

Flutuações Numéricas em Anéis
Miméticos de Papilionídeos

Henrique Bunselmeyer Ferreira

Porto Alegre

— 1983 —

FLUTUAÇÕES NUMÉRICAS EM ANEIS MIMÉTICOS DE PAPILIONÍDEOS

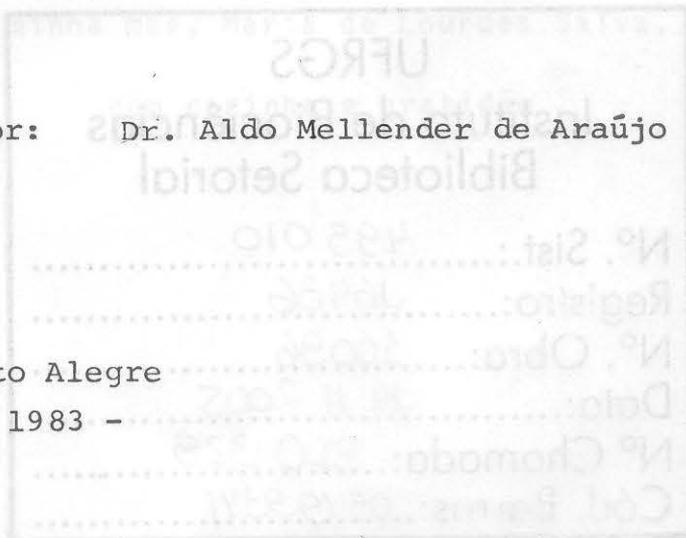
HENRIQUE BUNSELMEYER FERREIRA

Dissertação apresentada ao Curso
de Ciências Biológicas da UFRGS
para obtenção do Grau de Bacha-
rel em Ciências Biológicas - ên-
fase em Genética

Orientador: Dr. Aldo Mellender de Araújo

Porto Alegre

- 1983 -



AGRADECIMENTOS

À Sr.ª de Seliender de Araújo, pela orientação e amizade durante o tempo deste estudo.

À Sr.ª Teresinha Bunselmeier Ferreira, pela ajuda no cuidado das larvas.

À Sr.ª Maria Fenz, pela ajuda na obtenção das fotografias das borboletas e no cuidado com as larvas.

À Sr.ª Maria Fenz, pela revisão ortográfica e gramatical.

À Sr.ª Maria de Oliveira, pelos dados meteorológicos e pelo apoio ao meu de estudo.

Às duas Avózinhas que, de uma maneira ou de outra, colaboraram para a realização deste estudo.

À USP, pela bolsa de Iniciação Científica.

À Sr.ª Zuleika e ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, pelas borboletas montadas por elas.

À minha mãe, Maria de Lourdes Salva,

com carinho e gratidão.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Aldo Mellender de Araújo, pela orientação e amizade constantes ao longo deste estudo.

À Maria Terezinha Bunselmeyer Ferreira, pela ajuda no cuidado com as larvas.

À Carla Maria Penz, pela ajuda na obtenção das fotografias das borboletas e no cuidado com as larvas.

À Cristina Maria Penz, pela revisão ortográfica e gramatical.

À Daisy Lara de Oliveira, pelos dados meteorológicos e pelo esquema da área de estudo.

A todos aqueles que, de uma maneira ou de outra, colaboraram para a realização deste estudo.

Ao CNPq, pela bolsa de Iniciação Científica.

Ao Museu Anchieta e ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, pelas borboletas montadas para fotografia.

SUMÁRIO

	Página
1 - INTRODUÇÃO	1
1.1 - Mimetismo e Importância Adaptativa	1
1.2 - Dinâmica Populacional de Anéis Miméticos de Borboletas	13
1.3 - Objetivos	17
2 - MATERIAL E MÉTODOS	18
3 - RESULTADOS	45
3.1 - Características do Local de Estudo	45
3.2 - Características Demográficas das Espécies Estudadas	48
3.3 - Análise dos Estágios Pré-Adultos	66
3.4 - Variação Fenotípica em <i>P. anchises</i>	78
4 - DISCUSSÃO	79
5 - RESUMO E CONCLUSÕES	91
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95
7 - APÊNDICES	100

1 - INTRODUÇÃO

1.1 - Mimetismo e Importância Adaptativa

O mimetismo é conceituado por WIENS (1978) como o processo pelo qual os sistemas sensoriais de um animal (operador ou receptor de sinal) são incapazes de discriminar consistentemente um segundo organismo ou parte deste (mímico) de um terceiro organismo ou do ambiente físico (modelo), com isso aumentando o valor adaptativo do mímico. Dentro deste conceito, deve ser entendido como modelo a entidade (animada ou inanimada) ou a função que está sendo imitada; como mímico, o organismo imitador e, como operador ou receptor de sinal, o organismo incapaz de discriminar efetivamente entre o modelo e o mímico.

O mimetismo é classificado de acordo com as interações existentes entre modelo, mímico e receptor de sinal, já que, segundo a quele mesmo autor, os tipos especiais de mimetismo meramente refletem a diversidade dos sistemas em que estão envolvidos. Diferentes classificações de mimetismo podem ser encontradas nos trabalhos sobre o assunto feitos por RETTENMEYER (1970) em insetos, WIENS (1978) em plantas e WICKLER (1968), TURNER (1978), PASTEUR (1982) e BROWN JR. (no prelo) sobre mimetismo em geral.

Particularmente interessante é a classificação proposta por

BROWN JR. (no prelo), que coloca os diversos tipos de mimetismo dentro de um aspecto mimético que vai desde o padrão críptico até o aposematismo, colocando os critérios para o reconhecimento de cada um deles e do mimetismo. O espectro vai desde a camuflagem ou dissimulação até o aviso ou advertência, passando pelo disfarce ou engano. Os critérios para o reconhecimento do mimetismo seriam:

- convergência superficial nas linhas de divergência filética, envolvendo adaptações complexas em estrutura e função (cor, forma, odor, som, textura, campo elétrico, posição, comportamento);
- razoável microsimpatria espacial dos organismos e
- prova do efeito de um operador ou receptor de sinal na natureza, através de extensiva observação ecológica e experimentação no campo e em laboratório.

Já os critérios para o reconhecimento da coloração críptica seriam:

- padrões de cor, odor, som e/ou morfologia que tendam a ocultar o organismo;
- comportamento dissimulador e escolha de um substrato para enganar ou esconder-se de uma variedade de inimigos em potencial ou presas;
- ausência de compostos desagradáveis ou venenosos (usualmente verdadeiro, mas com algumas excessões conhecidas) e
- prova de imediata aceitação por predadores uma vez descoberto e reconhecido (também com excessões conhecidas).

Por fim, os critérios para o reconhecimento do aposematismo seriam:

- padrões de cor ou odor, ou sons de aviso (num primeiro plano); sabor ou textura ou estruturas desagradáveis (num segundo pla

no);

- ausência de comportamento dissimulador e movimento que advertem ou põe em evidência os caracteres acima em presença de inimigos;

- resistência a ataques e alta sobrevivência mesmo quando capturado;

- presença de compostos químicos desagradáveis ou venenosos e

- prova de que esses caracteres têm efeito dissuasor em predadores em ambientes naturais e em laboratórios ou experimentos na natureza.

Nesta introdução serão abordadas somente as duas formas clássicas de mimetismo: o Batesiano e o Müllleriano.

Se existe uma espécie impalatável ou protegida por ferrão, pelos irritantes ou por qualquer outro artifício e uma espécie palatável, que ganha proteção de um predador comum por guardar semelhança suficiente com a primeira espécie para ser confundida por ele temos o mimetismo chamado Batesiano. A espécie impalatável ou protegida é chamada de modelo e a espécie palatável que a imita é chamada de mímico. Além disso, o mimetismo Batesiano ainda é baseado em mais algumas premissas (SHEPPARD, 1975):

- o modelo deve ser comum, usualmente, mas não necessariamente mais comum do que o mímico;

- deve ter um padrão conspicuo, costumeiramente típico do seu grupo taxonômico;

- tanto o modelo quanto o mímico devem ser geralmente encontrados juntos na mesma área e ao mesmo tempo;

- o mímico deve ter uma grande semelhança ao modelo e

- a semelhança deve estender-se a estruturas visíveis: cor, padrão e/ou comportamento.

Este tipo de mimetismo é colocado no espectro mimético descrito anteriormente entre o disfarce ou engano e o aviso ou advertência, já que o mímico inclui-se no primeiro caso e o modelo no segundo.

O mimetismo Müllleriano caracteriza-se pela existência de duas espécies impalatáveis ou protegidas vivendo na mesma localidade e com padrão de cores similar. Desta maneira, o número de indivíduos necessários para a aprendizagem pelos predadores de que aquele padrão de cores deve ser evitado será diluído entre as duas espécies e será logicamente menor do que o número necessário se elas tivessem aparências distintas. Neste caso, não há distinção entre mímico e modelo, recebendo as espécies, então, a designação de co-mímicos. Esta teoria ainda envolve as seguintes premissas (SHEPPARD, 1975):

- todas as espécies podem ser igualmente comuns;
- a semelhança entre as formas não necessita ser tão exata quanto no mimetismo Batesiano e
- as espécies raramente são polimórficas.

O mimetismo Müllleriano coloca-se, no espectro mimético, entre os casos de aviso ou advertência, já que ambas as espécies envolvidas são tóxicas ou protegidas e apresentam coloração de aviso.

Em ambos os tipos de mimetismo, Batesiano e Müllleriano, quando mais de duas espécies apresentam o mesmo padrão fenotípico, costuma-se usar o termo "complexo mimético" ou "anel mimético".

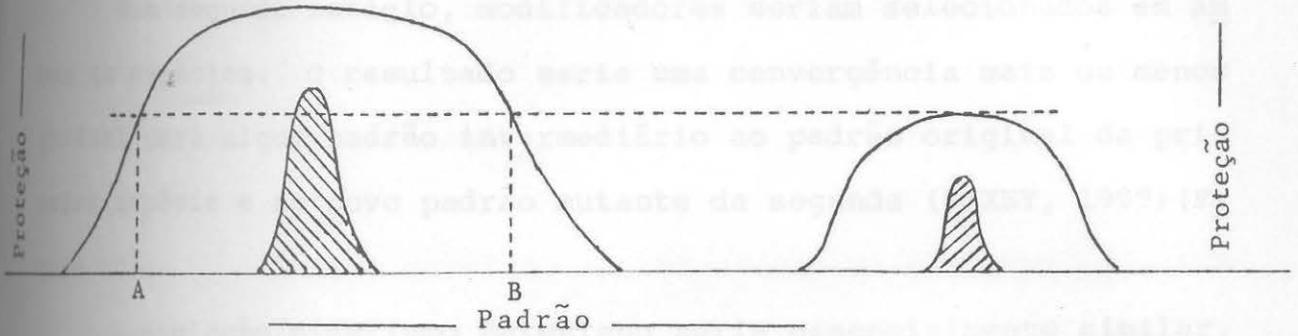
TURNER (1977) apresenta três modelos que procuram explicar a evolução do mimetismo. O primeiro deles é o da "evolução gradual",

que resultaria de um processo gradual onde a seleção direcional atuaria sobre a variação poligênica, grande parte da qual talvez já existindo na população. Este modelo coloca que, para a evolução de mímicos Mülllerianos, duas espécies impalatáveis se tornariam co-mímicas por convergência gradual para um padrão intermediário entre os apresentados pelas duas espécies parentais. A maior dificuldade é que a mudança inicial na direção do novo padrão pode provocar uma perda maior no valor adaptativo, do que seria ganho pelo mímico, inicialmente muito pobre. Para mímicos Batesianos, este modelo pode ser aplicado a um caso em que o mimetismo evoluiu a partir de um estágio num passado remoto, quando modelo e mímico eram muito mais similares. Neste caso, a evolução de uma coloração de aviso no modelo levaria o mímico a adquirir, por evolução, um padrão semelhante (DARWIN, 1874). Contudo, para explicar todos os casos de mimetismo, particularmente o Batesiano, esta hipótese encontra sérias dificuldades, uma vez que requer uma grande quantidade de argumentos especiais. Além disso, para uma espécie palatável, o padrão pode tornar-se mais conspícuo e perder uma considerável quantidade do valor adaptativo, enquanto sua semelhança ao modelo é ainda muito pobre, e a seleção direcional sobre o padrão pode não ocorrer.

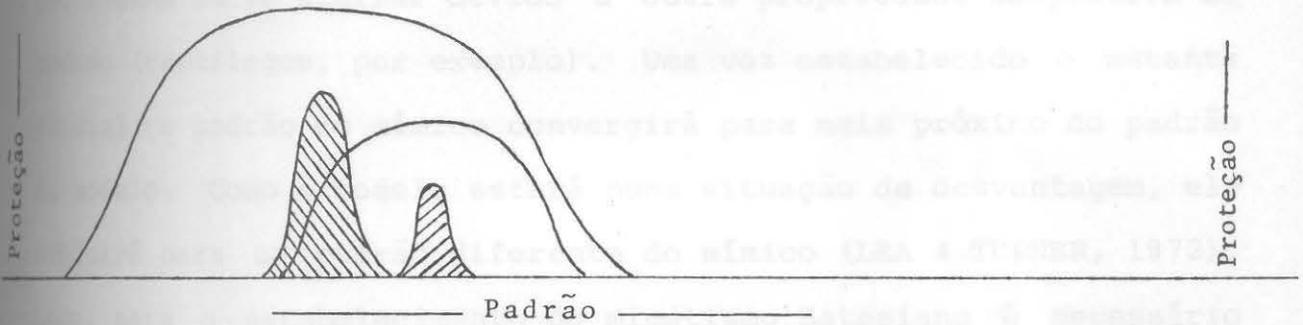
O segundo modelo é o da "evolução saltatória" que surgiu a partir de resultados de cruzamentos com mímicos Batesianos polimórficos. Estes resultados demonstraram a existência de aparentemente uma única diferença gênica entre as formas, não sendo encontrados os seus passos intermediários quando elas eram cruzadas. Isto, além de colocar mais uma dificuldade para a hipótese gradual, levou à proposta de que o mimetismo evolui a partir de um único pas-

so mutacional. PUNNETT (1915) sugeriu que o mímico usa os mesmos genes que o modelo, ambos dividindo vários sítios funcionais dentro do genoma. Contudo, isso não explica o mimetismo existente entre padrões de corpo do modelo com padrões de asas do mímico (POULTON, 1931; ROTHSCHILD, 1971), o uso de diferentes pigmentos para produzir a mesma cor no modelo e no mímico (BROWN JR., 1967; FORD, 1944) ou no mimetismo existente entre membros de diferentes ordens ou mesmo reinos.

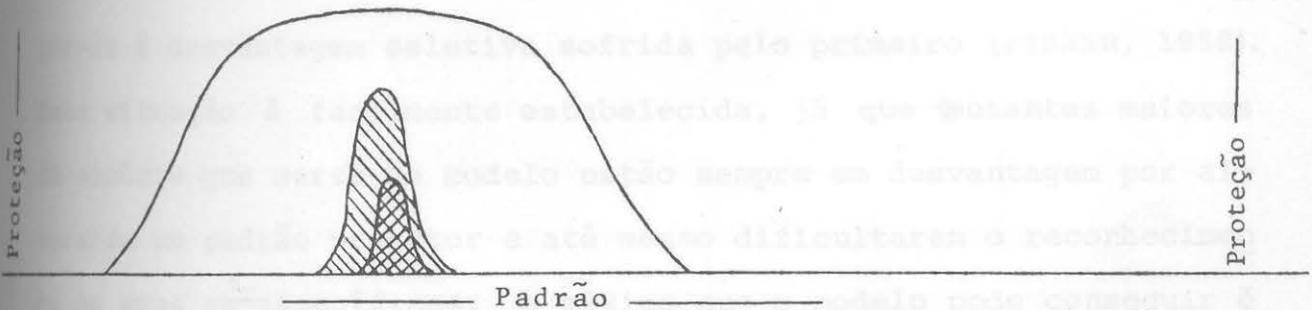
O terceiro e último modelo, que surgiu para explicar as dificuldades das teorias gradual e saltatória, foi o "modelo dos dois passos" ou "teoria multigênica". Por este modelo, a evolução do mimetismo teria lugar usualmente em dois estágios: no primeiro, uma mutação maior estabeleceria uma semelhança suficientemente boa e rápida com o modelo, para vencer a seleção contra outras funções do padrão; no segundo, ocorreria o estabelecimento de outros genes (modificadores) em outros locos que melhorariam o padrão até alcançar um alto grau de semelhança. Pelo método gráfico de Sheppard (SHEPPARD, 1962) adaptado para o mimetismo Müllleriano (SHEPPARD e cols., 1977), uma espécie impalatável ou protegida devido ao seu padrão geraria em volta de si uma curva de proteção (Figura 1a). Uma segunda espécie também impalatável ou protegida, porém num grau menor do que a primeira (por ser menos numerosa ou mais palatável) pode tornar-se um mímico Müllleriano. Para isso deve produzir um mutante o qual não necessita ter uma grande semelhança com a outra espécie, mas deve ficar dentro de um padrão onde a curva de proteção da primeira espécie é maior do que a sua curva de proteção original (Figura 1b). Neste estágio a espécie menos protegida sempre converge para a mais protegida (MARSHALL, 1908); uma con-



a. Situação inicial.



b. Uma mutação da espécie 2 menos protegida confere a ela um padrão qualquer entre A e B onde a curva de proteção da espécie 1 é maior que a da espécie 2.



c. Ocorre uma convergência gradual das duas espécies para um padrão intermediário entre o padrão original da espécie 1 com o novo padrão mutante da espécie 2.

FIGURA 1. Fases para o estabelecimento do mimetismo pela teoria dos 2 passos.

vergência gradual é impossível porque ambos os padrões são estabilizados por seleção normalizante.

Num segundo estágio, modificadores seriam selecionados em ambas as espécies. O resultado seria uma convergência mais ou menos gradual para algum padrão intermediário ao padrão original da primeira espécie e ao novo padrão mutante da segunda (DIXEY, 1909) (Figura 1c).

A evolução mimetismo Batesiano seria essencialmente similar, exceto em dois pontos: o padrão da espécie palatável não será determinado por uma curva de proteção devido à impalatabilidade, mas por alguma curva similar devido a outra propriedade adaptativa do padrão (camuflagem, por exemplo). Uma vez estabelecido o mutante inicial, o padrão do mímico convergirá para mais próximo do padrão do modelo. Como o modelo estará numa situação de desvantagem, ele evoluirá para um padrão diferente do mímico (LEA & TURNER, 1972). Logo, para o estabelecimento do mimetismo Batesiano é necessário que a troca de modificação sofrida pelo modelo diferenciando-se do mímico seja menor do que aquela de aproximação deste último; conseqüentemente, a vantagem seletiva conferida ao segundo deve sobrepor-se à desvantagem seletiva sofrida pelo primeiro (FISHER, 1958). Esta situação é facilmente estabelecida, já que mutantes maiores da espécie que serve de modelo estão sempre em desvantagem por alterarem um padrão protetor e até mesmo dificultarem o reconhecimento de seus co-específicos; o máximo que o modelo pode conseguir é uma evolução poligênica lenta. Já, para o mímico, qualquer mutação, maior ou menor, desde que seja na direção do padrão do modelo, apresenta vantagem seletiva.

Quando o primeiro estágio da evolução do mimetismo Mülleria-

no ocorre, a espécie melhor protegida ganha proteção adicional com o estabelecimento do mimetismo na segunda espécie; exatamente o o posto ocorre no mimetismo Batesiano. Contudo, em ambos os casos o mutante inicial deve ser mais bem adaptado do que o tipo selvagem e deve "saltar a lacuna" existente entre a nova função mimética e a função antiga.

Para o controle genético do mimetismo existem evidências e propostas envolvendo locos simples, supergenes e dominância (CLARKE & SHEPPARD, 1961, 1971 e 1972; CLARKE e cols., 1968; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1975a, b, c). TURNER (1977) coloca que qual^uquer hipótese para o controle genético exige uma ampliação do genoma que permita uma abundância de variação genética capaz de influenciar a expressão de outros genes e/ou um amplo número de locos, ou ao menos alelos, capazes de produzir a adaptação requerida.

Em borboletas, o mimetismo é freqüentemente limitado às fêmeas da espécie, sendo este fenômeno comum em mímicos Batesianos, mas raro em mímicos Mülllerianos. Uma possível explicação para este fenômeno seria o de que ele é resultado de seleção sexual. Por armazenarem esperma, as fêmeas são inteiramente férteis após apenas uma cópula; já o sucesso reprodutivo de um macho é proporcional ao número de vezes que ele copula. Como borboletas de ambos os sexos respondem à cor durante a corte, haveria uma seleção sexual especialmente forte contra trocas no padrão de coloração em machos (TURNER, 1978).

Um problema que tem chamado a atenção dos estudiosos é a existência, em simpatria, de anéis miméticos de padrões de cor completamente diferentes que mantêm-se distintos ao longo do tempo

sem apresentarem convergência. PAPAGEORGIS (1975) estudou vários complexos miméticos em borboletas estreitamente relacionadas taxonomicamente, coexistindo na mesma área, mas com padrões de cor completamente diferentes. Este trabalho discute, como causas das divergências, a segregação das espécies em diferentes estratos verticais, a termoregulação e a possibilidade de se tornarem pouco visíveis de acordo com a intensidade e as manchas de luz no interior da mata. Além disso, TURNER (1977) coloca que dois padrões miméticos diferentes que não são semelhantes o suficiente para permitir uma convergência gradual não podem convergir. Uma convergência de outro tipo só poderia ocorrer se o padrão menos protegido pudesse produzir um mutante que se parecesse suficientemente com o mais protegido. Uma vez que a diferença entre dois padrões é normalmente grande demais para ser transposta por uma mutação simples, torna-se virtualmente impossível uma convergência, e os anéis miméticos coexistirão indefinidamente.

BROWN JR. & BENSON (1974) citam um grande polimorfismo em *Heliconius numata*, onde são reconhecidas sete formas diferentes numa única população. Este polimorfismo, inesperado em mímicos Mülllerianos, parece ser mantido em parte pela distribuição heterogênea no espaço e no tempo de itomíneos muito mais abundantes, os quais seriam co-mímicos simpátricos das várias formas de *H. numata*. Assim, sob certas condições ambientais (entenda-se disponibilidade de co-mímicos alternativos) o polimorfismo, que é típico para mímicos Batesianos palatáveis, pode também ser seletivamente vantajoso em espécies relativamente incomuns de mímicos Mülllerianos impalatáveis.

Segundo PAPAGEORGIS (1975), o mimetismo evoluiu como um meca

nismo alternativo para borboletas, já que estas não se alimentam em locais onde seriam crípticas e sim em flores onde ficam bastante conspícuas para os predadores. ENDLER (1978), contudo, coloca que todos os padrões de coloração de borboletas oposemáticas - normalmente tidos como selecionados para um contraste máximo com o meio - também forneceria às borboletas a melhor semelhança com a parte da floresta onde voam. O "sinal de alerta" funcionaria somente quando as borboletas necessitam ser conspícuas, como em movimento entre habitats, corte aérea, visita a flores e ovoposição; em vôo normal, o mesmo padrão funcionaria pela "ausência de sinal" (non signal), por meio da coloração disruptiva ou outros tipos de camuflagem.

De acordo com BROWN JR. (no prelo), a evolução do mimetismo dar-se-ia no sentido de fornecer ao predador um duplo sinal: de advertência, pela coloração oposemática, e de dissimulação, pela ausência do sinal.

Se a teoria do mimetismo é válida, então predadores devem encontrar certas espécies impalatáveis, devem aprender a evitá-las quando avistadas e devem também evitar, quando avistadas, as espécies mímicas as quais eles consumiriam se já não tivessem experimentado o modelo (TURNER, 1977). Para a verificação desta hipótese, uma série de experimentos foi realizada, até hoje sempre demonstrando a efetividade do mimetismo. BROWER (1958a, b, c) realizou testes em laboratório oferecendo a pássaros, borboletas impalatáveis (modelos) e mímicos palatáveis, verificando que, quando os mímicos eram oferecidos depois de uma série de modelos, estes eram rejeitados pelos predadores. SHEPPARD (1961) cita experimentos que confirmam, em laboratório, a efetividade de um mimetismo, mesmo im

perfeito, em borboletas. BROWER & BROWER (1962) verificaram na natureza que a alta frequência da forma mimética de *Parides glaucus* coincidia com áreas de abundância do seu modelo *Battus philenor*, enquanto a sua forma não mimética prevalecia onde o modelo era raro, independente da latitude, excluindo uma explicação por adaptação ambiental. WALDBAUER & STERNBURG (1976) também apresentam evidências da efetividade do mimetismo na natureza trabalhando com alguns saturnídeos mímicos de borboletas do gênero *Battus*. ROTSCCHILD (1971) ainda coloca que, na natureza, algumas espécies impalatáveis principiam o seu período de vôo antes dos mímicos. Existe então uma boa evidência de que na natureza o mimetismo protege até certo ponto o indivíduo da predação e que, quando o modelo se torna raro, o mimetismo progressivamente perde o seu valor adaptativo e a semelhança entre o modelo e o mímico tende a ser rompida (SHEPPARD, 1961).

TURNER (1977) coloca que aves, répteis e anfíbios possuem o comportamento necessário para serem enganados por borboletas miméticas: eles provam os modelos, rejeitam-nos, aprendem a evitá-los e, então, confundem os mímicos com os modelos. Este comportamento ocorre com predadores em cativeiro ou livres e com presas reais ou artificiais. São citados também diversos registros de borboletas impalatáveis com marcas de bicadas nas asas e, além destes, registros de predação por lagartos, anfíbios e roedores.

Algumas espécies de lepidópteros adquirem substâncias químicas tóxicas ou ativas de alguma outra forma de suas plantas hospedeiras, tornando-se impalatáveis para muitos predadores em potencial. Estas espécies apresentam coloração de aviso como advertência da sua impalatabilidade e servem como modelos em complexos mi-

miméticos Batesianos e Mülllerianos. Papilionídeos da tribo Troidini alimentam-se especificamente em plantas do gênero *Aristolochia* (Aristolochiaceae) (ROTHSCHILD & JORDAN, 1906; MUNROE, 1960; EHR- LICH & RAVEN, 1964), sendo alguns dos poucos herbívoros que podem usá-las como recurso alimentar (D'ARAUJO E SILVA e cols., 1968; RAUSHER, 1979). As plantas do gênero *Aristolochia* caracteristica- mente contêm ácidos aristolôquicos (nitrofenantrenos), que possuem efeitos farmacológicos em vertebrados (HOEHNE, 1942; VON EUW e cols., 1968) e restringem fortemente o seu consumo por alguns inse- tos (BERNAYS & CHAPMAN, 1977; RAUSHER, 1979a). Além disso, ainda ocorrem nestas plantas vários alcalóides benzilizoquinolínicos, ses- quiterpenos e outros componentes secundários (FRAENKEL, 1959; HEG- NAUER, 1964).

Entretanto, a impalatabilidade é um conceito relativo; algu- mas espécies podem ser tóxicas para alguns predadores e não para outros, enquanto outras espécies podem simplesmente ser desagradá- veis como alimento sem serem tóxicas (OWEN, 1971). Além disso, a proteção oferecida pela impalatabilidade está ainda na dependência de quão faminto está o predador (SEXTON e cols., 1966).

1.2 - Dinâmica Populacional de Anéis Miméticos de Borboletas

A própria teoria do mimetismo já coloca limitações quanto à distribuição geográfica e a frequência relativa de espécies envol- vidas num complexo mimético. No mimetismo Batesiano, o mímico de- ve estar dentro dos limites de distribuição geográfica do modelo e deve estar, preferencialmente, numa frequência menor que o modelo, para evitar que um número muito grande de encontros mímico-predador

faça com que esse último associe o seu padrão de coloração com palatabilidade.

Já no mimetismo Müllleriano, não acontece uma correspondência exata nas distribuições geográficas dos co-mímicos, uma vez que ambas são protegidas pela sua própria coloração de aviso. Entretanto, apesar de não ser precisa, uma correlação nas suas distribuições normalmente ocorre.

Além disso, a distribuição e a abundância das espécies está na dependência de todos os fatores concernentes à ecologia. A interação de todos estes fatores é que pode explicar o porque de uma espécie existir num determinado local, por que ela persiste ou não num determinado habitat, por que coexistem combinações de determinadas espécies, por que uma espécie existe numa determinada densidade e por que as comunidades são estruturadas da maneira como são.

Existe uma série de fatores limitantes para o tamanho das populações das espécies pertencentes a um anel mimético. GILBERT & SINGER(1975) fizeram uma boa revisão sobre o assunto e a listagem a seguir é baseada nela.

Os recursos larvais são muito importantes, uma vez que as larvas das borboletas são geralmente confinadas a plantas hospedeiras taxonômica e quimicamente relacionadas e frequentemente a uma única espécie. Assim, dificilmente populações de borboletas, ou de outros insetos dependentes de uma planta hospedeira para suas larvas, ultrapassarão um número limite para o qual as plantas disponíveis se tornam insuficientes. Existem evidências de populações de borboletas onde as fêmeas ovopositam em diferentes plantas hospedeiras possíveis conforme a abundância de cada uma delas. Além disso, se no mesmo local ocorrem borboletas relacionadas, a competição

por uma mesma planta hospedeira pode ocasionar a evolução de preferência para ovoposição em folhas novas ou velhas, na face dorsal ou ventral das folhas ou ainda em folhas com maior ou menor insolação. YOUNG (1971) propõe uma correlação entre o crescimento vegetativo de *Aristolochia veraguensis* e o tamanho populacional de *Battus polydamas*.

Os recursos alimentares disponíveis para os adultos podem limitar a densidade populacional para uma espécie. Todas as indicações são de que os adultos são, como espécie, menos específicos e mais oportunistas na alimentação do que as suas larvas, contudo padrões definidos existem. Alguns estudos sugerem que a existência de recursos alimentares para os adultos é um dos mais importantes fatores que interagem para limitar o tamanho e a flutuação das populações (EHRLICH & GILBERT, 1973; GUS, 1982; ROMANOWSKI, 1982).

É freqüentemente observado também que espécies de borboletas têm a sua distribuição muito mais restrita do que a dos seus recursos alimentares para larvas (plantas hospedeiras) e adultos (fontes de néctar). Isto é devido a uma preferência por uma determinada região dentro de um habitat com relação à temperatura e insolação, por exemplo.

O parasitismo pode ser um dos fatores que regulam as populações de borboletas. Entretanto, o modo e o grau como essa regulação ocorre ainda não é adequadamente entendido.

A predação é um fator obviamente importante para a determinação da densidade e das flutuações populacionais. Além disso, a predação é a pressão seletiva responsável pelo aparecimento de estratégias adaptativas como o mimetismo. SHEPPARD (1961) cita que a predação por alguns pássaros é diferencial conforme a abundância

da presa, mas que, ao contrário do que seria de se esperar, não se concentra na espécie mais comum e sim nas espécies de frequência média. Se este fenômeno é geral restariam duas saídas para as espécies de frequência intermediária: ou tornarem-se altamente variáveis ou tornarem-se mímicos de alguma espécie de frequência alta. A predação pode ocorrer, não só sobre os adultos, mas também sobre os ovos e larvas por invertebrados ou pássaros.

Agentes patogênicos como vírus, bactérias ou fungos podem algumas vezes ser responsáveis por boa parte da mortalidade. Frequentemente estes agentes atuam com dependência da densidade.

O clima atua como um fator fundamental sobre o tamanho das populações de borboletas. As borboletas são muito sensíveis a extremos de temperatura, especialmente a temperaturas baixas. As variações na temperatura podem alterar a distribuição das borboletas provocando extinção e recolonização.

Em qualquer habitat sazonal, onde os recursos não são disponíveis ou o clima não permite sobrevivência dos adultos em alguma época do ano, é grande o número de espécies que apresenta alterações nos seus padrões de fenologia e voltinismo. Podem ocorrer variações no tempo do aparecimento de diferentes espécies em uma estação (fenologia) e no número de gerações de uma mesma espécie durante o período de crescimento (voltinismo). Para espécies não migrantes, o mecanismo que controla a fenologia é a diapausa, que pode ser desencadeada ou interrompida por diferentes fatores conforme a espécie (fotoperíodo por exemplo). Em teoria, o tempo de aparecimento poderia ser um controle acurado para evitar a coexistência de espécies competidoras dentro de um habitat.

O número de indivíduos numa população varia também com os mo

vimentos realizados pelas borboletas. Assim poderiam ocorrer modificações por emigração e imigração. Muitas borboletas movem-se tipicamente por distâncias muito curtas. Espécies não migratórias, dentro de um ambiente, possuem distribuições espaciais e temporais restritas a áreas relativamente pequenas, onde o habitat é favorável. YOUNG (1971a), por exemplo, observou que populações de *Battus polydamas polydamas* possuem uma baixa mobilidade, sendo os machos mais territoriais e as fêmeas mais váveis. Várias investigações feitas com a espécie *Heliconius erato phyllis* no Rio Grande do Sul, citadas ao longo desta dissertação, indicam uma pequena mobilidade. Dentro dos papilionídeos, de acordo com ADAMS (1973), ocorre uma alta proporção de espécies "endêmicas".

1.3 - Objetivos

Devido à inexistência de dados sobre aspectos populacionais de papilionídeos do Rio Grande do Sul, envolvendo períodos longos de observação contínua, o presente trabalho desenvolveu-se com os seguintes objetivos:

1. Analisar as variações no tamanho populacional de um grupo de borboletas miméticas que inclui mímicos Batesianos e Mülllerianos.
2. Determinar as plantas hospedeiras para ovoposição, na tentativa de caracterizar as estratégias adaptativas das borboletas envolvidas.
3. Analisar alguns parâmetros demográficos, tais como longevidade e dispersão.

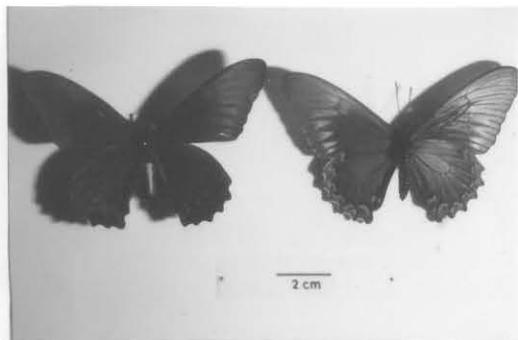
2 - MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo envolve 8 espécies de 4 gêneros de papilionídeos que incluem tantos mimicos Batesianos como Mülllerianos. São elas *Battus polystictus*, que é co-mímico de *Battus polydamas*; *Papilio hectorides*, cujo macho não mimetiza enquanto a fêmea, na sua forma típica, mimetiza *Parides agavus* e, na sua forma *melania*, mimetiza *Battus perrhebus*; por fim, *Parides anchises* é modelo para *Graphium lisithous rurik* (que de asas fechadas é bastante semelhante a *Battus perrhebus*) e para *Papilio anchisiades*. As duas primeiras espécies constituem o anel "preto-amarelo" e as restantes o anel "preto-vermelho" (ARAÚJO & VALENTE, 1981).

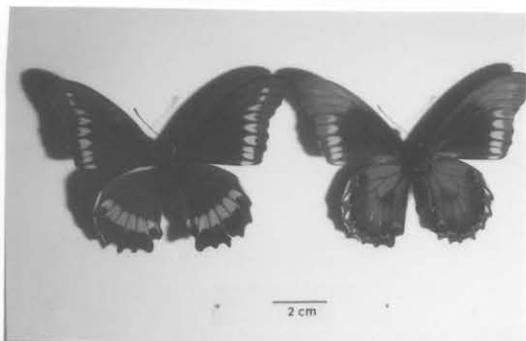
Uma representação esquemática dos grupos miméticos estudados no presente trabalho pode ser observada na Figura 2. Os fenótipos de cada espécie estão na Figura 3 (de a até l).

Os gêneros *Battus* e *Parides*, pertencentes à tribo Troidini, possuem plantas hospedeiras para ovoposição do gênero *Aristolochia* (Aristolochiaceae), adquirindo daí sua impalatabilidade para muitos predadores em potencial (BROWN JR. e cols., 1981). Já o gênero *Papilio* utiliza rutáceas e piperáceas para ovoposição. O gênero *Graphium* utiliza verbenáceas, magnoliáceas e solanáceas. A espécie *Graphium lisithous* ovoposita especificamente em solanáceas.

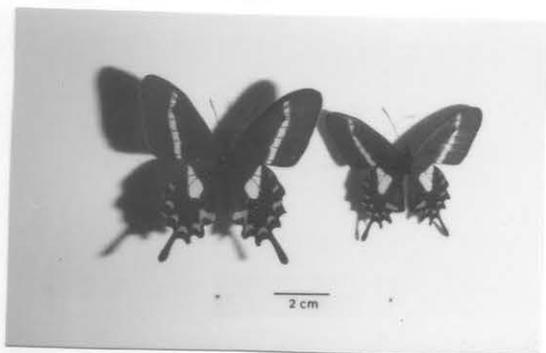
Todas estas espécies são multivoltinas e apresentam o Rio



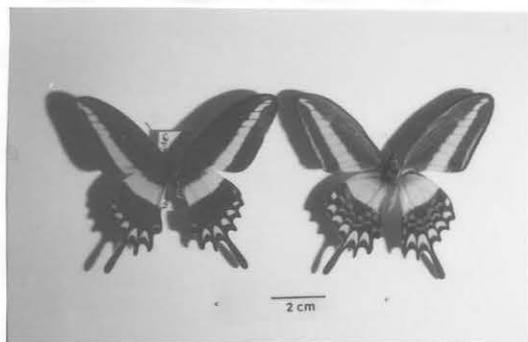
a. *Battus polystictus*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



b. *Battus polydamas*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



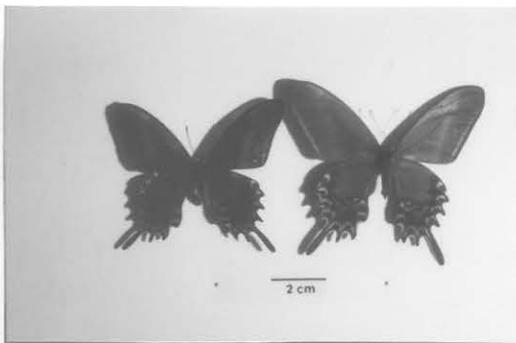
Papilio agavus. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



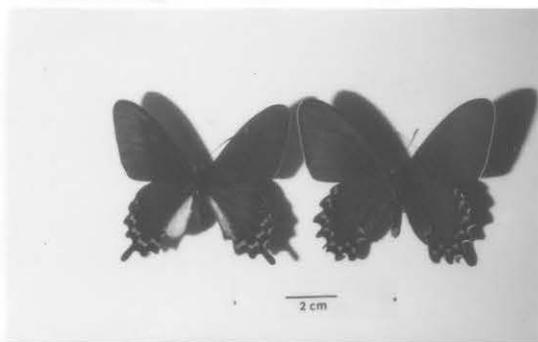
Papilio hectorides (♂). Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



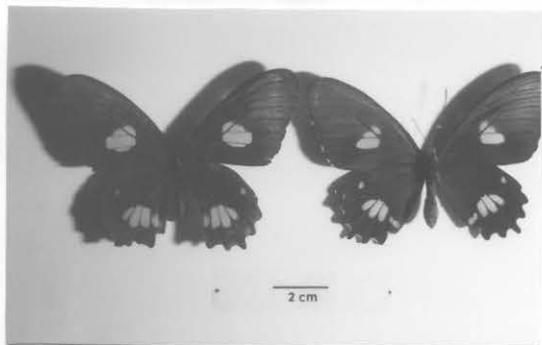
Papilio hectorides (♀). Vista dorsal.



Papilio hectorides ♀ fa. *melania*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



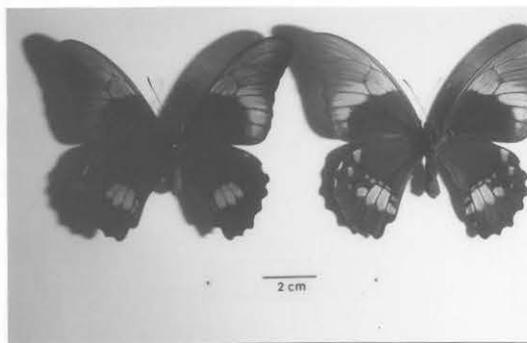
g. *Battus perrhebus*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



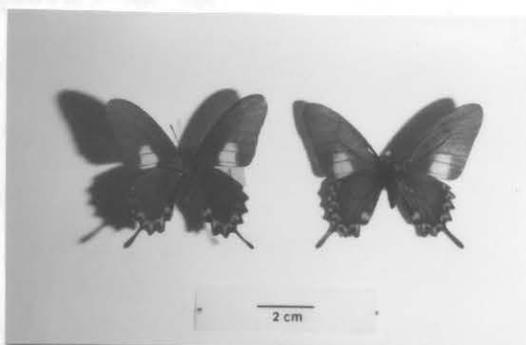
h. *Parides anchises*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



i. *Parides anchises* com mancha branca das asas anteriores bastante reduzidas. Vista dorsal.



j. *Papilio anchisiades*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).



1. *Graphium lisithous rurik*. Vistas dorsal (esq.) e ventral (dir.).

Grande do Sul ou o norte da Argentina como o seu limite de distribuição geográfica ao sul, preferindo climas mais secos e quentes (D'ALMEIDA, 1966; BROWN, 1980).

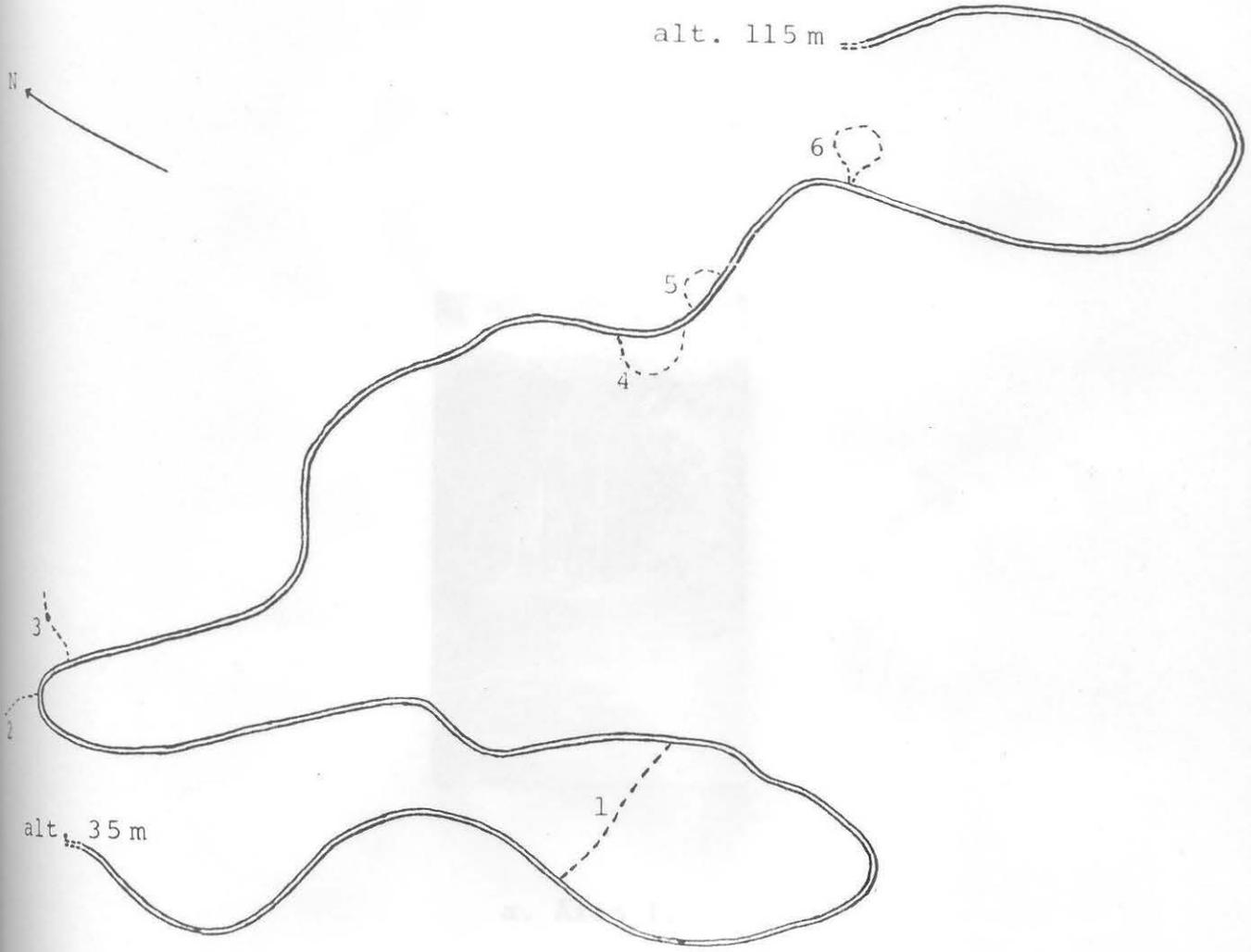
O trabalho foi desenvolvido no Morro Santana em Porto Alegre (RS), distante aproximadamente 10 km para leste do centro da cidade. O clima do local é, segundo a classificação de Koppen, do tipo Cfa, isto é, subtropical temperado quente sempre úmido, com a temperatura do mês mais quente superior a 22°C e a do mês mais frio superior a 3°C. Os dados a respeito do clima ao longo do período de estudo podem ser encontrados no Apêndice.

A altitude máxima do Morro Santana é de 311 m; a área de estudo está compreendida entre as cotas de 35 e 115 m.

A vegetação original do local era a mata pluvial mais ou menos característica, porém dela pouco resta hoje em dia (RAMBO, 1954). Atualmente, cobre o Morro Santana uma vegetação secundária ou até terciária composta predominantemente, na área de estudo, de um matto de mirtáceas do gênero *Eucaliptus* com um sub-bosque de espécies nativas.

A área específica de estudo é uma estrada de aproximadamente 1.200 m de extensão, que vai desde a base até o topo do Morro. Ela é cortada em vários pontos por picadas que penetram na mata que a rodeia. A Figura 4 mostra um esquema da área de estudo e a Figura 5 (a até q) mostra alguns aspectos do local; na legenda de cada fotografia consta o número da área ali representada conforme convenção usada nos resultados deste trabalho. Além da estrada, apenas as picadas principais (que são as constantes na Figura 4) eram percorridas.

Quanto às fontes de néctar para as borboletas, cabe salien-



Escala: 1 cm = 25 m

1, 2 e 3 = picadas
4, 5 e 6 = clareiras

FIGURA 4. Esquema da área de estudo.



a. Área 1.

FIGURA 5. Aspectos do local em estudo.



b. Área 2.



c. Área 3.



d. Área 4.



e. Área 5.



f. Área 6.

h. Área 2.



g. Área 7.



h. Área 8.



i. Área 9.



j. Área 10.



1. Área 11.



m. Área 12.



n. Área 13.



o. Área 14.



p. Área 15.



q. Área 16.

tar, nesta área, a presença, além do eucalipto (*Eucalyptus* spp. - Myrtaceae), do camarã (*Lantana camara* - Verbenaceae), do topete-de-cardeal (*Calliandra twediei* - Leguminosae), do *Eupatorium* sp. (Compositae) e da paineira (*Chorisia speciosa* - Bombacaceae).

O método utilizado foi o da captura-marcação-recaptura, cada borboleta sendo individualizada por um número. A captura era feita com rede entomológica e a marcação dos adultos, na face ventral das asas anteriores, feita com caneta para retro-projetor com tinta permanente de secagem rápida. Além da marcação, era examinada a genitália externa para a determinação do sexo e, em *Parides anchises*, o tamanho relativo da mancha branca da asa anterior, devido à grande variabilidade apresentada. Neste processo procurava-se evitar ao máximo qualquer dano aos indivíduos que pudesse porventura afetar a sua sobrevivência.

As visitas ao local de estudo foram feitas semanalmente durante o período compreendido entre 06 de março de 1982 e 29 de junho de 1983. O tempo de permanência variou entre 1 e 3 horas, sendo feito, no mínimo, um percurso completo de ida e volta na estrada e picadas principais.

Além da captura e marcação de adultos, eram examinadas, sistematicamente, as plantas hospedeiras, especialmente as do gênero *Aristolochia*, para a verificação do seu estado geral e observação de ovos e larvas. Alguns ovos e larvas encontrados eram coletados, e o seu tempo de desenvolvimento era acompanhado em laboratório à temperatura ambiente. O acondicionamento era feito em potes plásticos forrados com papel absorvente levemente umedecido até ser atingida a fase de 4º estágio, quando eram transferidos para caixas de papelão com tampa de tela, a fim de proporcionar-se

local adequado para as larvas empuparem. Quando não coletados, os ovos e larvas eram sistematicamente procurados nas semanas subsequentes, na tentativa de acompanhar-se o desenvolvimento na natureza.

Ao longo do trabalho foram capturados 339 indivíduos adultos. Foram observados 91 ovos, sendo 48 coletados, e 70 larvas, sendo 54 coletadas.

1.1 - Características do local de estudo

Para a caracterização do local de estudo, o caminho percorrido foi dividido em 16 áreas numeradas conforme a Figura 6. A numeração citada a seguir se refere, sempre, a essa figura. As fotografias de cada área encontram-se no Anexo 2 (p. 14 a 21).

De acordo com as observações realizadas ao longo deste estudo, as 16 áreas podem ser agrupadas, quanto à insolação, em três classes distintas: com boa insolação (no mínimo 4 horas diárias de luz solar direta nos meses de inverno), com insolação média (de 2 a 3 horas diárias de luz solar direta nos meses de inverno) e com insolação pobre (com menos de 2 horas diárias de luz solar direta nos meses de inverno).

Com base nesse critério, podem ser classificadas como áreas de boa insolação as de números 1, 4, 7, 9, 12, 13 e 16; como áreas de insolação média as de números 3, 5, 10 e 15, e como áreas de insolação pobre as de números 2, 6, 8, 11 e 14.

Havia fontes de néctar disponíveis para a alimentação das borboletas adultas ao longo de toda área de estudo. Algumas áreas se destacavam pela grande abundância de determinadas plantas floríferas.

3 - RESULTADOS

3.1 - Características do Local de Estudo

Para a caracterização do local de estudo, o caminho percorrido foi dividido em 16 áreas numeradas conforme a Figura 6. A numeração citada a seguir se refere, então, a essa figura. As fotografias de cada área encontram-se na Figura 5 (de a até q).

De acordo com as observações realizadas ao longo deste estudo, as 16 áreas podem ser agrupadas, quanto à insolação, em três classes distintas: com boa insolação (no mínimo 4 horas diárias de luz solar direta nos meses de inverno), com insolação média (de 2 a 4 horas diárias de luz solar direta nos meses de inverno) e com insolação pobre (com menos de 2 horas diárias de luz solar direta nos meses de inverno).

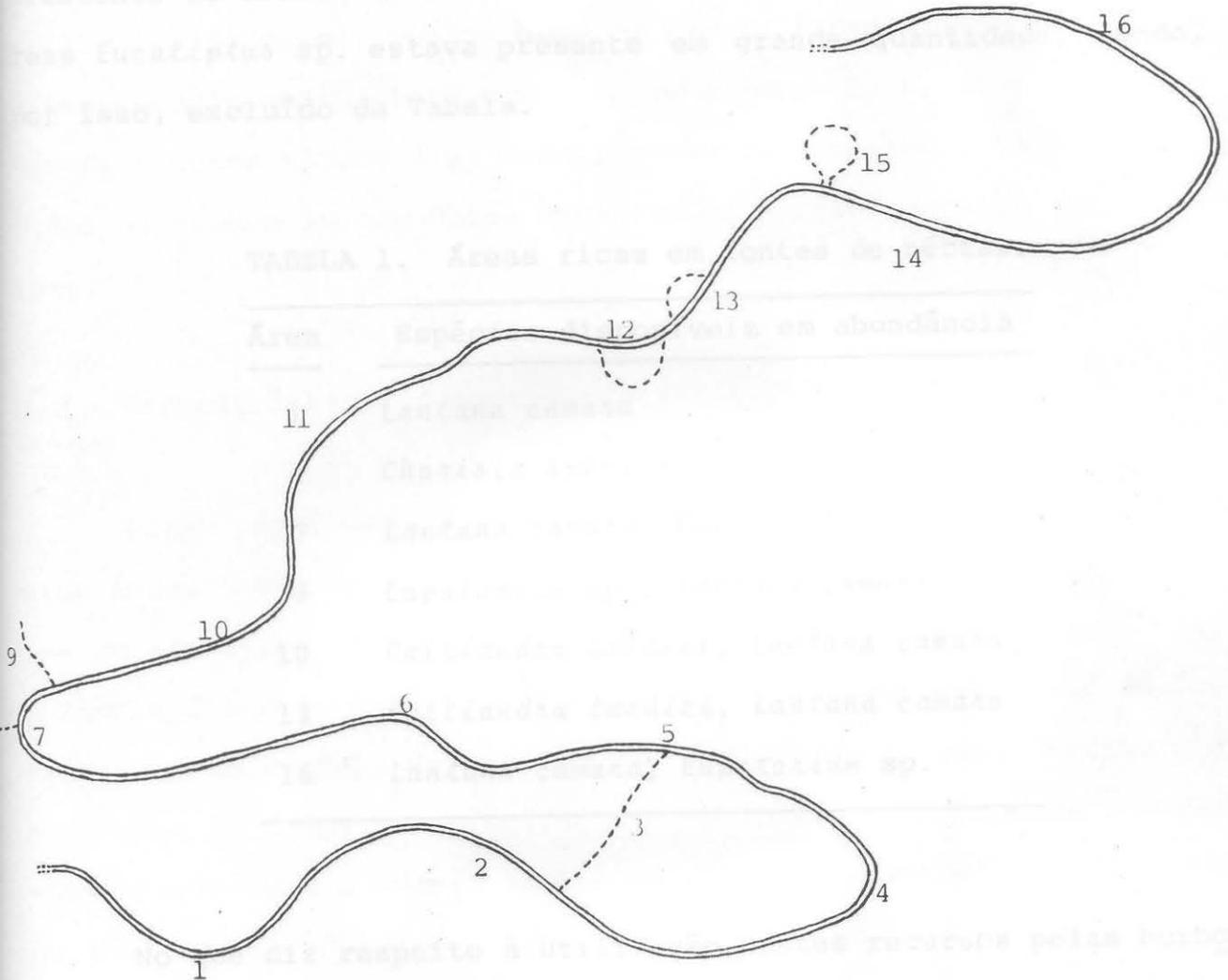
Com base nesse critério, podem ser classificadas como áreas de boa insolação as de números 1, 4, 7, 9, 12, 13 e 16; como áreas de insolação médias de números 3, 5, 10 e 15, e como áreas de insolação pobre as de números 2, 6, 8, 11 e 14.

Havia fontes de néctar disponíveis para a alimentação das borboletas adultas ao longo de toda área de estudo. Algumas áreas porém, destacavam-se pela grande abundância de determinadas plantas com flores.

Na Tabela 1 estão relacionadas as áreas por onde foram feitas as coletas de insetos e as espécies que se salientam por sua abundância. Para cada área, as espécies citadas estão em ordem de decréscimo de abundância. Cabe ainda salientar que em todas as áreas *Fucalipia* sp. estava presente em grande quantidade. Por isso, excluiu-se da Tabela.

TABELA 1. Áreas ricas em insetos do estudo

Área Espécies mais abundantes em abundância



Obs.: a posição do número corresponde aproximadamente ao ponto médio de cada área.

FIGURA 6. Localização das áreas em que foi dividido o local de estudo.

Na Tabela 1 estão relacionadas as áreas particularmente ricas em fontes de nêctar e as espécies que se salientavam como mais abundantes. Para cada área, as espécies citadas estão em ordem de crescente de abundância. Cabe ainda salientar que em todas as áreas *Eucalyptus* sp. estava presente em grande quantidade, sendo, por isso, excluído da Tabela.

TABELA 1. Áreas ricas em fontes de nêctar.

Área	Espécies disponíveis em abundância
1	<i>Lantana camara</i>
4	<i>Chorisia speciosa</i>
7	<i>Lantana camara</i> , <i>Calliandra twediei</i>
9	<i>Eupatorium</i> sp., <i>Lantana camara</i>
10	<i>Calliandra twediei</i> , <i>Lantana camara</i>
13	<i>Calliandra twediei</i> , <i>Lantana camara</i>
16	<i>Lantana camara</i> , <i>Eupatorium</i> sp.

No que diz respeito à utilização destes recursos pelas borboletas, foram observadas *B. perrhebus* e *P. anchises* se alimentando em todas elas, *Papilio hectorides* apenas em *Calliandra turdeii* e *Lantana camara* e *P. agavus* em *Lantana camara* e *Eucalyptus* sp. As demais borboletas, de freqüência mais baixa, não foram observadas alimentando-se.

No local de estudo encontravam-se presentes plantas hospedeiras para todas as espécies envolvidas, mas este trabalho se deteve apenas nas do gênero *Aristolochia*, por conferir propriedades tóxi-

cas às borboletas dos gêneros *Battus* e *Parides*.

Encontrou-se apenas a espécie *Aristolochia triangularis* (Figura 7), sendo que a sua distribuição era mais ou menos geral, ocorrendo em todas as áreas mas com particular abundância em 12, 13 e 16. Apesar disso, poucos ovos ou larvas foram observados nestas áreas, predominando, isto sim, nas de números 2, 5, 11 e 14, quase sempre a pouca altura e em locais bastante sombrios. Além disso, todos os ovos e larvas foram encontrados na face abaxial das folhas.

3.2 - Características Demográficas das Espécies Estudadas

Foram capturados e marcados 339 indivíduos de todas as espécies desde o mês de março de 1982 até o mês de maio de 1983. Para que se tenha uma idéia da quantidade total de indivíduos por área, a Tabela 2 indica o número de capturas e recapturas em cada um dos segmentos do caminho durante todo o período de estudo. A figura 8 apresenta os dados em percentagem e em forma de histograma. Pode-se observar que o número máximo de capturas e recapturas foi de 49 (nas áreas 7 e 13) e o número mínimo foi de 5 (área 3).

A Tabela 3 apresenta o número de capturas por sexo nos diversos meses de estudo, para todas as espécies. Nota-se um excesso de machos capturados particularmente para as espécies mais frequentes, como *Battus perrhebus* e *P. anchises*. Para as demais, espécies torna-se difícil uma generalização.

A figura 9 mostra a proporção sexual (Machos/total) nas duas espécies citadas acima. Deve-se salientar que *P. anchises* não foi capturada em outubro e novembro de 1982, embora tenha sido observa



FIGURA 7. *Aristolochia triangularis*.

FIGURA 8. Porcentaje de capturas e identificación por área.

TABELA 2. Número total de capturas e recapturas por área.

Área	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	TOTAL
n	25	15	5	39	19	16	49	8	11	26	19	26	49	22	8	26	363

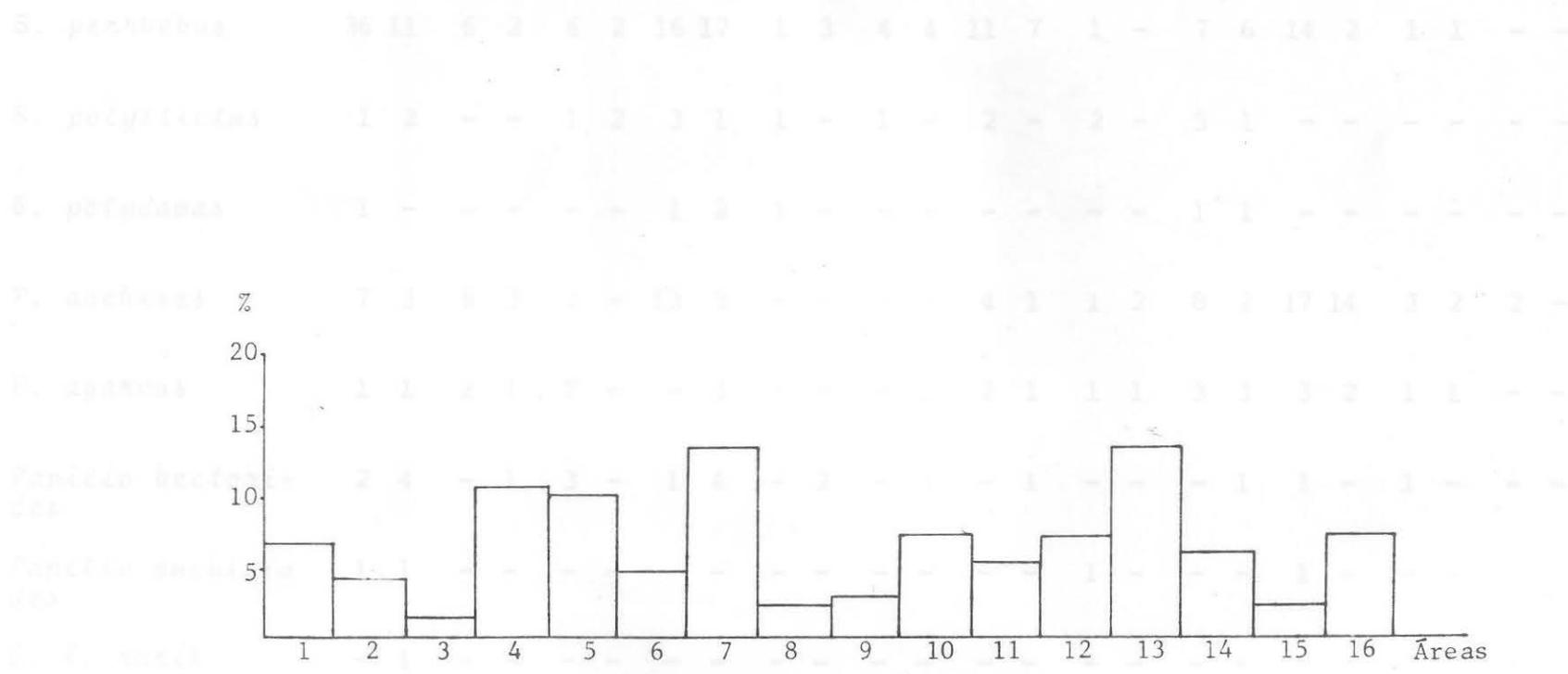


FIGURA 8. Porcentagem de capturas e recapturas por área.

TABELA 3. Número de capturas por sexo ao longo do estudo para todas as espécies.

Espécies	1982												1983											
	Mar		Abr		Ago		Set		Out		Nov		Dez		Jan		Fev		Mar		Abr		Mai	
	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
<i>B. perrhebus</i>	36	11	6	2	6	2	16	17	1	3	4	4	11	7	1	-	7	6	14	2	1	1	-	-
<i>B. polystictus</i>	1	2	-	-	1	2	3	1	1	-	1	-	2	-	2	-	5	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. polydamas</i>	1	-	-	-	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. anchises</i>	7	3	8	3	2	-	13	3	-	-	-	-	4	1	1	2	8	2	17	14	3	2	2	-
<i>P. agarvus</i>	1	1	2	1	2	-	-	3	-	-	-	1	2	1	1	1	3	3	3	2	1	1	-	-
<i>Papilio hectorides</i>	2	4	-	1	3	-	1	4	-	2	-	3	-	1	-	-	-	1	1	-	1	-	-	-
<i>Papilio anchisia</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>G. l. nurik</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

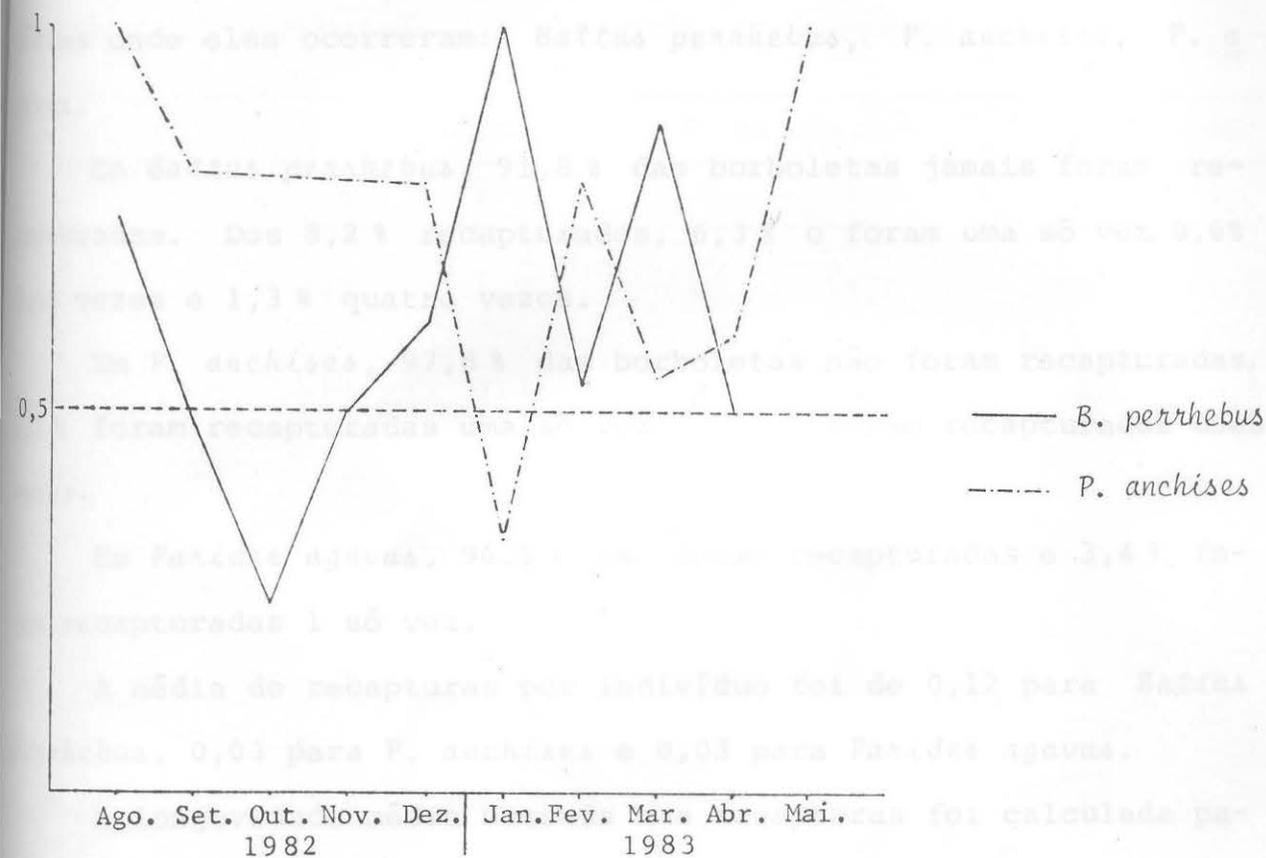


FIGURA 9. Proporção sexual (machos/total) das duas espécies mais frequentes.

da em vôo. Por isso, a linha que une o mês de setembro ao mês de dezembro representa apenas uma estimativa grosseira. Além disso, o gráfico só apresenta os dados a partir de agosto de 1982, por ser este o período onde a captura de borboletas foi contínua.

A Tabela 4 mostra a distribuição das recapturas nas três espécies onde elas ocorreram: *Battus perrhebus*, *P. anchises*, *P. agavus*.

Em *Battus perrhebus*, 91,8% das borboletas jamais foram recapturadas. Dos 8,2% recapturados, 6,3% o foram uma só vez, 0,6% duas vezes e 1,3% quatro vezes.

Em *P. anchises*, 97,8% das borboletas não foram recapturadas, 1,1% foram recapturadas uma só vez e 1,1% foram recapturadas duas vezes.

Em *Parides agavus*, 96,6% não foram recapturadas e 3,4% foram recapturadas 1 só vez.

A média de recapturas por indivíduo foi de 0,12 para *Battus perrhebus*, 0,03 para *P. anchises* e 0,03 para *Parides agavus*.

A longevidade média baseada nas recapturas foi calculada para as três espécies acima. *Battus perrhebus* apresentou uma longevidade média de 15,6 dias, *P. anchises* de 10 dias e *Parides agavus* de 21 dias. O tempo entre a captura e a última recaptura variou de 6 até 30 dias.

Os dados a respeito da distância entre o local da captura e o da recaptura estão na Tabela 5. Em *Battus perrhebus*, 88,9% foram recapturados em locais diferentes e 11,1% no mesmo local; em *P. anchises*, 66,7% em local diferente e 33,3% no mesmo local e, em *P. agavus*, 100% das recapturas foram no mesmo local.

A distância máxima entre o local da captura e o local da re-

TABELA 4. Distribuição das recapturas por espécie.

Recapturas	<i>B. pennrhebus</i>		<i>P. anchises</i>		<i>P. agarvus</i>	
	n	%	n	%	n	%
0	145	91,8	93	97,8	28	96,6
1	10	6,3	1	1,1	1	3,4
2	1	0,6	1	1,1	0	0
3	0	0	0	0	0	0
4	2	1,3	0	0	0	0
Soma	158	100	95	100	29	100
Média	0,12	-	0,03	-	0,03	-

TABELA 5. Localização das recapturas por espécie.

	<i>B. perrhebus</i>		<i>P. anchises</i>		<i>P. agarvus</i>	
	n	%	n	%	n	%
Mesmo local	2	11,1	1	33,0	1	100
Local diferente	16	88,9	2	67,0	0	0
TOTAL	18*	100	3*	100	1	100

* As diversas recapturas de um mesmo indivíduo estão incluídas nos valores totais em *B. perrhebus* e *P. a. nephalion*.

captura foi em *B. perrhebus* entre as áreas 4 e 14, representando a proximadamente 600 m. pela estrada. Contudo, esta distância é menor se medida em linha reta através da mata (150 m.).

As Figuras de 10 até 13 apresentam os gráficos das frequências de capturas em cada grupo mimótico durante o período de março de 1982 a maio de 1983, estando incluídas as recapturas.

A Figura 10 mostra o gráfico com as frequências de capturas de *B. polystictus* e *B. polydamas* (co-mímicos). *Battus polystictus* aparece em maior frequência, tendo indivíduos capturados em março de 1982, de agosto a outubro de 1982 e do final de novembro de 1982 até o início de março de 1983. O número máximo de indivíduos capturados em um dia foi de 3 no dia 25/08/82. *Battus polydamas* apresenta capturas apenas nos meses de março, setembro e outubro de 1982 e fevereiro de 1983, e o número máximo de indivíduos capturados em um dia foi de 2 no dia 15/09/82. Nota-se, de qualquer maneira, que se trata de duas espécies pouco frequentes.

O gráfico da Figura 11 mostra a frequência de capturas de *P. agavus* (modelo) e *Papilio hectorides* (macho não mimético e fêmea mimética). As capturas da fêmea de *Papilio hectorides* fa. *melania* estão representadas à parte já que é mímica de *B. perrhebus*. *P. agavus* aparece com uma frequência maior com capturas nos meses de março, abril, agosto e setembro de 1982 e de novembro de 1982 até o início de abril de 1983. O número máximo de indivíduos capturados em um dia foi de 3 no dia 09/02/83. *Papilio hectorides* (excluída a ♀ fa. *melania*) apresenta uma frequência de capturas menor e estas ocorreram nos meses de março, abril, agosto e setembro de 1982 e fevereiro, março e abril de 1983. No mês de março de 1982, *Papilio hectorides* na sua forma típica apareceu com maior frequên-

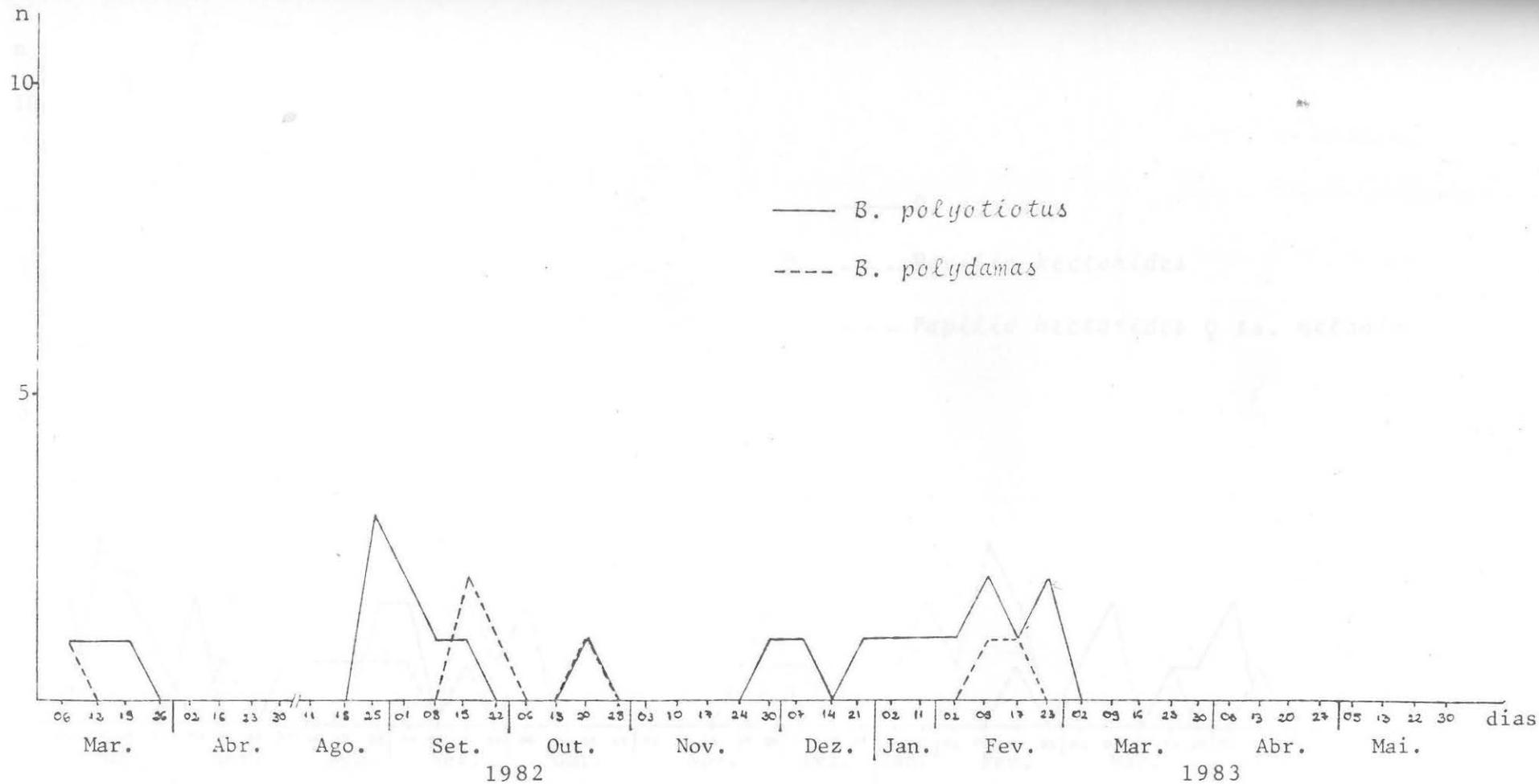


FIGURA 10. Frequência de capturas para *B. polystictus* e *B. polydamas*.

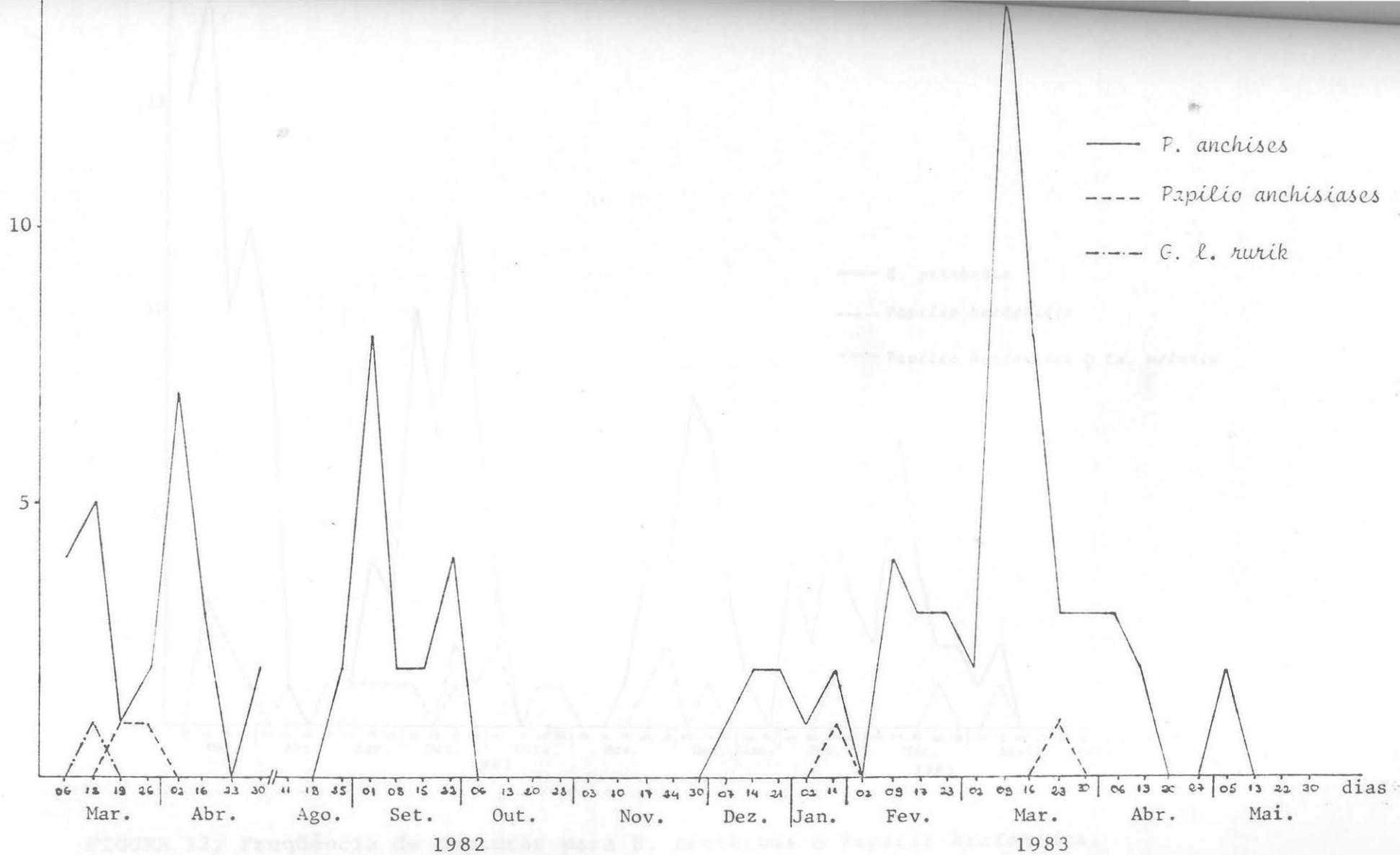


FIGURA 12. Frequência de capturas para *P. a. nephalion*, *Papilio anchisiades* e *G. l. rurik*.

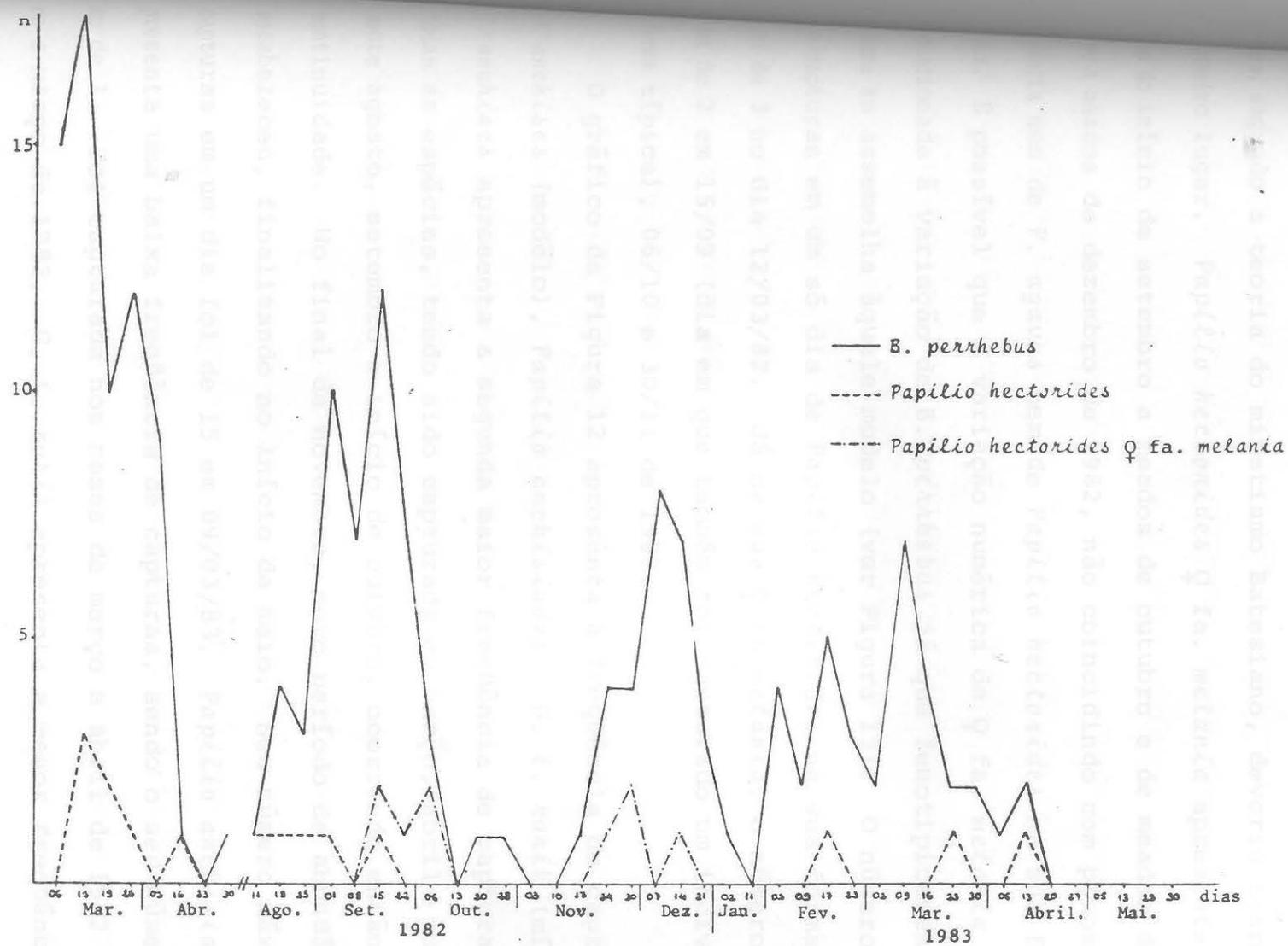


FIGURA 13. Frequência de capturas para *B. perrhebus* e *Papilio hectorides*.

cia que *P. agavus*; no mês de agosto de 1982, teve sua primeira captura no dia 11, enquanto que a de *P. agavus* só ocorreu no dia 25 dois fatos que não seriam de se esperar já que *P. agavus* é o modelo e, segundo a teoria do mimetismo Batesiano, deveria aparecer em primeiro lugar. *Papilio hectorides* ♀ fa. *melania* apresenta capturas do início de setembro a meados de outubro e de meados de novembro a meados de dezembro de 1982, não coincidindo com picos de frequência nem de *P. agavus* nem de *Papilio hectorides* na sua forma típica. É possível que a variação numérica da ♀ fa. *melania* esteja relacionada à variação de *B. perrhebus* já que fenotipicamente esta forma se assemelha àquele modelo (ver Figura 13). O número máximo de capturas em um só dia de *Papilio hectorides* na sua forma típica foi de 3 no dia 12/03/82. Já na sua ♀ fa. *melania*, o número máximo foi de 2 em 15/09 (dia em que também foi capturado um indivíduo da forma típica), 06/10 e 30/11 de 1982.

O gráfico da Figura 12 apresenta a frequência de captura de *P. anchises* (modelo), *Papilio anchisiades* *G. l. rurik* (mímicos). *P. anchises* apresenta a segunda maior frequência de captura entre todas as espécies, tendo sido capturada em março, abril e posteriormente agosto, setembro e início de outubro, ocorrendo então uma descontinuidade. No final de novembro, novo período de abundância se estabeleceu, finalizando no início de maio. Seu número máximo de capturas em um dia foi de 15 em 09/03/83. *Papilio anchisiades* apresenta uma baixa frequência de capturas, sendo o seu número máximo de 1. Foi capturada nos meses de março e abril de 1982 e janeiro e março de 1983. *G. l. rurik* apresenta a menor frequência de capturas entre todas as espécies estudadas, tendo sido capturado apenas um indivíduo dia 12/03/82. Em relação a *Papilio anchisiades*,

é provável que a sua raridade se deva ao fato de que ela voa em ambiente ligeiramente diferente do seu modelo, particularmente no que se refere à planta hospedeira.

A Figura 13 traz o gráfico com a frequência de captura de *B. perrhebus* (modelo) e *Papilio hectorides* na sua forma típica (com a fêmea mimica de *P. agavus*) e sua ♀ fa. *melania* (mímica de *B. perrhebus*). *P. perrhebus* foi a borboleta mais abundante entre todas as espécies estudadas, só não aparecendo nos meses de maio, junho e julho de 1982, quando nenhuma das espécies em foco foi encontrada, e em maio de 1983. O seu número máximo de capturas em um só dia foi de 18 em 12/03/82. Da forma típica de *Papilio hectorides* cabe salientar que o pico de frequência ocorrido em março de 1982, que não tinha correspondência com a frequência de *P. agavus*, coincide com um pico de abundância de *B. perrhebus*. Além disso, o primeiro registro da forma típica em agosto de 1982, que era anterior ao de *P. agavus*, ocorre no mesmo dia do de *B. perrhebus* (11 de agosto). Já *Papilio hectorides* ♀ fa. *melania* aparece, em correspondência com picos de abundância de *B. perrhebus*, de meados de setembro a início de outubro e de meados de novembro a meados de dezembro de 1982.

A Tabela com a frequência de captura de cada espécie no decorrer de todo o trabalho consta no Apêndice.

A Figura 14, embora não contenha informações novas, compara as frequências de captura das quatro espécies mais comuns ao longo de todo o trabalho: *B. perrhebus*, *P. anchises*, *Papilio hectorides* (incluindo a ♀ fa. *melania*) e *P. agavus*. Observa-se nos quatro casos, porém mais claramente em *Battus perrhebus*, a existência de quatro picos de abundância durante o período de estudo, correspon-

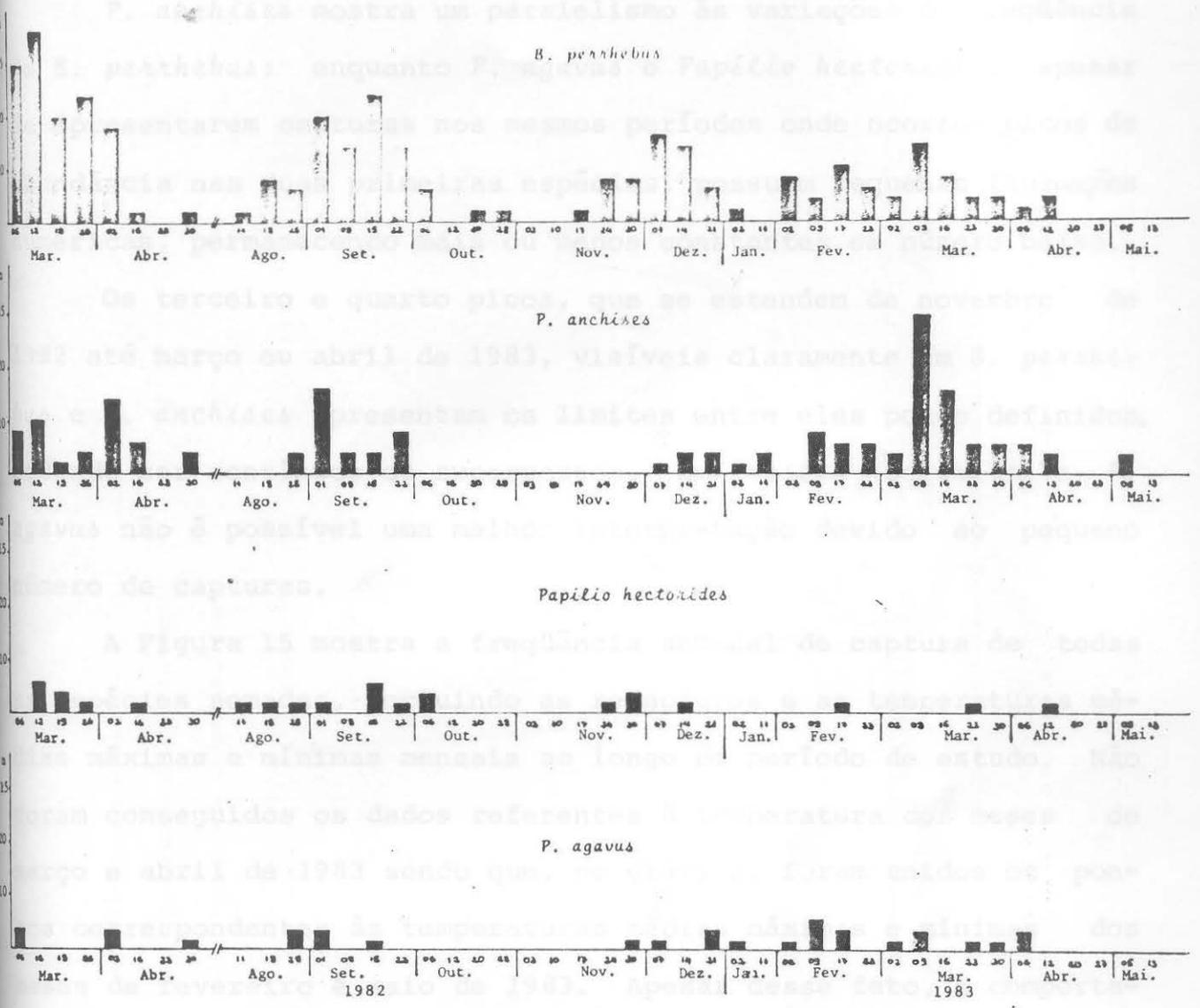


FIGURA 14. Frequência de capturas para as 4 espécies mais comuns.

dendo, no entanto, a apenas três picos em um ano. A julgar-se pela frequência desta borboleta em março de 1983, as condições neste ano parecem não ter sido tão favoráveis como em março no ano anterior.

P. anchises mostra um paralelismo às variações de frequência de *B. perrhebus*; enquanto *P. agavus* e *Papilio hectorides*, apesar de apresentarem capturas nos mesmos períodos onde ocorrem picos de abundância nas duas primeiras espécies, possuem pequenas flutuações numéricas, permanecendo mais ou menos constantes em número baixo.

Os terceiro e quarto picos, que se estendem de novembro de 1982 até março ou abril de 1983, visíveis claramente em *B. perrhebus* e *P. anchises* apresentam os limites entre eles pouco definidos, podendo ser contínuos ou superpostos. Em *Papilio hectorides* e *P. agavus* não é possível uma melhor interpretação devido ao pequeno número de capturas.

A Figura 15 mostra a frequência semanal de captura de todas as espécies somadas, incluindo as recapturas e as temperaturas médias máximas e mínimas mensais ao longo do período de estudo. Não foram conseguidos os dados referentes à temperatura dos meses de março e abril de 1983 sendo que, no gráfico, foram unidos os pontos correspondentes às temperaturas médias máximas e mínimas dos meses de fevereiro e maio de 1983. Apesar desse fato, o comportamento da temperatura deve corresponder, em linhas gerais, ao apontado no gráfico, já que a tendência é o declínio.

As frequências de captura nesse gráfico mostram de três a quatro picos de abundância de borboletas. Um de março a maio de 1982 (parecendo ter sido apanhado no seu declínio), um de agosto a outubro de 1982, outro de novembro de 1982 a janeiro de 1983 e um de janeiro de 1983 a abril de 1983. Deve-se salientar que o limite

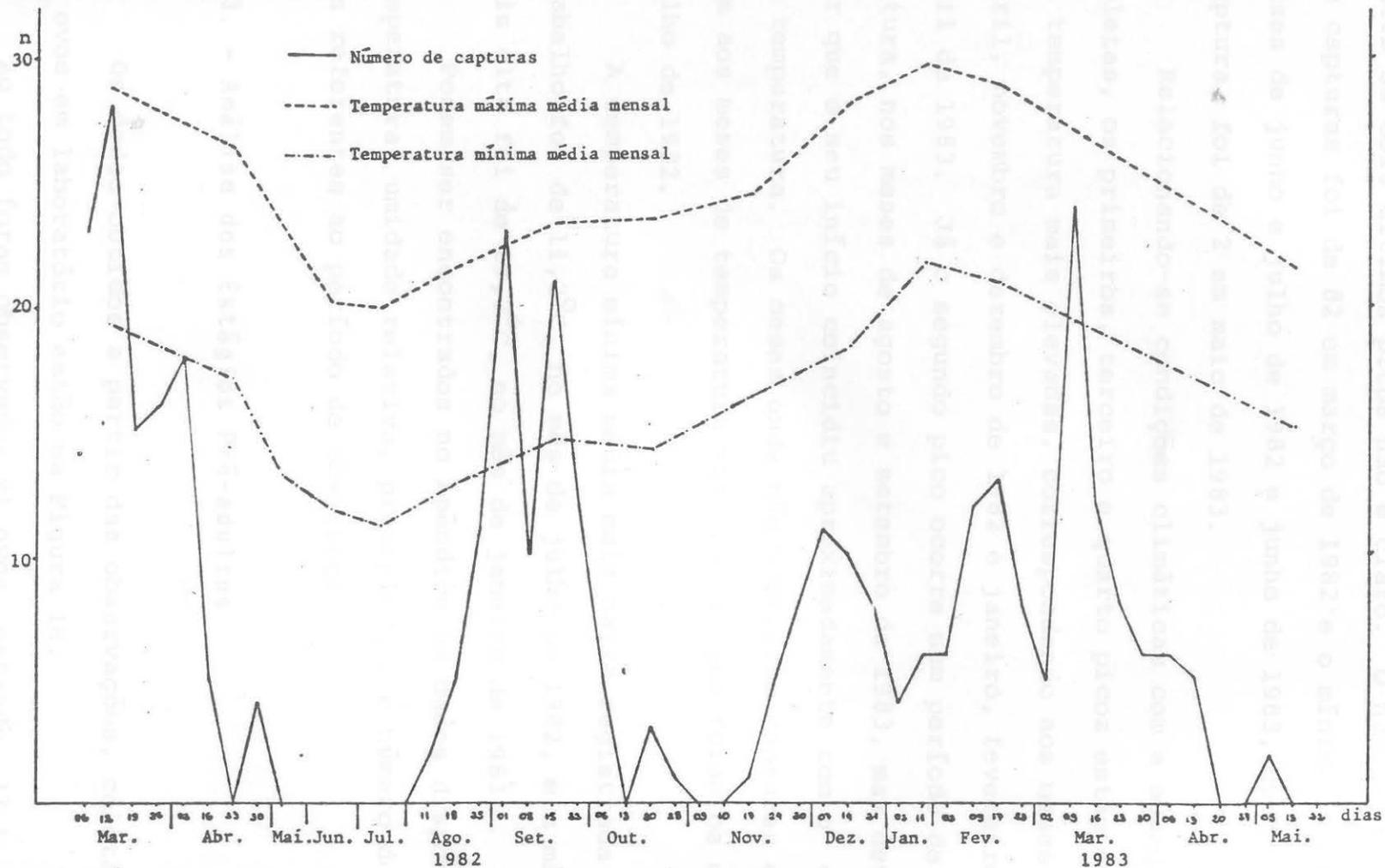


FIGURA 15. Frequência semanal de capturas de todas as espécies somadas e temperaturas médias máximas e mínimas mensais.

entre os dois últimos picos não é claro. O número máximo mensal de capturas foi de 82 em março de 1982 e o mínimo, excetuando-se os meses de junho e julho de 1982 e junho de 1983, quando não houve captura, foi de 2 em maio de 1983.

Relacionando-se condições climáticas com a abundância de borboletas, os primeiros, terceiro e quarto picos estão em períodos de temperatura mais elevadas, correspondendo aos meses de março, abril, novembro e dezembro de 1982 e janeiro, fevereiro, março e abril de 1983. Já o segundo pico ocorre num período de baixa temperatura, nos meses de agosto e setembro de 1983, mas deve-se salientar que o seu início coincidiu aproximadamente com o da elevação da temperatura. Os meses onde não ocorreram capturas corresponderam aos meses de temperatura mais baixa, que foram os de junho e julho de 1982.

A temperatura mínima média mais baixa registrada durante o trabalho foi de $11,2^{\circ}\text{C}$, no mês de julho de 1982, e a máxima média mais alta foi de $29,7^{\circ}\text{C}$, no mês de janeiro de 1983.

Podem ser encontrados no Apêndice os dados disponíveis sobre temperatura, umidade relativa, precipitação e número de dias chuvas referentes ao período de observação.

3.3. - Análise dos Estágios Prê-adultos

Os dados obtidos a partir das observações, coletas e criação de ovos em laboratório estão na Figura 16.

Ao todo foram observados 91 ovos, estando 33 % perfurados (provavelmente por himenópteros parasitas) e 67 % intactos. Dos ovos intactos, 21 % não foram coletados e, na semana seguinte, ape-

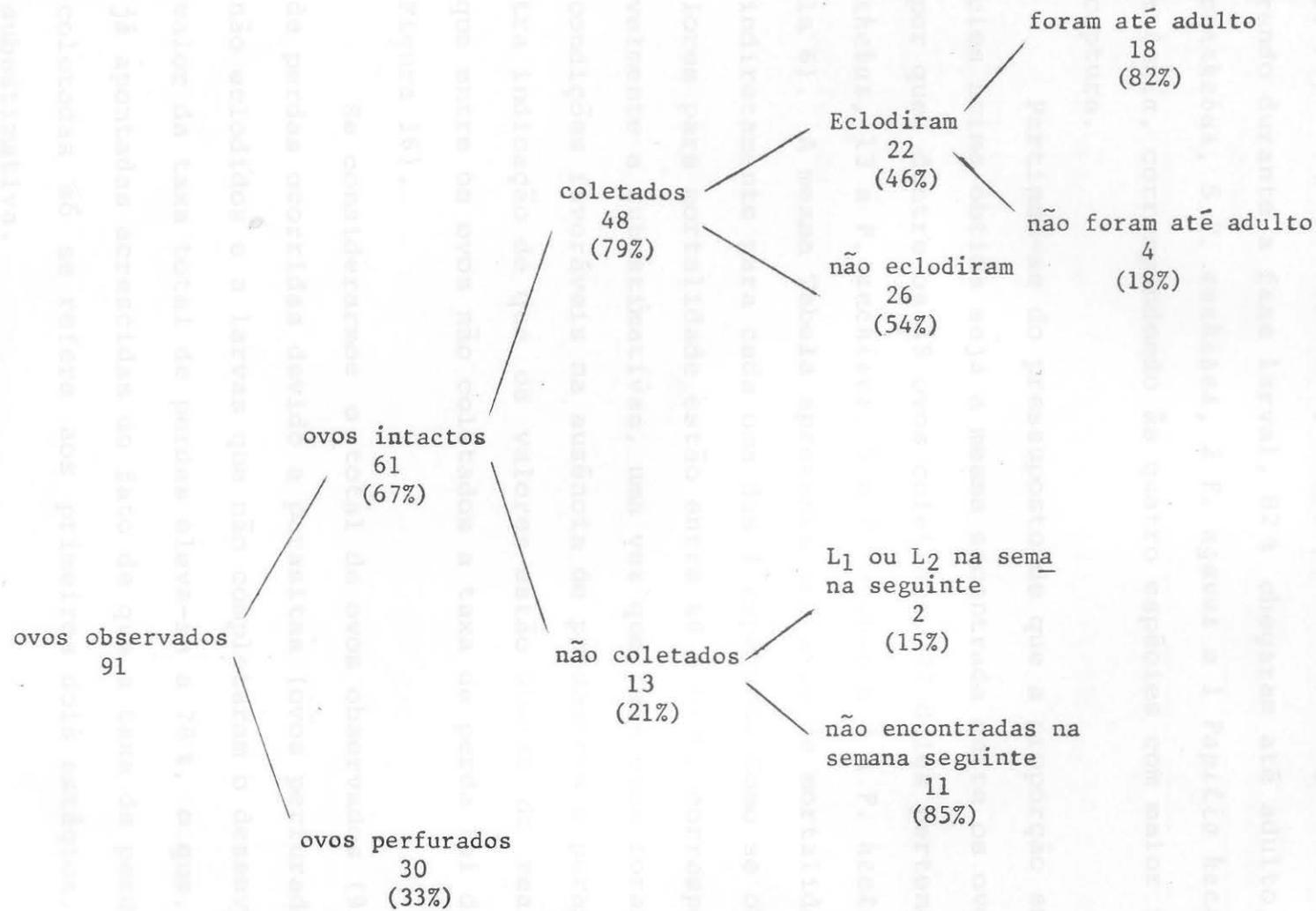


FIGURA 16. Esquema do procedimento adotado no estudo as taxas de eclosão de ovos e viabilidade ovo-adulto.

nas em 15 % dos casos foram encontradas larvas de 1ª ou 2ª estágio na planta hospedeira, em 85 % dos casos não o foram.

Dos 79 % coletados, 54 % não chegaram a eclodir, deteriorando-se; 46 % eclodiram e, desses, 18 % não chegaram até adulto, morrendo durante a fase larval, 82 % chegaram até adulto, sendo 10 *B. perrhebus*, 5 *P. anchises*, 2 *P. agavus* e 1 *Papilio hectorides* ♀ fa. *melania*, correspondendo às quatro espécies com maior frequência de captura.

Partindo-se do pressuposto de que a proporção entre as espécies acima obtida seja a mesma encontrada entre os ovos, pode-se supor que, dentre os 48 ovos coletados, 27 deles pertenciam a *B. perrhebus*, 13 a *P. anchises*, 5 a *P. agavus* e 3 a *P. hectorides* (Tabela 6). A mesma Tabela apresenta as taxas de mortalidade estimadas indiretamente para cada uma das 4 espécies. Como se observa, os valores para mortalidade estão entre 60 e 67 %, correspondendo possivelmente a subestimativas, uma vez que tais ovos foram criados em condições favoráveis na ausência de predadores e parasitas. Uma outra indicação de que os valores estão abaixo do real é o fato de que entre os ovos não coletados a taxa de perda foi de 85 % (ver Figura 16).

Se considerarmos o total de ovos observados (91) e o total de perdas ocorridas devido a parasitas (ovos perfurados), a ovos não eclodidos e a larvas que não completaram o desenvolvimento, o valor da taxa total de perdas eleva-se a 78 %, o que, pelas razões já apontadas acrescidas do fato de que a taxa de perda das larvas coletadas só se refere aos primeiros dois estágios, ainda é uma subestimativa.

TABELA 6. Taxas de mortalidade estimadas para os ovos coletados na natureza.

Espécies	Ovos coletados		Chegaram até adulto		Taxa mortalidade
	n	%	n	%	(%)
<i>Battus perrhebus</i>	27	56	10	56	63
<i>Parides anchises</i>	13	27	5	27	62
<i>Parides agavus</i>	5	11	2	11	60
<i>Papilio hectorides</i>	3	6	1	6	67
TOTAL	48	100	18	100	

A Tabela 7 (a até d) apresenta os dados referentes à duração dos diferentes estágios de desenvolvimento para as espécies *B. perrhebus* (a), *P. anchises* (b), *P. agavus* (c) e *Papilio hectorides* (d) e, dentro destas, apenas para os indivíduos cujo desenvolvimento foi acompanhado desde o ovo. O tempo de desenvolvimento médio, da eclosão do ovo até o início da fase de pupa, foi de 36,7 dias para *B. perrhebus*, 35,2 para *P. anchises*, 48,5 dias para *P. agavus* e de 20 dias para *Papilio hectorides*. Convém lembrar que os valores para *P. agavus* e *Papilio hectorides* foram determinados com, respectivamente, 2 e 1 indivíduos apenas. Não foi considerado o período de pupa devido à possibilidade da ocorrência de diapausa, o que faz com que a sua duração varie grandemente. Uma avaliação do tempo decorrido entre a pupa e a sua eclosão pode ser obtida na Figura 18.

Os dados sobre as observações, coletas e criação de larvas estão na Figura 17. Foi observado um total de 70 larvas, das quais 16 (23%) não foram coletadas e 54 (77%) foram levadas para laboratório. Destas, apenas 8 produziram adultos. Das larvas deixadas na natureza, 25% foram re-localizadas, enquanto 75% desapareceram.

A taxa de mortalidade das larvas coletadas está representada na Tabela 8, sendo de 83% para *B. perrhebus*, 75% para *P. anchises* e de 100% para *Papilio* sp. e para a outra espécie não determinada. A identificação das espécies para *B. perrhebus* e para *P. anchises* pôde ser feita através de larvas sem dificuldade. O gênero *Papilio* foi identificado pela presença das larvas na sua planta hospedeira (piperácea). Para a outra espécie citada não foi possível identificação, mas as larvas foram encontradas em *Aristolochia Trian*

TABELA 7. Tempo de desenvolvimento ovo-adulto em quatro espécies de papilionídeos, mantidos a temperatura ambiental.

a. *B. perrhebus*

	Coleta	Eclosão do ovo	1 ^a muda	2 ^a muda	3 ^a muda	4 ^a muda	Pré-pupa	Pupa	Eclosão da pupa	Sexo
1982	19/03	21/03	27/03	31/03	05/04	13/04	19/04	20/04	05/05	♀
	07/08	07/08	12/08	19/08	25/08	30/08	04/09	05/09	16/10	♀
	22/09	01/10	11/10	18/10	27/10	09/11	17/11	18/11	20/01	♂
	22/09	01/10	08/10	15/10	24/10	01/11	05/11	06/11	08/02	♀
	07/12	13/12	19/12	23/12	27/12	02/01	08/01	12/01	20/02	♂
	17/12	19/12	24/12	29/12	07/01	11/01	16/01	17/01	10/02	♀
1983	02/01	09/01	15/01	20/01	02/02	10/02	20/02	22/02	30/03	♀
	11/01	20/01	05/02	15/02	20/02	28/02	05/03	06/03	28/03	♂
	06/04	07/04	13/04	19/04	25/04	02/05	09/05	10/05	10/06	♂
	13/04	15/04	22/04	29/04	07/05	16/05	22/05	23/05	18/09	♀

TABELA 7. (Continuação).

	Coleta	Eclosão do ovo	1 ^a muda	2 ^a muda	3 ^a muda	4 ^a muda	Pré- pupa	Pupa	Eclosão da pupa	Sexo
b. <i>P. anchises</i>										
1982	12/03	15/03	20/03	27/03	02/04	08/04	14/04	15/04	01/05	♀
	21/05	01/06	09/06	19/06	24/06	30/06	04/07	05/07	29/10	♂
	25/08	27/08	01/09	07/09	12/09	17/09	24/09	28/09	02/11	♂
	01/09	02/09	07/09	11/09	19/09	28/09	07/10	08/10	10/11	♀
1983	13/04	14/04	20/04	28/04	09/05	16/05	25/05	26/05	29/09	♀
c. <i>Parides agarvus</i>										
1982	01/09	11/09	20/09	29/09	03/10	13/10	17/10	18/10	18/01	♂
	08/09	08/09	12/10	18/10	23/10	29/10	04/11	05/11	18/11	♀
d. <i>Papilio hectorides</i>										
1982	02/04	02/04	05/04	08/04	13/04	17/04	21/04	22/04	21/09	♀ fa. melania

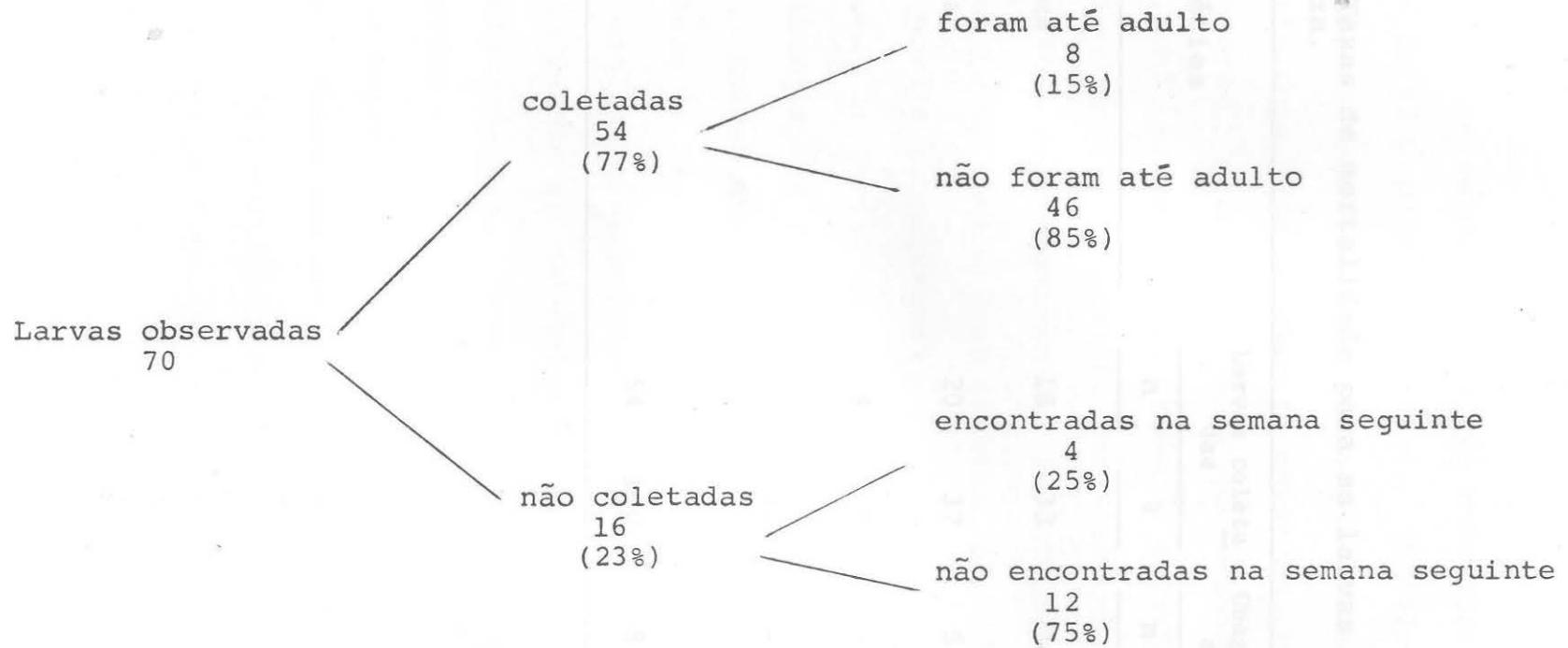


FIGURA 17. Esquema do procedimento adotado no estudo do desenvolvimento de larvas e viabilidade larva-adulto.

TABELA 8. Taxas de mortalidade para as larvas coletadas na natureza.

Espécies	Larvas coletadas		Chegaram até adulto		Taxa de mortalidade
	n	%	n	%	(%)
<i>B. perrhebus</i>	18	33	3	37	83
<i>P. anchises</i>	20	37	5	63	75
<i>Papilio</i> sp.	4	8	-	-	100
Outra	12	22	-	-	100
TOTAL	54	100	8	100	

gularis.

A taxa de perda das larvas não coletadas foi de 87 % para *B. perrhebus* e de 62 % para *P. anchises*. Os valores de perda na natureza e de mortalidade em laboratório são próximos. Em *B. perrhebus* esta diferença está na direção esperada, pois a taxa de perda na natureza (87 %) é um pouco maior que a encontrada em laboratório (85 %), onde as perdas por predação e parasitismo são eliminadas. O mesmo não ocorre para *P. anchises*, mas deve-se levar em conta que a taxa de sobrevivência das larvas corresponde apenas ao período de uma ou no máximo duas semanas, podendo ter ocorrido maior número de perdas subsequentes.

Do total de larvas observadas (70), perderam-se, em laboratório e na natureza, 58 (83 %) o que deve corresponder a uma subestimativa pelas razões expostas acima.

O número de indivíduos por sexo e por espécie criados em laboratório, incluindo os coletados na fase de ovo e na fase de larva, estão na Tabela 9. Os dados ou se aproximam ou estão na proporção esperada de 1:1. Isso indica que os desvios nesta proporção encontrados entre os adultos coletados deve-se a diferenças comportamentais entre os dois sexos.

O tempo decorrido entre a entrada na fase de pupa e a eclosão do adulto está esquematizado na Figura 18. Como estes dados envolvem apenas a fase de pupa, estão reunidas tanto as pupas provenientes de indivíduos coletados na fase de ovo como de indivíduos coletados na fase de larva.

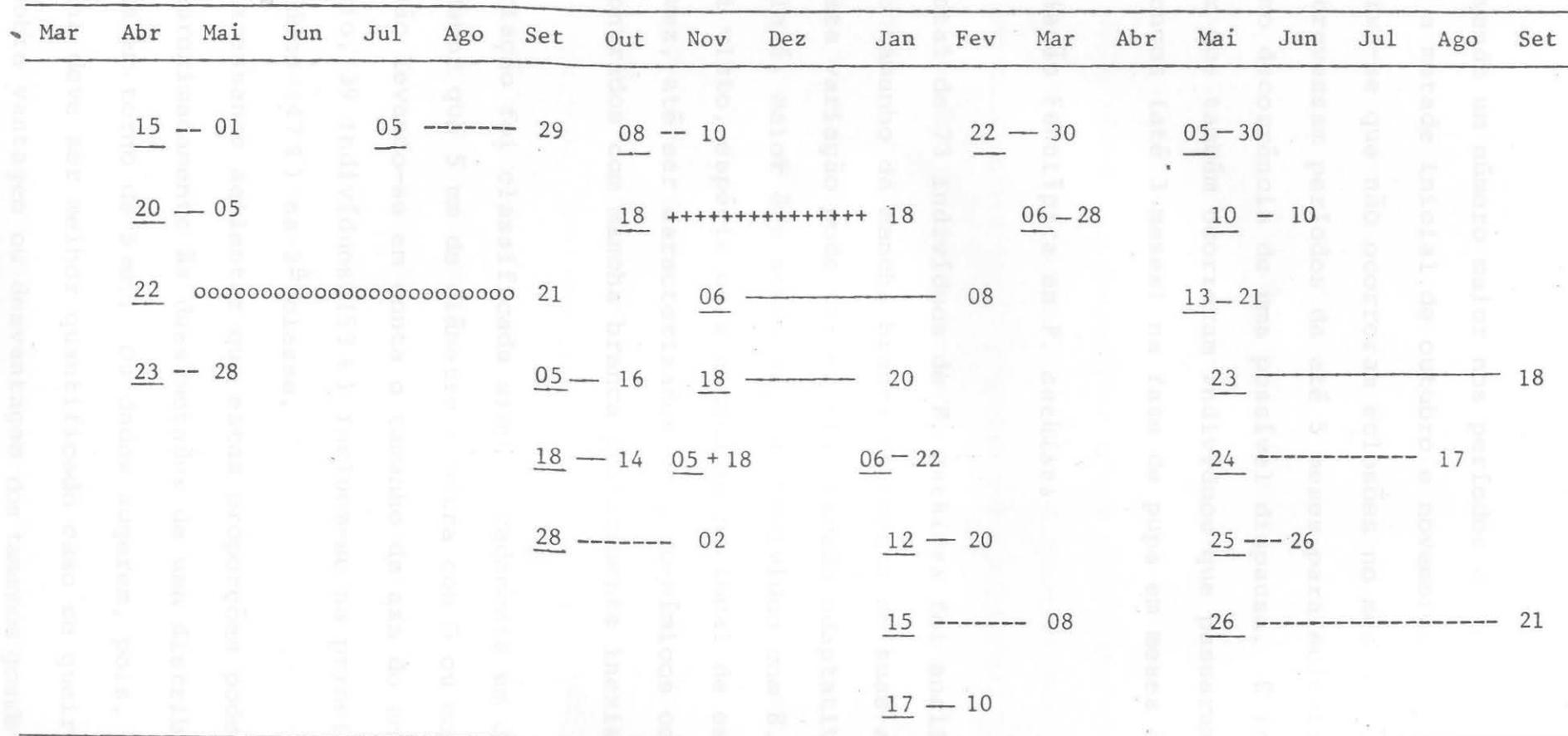
Quanto às datas de eclosão dos adultos, estas pupas podem ser reunidas em 4 grupos, sendo 3 em um ano. As datas de eclosão correspondem aproximadamente aos períodos de maior abundância dos a-

TABELA 9. Número de indivíduos por sexo e por espécie criados em laboratório.

<i>B. perrhebus</i>		<i>P. anchises</i>		<i>P. agarvus</i>		<i>Papilio hectorides</i>	
♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
6	7	5	5	1	1	0	1

1982

1983



Dia da entrada na fase de pupa (sublinhado)

Dia da eclosão do adulto (não sublinhado)

(FIGURA 18. Variação no tempo desorrido entre pupa e adulto para as espécies: *B. perrhebus* (—); *P. achises* (---); *P. agavus* (+++); e *Papilio hectorides* (ooo).

dultos, havendo um número maior nos períodos de janeiro a março, setembro e a metade inicial de outubro e novembro.

Observa-se que não ocorreram eclosões no mês de julho e que as pupas atravessam períodos de até 5 meses para eclodirem após o inverno como decorrência de uma possível diapausa. É interessante acrescentar que também ocorreram indivíduos que passaram períodos bastante longos (até 3 meses) na fase de pupa em meses de verão.

3.4. - Variação Fenotípica em *P. anchises*

Um total de 73 indivíduos de *P. anchises* foi analisado com referência ao tamanho da mancha branca existente em suas asas anteriores. Esta variação pode ter um significado adaptativo, pois quanto menor ela é, maior é a semelhança do indivíduo com *B. perrhebus* como já foi visto, espécie mais abundante no local de estudo. Poderiam talvez, até ser caracterizados como co-mímicos certos indivíduos encontrados com mancha branca praticamente inexistente (Figura 3 i).

A variação foi classificada simplifcadamente em duas classes: uma menor que 5 mm de diâmetro e outra com 5 ou mais mm de diâmetro, não levando-se em conta o tamanho da asa do animal. Por este critério, 39 indivíduos (53 %) incluem-se na primeira classe e 34 indivíduos (47 %) na 2^a classe.

É interessante salientar que estas proporções poderiam corresponder aproximadamente às duas metades de uma distribuição normal com moda em torno de 5 mm. Os dados sugerem, pois, que o tamanho da mancha deve ser melhor quantificado caso se queira obter informações sobre vantagem ou desvantagem dos tamanhos grande ou pequeno.

4 - DISCUSSÃO

Um grande número de fatores interage para determinar a abundância de uma espécie na natureza. Para o caso de anéis miméticos, a análise das flutuações numéricas das populações das espécies envolvidas deve, além de levar em conta os fatores ecológicos normalmente envolvidos, considerar a influência do mimetismo. Apesar de já existirem muitos trabalhos comprovando a teoria do mimetismo, ainda há uma série de fatos a serem explicados, especialmente no que concerne a anéis miméticos.

A análise das capturas mostra uma correlação do seu número por área com maiores insolação e disponibilidade de fontes de néctar para os adultos. Conforme mostra a Figura 8, as áreas com maior número de capturas (mais do que 10%) que são as de números 4, 7 e 13 colocam-se entre as de maior insolação e com maiores recursos alimentares, sendo a de número 13 também rica em plantas hospedeiras para ovoposição. Aquelas com freqüências intermediárias de capturas (entre 5 e 10%) são áreas com boa ou média insolação e/ou ricas em fontes de néctar (1, 10, 12 e 16). Nesta classe estão incluídas também as áreas de números 5, 11 e 14 que, apesar de não se destacarem nem pela insolação nem pelas fontes de néctar, possuem abundância de *Aristolochia triangularis* (5 a 11), ou a pequena quantidade que possuem apresentou um grande número de posturas

e larvas em relação ao total observado (14).

Apesar de nem todas as espécies de borboletas terem sido avistadas alimentando-se, é de se supor que elas utilizem todos os tipos de fontes de néctar disponíveis, já que, para as duas espécies mais frequentes (*B. perrhebus* e *P. anchises*), este comportamento foi observado.

P. agavus representa uma exceção no que diz respeito à preferência por áreas de maior insolação. A maior parte das suas capturas ocorreu em áreas (principalmente a de número 8) ou subáreas particularmente sombrias. Esta observação confere com a mencionada por D'ALMEIDA (1966) que cita, para esta espécie, o hábito de frequentar lugares com baixa insolação e ter períodos de atividade no início da manhã e no fim da tarde.

O controle das plantas hospedeiras foi realizado apenas para os gêneros *Battus* e *Parides* que utilizam o gênero *Aristolochia* para ovoposição. Por ter sido encontrada no local ao longo do percurso em grande abundância, a espécie *Aristolochia triangularis* mostrou-se de fácil controle durante o estudo. Para as plantas hospedeiras dos outros gêneros de borboletas (*Papilio* e *Graphium*), por serem de mais difícil determinação e localização, não foi realizado controle.

Sobre a utilização da planta hospedeira, pode-se dizer que a preferência para postura parece ser determinada pela sua localização. As plantas utilizadas eram predominantemente aquelas que se encontravam na sombra e em pequenas alturas (em torno de 50 cm). Os ovos observados e coletados (das espécies *B. perrhebus*, *P. anchises* e *P. agavus*) estavam sempre na face abaxial das folhas. YOUNG (1971a) coloca possíveis diferenças entre espécies que pos-

suem a mesma planta hospedeira, para ovoposição e presença de determinados estágios larvais em folhas novas ou velhas, ou em plantas com diferentes condições de insolação. No presente trabalho, comportamento desta natureza seria verdadeiro apenas para *B. polydamas* que, diferentemente das demais espécies, mostrou preferência por locais bem mais abertos. Como estas seriam possíveis estratégias para evitar a competição pela planta hospedeira, elas podem não ter sido evidenciadas, já que, por estar em grande quantidade no local, *Aristolochia triangularis* parece não estar funcionando como um fator limitante para as espécies que a utilizam.

A proporção sexual dos indivíduos capturados, nas espécies mais frequentes (*B. perrhebus* e *P. anchises*), é nitidamente desviada do esperado que é de 1:1. Para as demais espécies, não foi possível se fazer tal afirmativa devido ao baixo número de capturas. Este desvio deve ser causado por diferenças comportamentais entre os dois sexos, já que a proporção sexual dos indivíduos criados em laboratório foi de 1:1. A explicação para este fato pode estar baseada na preferência por plantas hospedeiras de locais mais sombrios e o conseqüente deslocamento das fêmeas para procurá-las (YOUNG, 1971a, b) ou por preferências diferenciais para os dois sexos entre os seus períodos de atividade durante o dia (BROWN e cols., 1981). Uma explicação em termos de mecanismos dispersivos relacionados com a densidade (SHAPIRO, 1970) ficaria excluída pelas baixas densidades populacionais observadas em relação aos recursos disponíveis. Assim, as fêmeas não estariam sofrendo uma pressão desta natureza para procurarem novos habitats para reprodução. Uma outra possibilidade estaria baseada no comportamento sugerido por algumas observações preliminares de que os machos perseguem as

fêmeas na vizinhança do sítio de alimentação (SHAPIRO, 1970), levando-as a abandonar tais áreas sempre que as mesmas coincidissem com locais para ovoposição. Tal fato seria favorecido seletivamente por ficar assim minimizada a perda de energia e tempo em interações com os machos após a cópula (YOUNG, 1971b).

Chama a atenção o baixo número de recapturas para todas as espécies. Uma alta mobilidade das borboletas poderia explicar este resultado. Os dados aqui levantados sobre as distâncias entre os locais de captura e recaptura não parecem ser significantes o suficiente para permitir qualquer afirmativa neste sentido. Porém, relatos de diversos autores parecem não confirmar este fato; YOUNG (1971a), por exemplo, conclui que a vagilidade das populações estudadas é baixa. Apesar de existirem diferenças entre os dois sexos, o maior afastamento das fêmeas dos sítios de alimentação não seria significativo em termos de dispersão populacional. Poderia então ocorrer no local um número muito maior de indivíduos do que aqueles marcados. Este fato não encontrou confirmação nas observações realizadas, já que o número de borboletas apenas visualizadas não foi excessivamente maior do que o número daquelas capturadas.

O cálculo da longevidade média para as espécies abordadas no presente estudo ficou prejudicada pelo baixo número de recapturas. Porém, os valores obtidos (de 16 dias para *B. perrhebus*, 10 dias para *P. anchises* e de 21 dias para *P. agavus* com valores extremos de 6 até 30 dias) concordam, em linhas gerais, com os valores encontrados por BROWN e cols. (1981) onde o maior número de recapturas variou entre 7 e 20 dias e por COOK e cols. (1971) que encontraram valores entre 5 e 10 dias. Contudo, os resultados contrastam grandemente com os dados reportados por YOUNG (1971a, b; 1972a, b),

que foram de 2 a 7 meses.

A análise das condições das asas vem sendo usada para estimar a idade de borboletas (EHRLICH & GILBERT, 1973; BROWN e cols., 1981). Por este método observou-se, no presente trabalho, que a maior parte das borboletas recapturadas em amostras subseqüentes apresentava, na primeira captura, uma baixa idade, provavelmente próxima da data da eclosão do adulto. Esta seria uma evidência em favor da hipótese de que a baixa longevidade seria uma provável explicação para o pequeno número de recapturas. Como o trabalho foi desenvolvido através de visitas semanais ao local de estudo, borboletas capturadas em uma semana já poderiam ter de 6 a 7 dias de idade. Desta maneira, na semana seguinte estariam praticamente dentro do limite da longevidade média. Se elas não sobrevivessem até então, ficaria logicamente eliminada a sua possibilidade de recaptura. Esta perda de indivíduos de idade avançada é também sugerida por YOUNG (1972b).

A baixa longevidade para espécies tóxicas não seria esperada pela teoria do mimetismo. A proteção oferecida por esta estratégia adaptativa, teoricamente contrabalançando o efeito da predação, tenderia a aumentar a taxa de sobrevivência das espécies que a possuem. Este fato talvez ocorra por não ser a predação o principal fator determinante da maior ou menor sobrevivência nestas borboletas, visto que nunca foi anotado nenhum ataque por predador à qualquer das espécies embora alguns poucos registros de possíveis marcas de bicadas nas asas tenham ocorrido. A sobrevivência pode estar sendo determinada por outros fatores, como chuvas fortes, conforme é citado por COOK e cols. (1971) ou por fatores intrínsecos à própria estrutura genética das espécies.

A reprodução e a longevidade em Lepidoptera é limitada pelas reservas de compostos nitrogenados acumuladas durante a fase larval, já que eles são essenciais para a produção de gametas e ovos e não podem ser repostos pelas reservas de carboidratos do animal. Contudo, borboletas que utilizam pólen como recurso alimentar (helicôníneos) não possuem esta limitação, já que dele extraem aminoácidos (DUNLAP-PIANKA e cols., 1977; EHRLICH & GILBERT, 1973). De VRIES (1979) cita adultos de duas espécies do gênero *Parides* e de uma do gênero *Battus* coletadas com pólen em suas probóscides, sugerindo o seu uso como alimento por estes gêneros. Contudo, durante a realização do presente estudo, jamais foi encontrado qualquer indivíduo com vestígios de ter utilizado este recurso alimentar o que poderia confirmar aquela sugestão. O mesmo já ocorreu no estudo de BROWN JR. e cols. (1981).

O baixo número de recapturas também impediu uma estimativa do tamanho de cada população. Os números obtidos em cada dia não foram corrigidos para uma mesma duração do tempo de amostragem, podendo então ocorrer variações devido a esta fator. Os dados, entretanto, podem ser considerados como um índice da densidade relativa de cada uma das espécies. *B. polystictus* e *B. polydamas* (Figura 10) são duas espécies pouco frequentes, porém, pelos locais onde cada uma delas foi apenas avistada ou capturada, parece haver diferenças entre os seus microhabitats. *B. polystictus* predomina em áreas rodeadas por mata e *B. polydamas* em áreas mais abertas, mas ambas obedecendo, em linhas gerais, à preferência por locais ensolarados.

Para o complexo mimético formado por *P. agavus*, *Papilio hectorides* e *B. perrhebus* (Figuras 11 e 13), a análise das suas pos-

síveis interrelações se torna mais complexa. Os fatos inesperados, pela teoria do mimetismo, de aparecimento em determinados momentos de *Papilio hectorides* na sua forma típica (mímico) mais cedo e em maior quantidade que *P. agavus* (modelo) podem ser devidos a erros de amostragem, visto que as frequências de captura de ambas as espécies são baixas e uma espécie já poderia estar ocorrendo no local sem ser capturada ou mesmo avistada. Outra explicação seria a de que *Papilio hectorides* estaria sendo favorecida pela presença abundante de *B. perrhebus* que é modelo para a sua fêmea fa. *melania*. Desta maneira, como a genética desta característica não é conhecida, uma fêmea fa. *melania* poderia ter descendentes típicos que poderiam ter causado aqueles resultados inesperados.

P. anchisiades apresentou a segunda maior frequência de captura e coloca-se, de acordo com o esperado, como um modelo abundante para os seus mímicos *Papilio anchisiades* e *G.l. rurik* (Figura 12). Estas duas últimas espécies são as de frequência mais baixa, não sendo características do local. Para *Papilio anchisiades*, isto poderia estar relacionado com diferenças de hábito e de microhabitat (especialmente em relação ao uso de outra planta hospedeira). Já *G. l. rurik* não é uma espécie comum nesta região do Estado, sendo mais abundante em regiões mais ao norte.

B. perrhebus (figura 13) é a espécie mais freqüente no local e poderia estar influenciando, como modelo e co-mímico, não só na abundância de *Papilio hectorides*, mas na de todas as demais espécies aqui estudadas pela semelhança geral de seus fenótipos (ver também análise da variação fenotípica de *P. anchises* no final desta discussão).

A análise das frequências de captura das espécies mais fre-

quentes (Figura 14) sugere a existência de 4 picos de abundância entre março de 1982 e junho de 1983. Estes picos são bem mais claros para *B. perrhebus* e *P. anchises* ocorrendo uma razoável correspondência entre as épocas de ocorrência de cada uma delas. Estes picos de abundância podem também ser observados no Gráfico que apresenta as frequências de capturas de todas as espécies (Figura 15) só não sendo claros os dois últimos por haver superposição.

Fica clara a evidência de que ocorrem, no local, 3 gerações por ano destas borboletas. D'ALMEIDA (1966) cita para elas 5 gerações anuais para regiões de clima tropical do sudeste do País (Rio de Janeiro) e BROWN JR. e cols. (1981) e YOUNG (1972b) apresentam, também para regiões de floresta tropical, dados de capturas ininterruptas ao longo do ano todo, pelo menos para algumas das espécies estudadas, que são também dos gêneros *Battus*, *Parides* e *Papilio*. Em Porto Alegre, uma alteração do voltinismo para a ocorrência de apenas 3 gerações anuais é facilmente explicada por ter a região um clima bem mais adverso para os lepidópteros. Durante o inverno rigoroso, torna-se impossível a sobrevivência das borboletas, não só pela escassez de recursos alimentares para os adultos, como pelas próprias condições climáticas. Os meses onde não foram observadas nenhuma das espécies corresponderam exatamente aos meses de temperaturas mais baixas. Além deste fato, foi observada também diapausa na fase de pupa, correspondendo ao período de frio (ver análise da duração do estágio de pupa para os indivíduos criados em laboratório mais adiante nesta discussão).

Os dados a respeito das observações dos ovos e larvas na natureza mostram uma taxa muito alta de perda nestes estágios (Figuras 16 e 17).

Os ovos tiveram uma alta porcentagem de parasitismo (33%). Nos outros estágios, a perda por parasitismo também pode, e deve, ter ocorrido, mesmo em laboratório, já que, segundo YOUNG (1971a), é possível a ingestão de ovos de parasitas presentes na planta hospedeira. Nenhuma confirmação desta afirmativa, porém, foi evidenciada.

A mortalidade dos estágios pré-adultos deve ser extremamente alta, já que os dados obtidos devem constituir subestimativas uma vez que correspondem, na natureza, ao acompanhamento dos indivíduos por, no máximo, 2 estágios sucessivos de desenvolvimento e, em laboratório (Tabelas 6 e 8), à criação em condições mais favoráveis que as de campo. Resultados de perdas também elevadas nestes estágios são levantados por observações realizadas por EHRLICH e GILBERT (1973). Esta alta taxa de mortalidade nos estágios pré-adultos exige, para a manutenção da população, uma taxa de postura correspondentemente alta. O baixo número de ovos observados nas *Aristolochia triangularis* controladas em relação ao esperado pelo número de borboletas que a utilizam existentes no local sugere que plantas hospedeiras não controladas (do interior do mato) estão sendo utilizadas.

A taxa de perdas encontradas em larvas (83%) foi maior do que a de ovos (78%) levados em consideração tanto os indivíduos criados em laboratório quanto os observados na natureza. Considerando-se apenas as perdas na natureza em *B. pennhebus* ela é de 87% para as larvas sendo de apenas 85% para os ovos. Este valor mais alto para a mortalidade de larvas não seria esperado, já que mecanismos de defesa como a toxidez e o osmetério deveriam oferecer uma proteção mais consistente contra a predação, aumentando a sua so-

brevivência. Uma explicação pela acaso não ficaria excluída, uma vez que, não foram realizados testes de significância a este respeito. Além disso, como um laboratório onde não ocorria predação, a taxa de perda em larvas (83% em *B. perrhebus* e 75% em *P. anchises*) é bem maior do que em ovos (63% em *B. perrhebus* e 62% em *P. anchises*) é provável que outros fatores, como o parasitismo, estejam exercendo uma influência preponderante. O controle de plantas hospedeiras no interior do mato poderia, talvez, pela maior quantidade de ovos passível de ser encontrada, alterar consistentemente a relação de perda entre ovos e larvas.

Foram excluídas desta discussão as larvas cuja espécie não foi identificada, por não haver certeza de que pertencessem a alguma das borboletas aqui estudadas. Para *P. agavus* e *Papilio hectoides*, por terem sido observados e coletados apenas na fase de ovo, não foi feita a comparação com as perdas na fase larval.

O tempo de desenvolvimento da eclosão do ovo até a entrada na fase de pupa nas espécies controladas variou de 19 a 54 dias e foi, na sua média (33,3 dias), maior do que o referido por YOUNG (1971a) para *B. polydomas polydomas*, que é de 17,54 dias. O mesmo ocorre com os valores obtidos para os período de permanência na fase de pupa (Figura 18) em comparação com os 15,23 dias citados por aquele autor e os 13 a 17 dias citados por BROWN JR. e cols. (1981). Estas diferenças seriam explicadas por serem os dados do presente estudo referentes a populações de clima subtropical, enquanto os demais são de populações tropicais. YOUNG (1971b) admite que podem ocorrer efeitos sazonais que tornariam o desenvolvimento larval mais lento ou levariam à entrada em diapausa. Por ser mais frio, o clima no Rio Grande do Sul levaria as larvas a terem um tempo de

desenvolvimento médio maior do que as de locais com temperaturas mais elevadas.

O tempo de duração do estágio de pupa variou grandemente, de 8 até 151 dias, ficando caracterizada a diapausa em várias delas. A diapausa estaria respondendo como uma estratégia para resistir ao período de frio mais intenso nos meses de junho a agosto. Ocorreram dois casos de diapausa de 94 dias em meses caracteristicamente quentes (outubro, novembro, dezembro, janeiro e fevereiro) que estariam possivelmente respondendo a períodos secos, já que a umidade seria, além do frio, um dos seus estímulos indutores (D'ALMEIDA, 1966; BROWN JR. e cols., 1981).

A diapausa seria o mecanismo que mantém as populações durante o inverno nesta área. Evidências em favor desta hipótese seriam o rápido acréscimo no tamanho populacional quando as condições ambientais se tornam favoráveis e não um acréscimo lento como seria esperado se ele ocorresse por recolonização e a correspondência aproximada das datas de eclosão das pupas com as épocas de maior aumento populacional. Esta última evidência sugere também a existência de 3 gerações anuais no local para os papilionídeos estudados.

A variabilidade observada em *P. anchises* para a mancha branca das asas anteriores necessita um estudo mais detalhado para a quantificação do fenômeno e o seu relacionamento com possíveis novas associações miméticas. A coloração dos indivíduos em apenas duas classes não permite a visualização da gama de variações existentes, que pode representar o espectro resultante de uma característica determinada por poligenes.

Considerando os objetivos iniciais deste trabalho, pode-se

dizer que apenas a análise das variações no tamanho populacional recebeu maiores subsídios. A caracterização de estratégias adaptativas na utilização de plantas hospedeiras para ovoposição e a análise de parâmetros demográficos (longevidade e grau de dispersão) foram prejudicadas pelo pequeno número de observações e recapturas e por ser a área de estudo muito restrita. Contudo, algumas conclusões gerais puderam ser tiradas embora dados definitivos necessitem maiores estudos.

5 - RESUMO E CONCLUSÕES

Variações numéricas em populações naturais ao longo do tempo são determinadas pela interação de diversos fatores, que vão desde o clima até associações complexas com outros organismos. O mimetismo aparece como uma destas associações e, na medida em que coloca várias exigências quanto à distribuição e quanto às proporções existentes entre as espécies envolvidas, deveria, teoricamente, afetar bastante as densidades populacionais. Vários estudos abordando estes aspectos vêm sendo realizados com lepidópteros, contudo, pouco abordando papilionídeos e um menor número ainda considerando papilionídeos de regiões subtropicais, onde as condições oferecem maiores restrições.

Este estudo ocupou-se de 8 espécies de 4 gêneros de papilionídeos, que incluem tanto mímicos Batesianos como Mülllerianos: *Battus polystictus* e *Battus polydamas* (anel "preto-amarelo") e *Papilio hectorides*, *Parides agavus*, *Battus pennhebus*, *Parides anchises*, *Papilio anchisiades* e *Graphium lisithous rurik* (anel "preto-vermelho"). Ele desenvolveu-se no Morro Santana em Porto Alegre (RS), distante aproximadamente 10 km para leste do centro da cidade, durante o período compreendido entre 6 de março de 1982 e 29 de junho de 1983.

As conclusões retiradas deste trabalho estão sumarizadas a seguir:

1. Todas as espécies, com exceção de *Parides agavus* mostraram preferência por áreas com boa insolação. Além de com este fator, a distribuição das capturas pareceu estar relacionada também com a disponibilidade de fontes de néctar para os adultos e de plantas hospedeiras para ovoposição.

2. Para os gêneros *Battus* e *Parides*, apenas a espécie *Aristo-lochia triangularis* foi encontrada no local de estudo. Porém, como ela foi encontrada em abundância, parece não ser um fator limitante para as populações que a utilizam como planta hospedeira para ovoposição.

3. Ocorreu uma nítida preferência para ovoposição em *Aristo-lochia triangularis* de locais de sombra e em alturas baixas (em torno de 50 cm). Associado a isto, o baixo número de ovos e larvas encontrados nas plantas controladas, mesmo em épocas de grande abundância dos adultos, sugere que plantas do interior do matto (não controladas), estavam sendo predominantemente utilizadas. Não foi observada nenhuma preferência quanto a folhas velhas ou novas da mesma planta nas diferentes espécies, seja para ovoposição ou para presença de determinados estágios larvais.

4. A proporção sexual dos adultos capturados diferiu marcadamente do esperado de 1:1 a qual foi encontrada para as espécies criadas em laboratório. Este contraste provavelmente foi ocasionado por diferenças comportamentais.

5. Fatores como a alta mobilidade e um tamanho populacional muito elevado em relação ao número de borboletas capturado não explicaram satisfatoriamente o baixo número de recapturas. Este pareceu estar mais relacionado com a baixa longevidade média, que poderia determinar uma probabilidade relativamente grande de morte

antes da recaptura. Esta hipótese foi reforçada pela análise da idade através das condições das asas, que revelou que apenas uma pequena parcela do total de recapturas ocorreu para indivíduos que apresentaram maior idade por ocasião da captura.

6. A longevidade média calculada com base nas recapturas foi de 15,6 dias para *Battus perrhebus*, 10 dias para *Parides anchises* e de 21 dias para *Parides agavus* (valor obtido de apenas 1 indivíduo). Estes baixos valores levam a crer que a predação não foi a principal causa da mortalidade, pois, neste caso, como se tratavam de espécies tóxicas, a sua longevidade deveria ser maior.

7. Não foi encontrado, ao longo do estudo, qualquer vestígio de pólen nas probóscides dos adultos de qualquer das espécies que pudesse sugerir a utilização deste como alimento.

8. *Battus polydamas* e *Battus polystictus* (co-mímicos) apareceram em frequências baixas sendo as duas espécies relativamente raras no local. *Battus perrhebus* foi a espécie mais abundante ao longo do estudo, seguida por *Parides anchises*. As proporções mímico-modêlo entre *Papilio hectorides* e *Parides agavus* não mostraram a correlação esperada pela teoria, uma vez que, em determinadas ocasiões, não só o mímico aparecia antes do modelo mas também em maior quantidade. Isto poderia ser explicado em parte pela presença de *Battus perrhebus* que é modêlo para a fêmea fa. *melania* de *Papilio hectorides*. *G. l. rurik* e *Papilio anchisiades* foram as espécies menos frequentes, o que deveria estar relacionado com diferenças na distribuição geográfica da primeira e de hábito e microhabitat da segunda.

9. Ocorreram no local 4 gerações de borboletas no período de 1 ano e 4 meses, correspondendo, pois, a 3 gerações por ano. Nos

meses de temperatura mais fria, a frequência de todas as espécies caiu a zero, sendo a diapausa (induzida pelo frio) a estratégia responsável pela manutenção das mesmas no local durante este período. Além disso, ocorreram casos de diapausa em meses quentes que possivelmente foram induzidas pela baixa umidade.

10. O tempo de desenvolvimento ovo-adulto encontrado foi maior do que os valores citados para os mesmos gêneros em regiões tropicais. O clima frio parece retardar bastante o desenvolvimento juvenil destas espécies.

11. A variação encontrada no tamanho da mancha branca das asas anteriores de *Parides anchises* pode fazer com que as formas com manchas de diâmetro pequeno sejam selecionadas por tornarem-se mais semelhantes a *Battus perrhebus*. Contudo, uma melhor quantificação do fenômeno precisa ser elaborada para que afirmativas mais seguras possam ser feitas.

6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, A.M. & VALENTE, V.L.S. 1981. Observações sobre alguns Lepidópteros e Drosofilídeos do Parque do Turvo, RS. *Ciência e Cultura*, 33(11):1485-1490.
- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. 1977. Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria*. *Ecol. Entomol.*, 2: 1-18. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- BROWER, J.V.Z. 1958a. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part I. The Monarch, *Danaus plexippus*, and the viceroy *Limenitis archippus*. *Evolution*, 12: 32-47.
- _____. 1958b. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part II. *Battus philenor* and *Papilio treilus*, *P. polycenes* and *P. glaucus*. *Evolution*, 12: 123-136.
- _____. 1958c. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. *Evolution*, 12: 273-285.
- BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z. 1962. The relative abundance of model and mimic butterflies in natural populations of the *Battus philenor* mimicry complex. *Ecology*, 43: 154-158.
- BROWN JR., K.S. 1967. Chemotaxonomy and chemomimicry: The case of 3-hydroxypynurenine. *Syst. Zool.*, 16: 213-216. (Citado por TURNER, 1977).
- BROWN JR., K.S. & BENSON, W.W. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple Müllerian mimicry in *Heliconius numata* (Lepid.; Nymph.). *Biotropica*, 6(4): 205-228.
- BROWN JR., K.S.; DAMMAN, A.J. & FEENY, P. 1981. Troidine swallowtails (Lepidoptera: Papilionidae) in Southeastern Brazil: Natural history and foodplant relationship. *J. Res. Lepid.*, 19(4): 199-226.
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. 1975a. Theoretical genetics of Batesian mimicry. I. Single-locus models. *J. Theor. Biol.*, 55: 283-303. (Citado por PANSERA, 1981).

- HARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. 1975b. Theoretical genetics of Batesian mimicry. II. Evolution of supergenes. *J. Theor. Biol.*, 55: 305-324. (Citado por PANSERA, 1981).
- _____. 1975c. Theoretical genetics of Batesian mimicry. III. Evolution of dominance. *J. Theor. Biol.*, 55: 325-337. (Citado por PANSERA, 1981).
- CLARKE, B. & SHEPPARD, P.M. 1960. The genetics of *Papilio dardanus* Brown: II. Races *dardanus*, *polytrophus*, *meseres* and *tibullus*. *Genetics*, 45: 439-457. (Citado por PANSERA, 1981).
- _____. 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterflies *Papilio memnon* L. *Phil. Trans. R. Soc. London B.*, 263: 35-70. (Citado por PANSERA, 1981).
- _____. 1972. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes*. *Phil. Trans. R. Soc. London B.*, 263: 431-458. (Citado por PANSERA, 1981).
- CLARKE, C.A.; SHEPPARD, P.M. & THORNTON, J.W.B. 1968. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon*. *Phil. Trans. R. Soc. London B.*, 254: 37-89. (Citado por PANSERA, 1981).
- COOK, L.N.; FRANK, K. & BROWER, L.P. 1971. Experiments on the demography of tropical butterflies. I. Survival rate and density in two species of *Parides*. *Biotropica*, 3(1): 17-20.
- D'ALMEIDA, R.F. 1966. *Catálogo dos Papilionidae Americanos*. Sociedade Brasileira de Entomologia, São Paulo, 366p.
- D'ARAUJO E SILVA, A.G.; GONÇALVES, C.R.; GALVÃO, D.M.; GONÇALVES, A.V.L.; GOMES, J.; SILVA, M.N. & de SIMONI, L. 1968. *Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil - seus parasitos e predadores*. Parte II. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro, XXVI + 662, VIII + 265p. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- BROWN, C. 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. (Second ed.). Murray, London. (Citado por TURNER, 1977).
- DEVRIES, P.J. 1979. Pollen-feeding rainforest *Parides* and *Battus* butterflies in Costa Rica. *Biotropica*, 11(3): 237-238.
- DIXEY, F.A. 1909. On Mullerian mimicry and diaposematism. *Trans. Entomol. Soc. London.*, 1908: 559-583. (Citado por TURNER, 1977).
- DUNLAP-PIANKA, H.; BOGGS, C.L. & GILBERT, L.E. 1977. Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. *Science*, 197: 487-490.
- EHRlich, P.R. & GILBERT, L.E. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica*, 5(2): 69-82.

- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- ENDLER, J.A. 1981. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 16: 25-31. (Citado por BROWN JR., no prelo).
- FISHER, R. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover Publications, New York, 2a. ed., 291p. (Citado por PANSERA, 1981).
- FORD, E.B. 1944. Studies on the chemistry of pigments in the Lepidoptera, with reference to their bearing on systematics. 3. The red pigments of the Papilionidae. *Proc. R. Entomol. Soc. London* (A)19: 92-106. (Citado por TURNER, 1977).
- FRAENKEL, G.S. 1959. The raison doetre of secondary plant substances. *Science*, 129: 1466-1470.
- GILBERT, E.L. & SINGER, M.C. 1975. Butterfly ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 365-397.
- GUS, R. 1982. Tamanho populacional, mobilidade e oportunismo em populações naturais de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera; Nymphalidae). Dissertação apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da UFRGS para obtenção do Grau de Bacharel em Genética.
- HEGNAUER, R. 1964. *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Vol.III. Birkhäuser Verlag, Basel. p.184-194. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- HOEHNE, F.C. 1942. Aristolochiaceas. *Flora Brasiliensis*, 6 (XV. II). Lanzara/Instituto de Botânica, São Paulo, 141p., 123 pl. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- LEA, R.G. & TURNER, J.R.G. 1972. Experiments on mimicry. II. The effect of a Batesian mimic on its model. *Behaviour*, 42: 131-151. (Citado por TURNER, 1977).
- MARSHALL, G.A.K. 1909. On diaposematism, with reference to some limitations of the Müllerian hypothesis of mimicry. *Trans. Entomol. Soc. London.*, 1908: 93-142. (Citado por TURNER, 1977).
- MONROE, E. 1960. The generic classification of the Papilionidae. *Can. Entomol.*, Suppl., 17: 1-51. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- OWEN, D.F. 1971. *Tropical Butterflies*. Claredon Press, Oxford, 214p.
- PANSERA, M.C.G. 1981. Estudos genéticos e ecológicos sobre o par mimético *Heliconius erato phyllis* - *Phyciodes lansdorfi* (Lepid.; Nymph.). Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Genética da UFRGS, para obtenção do Grau de Mestre em Genética.

- PAPAGEORGIS, C. 1975. Mimicry in neotropical butterflies. *American Scientist*, 63(5): 522-532.
- PASTEUR, G. 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 169-99.
- POULTON, E.B. 1931. Two specifically significant examples of insect mimicry. *Trans. Entomol. Soc. London*, 79: 395-398. (Citado por TURNER, 1977).
- PUNNET, R.C. 1915. *Mimicry in Butterflies*. University Press, Cambridge. (Citado por TURNER, 1977).
- RAMBO, B. 1954. Análise histórica da flora de Porto Alegre. *Sellowia*, 6(6): 9-112.
- RAUSHER, M.D. 1979. Coevolution in a simple plant-herbivore system. Ph.D. Dissertation, Cornell University, Ithaca, New York. 240p. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- RETTENMEYER, C.R. 1970. Insect mimicry. *Ann. Rev. Ent.*, 15: 43-74.
- ROMANOWSKI, H.P. 1982. Mortalidade pré-adulta e capacidade de suporte em populações de *Heliconius erato phyllis* isoladas ecológicamente (Lepidoptera; Nymphalidae). Dissertação apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da UFRGS para obtenção do Grau de Bacharel em Genética.
- ROTHSCHILD, M. 1971. Speculations about mimicry with Henry Ford, In: *Ecological Genetics and Evolution*. (E.R. Creed, ed.), p. 202-203. Blackwell, Oxford.
- ROTHSCHILD, W. & JORDAN, K. 1906. A revision of the American Papilios. *Nov. Zool.*, 13: 411-752, 6 pl. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- SEXTON, O.J.; HOJER, C. & ORTLEB, E. 1966. *Anolis carolinensis*: effects of feeding on reaction to aposematic prey. *Science*, 153-140.
- SHAPIRO, A.M. 1970. The role of sexual behavior in density-related dispersal of pierid butterflies. *American Naturalist*, 104: 367-372. (Citado por YOUNG, 1971b).
- SHEPPARD, P.M. 1961. Some contributions to population genetics resulting from the study of the Lepidoptera. *Adv. in Genetics*, 10: 165-216.
- _____. 1962. Some aspects of the geography genetics, and taxonomy of a butterfly, in: *Taxonomy and Geography*, p.135-152, Systematics Association, London. (Citado por TURNER, 1977).
- _____. 1964. Mimicry and its ecological aspects. *Proc. XI Intern. Cong. Genetics*, 553-560.

- SHEPPARD, P.M. 1975. *Natural Selection and Heredity*. Hutckinson University Library, London. 239p.
- SHEPPARD, P.M.; TURNER, J.R.G.; BROWN JR., K.S.; BENSON, W.W. & SWGER, M.C. 1977. Genetics and the evolution of Müllerian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B* (to be submitted). (Citado por TURNER, 1977).
- TURNER, J.R.G. 1977. Butterfly mimicry: The genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology*, 10: 163-206.
- _____. 1978. Why male butterflies are non-mimetic: natural selection, sexual selection, group selection, modification and sieving. *Biol. J. Linn. Soc.*, 10(4): 385-432.
- VON EUW, J.T.; REICHSTENW, T. & ROTHSCHILD, M. 1968. Aristolochic acid-I in the swallowtail butterfly *Pachlioptera aristolochiae* (Fabr.) (Papilionidae). *Israel J. Chem.*, 6: 657-670. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- WALDBAUER, G.P. & STERNBURG, J.G. 1976. Saturniid moths as mimics: and alternative interpretation of attempts to demonstrate mimetic advantage in nature. *Evolution*, 29(4): 650-658.
- WICKLER, W. *El Mimetismo en las Plantas y en los Animales*. Ediciones Guadarrama, S.A., Madrid, 249p.
- WIENS, D. 1978. Mimicry in plants. *Evolutionary Biology*, 11: 365-403.
- YOUNG, A.M. 1971a. Mimetic associations in natural populations of tropical papilionid butterflies. I. Life history and structure of a tropical dry forest breeding population of *Battus polydamus polydamus*. *Rev. Biol. Trop.*, 19(1, 2): 211-240.
- _____. 1971b. Mimetic associations in natural populations of tropical papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilionidae). *New York Entomological Society, LXXIX*: 210-224.
- _____. 1972a. Breeding success and survivorship in some tropical butterflies. *Oikos*, 23: 318-326. (Citado por BROWN JR. e cols., 1981).
- _____. 1972b. Mimetic associations in populations of tropical butterflies. II. Mimetic interactions of *Battus polydamus* and *B. bellus*. *Biotropica*, 4 : 17-27.

APÊNDICE 1. Número de capturas e recapturas (entre parêntese) para todas as espécies em cada dia de coleta.

Espécies	1982																								
	Março				Abril				Agosto			Setembro				Outubro				Novembro					
	06	12	19	26	02	16	23	30	11	18	25	01	08	15	22	06	13	20	28	3	10	17	24	30	
<i>B. perthebus</i>	15	17(1)	8(2)	7(5)	6(3)	1	-	1	1	4	3	10	6(1)	10(2)	7	2(1)	-	1	1	-	-	1	4	3(1)	
<i>B. polys-tictus</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	3	2	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	
<i>B. polydamas</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
<i>P. anchises</i>	4	4(1)	1	1(1)	6(1)	3	-	2	-	-	2	8	2	2	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. agavus</i>	2	-	-	-	2	-	-	1	-	-	2	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
<i>Papilio hectorides</i>	-	3	2	1	-	1	-	-	1	1	1	1	-	3	1	2	-	-	-	-	-	-	-	1	2
<i>Papilio anchisiades</i>	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. l. rurik</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total com rec.	23	28	15	16	18	5	0	4	2	5	11	23	10	21	12	5	0	3	1	0	0	1	5	8	

APÊNDICE 1. (Continuação).

Espécies	1983																					
	Dezembro			Janeiro		Fevereiro				Março					Abril				Maio			
	07	14	21	02	11	02	09	17	23	02	09	16	23	30	06	13	20	27	05	13	22	30
<i>B. perrhebus</i>	8	7	3	1	-	3(1)	2	5	3	2	7	4	2	1(1)	1	1(1)	-	-	-	-	-	-
<i>B. polystictus</i>	1	-	1	1	1	1	2	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. polydamas</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. anchises</i>	1	2	2	1	2	-	4	3	3	2	15	8	3	3	3	2	-	-	2	-	-	-
<i>P. agavus</i>	1	-	2	1	1(1)	1	3	2	-	1	2	-	1	1	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Papilio hectorides</i>	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Papilio anchisiades</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. l. rurik</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total com rec.	11	10	8	4	6	6	12	13	8	5	24	12	8	6	6	5	0	0	2	0	0	0

APÊNDICE 2. Observações meteorológicas para a região de Porto Alegre ao longo do estudo.
 Ministério da Agricultura - Departamento Nacional de Meteorologia.
 Estação: Porto Alegre (83967) - RS. Lat.: 30°01'; Long.: 51°13' W. Grw.
 Altitude: Estação (Hs): 49,97 m; Cuba do barômetro (Hb): 47,91 m

Mês	Tempratura (°C)		Umidade relativa (%)	Precipitação (mm)	Nº de dias chuvosos	
	Máxima (\bar{x})	Mínima (\bar{x})				
1982	Março	28,8	19,3	73	42,8	08
	Abril	26,4	17,1	70	15,7	05
	Maio	23,3	13,3	72	49,1	10
	Junho	20,3	11,9	79	365,5	13
	Julho	20,0	11,2	80	141,2	14
	Agosto	21,6	12,9	78	195,4	15
	Setembro	23,3	14,5	78	193,3	14
	Outubro	23,5	14,2	70	235,0	-
	Novembro	24,5	16,4	78	214,7	-
	Dezembro	28,2	18,4	72	81,0	-
1983	Janeiro	29,7	21,7	71	87,7	-
	Fevereiro	28,9	20,9	74	158,8	-
	Março	-	-	78	166,4	-
	Abril	-	-	81	90,4	-
	Maio	21,5	15,1	-	172,2	-
	Junho	-	-	-	-	-

Obs.: O traço (-) significa dados não disponíveis.