



VANESSA SCHAEFFER PEDROTTI

ECOLOGIA POPULACIONAL DE *Taygetis ypthima* Hübner, [1821]  
(NYMPHALIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Biodiversidade  
Orientadora: Prof. Dra. Helena Piccoli Romanowski

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
PORTO ALEGRE  
2016

ECOLOGIA POPULACIONAL DE *Taygetis ypthima* Hübner, [1821]  
(NYMPHALIDAE)

VANESSA SCHAEFFER PEDROTTI

Aprovada em \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ 2016.

---

Dr. Milton de Souza Mendonça Jr

---

Dr. Ronaldo Bastos Francini

---

Dr. Cristiano Agra Iserhard

*Ao Marcus, pelo amor incondicional.*

## Agradecimentos

Aos meus melhores amigos, meus pais. Sou imensamente agradecida pelo grande carinho, dedicação, paciência, pela logística proporcionada para a realização das amostragens e pelas incansáveis ajudas nos trabalhos de campo. Agradeço por confiarem em mim e na importância do meu trabalho. Amo-os muito!

Ao Marcus meu amor. Agradeço pela compreensão, carinho, cumplicidade e pela paciência ao longo do mestrado. Sua música e seu bom humor sempre me ajudaram a suavizar esta longa e muitas vezes difícil caminhada. Que bom que nos encontramos!

À minha orientadora Helena Romanowski, por gentilmente ter me acolhido no laboratório desde a minha época de graduação e por sempre ter me incentivado a continuar trabalhando neste fascinante mundo das borboletas. Agradeço pela confiança, incentivo, pela essencial ajuda nas revisões, no desenvolvimento desta dissertação e pelas palavras confortantes nos momentos difíceis.

Ao Nicolás Mega, pela ajuda nas análises, revisões e pelo conhecimento transmitido ao longo da nossa convivência. Valeu Nico!

Ao Alfred Moser, por me transmitir parte do seu vasto conhecimento sobre borboletas e por oportunizar uma experiência ímpar em minha vida profissional.

Ao Diego, pela grande parceria ao longo do mestrado e pelo seu indiscutível empenho nas amostragens. Agradeço por me ajudar sempre que precisei. Valeu!

Ao querido primo Marcelo, pela grande ajuda nos trabalhos de campo. Nunca esquecerei nossa agradável convivência e o seu insuperável chimarrão.

Ao Murilo Guimarães, pela ajuda na organização e análise de dados.

Às parcerias de imersão (dissertação) em São Chico, Amanda e Priscilla. Fico agradecida por dividirmos bons momentos no mestrado.

A todos que auxiliaram nas amostragens de campo, valeu pela força: Mãe, Pai, Marcelo, Marcus, Diego, Carla, Nicolás, Andressa, Rafa, Vanessa S., Moser, Camila e Clediane. A colaboração de cada um foi fundamental para a execução deste trabalho.

Aos colegas e ex-colegas de laboratório: Andressa, Marcelo, Gui, Juliane, Diego, Carla, Mel, Lúcio, Rafa, Ronaldo, Lidi, Vanessa, Fabi e Alexsandra, pela agradável convivência e pela troca de ideias e conhecimento.

Ao proprietário do Veraneio Hampel, por permitir a realização do projeto na área e aos funcionários por sempre me receberem de braços abertos.

Ao fascinante mundo da *Taygetis ypthima*, por deixar registrado em minha vida momentos de grande alegria.

## Sumário

Apresentação .....	vii
Resumo.....	viii
1. Introdução .....	10
1.1. Bioma Mata Atlântica – Mata com Araucária .....	10
1.2. Ecologia populacional.....	11
1.3. A família Nymphalidae (Satyrinae).....	13
1.4. O gênero <i>Taygetis</i> Hübner, [1819].....	13
1.5. A espécie <i>Taygetis ypthima</i> Hübner, [1821] .....	15
1.6. Hipóteses do trabalho .....	18
2. Objetivos .....	20
2.1. Objetivo geral.....	20
2.2. Objetivos específicos.....	20
3. Resultados Gerais.....	21
3.1. Estrutura populacional.....	21
3.2. Dinâmica populacional.....	22
Artigo I .....	33
Estrutura populacional e história natural de <i>Taygetis ypthima</i> Hübner, [1821] (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae).....	33
Resumo.....	34
Introdução.....	35
Material e Métodos.....	36
<i>Área de estudo</i> .....	36
<i>Amostragem da população e parâmetros analisados</i> .....	37
<i>Análises de dados</i> .....	39
Resultados.....	40
<i>Abundância populacional</i> .....	40
<i>Razão sexual</i> .....	41
<i>Estruturação etária</i> .....	41
<i>Tamanho da asa</i> .....	41
<i>Vagilidade</i> .....	41
<i>Tempo de residência</i> .....	42
<i>História natural e comportamento</i> .....	42
Discussão.....	43

Agradecimentos .....	49
Referências.....	49
Instructions for Authors.....	63
Artigo 2 .....	68
Dinâmica populacional de <i>Taygetis ypthima</i> Hübner, [1821] (Lepidoptera: Nymphalidae), uma borboleta de inverno.....	68
Resumo.....	69
Introdução.....	70
Material e Métodos.....	72
<i>Área do Estudo</i> .....	72
<i>Amostragem da população</i> .....	73
<i>Análise demográfica</i> .....	75
Resultados .....	76
Discussão .....	78
Agradecimentos.....	81
Referências.....	82
Author Guidelines .....	95
6. Considerações Finais.....	103
6.1 Referências.....	105

## **Apresentação**

Esta dissertação é apresentada na forma de artigos conforme resolução nº10/2014 do CEPE, artigo 43, parágrafo único do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFRGS. Na primeira parte deste documento é apresentado um resumo e uma introdução geral contendo o assunto a ser tratado na dissertação, as hipóteses e os objetivos do trabalho, além dos resultados gerais. Na segunda parte são apresentados dois artigos. Por fim, são apresentadas considerações finais e as referências bibliográficas.

O artigo I versa sobre a estrutura populacional de *Taygetis ypthima*, e apresenta também aspectos da história natural e comportamento da espécie. O artigo II aborda a dinâmica de *T. ypthima*, apresentando estimativas de parâmetros populacionais e modelando-os em função do sexo juntamente com variáveis individuais e temporais.

Os artigos seguem as normas de submissão das revistas científicas a que serão submetidos; estas estão anexadas no final dos artigos.

## Resumo

*Taygetis ypthima* é uma borboleta frugívora normalmente encontrada em ambientes preservados de mata fechada, com distribuição concentrada nos estratos mais baixos das florestas. Alguns indivíduos de espécies de *Taygetis* podem viver vários meses, sugerindo a existência de estruturas populacionais complexas. Estudos populacionais são importantes por ajudar a responder quais fatores podem estar influenciando a variação em uma população, entretanto, estes estudos são escassos na região Neotropical. O objetivo deste trabalho foi determinar a estrutura e a dinâmica de uma população de adultos de *T. ypthima* ao longo de um ano. Amostragens foram realizadas em uma população em área de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. Os adultos foram amostrados através de três técnicas: armadilhas atrativas, rede entomológica e registro fotográfico. Em um total de 24 ocasiões amostrais, foram capturados 273 indivíduos, sendo 137 machos e 136 fêmeas. Ambos os sexos apresentaram variações de abundância ao longo do ano e os maiores picos populacionais foram observados no inverno (jul-ago), o oposto do padrão entre as populações de borboletas de regiões subtropicais. A razão sexual média foi 1:1, também contrastando com o encontrado em campo para a maioria das populações de borboletas. A estruturação etária foi heterogênea ao longo do ano, com predominância de adultos intermediários (80%) em agosto, velhos (60%) em novembro e jovens (90%) em dezembro. O tamanho médio da asa foi maior nas fêmeas ( $38,08\text{mm} \pm 0,50$ ) do que nos machos ( $34,87\text{mm} \pm 0,39$ ). Quatro fêmeas e um macho apresentaram longevidade superior a 200 dias, o registro maior atingindo extraordinários 247 dias de vida adulta. Estes indivíduos mais longevos apresentaram tamanho superior ( $36,02$ , o macho e  $39,03 \pm 0,42$ , as fêmeas) às médias da população. Interações entre machos territoriais e patrulhadores de *T. ypthima* foram registradas em 15 ocasiões, sempre próximos a bambuzais. Os dados de estrutura da população unidos aos dados de comportamento da

espécie serviram como base para o estudo da dinâmica desta população. Para a dinâmica de *T. ypthima*, testou-se a hipótese de que a espécie apresenta maior pico nos períodos em que as temperaturas são mais baixas. Testamos ainda se havia diferença na probabilidade de sobrevivência entre os sexos e se tamanho teria associação positiva com a sobrevivência de *T. ypthima*. Utilizamos o modelo de tempo reverso de Pradel e testamos o efeito de variáveis sobre as estimativas de interesse. Calculamos a média ponderada, em virtude da incerteza na escolha entre dois modelos. A probabilidade de sobrevivência foi mais alta para as fêmeas e pode estar associada às agressivas disputas físicas dos machos. Os machos tiveram maior probabilidade de recaptura possivelmente também relacionada ao seu comportamento territorial. Foi possível observar tendência de aumento nas taxas de sobrevivência da espécie em relação direta com o tamanho corporal, mas a associação não atingiu significância. As maiores taxas de crescimento estimadas para os machos foram observadas sempre que as temperaturas médias estavam mais baixas; entretanto, esta relação apenas beirou a significância. Neste estudo foi possível registrar a atividade de indivíduos adultos durante todas as estações ano, inclusive com registro de maior abundância de *T. ypthima* nos meses de inverno. O fato de a espécie viver mais de sete meses na fase adulta e ser capaz de enfrentar variações das temperaturas ao longo das estações evidencia adaptação fisiológica e/ou comportamental da espécie a estas condições severas. Os picos da população nos meses de inverno e a tendência de crescimento da população sob diminuição das temperaturas indicam que a espécie ocupa um nicho temporal diferenciado em relação a outras borboletas da região.

## 1. Introdução

### 1.1. Bioma Mata Atlântica – Mata com Araucária

A Mata Atlântica é uma das áreas mais ricas em biodiversidade e mais ameaçadas do planeta (SOS Mata Atlântica 2013), o que torna o bioma um dos cinco mais importantes *hotspots* mundiais (Arruda 2001). A Mata Atlântica original é composta por um mosaico de vegetações definidas como florestas ombrófilas densa, aberta e mista; florestas estacionais decidual e semidecidual; campos de altitude, mangues e restingas (SOS Mata Atlântica 2013).

No sul do Brasil, o bioma Mata Atlântica inclui as formações campestres chamadas de Campos de Cima da Serra, com altitudes superiores a 800 metros. Entre 42 e dez mil anos atrás, esta região apresentava um clima frio e seco, com os campos predominando em toda área. Quando o clima começou a tornar-se mais úmido, há cerca de quatro mil anos, iniciou-se um processo gradual de expansão das Matas com Araucárias, a Floresta Ombrófila Mista, que permanece até hoje (Boldrini *et al.* 2008). O clima úmido sem período seco é um dos mais frios do país, com maior índice de geadas noturnas e com período quente anual normalmente curto ou ausente (Leite 2002). Nos meses de junho e julho, a temperatura mínima absoluta frequentemente fica abaixo de zero. No inverno a temperatura média diária normalmente é inferior a 10,5°C (Bond-Buckup & Dreier 2008).

A composição da Floresta Ombrófila Mista é resultado de uma rica junção da flora tropical (Afro-Brasileira) e temperada (Austral-Antártica-Andina) (Leite 2002). Esta formação florestal é caracterizada pela incidência de *Araucaria angustifolia*, que impõem o aspecto fitofisionômico próprio desta formação (Sonego *et al.* 2007). Geralmente esta espécie encontra-se acompanhada por até 40 espécies de outras famílias, por exemplo: *Drimys brasiliensis*, a casca-de-anta, da família Winteraceae;

*Podocarpus lambertii*, o pinheiro-bravo, da família Podocarpaceae; *Ilex paraguariensis*, a erva-mate, Aquifoliaceae; *Dicksonia sellowiana*, o xaxim, uma pteridófito, e inúmeras espécies de mirtáceas como a goiabeira-da-serra, *Acca sellowiana*. A espécie *Merostachys multiramea*, um bambu, normalmente forma densas populações no interior das florestas; após seu florescimento, seca e abre clareiras na mata (Longhi-Wagner *et al.* 2008). Segundo Schmidt & Longhi-Wagner (2009) o Bioma Mata Atlântica e seus ecossistemas associados concentram a maior diversidade de Bambuseae, sendo os Campos de Cima da Serra uma das regiões com maior ocorrência de espécies de bambus para o Rio Grande do Sul.

## **1.2. Ecologia populacional**

A ecologia de populações é o ramo da ecologia que estuda a estrutura e a dinâmica de populações (Francini 2010). Muitos fatores influenciam a estrutura populacional de borboletas. Um dos mais importantes é a distribuição de abundância dos recursos nutricionais, principalmente das plantas que servem de alimento para as larvas e para os adultos (Ehrlich 1984). O tamanho de uma população é determinado pelo equilíbrio entre o recrutamento de novos indivíduos através de nascimentos e imigração, e pela perda de indivíduos pela mortalidade e emigração (Altwegg *et al.* 2003; Gotelli 2009). As variações nestes parâmetros demográficos, devido a eventos ou processos estocásticos, determinam a dinâmica das populações locais (Altwegg *et al.* 2003).

Um método amplamente utilizado para a obtenção de informações sobre uma população é a utilização de uma marcação (Schwarz & Seber 1999). A técnica de Coleta, Marcação, Liberação e Recaptura (CMLR) é altamente recomendada para estudos populacionais com borboletas (Francini 2010). Os dados obtidos através desta técnica, possibilitam estimar vários parâmetros demográficos (Tufto *et al.* 2012), tais

como: abundância, sobrevivência, recrutamento e taxa de crescimento da população (Lettink & Armstrong 2003).

As taxas de sobrevivência são consideradas parâmetros chave em estudos sobre evolução demográfica, bem como em biologia da conservação. A sobrevivência pode variar de acordo com as características individuais, tais como a idade, sexo, massa, genótipo ou fenótipo e também em função de variáveis ambientais bióticas e abióticas (Lebreton *et al.* 1992).

As estimativas de parâmetros populacionais se baseiam na premissa de que a população a ser estudada é fechada ou aberta (Francini 2010). Uma população fechada é aquela que permanece efetivamente inalterada durante a investigação, enquanto que uma população aberta é aquela que pode mudar através de processos como nascimentos, mortes e migrações (Schwarz & Seber 1999). Estimativas de abundância absoluta são fornecidas quando analisamos os dados através de estudos com populações fechadas. Para populações abertas, o fator chave são as estimativas de probabilidade de sobrevivência e de probabilidade de captura (Lettink & Armstrong 2003).

Com os dados de CMLR é possível construir um histórico de captura individual (White & Burnham 1999). A partir deste histórico, as estimativas demográficas são analisadas através da observação da fração de animais marcados e recapturados em uma ou mais amostras subsequentes (Blower *et al.* 1981). Estimativas populacionais podem ser obtidas através da construção de modelos que descrevem processos biológicos e fornecem informações sobre quais são os fatores responsáveis pelos padrões observados. A partir da seleção de modelos é possível tirar conclusões em relação a um conjunto de várias hipóteses concorrentes (Johnson & Omland 2004).

### **1.3. A família Nymphalidae (Satyrinae)**

Os ninfalídeos são divididos em muitas subfamílias e as espécies apresentam uma variedade enorme de cores, formato de asas e tipos de voos (Canals 2003). Incluem as borboletas diurnas ou crepusculares, que apresentam o primeiro par de pernas reduzidas em ambos os sexos (Brown-Jr 1992).

Nymphalidae pode ser dividida em duas guildas, quando considerado o modo de alimentação dos adultos: (i) as nectarívoras, que se alimentam de néctar, e (ii) as frugívoras, que se alimentam de frutos fermentados, exudações de plantas ou excremento de animais (DeVries 1987; Krenn 2008). As borboletas frugívoras compõe entre 40-55% do total de espécies de Nymphalidae em ambiente tropical (DeVries *et al.* 1999; DeVries & Walla 2001) e pertencem a quatro subfamílias: Biblidinae, Charaxinae, Nymphalinae (tribo Coeini) e Satyrinae (Wahlberg *et al.* 2009).

A maioria das espécies de Satyrinae encontradas na região Neotropical é representada por uma pequena tribo ancestral, Haeterini e por duas subtribos diversas de Satyrini, Euptychiina e Pronophilina (Murray & Prowell 2005). Satyrini apresenta ampla distribuição em todo o mundo, exibindo maior diversidade em regiões tropicais (Penã *et al.* 2011), sendo que as principais linhagens diversificaram simultaneamente com a disseminação das gramíneas, irradiando em aproximadamente 2200 espécies. Satyrini é composta por 13 subtribos e 209 gêneros, com algumas delas sendo quase inteiramente restritas a uma única região biogeográfica (Penã *et al.* 2011).

### **1.4. O gênero *Taygetis* Hübner, [1819]**

*Taygetis* Hübner, [1821] é um gênero de Satyrini. De coloração marrom ou cinza na face dorsal, geralmente apresentam ocelos visíveis na face ventral, variando entre as espécies (DeVries 1987). O grupo abrange 30 espécies descritas (Warren *et al.* 2013),

tendo colonizado quase toda a região neotropical, desde baixas até altas latitudes (Matos-Maraví *et al.* 2013). Na Costa Rica, *Taygetis* é encontrada a partir do nível do mar até 1800 metros. A maioria habita florestas sombreadas e raramente voa em áreas com incidência direta de luz solar. O gênero apresenta uma diversidade de períodos de atividade que varia do amanhecer ao entardecer; algumas podem ter hábitos noturnos (DeVries 1987).

A longevidade não é conhecida para todo o gênero, embora observações casuais relatem que algumas espécies são sedentárias e podem viver vários meses (DeVries 1987). Segundo Hoskins (2012), a espécie *Taygetis mermeria* (Cramer, 1776) pode viver várias semanas e possivelmente por até nove meses. Fato que chama atenção, porque a maior parte dos lepidópteros (borboletas e mariposas) vive pouco tempo (Molleman *et al.* 2007). No entanto, há registros de algumas espécies de borboletas vivendo mais de quatro meses (Romanowski 1985; Uehara-Prado *et al.* 2003; Teixeira 2008; Spaniol & Morais 2015) ou até mais de nove meses (Molleman *et al.* 2007). A sobrevivência pode variar de acordo com as características individuais: diferenças entre os sexos têm sido relatadas na probabilidade de sobrevivência aparente (Sobral-Souza *et al.* 2015) e também no tempo de residência para algumas borboletas (Freitas & Ramos 2001; Tourinho *et al.* 2009; Beirão *et al.* 2012; Herkenhoff *et al.* 2013). Para borboletas do gênero *Taygetis* diferenças entre os sexos nunca foram investigadas.

As hospedeiras típicas para o gênero *Taygetis* parecem ser os bambus lenhosos (Bambusoideae) (Beccaloni *et al.* 2008) embora outras gramíneas tenham sido ocasionalmente registradas como planta hospedeira (Ackery 1988). Murray (2001) trabalhou com estágios imaturos de cinco espécies e relatou que as larvas foram criadas tanto em bambu lenhoso como em herbáceo e apenas uma espécie, *Taygetis thamyra* (Cramer, 1779) foi criada em *Ischnosiphon* sp. (Marantaceae). Já *Taygetis andromeda* (Cramer, 1776) (sinônimo *Taygetis laches* (Fabricius, 1793)), parece utilizar como

planta hospedeira espécies de bambu herbáceo como *Acroceras zizanioides* (Young 1984) e *Olyra latifolia* (DeVries 1986). Estudos de estratificação vertical com a guilda de borboletas frugívoras, demonstram que as espécies pertencentes ao gênero *Taygetis* são significativamente mais amostradas no sub-bosque da floresta, e somente poucos indivíduos são coletados no dossel (DeVries 1988; DeVries & Walla 2001) ou exclusivamente no sub-bosque (Ribeiro & Freitas 2012). Assim, *Taygetis* parece possuir um padrão de distribuição concentrado nos estratos mais baixos das florestas.

### **1.5. A espécie *Taygetis ypthima* Hübner, [1821]**

Borboleta de tamanho médio (32-42 mm) e de coloração marrom na face dorsal e marrom muito variável na face ventral pode ser encontrada pousada em locais pouco iluminados (Canals 2003). A fêmea de *Taygetis ypthima* Hübner, [1821] é descrita como semelhante ao macho (D'Abreu 1988), não havendo registro de dimorfismo ou dicromatismo sexual na literatura. Em função da grande variação fenotípica, variações geográficas das espécies foram listadas como cinco espécies distintas: *Taygetis xantippe* Butler, [1870], *Taygetis ophelia* Butler, 1870, *Taygetis fulginia semibrunnea* Weymer 1910, *Taygetis fulginia* d'Almeida 1922, *Taygetis ypthima* [sic] ab. *lineata* Kivirikko 1937 (Lamas 2004). Quatro destas espécies foram sinonimizadas, através de um estudo detalhado da morfologia dos órgãos genitais e do estudo da variação do padrão das asas. Apenas *T. fulginia* é considerada uma espécie válida e diferente de *T. ypthima* (Siewert *et al.* 2013).

Atualmente a descrição de um novo gênero para *T. ypthima*, juntamente com *Taygetis rectifascia* Weymer, 1907, foi sugerida através de análises filogenéticas para o “Clado *Taygetis*” (Matos-Maraví *et al.* 2013). Conforme o estudo, estas espécies devem ser classificadas dentro de um novo táxon, associado ao subclado *Pseudodebis* Forster, 1964. O gênero *Pseudodebis* é bastante homogêneo e distinto de *Taygetis* em relação à

morfologia. Assim, Siewert *et al.* (2013) reconhecem que estudos mais detalhados sobre Euptychiina são necessários para elucidar questões referentes às espécies e as delimitações dos gêneros dentro da subtribo. Os autores sugerem que estudos que utilizem sinapomorfias genéricas seriam importantes na identificação de grupos monofiléticos, o que poderia reforçar (ou não) os dados moleculares que colocam *T. ypthima* junto ao subclado *Pseudodebis*.

Warren *et al.* (2013), listam a espécie como *Pseudodebis ypthima*. Todavia, Matos-Maraví *et al.* (2013) indicaram que a espécie, apesar de provavelmente próxima de *Pseudodebis*, deveria estar em um novo gênero. Assim, no presente trabalho adotamos uma posição conservadora em relação à classificação, nominando a borboleta como *Taygetis ypthima*, até que se defina a situação, talvez com a provável descrição de um novo gênero.

*Taygetis ypthima* se distribui desde a região Nordeste, pelo Sudeste e Sul do Brasil, e também no Paraguai e na Argentina, em altitudes variando desde o nível do mar até 2000 metros de altitude (Siewert *et al.* 2013). No Rio Grande do Sul, a espécie ocorre em distintas formações florestais dos Biomas Mata Atlântica e Pampa (Paz *et al.* 2013; Spaniol & Morais 2015).

Acredita-se que a espécie seja relacionada a ambientes em bom estado de conservação, já que em estudos comparativos entre a biodiversidade de borboletas presente em diferentes habitats, *T. ypthima* foi mais abundante nas matas contínuas (reservas) do que em ambientes fragmentados (Uehara-Prado *et al.* 2005; Freitas *et al.* 2006; Uehara-Prado *et al.* 2007). Assim, a espécie parece responder negativamente a fragmentação florestal (Uehara-Prado *et al.* 2003). Um trabalho realizado na região nordeste do Rio Grande do Sul, no município de São Francisco de Paula (Iserhard *et al.* 2010), também indicou que a espécie possui preferência por ambientes preservados, ocorrendo somente na mata nativa e na mata fechada de reflorestamento de araucária.

Em um estudo com assembleias de borboletas frugívoras na propriedade do Hotel Veraneio Hampel em São Francisco de Paula, RS, dois ambientes foram comparados: área de borda de mata e de mata fechada (Pedrotti 2009). Pode-se observar que a maior parte dos indivíduos de *T. ypthima* amostrados em armadilhas, ocorreu dentro do ambiente de mata fechada. Roman *et al.* (2010) apresentaram dados de estratificação vertical da guilda de borboletas frugívoras em São Sepé, RS, e indicaram uma abundância significativamente maior de *T. ypthima*, em armadilhas localizadas entre 1,0 e 2,0 m de altura do solo, e menor em armadilhas a 4,0 m.

Não há evidências de uma planta hospedeira específica para *T. ypthima*, mas existe um registro histórico de imaturos criados em bambu (Müller 1886). Entretanto, sabe-se que a espécie pode consumir *Bambusa vulgaris* e outras espécies de bambu (Bambuseae), como espécies do gênero *Chusquea* (Canals 2003; Beccaloni *et al.* 2008). Exemplos de espécies de *Chusquea* com ocorrência para os Campos de Cima da Serra no RS são: *Chusquea mimosa*, *C. gracilis*, *C. juergensii*, *C. leptophylla*, *C. meyeriana*, *C. tenella* (Giehl 2012).

Através de trabalhos com borboletas frugívoras no município de São Francisco de Paula, RS, Brasil, foi possível verificar a ocorrência sazonal de *T. ypthima* (Pedrotti 2009; Santos 2010). Em ambas as investigações, chamou atenção a concentração da ocorrência da espécie nos meses de inverno, posto que a região possui uma estação fria rigorosa em comparação com latitudes mais baixas. A quantidade de calor no corpo dos insetos é determinada principalmente pela temperatura do ambiente, com o período de atividades de cada espécie oscilando em função deste parâmetro (Schowalter 2011), e a capacidade de voo das borboletas é um processo que depende da temperatura (Kingsolver 1985). As observações dos picos de abundância de *T. ypthima* nos meses de inverno são opostas aos resultados encontrados para outras espécies de borboletas para a mesma região. Marchiori (2012) evidenciou a importância das temperaturas na

atividade de borboletas, registrando maior riqueza e abundância no outono, sendo o verão o segundo período mais representativo. O inverno foi a estação com menor registro de diversidade. Iserhard (2009) registrou picos de riqueza e abundância no verão; três Satyrini, *Forsterinaria necys* (Godart, [1824]), *Hermeuptychia hermes*<sup>1</sup> (Fabricius, 1775) e *Paryphthimoides phronius* (Godart, [1824]) foram registradas em todas as estações do ano, mas com baixa densidade e seus picos populacionais também se concentraram na estação mais quente.

Populações de insetos podem variar drasticamente em sua abundância ao longo do tempo (Schowalter 2011). Questões referentes às variações demográficas e aos fatores que influenciam uma população podem ser respondidas através de estudos populacionais (Solomon 1980). No entanto, a carência de estudos sobre populações de borboletas na Região Neotropical é marcante (Bonebrake *et al.* 2010). Com borboletas do gênero *Taygetis* os trabalhos são ainda mais raros. Há registro de apenas um estudo realizado em áreas de altitude (800-1000m) em São Paulo, ao longo de seis meses (nov- mai), que determinou aspectos biológicos de populações de borboletas frugívoras (Uehara-Prado *et al.* 2005), descrevendo algumas medidas populacionais para *T. ypthima* (razão sexual, classes etárias e abundância). Estudos que contemplem a estrutura, a dinâmica e aspectos sobre o comportamento destas populações, ao longo de um ciclo anual, não constam na literatura.

## **1.6. Hipóteses do trabalho**

Como algumas borboletas podem viver vários meses e espécies do gênero *Taygetis* parecem apresentar uma alta expectativa de vida, acreditamos que *T. ypthima* seja uma espécie longeva. A sobrevivência pode variar em função de características individuais e diferenças entre os sexos são registradas na literatura, assim, pressupomos

---

<sup>1</sup> Seraphim *et al.* 2013 posteriormente desmembraram este táxon em dez espécies distintas.

que existe diferença na probabilidade de sobrevivência entre os sexos. Outra característica individual, observada durante o desenvolvimento da primeira parte deste primeiro trabalho, foi que os indivíduos mais longevos de *T. ypthima* apresentavam tamanho superior à média da população; portanto, investigamos se o maior tamanho corporal tem efeito positivo sobre a expectativa de vida da espécie.

Em relação à aparente diferença no padrão de variação da abundância de *T. ypthima* ao longo do ano, em comparação aos ciclos anuais de outras espécies de borboletas, quando relacionado à variação nas temperaturas, testou-se a hipótese de que as épocas de baixas temperaturas correspondem aos períodos de maior pico populacional da espécie.

## **2. Objetivos**

### **2.1. Objetivo geral**

Descrever a estrutura e a dinâmica de uma população de adultos de *T. ypthima* ao longo de um ciclo anual.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Caracterizar a densidade populacional, razão sexual, estruturação etária, a variação no tamanho corporal dos adultos e o tempo de residência dos indivíduos de uma população de *T. ypthima*, durante 12 meses, em uma área de Mata de Araucária;
- Monitorar a dinâmica da população ao longo do ano;
- Estimar parâmetros populacionais através da construção de modelos, relacionando com o sexo e o efeito das variáveis individuais e temporais na dinâmica da população.

### 3. Resultados Gerais

#### 3.1. Estrutura populacional

- A estrutura populacional foi analisada com base em 24 ocasiões amostrais, com duração média de cinco dias. Foram marcados 273 indivíduos, 137 machos e 136 fêmeas;
- Para as estimativas de abundância, a fim de evitar a quebra do pressuposto de “amostragem instantânea” (períodos amostrados com duração superior ao intervalo entre as amostragens) foi necessário excluir 19 dias de trabalho de campo e consequentemente seis machos e cinco fêmeas da amostra, sendo a matriz final reorganizada em 22 ocasiões amostrais;
- A partir da reorganização dos dados, obteve-se um total de 262 indivíduos, sendo 131 machos e 131 fêmeas. Foram recapturados um total de 27 fêmeas (10,3%) e 26 machos (9,9%): do total de recapturados, 18 (6,9%) foram múltiplas vezes, sendo 12 (4,6%) machos;
- A abundância da população não foi constante ao longo do ciclo anual. O maior pico populacional estimado para os machos e para as fêmeas ocorreu no inverno (entre julho e agosto). As menores abundâncias foram registradas no verão e no outono, para ambos os sexos;
- A razão sexual média registrada foi de 1:1. Esta proporção, porém, variou ao longo dos meses ( $\chi^2 = 22,57$ ;  $gl=12$ ;  $p=0,032$ );
- A estrutura etária da população não foi homogênea ao longo do ano ( $\chi^2 = 293,45$ ;  $gl=24$ ;  $p<0,001$ ); Durante a maior parte do ano, no outono e inverno, a maioria dos indivíduos pertencia à categoria etária intermediária. Na primavera, observou-se um

rápido aumento de indivíduos velhos até atingir 60% em novembro. Em dezembro houve predominância de jovens;

- As fêmeas foram significativamente maiores que os machos ( $t = -1,508$ ;  $p < 0,001$ ). O tamanho médio da asa anterior das fêmeas variou entre 36,58 para 39,60mm e para os machos 33,58 para 36,40mm;

- A vagilidade diferiu entre os sexos (Mann-Whitney  $U = 786$ ;  $p = 0,019$ ), sendo que as fêmeas se deslocaram mais que os machos;

- A longevidade média das fêmeas foi 49,07 dias e dos machos 23,76 dias. Cinco indivíduos apresentaram longevidade superior a 200 dias; o registro máximo foi para uma fêmea com 247 dias de vida;

- Realizou-se registro inédito de comportamento agonístico intenso entre alguns machos na população.

### **3.2. Dinâmica populacional**

- Para a análise da dinâmica populacional também foi utilizada a matriz reorganizada em 22 ocasiões amostrais;

- Utilizamos o modelo de tempo reverso de Pradel (1996). Este modelo fornece estimativas de probabilidade de sobrevivência aparente ( $\phi$ ), probabilidade de recaptura ( $p$ ) e a estimativa da taxa de crescimento populacional ( $\lambda$ );

- $\phi$  foi modelada em função do sexo, do tamanho corporal e do tempo;

- $p$  foi modelada em função do sexo, do tempo, temperatura e umidade e do esforço amostral;

- $\lambda$  foi modelada em função do tempo, do sexo e da temperatura;

- Os dois melhores modelos resultaram em grande incerteza quanto a sua seleção. Estes modelos somaram 0.99 do peso de  $AICc$  ( $w_i$ ); devido a isto calculamos a média ponderada dos mesmos;

- Os dois melhores modelos e seus respectivos pesos foram:

\*Notação dos modelos: sexo = varia com o sexo (macho, fêmea); asa= varia com o tamanho corporal (indicado pelo comprimento da asa anterior); t= varia ao longo do tempo; temp= varia com temperatura média; umid= varia com umidade; esf= varia com o esforço.

$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+t}) \lambda (\text{sexo+ temp}); w_i=0,59125$

$\phi(\text{sexo}) p(\text{sexo+t}) \lambda (\text{sexo+temp}); w_i=0,40754$

- A média ponderada da probabilidade de sobrevivência aparente entre ocasiões amostrais sugere maior probabilidade para as fêmeas (0,53; 95% IC= 0,32 – 0,73) do que para os machos (0,26; 95% IC= 0,15 – 0,41);

- O modelo que incorporou o efeito do sexo e do tamanho corporal sobre a sobrevivência demonstrou tendência, para ambos os sexos, de associação positiva entre o tamanho e a probabilidade de sobrevivência; entretanto, não foi obtida significância estatística ( $\beta_{\text{asa}}=0,24$ ; 95% IC = -0,03 – 0,50);

- O modelo de probabilidade de sobrevivência que inclui apenas o sexo indicou diferença significativa entre os sexos ( $\beta_{\text{sexo}}=-1,60$ ; 95% IC= -2,47 -0,74);

- Os machos apresentaram maior probabilidade de recaptura ( $\beta_{\text{sexo}} = 1,47$ ; 95% IC= 0,73 – 2,20);

- A taxa de crescimento populacional dos machos variou em sentido oposto às temperaturas registradas. Todavia, a associação com a temperatura não atingiu significância estatística ( $\beta_{\text{temp}}= -0,029$ ; 95% IC= -0,12 – 0,06).

#### 4. Referências bibliográficas

(De acordo com as normas da Revista Brasileira de Entomologia)

Ackery, P. 1988. Host plants and classification: a review of Nymphalid butterflies.

**Biological Journal of the Linnean Society** 33: 95–203.

Altwegg, R., Roulin, A., Kestenholz, M. & Jenni, L. 2003. Variation and covariation in survival, dispersal, and population size in barn owls *Tyto alba*. **Journal of Animal Ecology** 72: 391–399.

Arruda, M.B. (org). 2001. **Ecosystemas Brasileiros**. Brasília, Ed. Ibama, 49p.

Beccaloni, G.W., Vilorio, A.L., Hall, S.K & Robinson, G.S. 2008. **Catalogue of the Hostplants of the Neotropical Butterflies**. Monografías Tercer Milenio, first ed., vol. 8. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 536 p.

Beirão, M.V., Campos-Neto, F.C., Pimenta, I.A. & Freitas, A.V.L. 2012. Population biology and natural history of *Parides burchellanus* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an endangered Brazilian butterfly. **Annals Entomological Society of America** 105: 36–43.

Blower, J.G., Cook, L.M. & Bishop, J.A. 1981. **Estimating the size of Animal Populations**. London, George Allen & Unwin LTD, 126p.

Boldrini, I.L., Wagner, H.M.L. & Eggers, L. 2008. **Flora**. 38-57 p. In: G. Bond-Buckup; L. Buckup. & C. Dreier. Biodiversidade dos Campos de Cima da Serra. Porto Alegre: Libretus, 196 p.

Bond-Buckup, G. & Dreier, C. 2008. **Paisagem Natural**. 11-17p. In: G. Bond-Buckup; L. Buckup & C. Dreier. Biodiversidade dos Campos de Cima da Serra. Porto Alegre: Libretus, 196 p.

Bonebrake, T.C., Ponisio, L.C, Boggs, C.L. & Ehrlich, P.R. 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. **Biological Conservation** **143**: 1831–1841.

Brown-Jr, K.S. 1992. **Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal**. 142-186 p. In: História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas. 321 p.

Canals, G.R. 2003. **Mariposas de Misiones**. Buenos Aires: L.O.L.A, 476 p.

D' Abrera, B. 1988. **Butterflies of the Neotropical Region.Part V. Nymphalidae (conc.) & Satyridae**. Victoria: Hill House, IX + 680 – 877.

DeVries, P.J. 1986. Host Plant records and natural history notes on Costa Rican butterflies (Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae) **The Journal of Research on the Lepidoptera** **4**: 290-333.

DeVries, P.J. 1987. **The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae**. Princeton University Press, Princeton, 327 p.

DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. **Journal of Research on the Lepidoptera** **26**: 98-108.

DeVries, P.J., Walla, T.R. & Grenney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. **Biological Journal of the Linnean Society** **68**(3): 333-353.

DeVries, P.J. & Walla, T. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society** **74**: 1-15.

Ehrlich, P.R. 1984. **The Structure and Dynamics of Butterfly Populations**. 25-40 p. In: Vane-Wright, R.I & Ackery. *The Biology of Butterflies*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Francini, R.B. 2010. **Métodos para estudar ecologia de populações de borboletas**. Santos, SP, E-book Publicado pelo autor. 201 p.

Freitas, A.V.L. & Ramos, R.R. 2001. Population Biology of *Parides anchises nephalion* (Papilionidae) in a costal site in southeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 61: 623–630.

Freitas, A.V.L., Leal, I.R., Uehara-Prado, M. & Iannuzzi, L. 2006. **Insetos como indicadores de conservação da paisagem**. 357-384 p. In: *Biologia da conservação: essências* (C.F.D. Rocha, H.G. Bergallo, M. Van Sluys & M.A.S. Alves, ed.) RiMa Editora, São Carlos.

Giehl, E.L.H. (coordenador). 2012. Flora digital do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina. URL: <http://ufrgs.br/floradigital>. Último acesso em 20/12/15

Gotelli, N. J. 2009. **Ecologia**. Londrina: Ed. Planta. 288 p.

Herkenhoff, E.V., Monteiro, R.F., Esperanço, A.P. & Freitas, A.V.L. 2013. Population biology of the endangered fluminense swallowtail butterfly *Parides ascanius*. **Journal of the Lepidopterists' Society** 67: 29–34.

Hoskins, A. 2012. Learn About Butterflies: the complete guide to the world of butterflies and moths, [www.learnaboutbutterflies.com](http://www.learnaboutbutterflies.com). Último acesso em 14/11/15

Iserhard, C.A. 2009. Estrutura e composição da assembleia de borboletas (Lepidoptera: Papilionidae e Hesperioidea) em diferentes formações da Floresta Atlântica do Rio Grande do Sul, Brasil. **Tese de doutorado**. UFRGS. Porto Alegre.

- Iserhard, C.A; Quadros, M.T; Romanowaki, H.P. & Mendonça Jr, M.S. 2010. Borboletas (Lepidoptera: Papilionoides e Hesperioidea) ocorrentes em diferentes ambientes na Floresta Ombrófila Mista e Campos de Cima da Serra do Sul, Brasil. **Biota Neotropica 10**: 309-320.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. 2004. Models election in ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution 19**: 101-108.
- Kingsolver, J. G. 1985. Butterfly thermoregulation: Organismic mechanisms and population consequences. **Journal of Research on the Lepidoptera 24**: 1-20.
- Krenn, H.W. 2008. Feeding behaviours of Neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). **Biologie zentrum 88**: 295-394.
- Lamas, G. 2004. **Nymphalidae. Satyrinae. Euptychiina**. 217- 223p. In: Lamas, G. (Ed) Atlas of the Neotropical Lepidoptera. 5A. Checklist: Part 4A. Hesperioidea – Papilionoidea. Association for Tropical Lepidoptera / Scientific Publishers, Gainesville.
- Lebreton, J.D, Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. **Ecological Monographs 62**: 67–118.
- Leite, P.F. 2002. **Contribuição ao conhecimento Fitoecológico do Sul do Brasil**. 51-73 p. In: Bressan. D.A & J.N.C. Marchiori (Eds). Ciência & Ambiente. Fitogeografia do Sul da América. Santa Maria. Editora Pallotti. 150p.
- Lettink, M. & Armstrong, D.P. 2003. An introduction to mark recapture analysis for monitoring threatened species. **Department of Conservation Technical Series 28A**: 5-32.

Longhi-Wagner, H.M., Boldrini, I.L. & L. Eggers. 2008. **Ambientes da Região**. 25-35 p. In: Buckup, G.B., Buckup, L. & Dreier, C. Biodiversidade dos Campos de Cima da Serra. Porto Alegre: Libretus, 196 p.

Marchiori, M.O.O. 2012. Diversidade de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) em formação de Mata de Restinga e Mata de Araucária no Sul do Brasil: sazonalidade, variação na atividade diária e eficiência amostral. **Tese de Doutorado**. UFRGS. Porto Alegre

Matos-Maraví, P. F., Peña, C., Willmott, K. R., Freitas, A. V. L. & Wahlberg, N. 2013. Systematics and evolutionary history of butterflies in the “*Taygetis* clade” (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina): towards a better understanding of Neotropical biogeography. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **66**: 54-68.

Molleman F, Zwaan, B.J., Brakefield, P.M. & Carey, J.R. 2007. Extraordinary long life spans in fruit-feeding butterflies can provide window on evolution of lifespan and aging. **Experimental Gerontology** **42**: 272-282.

Müller, W. 1886. Südamerikanische Nymphalidenraupen. Versuche eines natürlichen Systems der Nymphaliden. **Zoologische Jahrbücher (Systematik)** **1**: 417-678

Murray, D. L. 2001. Immature stages and biology of *Taygetis* Hübner (Lepidoptera: Nymphalidae). **Proceedings of the entomological Society of Washington** **103**: 932-945

Murray, D. L. & Prowell, D. P. 2005. Molecular phylogenetics and evolutionary history of the neotropical satyrine subtribe Euptychiina (Nymphalidae: Satyrinae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** **34**: 67-80.

Paz, A.L.G., Romanowski, H.P. & de Moraes, A.B.B. 2013. Distribution of Satyrini (Lepidoptera, Nymphalidae) in Rio Grande do Sul State, southern Brazil. **Ecological Research** **28**: 417-426.

Pedrotti, V.S. 2009. Borboletas frugívoras (Lepidoptera, Papilionoidea, Nymphalidae) em um Fragmento de Floresta Ombrófila Mista em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. **Trabalho de Conclusão de Curso**. Centro Universitário Feevale, Novo Hamburgo.

Peña, C., Nylin, S. & Wahlberg, N. 2011. The radiation of Satyrini butterflies (Nymphalidae: Satyrinae): a challenge for phylogenetic methods. **Zoological Journal of the Linnean Society** **161**: 64–87

Ribeiro, D. B. & Freitas, A.V.L. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. **Journal of Insect Conservation** **16**: 733-744.

Roman, M., Garlet, J. & Costa, E. C. 2010. Levantamento populacional e comportamento de voo de borboletas (Lepidoptera) em um remanescente florestal em São Sepé, RS. **Ciência Florestal** **20**: 283-294.

Romanowski, H.P., Gus, R. & Araujo, A.M. 1985. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. **Revista Brasileira de Biologia** **45**: 563–569.

Santos, J.P. 2010. Riqueza e composição de espécies de borboletas frugívoras em região de Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. **Trabalho de Conclusão de Curso**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre.

Schmidt, R. & Longhi-Wagner, H. M. 2009. A tribo Bambusae (Poaceae, Bambusoideae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências** **7**: 71-128.

Schwarz, C.J. & Seber, G.A.F. 1999. Estimating animal abundance: review III. **Statistical Science** **14**: 427–456.

- Schowalter, T.D. 2011. **Insect Ecology: An Ecosystem Approach**, Third Edition, Elsevier / Academic, San Diego. 633p.
- Seraphim, N. M. A. Marín, M.A., Freitas, A.V.L. & Silva-Brandão, K.L. 2014. Morphological and molecular marker contributions to disentangling the cryptic *Hermeuptychia hermes* species complex (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina). **Molecular Ecology Resources 14**: 39–49.
- Siewert, R. R., Zacca, T., Dias, F. M., Freitas, A. V. L., Mielke, O. H. H. & Casagrande, M. M. 2013. The *Taygetis ypthima* species group - (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae): taxonomy, variation and description of a new species. **ZooKeys 356**: 11-29
- Sobral-Souza, T., Francini, R.B, Guimarães, M. & Benson, W.W. 2015. Short-Term Dynamics Reveals Seasonality in a Subtropical *Heliconius* Butterfly. **Journal of Insects 15**: 761058.
- Solomon, M.E. 1980. **Dinâmica de populações**. São Paulo. Editora Pedagógica e Universitária Ltda. 78p.
- Sonego, R.C., Backes, A. & Souza, A.F. 2007. Descrição da estrutura de uma Floresta Ombrófila Mista, RS, Brasil, utilizando estimadores não-paramétricos de riqueza e rarefação de amostras. **Acta Botanica Brasilica 21**: 943-955.
- SOS Mata Atlântica. 2013. **Relatório de Atividades 2012**. São Paulo, Fundação SOS Mata Atlântica. 76p.
- Spaniol, R.L. & Morais, A. B.B. 2015. Borboletas frugívoras em área de transição ecológica do sul do Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae). **SHILAP Revista de Lepidopterologia 43**: 27-40.
- Teixeira, M.O. 2008. Diversidade de borboletas (Lepidoptera: Nymphalidae) e avaliação do uso de armadilhas atrativas associadas à marcação e recaptura em

ambientes de Mata Atlântica, Maquiné, RS, Brasil. **Dissertação de Mestrado**. UFRGS. Porto Alegre. 128p.

Tourinho, J. L. & Freitas, A. V. L. 2009. Population biology of *Euptoieta hegesia* (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) in an urban area in Southeastern Brazil. **Journal of Research on the Lepidoptera** **41**: 40-44.

Tufto, J., Lande, R., Ringsby, T., Engen, S., Saether, B., Walla, T. & DeVries, P. 2012. Estimating Brownian motion dispersal rate, longevity and population density from spatially explicit mark-recapture data on tropical butterflies. **Journal of Animal Ecology** **81**:756–769

Uehara-Prado, M., Freitas, A.V.L., Metzger, J.P., Alves, L., Silva, W.G & Brown- Jr, K.S. 2003. Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) como indicadoras de fragmentação florestal no Planalto Atlântico Paulista. **VI Congresso de Ecologia do Brasil Anais de Trabalhos Completos**.

Uehara-Prado, M., Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. 2005. Biological traits of frugivorous butterflies in a fragmented and a continuous landscape in the South Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Lepidopterists' Society** **59**: 96-106.

Uehara-Prado, M., Brown Jr., K. S. & Freitas, A.V.L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit- feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. **Global Ecology and Biogeography** **16**: 43- 54.

Wahlberg, N., Leneveu, J., Kodandaramaiah, U., Peña, C., Nylin, S., Freitas, A.V.L. & Brower, A.V.Z. 2009. Nymphalid butterflies diversity following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. **Proceedings of the Royal Society of London B** **276**: 4295-4302.

Warren, A. D., Davis, K. J., Stangeland, E. M., Pelham, J. P. P. & Grishin, N. V. 2013. Illustrated Lists of American Butterflies. Disponível: <http://www.butterfliesofamerica.com/>. Último acesso em 25/03/16

White, G. C. & K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. **Bird Study** **46**: 120–139.

Young, A.M. 1984. Natural history notes for *Taygetis andromeda* (Cramer) (Satyridae) in eastern Costa Rica. **Journal of the Lepidopterists Society** **382**: 102 – 113.

Artigo 1

**Estrutura populacional e história natural de *Taygetis ypthima* Hübner, [1821]**

**(Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae)**

Estrutura populacional de *Taygetis ypthima*

(Manuscrito a ser submetido para *Neotropical Entomology*)

Vanessa Schaeffer Pedrotti\*

Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Zoologia, UFRGS,

Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: vanessapedrotti@gmail.com \* Autor para correspondência.

Nicolás Oliveira Mega

Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Zoologia, UFRGS,

Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: nicolas.mega@gmail.com

Helena Piccoli Romanowski

Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Zoologia, UFRGS,

Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: hpromano@ufrgs.br

## Resumo

*Taygetis ypthima* Hübner, [1821] é uma espécie de borboleta com hábito frugívoro, que ocorre em áreas dos biomas Mata Atlântica e Pampa, sendo comumente encontrada em ambientes preservados de mata fechada. Estudos recentes relatam que adultos de algumas espécies de *Taygetis* podem viver vários meses, sugerindo a existência de estruturas populacionais complexas. O objetivo deste trabalho foi determinar a estruturação populacional de adultos de *T. ypthima* ao longo de um ciclo anual, bem como aspectos da história de vida da espécie. O estudo foi realizado em uma área de Floresta Ombrófila Mista, com clima temperado, na região Sul do Brasil. Adultos da espécie foram registrados ao longo do ano todo, apresentando os maiores picos populacionais nos meses de inverno; ambos os sexos apresentaram variações de abundância ao longo do ano. A razão sexual média foi 1:1, havendo variação nas proporções ao longo dos meses. A estruturação etária foi heterogênea ao longo do ano, com predominância (50-90%) de adultos jovens no verão e adultos intermediários no outono e inverno. As fêmeas foram maiores que os machos ( $p < 0,001$ ). O deslocamento médio das fêmeas foi 150m e dos machos 50m ( $p = 0,019$ ). O tempo de residência médio das fêmeas (49,07 dias) também foi maior que o dos machos adultos (23,76 dias) ( $p = 0,0463$ ). Cinco indivíduos apresentaram longevidade superior a 200 dias de vida, sendo a longevidade máxima registrada de 247 dias de vida adulta. Provavelmente, este é o registro mais longo para os Neotrópicos.

Palavras-chave: Floresta Ombrófila Mista, marcação-recaptura, parâmetros populacionais, região Neotropical, Satyrini.

## Introdução

A borboleta *Taygetis ypthima* Hübner, [1821], ocorre em distintas formações florestais dos biomas Mata Atlântica e Pampa (Paz *et al* 2013, Siewert *et al* 2013, Spaniol & Morais 2015), com registros de ocorrência dos adultos em todas as estações do ano (Siewert *et al* 2013). A planta hospedeira para a espécie é o bambu (Poaceae: Bambusoideae) (Müller 1886), podendo consumir espécies dos gêneros *Chusquea* e *Bambusa* (Canals 2003, Beccaloni *et al* 2008). Por ser uma borboleta estritamente frugívora, na fase adulta a espécie pode alimentar-se de frutos fermentados, exsudações de plantas ou excremento de animais (DeVries 1987, Krenn 2008).

As espécies de *Taygetis* normalmente são encontradas em ambientes de florestas sombreadas (DeVries 1987), com registros de distribuição concentrada nos estratos mais baixos das florestas (DeVries 1988, DeVries & Walla 2001, Ribeiro & Freitas 2012). *Taygetis ypthima* é encontrada em maiores densidades em matas contínuas (reservas) do que em ambientes fragmentados (Uehara-Prado *et al* 2005, Freitas *et al* 2006, Uehara-Prado *et al* 2007); em matas com Araucária a espécie prefere ambientes fechados de matas nativas (Iserhard *et al* 2010).

Estimativas precisas sobre a longevidade das borboletas do gênero *Taygetis* não estão disponíveis. Entretanto indivíduos de algumas espécies parecem viver vários meses (DeVries 1987): por exemplo, Hoskins (2012) cita que *Taygetis mermeria* (Cramer, 1776) pode viver até nove meses. Medir a longevidade em populações naturais pode ajudar a determinar as forças que a moldam e que interferem no tempo de residência dos adultos. A longevidade em campo afeta a densidade e as flutuações nas populações e é importante para o entendimento dos processos genéticos e da dinâmica das populações (Molleman *et al* 2007).

Estudos populacionais para borboletas do gênero *Taygetis* são raros. O único trabalho disponível para este grupo descreveu alguns parâmetros populacionais e alguns aspectos biológicos para a espécie para *T. ypthima* usando um desenho amostral de apenas seis meses de duração (Uehara-Prado *et al* 2005). Longevidade e estruturação etária, ao longo de um ciclo anual, nunca foram investigadas para a espécie, de forma que não é possível formar um quadro completo da história de natural da espécie.

Uma vez que indivíduos de algumas espécies de *Taygetis* parecem viver vários meses na fase adulta, acreditamos que *T. ypthima* apresente alta expectativa de vida e estruturação etária complexa ao longo das estações do ano. Neste estudo investigamos como uma população de *T. ypthima* se encontra estruturada ao longo de um ciclo anual em um ambiente florestal, com acentuada sazonalidade. Aspectos sobre o comportamento e história natural também são descritos.

## **Material e Métodos**

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado no Parque Veraneio Hampel, município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil (29°26'33.3''S e 50°36'38.2''W). Localizado no Planalto das Araucárias, com uma altitude média na região de 912 m, o clima da região é do tipo temperado (Cfa segundo Peel *et al* 2007), com uma temperatura média anual de 14,5°C. A pluviosidade é regularmente distribuída durante todo ano, com média anual de 2162 mm (Maluf 2000), podendo ocorrer geadas e neve no inverno. Um diagrama climático para a região durante o período de amostragem é apresentado na Fig 1.

A área de estudo compreende uma extensão de aproximadamente 22 ha, com distintos tipos de ambientes como: floresta, campos, cachoeiras, arroios, lagos e banhados. O local conecta-se a outros fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, formando uma área de aproximadamente 460 ha de mata nativa com pouca ocupação

antrópica. A vegetação no local é heterogênea quanto à sua composição florística, sendo a espécie dominante do estrato arbóreo emergente o pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*). Outras espécies também compõe a flora do local, como exemplo: erva-mate (*Ilex paraguariensis*) e o xaxim-bugio (*Dicksonia sellowiana*), além de distintas espécies de bambus (*Chusquea* sp. e *Merostachys* sp.). Inúmeras espécies de epífitas com representantes de Bromeliaceae e Cactaceae foram observadas na área de estudo.

#### *Amostragem da população e parâmetros analisados*

Uma trilha de ambiente de mata fechada, compreendendo 1500 metros, foi selecionada para a realização das amostragens entre agosto de 2014 e agosto de 2015. O ambiente de estudo caracteriza-se por apresentar uma densa vegetação com pouca incidência de luz solar (Fig. 2); somente poucas clareiras ao longo da trilha foram observadas. Dois arroios atravessam a área de estudo, no início e no final da trilha. Nestas áreas, se observou a dominância de bambus. Para amostrar a população de adultos de *T. ypthima* utilizamos três técnicas distintas, visando maximizar o número de registros: (1) armadilhas atrativas, (2) rede entomológica e (3) registro fotográfico.

No primeiro método, 60 armadilhas (modelo de Shuey (1997) modificado por Santos *et al* (2011)), foram dispostas em intervalos de 25 metros uma das outras, sempre a cinco metros de distância da trilha principal, no interior do sub-bosque, a uma altura de 1,20 m do solo, para captura passiva dos adultos. A isca utilizada foi uma mistura de banana e caldo de cana fermentada 48 horas antes do início de cada amostragem (Freitas *et al* 2014). As revisões das armadilhas foram realizadas a cada 24h, sendo que em cada revisão a isca era trocada. Em média, as ocasiões amostrais tiveram duração de cinco dias e os intervalos entre as ocasiões sucessivas foram de 10 dias, dependendo das condições meteorológicas. A frequência amostral média foi de dez dias de campo por mês, totalizando um esforço amostral de 7620 armadilhas-dia.

No segundo método, foram realizadas amostragens utilizando rede entomológica para a captura ativa das borboletas ao longo das trilhas, conforme Paz *et al* (2008). O esforço amostral aplicado com as redes foi de 309 horas-rede.

No terceiro método, foram tomadas fotos de indivíduos pousados sobre a vegetação, utilizando a técnica de Registro de Todas as Ocorrências (Altmann 1974). Com esta metodologia, indivíduos distantes das armadilhas e longe do acesso das redes entomológicas, puderam ser registrados com o auxílio de uma câmera digital Nikon COOLPIX P520, equipada com zoom óptico de 42 vezes. O esforço amostral deste método não foi padronizado, sendo aplicada uma abordagem de registros *ad libitum*.

Para obtenção dos dados populacionais utilizou-se a técnica de Coleta, Marcação, Liberação e Recaptura (CMLR). Os exemplares capturados com as armadilhas e redes entomológicas foram marcados com caneta de ponta de poliacetato e tinta resistente à água, com a colocação direta de números escritos nas asas dos exemplares (Francini 2010), para a identificação das recapturas. Todos os indivíduos capturados foram fotografados e liberados no mesmo local da captura. Para cada indivíduo capturado foram registradas as seguintes informações: o código numérico do indivíduo, idade, sexo, tamanho da asa e o número da armadilha onde o indivíduo foi capturado.

O comportamento dos adultos foi registrado utilizando anotações em caderno de campo e filmagens. O método de observação utilizado foi a Animal-Focal (Altmann 1974). Para tanto, registros comportamentais foram realizados em cada ocasião de amostragem instantes antes que o indivíduo fosse capturado com rede ou registrado com câmera fotográfica. Uma vez escolhida, a borboleta focal foi seguida por tanto tempo quanto possível e todas as ocorrências comportamentais registradas.

Dados referentes à temperatura e precipitação ocorrentes na área de amostragens, durante a realização do estudo, foram adquiridos através do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

#### *Análises de dados*

A análise da estrutura populacional foi realizada com base em 24 ocasiões amostrais, com duração média de cinco dias. Os dados utilizados para as estimativas de abundância da população foram reorganizados em 22 ocasiões amostrais, a fim de evitar viés nas estimativas derivadas da quebra do pressuposto de “amostragem instantânea” (períodos amostrados com duração superior ao intervalo entre as amostragens), assim foi necessário excluir 19 dias de trabalho de campo e, conseqüentemente, 11 indivíduos do total da população (seis machos e cinco fêmeas).

Para estimar a abundância da população, foram utilizados os dados de CMLR considerando o número de indivíduos capturados marcados e recapturados por ocasião amostral. Os dados de CMLR foram analisados separadamente para os machos e para as fêmeas através do modelo de Lincoln-Petersen, com correção de Bailey para pequenos tamanhos de amostras (Bailey 1952).

A identificação do sexo dos indivíduos foi realizada em campo através da inspeção visual da genitália externa das borboletas capturadas. A razão sexual foi estimada através da média mensal da proporção sexual (machos/fêmeas) observada em cada ocasião amostral. A idade dos indivíduos foi estimada visualmente de acordo com a condição das asas das borboletas (Ehrlich & Gilbert 1973) e categorizada em diferentes estágios (jovem, intermediário, velho) (Freitas 1993). A estruturação das classes etárias foi estimada mensalmente, agrupando machos e fêmeas, usando a proporção de cada uma das três categorias presentes em cada evento de campo. O comprimento da asa anterior das borboletas capturadas foi medido com um paquímetro

digital (precisão 0,01mm). A hipótese de dimorfismo sexual no tamanho corporal entre os sexos foi testada através de um teste-*t*.

Para calcular o deslocamento dos indivíduos capturados, utilizamos como base os setores de 25m utilizados para alocar as armadilhas atrativas. O deslocamento máximo foi estimado através da soma dos setores de 25m (levando em consideração a menor distância, em linha reta) abrangidos pela borboleta desde o primeiro até o último evento de captura (incluindo recapturas registradas no mesmo dia). Os dados foram agrupados em classes de deslocamento e testados para verificar a existência de diferença do deslocamento médio entre os sexos; sendo utilizado o teste de Mann-Whitney (*U*). O tempo de permanência na área de estudo foi calculado como uma medida indireta da longevidade, já que não se tem informações, *a priori*, do comportamento de forrageio da espécie. Para tanto, foi usando o número de dias entre a primeira e última captura (Brussard *et al* 1974), sendo os dados de longevidade agrupados em classes categorias discretas.

## **Resultados**

### *Abundância populacional*

A partir da reorganização dos dados em 22 ocasiões amostrais, foi capturado um total de 262 indivíduos, sendo 131 machos e 131 fêmeas. Ao longo do estudo recapturamos um total de 27 fêmeas (10,3%) e 26 machos (9,9%), sendo que 18 (6,9%) destes foram recapturados múltiplas vezes, dos quais 12 (4,6%) eram machos. A população oscilou ao longo do ano. Machos e fêmeas apresentaram um padrão geral de baixas densidades populacionais nos meses do verão e no outono e picos populacionais nos meses de inverno (Fig 3). Apesar da amplitude dos erros padrão obtidos, os valores encontrados sugerem real variação nas densidades populacionais ao longo do ano.

### *Razão sexual*

A razão sexual média foi 1:1. Esta proporção variou ao longo dos meses ( $\chi^2=22,57$ ;  $gl=12$ ;  $p=0,032$ ) (Fig 4). Em novembro a razão sexual observada foi desviada para os machos; provavelmente em função do baixo número de indivíduos amostrados neste período (N=8). Já nos meses de agosto, período de maior captura (N= 69 para agosto 2014; N=45 para agosto 2015), as fêmeas foram o sexo dominante.

### *Estruturação etária*

A estruturação etária da população, ao longo de um ciclo anual, não foi homogênea ( $\chi^2 =293,45$ ;  $gl=24$ ;  $p<0,001$ ) (Fig 5). A partir de agosto de 2014 foi possível observar uma crescente substituição de indivíduos intermediários por velhos. Novembro foi o mês que apresentou a maior proporção de indivíduos velhos, totalizando 60%. A partir do mês de dezembro verificou-se a predominância de adultos jovens na população, com uma proporção de mais de 90% dos indivíduos nesta classe de idade. A partir daí, a proporção da classe intermediária voltou a crescer e foi a mais representativa ao longo do ano, chegando a atingir 100% em abril e maio.

### *Tamanho da asa*

O tamanho médio da asa das fêmeas ( $38,08\text{mm} \pm 0,50$ ) foi significativamente maior que a dos machos ( $34,87\text{mm} \pm 0,39$ ) ( $t = -1,508$ ,  $p < 0,001$ ). A amplitude de variação entre as fêmeas foi de 36,58 a 39,60mm e entre os machos de 33,58 a 36,40mm.

### *Vagilidade*

A maior parte dos indivíduos recapturados apresentou pequena vagilidade, sendo a distância mais frequente de deslocamento 25 metros. As fêmeas se deslocaram mais que os machos (Fig 6; mediana das fêmeas = 150m, mediana dos machos = 50m; Mann-

Whitney  $U = 786$ ;  $p = 0,019$ ). Apesar de as fêmeas dispersarem mais que os machos, o deslocamento máximo registrado para uma fêmea foi 575m e para um macho foi 850m.

#### *Tempo de residência*

O tempo de residência médio das fêmeas foi maior que o dos machos (fêmeas  $49,07 \pm 10,62$  dias; machos  $23,76 \pm 6,15$  dias;  $t = 2,0422$ ;  $p = 0,0463$ ). A maior parte das recapturas ficaram concentradas nos intervalos de 1-20 e de 20-40 dias, contudo cinco indivíduos, um macho e quatro fêmeas, apresentaram tempo de residência superior a 200 dias (Fig 7). A maioria destes indivíduos foi capturado no início do verão, voltando a ser recapturados somente em agosto. O indivíduo com maior tempo de residência foi uma fêmea, tendo sido registrada após 247 dias da primeira captura.

#### *História natural e comportamento*

Nos meses de fevereiro e março de 2015 foi possível observar uma grande quantidade de frutos de erva-mate (*Ilex paraguariensis*) no chão sob a floresta ao longo da área amostral. Em três ocasiões, foram observados adultos de *T. ypthima* pousados sobre os frutos de erva-mate em decomposição, sugerindo que as borboletas desta espécie consomem este recurso, quando disponível. A utilização de exsudação de plantas como recurso alimentar dos adultos foi registrada em uma ocasião.

Os indivíduos da população apresentaram uma grande variação de coloração ao longo do ciclo anual, sugerindo a ocorrência de polifenismos. Em geral, machos apresentaram coloração marrom escura, enquanto as fêmeas apresentam tonalidades mais claras, tendendo para o bege (Fig. 8).

Os adultos de *T. ypthima* foram encontrados em atividade predominantemente dentro do ambiente de mata fechada, sendo poucos indivíduos registrados em ambientes ensolarados ou localizados próximos a áreas abertas. O deslocamento dos adultos se dá através de um voo arrítmico, interpassado com pousos eventuais em meio à serapilheira

e substratos semelhantes à coloração de suas asas. O repouso no cáudice do xaxim (*Dicksonia sellowiana*) pareceu ser uma conduta comum para os indivíduos desta população (Fig. 8C).

A partir de junho, mas intensificando-se fortemente no final de julho a outubro, foram registrados machos defendendo territórios próximos a bambuzais (*i.e.* territoriais). Estes machos normalmente foram encontrados pousados em arbustos junto à trilha, próximos dos bambus, e perseguiram e/ou exibiam comportamento agonístico contra outros machos da mesma espécie que se aproximassem a distâncias inferiores a 1,5 metros (*i.e.* patrulhadores).

Interações entre machos territoriais e patrulhadores de *T. ypthima*, foram registradas em 15 ocasiões. O comportamento típico apresentado pelos machos territoriais foi o de perseguir por curtas distâncias os machos patrulhadores, exibindo voo direto e rápido em direção ao intruso, podendo ser seguido por voos circulares ascendentes de ambos os machos. Além dos confrontos físicos estereotipados (*war of attrition*, *sensu* Parker 1974) algumas disputas terminaram em agressão (contatos físicos diretos), o que possivelmente seja a causa dos danos alares observados nos ápices das asas anteriores e nas regiões anais das asas posteriores de machos (Fig 8C). Após o afastamento do macho patrulhador, os territoriais retornavam ao seu local de vigia, ou próximo dele, repetindo o comportamento de defesa territorial toda vez que outro macho da mesma espécie se aproximasse de seu território. Em uma ocasião, em agosto de 2015, foi registrado um casal em cópula próximo ao território defendido por machos territoriais.

## **Discussão**

Os maiores picos de abundância de *T. ypthima* ocorreram nos meses de inverno. Este tipo de padrão é uma exceção entre as populações de borboletas de regiões

subtropicais, já que as baixas temperaturas do inverno fazem com que a grande maioria das espécies sofra extinção local, migração ou entre em diapausa durante os meses frios (Romanowski 1985; Bonebrake *et al* 2010; Scalco *et al* 2016). Em latitudes menores, onde a temperatura de inverno mais amena não se torna um fator limitante para a atividade de forrageio dos indivíduos, algumas espécies podem apresentar maiores densidades populacionais nos meses de inverno; *e.g.* *Heterosais edessa* (Hewitson, [1855]) em São Vicente, SP (Freitas 1996). O fato de *T. ypthima* apresentar picos nos meses mais frios do ano sugere a existência de alguma estratégia adaptativa particular da espécie. Estudo com comunidade de borboletas feito na mesma região do presente trabalho registrou a maior riqueza e abundância de espécies no verão, sendo o inverno a estação com os menores registros de ambos os parâmetros (Iserhard 2009). O pronunciado aumento no número de indivíduos de *T. ypthima* nos meses que correspondem ao inverno deverá ser investigado, por meio de modelos populacionais que integrem o efeito da temperatura na mortalidade e nas taxas de crescimento populacional ao longo dos meses estudados.

A razão sexual 1:1 encontrada para o presente estudo também foi um padrão diferente do encontrado em campo para a maioria das populações de espécies de borboletas neotropicais já estudadas. Geralmente, é observada maior proporção de machos, como para diversas espécies de Papilionidae (Freitas & Ramos 2001, Beirão *et al* 2012, Herkenhoff *et al* 2013, Scalco *et al* 2016); raramente, as proporções sexuais registram desvios em favor das fêmeas, como observado em uma população de *Euptoieta hegesia* (Cramer, 1779) (Tourinho & Freitas 2009). Segundo Brussard & Ehrlich (1970), a proporção entre a quantidade de machos e fêmeas só pode ser obtida através de dados de criações de diversas coortes em ambiente controlado. As discrepâncias entre as proporções sexuais observadas na natureza geralmente indicam diferenças comportamentais entre os sexos. Na espécie *Erebia epipsodea* A. Butler,

1868 os machos passam maior parte do tempo em voos cursoriais, enquanto as fêmeas geralmente despendem maior parte do tempo à procura de sítios de ovoposição em meio à vegetação. Uma vez que a trilha amostrada inclui territórios defendidos pelos machos e manchas da provável planta hospedeira da espécie, é possível que estes sejam os motivos para o equilíbrio na razão sexual.

O padrão estrutural observado nas classes etárias, somado ao período que o comportamento territorial foi observado sugere que a população de *T. ypthima* apresente acasalamentos mais frequentes entre o final do inverno e início da primavera. De fato, o evento de cópula observado foi registrado em agosto. Em agosto de 2014, mais de 80% dos indivíduos capturados eram da classe intermediária. Além disto, em novembro de 2014, foram apenas recapturados indivíduos das classes intermediária e velha, e nenhum indivíduo não marcado foi capturado. Chama a atenção que no mês de dezembro de 2014 houve um grande aumento no número de novas capturas, todas correspondendo a indivíduos jovens; a única recaptura registrada neste período foi de um macho velho. A hipótese de que o mês de novembro encerre um ciclo e que o mês de dezembro inicie outro é reforçada quando levamos em consideração a biologia dos estágios imaturos do gênero *Taygetis*. Murray (2001) estudou o tempo de duração do desenvolvimento de ovo até imago em cinco espécies de *Taygetis* e contabilizou um tempo total de desenvolvimento variando entre 40 a 86 dias. Se considerarmos o maior tempo de desenvolvimento registrado (86 dias) e levarmos em conta que o maior número de adultos jovens foi observado em dezembro, temos suporte para a hipótese acima. Tal padrão, o surgimento em bloco de uma nova coorte de adultos em dezembro e a pouca heterogeneidade das classes etárias ao longo do ano, sugerem que *T. ypthima* seja univoltina. Monitorar esta população por mais de um ano, acompanhando o padrão de maturação sexual dos adultos poderiam dar suporte a estas suposições a respeito da demografia de *T. ypthima*.

As diferenças de tamanho corporal observadas neste estudo, sendo as fêmeas maiores que os machos, segue o padrão comumente encontrado para a maioria dos artrópodes (Johnson & Triplehorn 2004). Em duas populações de *T. ypthima* do Sudeste do Brasil (Ueahara-Prado *et al* 2005), apesar das fêmeas serem maiores, as médias não foram significativamente diferentes entre os sexos. O resultado, porém, talvez se deva ao pequeno tamanho da amostra, sugerindo que fêmeas maiores do que machos possa ser um padrão para a espécie.

Um fato que chamou atenção nos indivíduos com mais de 200 dias de vida de *T. ypthima*, foi o tamanho superior às médias dos machos (36,02 em comparação a  $34,87\text{mm} \pm 0,39$ ) e das fêmeas ( $39,03 \pm 0,42$  em comparação a  $38,08\text{mm} \pm 0,50$ ) da população. A sobrevivência pode variar em função de características individuais (Lebreton *et al* 1992) e maior tamanho é relacionado com alta habilidade competitiva e alta fecundidade (Gotthard 2004). É possível que tamanho corporal esteja associado à longevidade nesta população. Esta relação merecerá investigação adicional.

Os dados dos tempos de residência gerados para *T. ypthima* foram surpreendentes, sugerindo que os indivíduos desta espécie estejam entre as borboletas com as maiores longevidades conhecidas. Alta expectativa de vida para borboletas pode estar associada a sua ecologia alimentar, como é o caso da borboleta nectarívora *Heliconius erato phillys* (Fabricius, 1775). Esta borboleta inclui fontes adicionais de nitrogênio na sua dieta, oriundas de grãos de pólen, que fazem com que os imagos sobrevivam na natureza por diversos meses, como registrado em populações no Rio Grande do Sul (136 dias, Romanowski *et al* 1985) e do Estado de São Paulo (127 dias, Ramos & Freitas, 1999). Já para as borboletas frugívoras os benefícios nutricionais do hábito de alimentar-se com frutas e matéria orgânica em decomposição pode ser um dos fatores responsáveis pela evolução da longa extensão de vida, provavelmente devido a inclusão de aminoácidos e talvez outros nutrientes na dieta (Molleman *et al* 2008). Um

estudo com borboletas frugívoras em ambiente de Mata Atlântica, também no Sul do Brasil, apresentou um importante registro de longevidade para *Hamadryas epinome* (C. Felder & R. Felder, 1867), somando 150 dias de vida adulta (Spaniol & Morais 2015). Contudo, a maior longevidade já registrada para uma borboleta pertence à espécie frugívora *Euphaedra medon* Linnaeus, 1758, com a extraordinária longevidade de 293 dias (Molleman *et al* 2007). *Taygetis ypthima* está dentre as espécies mais longevas já documentadas o que a torna uma espécie candidata para estudos que visem compreender a evolução da prioridade de alocação de recursos nas histórias de vida dos organismos, como sugerido por Molleman *et al* (2007). Cabe ressaltar que o estudo que realizamos foi finalizado no mês em que foram registrados todos os indivíduos mais longevos da população e todos eles pertenciam à classe etária intermediária. Portanto, é esperado que a espécie apresente longevidade superior à registrada neste estudo.

O comportamento territorial descrito para *T. ypthima*, em áreas próximas a sua possível planta hospedeira, também foi registrado para os adultos de *Taygetis mermeria* (Cramer, 1776) Murray (2001), onde os machos eram vistos próximos ao bambu lenhoso *Guadua angustifolia* e apresentavam um comportamento vigoroso de defesa do território. Sabe-se que borboletas podem defender um território por vários dias (Alcock, 1988) e até por semanas (Hernández & Benson 1998). Logo, suspeitamos que o menor deslocamento registrado para os machos da população possa estar associado ao comportamento territorial descrito para a espécie, visto que, diferentemente das fêmeas, foi possível registrar machos sucessivamente no mesmo local da primeira captura. Contudo, por que os machos são registrados em disputas territoriais somente em certas épocas do ano ainda permanece não respondido.

O presente estudo é o primeiro a descrever como uma população de *T. ypthima* se estrutura ao longo de um ciclo anual. Além disso, destaca a intrigante relação dos picos da população em alguns meses do inverno. Como *T. ypthima* tem alta expectativa

de vida e em determinado período do ano os indivíduos jovens capturados não foram mais encontrados na área de estudo, somente parte deles depois de sete a oito meses, os dados obtidos sugerem que poderia estar havendo movimentação migratória sazonal nesta população. Contudo modelos de populações abertas, relacionando o efeito de diferentes fatores intrínsecos e extrínsecos à população, deveriam ser testados para corroborar estas hipóteses. A observação dos dados de estrutura desta população unidos aos dados de comportamento da espécie servirá como base para futuras investigações de quais são os fatores que podem estar atuando na dinâmica desta população e qual a importância da heterogeneidade da matriz ambiental para a manutenção de populações viáveis.

## **Agradecimentos**

Os autores agradecem aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos da UFRGS pela ajuda ao longo do trabalho. Ao proprietário e aos funcionários do Parque Hotel Veraneio Hampel e a todos que possibilitaram a realização desse trabalho. Ao INMET por ceder os dados climáticos. Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes)(VSP, Proc N°\_\_\_\_\_) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (HPR, Proc N° 304273/2014-7). As amostragens foram realizadas com autorização n° 45204-1, do ICMBio/SISBIO. Esta é a contribuição N°\_\_\_\_\_ do Departamento de Zoologia da UFRGS.

## **Referências**

- Alcock J (1988) The mating system of three territorial butterflies in Costa Rica. *J Res Lepid* 26:89-97
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227–267
- Bailey NTJ (1952) Improvements in the interpretation of recapture data. *J Anim Ecol* 21:120-127
- Beccaloni GW, Vilorio AL, Hall SK, Robins GS (2008) Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. *Tercer Milenio, Zaragoza*, p 536
- Beirão MV, Campos-Neto FC, Pimenta IA, Freitas AVL (2012) Population biology and natural history of *Parides burchellanus* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an endangered Brazilian butterfly. *Ann Entomol Soc Am* 105:36-43
- Bonebrake TC, Ponisio LC, Boggs CL & Ehrlich PR (2010) More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation* 143: 1831–1841.

- Brussard PF, Ehrlich PR (1970) The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* 51:119-129
- Brussard PF, Ehrlich PR, Singer MC (1974) Adult movements and population structure in *Euphydryas editha*. *Evolution* 28:408-415
- Canals GR (2003) Mariposas de Misiones. L.O.L.A, Buenos Aires, p 476
- DeVries PJ (1987) The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae. University Press, Princeton, p 327
- DeVries PJ (1988) Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican forest. *J Res Lepidop* 26:98-108
- DeVries PJ, Walla T (2001) Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biol J Linnean Soc* 74:1-15
- Ehrlich PR, Gilbert LE (1973) Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* 5:69-82
- Francini RB (2010) Métodos para estudar ecologia de populações de borboletas. Publicado pelo Autor, Santos, p 201
- Freitas AVL (1993) Biology and population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict Ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae). *J Lepid Soc* 47:87-105
- Freitas AVL (1996) Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its associated Atlantic Forest Ithomiinae community. *J Lepid Soc* 50:273-289
- Freitas AVL, Ramos RR (2001) Population Biology of *Parides anchises nephalion* (Papilionidae) in a costal site in southeast Brazil. *Braz J Biol* 61:623-630
- Freitas AVL, Leal IR, Uehara-Prado M, Iannuzzi L (2006) Insetos como indicadores de conservação da paisagem. In: Rocha CFD, Bergallo HG, Van Sluys M, Alves MAS (eds) *Biologia da conservação: essências*. RiMa Editora, São Carlos, pp 357-438

- Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JP, Carreira JYO, Ribeiro DB, Melo DHA, Rosa AHB, Marini-Filho OJ, Accacio GM, Uehara-Prado M (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. *Rev Colomb Entomol* 40:209-218
- Gotthard K (2004) Growth strategies and optimal body size in temperate *Pararginii* butterflies. *Integrative and comparative Biology* 6: 471-479
- Herkenhoff EV, Monteiro RF, Esperanço AP, Freitas AVL (2013) Population biology of the endangered fluminense swallowtail butterfly *Parides ascanius*. *J Lepid Soc* 67:29-34
- Hernández MIM, Benson WW (1998) Small-male advantage in the territorial tropical butterflies *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxal strategy? *Anim Behav* 56:533-540
- Hoskins A (2012) Learn about butterflies: the complete guide to the world of butterflies and moths, <http://www.learnaboutbutterflies.com/> Acessado 05 Maio 2016
- Iserhard CA (2009) Estrutura e composição da assembleia de borboletas (Lepidoptera: Papilionidae e Hesperioidea) em diferentes formações da Floresta Atlântica do Rio Grande do Sul, Tese de doutorado, UFRGS, Porto Alegre, Brasil, p 168
- Iserhard CA, Quadros MT, Romanowaki HP, Mendonça Jr MS (2010) Borboletas (Lepidoptera: Papilionoides e Hesperioidea) ocorrentes em diferentes ambientes na Floresta Ombrófila Mista e Campos de Cima da Serra do Sul, Brasil. *Biota Neotrop* 10:309-320
- Johnson NF, Triplehorn CA (2004) Introduction to the study of insects. Thompson Brooks Cole, Belmont, p 888
- Krenn HW (2008) Feeding behaviours of Neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *Biologiezentrum* 88:295-394

Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol Monograph* 62:67-118

Maluf JRT (2000) Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul, *Rev Bras Agromet* 8:141-150

Molleman F, Zwaan BJ, Brakefield PM, Carey JR (2007) Extraordinary long life spans in fruit-feeding butterflies can provide window on evolution of life span and aging. *Exp Gerontol* 42:272-282

Molleman F, Ding J, Wang JL, Zwaan BJ, Carey JR, Brakefield PM (2008) Adult diet affects lifespan and reproduction of the fruit-feeding butterfly *Charaxes fulvescens*. *Entomol Exp Appl* 129:54-65

Müller W (1886). Südamerikanische Nymphalidenraupen. Versuch eines natürlichen Systems der Nymphaliden. *Zool Jahr-bücher* 1:417-678

Murray DL (2001) Immature stages and biology of *Taygetis* Hübner (Lepidoptera: Nymphalidae). *Proc Entomol Soc Wash* 103: 932-945

Parker GA (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology* 47: 223– 243.

Paz ALG, Romanowski HP, Morais ABB (2008) Nymphalidae, Papilionoidea e Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) na Serra do Sudeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotrop* 8:20-29

Paz ALG, Romanowski HP, Morais ABB (2013) Distribution of Satyrini (Lepidoptera, Nymphalidae) in Rio Grande do Sul State, southern Brazil. *Ecol Res* 28:417-426

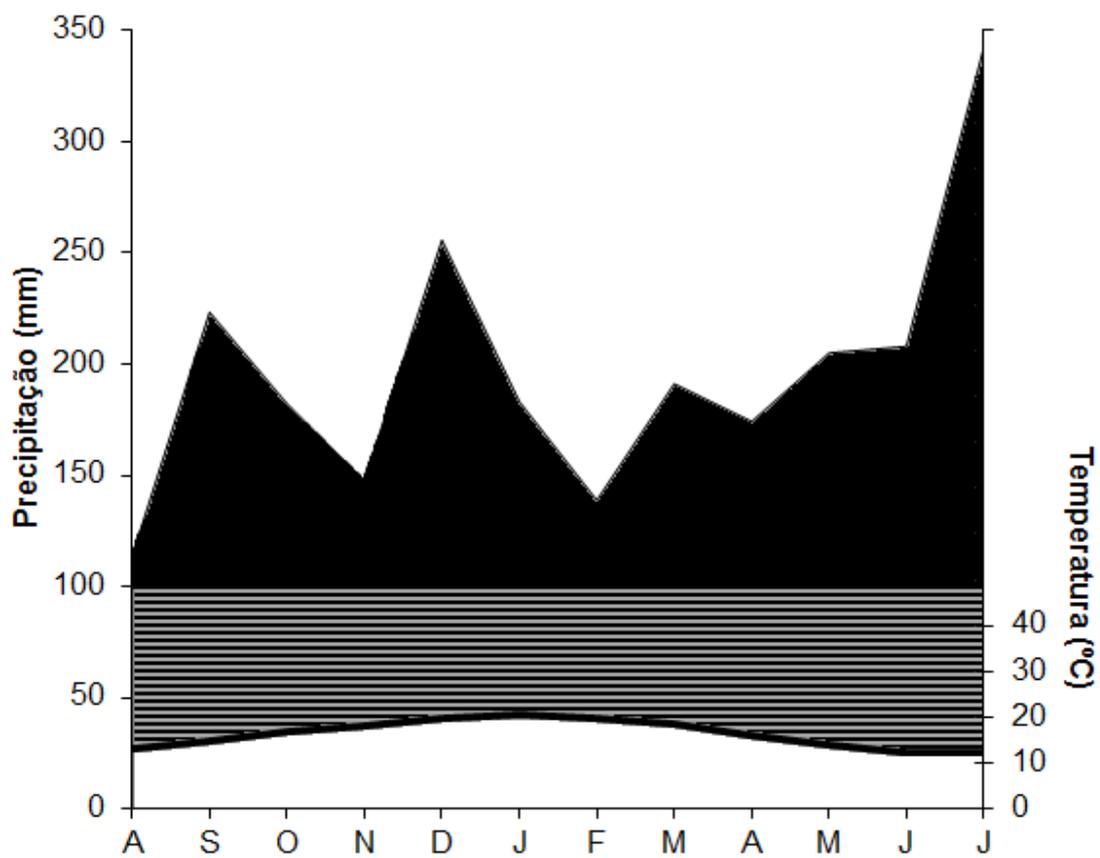
Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydro Earth Syst Sci* 11:1633–1644

- Ramos RR, Freitas AVL (1999) Population biology, wing color variation and ecological plasticity in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). J Lep Soc 53:11-21
- Ribeiro DB, Freitas AVL (2012) The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. J Insect Conserv 16:733-744
- Romanowski HP, Gus R, Araujo AM (1985) Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera Nymphalidae). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. Rev Bras Biol 45:563-569
- Santos JP, Iserhard CA, Teixeira MO, Romanowski HP (2011) Guia de borboletas frugívoras das Florestas Ombrófilas Densa e Mista do Rio Grande do Sul, Brasil. Biota Neotrop 11: 253-274
- ScalcoVW, Morais ABB, Romanowski HP, Mega NO (2016) Population Dynamics of the Swallowtail Butterfly *Battus polystictus polystictus* (Butler) (Lepidoptera: Papilionidae) with notes on its Natural History. Neotrop Entomol 44:33-43
- Siewert RR, Zacca T, Dias FM, Freitas AVL, Mielke OHH, Casagrande MM (2013) The *-Taygetis ypthima* species group- (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae): taxonomy, variation and description of a new species. ZooKeys 356:11-29
- Shuey JA (1997) An optimizing portable bait trap for quantitative sampling of butterflies. Trop Lepidop 8:1-4
- Spaniol RL, Morais ABB (2015) Borboletas frugívoras em área de transição ecológica do sul do Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae) SHILAP Rev Lepidop 43:27-40
- Tourinho JL, Freitas AVL (2009) Population biology of *Euptoieta hegesia* (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) in an urban area in Southeastern Brazil. J Res Lepidop 41:40-44

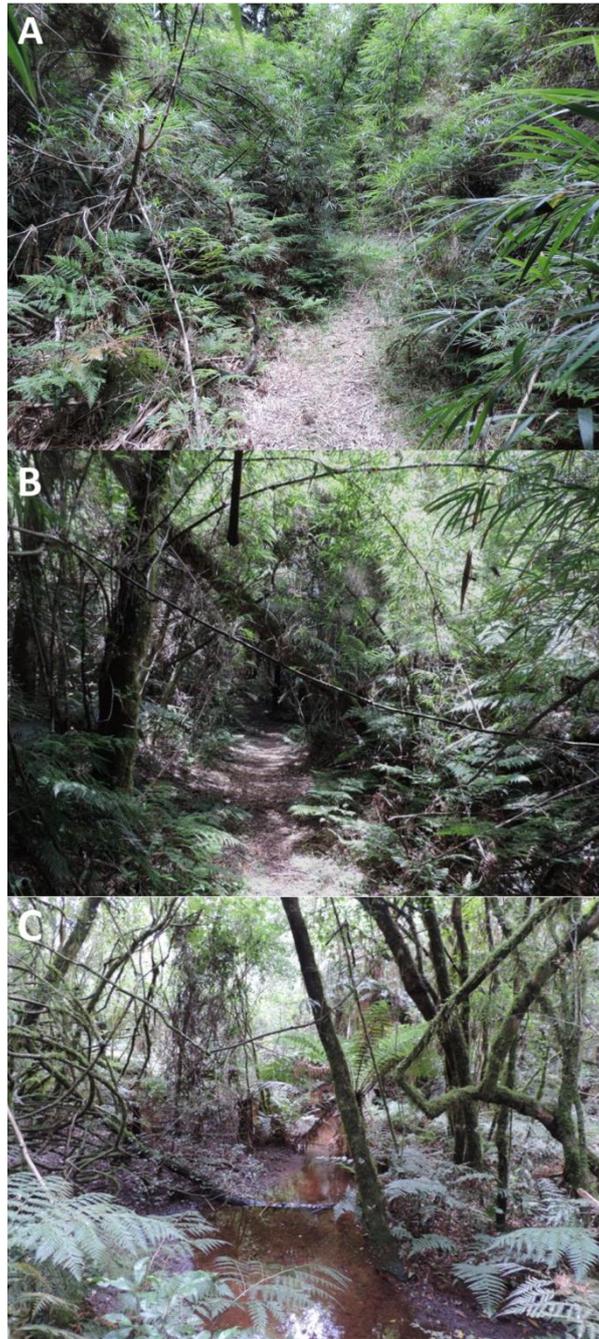
Uehara-Prado M, Brown Jr KS, Freitas AVL (2005) Biological traits of frugivorous butterflies in a fragmented and a continuous landscape in the South Brazilian Atlantic Forest. *J Lepid Soc* 59:96-106

Uehara-Prado M, Brown Jr KS, Freitas AVL (2007) Species richness, composition and abundance of fruit- feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecol Biogeogr* 16:43- 54

Walter H (1985) *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Springer, Berlin, 318p

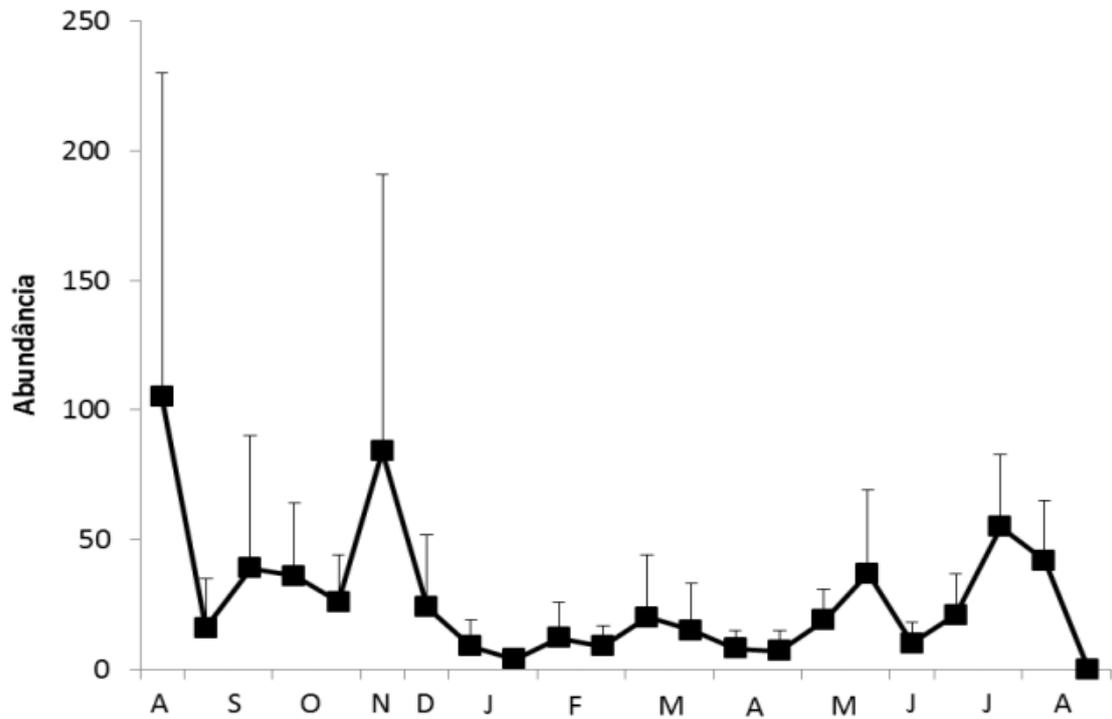


**Fig 1** Diagrama climático de agosto 2014 a julho de 2015; dados do município de Canela, RS, Brasil (de acordo com Walter, 1985). Preto, super-úmido; hachurado, úmido.

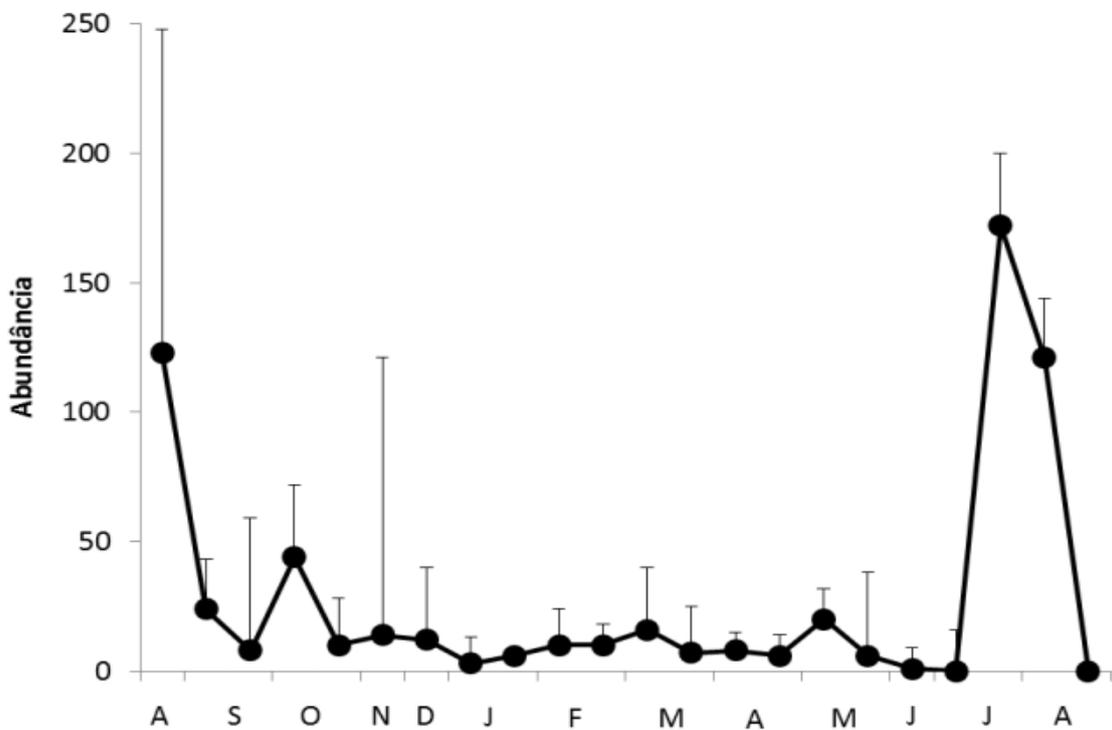


**Fig 2** Distintos ambientes ao longo da trilha. Parque Veraneio Hampel, São Francisco de Paula, RS, Brasil. Clareira com densa vegetação de bambus (A); mata fechada com bambus (B); banhado (C).

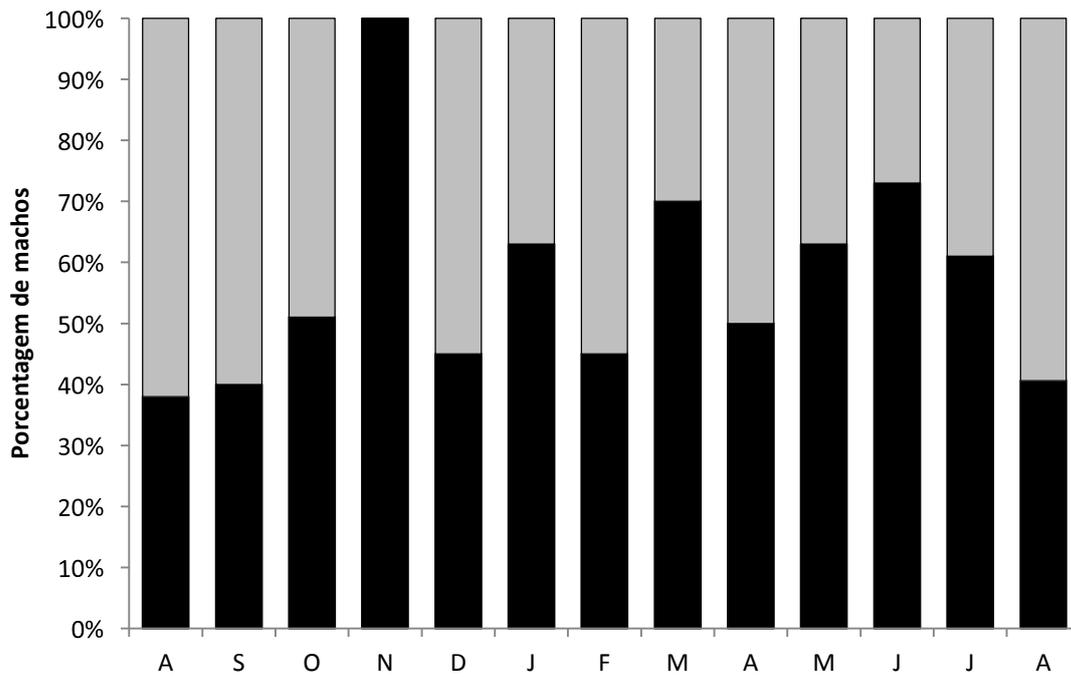
A.



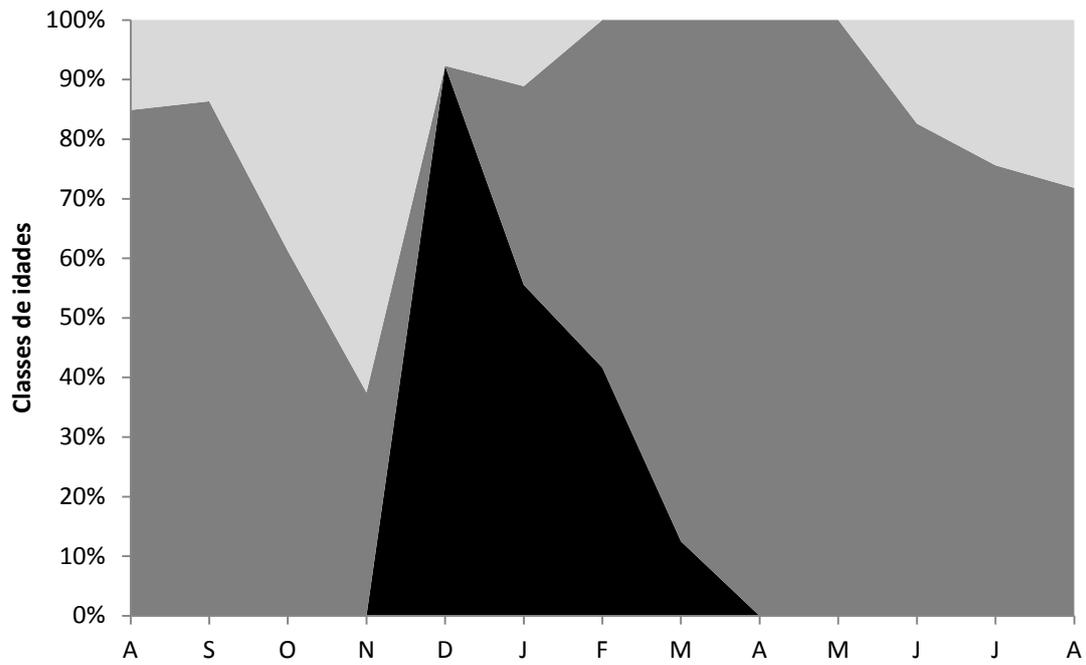
B.



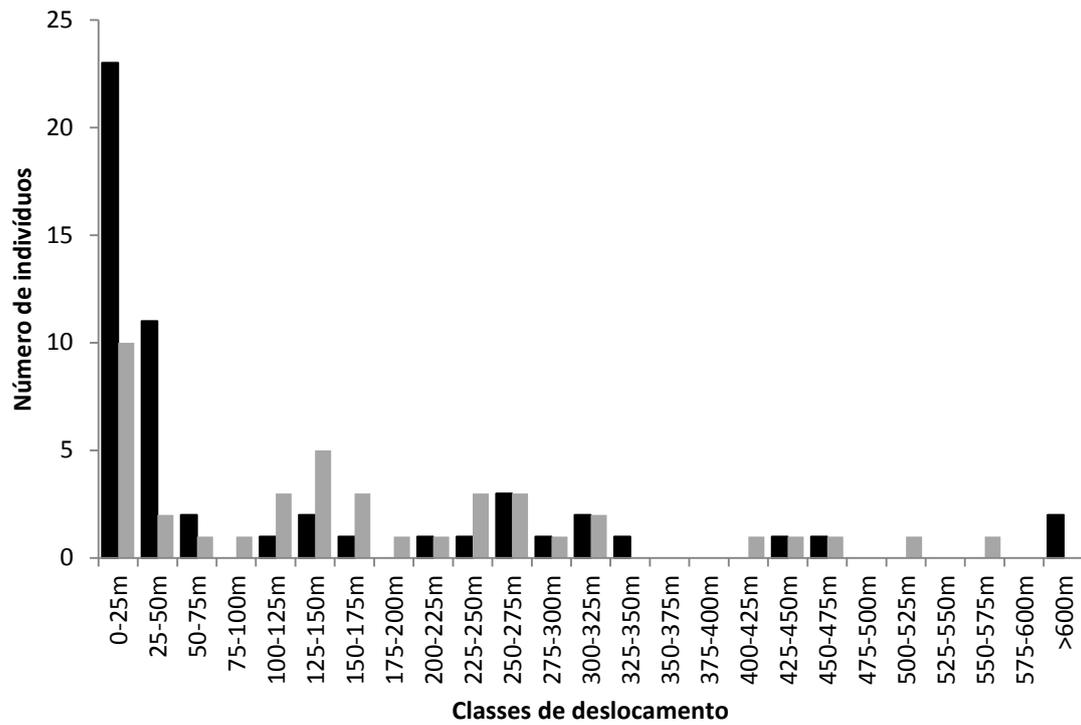
**Fig 3** Estimativas (e respectivos erros padrão) do número de machos (A) e fêmeas (B) de *Taygetis ypthima* com base no método de Lincoln-Petersen. Agosto de 2014 a agosto de 2015; Parque Veraneio Hampel, São Francisco de Paula, RS, Brasil.



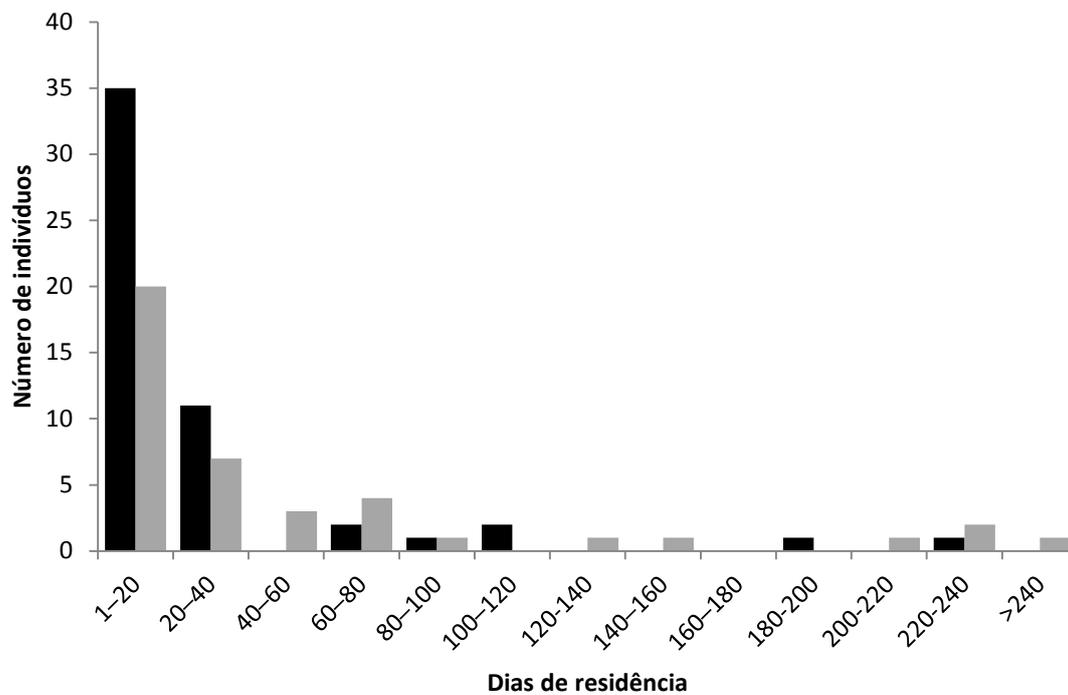
**Fig 4** Razão sexual de *Taygetis ypthima* de agosto de 2014 a agosto de 2015 no Veraneio Hampel, São Francisco de Paula, RS, Brasil. Os dados representam porcentagem de machos (em preto) e fêmeas (em cinza) por mês (baseado em médias diárias de captura).



**Fig 5** Percentagens das classes de idades da população de *Taygetis ypthima* de agosto de 2014 a agosto de 2015 no Veraneio Hampel, São Francisco de Paula, RS, Brasil. Preto, indivíduos jovens; cinza escuro, intermediários; cinza claro, velhos.



**Fig 6** Classe de deslocamento para *Taygetis ypthima* de agosto de 2014 a agosto de 2015 no Veraneio Hampel, São Francisco de Paula, RS, Brasil. Preto, machos; cinza, fêmeas (baseado em dados de recapturas de cada dia amostrado).



**Fig 7** Classe de dias de residência para *Taygetis ypthima* de agosto de 2014 a agosto de 2015 no Veraneio Hampel, São Francisco de Paula, RS, Brasil. Preto, machos; cinza, fêmeas (baseado em dados de recapturas de cada dia amostrado).



**Fig 8** Variação de coloração dos indivíduos de *Taygetis ypthima*. Machos, coloração marrom escura (A, B e C); fêmeas, coloração marrom clara (D, E e F).

## Instructions for Authors

### Manuscript Submission

#### Legal Requirements

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all coauthors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

#### Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

#### Online Submission

Authors should submit their manuscripts online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen. Upon submission, the e-mail addresses of all authors will be requested. At the end of the submission process, the corresponding author will receive an acknowledgement e-mail and all co-authors will be contacted automatically to confirm their affiliation to the submitted work.

#### Sections

Submissions to the following sections will be taken into consideration:

‘Forum’, ‘Ecology, Behavior and Bionomics’, ‘Systematics, Morphology and Physiology’, ‘Biological Control’, ‘Pest Management’, ‘Public Health’, ‘Scientific Notes’.

#### English Language Editing

Manuscripts that are accepted for publication will be checked by our copyeditors for spelling and formal style. This may not be sufficient if English is not your native language and substantial editing would be required. In that case, you may want to ask a native speaker to help you or arrange for your manuscript to be checked by a professional language editor prior to submission. A clear and concise language will help editors and reviewers concentrate on the scientific content of your paper and thus smooth the peer review process. The following editing service provides language editing for scientific articles in medicine, biomedical and life sciences, chemistry, physics, engineering, business/economics, and humanities. Please contact the editing service directly to make arrangements for editing and payment. Edanz Editing Global: <http://www.edanzediting.com/springer> Edanz will charge authors directly for these language polishing services. Use of an editing service is neither a requirement nor a guarantee of acceptance for publication.

#### Title Page

The title page should include:

- The section to which your article belongs to.
- A concise and informative title.
- The name(s) of the author(s) – left-justified below the title; only initials of the first and middle names of authors are provided followed by their last names in full. Names of different authors are separated by a comma. Do not use “and” or “&” to separate different authors.
- The affiliation(s) of the author(s).
- The complete name, the regular and e-mail addresses, telephone and fax numbers of the corresponding author only.
- A running title no longer than 65 characters.

#### Abstract

Please provide a one-paragraph long abstract of up to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

#### Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

## Text

### Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

- Set page as A4 size and margins at 1 inch.
- Use a normal, plain font (e.g., 12-point Times Roman) for text.
- Lines must be double spaced.
- The name of insect and mite species must be written in full and followed by the species author when first mentioned in the Title, Abstract and Main Text.
- Use italics for emphasis.
- Use the automatic page numbering function to number the pages.
- Do not use field functions.
- Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.
- Use the table function, not spreadsheets, to make tables.
- Use the equation editor or MathType for equations.
- Note: If you use Word 2007, do not create the equations with the default equation editor but use the Microsoft equation editor or MathType instead.
- Save your file in doc format. Do not submit docx files.

### Headings

Please use no more than three levels of displayed headings. Headings in bold, sub-headings of the second level in roman, and level 3 sub-headings in italic font type.

### Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

### Scientific Names

Write scientific names in full, followed by the author's name (for insect and mite species), whenever they first appear in the Abstract and Main text. Names should also be listed in full at the beginning of a paragraph or sentence. E.g., *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith). Use the abbreviated generic name (e.g., *S. frugiperda*) in the rest of the paper, except in tables and figures, where the name should be in full.

### Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables. Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols. Always use footnotes instead of endnotes.

### Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full.

## References

### Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. References to more than one publication are chronologically ordered, separated by commas. Use '&' for two authors and italicized '*et al*' for more than two authors. Some examples: Negotiation research spans many disciplines (Panizzi 1990). This result was later contradicted by Parra & Zucchi (2006). This effect has been widely studied (Vilela 1991, Moscardi *et al* 1995, Frey da Silva & Grazia 2006, Moscardi *et al* 2009).

### Reference List

Type references in alphabetical order, one per paragraph, with no space between them. The authors' last names are typed in full, followed by capital initials. Use a comma to separate the names of authors. Add the reference year after the authors' names, between parentheses. Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see [www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php](http://www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php). Please avoid citations of dissertations, theses and extension materials. Do not cite restricted-circulation materials (such as institutional documentation and research reports), partial research reports or abstracts of papers presented at scientific meetings.

- Journal article

Warner KD (2012) Fighting pathophobia: how to construct constructive public engagement with biocontrol for nature without augmenting public fears. *BioControl* 57:307–317

- Article by DOI

Grosman AH, Janssen A, Brito EF, Cordeiro EG, Colares F, Fonseca JO, Lima ER, Pallini A, Sabelis MW (2008) Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. *PLoS ONE* 3(6):e2276. doi:10.1371/journal.pone.0002276

o Book

Carey JR (1993) *Applied demography for biologists with special emphasis on insects*. Oxford University Press, New York, p 206

o Book chapter

Datnoff LE, Seebold KW, Correa FJ (2001) The use of silicon for integrated disease management reducing fungicide applications and enhancing host plant resistance. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH (eds) *Silicon in agriculture*. Elsevier Science, Amsterdam, pp 209–219

o Online document

Monteiro RC, Lima EFB (2011) *Thysanoptera of Brazil*. <http://www.lea.esalq.usp.br/thysanoptera/> Accessed 25 Nov 2011

o Dissertation

Nihei SS (2004) *Sistemática e biogeografia de Muscini (Diptera, Muscidae)*. PhD. Thesis, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil, p 203

## Tables

All tables are to be numbered using Arabic numerals. Tables should always be cited in text in consecutive numerical order. For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table. Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption. Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

## Artwork

For the best quality final product, it is highly recommended that you submit all of your artwork –photographs, line drawings, etc. – in an electronic format. Your art will then be produced to the highest standards with the greatest accuracy to detail. The published work will directly reflect the quality of the artwork provided.

## Electronic Figure Submission

Supply all figures electronically.

Indicate what graphics program was used to create the artwork. For vector graphics (line art), the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MS Office files are also acceptable. Vector graphics containing fonts must have the fonts (Calibri type) embedded in the files. Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

## Line Art

Definition: Black and white graphic with no shading. Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.

All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide. Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi. Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

## Halftone Art

Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc. If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves. Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

## Combination Art

Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc. Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

## Color Art

Color art is free of charge for online publication. If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent. If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions. Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

## Figure Lettering

To add lettering, please use Calibri font only. Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt). Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt

type on an axis and 20-pt type for the axis label. Avoid effects such as shading, outline letters, etc. Do not include titles or captions within your illustrations.

### Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals. Figures should always be cited in text in consecutive numerical order. Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.). If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

### Figure Captions

Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, **not in the figure file**. Figure captions begin with the term Fig followed by a space and the figure number, both in roman type (e.g., Fig 1). No punctuation is to be included after the number. Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs. Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

### Figure Placement and Size

When preparing your figures, size figures to fit in the column width. Figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.

### Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

### Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that:

- All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware)
- Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (color-blind users would then be able to distinguish the visual elements)
- Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

### Electronic Supplementary Material

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and other supplementary files to be published online along with an article. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

### Submission

Supply all supplementary material in standard file formats. Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author. To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during downloading.

### Audio, Video, and Animations

Always use MPEG-1 (.mpg) format.

### Text and Presentations

Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability. A collection of figures may also be combined in a PDF file.

### Spreadsheets

Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended. If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

### Specialized Formats

Specialized format such as .pdb (chemical), .wrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

### Collecting Multiple Files

It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file.

## Numbering

If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables. Refer to the supplementary files as "Online Resource", e.g., "... as shown in the animation (Online Resource 3)", "... additional data are given in Online Resource 4". Name the files consecutively, e.g. "ESM\_3.mpg", "ESM\_4.pdf".

## Captions

For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.

## Processing of supplementary files

Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

## Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your supplementary files, please make sure that:

- The manuscript contains a descriptive caption for each supplementary material.
- Video files do not contain anything that flashes more than three times per second (so that users prone to seizures caused by such effects are not put at risk).

## After acceptance

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order OpenChoice, offprints, or printing of figures in color. Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

## Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink.

## Copyright transfer

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws. Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, the author(s) agree to publish the article under the Creative Commons Attribution License.

## Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

## Color Illustrations

Online publication of color illustrations is free of charge. For color in the print version, authors will be expected to make a contribution towards the extra costs.

## Proof Reading

The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor. After online publication, no further changes can be made to the article. Scientific errors can be corrected by means of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

## Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

## Artigo 2

Dinâmica populacional de *Taygetis ypthima* Hübner, [1821] (Lepidoptera: Nymphalidae), uma borboleta de inverno

Dinâmica populacional de *Taygetis ypthima*

(Manuscrito a ser submetido para Insect Science)

Vanessa Schaeffer Pedrotti\*

Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Zoologia, UFRGS,

Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: vanessapedrotti@gmail.com \* Autor para correspondência.

Murilo Guimarães

Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, UFRGS,

Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: mu.guima@gmail.com

Helena Piccoli Romanowski

Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Zoologia, UFRGS,

Av. Bento Gonçalves 9500, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

E-mail: hpromano@ufrgs.br

## Resumo

A dinâmica de populações é influenciada por fatores abióticos e também variáveis biológicas. Para borboletas, a capacidade de voar é um processo que depende da temperatura. Há registros de picos de abundância de *Taygetis ypthima* Hübner, [1821] em meses de inverno; isto é o oposto do que se espera para maior parte das borboletas. Neste estudo testamos a hipótese de que a dinâmica da espécie apresenta maior pico de densidade nos períodos mais frios do ano. A sobrevivência pode variar em função de características individuais, assim, testamos ainda se havia variações na probabilidade de sobrevivência entre indivíduos de cada sexo e se tamanho corporal teria efeito positivo sobre a sobrevivência de *T. ypthima*. Amostragens foram realizadas ao longo de um ano em uma população em área de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil, em 22 ocasiões amostrais com duração média de cinco dias. Um total 262 indivíduos foram capturados e 53 recapturados, com os maiores picos registrados em meses de inverno. Foram construídos modelos populacionais para testar o efeito das variáveis sobre as estimativas de interesse. As maiores probabilidades de recaptura para os machos e as maiores probabilidades de sobrevivência para as fêmeas parecem estar relacionadas com o comportamento territorial que a espécie apresenta. Para ambos os sexos foi verificado uma tendência de aumento na probabilidade de sobrevivência associado ao maior tamanho corporal; no entanto, não foi obtida significância estatística. O aumento na taxa de crescimento populacional estimada para os machos correspondeu aos períodos em que as temperaturas médias mais baixas foram observadas: entretanto, a associação da taxa de crescimento com a temperatura não atingiu significância estatística. Esta tendência corrobora a hipótese de picos populacionais de *T. ypthima* no inverno; face aos registros de adultos com mais de sete meses de vida, sugere-se adaptação fisiológica e/ou comportamental para enfrentar baixas temperaturas. As informações sobre a dinâmica de *T. ypthima* são pioneiras,

destacando-se a ocupação diferencial de nicho temporal em relação a outras borboletas Neotropicais.

**Palavras-chave:** Borboletas frugívoras, ciclos anuais, Floresta Ombrófila Mista, marcação-recaptura, modelo populacional, Satyrini.

## **Introdução**

A ecologia populacional estuda os padrões de ocorrência dos indivíduos de uma população, buscando responder como e por que ocorrem variações na abundância ao longo do tempo e no espaço (Williams *et al.*, 2002). Populações de insetos podem variar drasticamente em sua abundância ao longo do tempo. Geralmente, o tamanho da população é influenciado por fatores abióticos, visto que muitos insetos são sensíveis às alterações na temperatura e na umidade (Schowalter, 2011). Para organismos termorreguladores, como as borboletas, o tempo disponível para a atividade dependerá das condições do clima em escala de micro-habitat. A variação ambiental influenciará as histórias de vida destes organismos, através da mudança nas alocações de recursos e tempo para procura de alimento, armazenamento, crescimento, reprodução, sítio de ovoposição e sobrevivência (Boggs, 2003). Assim, o conhecimento das taxas de sobrevivência – e das características individuais e variáveis bióticas e abióticas que as influenciam - é fundamental para o entendimento da dinâmica de populações animais (Lebreton *et al.*, 1992) e, conseqüentemente, dos padrões de ocorrência das espécies.

As borboletas do gênero *Taygetis* colonizaram quase toda a região neotropical (Matos-Maraví *et al.*, 2013), com a maioria das espécies habitando florestas sombreadas (DeVries, 1987). A distribuição de *Taygetis ypthima* (Hübner, [1821]) abrange desde o Nordeste, Sudeste até o Sul do Brasil e também Paraguai e Argentina (Siewert *et al.*, 2013). Müller (1886) relatou que a planta hospedeira para a espécie é o bambu, podendo consumir espécies dos gêneros *Chusquea* e *Bambusa* (Canals, 2003; Beccaloni *et al.*,

2008). É possível registrar a espécie em elevações até 2000 metros, com ocorrência de adultos durante todas as estações do ano (Siewert *et al.*, 2013).

A abundância de uma população de *T. ypthima* mostrou picos nos meses de inverno (julho e agosto) em uma área de Mata de Araucária no município de São Francisco de Paula, RS, Brasil (Pedrotti *et al.*, 2016, dados não publicados). O fato chamou a atenção, pois o período que cada espécie ocorre e está ativa é afetado por variáveis do clima e a capacidade de voo para as borboletas é um processo dependente da temperatura (Kingsolver, 1985). Na região, as temperaturas nos meses mais frios do ano (jun-jul) podem variar de -3 a 18°C, sendo o mês de julho o mais frio com a média das mínimas de 5,7°C (Backes, 2009). Estudos abordando sazonalidade com comunidades de borboletas da mesma região registraram as menores riquezas e abundâncias nos meses de inverno, sendo o verão (Iserhard, 2009) e o outono (Marchiori, 2012) os períodos de maior diversidade.

Além dos fatores abióticos, variáveis biológicas também podem influenciar populações. A longevidade é afetada por efeitos complexos e multifacetados, que se associam gerando variabilidade na expectativa de vida (Haeler *et al.*, 2014). Entre os fatores biológicos, nos animais o sexo frequentemente é uma variável com efeito sobre a longevidade, sendo que os padrões sexo-específicos variam entre espécies (Promislow, 2003). Em borboletas diferenças foram encontradas em estudos com populações de ninfalídeos (Tourinho & Freitas, 2009; Sobral-Souza *et al.*, 2015) e papilionídeos (Freitas & Ramos, 2001; Beirão *et al.*, 2012; Scalco *et al.*, 2016), entre outros. Pedrotti *et al.* (2016, dados não publicados) registraram maior longevidade para fêmeas do que para machos de *T. ypthima* e quatro fêmeas e um macho com mais de 200 dias de vida. Notavelmente, estes cinco indivíduos extraordinariamente longevos apresentaram tamanhos de asa superiores à média encontrada tanto para os machos quanto para as fêmeas da população. A variação no tamanho da asa é uma característica que pode estar

relacionada à eficiência no voo dos insetos (Spedding, 1992) e o desempenho do voo para uma borboleta tem um significado funcional no valor adaptativo da espécie, incluindo a reprodução e a sobrevivência (Dyck & Wiklund, 2002).

Estudos populacionais são fundamentais por responder questões referentes às variações demográficas e aos fatores que influenciam uma população (Solomon, 1980), entretanto, trabalhos com populações de borboletas na região Neotropical são escassos (Bonebrake *et al.*, 2010). Estudos que contemplem a dinâmica e os fatores que possam influenciar a variação de uma população de *T. ypthima*, ao longo de um ciclo anual, não constam na literatura.

*Taygetis ypthima* parece apresentar ciclos anuais distintos de outras borboletas, sugerindo que as populações da espécie reagem de forma particular às variações da temperatura em comparação ao observado para as comunidades na região. Assim, testamos a hipótese de que a dinâmica da espécie apresenta maior pico de densidade nos períodos mais frios do ano. Como a espécie pode viver vários meses e as maiores longevidades registradas foram para as fêmeas, testamos se existe diferença na probabilidade de sobrevivência entre os sexos. A sobrevivência pode variar em função de características individuais e maiores tamanhos corporais parecem estar influenciando a longevidade da população, assim, investigamos se os maiores tamanhos corporais têm efeito positivo sobre a expectativa de vida da espécie.

## **Material e Métodos**

### *Área do Estudo*

O estudo foi realizado em uma área localizada no sul do Brasil, na região nordeste do Rio Grande do Sul, município de São Francisco de Paula. Esta região apresenta um mosaico de vegetação de Floresta Ombrófila Mista com Campos de Altitude. O clima da região é do tipo temperado (Cfa, segundo Peel *et al.*, 2007), com

uma temperatura média anual de 14,5°C, podendo ocorrer geadas e neve no inverno. A altitude média na região é de 912 metros em relação ao nível do mar. A pluviosidade é regularmente distribuída durante todo ano, sendo o valor médio anual 2162 mm (Maluf, 2000).

A área de estudo localiza-se na propriedade do Parque Veraneio Hampel (29°26'33.3''S e 50°36'38.2''W), que compreende uma área de aproximadamente 22 ha (Fig. 1). A área conecta-se a outros fragmentos formando uma área de aproximadamente 460 ha de mata nativa de Araucária com pouca perturbação antrópica. O local apresenta floresta nativa com *Araucaria angustifolia*, campos, capoeiras, cachoeira, arroios, lago e banhados.

#### *Amostragem da população*

A população foi amostrada em uma trilha de mata fechada de 1500 metros de extensão. A trilha caracteriza-se por apresentar uma densa vegetação com pouca incidência de luz solar. Somente poucas clareiras ao longo da trilha foram observadas. Dois arroios atravessam a área amostral, no início e no final da trilha. Nestas áreas, próximas aos recursos d'água, se observou certo grau de dominância de bambus, possíveis plantas hospedeiras da espécie.

Os adultos foram amostrados de agosto de 2014 a agosto de 2015. A frequência amostral média foi de dez dias e a duração média das ocasiões amostrais foi de cinco dias (com pequenas variações em função das condições do tempo).

Empregamos o método de marcação e recaptura. Os indivíduos foram amostrados por meio de captura por armadilhas atrativas, (modelo de Shuey 1997 modificado por Santos *et al.* 2011), redes entomológicas e ainda registro fotográfico (quando os indivíduos já estavam previamente marcados).

Sessenta armadilhas com espaçamento de 25 metros entre cada uma foram dispostas no sub-bosque ao longo da transecção. A isca utilizada foi uma mistura de banana e caldo de cana fermentada 48 horas, antes do início de cada ocasião amostral, de acordo com Freitas *et al.* (2014) e trocada em cada revisão de 24 horas. A transecção foi percorrida no turno da manhã a partir das 10 horas, com aproximadamente quatro horas de esforço diário e as armadilhas revisadas uma a uma. Indivíduos avistados ao longo do percurso também foram capturados com rede entomológica. A manipulação dos indivíduos foi mantida a um mínimo necessário para segura identificação e, sempre que foi possível evitar o manuseio das borboletas, em caso de recapturas, os registros foram feitos através de fotografia digital.

Para cada indivíduo capturado foi identificado o sexo, através da inspeção da genitália e medido o comprimento da asa anterior (como medida de tamanho corporal), com o auxílio de um paquímetro digital (com precisão de 0,01 mm). As borboletas foram marcadas através de números escritos nas asas anteriores, usando uma caneta de tinta permanente, com objetivo de individualizar as borboletas (Francini, 2010). Após a marcação, os indivíduos foram soltos no mesmo local onde foram capturados.

Temperatura e umidade relativa do ar foram medidas *in loco* com uma estação meteorológica portátil. Todas as leituras foram feitas dentro da área amostral (trilha de mata fechada), com as medições realizadas a cada hora. A partir destas medições foram estimadas médias diárias. O esforço amostral foi calculado para cada ocasião amostral a partir do número de horas de amostragem com rede entomológica (Paz *et al.*, 2008), somado ao número de horas de amostragem com armadilhas (para cada armadilha, considerou-se por dia de amostragem, um esforço de 10 horas (Pedrotti *et al.*, 2011).

## *Análise demográfica*

A matriz original de dados de campo (Pedrotti *et al.*, 2016, dados não publicados) foi reorganizada a fim de evitar tendenciosidade nas estimativas advinda de quebra do pressuposto de “amostragem instantânea” (Begon, 1979) através da exclusão de algumas ocasiões de campo e dos respectivos registros.

As estimativas dos parâmetros dos modelos foram calculadas com base na abordagem de máxima verossimilhança. Utilizamos o modelo de tempo reverso de Pradel (1996). Este modelo fornece estimativas de probabilidade de sobrevivência aparente ( $\phi$ ), probabilidade de recaptura ( $p$ ) e a estimativa da taxa de crescimento da população ( $\lambda$ ). O valor de  $\lambda=1$  indica uma população estável; enquanto que  $\lambda >1$  indica que a população está aumentando e  $\lambda <1$  está diminuindo (Pradel, 1996; Lettink & Armstrong, 2003). Ajustamos os intervalos entre as ocasiões amostrais, pois foram irregulares.

Modelamos a probabilidade de sobrevivência em função do sexo, do tamanho corporal (variável individual, denominada “asa”, já que a medida de comprimento de asa foi tomada como um indicador de tamanho corporal) e do tempo (como uma variável estocástica de efeito fixo). A probabilidade de recaptura foi modelada em função do sexo, do tempo, temperatura e umidade, além do esforço amostral, uma vez que este variou entre as ocasiões amostrais ao longo do estudo. Foram investigadas eventuais correlações entre a taxa de crescimento da população com o tempo, o sexo dos indivíduos e as temperaturas durante as ocasiões de amostragem.

Utilizamos o Critério de Informação de Akaike (*AIC*) (Akaike, 1973) para a seleção dos modelos, ajustados para pequenos tamanhos amostrais (*AICc*). O melhor modelo é aquele com o menor *AICc* (Burham & Anderson, 2002) e o maior peso (*AICc weight*). Calculamos a média ponderada dos parâmetros, a fim de incorporar a incerteza

nas estimativas (Johnson & Omland, 2004). Todos os valores são apresentados com intervalos de confiança de variância incondicional de 95%. Os dados foram analisados com o programa MARK (White & Burnham, 1999).

## Resultados

Em 118 dias de campo, distribuídos em 22 ocasiões, foram marcados 262 indivíduos, 131 machos e 131 fêmeas. Ao longo do estudo recapturamos um total de 27 fêmeas (10,3%) e 26 machos (9,9%), sendo que 18 (6,9%) destes foram recapturados múltiplas vezes, dos quais 12 (4,6%) eram machos. Ambos os sexos apresentaram variação no número de capturas e recapturas ao longo de um ciclo anual; todavia, a variação observada nos números das fêmeas foi maior (picos mais altos e períodos com maior escassez de registros). No inverno foram registrados picos de capturas e recapturas para os machos e para as fêmeas (entre julho e agosto). Já os períodos com menos registros foram o verão (números muito baixos, principalmente as recapturas) e o outono (para as fêmeas). A oscilação no número de recapturas acompanha aproximadamente aquela observada para as capturas, com exceção do período do inverno, quando o número de recapturas não acompanha proporcionalmente o aumento no número de capturas (Fig. 2).

Os dois melhores modelos resultaram em grande incerteza quanto à seleção entre um ou outro. Estes modelos juntos somaram 0,99 do peso de  $AICc$  ( $w_i$ ), quando relacionados ao sexo e ao tamanho corporal ou somente ao sexo. Os modelos mais parcimoniosos selecionados para o parâmetro de probabilidade de recaptura ( $p$ ) incluíram o efeito estocástico do tempo. Os modelos evidenciaram ainda a influência da temperatura sobre o crescimento da população juntamente com o sexo (Tabela 1). Não foi detectado efeito da temperatura, da umidade ou do esforço amostral sobre a probabilidade de recaptura: modelos que relacionam estas variáveis apresentaram  $w_i=0$ .

A média ponderada para a probabilidade de sobrevivência aparente entre ocasiões amostrais sugere maior probabilidade para as fêmeas (0,53; 95% IC= 0,32 – 0,73) do que para os machos (0,26; 95% IC= 0,15 – 0,41). O modelo que incorporou o efeito do sexo e do tamanho corporal ( $asa$ ) sobre a sobrevivência demonstrou uma tendência, para ambos os sexos, de quanto maior o tamanho corporal, maior a probabilidade de sobrevivência (Fig. 3); entretanto, não foi obtida significância estatística para estas diferenças ( $\beta_{asa} = 0,24$ ; 95% IC = -0,03 – 0,50). Já o modelo de probabilidade de sobrevivência que inclui apenas o sexo indicou diferença significativa entre os sexos ( $\beta_{sexo} = -1,60$ ; 95% IC= -2,47 -0,74).

Para a probabilidade de recaptura o efeito de ponderar as estimativas foi desprezível. Os machos apresentaram maiores estimativas de probabilidade de recaptura, variando de 0,04 para 0,64 em relação às fêmeas que pouco variaram de 0,01 para 0,29 (Fig. 4), e estas diferenças foram significativas ao longo do tempo ( $\beta_{sexo} = 1,47$ ; 95% IC= 0,73 – 2,20). Para ambos os sexos, os meses de agosto de 2014 (ocasião 1) e final de julho até metade de agosto de 2015 (ocasiões 20 e 21) foram os meses que apresentaram as maiores estimativas. Por outro lado, para os machos, entre janeiro e abril de 2015 (ocasiões 8 a 15) e para as fêmeas, entre janeiro e início de julho (ocasiões 8 a 19) poucas variações e baixas probabilidades de recapturas foram observadas.

O efeito do tempo, na média ponderada da taxa de crescimento populacional, causou maior incerteza nas estimativas. As estimativas dos machos variaram entre 0,84 e 1,12 quando relacionado às temperaturas. Para as fêmeas, os valores não variaram de 0,95, entretanto, os intervalos de confiança variaram sempre em  $\lambda < 1$  (Fig. 5). As variações relacionadas à temperatura não obtiveram significância estatística ( $\beta_{temp} = -0,029$ ; 95% IC= -0,12 – 0,06).

## Discussão

As taxas de recapturas de uma população podem ser influenciadas por distintos fatores, como por exemplo: tamanho da população, capacidade de deslocamento da espécie, longevidade e territorialidade, e até o método de captura empregado (Uehara-Prado *et al.*, 2005). A metodologia empregada neste estudo não parece ter influenciado as recapturas. Houve recapturas múltiplas, a taxa de recapturas esteve de acordo com os níveis encontrados em outros lepidópteros (Bishop & Sheppard, 1973), e não foram observadas evidências de que a captura tenha provocado emigração de indivíduos (voos “em fuga”, após liberação, por exemplo). Além disto, não foi detectado efeito da variável esforço amostral sobre a probabilidade de recaptura. Também não foi detectado efeito da temperatura sobre a probabilidade de recaptura individual.

Houve, porém, variação ao longo do tempo e entre os sexos nas probabilidades de recaptura, com os machos apresentando estimativas relativamente maiores do que as fêmeas. Este fato pode estar relacionado à permanência de alguns machos em áreas territoriais (Pedrotti *et al.*, 2016, dados não publicados), potencialmente aumentando a chance de recapturas múltiplas. Diferenças comportamentais entre os sexos são citadas na literatura para Satyrini. Fermon *et al.* (2003) estudou borboletas frugívoras em uma floresta tropical no oeste Africano e mostrou que alguns machos de *Bicyclus* spp. e *Glyphodes* spp. tendem a movimentar-se menos que as fêmeas. Já Scott (1973) cita que as fêmeas desta subfamília dispersam mais que os machos.

Diferenças na longevidade entre as espécies são geralmente relacionadas a diferenças na história de vida, estratégias ou disponibilidade de recursos (Haeler *et al.*, 2014). A sobrevivência estimada mais alta para as fêmeas do que para machos de *T. ypthima* também pode estar associada à territorialidade e às agressivas disputas físicas registradas entre os machos desta espécie (Pedrotti *et al.*, 2016, dados não publicados). Borboletas macho podem confrontar-se através de contato físico (Chaves, 2004; Peixoto

& Benson, 2009) e causar danos físicos umas nas outras, como perda de pedaços de asa, durante a defesa do território (Eff, 1962). Fato similar foi observado para os machos de *T. ypthima* em determinadas áreas em que defendiam territórios (Pedrotti *et al.*, 2016; dados não publicados). Este interessante comportamento e suas consequências no valor adaptativo de *T. ypthima* merecem investigações adicionais.

O efeito do tamanho corporal sobre a probabilidade de sobrevivência não obteve significância neste estudo; entretanto, foi possível observar tendência de aumento nas taxas de sobrevivência de *T. ypthima* quando relacionado aos maiores tamanhos corporais a esta variável, com as fêmeas apresentando as maiores probabilidades. Segundo Gotthard (2004) adultos de grandes tamanhos são correlacionados com alta habilidade competitiva e alta fecundidade; modelos de histórias de vida assumem que o valor adaptativo aumenta continuamente com o tamanho do adulto. Porém, interpretações do efeito do tamanho da asa por si só podem ser controversas (Kingsolver, 1999).

A variação registrada ao longo do tempo nos números de capturas e recapturas corrobora a hipótese de picos populacionais de *T. ypthima* no inverno. De fato, de acordo com os modelos, as taxas de crescimento populacional estimadas para os machos foram mais altas nos meses de outono e inverno e caíram na primavera e no verão. Neste período as estimativas de  $\lambda$  próximas da estabilidade, parecem coincidir com encerramento de uma geração e início da próxima, como visto por Pedrotti *et al.* (2016, dados não publicados). Embora para as fêmeas não tenha sido possível detectar variação ao longo do tempo nestas estimativas, os ICs acompanharam aqueles calculados para os machos. Observou-se uma tendência na variação das estimativas de  $\lambda$  associação à temperatura; todavia, esta relação apenas beirou a significância ( $\beta_{temp} = -0,029$ ; 95%IC=  $-0,12 - 0,06$ ). Ainda assim, chama atenção que o aumento na taxa de crescimento da população  $\lambda > 1$  ocorreu em todos os períodos em que observaram-se temperaturas

médias mais baixas (15,6 a 18,8°C); ao contrário, quando  $\lambda < 1$  as temperaturas registradas foram mais altas (20,4 a 24,9°C).

Esta relação é contrária àquela encontrada para a maioria das borboletas registradas em uma área na Floresta Atlântica Estacional (Brown-Jr, 1992), onde, com a chegada do inverno, quase todas as espécies desaparecem, permanecendo em atividade poucos adultos que são vistos apenas nos dias mais quentes, enquanto a maioria das espécies entra em diapausa.

A tribo Satyrini- à qual *T. ypthima* pertence - parece apresentar respostas particulares ao frio. Marchiori (2010) estudou a variação sazonal da comunidade de borboletas, em uma área de Mata de Araucária no mesmo município deste estudo, e constatou que apesar de apresentar uma redução drástica na abundância e na riqueza no inverno, Satyrini ainda foi a mais representativa nessa estação. A tribo – e *T. ypthima* em particular – parece ocupar uma dimensão de nicho temporal radicalmente diferente das outras espécies de borboletas da região.

Insetos utilizam várias estratégias para aumentar suas chances de sobrevivência no período do inverno. O uso de refúgios onde o microclima permanece tolerável pode ser um comportamento utilizado por *T. ypthima* para sobreviver às baixas temperaturas. Alguns insetos possuem adaptações fisiológicas e bioquímicas para sobreviver em regiões frias nas zonas de clima temperado (Pullin & Bale, 1989; Bale, 1996), bem como estratégias de fuga no tempo (diapausa ou quiescência) ou no espaço (migração ou dispersão) (Lee, 1991; Brown-Jr, 1992; Bonebrake *et al.*, 2010). A(s) estratégia(s) específica(s) que a espécie utiliza permanece uma questão intrigante para estudos futuros.

*Taygetis ypthima* mostrou ter uma dinâmica populacional peculiar com picos nos meses frios e concentrada em habitats de mata fechada. A região onde este estudo foi

desenvolvido é um dos poucos remanescentes de Floresta de Araucária e extremamente ameaçado por fragmentação e destruição de hábitat. Sobre esta região, há ameaças de expansão desmesurada da silvicultura e da monocultura da soja, crescentes nos últimos anos. Os efeitos potenciais sobre a espécie, dadas as particularidades de sua dinâmica, podem ser extremos e devastadores e indicam a necessidade de conservar áreas florestais para a manutenção de suas populações e de outros organismos com os quais compartilham o ambiente.

### **Agradecimentos**

Os autores agradecem aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos da UFRGS pela ajuda ao longo do trabalho. Ao proprietário e aos funcionários do Parque Hotel Veraneio Hampel e a todos que possibilitaram a realização desse trabalho. Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) (VSP, Proc N° \_\_\_\_\_) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (HPR, Proc N° 304273/2014-7). As amostragens foram realizadas com autorização n° 45204-1, do ICMBio/SISBIO. Esta é a contribuição N° \_\_\_\_\_ do Departamento de Zoologia da UFRGS.

### **Divulgação**

Os autores declaram não haver conflitos de interesse.

## Referências

- Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *Proceedings of the 2nd International Symposium on Information Theory* (eds B.N. Petrov and F. Csaki), pp. 267–281. Akademiai Kiado, Budapest.
- Backes, A. (2009) Distribuição geográfica atual da Floresta com Araucária: condicionamento climático. *Floresta com Araucária. Ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável* (eds C.R. Fonseca, A.F. Souza, A.M. Leal-Zanchet, T. Dutra, A. Backes and G. Ganade), pp. 39-44. Holos, Ribeirão Preto.
- Bale, J.S. (1996) Insect cold hardiness: A matter of life and death. *European Journal of Entomology*, 93, 369-382
- Beccaloni, G.W., Vilorio, A.L., Hall, S.K and Robinson, G.S. (2008) Catalogue of the Hostplants of the Neotropical Butterflies. *Monografías Tercer Milenio*, vol. 8. Sociedade Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Begon, M. (1979) Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists. Edward Arnold Publishers, London. 97p.
- Beirão, M.V, Campos-Neto, F.C, Pimenta, I.A and Freitas, A.V.L (2012) Population biology and natural history of *Parides burchellanus* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an endangered Brazilian butterfly. *Annals of Entomological Society of America*, 105, 36–43
- Bishop, J.A and Sheppard, P.M. (1973) Na evaluation of two capture-recapture models, using the technique of computer simulation. *The mathematical theory of the dynamics of biological populations* (eds M.S. Bartlett and R.W. Hiorns), pp. 235-252. Academic Press, London.

- Bonebrake, T.C., Ponisio, L.C, Boggs, C.L and Ehrlich, P.R. (2010) More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143, 1831–1841
- Boggs, C.L. (2003) Environmental variation, life histories, and allocation. *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight* (eds C.L. Boggs, W.B. Watt and P.R. Ehrlich), pp. 185-206, University Press, Chicago.
- Brown-Jr, K.S. (1992) Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In: L.P. Morellato (ed.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. UNICAMP/FAPESP, Campinas, 321 p.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, Berlin.
- Canals, G.R. (2003) Mariposas de Misiones. L.O.L.A, Buenos Aires.
- Chaves, G.W. (2004) Ecologia de agrupamento e interações agonísticas na borboleta *Charis cadytis* (Riodinidae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, xiv+ 104p.
- DeVries, P.J. (1987) The butterflies of Costa Rica and their natural history: Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae. University Press, Princeton.
- Dyck, V.H. and Wiklund, C. (2002) Seasonal butterfly design: morphological plasticity among three developmental pathways relative to sex, flight and thermoregulation. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 216- 225.
- Eff, D. (1962). A little about the little-known *Papilio indra minori*. *Journal of the Lepidopterists` Society*, 16, 137-142.

- Fermon, H., Waltert, M. and Muhlenberg, M. (2003) Movement and vertical stratification of fruit-feeding butterflies in a managed West African rainforest. *Journal of Insect Conservation*, 7, 7–19.
- Francini, R.B. (2010) Métodos para estudar ecologia de populações de borboletas. E-book Publicado pelo autor, Santos.
- Freitas, A.V.L and Ramos, R.R (2001) Population Biology of *Parides anchises nephalion* (Papilionidae) in a costal site in southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 61, 623–630
- Freitas, A.V.L, Iserhard, C.A., Santos, J.P.; Carreira, J.Y.O, Ribeiro, D.B., Melo, D.H.A., Rosa, A.H.B, Marini-Filho, J.O., Accacio, G.M., and Uehara-Prado, M. (2014) Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomologia*, 40, 209–218
- Gotthard, K. (2004) Growth strategies and optimal body size in temperate *Pararginii* butterflies. *Integrative and comparative Biology*, 6, 471-479.
- Johnson, J.B., and Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 101-108.
- Haeler, E, Fiedler, K and Grill, A. (2014) What Prolongs a Butterfly’s Life?: Trade-Offs between Dormancy, Fecundity and Body Size. *PLoS ONE*, 9, e111955. doi:10.1371/journal.pone.0111955
- Iserhard, C.A. (2009) Estrutura e composição da assembleia de borboletas (Lepidoptera: Papilionidae e Hesperioidea) em diferentes formações da Floresta Atlântica do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de doutorado. UFRGS. Porto Alegre.
- Kingsolver, J.G. (1985) Butterfly thermoregulation: Organismic mechanisms and population consequences. *Journal of Research of the Lepidoptera*, 24, 1-20.

- Kingsolver, J.G. (1999) Experimental Analyses of Wing Size, Flight and Survival in the western White butterfly. *Evolution*, 53, 1479-1490.
- Lebreton, J.D, Burnham, K.P, Clobert, J and Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Lee, R.E. Jr. (1991) Principles of Insect low temperature tolerance. *Insects at Low Temperature* (eds. R.E.Jr. Lee and D.L. Denlinger), pp.17-46. Chapman & Hall, New York.
- Lettink, M. and Armstrong, D.P. (2003) An introduction to mark recapture analysis for monitoring threatened species. *Department of Conservation Technical Series*, 28A, 5-32.
- Maluf, J.R.T. (2000) Nova Classificação Climática do Estado do Rio Grande do Sul, *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, 8, 141-150.
- Marchiori, M.O.O. (2012) Diversidade de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) em formação de Mata de Restinga e Mata de Araucária no Sul do Brasil: sazonalidade, variação na atividade diária e eficiência amostral. Tese de Doutorado. UFRGS. Porto Alegre.
- Matos-Maraví, P.F., Peña, C., Willmott, K. R., Freitas, A. V. L and Wahlberg, N. (2013). Systematics and evolutionary history of butterflies in the “*Taygetis* clade” (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina): towards a better understanding of Neotropical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66, 54-68.
- Müller, W. (1886) Südamerikanische Nymphalidenraupen: Versuch natürlichen Systems der Nymphaliden. *Zoologische Jahrbücher*, 1, 417-678.

- Paz, A.L.G., Romanowski, H.P., Morais, A.B.B. (2008) Nymphalidae, Papilionidae e Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) na Serra do Sudeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 8, 20-29
- Pedrotti, V.S., Barros, M.P., Romanowski, H.P. and Iserhard, C.A. (2011) Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) ocorrentes em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 1-6.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. and McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633–1644
- Peixoto, P.E.C. and Benson, W.W. (2009) Seasonal effects of density on territory occupation by males of the satyrine butterfly *Paryphthimoides phronius* (Butler 1867). *Journal of Ethology*, 27, 489-496.
- Pradel, R. (1996) Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52, 703–709.
- Promislow, D. (2003) Mate choice, sexual conflict, and evolution of senescence. *Behavior Genetics*, 33, 191–201.
- Pullin, A.S and Bale, J.S. (1989) Temperature on diapausing *Aglais urticae* and *Inachis io* (Lepidoptera: Nymphalidae) cold hardiness and overwintering survival. *Journal of Insect Physiology*, 35, 277-281.
- Santos, J.P., Iserhard, C.A., Teixeira, M.O. and Romanowski, H.P. (2011) Guia de borboletas frugívoras das Florestas Ombrófilas Densa e Mista do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 253-274.
- Scalco, V.W., Morais, A.B.B., Romanowski, H.P. and Mega, N.O. (2016) Population Dynamics of the Swallowtail Butterfly *Battus polytictus polytictus* (Butler)

(Lepidoptera: Papilionidae) with notes on its Natural History. *Neotropical Entomology*, 44, 33-43.

Schowalter, T.D. (2011) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Elsevier Academic, San Diego.

Scott, J.A. (1973) Lifespan of Butterflies. *Journal of Research of the Lepidoptera*, 12, 225-230.

Shuey, J.A. (1997) An optimizing portable bait trap for quantitative sampling of butterflies. *Tropical Lepidoptera*, 8, 1-4.

Siewert, R.R., Zacca, T., Dias, F. M., Freitas, A. V. L., Mielke, O. H. H. and Casagrande, M.M. (2013) The *-Taygetis ypthima* species group- (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae): taxonomy, variation and description of a new species. *ZooKeys*, 356, 11-29

Sobral-Souza, T., Francini, R.B, Guimarães, M, Benson,W.W. (2015) Short-Term Dynamics Reveals Seasonality in a Subtropical *Heliconius* Butterfly. *Journal of Insects*, 15, 761058

Solomon, M.E. (1980) *Dinâmica de populações*. Editora Pedagógica e Universitária Ltda, São Paulo.

Spedding, G.R. (1992) The aerodynamics of flight. *Mechanics of Animal Locomotion*. (ed. R. M. Alexander), pp. 52-113. Springer-Verlag, Berlin.

Tourinho, J.L. and Freitas, A.V.L. (2009) Population biology of *Euptoieta hegesia* (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) in an urban area in Southeastern Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 41, 40-44.

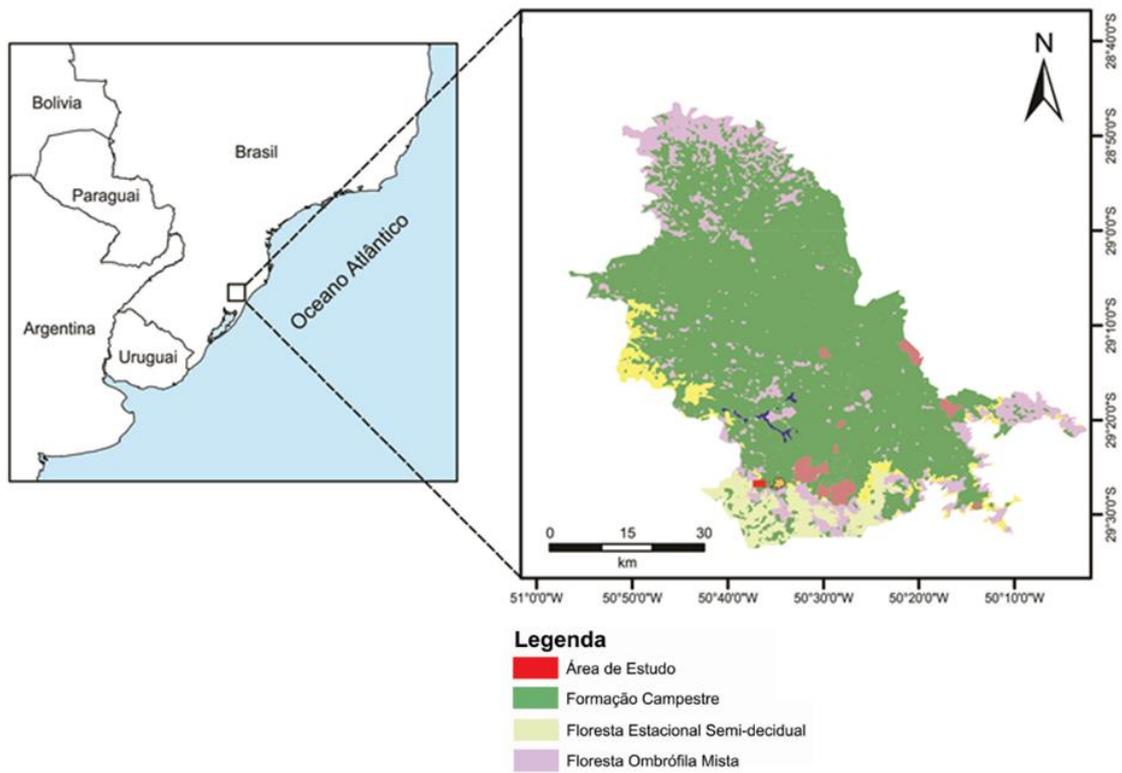
Uehara-Prado, M., Brown, K.S. and Freitas, A.V.L. (2005) Biological traits of frugivorous butterflies in a fragmented and a continuous landscape in the South Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Lepidopterists' Society*, 59, 96-106.

White, G.C. and Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120–139.

Williams, B.K., Nichols, J.D. and Conroy, M.J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic Press

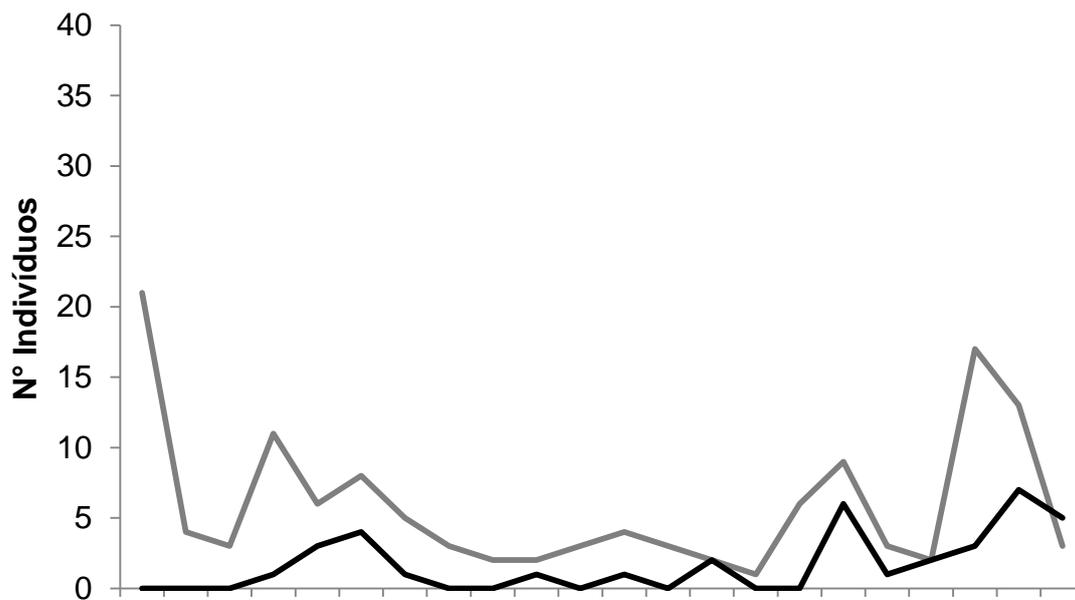
Tabela 1- Tabela de resultados dos modelos.  $AICc$  = critério de informação de Akaike, ajustado para pequenos tamanhos amostrais.  $\Delta AICc$  = diferença entre o  $AICc$  do modelo atual e o melhor modelo.  $w_i$  = pesos de  $AICc$ .  $K$ =número de parâmetros. *Deviance* = diferença entre o modelo atual e o modelo saturado. Parâmetros = ( $\phi$ ) probabilidade de sobrevivência aparente; ( $p$ ) probabilidade de recaptura; ( $\lambda$ ) taxa de crescimento populacional. Notação dos modelos = (sexo) varia com o sexo (macho, fêmea); (asa) varia com o tamanho corporal (indicado pelo comprimento da asa anterior); (t) varia ao longo do tempo; (temp) varia com temperatura média; (umid) varia com umidade; (esf) varia com o esforço.

Modelo	$AICc$	$\Delta AICc$	$W_i$	$K$	<i>Deviance</i>
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+t}) \lambda(\text{sexo+ temp})$	1934,61	0,000	0,59125	29	1870,77
$\phi(\text{sexo}) p(\text{sexo+t}) \lambda(\text{sexo+temp})$	1935,35	0,744	0,40754	28	1873,92
$\phi(\text{sexo+asa+t}) p(\text{sexo+t}) \lambda(\text{sexo+temp})$	1947,09	12,485	0,00115	49	1831,47
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+t}) \lambda(t)$	1954,30	19,692	0,00003	47	1844,19
$\phi(\text{sexo}) p(\text{sexo+t}) \lambda(\text{sexo+t})$	1956,31	21,695	0,00001	47	1846,19
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+t}) \lambda(\text{sexo+t})$	1956,71	22,103	0,00001	48	1843,85
$\phi(\text{sexo}) p(t) \lambda(t)$	1961,07	26,457	0,00000	45	1856,39
$\phi(\text{sexo+asa}) p(t) \lambda(t)$	1961,64	27,029	0,00000	46	1854,25
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{esf}) \lambda(\text{sexo+t})$	1963,26	28,651	0,00000	27	1904,22
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+esf}) \lambda(\text{sexo+t})$	1964,29	29,682	0,00000	28	1902,86
$\phi(\text{sexo+t}) p(\text{sexo+t}) \lambda(\text{sexo+t})$	1976,05	41,438	0,00000	67	1807,00
$\phi(\text{sexo}) p(\text{sexo+umid}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2088,18	153,568	0,00000	8	2071,73
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+umid}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2088,31	153,703	0,00000	9	2069,75
$\phi(\text{sexo}) p(\text{sexo+esf}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2089,53	154,919	0,00000	8	2073,08
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+esf}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2089,56	154,945	0,00000	9	2070,99
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+umid+temp}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2090,27	155,657	0,00000	10	2069,57
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{esf}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2090,91	156,303	0,00000	8	2074,46
$\phi(\text{sexo}) p(\text{sexo+temp}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2092,69	158,079	0,00000	8	2076,24
$\phi(\text{sexo+asa}) p(\text{sexo+temp}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2093,09	158,479	0,00000	9	2074,52
$\phi(\text{sexo+asa+t}) p(\text{sexo+temp}) \lambda(\text{sexo+temp})$	2103,05	168,435	0,00000	29	2039,21

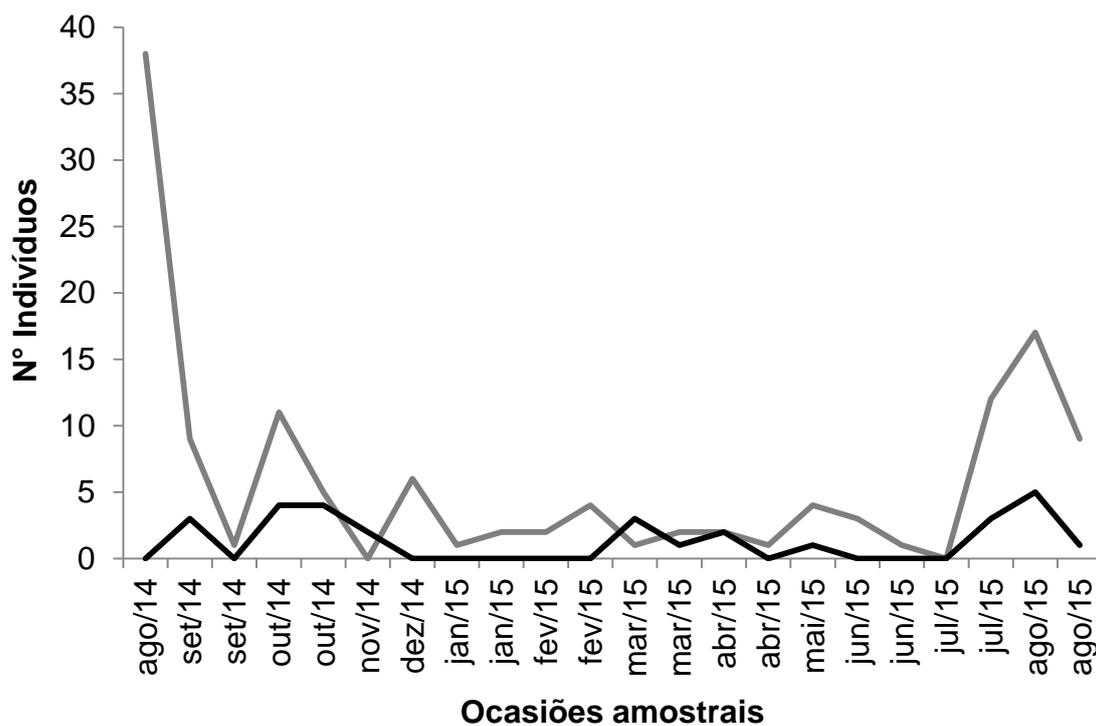


**Fig. 1** Área de estudo dentro (destacada em vermelho) do município de São Francisco de Paula- RS, Brasil.

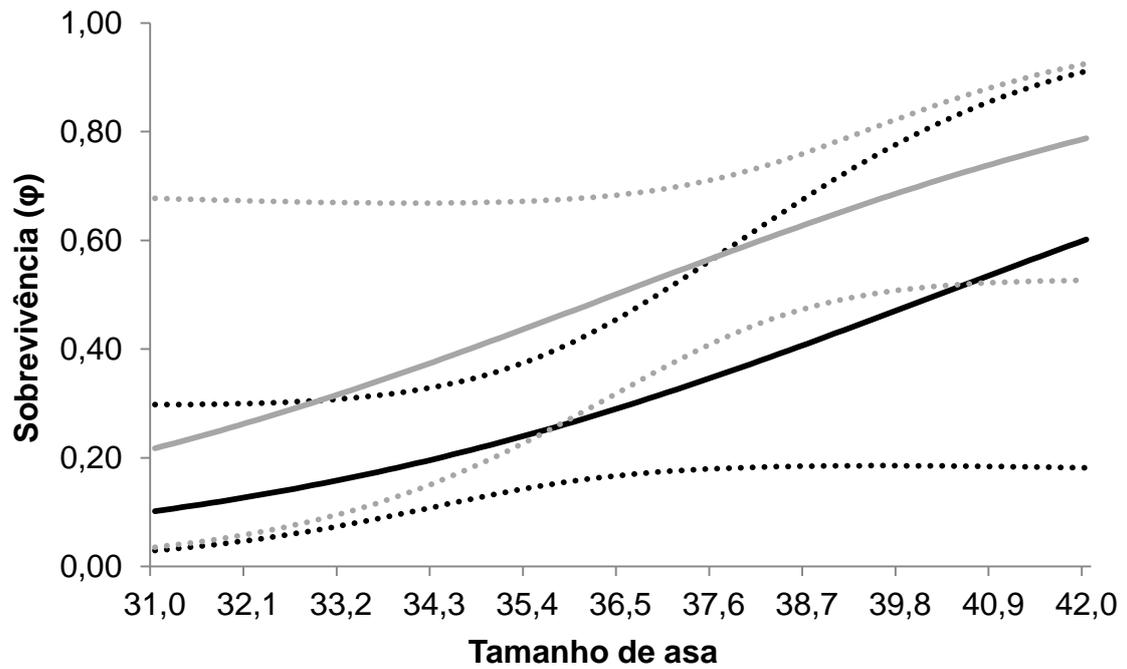
A.



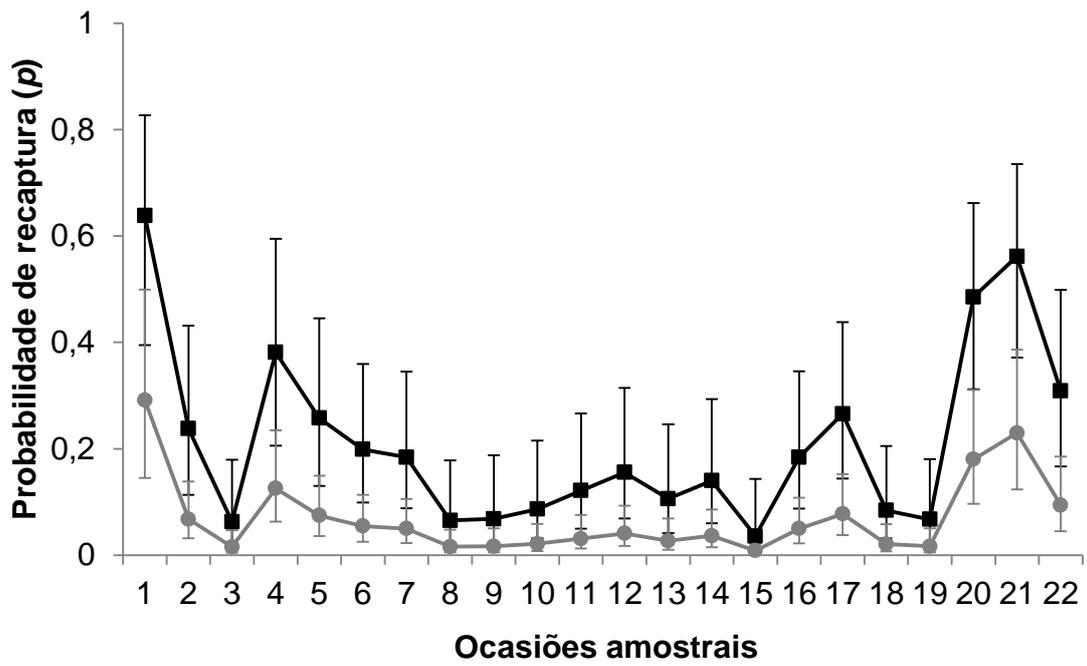
B.



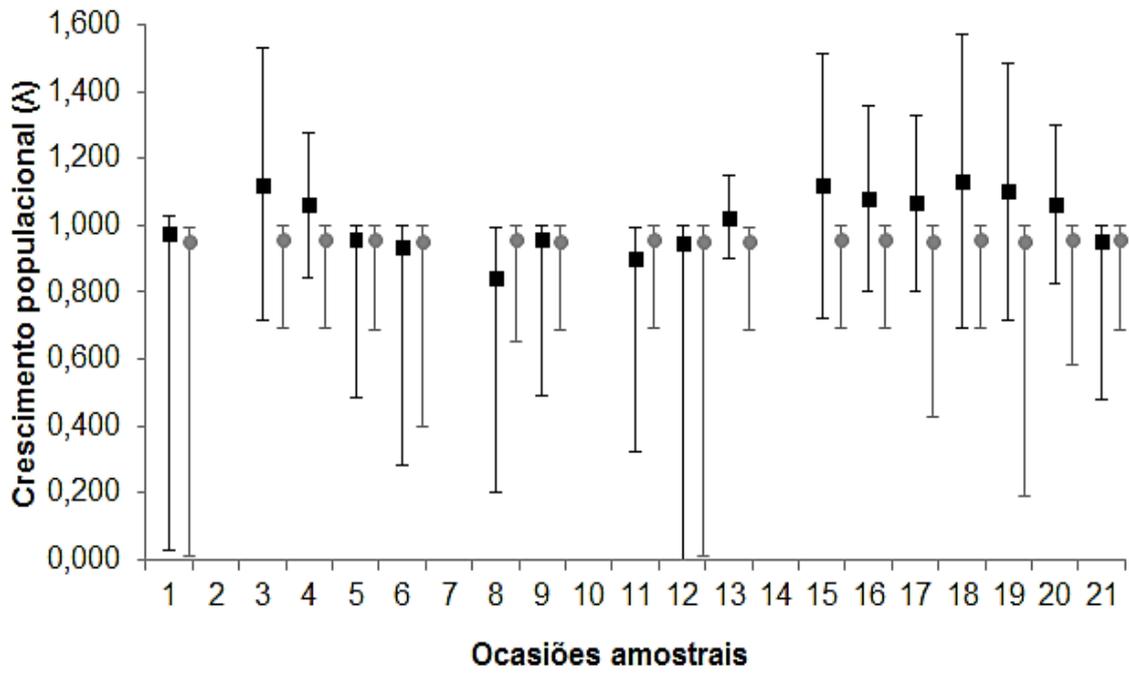
**Fig. 2** Número de machos (A) e fêmeas (B) adultos de *Taygetis ypthima*, ao longo de um ciclo anual (22 ocasiões amostrais). Linha cinza capturas e linha preta recapturas.



**Fig. 3** Probabilidade de sobrevivência em função do tamanho corporal. Linha cinza corresponde às fêmeas e a linha preta aos machos. Linhas pontilhadas representam os respectivos intervalos de confiança a 95%.



**Fig. 4** Probabilidade de recaptura de machos (linha preta) e fêmeas (linha cinza) de adultos de *T.ypthima* e os intervalos de confiança de 95% ao longo do período do estudo.



**Fig. 5** Taxa de crescimento da população e os intervalos de confiança de 95% variando com as temperaturas. Machos (quadrado preto) e fêmeas (círculo cinza).

## **Author Guidelines**

### **1. MANUSCRIPT SUBMISSION**

Please read the complete Author Guidelines carefully prior to submission, including the section on copyright. To ensure fast peer review and publication, manuscripts that do not adhere to the following instructions will be returned to the corresponding author for technical revision before undergoing peer review.

Note that submission implies that the content has not been published or submitted for publication elsewhere except as a brief abstract in the proceedings of a scientific meeting or symposium.

Once you have prepared your submission in accordance with the Guidelines, manuscripts should be submitted online at <http://mc.manuscriptcentral.com/ins>

We are looking forward to your submission.

### **2. EDITORIAL AND CONTENT CONSIDERATIONS**

#### **Aims and scope**

Insect Science is an English-language journal, which publishes original research articles dealing with all fields of research in into insects and other terrestrial arthropods. Papers in any of the following fields will be considered: ecology, behavior, biogeography, physiology, biochemistry, sociobiology, phylogeny, pest management, and exotic incursions. The emphasis of the journal is on the adaptation and evolutionary biology of insects from the molecular to the ecosystem level. Reviews, mini reviews and letters to the editor, book reviews, and information about academic activities of the society are also published.

#### **Editorial Review and Acceptance**

The acceptance criteria for all papers are the quality and originality of the research and its significance to our readership. Manuscripts are single-blind peer reviewed by two reviewers. Reviewers' evaluations are compiled by the Editor-in-Chief for sending to authors.

The Editor-in-Chief will advise authors whether a manuscript is accepted, should be revised or is rejected. Minor revisions are expected to be returned within four weeks of decision; major revisions within three months. Manuscripts not revised within these time periods are subject to withdrawal from consideration for publication unless the authors can provide extenuating circumstances.

A number of manuscripts will have to be rejected on the grounds of priority and available space. A manuscript may be returned to the authors without outside review if the Editor-in-Chief and Associate Editor find it inappropriate for publication in the journal. Similarly, the Editors may expedite the review process for manuscripts felt to be of high priority in order to reach a rapid decision. Such 'fast-track decisions' will normally occur within one week of receipt of the manuscript.

Authors may provide the Editor-in-Chief with the names, addresses and email addresses of up to three suitably qualified individuals of international standing who would be competent to referee the work, although the Editor-in-Chief will not be bound by any such nomination. Likewise, authors may advise of any individual who for any reason, such as potential conflict of interest, might be inappropriate to act as a referee, again without binding the Editor-in-Chief.

The Editor-in-Chief's decision is final. If, however, authors dispute a decision and can document good reasons why a manuscript should be reconsidered, a rebuttal process exists. In the first place, authors should write to the Editor-in-Chief.

Where contributions are judged as acceptable for publication on the basis of scientific content, the Editor and the Publisher reserve the right to modify typescripts to eliminate ambiguity and repetition and improve communication between author and reader. If extensive alterations are required, the manuscript will be returned to the author for revision.

### **Ethical Considerations**

#### **Use of Animals in Research**

Any experiments involving animals must be demonstrated to be ethically acceptable and where relevant conform to national guidelines for animal usage in research.

#### **Disclosure**

All authors are required to disclose all potential conflicts of interest, including specific financial interests and relationships and affiliations (other than those affiliations listed in the title page of the manuscript) relevant to the subject of their manuscript. This information should be provided under the heading titled 'Disclosure,' which should appear after the 'Acknowledgment' section and before the 'References' section. Authors without conflicts of interest, including specific financial interests and relationships and affiliations relevant to the subject of their manuscript, should include a statement of no such interests in the Disclosure section of the manuscript. Failure to include this information in the manuscript may delay evaluation and review of the manuscript.

#### **Plagiarism Detection**

The journal employs a plagiarism detection system. By submitting your manuscript to this journal you accept that your manuscript may be screened for plagiarism against previously published works.

#### **Reproduction of Copyright Material**

If excerpts from copyrighted works owned by third parties are included, credit must be shown in the contribution. It is the author's responsibility to also obtain written permission for reproduction from the copyright owners. For more information visit Wiley's Copyright Terms & Conditions FAQ at [http://exchanges.wiley.com/authors/faqs---copyright-terms--conditions\\_301.html](http://exchanges.wiley.com/authors/faqs---copyright-terms--conditions_301.html).

#### **Committee on Publication Ethics**

The journal is a member of, and subscribes to the principles of the [Committee on Publication Ethics \(COPE\)](#).

#### **Authorship and Acknowledgments**

The journal adheres to the definition of authorship set up by [The International Committee of Medical Journal Editors \(ICMJE\)](#). The ICMJE recommends that authorship be based on the following 4 criteria: i) Substantial contributions to the conception or design of the work; or the acquisition, analysis, or interpretation of data for the work; ii) Drafting the work or revising it critically for important intellectual content; iii) Final approval of the version to be published; and i) Agreement to be accountable for all aspects of the work in ensuring that questions related to the accuracy or integrity of any part of the work are appropriately investigated and resolved. Contributors who do not qualify as authors should be mentioned under 'Acknowledgements'.

### **3. MANUSCRIPT CATEGORIES AND REQUIREMENTS**

*Insect Science* publishes original articles, reviews, mini reviews, letters to the editor and book reviews. Information about the academic activities of the society are also published.

**Letters to the Editor.** Letters to the Editor are short reports of a novel finding that is of general interest to the field. Specific format requirements for preparing a Letter:

1. LTEs require a brief and clear title of no more than 80 characters (including spaces).
2. LTEs should start with "Dear Editor," followed by a brief paragraph to provide the rationale of the work, followed by results (including essential materials and methods) and discussion, and then funding and acknowledgements. The entire text should be limited to 1600 words and no more than 4 small

display items (figures or tables). There should be no subheadings within letters. Author information should be included before the references. Supplementary information is allowed.

#### **4. PREPARATION OF THE MANUSCRIPT**

##### **Author Services**

Prior to submission, we encourage you to browse the 'Author Resources' section of the Wiley 'Author Services' website: <http://authorservices.wiley.com/bauthor/default.asp>. This site includes useful information covering such topics as copyright matters, ethics and electronic artwork guidelines.

##### **Pre-acceptance English-language editing**

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. [Visit our site](#) to learn about the options. All services are paid for and arranged by the author. Please note using the Wiley English Language Editing Service does not guarantee that your paper will be accepted by this journal.

##### **Optimising Your Article for Search Engines**

Many students and researchers looking for information online will use search engines such as Google, Yahoo or similar. By optimising your article for search engines, you will increase the chance of someone finding it. This in turn will make it more likely to be viewed and/or cited in another work. We have compiled [these guidelines](#) to enable you to maximise the web-friendliness of the most public part of your article.

#### **STYLE OF THE MANUSCRIPT**

**Spelling.** The journal uses US spelling and authors should therefore follow the latest edition of the Merriam–Webster's Collegiate Dictionary.

**Units.** All measurements must be given in SI or SI-derived units. Please go to the Bureau International des Poids et Mesures (BIPM) website at <http://www.bipm.fr> for more information about SI units.

**Abbreviations.** Abbreviations should be used sparingly – only where they ease the reader's task by reducing repetition of long, technical terms. Initially use the word in full, followed by the abbreviation in parentheses. Thereafter use the abbreviation only.

**Zoological nomenclature.** All papers must conform to the latest edition of the International Code of Zoological Nomenclature. Upon its first use in the title, abstract and text, the common name of a species should be followed by the scientific name (genus, species and authority) in parentheses. Genus names should not be abbreviated at the beginning of paragraphs.

**Genetic nomenclature.** Standard genetic nomenclature should be used. For further information, including relevant websites, authors should refer to the genetic nomenclature guide in Trends in Genetics (Elsevier Science, 1998).

**Nucleotide Sequence Data.** Nucleotide sequence data can be submitted in electronic form to any of the three major collaborative databases: DDBJ, EMBL or GenBank. It is only necessary to submit to one database as data are exchanged between DDBJ, EMBL and GenBank on a daily basis. The suggested wording for referring to accession-number information is: 'These sequence data have been submitted to the DDBJ/EMBL/GenBank databases under accession number U12345'.

Addresses are as follows:

DNA Data Bank of Japan (DDBJ) <http://www.ddbj.nig.ac.jp>

EMBL Nucleotide Sequence Submissions <http://www.ebi.ac.uk>

GenBank <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>

#### **8. STRUCTURE OF THE MANUSCRIPT**

Manuscripts should be presented in the following order: (i) title page, (ii) abstract and key words, (iii) text, (iv) acknowledgments, (v) disclosure (vi) references, (vii) appendices, (viii) tables (each table complete with title and footnotes) and (x) figure legends. Footnotes to the text are not allowed and any such material

should be incorporated into the text as parenthetical matter. Figures and supporting information should be supplied as separate files. Manuscripts, including the references, should be double-spaced, line and page numbered.

#### **Title page**

The title page should contain: (i) a short informative title that contains the major key words. The title should not contain abbreviations (ii) the full names of the authors (iii) the addresses of the author's affiliated institutions at which the work was carried out (iv) a short running title (no more than 40 characters, abbreviations are permitted) (v) the full postal and email address, plus telephone numbers, of the author to whom correspondence about the manuscript should be sent The present address of any author, if different from that where the work was carried out, should be supplied in a footnote.

#### **Abstract and key words**

All articles must have a brief abstract that states in 300 words or fewer the purpose, basic procedures, main findings and principal conclusions of the study. The abstract should not contain abbreviations or references. Six key words (for the purposes of indexing) should be supplied below the abstract in alphabetical order.

#### **Text**

Authors should use the following subheadings to divide the sections of their manuscript: Introduction, Materials and Methods, Results, and Discussion.

#### **Acknowledgments**

The source of financial grants and other funding must be acknowledged, including a frank declaration of the authors' industrial links and affiliations. The contribution of colleagues or institutions should also be acknowledged. Personal thanks and thanks to anonymous reviewers are not appropriate.

#### **Disclosure**

At the time of submission, each author must disclose and describe any involvement, financial or otherwise, that might potentially bias his or her work. Disclosure must be included in the text of the manuscript.

#### **References**

- The Harvard (author, date) system of referencing is used (examples are given below).
- In the text give the author's name followed by the year in parentheses: Smith (2000).
- If there are two authors use 'and': Baskin and Baskin (1998); but if cited within parentheses write use '&': (Smith & Jones 2001).
- When reference is made to a work by three or more authors, the first name followed by *et al.* should be used: MacDonald *et al.* (2002).
- If several papers by the same authors and from the same year are cited, a,b,c etc should be inserted after the year of publication.
- In the reference list, references should be listed in alphabetical order.
- In the reference list, cite the names of all authors when there are six or fewer; when seven or more, list the first three followed by *et al.*
- Do not use *ibid.* or *op cit.*
- Reference to unpublished data and personal communications should not appear in the list but should be cited in the text only (e.g. Smith, 2000, unpublished data).
- All citations mentioned in the text, tables or figures must be listed in the reference list.
- Authors are responsible for the accuracy of the references.

#### *Journal article*

Zhao, Y.X. and Kang, L. (2002) Role of plant volatiles in host plant location of the leafminer, *Liriomyza sativae* (Diptera: Agromyzidae). *Physiological Entomology*, 27, 103-111.

*Online Article Not Yet Published in an Issue*

An online article that has not yet been published in an issue (therefore has no volume, issue or page numbers) can be cited by its Digital Object Identifier (DOI). The DOI will remain valid and allow an article to be tracked even after its allocation to an issue.

Wang, C., Henderson, G. Gautam, B.K., Chen J. and Bhatta, D. (2015) Panic escape polyethism in worker and soldier *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Science*, DOI: 10.1111/1744-7917.12206.

#### **Books**

Wratten, S.D. and Fry, G.I.A. (1996) *Field and Laboratory Exercises in Ecology*. Edward Arnold, London. pp. 98–103.

#### **Chapter in a book**

Kaplan, A.I. (2003) Entomological societies. *Encyclopedia of Insects* (eds. V.H. Rush & R.T. Carde), pp. 369–373. Academic Press, New York.

#### **Tables**

Tables should be self-contained and complement, but not duplicate, information contained in the text. Number tables consecutively in the text in Arabic numerals. Type tables on a separate sheet with the legend above. Legends should be concise but comprehensive – the table, legend and footnotes must be understandable without reference to the text. Vertical lines should not be used to separate columns. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses; all abbreviations must be defined in footnotes. Footnote symbols: †, ‡, §, ¶ should be used (in that order) and \*, \*\*, \*\*\* should be reserved for P-values. Statistical measures such as SD or SEM should be identified in the headings.

#### **Figure legends**

Legends should be concise but comprehensive – the figure and its legend must be understandable without reference to the text. Include definitions of any symbols used and define/explain all abbreviations and units of measurement.

#### **Figures**

All illustrations (line drawings and photographs) are classified as figures. Figures should be numbered using Arabic numerals, and cited in consecutive order in the text. Each figure should be supplied as a separate file, with the figure number incorporated in the file name.

**Preparation of Electronic Figures for Publication:** Although low quality images are adequate for review purposes, print publication requires high quality images to prevent the final product being blurred or fuzzy. Submit EPS (line art) or TIFF (halftone/photographs) files only. MS PowerPoint and Word Graphics are unsuitable for printed pictures. Do not use pixel-oriented programs. Scans (TIFF only) should have a resolution of 300 dpi (halftone) or 600 to 1200 dpi (line drawings) in relation to the reproduction size (see below). EPS files should be saved with fonts embedded (and with a TIFF preview if possible).

For scanned images, the scanning resolution (at final image size) should be as follows to ensure good reproduction: line art: >600 dpi; half-tones (including gel photographs): >300 dpi; figures containing both halftone and line images: >600 dpi.

More advice on figures can be found at Wiley's guidelines for preparation of figures: <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>

**Color figures.** Figures submitted in color may be reproduced in color online free of charge. If an author wishes to have figures printed in color in hard copies of the journal, a fee will be charged.

### **5. SUBMISSION REQUIREMENTS**

Manuscripts should be submitted online at: <http://mc.manuscriptcentral.com/ins>

• A cover letter should be included in the 'Cover Letter Field' of the ScholarOne system. The text can be entered directly into the field or uploaded as a file.

- The covering letter must contain:
  - An acknowledgment that all authors have contributed significantly
  - A statement that all authors are in agreement with the content of the manuscript.
- As the journal is single-blind reviewed only one Word-file needs to be submitted. This should include both the title page and the main text, including tables and figure legends but excluding figures which should be supplied separately. The text should be prepared using Microsoft Word, doubled-spaced. The top, bottom and side margins should be 30 mm. All pages should be numbered consecutively in the top right-hand corner, beginning with the title page. Line numbers should be included.
- Each figure should be supplied as a separate file, with the figure number incorporated in the file name. For submission, low-resolution figures saved as .jpg or .bmp files should be uploaded, for ease of transmission during the review process. Upon acceptance of the article, high-resolution figures (at least 300 d.p.i.) saved as .eps or .tif files will be required.

#### **Associate your ScholarOne account with your ORCID iD**

ORCID iD is a unique and persistent identifier that distinguishes you from every other researcher and connects you and your research activities. We encourage you to register today for your ORCID iD and then associate it with your ScholarOne account. [Click here](#) to find out how.

#### **6. COVER IMAGE SUBMISSIONS**

Authors are encouraged to submit potential cover images for the issue their article will be published. Suggestions can be sent in at any time from acceptance of the manuscript to completion of the page proof corrections. Authors are welcome to submit up to three images for consideration. A low-resolution image is sufficient for initial submission – if your suggestion is chosen for the cover we will contact you with a request for a higher resolution file for publication (details below). A cover image should above all be eye-catching. The cover is a showcase for the journal and your research.

Decisions on cover images are made after papers for inclusion in each issue have been finalised. The editorial team will select those images they consider most appropriate for the cover.

When a cover image is chosen, the author will be asked to provide:

- A high-resolution file of the image, saved as either a TIFF or PSD file. The actual resolution may vary, but should be high enough (> 300 dpi) that the image is clear and sharp.
- A short (50–80 words) description of the cover and the work it represents should be included. This description will be featured as the cover caption.

Final figure files can be sent to the editorial office by e-mail. If the files are too large to be sent by e-mail, it may be sent via flash-drive to the editorial office.

If your suggested cover is selected and published, we will provide you with a high-resolution PDF version.

A hard copy of the issue is available free of charge from the editorial office.

#### **7. COPYRIGHT, LICENSING AND ONLINE OPEN**

Accepted papers will be passed to Wiley's production team for publication. The author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an email prompting them to login into Wiley's Author Services, where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) they will be asked to complete an electronic license agreement on behalf of all authors on the paper.

Authors may choose to publish under the terms of the journal's standard copyright transfer agreement (CTA), or under open access terms made available via Wiley OnlineOpen.

**Standard Copyright Transfer Agreement:** FAQs about the terms and conditions of the standard CTA in place for the journal, including standard terms regarding archiving of the accepted version of the paper, are available at: [Copyright Terms and Conditions FAQs](#).

Note that in signing the journal's licence agreement authors agree that consent to reproduce figures from another source has been obtained.

**OnlineOpen – Wiley’s Open Access Option:** OnlineOpen is available to authors of articles who wish to make their article freely available to all on Wiley Online Library under a Creative Commons license. With OnlineOpen, the author, the author’s funding agency, or the author’s institution pays a fee to ensure that the article is made open access. Authors of OnlineOpen articles are permitted to post the final, published PDF of their article on their personal website, and in an institutional repository or other free public server immediately after publication. All OnlineOpen articles are treated in the same way as any other article. They go through the journal’s standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

**OnlineOpen licenses.** Authors choosing OnlineOpen retain copyright in their article and have a choice of publishing under the following Creative Commons License terms: Creative Commons Attribution License (CC BY); Creative Commons Attribution Non-Commercial License (CC BY NC); Creative Commons Attribution Non-Commercial-NoDerivs License (CC BY NC ND). To preview the terms and conditions of these open access agreements please visit the [Copyright Terms and Conditions FAQs](#).

**Funder Open Access and Self-Archiving Compliance:** Please [click here](#) for more information on Wiley’s compliance with specific Funder Open Access and Self Archiving Policies, and [click here](#) for more detailed information specifically about Self-Archiving definitions and policies.

## **8. PUBLICATION PROCESS AFTER ACCEPTANCE**

### **Wiley’s Author Services**

Author Services enables authors to track their article through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The corresponding author will receive a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit <http://www.authorservices.wiley.com/> for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

### **Accepted Articles**

The journal offers Wiley’s Accepted Articles service for all manuscripts. This service ensures that accepted ‘in press’ manuscripts are published online very soon after acceptance, prior to copy-editing or typesetting. Accepted Articles are published online a few days after final acceptance, appear in PDF format only, are given a Digital Object Identifier (DOI). After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article.

The Accepted Articles service has been designed to ensure the earliest possible circulation of research papers after acceptance. Given that copyright licensing is a condition of publication, a completed copyright form is required before a manuscript can be processed as an Accepted Article.

### **Proofs**

Once the paper has been typeset the corresponding author will receive an e-mail alert containing instructions on how to provide proof corrections to the article. It is therefore essential that a working e-mail address is provided for the corresponding author. Proofs should be corrected carefully; responsibility for detecting errors lies with the author.

### **Early View**

The journal offers rapid speed to publication via Wiley’s Early View service. Early View articles are complete full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Early View articles are complete and final. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors’ final corrections have been incorporated. Because they are in final form, no changes can be made after online publication. Early View articles are given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before allocation to an issue. After print publication, the DOI remains valid

and can continue to be used to cite and access the article. More information about DOIs can be found at <http://www.doi.org/faq.html>.

## **9. POST ACCEPTANCE**

### **Article PDF for authors**

A PDF of the article will be made available to the corresponding author via Author Services.

### **Printed Offprints**

Printed offprints may be ordered online for a fee. Please click on the following link and fill in the necessary details and ensure that you type information in all of the required fields: <http://offprint.cosprinters.com/cos>. If you have queries about offprints please e-mail: [offprint@cosprinters.com](mailto:offprint@cosprinters.com).

### **Author Marketing Toolkit**

The [Wiley Author Marketing Toolkit](#) provides authors with support on how to use social media, publicity, conferences, multimedia, email and the web to promote their article.

## **10. EDITORIAL OFFICE CONTACT DETAILS**

Dr Yun Xian Zhao

Managing Editor

**Email:** [zhaoyx@ioz.ac.cn](mailto:zhaoyx@ioz.ac.cn)

**Address:** Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, 1 Beichen West Road, Beijing 100101, China.

## 6. Considerações Finais

O presente estudo é o primeiro a descrever a estrutura e a dinâmica de uma população de adultos de *Taygetis ypthima* ao longo de um ano. Dentre os resultados que mais chamaram atenção está a extraordinária longevidade da espécie. *Taygetis ypthima* está dentre as espécies mais longevas – provavelmente a mais – registradas para a região neotropical. Outro resultado de destaque foi o comportamento territorial dos machos. As agressivas disputas físicas, sempre dentro do ambiente de mata fechada próximo a bambuzais, talvez tenham um efeito negativo sobre a expectativa de vida dos machos. Este provável custo para os machos com disputas físicas, talvez seja compensado pela vantagem no encontro de parceiras. Os agrupamentos de machos territoriais de *T. ypthima* foram registrados em áreas com grande concentração de bambus e de maior registro de fêmeas, principalmente nos meses de agosto, sugerindo possíveis sítios de ovoposição. É provável que coincida com o período de acasalamento da espécie, que acreditamos ser entre o final do inverno e início da primavera.

*Taygetis ypthima* parece ser uma espécie associada ao inverno e provavelmente ocupa um nicho temporal distinto da maior parte das borboletas. A maior ocorrência de indivíduos de *T. ypthima* dentro da mata fechada, mesmo nos meses frios do inverno, talvez seja possível devido a sua morfologia (coloração escura das asas – característica comum em Satyrini) associada à termorregulação comportamental. O comportamento de termorregulação em borboletas é conhecido como o principal controle da temperatura torácica em relação às oscilações na temperatura do ambiente (Scoble 1992), e é muito importante, já que o voo nos insetos é um processo dependente da temperatura (Kingsolver 1985). A observação de adultos em atividade em dias frios e sem incidência de luz solar chamou a atenção, havendo registro de alguns indivíduos em armadilhas até mesmo em dia com neblina.

O fato de *T. ypthima* viver mais de sete meses e atravessar o período frio da região, onde o inverno é um dos mais rigorosos do sul do País, sugere adaptação fisiológica e/ou comportamental. Stuart & Brown (2006) sugerem que em muitos animais a redução da taxa metabólica e o estado de quiescência são mecanismos utilizados para sobreviver às condições desfavoráveis do ambiente. Acreditamos que *T. ypthima* possa utilizar estas estratégias, posto que a região do estudo muitas vezes apresenta períodos adversos relativamente prolongados, com altas precipitações acumuladas e baixas temperaturas.

A crescente descaracterização dos sistemas naturais preocupa, sobretudo, quando relacionamos aos hábitos de *T. ypthima*, que concentra sua atividade em ambiente de mata fechada. A área de estudo está inserida em um dos poucos remanescentes de Floresta de Araucária das proximidades e o avanço do mercado imobiliário neste local específico, parece ser sua maior ameaça. Sobre esta região, todavia, há as ameaças maiores da silvicultura e da monocultura da soja em expansão desmesurada nos últimos anos. As decorrentes fragmentação e destruição de hábitat podem ter sérias consequências sobre a reprodução e sobrevivência da espécie. O maior pico de abundância nos meses de inverno e a tendência observada de crescimento populacional sob baixas temperaturas são indícios da suscetibilidade da espécie a um eventual quadro de aquecimento do clima local.

Modelos populacionais auxiliam na compreensão dos processos biológicos e de quais são os fatores responsáveis pelos padrões observados (Johnson & Omland 2004), e podem fornecer informações valiosas para estratégias conservacionistas frente à crescente pressão antrópica sobre os sistemas naturais. Pretendemos com este trabalho contribuir com informações sobre a estrutura e a dinâmica de uma população de *T. ypthima*. Esperamos que as especificidades registradas sobre esta intrigante espécie de borboleta sirvam de estímulo para que mais estudos populacionais sobre lepidópteros da

Região Neotropical sejam conduzidos, ajudando a preencher esta enorme lacuna em nosso conhecimento e a conservar seus habitats cada vez mais ameaçados.

## **6.1 Referências**

Johnson, J.B & Omland, K.S. 2004. Models election in ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution, 19**: 101-108.

Kingsolver, J. G., 1985. Butterfly thermoregulation: Organismic mechanisms and population consequences. **Journal of Research on the Lepidoptera, 24**: 1-20

Scoble, M.J. 1992. **The Lepidoptera form, function and diversity**. New York, Oxford University Press, 404p.

Stuart, J.A & Brown. 2006. Energy, quiescence and the cellular basis of animal life spans. **Comparative Biochemistry and Physiology, A**, 143:12-23