. semanais do anel mimético, de *H. erato* e das fêmeas desta espécie exibiram uma tendência crescente estatisticamente significativa, sendo muito semelhantes entre si e com a curva referente aos machos de *H. erato*. Embora os coeficientes de variação referentes aos machos de *H. erato* sugiram um decréscimo temporal da variabilidade, seus desvios padrões semanais aumentaram de forma conjunta ao aumento das médias semanais. Uma diferença importante entre as variações temporais dos c.v. semanais referentes a ambos os sexos de *H. erato* diz respeito ao fato de que os valores relativos às fêmeas da espécie foram, durante a maior parte da estação, menores que os dos machos.

Não houve qualquer tendência temporal significativa nas proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos, quando se considera a espécie *H. erato* ou os seus machos. Tanto o complexo mimético quanto as fêmeas de *H. erato* exibiram o mesmo padrão de variação temporal, com as proporções semanais dos indivíduos médios aumentando e as dos desviantes diminuindo, ao longo da estação. Estas tendências temporais são conflitantes com o aumento da variabilidade mostrado pelos c.v. semanais e se constituem, na verdade, na única indicação de um aumento temporal da uniformidade fenotípica. Uma constatação condizente com os padrões temporais referentes aos c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato*, se refere ao fato de que as proporções semanais dos machos médios e desviantes apresentaram, ao longo da estação, valores mais próximos entre si do que os apresentados pelas fêmeas. Foi notável a ausência quase que completa de indivíduos extremos.

Os valores médios semanais da proporção dorsal de pigmentação escura sobre as asas (**PD**) sofreram um aumento significativo, ao longo da estação, em todos os níveis de consideração, com exceção dos machos de *H. erato*. No que se refere à comparação entre as espécies mais abundantes neste complexo mimético, foi observada uma variação paralela dentro de uma restrita faixa de amplitude. No entanto, quando a comparação recai sobre os sexos de *H. erato*, pôde-se observar uma certa divergência temporal das suas médias semanais, embora esta tenha ocorrido também dentro de uma faixa restrita de variação.

Com relação aos c.v. semanais, houve uma tendência ao crescimento nas fêmeas de *H. erato*, na espécie como um todo e no complexo mimético em sua totalidade. Já os c.v. semanais dos machos de *H. erato* apresentaram um declínio

temporal. Apesar de todos os níveis de consideração terem apresentado tendências temporais claras, os c.v. semanais variaram somente entre 0,5% e 3%.

As freqüências relativas semanais dos diferentes tipos de indivíduos, no que se refere ao complexo mimético ou à espécie *H. erato*, não apresentaram uma tendência significativa de variação temporal, provavelmente em função das distinções verificadas entre os sexos de *H. erato*. Já a comparação entre as proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos de ambos os sexos de *H. erato* revelou, além da existência de padrões de variação temporal claramente distintos entre si, um contexto de completa concordância ao indicado pela análise dos seus c.v. semanais. A diminuição significativa das proporções semanais das fêmeas médias, juntamente com o aumento significativo observado nas proporções das desviantes e das extremas, são indicativas de um aumento temporal da variabilidade fenotípica. O evidente aumento observado nas freqüências relativas semanais dos machos médios, bem como o declínio significativo das proporções dos machos extremos, sugeririam um quadro de aumento temporal da uniformidade fenotípica.

Houve um aumento significativo, em todos os níveis de consideração, dos valores médios semanais da proporção ventral em pigmentação escura (**PV**). Exceto pela aparente divergência entre as médias de *H. erato* e *H. melpomene*, o quadro geral sugere uma grande uniformidade fenotípica. As médias referentes às fêmeas de *H. erato* foram um pouco maiores que as referentes aos machos da espécie, embora tal diferença tenha sido somente marginalmente significativa.

Os c.v. semanais de ambos os sexos de *H. erato* apresentaram tendências temporais opostas, crescente para as fêmeas e decrescente para os machos. É importante salientar que, durante as semanas de maior densidade populacional, os c.v. semanais de ambos os sexos foram muito semelhantes. Houve a sugestão de uma diminuição temporal, no que se refere aos c.v. semanais de *H. erato* e do complexo mimético como um todo.

As variações temporais das proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos não foram completamente compatíveis com o quadro sugerido pela análise dos c.v. semanais. Houve uma clara tendência ao aumento da uniformidade fenotípica, indicada pelas proporções semanais de todos os tipos de indivíduos no complexo mimético e na espécie *H. erato*. As proporções semanais das fêmeas de *H. erato* indicaram um contexto de aumento temporal da variabilidade fenotípica, já que decresceram as proporções das fêmeas médias e se elevaram as proporções das

desviantes e extremas. Ao contrário, as proporções semanais dos machos médios aumentaram significativamente, no tempo, enquanto as dos machos desviantes e extremos sofreram um declínio estatisticamente significativo.

Análise comparativa: complexo mimético

Em Rio das Pedras, todas as variáveis morfométricas referentes à mancha vermelha (VD/AF, VV/AF, CVD/CAF e CVV/CAF) apresentaram valores semelhantes, quando comparadas as médias semanais de *H. erato* e de *H. besckei*. Além disso, ao final do período de amostragem, ambas as espécies apresentaram valores mais semelhantes entre si, quando comparadas ao início da estação, resultando num aumento de uniformidade fenotípica verificado ao nível do anel mimético. Tais dados permitem sugerir um importante papel da mancha vermelha na educação dos predadores, justamente por ser este o padrão teoricamente esperado no caso dos mesmos utilizarem a mancha vermelha como um elemento fenotípico importante no aprendizado das propriedades aversivas associadas ao padrão de coloração das asas de *H. erato* e *H. besckei*. É importante ressaltar que as semelhanças ou convergências temporais observadas entre ambas as espécies foram mais claras na face dorsal das asas, corroborando a concepção tradicional de que a face dorsal, por ser mais visível durante os atos de predação, deveria refletir, de modo mais claro, pressões seletivas específicas. No entanto, os dados deste trabalho também apontam, de modo explícito, para um papel funcional claramente importante para a mancha vermelha localizada na face ventral das asas, em termos de sinalização aposemática. Já no Viveiro, a mancha vermelha (VD/AF, VV/AF e CVD/CAF) não parece se constituir num elemento importante do fenótipo de sinalização interespecífica, em função da completa incompatibilidade em relação ao padrão esperado como resultado de seleção normalizadora. As médias semanais destas variáveis, medidas nas espécies mais abundantes, não apresentaram valores dentro da mesma faixa de amplitude ou divergiram com o passar do tempo. Entretanto, o comprimento relativo da mancha vermelha ventral (CVV/CAF) apresenta-se como um fenótipo cujo resultado seria compatível à ação de seleção normalizadora, já que houve uma grande semelhança entre *H. erato* e *H. melpomene*, bem como uma acentuada elevação da uniformidade fenotípica, ao longo das semanas de amostragem.

As médias semanais referentes às variáveis associadas à barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF) mostraram tendências temporais razoavelmente compatíveis com o fato de se constituírem em sinais importantes na construção sensorial do que, para os predadores, pode ser considerado um anel mimético. Em Rio das Pedras, *H. erato* e *H. besckei* exibiram uma clara convergência temporal dos valores médios semanais, no tocante às áreas dorsal e ventral da barra amarela e, no que se refere às larguras dorsal e ventral, mostraram uma manutenção temporal das semelhanças fenotípicas entre as espécies. No Viveiro, as áreas dorsal e ventral da barra amarela (AD/AF e AV/AF) mantiveram-se mais ou menos semelhantes entre as espécies mais abundantes, caracterizando uma manutenção, ao longo do período de amostragem, da uniformidade fenotípica existente ao nível do complexo mimético, mesmo que tenha havido uma divergência temporal entre os valores médios de *H. erato* e *H. melpomene*. As larguras relativas da barra amarela dorsal e ventral (LAD/CAF e LAV/CAF), destas espécies, também mantiveram-se em valores semelhantes ao longo do tempo, embora tenha sido observada uma pequena divergência na primeira delas, o que caracterizou uma certa diminuição da uniformidade fenotípica ao nível do complexo mimético.

Em relação às variáveis que descrevem o aspecto geral do padrão de coloração, $(VD - AD)/AF$ e $(VV - AV)/AF$, os contextos observados em ambas as localidades também não são semelhantes. Em Rio das Pedras, *H. erato* e *H. besckei* apresentaram médias não muito diferentes, com a face ventral demonstrando, ainda, uma uniformidade fenotípica crescente, ao longo do tempo. Novamente, o padrão de coloração ventral apresenta-se compatível ao esperado para um fenótipo importante no aprendizado dos predadores. No Viveiro, *H. erato* e *H. melpomene* só foram semelhantes no que se refere à face ventral das asas, o que também indica uma influência da composição geral do padrão de coloração ventral na educação dos predadores. No que se refere à posição, sobre a asa, dos diferentes elementos do padrão de coloração, representada por $DVAD/CAF$ e $DVAV/CAF$, ambas as localidades também mostraram tendências distintas. Apesar de *H. erato* e *H. besckei* terem apresentado médias semanais não muito semelhantes, em Rio das Pedras, houve uma clara tendência convergente com o passar das semanas, tornando estas variáveis compatíveis com o esperado para fenótipos importantes na sinalização interespecífica. No Viveiro, por outro lado, ambas as variáveis não parecem refletir a ação de seleção normalizadora exercida através da capacidade de discriminação exibida pelos

predadores, já que foram observadas divergências temporais entre as médias semanais de *H. erato* e *H. melpomene*.

As espécies constituintes do anel mimético presente em Rio das Pedras apresentaram uma grande semelhança temporal, entre si, no que se refere às áreas relativas de pigmentação escura dorsal e ventral (PD e PV). Além disso, ao longo das semanas de amostragem, foi detectado um crescimento da uniformidade fenotípica referente ao complexo mimético, em função da clara convergência observada entre as médias semanais de *H. erato* e de *H. besckei*. Tal convergência temporal não foi constatada no Viveiro, no qual os valores semanais de *H. erato* e de *H. melpomene* variaram de modo mais ou menos paralelo, sendo descrita uma pequena divergência temporal entre estas espécies, no tocante à PV. Mesmo assim, estas variáveis parecem refletir um contexto de mudanças temporais influenciado pela pressão de predação. Em função destas variáveis representarem a área restante após as áreas coloridas terem sido subtraídas da área funcional, não é possível afirmar se a compatibilidade a um papel funcional importante no estabelecimento da interação mimética é decorrente de seleção direta sobre a quantidade de pigmentação escura ou se é resultante de seleção direta sobre as áreas em vermelho e amarelo. Ou seja, a importância na construção evolutiva deste anel mimético, observada em ambas as localidades, pode ser resultante do reconhecimento de PD e PV, por parte dos predadores, como um elemento sinalizador informativo ou pode ser o simples efeito associado à utilização dos componentes em vermelho e amarelo como sinais discriminatórios importantes entre as espécies miméticas. Estas últimas considerações são válidas para os demais níveis de análise.

No geral, em Rio das Pedras, todas as variáveis utilizadas na descrição do fenótipo aposemático parecem se constituir em sinais importantes no reconhecimento do anel mimético Mülleriano, por parte dos predadores, quando é analisada a similaridade fenotípica. Em nenhuma das variáveis, foram observadas grandes diferenças entre *H. erato* e *H. besckei*; ao contrário, foi constatada ou a manutenção das semelhanças fenotípicas ou a clara convergência fenotípica, com o passar do tempo, entre estas espécies. No Viveiro, entretanto, estas constatações somente são válidas para variáveis associadas à barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF), à CVV/CAF, ao aspecto geral do padrão de coloração ventral $[(VV - AV)/AF]$ e a proporção de pigmentação escura sobre as asas (PD e PV). Mesmo assim, os padrões temporais encontrados em algumas destas variáveis não são inteiramente

compatíveis ao contexto teórico proposto pelas teorias da coloração de aviso e do mimetismo.

Em relação às variáveis relacionadas à mancha vermelha e considerando-se o anel mimético presente em Rio das Pedras, foi detectada uma diminuição temporal da variabilidade fenotípica nas áreas dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), ao contrário das medidas lineares. No Viveiro, somente a área em vermelho dorsal (VD/AF) parece sofrer a ação de seleção normalizadora, embora o comprimento dorsal (CVD/CAF) também tenha apresentado um indicativo de diminuição temporal da variabilidade fenotípica, se bem que este tenha sido acompanhado por uma tendência temporal contrária (aumento dos coeficientes de variação e das proporções semanais dos indivíduos médios).

As variáveis associadas à barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF), em Rio das Pedras, em função das indicações da existência de um regime seletivo normalizador, podem ser consideradas como sinais importantes aos predadores, no reconhecimento do complexo mimético. Todas as variáveis indicaram um contexto de perda de variabilidade fenotípica, com o passar das semanas; no entanto, a área ventral em amarelo (AV/AF) apresentou padrões de variação temporal indicativos de um contexto ambíguo. Nesta última, os coeficientes de variação semanais apontam para um crescimento na variabilidade fenotípica, enquanto que a análise das frequências relativas semanais dos indivíduos médios sugerem um decréscimo na variabilidade observada. No Viveiro, a única variável a indicar, inequivocamente, um contexto de variabilidade fenotípica em decréscimo, foi a largura da barra amarela ventral (LAV/CAF). Na área da barra amarela dorsal (AD/AF), foi detectado um aumento temporal da variabilidade, ao passo que na área ventral (AV/AF) e na largura dorsal (LAD/CAF), houve padrões de variação compatíveis e incompatíveis com a ação de seleção normalizadora.

Considerando-se as variáveis associadas tanto à mancha vermelha quanto à barra amarela [(VD – AD)/AF, (VV – AV)/AF, DVAD/CAF e DVAV/CAF], no complexo mimético presente em Rio das Pedras, podem ser verificados contextos compatíveis à ação de seleção normalizadora, à exceção da distância dorsal entre os elementos em vermelho e em amarelo (DVAD/CAF). Presumivelmente, o aspecto geral do padrão de coloração tenha uma função sinalizadora importante aos predadores. Tal afirmação também se aplica às duas primeiras variáveis anteriormente citadas, quando são analisados os padrões temporais que caracterizaram o anel mimético existente no Viveiro. DVAD/CAF, como em Rio das Pedras, não apresentou um decréscimo na

variabilidade fenotípica, ao passo que DVAV/CAF exibiu tendências contrárias (aumento dos desvios padrões semanais e das frequências relativas dos indivíduos médios).

Em relação à proporção de pigmentação escura nas asas (PD e PV), os níveis de variabilidade fenotípica observados ao nível do complexo mimético foram os mais baixos, em ambas as localidades amostradas. Em Rio das Pedras, não houve nenhuma indicação de variação temporal na variabilidade fenotípica, mantendo-se esta em patamares realmente muito baixos. Já no Viveiro, as faces das asas parecem sofrer de modos distintos a pressão de predação, com somente a parte ventral das asas (PV) sendo compatível com o esperado como resultado da ação de seleção normalizadora.

Em resumo, ao nível do anel mimético, em Rio das Pedras, a maioria das variáveis morfométricas apresentam padrões temporais de variabilidade fenotípica compatíveis com o esperado sob a influência de seleção normalizadora, o que é sugestivo da importância da mancha vermelha (especialmente na face dorsal), da barra amarela (especialmente na face dorsal), do aspecto geral do padrão de coloração (especialmente na face ventral) e da proporção de pigmentação escura (tomando-se como indicador da ação de seleção normalizadora os níveis constantemente baixos de variabilidade fenotípica) na construção e manutenção evolutiva do fenótipo de sinalização que caracteriza este anel mimético. Analisando-se o contexto observado no Viveiro, pode-se observar padrões temporais indicativos de diminuição da variabilidade fenotípica na mancha vermelha dorsal, na barra amarela ventral, no aspecto geral do padrão de coloração (dorsal e ventral) e na proporção de pigmentação escura na face ventral das asas.

Análise comparativa: *Heliconius erato*

Os valores semanais das variáveis morfométricas associadas à mancha vermelha (VD/AF, VV/AF e CVD/CAF), referentes aos machos e às fêmeas de *H. erato*, em Rio das Pedras, corroborando os padrões temporais observados ao nível do anel mimético, foram semelhantes ao longo das semanas, em função da manutenção temporal das semelhanças iniciais ou da convergência fenotípica verificada em um ou em ambos os sexos desta espécie. Em relação à CVV/CAF, entretanto, foi observada uma pequena divergência entre os machos e as fêmeas, o que não foi suficiente para descaracterizar a compatibilidade entre os padrões temporais amostrados e aqueles

esperados sob a influência da pressão de predação. O aspecto fenotípico de *H. erato*, no Viveiro, também foi mantido uniforme, dadas as semelhanças verificadas entre os ambos os sexos, no que se refere às variáveis associadas à mancha vermelha (VV/AF, CVD/CAF e CVV/CAF). No entanto, a área dorsal em vermelho, em ambos os sexos, apresentou notáveis distinções nos valores semanais, bem como nas tendências temporais amostradas, o que não seria esperado numa variável que influenciasse de forma decisiva a memorização do padrão de coloração da espécie, por parte dos predadores. Ao contrário dos padrões temporais observados nesta, o comprimento relativo da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF) apresentou uma crescente semelhança, com o passar do tempo, em função da convergência temporal verificada entre os machos e as fêmeas de *H. erato*.

Em todas as variáveis associadas à barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF), em Rio das Pedras, os valores referentes aos machos de *H. erato* foram maiores do que os das fêmeas da espécie, embora nem todas estas diferenças tenham caracterizado um dimorfismo sexual, do ponto de vista estatístico. Como discutido na seção anterior, tal dimorfismo sexual relacionado à sinalização em amarelo deve constituir o resultado evolutivo da competição entre os machos pela atração das fêmeas durante o acasalamento mediado por rituais de corte. Mesmo assim, as variáveis associadas à barra amarela não podem ser consideradas como não atuantes na educação dos predadores, pois foi observado um padrão compatível com o esperado por ação de seleção normalizadora, seja através da relativa semelhança constatada entre machos e fêmeas ou na convergência fenotípica observada entre os sexos de *H. erato*. Da mesma forma que em Rio das Pedras, os machos de *H. erato*, no Viveiro, apresentaram valores semanais maiores que os das fêmeas, ao longo das semanas de amostragem, embora o único dimorfismo sexual estatisticamente significativo tenha sido observado em LAV/CAF. Ainda assim, como na localidade anterior, não pode ser desconsiderada a importância relativa das variáveis associadas à barra amarela na construção da uniformidade fenotípica em *H. erato*, já que os sexos, embora distintos, variaram de forma paralela, mantendo as distinções sexuais num mesmo patamar, ao longo de toda a estação.

A análise das variáveis que descrevem a totalidade do padrão fenotípico de sinalização [(VD – AD)/AF, (VV – AV)/AF], bem como a posição dos elementos que constituem o padrão de coloração (DVAD/CAF e DVAV/CAF), em Rio das Pedras, revela uma ausência de diferenças fenotípicas entre ambos os sexos de *H. erato*. Contudo, com exceção de DVAD/CAF, para a qual há uma clara indicação de dimorfismo sexual,

acompanhada da divergência temporal entre os machos e as fêmeas, os valores semanais das demais variáveis mostram um contexto temporal de manutenção da uniformidade fenotípica, ao nível desta espécie e, conseqüentemente, sugerem sua compatibilidade com o esperado para variáveis importantes na educação dos predadores e que, portanto, estariam sujeitas à ação de seleção normalizadora. Estas mesmas variáveis, no Viveiro, apresentam padrões de variação temporal completamente distintos. (VV – AV)/AF foi caracterizada por menores valores para os machos da espécie, o que também pode ser observado em (VD – AD)/AF; porém, somente na primeira destas variáveis a uniformidade fenotípica na espécie foi mantida, ao longo do período de amostragem. Os machos de *H. erato* apresentaram, ao longo de quase toda a estação, valores semanais maiores que os relativos às fêmeas, no que se refere à DVAD/CAF, enquanto o contrário foi observado em DVAV/CAF. Além disso, as distinções fenotípicas entre os machos e as fêmeas da espécie mantiveram-se no mesmo patamar, durante as semanas de estudo, para DVAD/CAF, ao passo que foi verificada uma divergência temporal entre os sexos, no tocante à DVAV/CAF. Seguindo esta linha de análise, pode-se inferir que o aspecto geral do padrão de coloração ventral e a posição da mancha vermelha e da barra amarela dorsais sejam sinais importantes na sinalização aposemática.

Em Rio das Pedras, os machos de *H. erato* apresentaram proporções menores do que as das fêmeas de pigmentação escura nas asas (PD e PV), embora tal dimorfismo sexual tenha sido estatisticamente significativo somente na primeira delas. Mesmo assim, as distinções fenotípicas entre os sexos foram mantidas constantes, ao longo do período de amostragem, o que pode representar tanto a ação de seleção sexual quanto de seleção normalizadora sobre estas variáveis, agindo de formas opostas. No Viveiro, o contexto parece ser o mesmo, no sentido dos machos terem apresentado valores menores que os referentes às fêmeas, ao longo do tempo. No entanto, tal distinção sexual foi construída ao longo das semanas, em PD, através da divergência entre os sexos, e mantida, ao longo do estudo, em PV. Ou seja, esta última variável parece apresentar um padrão de variação temporal mais compatível com o esperado para um componente fenotípico importante na formação do condicionamento negativo dos predadores.

No geral, em ambas as localidades (com exceção da área da mancha vermelha dorsal no Viveiro), as variáveis associadas à mancha vermelha comportaram-se de maneira compatível ao esperado para fenótipos de sinalização importantes na construção do aspecto uniforme da coloração de aviso, em *H. erato*. Também em

ambas as localidades, as variáveis associadas à barra amarela parecem refletir tanto pressões de seleção sexual, já que houve diferenças fenotípicas claras entre os sexos, quanto a ação de seleção normalizadora, em decorrência da observação de variações temporais paralelas entre os sexos, convergências fenotípicas ou manutenção das distinções sexuais em níveis mais ou menos constantes, ao longo da estação. Em Rio das Pedras, os aspectos gerais do padrão de coloração, tanto dorsal quanto ventral, parecem se constituir em elementos fenotípicos importantes na construção evolutiva da sinalização aposemática, em *H. erato*. Já no Viveiro, tal constatação somente pode ser feita para o aspecto geral do padrão de coloração ventral e a posição da mancha vermelha e da barra amarela dorsais. As proporções dorsal e ventral de pigmentação escura, em Rio das Pedras, podem refletir a ação de seleção sexual mediada por competição interssexual, detectada na forma de dimorfismos sexuais, e, ao mesmo tempo, a ação de seleção normalizadora, detectada na manutenção temporal das distinções sexuais. Com exceção da proporção de pigmentação escura na face dorsal das asas, as observações acima também são aplicáveis aos padrões observados no Viveiro.

Levando-se em conta os padrões temporais de variabilidade fenotípica, no que se refere à mancha vermelha e considerando-se a espécie *H. erato* como um todo, bem como ambos os sexos separadamente, em Rio das Pedras, pode-se notar uma maior importância da área, dorsal e ventral (VD/AF e VV/AF), em relação ao comprimento, na manutenção da sinalização aposemática. Esta observação é válida para *H. erato* como um todo, bem como para ambos os sexos desta espécie. No Viveiro, os sexos de *H. erato* parecem sofrer de modos distintos a pressão de predação, pois todas as variáveis relativas à mancha vermelha exibiram tendências temporais opostas, no que se refere à variabilidade fenotípica. Na área da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), somente os padrões temporais relativos aos machos da espécie são compatíveis à ação de seleção normalizadora, sendo esta caracterização bem mais notável na face ventral das asas. Na espécie como um todo, há um contexto compatível à ação de seleção normalizadora, no tocante à área dorsal (VD/AF). No comprimento dorsal (CVD/CAF), já é o contexto observado entre as fêmeas da espécie, bem como na espécie em sua totalidade, que podem ser considerados como indicadores da existência de uma diminuição temporal da variabilidade fenotípica e, portanto, da ação de seleção normalizadora. Na face ventral da mancha vermelha (CVV/CAF), não houve a identificação de tendências sexuais opostas, já que tanto os machos quanto as fêmeas exibiram indicativos não completamente satisfatórios de

tendências temporais direcionais, no que diz respeito às formas empregadas de investigação da variabilidade fenotípica. Os machos apresentaram uma diminuição dos coeficientes de variação semanais, acompanhada de um crescimento temporal das frequências relativas dos indivíduos desviantes, enquanto as fêmeas só exibiram um padrão de variabilidade fenotípica em queda na forma da diminuição nas proporções semanais dos indivíduos desviantes.

No tocante à barra amarela, em Rio das Pedras, somente a largura dorsal (LAD/CAF) dos machos de *H. erato* e a ventral (LAV/CAF) das fêmeas apresentam padrões temporais compatíveis à ação de seleção normalizadora. Nesta última variável, a espécie como um todo também apresentou uma queda na variabilidade fenotípica, ao longo da estação. No Viveiro, a área dorsal em amarelo (AD/AF), em ambos os sexos de *H. erato*, experimentou uma diminuição na variabilidade fenotípica. Mesmo assim, a espécie como um todo sofreu um aumento em variabilidade, o que talvez seja o resultado da existência de um dimorfismo sexual associado a esta variável. Na área ventral em amarelo (AV/AF), há a indicação tanto de compatibilidade (diminuição dos desvios padrões da espécie e de ambos os sexos) quanto de incompatibilidade (decréscimo das proporções semanais dos indivíduos médios nestes três níveis de análise) em relação ao padrão de modificação esperado sob a influência de seleção normalizadora. Pode-se observar tendências sexuais opostas, quando da análise da largura dorsal e ventral da barra amarela (LAD/CAF e LAV/CAF), com as fêmeas apresentando um contexto de variabilidade fenotípica em queda. Na espécie como um todo, os padrões temporais observados na largura da barra amarela são compatíveis à ação de seleção normalizadora.

Nas variáveis que representam o aspecto geral do padrão de coloração, tanto na face dorsal quanto na ventral [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF], em Rio das Pedras, há a sugestão de compatibilidade a um contexto esperado como sendo o resultado da influência de seleção normalizadora, nos três níveis de consideração (*H. erato*, fêmeas e machos), o qual se apresenta bem mais distingüível entre as fêmeas da espécie. A posição da mancha vermelha e da barra amarela sobre as faces dorsal e ventral das asas (DVAD/CAF e DVAV/CAF) não parecem se constituir em sinais importantes na construção do fenótipo de coloração aposemático, quando são considerados ambos os sexos de *H. erato*, embora na espécie em sua totalidade haja um indicativo de queda na variabilidade fenotípica na face ventral das asas. No Viveiro, as tendências de variação foram suficientemente distintas, entre ambos os sexos, no aspecto geral do

padrão de coloração dorsal e ventral. Somente pode ser observado um quadro compatível à ação de seleção normalizadora na variável (VD – AD)/AF das fêmeas de *H. erato* e, em menor grau, na espécie como um todo. Quando o foco recai sobre DVAD/CAF e DVAV/CAF, não há a indicação clara de uma diminuição na variabilidade fenotípica, ao longo das semanas, em nenhum dos níveis de análise. Entretanto, vale salientar que, na face dorsal, os machos apresentaram menos variação, ao passo que na face ventral, foram as fêmeas que menos variaram.

Apesar de haver tendências temporais opostas, entre os sexos de *H. erato*, em Rio das Pedras, nem a proporção de pigmentação escura dorsal (PD) nem a ventral (PV) refletem, de modo claro, uma importância significativa na construção da sinalização de aviso aos predadores. Já no Viveiro, tanto na face dorsal quanto na ventral das asas (PD e PV), as tendências temporais da proporção de pigmentação escura referente aos machos de *H. erato* são compatíveis ao esperado sob influência de pressão de predação. Na espécie como um todo, tal compatibilidade só pode ser verificada na face ventral das asas.

Em resumo, no que concerne a espécie *H. erato* como um todo, em Rio das Pedras, as seguintes variáveis demonstram um padrão de variação temporal compatível à ação de seleção normalizadora e, portanto, podem ser consideradas como fenótipos importantes de sinalização na construção do padrão de coloração de aviso da espécie: as áreas dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), a largura da barra amarela ventral (LAV/CAF), o aspecto geral do padrão de coloração dorsal e ventral [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF] e a distância ventral entre a mancha vermelha e a barra amarela (DVAV/CAF). No Viveiro, as variáveis que apresentam uma queda temporal na variabilidade fenotípica são: a área e o comprimento da mancha vermelha dorsal (VD/AF e CVD/CAF), a área ventral e as larguras dorsal e ventral da barra amarela (AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF), o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF] e a proporção de pigmentação escura na face ventral das asas (PV).

Considerando-se somente os machos de *H. erato*, pode-se observar tendências temporais compatíveis à ação discriminatória dos predadores, em Rio das Pedras, nas seguintes variáveis: a área da mancha vermelha dorsal e ventral (VD/AF e VV/AF), a largura da barra amarela dorsal (LAD/CAF) e o aspecto geral do padrão de coloração dorsal e ventral [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF]. No Viveiro, os padrões de variação temporal mais compatíveis à ação de seleção normalizadora são: a área dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), o comprimento da mancha vermelha

ventral (CVV/CAF), a área dorsal e ventral da barra amarela (AD/AF e AV/AF) e a proporção de pigmentação escura nas faces dorsal e ventral das asas (PD e PV).

A mesma síntese, no que se refere às fêmeas de *H. erato*, mostra as seguintes variáveis como potencialmente importantes na sinalização aos predadores, em Rio das Pedras: a área dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), o comprimento dorsal da mancha vermelha (CVD/CAF), a largura ventral da barra amarela (LAV/CAF) e o aspecto geral do padrão de coloração [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF]. As seguintes variáveis, no Viveiro, podem ser caracterizadas por um contexto de queda na variabilidade fenotípica: o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF), a área e a largura dorsal e ventral da barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF) e o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF].

Análise comparativa: considerações gerais

Em Rio das Pedras, dada a similaridade fenotípica observada em todas as variáveis morfométricas utilizadas na descrição dos padrões de coloração de *H. erato* e *H. besckei*, o anel mimético Mülleriano pode ser descrito a partir das semelhanças observadas em fenótipos específicos, como os referentes a cada um dos componentes do fenótipo de sinalização, bem como a partir de semelhanças verificadas em variáveis associadas à sinalização de aviso como um todo, como as referentes ao aspecto geral do padrão de coloração, ao posicionamento relativo, sobre as asas, da mancha vermelha e da barra amarela e à proporção de pigmentação escura presente nas asas. Ao contrário das suposições teóricas tradicionalmente aceitas, tanto as variáveis referentes à face dorsal das asas quanto as referentes à ventral revelam padrões compatíveis com o esperado para fenótipos importantes na construção e funcionamento de interações miméticas. Entretanto, existem diferenças fenotípicas evidentes entre os padrões de coloração das espécies participantes deste complexo mimético, as quais são bem mais claras na porção ventral das asas. Além dos diversos elementos formadores do padrão de coloração variarem em forma, quando comparadas as três espécies, existem elementos fenotípicos ventrais de ocorrência restrita a cada uma das espécies, como o retângulo creme e os "red raylets" em *H. erato* e a linha vermelha marginal na asa posterior de *H. besckei*. Obviamente, se estes fenótipos tivessem sido considerados neste trabalho, o contexto de similaridade fenotípica interespecífica seria

menos claro. Ou estas diferenças são de pequeno porte, no tocante à capacidade discriminatória dos predadores (e por isso ainda seriam mantidas nas espécies participantes deste anel mimético) ou estariam restritas à face ventral das asas por serem menos visíveis durante os atos de predação. Ou, mais provavelmente, a manutenção evolutiva destes caracteres seria explicada através das duas hipóteses acima, temperada com a consideração do movimento tridimensional das asas durante o voo e da velocidade do batimento das mesmas.

A similaridade fenotípica nestas variáveis, ao nível do complexo mimético presente em Rio das Pedras, encontra-se acompanhada de uma diminuição temporal da variabilidade fenotípica, com exceção do comprimento, dorsal e ventral, da mancha vermelha (CVD/CAF e CVV/CAF) e da distância entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais (DVAD/CAF), as quais não exibiram um decréscimo na variabilidade semanal. Este padrão observado só reforça a suposição de que a maioria das variáveis realmente seriam utilizadas pelos predadores como sinais determinantes durante o condicionamento negativo frente ao padrão de coloração de aviso exibido pelas espécies miméticas.

Com exceção da variável referente ao posicionamento da mancha vermelha e da barra amarela dorsais (DVAD/CAF), as demais variáveis também podem ser consideradas como influenciando de modo importante a construção do padrão de coloração aposemático exibido pela espécie *H. erato* aos predadores, em Rio das Pedras, em função da similaridade fenotípica verificada entre os machos e as fêmeas desta espécie. Nem todas as variáveis responsáveis pela uniformidade fenotípica existente entre os indivíduos de *H. erato*, contudo, exibiram um padrão temporal coerente com a ação de seleção normalizadora. Somente a área da mancha vermelha dorsal e ventral (VD/AF e VV/AF), o aspecto geral, dorsal e ventral, do padrão de coloração [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF], a largura da barra amarela ventral (LAV/CAF) e a distância entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais (DVAV/CAF) apresentaram uma queda na variabilidade fenotípica, ao longo do período de amostragem.

Com exceção da última variável acima, as demais também exibiram um decréscimo temporal na variabilidade fenotípica, quando considerados os machos ou as fêmeas de *H. erato*, separadamente. Em ambos os sexos, há a indicação da ação de seleção normalizadora sobre a área da mancha vermelha e sobre o aspecto geral do padrão de coloração, sejam na face dorsal ou ventral das asas. Além destes fenótipos,

dois outros refletiram a influência de seleção normalizadora, nas fêmeas da espécie, o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF) e a largura da barra amarela ventral (LAV/CAF). Já nos machos, pôde ser adicionalmente verificado um contexto compatível à ação de seleção normalizadora na largura da barra amarela dorsal (LAD/CAF). As diferenças fisiológicas e/ou comportamentais entre os sexos tornariam os machos e as fêmeas de *H. erato* suscetíveis a diferentes contextos seletivos relacionados à viabilidade?

A análise do complexo mimético presente no Viveiro revela um conjunto de variáveis presumivelmente importantes na sinalização aos predadores que é diferente do observado em Rio das Pedras. Em decorrência da própria definição ou reconhecimento de um anel mimético se basear na ocorrência de semelhanças fenotípicas entre espécies diferentes, a similaridade detectada em algumas variáveis dese ser considerada como um indicativo da importância destas no condicionamento dos predadores. No Viveiro, *H. erato* e *H. melpomene* foram suficientemente semelhantes nas seguintes variáveis: a área da barra amarela dorsal e ventral (AD/AF e AV/AF), o aspecto geral do padrão de coloração ventral [(VV – AV)/AF], o comprimento da mancha vermelha ventral (CVV/CAF), a largura da barra amarela dorsal e ventral (LAD/CAF e LAV/CAF) e a proporção de pigmentação escura dorsal e ventral (PD e PV). Ou seja, do ponto de vista das tendências temporais observadas, o anel mimético existente no Viveiro seria constituído através da semelhança em fenótipos não tradicionalmente esperados, justamente porque se referem, de forma preponderante, à barra amarela e à face ventral do padrão de coloração. A sinalização associada à mancha vermelha, em *H. erato*, tem sido empiricamente investigada (BROWER *et al.*, 1963; BENSON, 1972) e tradicionalmente considerada como um importante fenótipo aposemático. Além deste elemento do padrão de coloração ser o de maior tamanho, em *H. erato phyllis*, o que o torna presumivelmente mais visível, a mancha vermelha se constitui no componente fenotípico mais conspicuo, pelo menos no que se refere aos seres humanos. E a conspicuidade da mancha vermelha, determinada pela saturação da cor, é bem maior na porção dorsal das asas, o que é normalmente tratado como um indicativo da importância deste elemento fenotípico no condicionamento dos predadores. Apesar disto, *H. erato* e *H. melpomene* não podem ser consideradas como fenotipicamente similares, no Viveiro, no que diz respeito à mancha vermelha; ao invés disso, há convergência fenotípica no que se refere à barra amarela. Além deste achado, o fato do complexo mimético ser constituído a partir de semelhanças fenotípicas em variáveis ventrais não seria usualmente esperado, já que a

face ventral das asas estaria menos visível aos predadores e, portanto, não deveria se constituir num fenótipo importante em termos de sinalização aos mesmos.

Se, ao conjunto de variáveis acima, forem adicionadas aquelas em que houve um decréscimo observável na variabilidade fenotípica, o que seria um indicativo da atuação de seleção normalizadora e, logo, da importância como elemento sinalizador, a área da mancha vermelha dorsal (VD/AF), o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF], o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF) e a distância ventral entre a mancha vermelha e a barra amarela (DVAV/CAF) podem ser considerados como fenótipos importantes à constituição deste complexo mimético. Neste contexto, somente a área da mancha vermelha ventral (VV/AF) e a distância entre a mancha vermelha e a barra amarela dorsais (DVAD/CAF) não seriam elementos fenotípicos importantes na sinalização interespecífica, por não terem revelado ou um quadro de similaridade fenotípica entre as espécies participantes ou um padrão temporal de variabilidade em queda. Se a detecção, numa mesma variável, de similaridade interespecífica e de diminuição na variabilidade fenotípica, for considerada como um indicativo das variáveis mais importantes na educação dos predadores, o anel mimético no Viveiro deveria ser descrito tendo como base a área da barra amarela ventral (AV/AF), o aspecto geral do padrão de coloração ventral [(VV – AV)/AF], a largura da barra amarela dorsal e ventral (LAD/CAF e LAV/CAF) e a proporção de pigmentação escura na face ventral das asas (PV). Novamente, há a sugestão de uma importância desproporcional da barra amarela e de aspectos fenotípicos ventrais.

Restringindo-se o nível de análise à espécie *H. erato*, pode-se observar um quadro mais ou menos semelhante ao descrito para o complexo mimético como um todo. Não houve similaridade fenotípica entre os machos e as fêmeas desta espécie, no que se refere à área da mancha vermelha dorsal (VD/AF), ao aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF], à distância entre a mancha vermelha e a barra amarela ventrais (DVAV/CAF) e à proporção de pigmentação escura dorsal (PD). Pelo critério da semelhança fenotípica, tais variáveis não atuariam como fenótipos sinalizadores importantes na construção do padrão de coloração aposemático da espécie. Entretanto, dentre estas, a área da mancha vermelha dorsal (VD/AF) e o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF] apresentaram-se condizentes ao esperado para fenótipos relevantes de sinalização aos predadores, já que houve uma diminuição temporal da variabilidade semanal. Em *H. erato*, as variáveis nas quais foram detectadas tanto similaridades fenotípicas entre os sexos

quanto um aumento temporal na uniformidade da sinalização foram: a área da barra amarela ventral (AV/AF), o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF), a largura da barra amarela dorsal e ventral (LAD/CAF e LAV/CAF) e a proporção de pigmentação escura na face ventral das asas (PV). Ou seja, o padrão de coloração de aviso exibido pelos indivíduos de *H. erato* refletiria a importância da barra amarela e de fenótipos ventrais no condicionamento dos predadores. Além disso, seriam importantes a proporção de pigmentação escura ventral e pelo menos uma variável associada à mancha vermelha dorsal.

Quando são considerados, separadamente, os sexos da espécie *H. erato*, no Viveiro, são evidentes distinções sexuais importantes no que se refere ao conjunto de variáveis compatíveis a um contexto de seleção normalizadora. Em comum, ambos os sexos apresentaram uma queda mensurável na variabilidade fenotípica, ao longo do período de amostragem, na área da barra amarela, tanto dorsal quanto ventral (AD/AF e AV/AF). Nos machos, além destas duas últimas variáveis, podem ser tratados como fenótipos importantes no condicionamento dos predadores: a área, dorsal e ventral, da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), o comprimento da mancha vermelha ventral (CVV/CAF) e a proporção de pigmentação escura dorsal e ventral (PD e PV). Já nas fêmeas da espécie, além da área, dorsal e ventral, da barra amarela, seriam importantes elementos sinalizadores: o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF], o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF) e a largura da barra amarela dorsal e ventral (LAD/CAF e LAV/CAF).

O estudo de duas populações naturais diferentes foi realizado no intuito de tentar verificar a existência de contextos semelhantes, na tentativa de demonstrar a repetibilidade implícita na aceitação das hipóteses ou explicações científicas. Obviamente, os resultados obtidos neste trabalho não apontam, somente, para contextos interpopulacionais homogêneos ou uniformes. As variáveis referentes a todos os principais elementos do fenótipo de sinalização, em maior ou menor medida, em ambas as populações, parecem refletir uma contribuição relativa importante de todos os componentes fenotípicos na formação da sinalização aposemática e/ou mimética. Os padrões temporais observados, analisados de forma geral, indicam uma clara importância não só das variáveis referentes à mancha vermelha (constatada de forma mais evidente em Rio das Pedras), mas também daquelas associadas à barra amarela, ao aspecto geral do padrão de coloração e à proporção de pigmentação escura sobre as asas. Dentre as variáveis utilizadas na descrição morfométrica do

padrão de coloração de *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*, somente aquelas associadas ao posicionamento da mancha vermelha e da barra amarela sobre as asas não apresentam padrões temporais completamente compatíveis ao fato de se constituírem em elementos importantes na sinalização aos predadores. Além disso, talvez de modo surpreendente, as variáveis associadas aos elementos fenotípicos localizados na face ventral das asas, diante das formas de análise empregadas, devem ser consideradas como sinais importantes no condicionamento dos predadores ou, pelo menos, tão importantes quanto os da face dorsal.

É possível se imaginar contextos seletivos relacionados à predação que ajam de modo diferente sobre as faces dorsal e ventral das asas. Tem sido atribuída uma maior relevância à face dorsal dos padrões de coloração de aviso na sinalização aos predadores, em função da sua aparente maior visibilidade aos mesmos. Porém, talvez, o lado dorsal das asas seria o mais visível somente durante os momentos de atividade, ao longo do dia. Como considerado, por exemplo, por MALLETT (1984), poderia haver uma alta intensidade de predação durante as primeiras horas do dia, ao amanhecer, nas quais os predadores estariam em máxima atividade, ao contrário de suas presas. Neste contexto, o padrão de coloração ventral das espécies estudadas estaria refletindo pressões seletivas relacionadas à predação realizada durante as horas de pouca luminosidade, quando as borboletas ainda estariam em repouso e, portanto, com a face ventral das asas à mostra. Alternativamente, e considerando-se especialmente *H. erato*, o padrão de coloração poderia se constituir numa sinalização coespecífica importante durante as interações sociais observadas na formação dos dormitórios comunais. Nesta última suposição, evidentemente, restaria explicar porque os padrões temporais observados seriam compatíveis com a ação discriminatória dos predadores. Haveria uma correlação genética entre ambas as faces das asas, tornando o padrão de coloração ventral semelhante ao dorsal? Seria a face dorsal das asas, construída como uma estratégia contra predação, uma sinalização que melhor promoveria o reconhecimento específico, atuando como uma espécie de molde?

Independentemente dos mecanismos causais, é importante salientar que as cores presentes na face ventral das asas, ao invés de serem consideradas como fenótipos dorsais empalidecidos (com menor saturação), em função da suposta menor influência sobre o aprendizado dos predadores, podem ser considerados como fenótipos adaptativos, responsáveis pela emissão de informação, em condições de pouca luminosidade, de forma mais adequada que os localizados na face dorsal das

asas. Se assim o fosse, não haveria, necessariamente, distinções entre as cores, os aspectos morfométricos ou as funções exercidas por ambas as faces das asas; haveria especializações diferentes como forma de perfazer a mesma função. Por exemplo, tanto a face dorsal quanto a ventral do padrão de coloração de *H. erato phyllis* seriam importantes no condicionamento dos predadores, o qual seria mais eficientemente realizado através da utilização de um vermelho mais intenso (de maior saturação), ao longo das horas de intensa luminosidade, ou através da utilização de um vermelho mais claro (de maior brilho), durante os momentos de menor intensidade luminosa. Nas filmagens realizadas em campo, ao amanhecer, por exemplo, somente a face ventral do padrão de coloração de *H. erato phyllis* era visível. Mesmo com a utilização de todos os mecanismos eletrônicos disponíveis no equipamento de última geração empregado no registro em filme dos indivíduos, somente os elementos fenotípicos ventrais do padrão de coloração possibilitaram a posterior medição.

Mais do que similaridades, o estudo das duas populações traz à tona contextos diversos no que se refere à estruturação e ao funcionamento de um complexo mimético constituído pelas mesmas espécies. Da mesma forma, o conjunto de fenótipos aparentemente importantes na construção da coloração de aviso, em *H. erato*, são distintos, quando comparadas as localidades de Rio das Pedras e do Viveiro. O mesmo vale para a comparação entre os machos e as fêmeas desta espécie, considerados no âmbito da mesma população ou não. Quais fatores causais poderiam estar influenciando os contextos observados?

As distinções observadas entre os dois anéis miméticos estudados podem estar refletindo ambientes bióticos ou abióticos diferentes. A composição de cada um dos complexos miméticos é a mesma, sendo ambos formados pelas mesmas três espécies impalatáveis, habitando localidades caracterizadas por comunidades mais ou menos semelhantes de plantas hospedeiras (*Passiflora*), utilizadas como alimento pelos estágios juvenis das borboletas. As frequências relativas de cada uma das espécies diferiram nas populações estudadas. As diferenças nas abundâncias relativas das diversas espécies de Passifloraceae poderiam ser responsáveis pelas diferenças nas abundâncias relativas das espécies que compõem o anel mimético, em cada uma das localidades. Independentemente dos fatores causais, as distintas dinâmicas temporais observadas em cada uma das populações pode refletir o fato de que cada um dos anéis miméticos são estruturalmente diferentes: em Rio das Pedras, *H. erato* e *H. besckei* são as espécies mais comuns, e no Viveiro, *H. erato* e *H. melpomene* são as

mais abundantes. Logo, o conjunto de fenótipos presumivelmente importantes na formação do anel mimético pode diferir entre as duas localidades, do mesmo modo que o conjunto de influências ambientais sobre as tendências temporais verificadas em *H. erato*. Mesmo que não houvesse distinções em termos da composição quantitativa de ambos os anéis miméticos, distinções ao nível da composição química das espécies de plantas hospedeiras poderiam determinar diferenças no grau de impalatabilidade das espécies participantes destes complexos miméticos.

Da mesma forma que não foram estudadas as comunidades de plantas hospedeiras, o conjunto dos predadores presente em cada um dos locais também não foram investigados, refletindo a mesma carência, em termos de conhecimento, existente na totalidade das tentativas de investigação do aposematismo ou do mimetismo, em populações naturais, até hoje efetuadas. Este desconhecimento, por se tratar da principal pressão de seleção a influenciar os padrões temporais analisados, apresenta o potencial de limitar as tentativas de entendimento ou descrição de contextos locais. Afinal, o desconhecimento da comunidade de predadores representa uma completa ignorância no tocante à diversidade de espécies presente, às abundâncias populacionais das diferentes espécies predadoras, às dinâmicas temporais específicas e o seu relativo impacto, no tempo, sobre os anéis miméticos, às capacidades sensoriais ou perceptivas dos agentes de seleção normalizadora, às propriedades fisiológicas de cada um dos predadores existentes, às habilidades e capacidades típicas de cada uma das espécies predadoras e, finalmente, às estimativas do impacto de predação, de cada uma delas, sobre ambos os anéis miméticos.

Além das diferenças que possam haver nas comunidades de plantas hospedeiras e/ou de predadores, cada uma das localidades poderia representar ambientes abióticos distintos, os quais poderiam estar determinando as distinções observadas. O quadro é ainda mais complexo se forem considerados, ao mesmo tempo, as interações entre os fatores discutidos. Além dos tópicos até aqui enfocados, algumas características populacionais das espécies estudadas, em conjunto com fatores históricos, poderiam estar determinando as diferenças observadas entre Rio das Pedras e Viveiro. Segundo Aldo M. Araújo (comunicação pessoal), a dinâmica populacional de *H. erato* também apresentaria aspectos importantes relacionados à ocupação ou reocupação do espaço. Justamente por esta espécie, em nenhum dos estágios de desenvolvimento, apresentar qualquer tipo de diapausa, as populações naturais, em função da ocorrência de períodos favoráveis e desfavoráveis à

sobrevivência e/ou reprodução, ao longo do ano, devem apresentar grandes flutuações numéricas sazonais. Deste modo, as populações desta espécie podem sofrer reduções drásticas, em abundância, durante períodos de frio intenso ou de pouca oferta de alimento, o que poderia resultar na ocorrência de extinções locais. Assim sendo, os indivíduos que estariam presentes durante o início do período anual favorável seriam os poucos indivíduos sobreviventes ao período desfavorável anterior, suas proles e/ou indivíduos imigrantes, originários de localidades próximas, nas quais fatores ambientais específicos tenham permitido a continuidade de populações maiores da espécie. Este contexto de extinção localizada e recolonização anual apresenta o potencial de influir dramaticamente nas tendências temporais locais estudadas.

Por exemplo, os indivíduos recolonizantes podem ser originários de locais distintos, potencialmente caracterizados por condições ambientais diversas e/ou submetidos a regimes seletivos diferentes e, logo, portadores de fenótipos de sinalização também diferentes. Estas possibilidades poderiam determinar diferenças entre os sexos de *H. erato*, bem como entre as espécies participantes de um dado complexo mimético, especialmente durante as primeiras semanas das estações consideradas favoráveis à sobrevivência e reprodução das espécies do gênero *Heliconius*. Assim, as condições iniciais, como em todo processo caracterizado através de uma dinâmica temporal caótica, acabariam determinando os padrões efetivamente observados. Afinal, o regime seletivo responsável pela convergência temporal verificada entre espécies diferentes, bem como entre os machos e as fêmeas de *H. erato*, se suficientemente distintos, deve ser fundamentalmente diverso daquele responsável pela manutenção da uniformidade fenotípica, ao longo do tempo, entre espécies ou sexos mais ou menos semelhantes desde o início. Da mesma forma, espera-se detectar, com maior probabilidade, a influência de seleção normalizadora em contextos populacionais de maior variabilidade inicial. A própria natureza dos regimes seletivos atuantes, bem como suas magnitudes ou intensidades de influência, seriam decorrentes das condições ou contextos estabelecidos durante os momentos iniciais do período anual de recolonização, já que as características populacionais estudadas seriam fortemente influenciadas pelos fenótipos dos indivíduos recolonizantes, os quais não só determinariam a variabilidade genética disponível na construção fenotípica das próximas gerações (efeito gargalo de garrafa) como também seriam os responsáveis pela educação inicial dos predadores.

As idéias expressas acima, ao mesmo tempo que responderiam pelas diferenças observadas nas duas localidades, também salientam as limitações implícitas ao tipo de análise efetuada neste trabalho, justamente por relativizarem os mecanismos de explicação usualmente empregados, talvez tornando muito amplos contextos teóricos, antes, restritos. Ou, de outra forma, tornando o contexto de explicação tão amplo ao ponto de permitir a inclusão de padrões distintos de estruturação ou funcionamento, explicando nada justamente por se aplicar a tudo. Mesmo assim, as considerações acima podem ser tidas como importantes, em função de complexificarem o contexto funcional normalmente utilizado na descrição evolutiva do mimetismo ou do aposematismo. Talvez, a seleção positivamente dependente de frequência ou de densidade e a seleção normalizadora, não se constituíam nos fatores seletivos únicos ou mais adequados para a explicação dos padrões temporais observados e, ainda assim, os contextos verificados seriam condizentes ao funcionamento do mimetismo e do aposematismo.

Este trabalho claramente demonstra que a similaridade fenotípica usualmente utilizada na própria descrição ou reconhecimento de um anel mimético pode ser resultante da convergência temporal, entre as espécies participantes, verificada ao longo de um único período amostral. Ao mesmo tempo, a uniformidade fenotípica esperada numa espécie portadora de coloração de aviso, pode se constituir, em pequenos intervalos temporais, a partir da convergência fenotípica entre os machos e as fêmeas. Estas tendências temporais, constituídas a partir da modificação direcional dos valores médios semanais, representariam o resultado da ação de seleção direcional, ao longo dos meses de amostragem. Ao final da estação, as médias semanais teriam alcançado um estado fenotípico que pode ser caracterizado como ótimo. No entanto, este ótimo adaptativo, mediado pela influência das condições iniciais e resultante da dinâmica anual de extinção local e recolonização, representaria um fenótipo ótimo em constante mudança, no tempo evolutivo. Tendências temporais opostas ou divergentes, poderiam, da mesma forma, estarem representado o resultado da existência de seleção disruptiva, com ótimos fenotípicos distintos entre as espécies participantes do complexo mimético ou entre os sexos de *H. erato*. Deste modo, a dinâmica temporal dos fenótipos considerados como elementos importantes na sinalização aos predadores, deve ser compreendida a partir da atuação conjunta de seleção normalizadora, disruptiva e direcional, cujas intensidades ou direções parecem ser fortemente influenciadas pelos contextos populacionais iniciais ou fatores ambientais específicos, numa escala temporal de curto prazo (como um único período

anual, por exemplo). Esta afirmação pode ser aplicada tanto na avaliação referente a todo um anel mimético, quanto na análise de uma espécie, como *H. erato*. Se, por exemplo, com relação a uma dada variável, os machos e as fêmeas desta última espécie fossem suficientemente distintos, a contribuição relativa deste fenótipo na emissão de informação aos predadores determinaria a ocorrência e a velocidade da convergência fenotípica entre os sexos, através de seleção direcional. A uniformidade fenotípica, seja ela alcançada paulatinamente ou já presente desde o início do crescimento populacional, em períodos favoráveis do ano, seria mantida através da ação de seleção normalizadora.

Deve ser salientado que a verificação da existência de modificações temporais, sejam elas referentes às médias semanais ou aos valores dos desvios padrões, coeficientes de variação ou proporções semanais dos diferentes tipos de indivíduos (médios, desviantes e extremos), se constitui num indício inequívoco da ocorrência de tendências fenotípicas direcionais. Nos oito meses de amostragem sistemática, podem ter sido capturados indivíduos de cinco ou seis gerações diferentes. E, em função da alta longevidade e da sobrevivência mesmo após cessado o período reprodutivo individual, a maioria dos indivíduos de uma dada geração coexistem com aqueles de outras gerações. Evidentemente, este contexto de sobreposição de gerações dificulta a observação de tendências temporais de modificações fenotípicas. Em relação aos valores médios, então, a sobrevivência ou reprodução diferenciais deveriam ser especialmente intensas, a ponto de tornarem as proles suficientemente diferentes dos pais, geração após geração. Ou, em relação às medidas de variabilidade fenotípica, a intensidade de seleção favorecendo os indivíduos menos extremos ou mais próximos dos valores médios seria suficientemente intensa, a ponto de permitir a detecção de uma diminuição temporal da variabilidade. Assim sendo, modificações temporais das médias semanais devem ser interpretadas como uma clara indicação da ocorrência de seleção direcional ou disruptiva, ao passo que modificações temporais na variabilidade fenotípica devem ser interpretadas como claros indicadores da ação de seleção normalizadora.

5.2. Diversidade de estratégias adaptativas

A série de observações experimentais que constituem o corpo desta tese mostrou que o padrão de coloração de *H. erato* influencia, de modo significativo, o ritmo diário individual de atividades dos machos da espécie, o sucesso de acasalamento dos mesmos em cópulas mediadas pela escolha exercida pelas fêmeas durante rituais de corte e a probabilidade de sobrevivência diante de pressões de predação. Mais especificamente, em *H. erato phyllis*, diferenças individuais no tamanho das asas e na proporção de pigmentação escura nas mesmas determinam diferenças individuais no horário de saída matinal dos dormitórios comunais e nas proporções de tempo dispendidas em aquecimento corporal, vôo e alimentação. O sucesso de acasalamento, por parte dos machos de *H. erato phyllis*, é determinado tanto pelo tamanho das asas quanto pelos tamanhos da barra amarela e da mancha vermelha, sendo diretamente proporcional aos valores da primeira e inversamente proporcional aos da segunda. E, por último, variáveis associadas à mancha vermelha, à barra amarela, ao aspecto geral do padrão de coloração e à proporção de pigmentação escura sobre as asas apresentam padrões de variação temporal indicadores da sua importância como sinalizadores no condicionamento aos predadores, em *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*. Mediado pelas influências relativas de determinados elementos fenotípicos das asas, o padrão de coloração de *H. erato phyllis* atua, de modo importante, sobre a termorregulação, a sinalização intraspecífica e a sinalização interespecífica.

A observação da existência (ou, pelo menos, da sugestão) de dimorfismo sexual em algumas das variáveis morfométricas não é, em princípio, contrária à importância relativa de cada uma delas na construção dos fenótipos de coloração de aviso. Apesar das diferenças fenotípicas observadas entre os machos e as fêmeas de *H. erato*, também é possível observar padrões temporais completamente compatíveis aos pressupostos teóricos do aposematismo, tais como a manutenção temporal das distinções sexuais através de tendências paralelas entre os sexos ou a clara convergência fenotípica observada entre os valores semanais dos machos e das fêmeas da espécie. Ao invés de denotar um fenótipo sem importância na memorização do padrão de coloração de *H. erato*, tal como subentendido nas considerações teóricas sobre o aposematismo, tais dimorfismos sexuais podem contribuir para um entendimento mais completo da dinâmica evolutiva da construção de fenótipos de sinalização de aviso, relativizando concepções não necessariamente absolutas. Ou seja, a sinalização associada à barra amarela se constituiria num fenótipo multifuncional, cuja existência, no tempo evolutivo, representaria a interação entre contextos seletivos

diversos. Dadas as indicações de que a barra amarela atua na sinalização a coespecíficos, contribuindo para o sucesso de acasalamento dos machos mediado pela escolha exercida pelas fêmeas, pode-se considerar a barra amarela como sendo o resultado evolutivo de seleção direcional (considerando-se somente os machos de *H. erato*) ou disruptiva (considerando-se a espécie em sua totalidade). Porém, como indicado pelas tendências observadas de manutenção ou aumento da uniformidade fenotípica, em *H. erato*, a sinalização em amarelo também reflete padrões temporais esperados sob a influência da pressão seletiva exercida pelos predadores, o que tornaria tal fenótipo evolutivamente moldado por seleção normalizadora ou positivamente dependente de frequência. Dessa forma, a compreensão da dinâmica evolutiva da construção deste fenótipo passaria pelo entendimento das pressões seletivas atuantes no estabelecimento de um compromisso entre seleção sexual e seleção natural.

As diferenças fenotípicas detectadas entre as fêmeas e os machos de *H. erato phyllis*, bem como as distinções observadas nos padrões de modificação temporal da variabilidade fenotípica, também estariam associadas às diferenças realmente existentes entre ambos os sexos. Se os machos, no gênero *Heliconius*, apresentam capacidades de movimentação e/ou dispersão distintas daquelas observadas nas fêmeas da espécie (MALLET, 1984, 1986), bem como distintos conjuntos de atividades diárias ou de exploração do espaço (BROWN, 1981), diferentes requerimentos nutricionais (BOGGS, 1981a, b) e diferentes aspectos morfológicos (LUTZ, 1995), por que não pensar que os sexos reagiriam de forma distinta às mesmas pressões seletivas ou que cada um dos sexos reagisse, de modo mais intenso, a fatores específicos?

Nos machos de *H. erato*, as vantagens em termos de um maior sucesso de acasalamento tenderia a elevar os valores semanais referentes à barra amarela. Entretanto, a diminuição da longevidade associada a valores extremos da sinalização em amarelo, suposta em virtude das indicações da ação de seleção normalizadora em ambas as populações naturais, determinaria o limite máximo deste elemento fenotípico, além do qual as vantagens reprodutivas seriam sobrepujadas pelas desvantagens em termos de sobrevivência. Além da capacidade de sobrevivência individual, a função termorregulatória do padrão de coloração de *H. erato phyllis* imporá um limite superior para o aumento da barra amarela, pois quanto maior o elemento em amarelo, menor seria a proporção de pigmentação escura sobre as asas e menores seriam as vantagens relacionadas à alimentação e/ou reprodução.

A mancha vermelha do padrão de coloração de *H. erato phyllis*, tradicionalmente considerada como o principal elemento da sinalização aos predadores, também representaria compromissos entre pressões seletivas diversas. Em princípio, em função das tendências temporais crescentes das médias semanais referentes à mancha vermelha, detectadas nos vários níveis de análise, especialmente em Rio das Pedras, pode-se supor a existência de vantagens dependentes de uma sinalização mais intensa, nestas variáveis. No entanto, indivíduos extremos tenderiam a sofrer desproporcionalmente o impacto de predação e, especificamente, os machos da espécie apresentariam menores probabilidades de sucesso na obtenção de cópulas. Além disso, os machos de maior sinalização associada à mancha vermelha, também apresentariam menores proporções de pigmentação escura sobre as asas, o que acarretaria em acesso mais tardio aos recursos alimentares e às fêmeas, além da necessidade de alocar uma porção maior dos seus tempos de atividade ao aquecimento corporal, às custas do tempo gasto em vôo.

A relativa independência, durante o desenvolvimento, entre os diversos elementos que compõem o fenótipo de sinalização de *H. erato* (NIJHOUT & WRAY, 1988; NIJHOUT *et al.*, 1990), as múltiplas funções desempenhadas pelo padrão de coloração, as distintas importâncias de elementos fenotípicos específicos no desempenho de cada papel funcional e as influências resultantes de diferentes contextos seletivos sobre a construção de cada um dos elementos fenotípicos, em conjunto, sugerem que cada uma das variáveis morfométricas analisadas constitui um balanço evolutivo, talvez na forma de equilíbrios, entre pressões, na maioria das vezes, opostas. Além disso, os compromissos e limitações pertinentes a cada um dos elementos que compõem o padrão de coloração de *H. erato phyllis* poderiam se apresentar de modo diferente para conjuntos únicos de valores fenotípicos. Dessa forma, pode-se pensar que os padrões de coloração individuais representariam estratégias adaptativas únicas num vasto campo de possibilidades, sendo este último constituído a partir das infinitas combinações possíveis entre as diversas variáveis morfométricas. Ou seja, o conjunto das combinações fenotípicas possíveis poderia ser interpretado como uma topografia adaptativa, na qual poderiam ser distinguidos diferentes picos adaptativos, determinados a partir dos resultados líquidos, em termos da capacidade de sobrevivência e/ou de reprodução, dos diversos padrões de coloração. A compatibilidade ao modelo evolutivo proposto por WRIGHT (1980, 1988) é ainda mais forte se forem considerados a estrutura e a dinâmica populacionais de *H. erato phyllis*, bem como alguns aspectos evolutivos associados ao aposematismo e ao

mimetismo. Em primeiro lugar, as populações desta espécie podem ser consideradas como sendo relativamente isoladas, dada a existência de áreas de vida individuais restritas ("home ranges") (MALLETT, 1984), o que facilitaria a formação de picos adaptativos locais. Em segundo lugar, se a hipótese, ainda não experimentalmente comprovada, de extinções locais seguidas por ondas de recolonização, ocorrer de forma freqüente em populações naturais desta espécie, seria grande a influência de deriva genética na determinação, durante os momentos iniciais do crescimento populacional, do campo de combinações fenotípicas efetivamente presentes, dentre todas as possibilidades, bem como na construção da diversidade fenotípica entre diferentes demes. E, por último, em função dos regimes seletivos propostos para o entendimento da construção evolutiva dos padrões de coloração aposemáticos e/ou miméticos envolver formas de seleção (normalizadora e dependente de freqüência) altamente influenciadas pelo próprio conjunto de fenótipos existentes ao nível populacional, contextos seletivos e dinâmicas adaptativas únicas ou particulares podem ocorrer, uma vez estabelecidas as condições iniciais no que se refere aos valores fenotípicos das diversas variáveis, bem como à variabilidade inicialmente presente.

É importante ressaltar, neste ponto, a necessidade de mais informação empírica acerca do gradiente de generalização dos predadores (LEIMAR *et al.*, 1986), o que, em última análise, determinaria os diversos limiares de percepção das diferenças fenotípicas e definiria os pontos de equilíbrio entre as diferentes pressões a influenciar esta estrutura morfológica complexa que é o padrão de coloração das asas de borboletas.

Em todas as avaliações realizadas neste trabalho, encontra-se implícita a noção de que as diversas variáveis morfométricas analisadas sejam geneticamente controladas, ou seja, sejam herdáveis. Mesmo que o cálculo da herdabilidade dos diferentes fenótipos tenha resultado em valores sem sentido ou de difícil interpretação, tal carência não necessariamente se constitui numa fragilidade. THORNHILL (1980) e SEARCY (1982), por exemplo, sugerem a existência de uma relação inversamente proporcional entre a herdabilidade de um dado fenótipo e a sua importância em termos adaptativos. Isto é, quanto mais intensas as pressões seletivas atuantes sobre um determinado fenótipo, menores seriam seus índices de herdabilidade. E, como discutido anteriormente, a maioria dos fenótipos investigados encontra-se, presumivelmente, sujeita a ação de fatores seletivos. Além do mais, em função de aspectos específicos referentes à dinâmica populacional das espécies estudadas, não

seria esperado uma elevada herdabilidade associada aos elementos componentes do fenótipo de sinalização. Na suposta ausência de um ótimo fenotípico, considerado de modo absoluto e válido para todas as populações, haveria vantagens claras no que se refere a uma maior flexibilidade fenotípica, moldada localmente sob a ação de contextos específicos.

A demonstração da existência de múltiplos papéis funcionais associados ao fenótipo de coloração, aliada à análise (mesmo que incipiente) da sua adequação a uma topografia adaptativa, talvez, sejam as principais contribuições deste trabalho. Mesmo que estas sugestões impliquem numa maior complexificação ou relativização dos contextos tradicionalmente utilizados na descrição evolutiva da construção dos padrões de coloração aposemáticos e/ou miméticos, como o de *H. erato phyllis*, os dados obtidos nesta investigação podem contribuir tanto para a reavaliação dos experimentos, em contextos naturais, enfocando organismos impalatáveis e portadores de coloração de aviso quanto para o redimensionamento dos aspectos pertinentes a serem considerados como indicativos da própria existência das estratégias adaptativas reconhecidas como mimetismo e aposematismo. E, é claro, é importante reconhecer que estas avaliações carregam o risco implícito de tentar descrever padrões ou contextos gerais a partir da consideração de detalhes. Afinal, como milímetros coloridos teriam sido moldados ao longo de milhões de anos de evolução? Curiosidade direcionada aos mistérios da luz...

6. RESUMO E CONCLUSÕES

Os padrões de coloração da grande maioria das espécies impalatáveis de borboletas são extremamente conspícuos, sendo considerados como facilitadores nos processos de detecção, identificação e memorização das presas, por parte dos predadores. Tais padrões de coloração são ditos aposemáticos e, tradicionalmente, são considerados como fenótipos adaptativos que evoluíram como estratégias contra a predação. Tais fenótipos atuam como sinais de aviso, alertando aos predadores que presas com determinada sinalização são impalatáveis. A teoria da coloração de aviso descreve a construção evolutiva de fenótipos aposemáticos como resultante da influência de seleção positivamente dependente de frequência e de seleção normalizadora, as quais determinariam o estabelecimento de padrões de coloração monomórficos, bem como a ausência de dimorfismo sexual, em espécies aposemáticas, e determinariam a convergência fenotípica entre espécies diferentes, na formação de interações miméticas Mülllerianas. Além de atuar na sinalização interespecífica, os fenótipos de coloração influenciariam na capacidade termorregulatória e na sinalização a coespecíficos.

No intuito de tentar comprovar a existência de múltiplas funções associadas ao padrão de coloração das asas de *H. erato phyllis*, este foi descrito através de diversas variáveis morfométricas relacionadas aos principais componentes fenotípicos: a área e o comprimento da mancha vermelha dorsal e ventral (VD, VV, CVD e CVV), a área e a largura da barra amarela dorsal e ventral (AD, AV, LAD e LAV), o aspecto geral do padrão de coloração dorsal e ventral $[(VD - AD)/AF]$ e $[(VV - AV)/AF]$, a distância, dorsal e ventral, entre a mancha vermelha e a barra amarela (DVAD e DVAV), a proporção de pigmentação escura sobre a face dorsal e ventral das asas (PD e PV) e a área total das asas anteriores e posteriores em sobreposição (AF). Posteriormente à caracterização morfométrica do padrão de coloração, foram realizadas observações com intuito de identificar a influência de determinados elementos fenotípicos no sucesso de acasalamento dos machos da espécie (o que demonstraria a função de sinalização intraspecífica), no estabelecimento de ritmos diários individuais de atividades dentre os machos (o que demonstraria a função de termorregulação) e na probabilidade de sobrevivência, em campo (o que demonstraria a função de sinalização interespecífica). Portanto, a multifuncionalidade do fenótipo de coloração foi

investigada através da análise da compatibilidade dos dados obtidos em relação a padrões teoricamente esperados de influência de diferentes pressões de seleção.

Com o objetivo de investigar a existência de um papel funcional associado à comunicação intraspecífica e de identificar componentes fenotípicos especialmente importantes na obtenção de cópulas, por parte dos machos de *H. erato phyllis*, foram observadas as cópulas entre machos cujos padrões de coloração haviam sido previamente quantificados e fêmeas recém emergidas e ainda virgens, liberadas no insetário habitado pelos primeiros. No intuito de estudar a influência do padrão de coloração dos machos de *H. erato phyllis* sobre o padrão diário de atividades, foram quantificadas as proporções de tempo em atividade dispendidas em aquecimento corporal, vôo e alimentação, bem como o horário de saída matinal do dormitório comunal, em insetário. Tentou-se estabelecer uma associação entre as pautas comportamentais acima e as diferenças fenotípicas entre os indivíduos estudados, considerando-se a asa funcional e a proporção de pigmentação escura dorsal e ventral. Também foi investigada a existência de uma associação entre o posicionamento das asas aos primeiros raios do sol e o ritmo diário individual de atividades. Na tentativa de demonstrar a importância dos fenótipos de sinalização de *H. erato phyllis* sobre a capacidade de sobrevivência, foram acompanhadas duas populações naturais, Rio das Pedras e Viveiro, durante os meses de janeiro a agosto, nas quais dezenas de indivíduos foram capturados, individualizados, morfometricamente caracterizados e liberados para posterior acompanhamento. Foram estudadas as tendências temporais exibidas pelas médias das variáveis medidas, bem como as referentes aos desvios padrões, aos coeficientes de variação e às proporções semanais dos indivíduos fenotipicamente distantes até um desvio padrão em relação à média (médios), entre um e dois desvios padrões (desviantes) e mais do que dois desvios padrões (extremos). As variáveis cujas tendências temporais representaram um aumento na uniformidade fenotípica e/ou uma diminuição na variabilidade populacional foram consideradas como elementos fenotípicos importantes na sinalização interespecífica, dada sua compatibilidade aos padrões temporais teoricamente esperados sob a influência de pressões seletivas relacionadas à predação.

Esta última metodologia também foi empregada no intuito de identificar as variáveis fenotípicas mais importantes na construção de um anel mimético. Em determinada porção da sua distribuição, *H. erato phyllis* forma uma associação mimética Mülleriana com *H. melpomene nanna* e com *H. besckei*. Todas as três

espécies foram estudadas nas mesmas duas populações acima. E, como último objetivo, cinco proles foram criadas, em condições controladas, na tentativa de estimar os índices de herdabilidade de cada uma das variáveis morfométricas utilizadas a descrição do padrão de coloração de *H. erato phyllis*.

Com base na análise dos dados obtidos nas observações experimentais, chegou-se às seguintes conclusões:

1. O fenótipo de coloração das asas de *Heliconius erato phyllis* atua na sinalização a coespecíficos e aos predadores, bem como influencia nas propriedades de termorregulação. Além disso, os dados obtidos são altamente sugestivos da existência de contextos funcionais distintos relacionados a diferentes elementos do padrão de coloração. Nem todos os componentes do fenótipo de coloração desempenhariam as funções termorregulatórias ou de sinalização e, ao mesmo tempo, alguns componentes apresentariam a capacidade de influenciar tanto as propriedades de termorregulação quanto as de sinalização.
2. Todas as pautas comportamentais investigadas (horário de saída matinal do dormitório comunal e as proporções de tempo gastas em alimentação, vôo e aquecimento corporal) mostram-se influenciadas por pelo menos uma das variáveis morfométricas (tamanho das asas ou quantidade relativa de pigmentação escura) ou comportamentais (posicionamento das asas em relação ao sol nascente).
3. Os machos de maior tamanho, em média, iniciaram suas atividades diárias mais cedo, bem como passaram maior parte do seu tempo em vôo. O posicionamento em relação aos primeiros raios de sol da manhã foi o fator de maior influência sobre o horário de saída matinal do dormitório comunal, com os indivíduos orientados perpendicularmente ao sol nascente deixando o dormitório comunal, em média, mais cedo. Os indivíduos que apresentaram uma maior proporção de pigmentação escura nas asas alocaram uma maior parcela das suas atividades diárias à alimentação, por se aquecerem mais rapidamente, no caso daqueles com maior proporção de pigmentação escura na face dorsal das asas, ou por provavelmente se manterem mais tempo aquecidos, no caso daqueles com maior proporção de pigmentação escura na face ventral das mesmas. Os indivíduos com maiores quantidades relativas de pigmentação escura na face ventral das asas alocaram mais tempo, em média, à alimentação, às custas do tempo em vôo,

enquanto aqueles com maiores proporções na face dorsal das asas alocaram mais tempo à alimentação às custas de uma menor porção de tempo dispendida em aquecimento corporal (basking).

4. Os dados obtidos confirmam a existência, em *H. erato phyllis*, de pelo menos uma fase mediada por estímulos visuais, durante a ritualização de corte, e também indicam a participação de todos os elementos coloridos do padrão de cor na sinalização sexual. No entanto, foram observadas diferenças nítidas no grau de importância ou de influência de cada componente do fenótipo de sinalização sobre o sucesso de acasalamento.
5. Os machos de maior sucesso de acasalamento foram os de maior tamanho e em cujas asas houvesse uma sinalização mais intensa relacionada à cor amarela. Mais especificamente, os machos que apresentaram uma maior área absoluta das asas em amarelo, tanto na face dorsal quanto na ventral das mesmas, obtiveram um maior número de cópulas; ao contrário dos machos que apresentaram uma maior proporção das asas em amarelo, os quais não copularam, em média, um maior número de vezes. Além do tamanho (área) absoluto da barra amarela, a largura da mesma foi determinante na consecução de cópulas, por parte dos machos. Tanto a largura absoluta quanto a relativa da barra amarela, dorsal ou ventral, acabaram determinando um maior sucesso de acasalamento para os machos que as apresentaram em maior valor. A proporção de pigmentação em amarelo, em relação ao vermelho, nas asas dorsais, também influenciou significativamente a probabilidade de obtenção de cópulas, por parte dos machos, de tal modo que mais copularam aqueles com maiores proporções de amarelo em relação ao vermelho. E, por último, os indivíduos de menor área relativa das asas em vermelho, seja na face dorsal ou ventral das mesmas, se acasalaram um maior número de vezes, o que ainda aponta para a importância da sinalização em amarelo como determinante no sucesso de acasalamento. Este achado é compatível ao contexto seletivo de um aumento da razão entre informação e ruído durante a emissão do sinal: quanto menor a mancha vermelha, mais clara seria a sinalização associada à barra amarela e, portanto, maior a probabilidade na obtenção da cópula.
6. As variáveis referentes a todos os principais elementos do fenótipo de sinalização, em maior ou menor medida, em ambas as populações, parecem refletir uma contribuição relativa importante de todos os componentes fenotípicos na formação

da sinalização aposemática e/ou mimética. Os padrões temporais observados, analisados de forma geral, indicam uma clara importância não só das variáveis referentes à mancha vermelha (constatada de forma mais evidente em Rio das Pedras), mas também daquelas associadas à barra amarela, ao aspecto geral do padrão de coloração e à proporção de pigmentação escura sobre as asas. Dentre as variáveis utilizadas na descrição morfométrica do padrão de coloração de *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* e *H. besckei*, somente aquelas associadas ao posicionamento da mancha vermelha e da barra amarela sobre as asas não apresentam padrões temporais completamente compatíveis ao fato de se constituírem em elementos importantes na sinalização aos predadores. Além disso, talvez de modo surpreendente, as variáveis associadas aos elementos fenotípicos localizados na face ventral das asas, diante das formas de análise empregadas, devem ser consideradas como sinais importantes no condicionamento dos predadores ou, pelo menos, tão importantes quanto os da face dorsal das asas.

7. Em Rio das Pedras, todas as variáveis utilizadas na descrição do fenótipo aposemático parecem se constituir em sinais importantes no reconhecimento do anel mimético Mülleriano, por parte dos predadores, quando é analisada a similaridade fenotípica. Em nenhuma das variáveis, foram observadas grandes diferenças entre *H. erato* e *H. besckei*; ao contrário, foi constatada ou a manutenção das semelhanças fenotípicas ou a clara convergência fenotípica, com o passar do tempo, entre estas espécies. No Viveiro, entretanto, estas constatações somente são válidas para variáveis associadas à barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF), à CVV/CAF, ao aspecto geral do padrão de coloração ventral [(VW – AV)/AF] e a proporção de pigmentação escura sobre as asas (PD e PV). Mesmo assim, os padrões temporais encontrados em algumas destas variáveis não são inteiramente compatíveis ao contexto teórico proposto pelas teorias da coloração de aviso e do mimetismo.
8. Ao nível do anel mimético, em Rio das Pedras, a maioria das variáveis morfométricas apresentam padrões temporais de variabilidade fenotípica compatíveis com o esperado sob a influência de seleção normalizadora, o que é sugestivo da importância da mancha vermelha (especialmente na face dorsal), da barra amarela (especialmente na face dorsal), do aspecto geral do padrão de coloração (especialmente na face ventral) e da proporção de pigmentação escura (tomando-se como indicador da ação de seleção normalizadora os níveis

constantemente baixos de variabilidade fenotípica) na construção e manutenção evolutiva do fenótipo de sinalização que caracteriza este anel mimético. Analisando-se o contexto observado no Viveiro, pode-se observar padrões temporais indicativos de diminuição da variabilidade fenotípica na mancha vermelha dorsal, na barra amarela ventral, no aspecto geral do padrão de coloração (dorsal e ventral) e na proporção de pigmentação escura na face ventral das asas.

9. Em ambas as localidades (com exceção da área da mancha vermelha dorsal no Viveiro), as variáveis associadas à mancha vermelha comportaram-se de maneira compatível ao esperado para fenótipos de sinalização importantes na construção do aspecto uniforme da coloração de aviso, em *H. erato*. Também em ambas as localidades, as variáveis associadas à barra amarela parecem refletir tanto pressões de seleção sexual, já que houve diferenças fenotípicas claras entre os sexos, quanto a ação de seleção normalizadora, em decorrência da observação de variações temporais paralelas entre os sexos, convergências fenotípicas ou manutenção das distinções sexuais em níveis mais ou menos constantes, ao longo da estação. Em Rio das Pedras, os aspectos gerais do padrão de coloração, tanto dorsal quanto ventral, parecem se constituir em elementos fenotípicos importantes na construção evolutiva da sinalização aposemática, em *H. erato*. Já no Viveiro, tal constatação somente pode ser feita para o aspecto geral do padrão de coloração ventral e a posição da mancha vermelha e da barra amarela dorsais. As proporções dorsal e ventral de pigmentação escura, em Rio das Pedras, podem refletir a ação de seleção sexual mediada por competição interssexual, detectada na forma de dimorfismos sexuais, e, ao mesmo tempo, a ação de seleção normalizadora, detectada na manutenção temporal das distinções sexuais. Com exceção da proporção de pigmentação escura na face dorsal das asas, as observações acima também são aplicáveis aos padrões observados no Viveiro.
10. No que concerne à espécie *H. erato* como um todo, em Rio das Pedras, as seguintes variáveis demonstram um padrão de variação temporal compatível à ação de seleção normalizadora e, portanto, podem ser consideradas como fenótipos importantes de sinalização na construção do padrão de coloração de aviso da espécie: as áreas dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), a largura da barra amarela ventral (LAV/CAF), o aspecto geral do padrão de coloração dorsal e ventral [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF] e a distância ventral

entre a mancha vermelha e a barra amarela (DVAV). No Viveiro, as variáveis que apresentam uma queda temporal na variabilidade fenotípica são: a área e o comprimento da mancha vermelha dorsal (VD/AF e CVD/CAF), a área ventral e as larguras dorsal e ventral da barra amarela (AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF), o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF] e a proporção de pigmentação escura na face ventral das asas (PV).

11. Considerando-se somente os machos de *H. erato*, pode-se observar tendências temporais compatíveis à ação discriminatória dos predadores, em Rio das Pedras, nas seguintes variáveis: a área da mancha vermelha dorsal e ventral (VD/AF e VV/AF), a largura da barra amarela dorsal (LAD/CAF) e o aspecto geral do padrão de coloração dorsal e ventral [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF]. No Viveiro, os padrões de variação temporal mais compatíveis à ação de seleção normalizadora são: a área dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), o comprimento da mancha vermelha ventral (CVV/CAF), a área dorsal e ventral da barra amarela (AD/AF e AV/AF) e a proporção de pigmentação escura nas faces dorsal e ventral das asas (PD e PV).
12. Considerando-se somente as fêmeas de *H. erato*, as seguintes variáveis podem ser consideradas como potencialmente importantes na sinalização aos predadores, em Rio das Pedras: a área dorsal e ventral da mancha vermelha (VD/AF e VV/AF), o comprimento dorsal da mancha vermelha (CVD/CAF), a largura ventral da barra amarela (LAV/CAF) e o aspecto geral do padrão de coloração [(VD – AD)/AF e (VV – AV)/AF]. As seguintes variáveis, no Viveiro, podem ser caracterizadas por um contexto de queda na variabilidade fenotípica: o comprimento da mancha vermelha dorsal (CVD/CAF), a área e a largura dorsal e ventral da barra amarela (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF e LAV/CAF) e o aspecto geral do padrão de coloração dorsal [(VD – AD)/AF].
13. As tendências temporais analisadas, em relação às quais foram inferidas a importância de cada uma das variáveis morfométricas na sinalização aos predadores, podem não representar indicações diretas da ação de regimes seletivos específicos. Isto em função das dinâmicas temporais observadas serem dependentes das médias e das medidas de variabilidade durante o início do período de crescimento populacional. Assim sendo, nos fenótipos presumivelmente importantes na sinalização aos predadores, foram detectadas tendências de variação paralela, naquelas variáveis suficientemente semelhantes no início da

estação, ou tendências temporais convergentes, naquelas variáveis inicialmente distintas. Da mesma forma, foi detectada a manutenção temporal dos níveis de variabilidade, naquelas variáveis caracterizadas por pequenos níveis de variação, ou tendências temporais de diminuição da variabilidade fenotípica, naquelas variáveis caracterizadas por altos níveis de variação. Ou seja, além das indicações da ação de seleção normalizadora, padrões temporais compatíveis à ação de seleção direcional também foram observados em fenótipos importantes na sinalização interespecífica.

14. Provavelmente, em função do pequeno número de proles analisadas, os índices de herdabilidade de cada uma das variáveis morfométricas investigadas representam valores sem sentido, o que tornam inviáveis quaisquer considerações sobre a influência genética no controle das variações fenotípicas observadas. Além do mais, quanto mais intensos os regimes seletivos a influenciar determinado fenótipo, menos confiáveis seriam as considerações sobre a variabilidade genética associada e sobre a herdabilidade do mesmo. Da mesma forma, num contexto seletivo marcado por uma provável inexistência de fenótipos ótimos e fortemente influenciado pelas condições iniciais, não se esperaria a existência de vantagens especificamente associadas a uma alta herdabilidade.
15. Em relação à maioria das variáveis analisadas, há a indicação de que os contextos fenotípicos observados em populações naturais representem o balanço, mediado por compromissos adaptativos, entre regimes seletivos diversos e, na maioria das vezes, opostos. Esta afirmação é especialmente válida para a mancha vermelha, a barra amarela e a proporção de pigmentação escura sobre as asas, cujas influências não se restringem a um só dos papéis funcionais tradicionalmente propostos para o padrão de coloração das asas de borboletas impalatáveis.
16. A multifuncionalidade do padrão de coloração de *H. erato phyllis*, aliada a aspectos da dinâmica populacional da espécie, sugerem a existência de topografias adaptativas constituídas a partir das combinações possíveis entre os valores das diversas variáveis fenotípicas.

7. SUMMARY AND CONCLUSIONS

The colour patterns of most impalatable butterflies are extremely conspicuous and presumably help predators during the detection, identification and memorization of the prey. Such colour patterns are called aposematic and, traditionally, are considered as adaptive characters which evolve as antipredator strategies. In this way, the colour phenotypes function as warning signals, alerting to the predators that preys bearing such colour patterns are impalatable. The warning colouration theory describes the evolution of aposematic phenotypes through the action of positively frequency dependent selection as well as normalizing selection. Both factors would determinate the evolutionary construction of monophormic aposematic colour patterns at the specific level, as well as the absence of sexual dimorphism. Further, both selective pressures would be responsible by the phenotypic convergence among different species observed in Müllerian mimetic interactions. Besides the influence on the interspecific signalling, the colour pattern also could act on thermoregulation and intraspecific signalling.

With the objective to show the existence of multiple functions associated with the colour pattern of *Heliconius erato phyllis*, the wing phenotype was described by a diverse array of morphometric variables related to the main colour elements: area and length of the dorsal and ventral red band (VD, VV, CVD and CVV), area and width of the dorsal and ventral yellow bar (AD, AV, LAD and LAV), general aspect of the dorsal and ventral colour pattern $[(VD - AD)/AF]$ and $[(VV - AV)/AF]$, dorsal and ventral distance between the red band and the yellow bar (DVAD and DVAV), wing proportion of black pigmentation on the dorsal and ventral sides (PD and PV) and total area of the wings, superimposed as in natural position (AF). Following the morphometric characterization of the colour pattern, experimental observations were conducted to identify the influence of specific colour elements on mating success in males (intraspecific signalling role), on the setting of individual, daily activity schedules in males (thermoregulation role) and on survival probabilities in the field (interspecific signalling role). Thus, the multifunctionality of the wing colour pattern was investigated by the fit of the obtained data with the theoretically expected influences of different selection pressures.

To investigate the possible existence of a functional role associated with the intraspecific communication, as well as to identify phenotypic elements especially important to mating success in males of *H. erato phyllis*, experiments were conducted in insectary. They consisted in the offering of virgin females, one at a time, to a variable number of resident males; after copulation an analysis of the wing phenotype of the pair was made. Furthermore, to study the influence of the colour pattern on the daily activity schedules of *H. erato phyllis* males, it was quantified the time proportions spent in sun basking, flying and feeding, as well as the hour of leaving the communal roosting, at morning. A search for possible relations between the behavioural tasks above and phenotypic differences among the studied males was performed. The phenotypes considered were the wing size (AF, the standardized area formed by the juxtaposition of fore and hindwings, as in resting position) and the dorsal and ventral wing proportion in black (PD and PV). Also, it was investigated the possible existence of an association between the daily activity schedules and the wing orientation at sunrise (perpendicular vs. not perpendicular to the rising sun). At last, in the aim to show the importance to survival probabilities of specific phenotypic elements on the *H. erato phyllis* wings, two natural populations (Rio das Pedras and Viveiro) were intensely surveyed. Since January to August, many specimens were captured, individualized, morphometrically described, released, occasionally recaptured and posteriorly followed. The temporal tendencies exhibited by the means, standard deviations, coefficients of variation and the relative frequencies of the different kinds of individuals (medium, deviant e extreme, according to the distance of the mean: until one standard deviation, between one and two standard deviations, and more than two standard deviations, respectively) to each variable were analysed. The variables whose temporal tendencies presented a growing phenotypic uniformity and/or a descending populational variability were considered as being important to the interspecific signalling, since the temporal tendencies were compatible to the expected under the occurrence of selective pressures related to predation.

The methodology above were also utilized in the identification of the most important wing components acting on the evolutionary construction of a mimicry ring. In a portion of the distributions of *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* and *H. besckei*, they interact, building a Müllerian mimicry system. All of these species were studied at the same populations cited above. Finally, an estimate of the heritability of the morphometric variables utilized in the colour pattern of *H. erato phyllis* were obtained from five broods raised at controlled conditions.

The following conclusions can be traced after the analysis of the obtained data:

1. The wing colour pattern of *H. erato phyllis* show functional roles related to the intra and interspecific signalling, as well as to the thermoregulatory properties. Further, the obtained data strongly point to the existence of different functional contexts related to different components of the colour pattern. Almost all of these were engaged in the roles of thermoregulation or signalling, and at the same time some of them were simultaneously associated to more than one function.
2. All the behavioural tasks analysed (hour of leaving the communal roosting and the time proportion spent in sun basking, flyght and feeding) are influenced by at least one of the morphometric variables (wing size or wing proportion in black) or behavioural ones (wing orientation to the rising sun).
3. On the average, the bigger males begin the daily activities earlier, and spent more time in flyght. The wing orientation to the rising sun is the main factor to influence the hour of leaving the communal roosting. The first ones to initiate the daily activities are those perpendicularly positioned in relation to the rising sun. The larger the wing proportion in black more time was spent in feeding, with the ones containing the largest black portions in the dorsal wing spending less time in sun basking, whereas those containing the smallest black portions in the ventral wing side spending less time in flight.
4. The obtained data confirm the existence of at least one phase mediated by visual stimulus in the court ritual of *H. erato phyllis*. All colour pattern components prove to act in the sexual signalling, each one exhibiting a distinct influence on the mating success of the males.
5. The most successful males in mating present the larger wing sizes and the more intense yellow signalling. Specifically, the males characterized by the larger values of dorsal and ventral yellow areas (in absolute sense) copulate more frequently; in the other hand, such observation is not aplicable to the relative proportion of yellow areas. The males exhibiting the larger dorsal and ventral yellow areas and widths (in absolute and in relative sense) are the most successful in mating. The proportion of the yellow area in relation to the red one is positively correlated with the mating success. Finally, the dorsal and ventral red proportion is inversely correlated with the mating success. This last assertion can be explained as a

strategy to increase the information/noise ratio during signal emission: the smaller the red band more clear the yellow signalling and, consequently, the mating chances.

6. In both natural populations analyzed, all colour pattern elements seem to be important, in different intensities, in the building of the aposematic colour pattern of *H. erato phyllis*. The same is valid when considered the mimicry ring formed by the three species, *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* and *H. besckei*. In general, the observed temporal tendencies of the morphometric variables of the red band (especially at Rio das Pedras), of the yellow bar, of the general aspect of the colour pattern and of the wing proportion in black provide evidence to consider them as important in signalling to predators. Considering the wing phenotypes of *H. erato phyllis*, *H. melpomene nanna* and *H. besckei*, only the distance between the red band and the yellow bar do not represent important signals in interspecific signalling. Unexpectedly, the ventral morphometric variables seem to be so important as the dorsal ones, regarding to the interspecific signalling (traditionally, the ventral side is associated with crypsis).
7. Considering the aspect related to the phenotypic similarity, all morphometric variables constitute important characters in the recognition by predators of the Müllerian mimicry ring present in Rio das Pedras. None of the variables exhibited great differences between *H. erato* and *H. besckei*; on the contrary, it was verified a temporal maintenance of the phenotypic similarities or a temporal convergence between species. In Viveiro, however, this assertion is only valid to variables of the yellow bar (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF and LAV/CAF), or of the ventral length of the red band (CVV/CAF), and of the general aspect of the ventral colour pattern [(VV – AV)/AF] and of the wing proportion in black (PD and PV). Yet, some of these variables do not present temporal tendencies completely compatible with the assumptions of aposematism and mimicry.
8. As for the phenotypic variability exhibited in the mimicry ring at Rio das Pedras, it can be said that most variables present temporal tendencies which agree with the expected under normalizing selection. This suggests a greater importance of the red band and of the yellow bar (especially in the dorsal side), of the general aspect of the colour pattern (especially in the ventral wing side) and of the wing proportion in black to the building of the mimetic signalling. In Viveiro, temporal patterns of decreasing phenotypic variability were observed in the dorsal red band,

ventral yellow bar, dorsal and ventral general aspect of the colour pattern and the ventral wing proportion in black.

9. The morphometric variables related to the red band exhibit temporal tendencies that are compatible to the expected under selection pressures associated to the maintenance of phenotypic uniformity, considering *H. erato*. With the exception of the dorsal red band area in Viveiro, this compatibility context is valid to all variables in both natural populations analysed. The morphometric variables taken from the yellow bar, in both populations, provide indication of the action of different selective regimes. Sexual selection apparently would be responsible for the observed phenotypic differences between males and females. Selective pressures associated to predation would be responsible for the parallel temporal tendencies, phenotypic convergence and temporal maintenance of phenotypic distinctiveness at constant levels, presented by males and females. In Rio das Pedras, the dorsal and ventral general aspect of the colour pattern can be considered important phenotypic elements in the warning signalling. On the other hand, at Viveiro, only the general aspect of the ventral colour pattern, as well as the dorsal positioning of the red band and the yellow bar, can be considered as important signals to predators. The dorsal and ventral wing proportion in black, in Rio das Pedras, are apparently reflecting the action of sexual selection mediated by intersexual competition, detected as sexual dimorphisms, and at the same time reflecting the influence of normalizing selection, detected in the temporal maintenance of the sexual distinctiveness. In Viveiro, such remarks are only valid to the ventral wing side.
10. Considering the species *H. erato* as a whole, in Rio das Pedras, the following morphometric variables show temporal variability tendencies completely compatible to the action of normalizing selection: the dorsal and ventral red band areas (VD/AF and VV/AF), the ventral yellow bar width (LAV/CAF), the dorsal and ventral general aspect of colour pattern [$(VD - AD)/AF$ and $(VV - AV)/AF$], and the ventral distance between the red band and the yellow bar ($DVAV/CAF$). According to this, these variables can be considered important phenotypes in aposematic signalling. In Viveiro, the following morphometric variables are characterized by a diminishing variability: the dorsal area and length of the red band (VD/AF and CVD/CAF), the ventral yellow bar area (AV/AF), the dorsal and ventral yellow bar width (LAD/CAF

and LAV/CAF), the dorsal general aspect of the colour pattern $[(VV - AV)/AF]$ and the ventral wing proportion in black (PV).

11. Considering only the males of *H. erato*, in Rio das Pedras, it was observed temporal variability tendencies compatible to the discriminatory action of predators in the following morphometric variables: the dorsal and ventral red band areas (VD/AF and VV/AF), the dorsal yellow bar width (LAD/CAF) and the dorsal and ventral general aspects of the colour pattern $[(VD - AD)/AF]$ and $[(VV - AV)/AF]$. In Viveiro, the temporal variability tendencies compatible with the action of normalizing selection were: the dorsal and ventral red band areas (VD/AF and VV/AF), the ventral red band length (CVV/CAF), the dorsal and ventral yellow bar areas (AD/AF and AV/AF) and the dorsal and ventral wing proportions in black (PD and PV).
12. Considering only the females of *H. erato*, the following morphometric variables can be considered as important signals during negative conditioning of predators: the dorsal and ventral red band areas (VD/AF and VV/AF), the dorsal red band length (CVD/CAF), the ventral yellow bar width (LAV/CAF) and the dorsal and ventral general aspects of the colour pattern $[(VD - AD)/AF]$ and $[(VV - AV)/AF]$. At Viveiro, it could be distinguished a decrease in the phenotypic variability in the following variables: the dorsal red band length (CVD/CAF), the dorsal and ventral yellow bar areas and lengths (AD/AF, AV/AF, LAD/CAF and LAV/CAF) and the dorsal and ventral general aspects of the colour pattern $[(VD - AD)/AF]$ and $[(VV - AV)/AF]$.
13. The influence of each morphometric variable in signalling to predators is inferred by the analysis of its temporal tendency. However, the temporal tendencies can be not only representing the influence of specific selective regimes, since they are dependent of initial populational contexts as to the means and variability measures earlier established. At those phenotypes considered important in the signalling to predators and whose similarity was sufficiently great at earlier weeks (between males and females of *H. erato* or between different mimetic species), it can be distinguished a temporal maintenance of variability levels. If there was sufficient distinctiveness at earlier weeks, it can be detected a temporal phenotypic convergence. In the same way, those morphometric variables showing low levels of phenotypic variability exhibit temporal tendencies resulting in a maintenance of variation levels, whereas those variables showing great variability levels exhibit a significant temporal diminishing of it. Thus, besides normalizing selection, it can be

detected the action of directional selection on phenotypes showing a great influence in interspecific signalling.

14. Considering most morphometric variables analysed, the observed temporal tendencies indicate the existence of a balance mediated by diverse adaptive trade-offs. These would be resultant of the action of selective regimes generally acting in opposition. This fact is especially valid to the red band, the yellow bar and the wing proportion in black, which do not influence only one of the functional roles traditionally assumed to the warning colour pattern of aposematic butterflies.
15. The multifunctionality of the colour pattern of *H. erato phyllis*, together with aspects of its populational dynamics, suggest the existence of adaptive landscapes defined from all possible combinations of all measured variables.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSSON, M. 1994. **Sexual Selection**. Princeton: Princeton University Press.
- ARAK, A. & ENQUIST, M. 1993. Hidden preferences and the evolution of signals. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 340**: 207–213.
- ARAK, A. & ENQUIST, M. 1995. Conflict, receiver bias and the evolution of signal form. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B, 349**: 337–344.
- BEIGUELMAN, B. 1994. **Dinâmica dos Genes nas Famílias e nas Populações**. Ribeirão Preto, SP: Sociedade Brasileira de Genética.
- BENSON, W. W. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. **Science, 176**: 936–939.
- BENSON, W. W.; BROWN, K. S., Jr. & GILBERT, L. E. 1976. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. **Evolution, 29**: 659–680.
- BETTS, C. & WOOTTON, R. 1988. Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminary analysis. **Journal of Experimental Analysis, 138**: 271–288.
- BOGGS, C. L. & GILBERT, L. E. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. **Science, 206**: 83–84.
- BOGGS, C. L. 1981a. Nutritional and life-history determinants of resource allocation in holometabolous insects. **American Naturalist, 117**: 692–709.
- BOGGS, C. L. 1981b. Selection pressures affecting male nutrient investment at mating in heliconiine butterflies. **Evolution, 35**: 931–940.
- BOWERS, M.; BROWN, I. & WHEYE, D. 1985. Bird predation as a selective agent in a butterfly population. **Evolution, 39**: 93–103.
- BOYDEN, T. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. **Evolution, 30**: 73–81.
- BRAKEFIELD, P. & FRENCH, V. 1993. Butterfly wing patterns: developmental mechanisms and evolutionary change. **Acta Biotheoretica, 41**: 447–468.
- BROWER, A. V. Z. & EGAN, M. G. 1997. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiiti): a revised phylogenetic position for *Eueides*

- based on sequences from mtDNA and a nuclear gene. **Proceedings of the Royal Society of London, B**, **264**: 969–977.
- BROWER, A. V. Z. 1994a. Phylogeny of *Heliconius* butterflies inferred from mitochondrial DNA sequences (Lepidoptera: Nymphalidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **3**: 159–174.
- BROWER, A. V. Z. 1994b. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, **91**: 6491–6495.
- BROWER, A. V. Z. 1995. Locomotor mimicry in butterflies? A critical review of the evidence. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, **347**: 413–425.
- BROWER, A. V. Z. 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. **Evolution**, **50**: 195–221.
- BROWER, A. V. Z. 1997. The evolution of ecologically important characters in *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a cladistic review. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **119**: 457–472.
- BROWER, J. V. Z. 1958a. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. I. *Danaus plexippus* and *Limenitis archippus archippus*. **Evolution**, **12**: 32–47.
- BROWER, J. V. Z. 1958b. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. II. *Battus philenor* and *Papilio troilus*, *P. polyxenes* and *P. glaucus*. **Evolution**, **12**: 123–136.
- BROWER, J. V. Z. 1958c. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. **Evolution**, **12**: 273–285.
- BROWER, J. V. Z. 1960. Experimental studies of mimicry. IV. The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. **American Naturalist**, **94**: 283–292.
- BROWER, L. P. & CALVERT, W. 1985. Foraging dynamics of birds predators on overwintering monarch butterflies in Mexico. **Evolution**, **39**: 852–868.

- BROWER, L. P.; ALCOCK, J. & BROWER, J. V. Z. 1971. Avian feeding behaviour and the selective advantage of incipient mimicry. *In*: R. Creed (ed.), **Ecological Genetics and Evolution**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, p. 261–274.
- BROWER, L. P.; BROWER, J. V. Z. & COLLINS, C. T. 1963. Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. **Zoologica**, **48**: 65–84.
- BROWER, L. P.; BROWER, J. V. Z.; STILES, F.; CROZE, H. & HOWER, A. 1964. Mimicry: differential advantage of color patterns in the natural environment. **Science**, **144**: 183–185.
- BROWER, L. P.; COOK, L. M. & CROZE, H. 1967. Predator responses to artificial Batesian mimics released in a neotropical environment. **Evolution**, **21**: 11–23.
- BROWER, L. P.; HORNER, B. E.; MARTY, M. M.; MOFFIT, C. M. & VILLA, C. R. 1985. Mice as predators of overwintering monarch butterflies in Mexico. **Biotropica**, **17**: 89–99.
- BROWN, K. S., Jr. & BENSON, W. W. 1975. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part VI. Aspects on the biology and ecology of *Heliconius demeter*, with description of four new subspecies. **Bulletin of Allyn Museum**, **26**: 1–19.
- BROWN, K. S., Jr. & MIELKE, O. 1972. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. **Zoologica**, **57**: 1–40.
- BROWN, K. S., Jr. & VASCONCELOS-NETO, J. 1976. Predation on aposematic ithomiine butterflies by tanagers. **Biotropica**, **8**: 136–141.
- BROWN, K. S., Jr. 1972. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part III. Ecology and biology of *Heliconius nattereri*, a key primitive species near extinction, and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eueides*. **Zoologica**, **57**: 41–69.
- BROWN, K. S., Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. **Annual Review of Entomology**, **26**: 427–456.
- BROWN, K. S., Jr. 1988. Mimicry, aposematism and crypsis in neotropical Lepidoptera: the importance of dual signals. **Bulletin de la Societe Zoologique de France**, **113**: 83–101.

- BRUNTON, C. F. A. & MAJERUS, M. E. N. 1995. Ultraviolet colours in butterflies: intra- or inter-specific communication? **Proceedings of the Royal Society of London, B, 260**: 199–204.
- CHAI, P. & SRYGLEY, R. 1990. Predation and flight, morphology and temperature of neotropical rainforest butterflies. **American Naturalist, 135**: 748–765.
- CHAI, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jamacars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society, 29**: 161–189.
- COOK, L. M.; BROWER, L. P. & ALCOCK, J. 1969. An attempt to verify mimetic advantage in a neotropical environment. **Evolution, 23**: 339–345.
- CRANE, J. 1955. Imaginal behaviour of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. **Zoologica, 40**: 167–196.
- CRANE, J. 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. **Zoologica, 42**: 135–145.
- DAWKINS, M. S. & GUILFORD, T. 1996. Sensory bias and the adaptiveness of female choice. **American Naturalist, 148**: 937–942.
- DAWKINS, M. S. 1993. Are there general principles of signal design? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 340**: 251–255.
- DEINERT, E.; LONGINO, J. & GILBERT, L. E. 1994. Mate competition in butterflies. **Nature, 370**: 23–24.
- DENNIS, R. & SHREEVE, T. 1988. Hostplant-habitat structure and evolution of butterfly mate-locating behaviour. **Zoological Journal of the Linnean Society, 94**: 301–318.
- DUDLEY, R. 1990. Biomechanical of flight in neotropical butterflies: morphometrics and kinematics. **Journal of Experimental Biology, 150**: 37–53.
- DUDLEY, R. 1991. Biomechanics of flight in neotropical butterflies: aerodynamics and mechanical power requirements. **Journal of Experimental Biology, 159**: 335–357.
- DUNCAN, C. & SHEPPARD, P. M. 1965. Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. **Behaviour, 24**: 269–282.

- DUNLAP-PIANKA, H.; BOGGS, C. L. & GILBERT, L. E. 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. **Science**, **197**: 487–490.
- EDMUNDS, M. 1974. **Defense in Animals**. Essex & New York: Longman & Harlow.
- ELLINGTON, C. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, **305**: 41–78.
- ELLINGTON, C. 1991. Limitations on animal flight performance. **Journal of Experimental Biology**, **160**: 71–91.
- EMSLEY, M. 1963. A morphological study of imagine Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. **Zoologica**, **48**: 85–130.
- EMSLEY, M. 1965. Speciation in *Heliconius* (Lep.: Nymphalidae): morphology and geographical distribution. **Zoologica**, **50**: 191–254.
- EMSLEY, M. G. 1970. An observation on the use of color for species-recognition in *Heliconius besckei* (Nymphalidae). **Journal of Lepidopterists' Society**, **24**: 25.
- ENDLER, J. A. & McLELLAN, T. 1988. The process of evolution: toward a newer synthesis. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **19**: 395–421.
- ENDLER, J. A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, **319**: 505–523.
- ENDLER, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. **American Naturalist**, **139(Suppl.)**: 125–153.
- FORD, H. A. 1971. The degree of mimetic protection gained by new partial mimics. **Heredity**, **27**: 227–236.
- GIBSON, D. 1980. The role of escape in mimicry and polymorphism. I. The response of captive birds to artificial prey. **Biological Journal of the Linnean Society**, **14**: 201–214.
- GILBERT, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. **Proceedings of the National Academy of Science, USA**, **69**: 1403–1407.

- GILBERT, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. *In*: L. E. Gilbert & P. H. Raven (eds.), **Coevolution of Animals and Plants**. Austin & London: Columbia University Press, p. 210–240.
- GILBERT, L. E. 1983. Coevolution and mimicry. *In*: D. Futuyma & M. Slatkin (eds.), **Coevolution**. Sunderland: Sinauer, p. 263–281.
- GILBERT, L. E.; FORREST, H.; SCHULTZ, T. & HARVEY, D. 1988. Correlations of ultrastructure and pigmentation suggest how genes control development of wing scales of *Heliconius* butterflies. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **26**: 141–160.
- GITTLEMAN, J.; HARVEY, P. & GREENWOOD, P. 1980a. The evolution of conspicuous coloration: some experiments in bad taste. **Animal Behaviour**, **28**: 897–899.
- GITTLEMAN, J.; HARVEY, P. & GREENWOOD, P. 1980b. Why are distasteful prey not cryptic? **Nature**, **286**: 149–150.
- GREENWOOD, J. J. D.; COTTON, P. & WILSON, D. 1989. Frequency-dependent selection on aposematic prey: some experiments. **Biological Journal of the Linnean Society**, **36**: 213–226.
- GUILFORD, T. & DAWKINS, M. S. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. **Animal Behaviour**, **42**: 1–14.
- GUILFORD, T. & DAWKINS, M. S. 1993. Are warning colours handicaps? **Evolution**, **47**: 400–416.
- GUILFORD, T. & DAWKINS, M. S. 1995. What are conventional signals? **Animal Behaviour**, **49**: 1689–1695.
- HASSON, O. 1994. Cheating signals. **Journal of Theoretical Biology**, **167**: 223–238.
- HILL, G. E. 1991. Plumage is a sexually selected indicator of male quality. **Nature**, **350**: 337–339.
- IKIN, M. & TURNER, J. R. G. 1972. Experiments on mimicry: Gestalt perception and the evolution of genetic linkage. **Nature**, **239**: 525–527.
- JEFFORDS, M.; STERNBURG, J. & WALDBAUER, G. 1979. Batesian mimicry: field demonstration of the survival value of pipevine swallowtail and monarch color patterns. **Evolution**, **33**: 275–286.

- JIGGINS, C. D.; NAISBIT, R. E.; COE, R. L. & MALLET, J. 2001. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. **Nature**, **411**: 302–305.
- JOHNSTONE, R. A. 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. **Biological Reviews**, **70**: 1–65.
- KINGSOLVER, J. & WIERNASZ, D. 1987. Dissecting correlated characters: adaptive aspects of phenotypic covariation in melanization pattern of *Pieris* butterflies. **Evolution**, **41**: 491–503.
- KINGSOLVER, J. 1987. Evolution and coadaptation of thermoregulatory behaviour and wing pigmentation pattern in pierid butterflies. **Evolution**, **41**: 472–490.
- KINGSOLVER, J. 1988. Thermoregulation, flight, and the evolution of wing pattern in pierid butterflies: the topography of adaptive landscape. **American Zoologist**, **28**: 899–912.
- KINGSOLVER, J. 1994. Butterfly engineering. **Scientific American**, **90**: 90–97.
- KIRKPATRICK, M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **18**: 43–70.
- KIRKPATRICK, M. 1996. Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. **Evolution**, **50**: 2125–2140.
- KODRIC-BROWN, A. 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, **25**: 393–401.
- LEA, R. & TURNER, J. R. G. 1972. Experiments on mimicry. II. The effect of a Batesian mimic on its model. **Behaviour**, **38**: 131–151.
- LEDERHOUSE, R.; CODELLA, S. & COWELL, P. 1987. Diurnal predation on roosting butterflies during inclement weather: a substantial source of mortality in the black swallowtail, *Papilio polyxenes*. **Journal of the New York Entomological Society**, **45**: 310–319.
- LEE, C. S.; McCOOL, B. A.; MOORE, J. L.; HILLIS, D. M. & GILBERT, L. E. 1992. Phylogenetic study of heliconiine butterflies based on morphology and restriction analysis of ribosomal RNA genes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **106**: 17–31.

- LEIMAR, O.; ENQUIST, M. & SILLEN-TULLBERG, B. 1986. Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitability: a theoretical analysis. **American Naturalist**, **128**: 469–490.
- LINZEN, B. 1974. The tryptophan → ommochrome pathway in insects. **Advances in Insect Physiology**, **10**: 112–246.
- LUTZ, L. V. 1995. **Variação e Seleção sobre o Padrão de Coloração das Asas de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae) em Populações Naturais**. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, UFRGS.
- MALLET, J. & BARTON, N. 1989. Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. **Evolution**, **43**: 421–431.
- MALLET, J. & GILBERT, L. E. 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society**, **55**: 159–180.
- MALLET, J. & SINGER, M. C. 1987. Individual selection, kin selection, and the shifting balance in the evolution of warning colours: the evidence from butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society**, **32**: 337–350.
- MALLET, J. 1984. **Population Structure and Evolution in *Heliconius* Butterflies**. PhD Dissertation. University of Texas at Austin.
- MALLET, J. 1986. Hybrid zones of *Heliconius* butterflies in Panama and the stability and movement of warning colour clines. **Heredity**, **56**: 191–202.
- MALLET, J. 1989. The genetics of warning colour in Peruvian hybrid zones of *Heliconius erato* and *H. melpomene*. **Proceedings of the Royal Society of London, B**, **236**: 163–185.
- MALLET, J.; JIGGINS, C. D. & McMILLAN, W. O. 1996. Evolution: Mimicry meets the mitochondrion. **Current Biology**, **6**: 937–940.
- MALLET, J.; LONGINO, J. T.; MURAWSKI, D.; MURAWSKI, A. & DE GAMBOA, A. S. 1987. Handling effects on *Heliconius*: where do all the butterflies go? **Journal of Animal Ecology**, **56**: 377–386.
- MARDEN, J. & CHAI, P. 1991. Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. **American Naturalist**, **138**: 15–36.

- MARPLES, N. 1993. Do wild birds use size to distinguish palatable and unpalatable prey types? **Animal Behaviour**, **46**: 347–354.
- MARSH, N. & ROTHSCHILD, M. 1974. Aposematic and cryptic Lepidoptera tested on the mouse. **Journal of Zoology**, **174**: 89–122.
- MAYNARD-SMITH, J. & HARPER, D. G. C. 1995. Animal signals; models and terminology. **Journal of Theoretical Biology**, **177**: 305–311.
- McMILLAN, W. O.; JIGGINS, C. D. & MALLETT, J. 1997. What initiates speciation in passion vine butterflies? **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, **94**: 8628–8633.
- MORREL, G. & TURNER, J. R. G. 1970. Experiments on mimicry. I. The response of wild birds to artificial prey. **Behaviour**, **36**: 116–130.
- MURAWSKI, D. A. 1987. Floral resource variation, pollinator response, and potential pollen flow in *Psiguria warscewiczii*. **Ecology**, **68**: 1273–1282.
- NAHRSTEDT, A. & DAVIS, R. H. 1981. The occurrence of the cyanoglucosides, linamarin and lotoaustralin, *Acraea* and *Heliconius* butterflies. **Comparative Biochemistry and Physiology**, **68B**: 575–577.
- NAHRSTEDT, A. & DAVIS, R. H. 1985. Biosynthesis and quantitative relationships of the cyanogenic glucosides, linamarin and lotoaustralin, in genera of the Heliconiini (Insecta: Lepidoptera). **Comparative Biochemistry and Physiology**, **82B**: 745–749.
- NAISBIT, R. E.; JIGGINS, C. D. & MALLETT, J. 2001. Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between *Heliconius cydno* and *Heliconius melpomene*. **Proceedings of the Royal Society of London, B**, **268**: 1–6.
- NIJHOUT, H. F. & WRAY, G. A. 1988. Homologies in the colour patterns of the genus *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, **33**: 345–365.
- NIJHOUT, H. F. 1978. Wing pattern formation in Lepidoptera: a model. **Journal of Experimental Zoology**, **206**: 119–136.
- NIJHOUT, H. F. 1990. A comprehensive model for color pattern formation in butterflies. **Proceedings of the Royal Society of London, B**, **239**: 81–113.

- NIJHOUT, H. F. 1991. **The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns**. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- NIJHOUT, H. F. 1994. Symmetry systems and compartments in Lepidopteran wings: the evolution of patterning mechanisms. **Development (Suppl.)**: 225–233.
- NIJHOUT, H. F.; WRAY, G. A. & GILBERT, L. E. 1990. An analysis of the phenotypic effects of certain color pattern genes in *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, **40**: 357–372.
- O'DONALD, P. & PILECKI, C. 1970. Polymorphic mimicry and natural selection. **Evolution**, **24**: 395–401.
- OTTE, D. 1974. Effects and functions in the evolution of signal systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **5**: 385–417.
- PANSERA, M. C. G. & ARAÚJO, A. M. 1983. Distribution and heritability of the red raylets in *Heliconius erato phyllis* (Lep.; Nymph.). **Heredity**, **51**: 123–131.
- PAPAGEORGIS, C. 1975. Mimicry in neotropical butterflies. **American Scientist**, **63**: 522–532.
- PASTEUR, G. A. 1982. Classificatory review of mimicry systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **13**: 169–199.
- PAULSEN, S. & NIJHOUT, H. F. 1993. Phenotypic correlation structure among elements of the colour pattern in *Precis coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Evolution**, **47**: 593–618.
- PENZ, C. M. 1999. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stages and adult morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, **127**: 277–344.
- PILECKI, C. & O'DONALD, P. 1971. The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. **Evolution**, **25**: 365–370.
- PINHEIRO, C. E. G. 1996. Palatability and escaping ability in neotropical butterflies: tests with wild kingbirds (*Tyrannus melancholicus*, Tyrannidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, **59**: 351–365.
- POMIANKOWSKI, A.; IWASA, Y. & NEE, S. 1991. The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation. **Evolution**, **45**: 1422–1430.

- RETTENMEYER, C. 1970. Insect mimicry. **Annual Review of Entomology**, **15**: 43–74.
- RUTOWSKI, R. 1991. The evolution of male mate-locating behaviour in butterflies. **American Naturalist**, **138**: 1121–1139.
- RUTOWSKI, R. L. 1982. Mate choice and lepidopteran mating behavior. **Florida Entomologist**, **65**: 72–82.
- RUTOWSKI, R. L.; NEWTON, M. & SCHAEFER, J. 1983. Interspecific variation in the size of the nutrient investment made by male butterflies during copulation. **Evolution**, **37**: 708–713.
- RYAN, M. J. & KEDDY-HECTOR, A. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. **American Naturalist**, **139**(Suppl.): 4–35.
- RYAN, M. J. & RAND, A. S. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the túngara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). **Evolution**, **44**: 305–314.
- RYAN, M. J. & RAND, S. 1993. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B**, **340**: 187–195.
- SAAFELD, K. 1979. **Parâmetros Ecológicos e Genéticos de uma População Natural de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, UFRGS.
- SCHMIDT, R. 1958. Behavioural evidence on the evolution of Batesian mimicry. **Animal Behaviour**, **6**: 129–138.
- SCHMIDT, R. 1960. Predator behaviour and the perfection of incipient mimetic resemblances. **Behaviour**, **16**: 149–150.
- SEARCY, W. A. 1979. Female choice of mates: a general model for birds and its application to red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). **American Naturalist**, **114**: 77–100.
- SEARCY, W. A. 1982. The evolutionary effects of mate selection. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **13**: 57–85.

- SEXTON, O. 1960. Experimental studies of artificial Batesian mimicry. **Behaviour**, **15**: 244–252.
- SHEPPARD, P. M. & TURNER, J. R. G. 1977. The existence of Müllerian mimicry. **Evolution**, **31**: 452–453.
- SHEPPARD, P. M. 1952. A note on non-random mating in the moth *Panaxia dominula* (L.). **Heredity**, **6**: 239–241.
- SHEPPARD, P. M. 1965. Sex-limited polymorphisms in microevolution. **Canadian Entomologist**, **97**: 442–445.
- SHEPPARD, P. M.; TURNER, J. R. G.; BROWN, K. S., Jr.; BENSON, W. W. & SINGER, M. C. 1985. Genetics and the evolution of Müllerian mimicry in *Heliconius* butterflies. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, **308**: 433–610.
- SHIDELER, R. 1973. The importance of mimic pattern and position in an artificial mimicry situation. **Behaviour**, **47**: 268–280.
- SHREEVE, T. & DENNIS, R. 1992. The development of butterfly settling posture: the role of predators, climate, hostplant-habitat and phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**, **45**: 57–69.
- SILBERGLIED, R. E. & TAYLOR, O. R. 1978. Ultraviolet reflection and its behavioral role in the courtship of the sulfur butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **3**: 203–243.
- SPEED, M. P. & TURNER, J. R. G. 1999. Learning and memory in mimicry. II. Do we understand the mimicry spectrum? **Biological Journal of the Linnean Society**, **67**: 281–312.
- SPEED, M. P. 2000. Warning signals, receiver psychology and predator memory. **Animal Behaviour**, **60**: 269–278.
- SPENCER, K. C. 1988. Chemical mediation of coevolution in the *Passiflora–Heliconius* interaction. *In*: K. C. Spencer (ed.), **Chemical Mediation of Coevolution**. San Diego: Academic Press, p. 167–240.
- SRYGLEY, R. & CHAI, P. 1990. Predation and the elevation of thoracic temperature in brightly colored neotropical butterflies. **American Naturalist**, **135**: 766–788.

- SRYGLEY, R. & DUDLEY, R. 1993. Correlations of the position of the center of body mass with butterfly escape tactics. **Journal of Experimental Biology**, **174**: 155–166.
- STERNBURG, J.; WALDBAUER, G. & JEFFORDS, M. 1977. Batesian mimicry: selective advantage of color pattern. **Science**, **195**: 681–683.
- SWIHART, C. A. 1971. Colour discrimination by the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. **Animal Behaviour**, **19**: 156–164.
- SWIHART, S. L. 1963. The electroretinogram of *Heliconius erato* and its possible relation to established behaviour pattern. **Zoologica**, **48**: 155–165.
- SWIHART, S. L. 1964. The nature of the electroretinogram of a tropical butterfly. **Journal of Insect Physiology**, **10**: 547–562.
- SWIHART, S. L. 1967. Neural adaptations in the visual pathway of certain heliconiine butterflies, and related forms, to variations in wing coloration. **Zoologica**, **52**: 1–14.
- TERHUNE, E. 1977. Components of a visual stimulus used by scrub jays to discriminate a Batesian model. **American Naturalist**, **111**: 435–451.
- THORNHILL, R. 1980. Competitive, charming males and choosy females: was Darwin correct? **Florida Entomologist**, **63**: 5–30.
- TURNER, J. R. G. & SPEED, M. P. 1996. Learning and memory in mimicry. I. Simulations of laboratory experiments. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, **351**: 1157–1170.
- TURNER, J. R. G. 1972. The genetics of some polymorphic forms of the butterflies *Heliconius melpomene* (L.) and *H. erato* (L.). II. The hybridization of subspecies of *H. melpomene* from Surinam and Trinidad. **Zoologica**, **56**: 125–147.
- TURNER, J. R. G. 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. **Evolutionary Biology**, **10**: 163–206.
- TURNER, J. R. G. 1978. Why male butterflies are non-mimetic: natural selection, sexual selection, group selection, modification and sieving. **Biological Journal of the Linnean Society**, **10**: 385–432.
- TURNER, J. R. G. 1981. Adaptation and evolution in *Heliconius*: defense of Neodarwinism. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **12**: 99–121.

- TURNER, J. R. G. 1988. The evolution of mimicry: a solution to the problem of punctuated equilibrium. **American Naturalist**, **131 (Suppl.)**: 42–66.
- VANE-WRIGHT, R. I. & BOPPRÉ, M. 1993. Visual and chemical signalling in butterflies: functional and phylogenetic perspectives. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B**, **340**: 197–205.
- VANE-WRIGHT, R. I. 1991. A case of self-deception. **Nature**, **350**: 460–461.
- WALDBAUER, G. & STERNBURG, J. 1975. Saturniid moths as mimics: an alternative interpretation of attempts to demonstrate mimetic advantage in nature. **Evolution**, **29**: 650–658.
- WATT, W. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. 1. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. **Evolution**, **22**: 437–458.
- WEDELL, N. 1996. Mate quality affects reproductive effort in a paternally investing species. **American Naturalist**, **148**: 1075–1088.
- WICKLER, W. 1968. **Mimicry in Plants and Animals**. New York: McGraw-Hill.
- WICKMAN, P.-O. 1985. Territorial defense and mating success in males of the small heath butterfly, *Caenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). **Animal Behaviour**, **33**: 1162–1168.
- WICKMAN, P.-O. 1992. Sexual selection and butterfly design – a comparative study. **Evolution**, **46**: 1525–1536.
- WIKLUND, C. & JÄRVI, T. 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naïve birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. **Evolution**, **36**: 998–1002.
- WOOTTON, R. 1993. Leading edge section and asymmetric twisting in the wings of flying butterflies (Insecta: Papilionoidea). **Journal of Experimental Biology**, **180**: 105–117.
- WRIGHT, S. 1980. Genic and organismic selection. **Evolution**, **34**: 825–843.
- WRIGHT, S. 1988. Surfaces of selective value revisited. **American Naturalist**, **131**: 115–123.
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. **Journal of Theoretical Biology**, **53**: 205–214.

