



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação

Biologia populacional comparada de duas espécies de *Heliconius*
(Lepidoptera: Nymphalidae) em um ambiente sazonal de floresta
Atlântica do nordeste brasileiro.

Natal – RN
2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Biologia populacional comparada de duas espécies de *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) em um ambiente sazonal de floresta Atlântica do nordeste brasileiro.

Luciana Lopes Ferreira de Lima

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, como parte dos requisitos necessários para obtenção do grau de Mestre.

Orientador: Dr. Márcio Zikán Cardoso

NATAL/RN

2009

Biologia populacional comparada de duas espécies de *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) em um ambiente sazonal de floresta Atlântica do nordeste brasileiro.

Dissertação de mestrado apresentada como requisito parcial à obtenção do Título de Mestre em Ecologia. Programa de Pós-Graduação da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, julgada pela seguinte banca examinadora:

Natal, 28 de agosto de 2009

Prof. Dr. James Joseph Roper
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Prof. Dr. Gilberto Corso
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

Prof. Dr. Márcio Zikán Cardoso
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

SUMÁRIO

Introdução	9
Material e métodos	12
Organismos	12
Área de estudo	12
Marcação e recaptura	13
Abundância e demografia básica	14
Utilização de recurso	14
Variação fenotípica em <i>Heliconius erato</i>	15
Análise estatística dos dados	15
Resultados	15
Abundância	15
Demografia básica	16
Comprimento alar	17
Densidade relativa e qualidade do habitat	17
Utilização de recurso	18
Variação fenotípica em <i>Heliconius erato</i>	19
Discussão	19
Abundância e demografia básica	19
Qualidade do habitat	21
Comprimento alar	22
Utilização de recurso	23
Variação fenotípica em <i>Heliconius erato</i>	23
Referências	40

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer ao meu grande amigo e orientador Márcio Zikán Cardoso, com quem eu formei um grande laço de amizade. Obrigada por compartilhar comigo seus conhecimentos e experiência, e também pela dedicação e paciência prestadas. Sei que cheguei a dar alguns bons sustos com e-mails meio desesperados, mas no final a gente sempre ria desses estresses.

Aos meus colegas de laboratório e companheiros de coleta, muitíssimo obrigada! Sem vocês este trabalho nunca teria sido realizado. Foram muitos os colaboradores e a eles agradeço verdadeiramente de coração, mas devo destacar em especial meus amigos Daniel Oliveira, Elieudo Barbosa, Clarissa Felipe e Israelian Borges, que estavam sempre lá na mata do Jiqui comigo, faça chuva, faça sol ou com boas ondas, numa frenética procura pelas minhas amadas borboletas. Muitas estórias engraçadas foram criadas nesses três anos de coleta.

Não poderia deixar de fora amigos que, apesar de não estarem diretamente envolvidos no trabalho, foram peças-chave durante todo o processo, me ajudando em análises, em discussões e até mesmo no simples fato de me escutar. Obrigada Rosemberg Menezes, Manueliza Barbosa, Alexandra Rafaela, Kelly Pansard, Paula Ivani e Camila Cabral. Valeu pela paciência!

A minha família, em especial aos meus pais, agradeço por todo o apoio que me deram, sempre acreditando na minha capacidade, e sem eles não teria conseguido nem dar início a essa grande jornada. Durante estes dois anos, muitos foram os problemas por nós enfrentados, mas conseguimos superar a todos com grandeza, fé e um grande sorriso no rosto sempre, e deles ganhamos força para seguirmos em frente. Amo muito todos vocês!

Agradeço aos professores Dra. Adriana Monteiro e Dr. Gilberto Corso por terem participado da minha qualificação, provendo-me com valiosas sugestões, e ao professor Dr. James Roper pelas muitas ajudas nas minhas análises. Obrigada também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) por ter financiado uma bolsa de estudos durante o mestrado e à EMPARN, por ter permitido a realização das minhas coletas na mata do Jiqui.

Por fim, obrigada sol, céu e mar por estarem sempre lá, como uma boa dose de calmante na minha vida!

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Espécies utilizadas no estudo: *Heliconius erato phyllis* (A) e *Heliconius melpomene nanna* (B) Escala: 1 cm = 1.23 cm..... 26
- Figura 2. Mapa do estado do Rio Grande do Norte, com destaque para os municípios de Natal e Parnamirim (porção superior esquerda da figura), imagem de satélite da região de Natal e Parnamirim, com a mata do Jiqui em destaque (porção superior direita), e foto aérea da mata do Jiqui (porção inferior). Para efeitos de escala, a Mata do Jiqui encontra-se a cerca de 15 km da cidade de Natal (fonte: Google Earth e IDEMA)..... 27
- Figura 3. Temperatura (linha inteira) e a precipitação (linha tracejada) da cidade de Natal para os períodos seco e chuvoso dos anos de 2006, 2007 e 2008 28
- Figura 4. Categorias de quantidade de pólen encontrada na probóscide das borboletas (Fonte: Boggs *et al* 1981)..... 29
- Figura 5. Grupos de manchas que compõem o score fenotípico da espécie *Heliconius erato phyllis* 30
- Figura 6. Taxa do número de indivíduos marcados de *H. erato* e *H. melpomene* para cada período de coleta com relação ao total de indivíduos marcados durante todo o estudo..... 31
- Figura 7. Estrutura etária de *Heliconius erato* e *Heliconius melpomene* para os períodos de verão e inverno. As categorias correspondem a machos e fêmeas juntos..... 32
- Figura 8. Relação entre o sexo e o comprimento alar de *H. erato* e *H. melpomene*. Média \pm erro padrão 33
- Figura 9. Comparação entre estações no comprimento alar em *H. erato* e *H. melpomene*. Média \pm erro padrão 34

Figura 10.	Comparação da freqüência de encontros de <i>H. erato</i> e <i>H. melpomene</i> em três áreas.....	35
Figura 11.	Comparação entre taxas de encontros em três áreas de <i>H. erato</i> e <i>H. melpomene</i> . Média \pm erro padrão. Barras seguidas da mesma letra não apresentaram diferença significativa (anova, teste Scheffe).....	36
Figura 12.	Relação entre a área (A) e a época de coleta (B) das amostras da umidade relativa do solo. Média \pm erro padrão. Barras seguidas da mesma letra não apresentaram diferença significativa (anova, teste Scheffe).....	37
Figura 13.	Distribuição espacial da <i>Lantana camara</i> (pontos em vermelho) e das plantas hospedeiras das larvas (pontos em amarelo) de ambas as espécies de borboleta ao longo das três áreas percorridas durante o estudo	38
Figura 14.	Distribuição de freqüência dos grupos de manchas presentes nas asas de <i>Heliconius erato</i> para os períodos de chuva e seca. A: manchas superiores; gráficos B: manchas inferiores (<i>red raylets</i>); C: manchas laterais.....	39

RESUMO – (Biologia populacional comparada de duas espécies de *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) em um ambiente sazonal de floresta Atlântica do nordeste brasileiro): Ambientes tropicais, assim como temperados, costumam se deparar com fortes variações sazonais em seus regimes climáticos, manifestadas através de períodos alternados de seca e chuva, que podem ter pronunciada influência em diversos aspectos da vida dos organismos que neles habitam. O presente estudo teve como objetivo avaliar como a dinâmica populacional de duas espécies de borboleta (*Heliconius erato* e *Heliconius melpomene*) responde às variações ambientais sazonais por elas enfrentadas. Um trabalho de marcação e recaptura das espécies foi realizado em uma reserva de mata Atlântica localizada cerca de 15 km da cidade de Natal (RN), durante um período de três anos, nos meses mais secos e chuvosos do ano, com três visitas semanais. Informações como espécie, comprimento alar, local de captura, idade, tamanho da carga polínica coletada e fenótipo (número de manchas na porção ventral das asas anteriores) em *H. erato* foram obtidas para cada captura. Observou-se variação sazonal nas taxas de captura das duas espécies, com maior incidência nos períodos mais chuvosos, e baixa taxa de recaptura, principalmente nos períodos mais secos. Apesar de encontrada diferença na densidade média de indivíduos das duas espécies entre as diferentes áreas de coleta, esta foi significativa somente entre as áreas de várzea e central, e não foi observada influência da sazonalidade na densidade média entre as áreas. O efeito da sazonalidade sobre o comprimento alar somente foi observado para *H. erato*, com indivíduos coletados nos períodos de chuva apresentando tamanhos superiores. Fêmeas coletaram maiores cargas polínicas do que machos nas duas espécies, mas não houve diferença quando comparadas as espécies entre si. Quando analisada a influência sazonal na obtenção de pólen, somente os machos apresentaram divergências entre as estações, com indivíduos capturados nos períodos mais chuvosos coletando maiores cargas polínicas. Quanto à variação fenotípica em *H. erato*, a distribuição do número de manchas não variou entre as estações seca e chuvosa, assim como não houve diferença no número de manchas entre machos e fêmeas. Podemos então concluir que houve forte influência da variação sazonal na dinâmica populacional das duas espécies de *Heliconius*, bem como em vários aspectos de sua biologia.

Palavras-chave: variação sazonal, dinâmica populacional, *Heliconius*, carga polínica, variação fenotípica.

ABSTRACT – (Comparative population biology of two species of *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) in a seasonal environment of Atlantic forest in northeastern Brazil): Tropical environments often face strong seasonal variations in climate, such as alternate periods of dry and rain, that may often be important influence in the annual **X** the organisms' lives. Here we assess how population dynamics of two butterfly species (*Heliconius erato* and *Heliconius mepomene*) respond to environmental and seasonal variations. A mark-release-recapture study carried out in an Atlantic forest reserve, 15 Km from Natal, Rio Grande do Norte, Brazil, for 3 years, during the dry and rainy season, with three visits weekly done. Information such as species, wing length, site of capture, pollen load and phenotype (number of spots) (in *H. erato* only) were noted for each capture. Seasonal variation exists in capture rates of the two species, with great capture rates during the rainy season. Despite finding differences in the mean density of individuals of the two species among the different collection areas, this difference was only significant between floodplain and central areas, and no influence of seasonality was observed in the mean density between the areas. Seasonality in wing size was only observed for *H. erato*, with larger wings during the rainy season. Females carried larger pollen loads than males both species, but species were similar. Only males differed seasonally, with larger pollen loads during the rainy season. The distribution of the number of wing spots did not vary between the dry and rainy seasons, and the number of spots in males and females was similar. Therefore, we conclude that there was a strong influence of seasonal variation in the population dynamic of the two *Heliconius* species, as well as in several aspects of their biology.

Key words: seasonal variation, population dynamic, *Heliconius*, pollen load size and phenotypic variation.

INTRODUÇÃO

Todos os ambientes da Terra enfrentam variações temporais, e estas variações podem envolver alterações tanto em elementos bióticos quanto abióticos, podendo ser caracterizadas como cíclicas ou acíclicas, de curta ou longa duração, amenas ou severas (Tauber *et al.* 1986). Alterações ambientais resultantes da sazonalidade são fenômenos comumente enfrentados pelos organismos (Wolda 1980), e constituem uma força seletiva importante moldando os ciclos de vida de animais e plantas (Tauber *et al.* 1986). Em muitas regiões tropicais, como em regiões temperadas, as espécies enfrentam variações sazonais (Kemp 2001). Apesar das variações sazonais em regiões tropicais não se refletirem em modificações significativas nas temperaturas locais, não significa a ausência total de estações do ano em tais regiões (Wolda 1988). Ambientes tropicais são comumente caracterizados por períodos alternados de seca e chuva (Braby 1995b), estando as adversidades da sazonalidade relacionadas diretamente ao regime pluviométrico (Jones & Rienks 1987). Isso faz com que os organismos enfrentem variações periódicas em suas condições de vida e se deparam com uma situação onde a melhor estratégia de sobrevivência em seus habitats dependerá especificamente do período do ano em que se encontrem (Kemp & Jones 2001). Seria de se esperar que espécies tropicais ocorressem ao longo de todo o ano e que apresentassem pouco ou nenhuma variação sazonal em suas abundâncias (Wolda 1980). No entanto, sabe-se que insetos que habitam regiões tropicais com estações de seca e chuva bem definidas se deparam com significativas mudanças sazonais em suas abundâncias, especialmente em áreas onde a estação seca é bastante pronunciada, o que pode refletir na diminuição significativa em seus números (Wolda 1978). Estas alterações podem ocorrer em resposta a uma série de fatores, como mudanças macro ou microclimáticas, importantes determinantes das condições de reprodução e sobrevivência dos indivíduos, assim como variação temporal de seus recursos alimentares (Wolda 1988). Ter o conhecimento sobre a flutuação sazonal na abundância das populações de insetos representa um passo importante para o entendimento da ecologia de suas populações (Wolda 1979).

O habitat dos organismos representa necessariamente o local onde estes vivem durante todo o seu ciclo de vida (Dennis *et al.* 2003) e um fator de importante influência no *fitness* destes organismos é a qualidade dos habitats por eles ocupados (Gunnarsson *et al.* 2005, Chalfoun & Martin 2007). A qualidade dos habitats relaciona-se às demandas específicas das espécies por diferentes tipos de recursos e condições

ambientais (Fred & Brommer 2003) e tem provado ser um importante determinante dos padrões de ocorrência e estabelecimento dos indivíduos nos ambientes que ocupam (Teigte & Oliveira 2007, Rabasa *et al.* 2008), assim como dos seus padrões de distribuição e movimento (Cris & Wiens 1995, Brommer & Fred 1999). Entender em que se fundamenta a preferência dos organismos por determinados habitats é também de grande relevância na escolha entre habitats que apresentam diferentes qualidades para a aplicação de ações efetivas de manejo (Chalfoun & Martin 2007). Para as borboletas, assim como outros grupos de insetos, a qualidade de seus habitats pode ser traduzida, por exemplo, em termos da presença dos itens alimentares utilizados por adultos e larvas, da existência de áreas com micro-clima adequado para os organismos, além da existência de locais para acasalamento e oviposição, refúgios contra predadores, *roosting*, dentre outros (Matter & Roland 2002, Fred & Brommer 2003, Dennis *et al.* 2003). Sabe-se que estes fatores encontram-se sob constante influência das variáveis ambientais e, desde modo, alterações em tais variáveis como resultado de variações sazonais podem causar efeitos significativos na disponibilidade destes recursos, influenciando diretamente na abundância e distribuição dos organismos.

Para lidar com as mudanças produzidas em seus habitats pela alternância entre as estações, os organismos podem adotar diversos mecanismos como, por exemplo, a seleção de habitats mais adequados para suas atividades (Kemp & Jones 2001) e a adoção de diferentes estratégias reprodutivas, em geral, estão relacionadas à disponibilidade de plantas hospedeiras ou à taxa de precipitação (Braby 1995a). Como alternativa, muitas espécies, em especial insetos tropicais, apresentam um importante mecanismo chamado polifenismo sazonal, que possibilita a ocorrência de fenótipos ou formas discretas específicas para cada estação (Brakefield & Larsen 1984). Os diferentes fenótipos formados são considerados como sendo adaptativos ao ambiente onde os indivíduos se encontram, como cada forma apresentando seu *fitness* mais alto na estação à qual corresponde (Brakefield 1996).

Muitos exemplos de polifenismo sazonal envolvem a manifestação de diferentes fenótipos nas asas de algumas espécies de borboleta para épocas distintas do ano, tanto de regiões temperadas (Brakefield 1987, Wiklund & Tullberg 2004), quanto de regiões tropicais (Brakefield & Larsen 1984, Brakefield & Reitsma 1991, Lytinen *et al.* 2003). Praticamente metade das espécies de borboleta da família *Nymphalidae* apresenta algum grau de variação sazonal em seu fenótipo, sendo esta diferença representada em muitos

casos somente pela manifestação de colorações distintas para cada estação do ano (Nijhout 1991).

Dentre os lepidopteros tropicais, a espécie *Heliconius erato* L. tem recebido bastante atenção em estudos sobre polimorfismo por possuir um conjunto de manchas em suas asas posteriores com variação quantitativa (Saalfeld & Araújo 1981). Alguns estudos relataram variações periódicas em um grupo específico de manchas, chamado *red raylets*, aparentemente em resposta a alterações nas condições climáticas enfrentadas (Oliveira & Araújo 1992, Ramos & Freitas 1999). Essa variação, plástica ou não, pode refletir a adaptação dessa espécie ao ambiente onde vive, presumindo a influência da seleção natural nesta característica (Pansera & Araújo 1983).

O estado do Rio Grande do Norte, juntamente com a maior parte do Nordeste brasileiro, possui um clima caracterizado por um período de verão quente e seco e por período de inverno chuvoso e com temperaturas mais brandas (Reis 1976, Sampaio 1995, Prado 2005). Conseqüentemente, as áreas do estado que contêm remanescentes de Mata Atlântica enfrentam períodos com baixa precipitação e temperaturas elevadas (Cestaro 2002, Cestaro & Soares 2004). Entretanto, os efeitos dessas variações podem ser tamponados pela floresta, fornecendo abrigos para as espécies. Na mata do Jiqui, um fragmento situado a cerca de 15 km do centro da cidade de Natal, este tamponamento não é homogêneo. A porção mais baixa da mata apresenta solos úmidos e é cortada por um rio perene, com uma pequena várzea que inunda no período de chuvas. A porção mais alta fica mais seca na época mais quente, a vegetação encontra-se mais esparsa e as condições climáticas presumivelmente menos toleráveis. Incurções nesta área da mata no período mais seco do ano fazem crer que a floresta é vazia. No entanto, observações iniciais mostram que somente a porção mais alta da floresta apresenta-se assim pois na área de várzea são encontradas borboletas com relativa facilidade (MZ Cardoso, observações pessoais). É provável que tais diferenças influenciem na qualidade destes habitats, em especial quando levando em conta as variações sazonais, e que isso reflita diretamente na densidade de indivíduos presentes em cada uma dessas regiões da mata, bem como na expressão de diferentes fenótipos de *Heliconius*.

Dado o potencial das variações sazonais influenciarem a biologia populacional das espécies e a carência de informações destes fenômenos em regiões tropicais, o presente estudo teve por objetivos avaliar como a dinâmica populacional de duas espécies de borboleta (*Heliconius erato* e *Heliconius melpomene*) responde às variações ambientais sazonais.

MATERIAL E MÉTODOS

Organismos

O estudo foi realizado com duas espécies de borboleta do gênero *Heliconius*, *Heliconius erato* L. e *Heliconius melpomene* L.. São espécies amplamente encontradas em regiões tropicais (Gilbert & Smiley 1978) e possuem biologia já bastante conhecida, tendo sido objeto dos mais variados estudos sobre sistemática, ecologia e genética (p. ex. Ehrlich & Gilbert 1973, Cook *et al.* 1976, Gilbert & Smiley 1978, Brown 1981, Pansera & Araújo 1983, Fleming *et al.* 2005, Kronsforst & Gilbert 2008).

Heliconius erato e *Heliconius melpomene* (Figura 1) são espécies com padrões conspicuos de coloração das asas e comímicas müllerianas, e compõem um dos mais conhecidos pares miméticos dentre as espécies do gênero (Brown 1981, Saalfed & Araújo 1981, Mallet & Barton 1989, Flanagan *et al.* 2004). Em nossa área de estudo, as subespécies encontradas são *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) e *Heliconius melpomene nanna* Stichel. Tais espécies possuem coloração preta, com faixas vermelhas e amarelas, e sua diferenciação pode ser feita com base, entre outras coisas, no padrão de vôo, tamanho corporal e uso de planta hospedeira. Outra importante característica que as distingue é a presença de algumas manchas vermelhas na porção ventral das asas posteriores da *H. erato* que não estão presentes na *H. melpomene* (Saalfed & Araújo 1981).

Área de estudo

O estudo foi conduzido de tanto a tanto em uma área de Mata Atlântica conhecida como mata do Jiqui, localizada na Fazenda Experimental da Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte (EMPARN) (5°55'33''S e 35°11'42''W). A parte mais conservada da mata consiste em um mosaico de mata semidecídua cercada por áreas utilizadas na plantação de caju e côco. A porção da mata utilizada na pesquisa possui uma área de aproximadamente 80 ha, apresentando regiões de borda bastante ensolaradas e quentes. As partes mais elevadas do terreno tornam-se gradualmente mais secas ao longo do período de verão, enquanto que as partes mais

baixas, próximas ao rio Pitimbu, possuem solos mais úmidos, alagáveis durante o período chuvoso e menos secos durante o verão.

A mata do Jiqui é cortada por uma trilha central, de aproximadamente 900 m, e seu perímetro é circundado por uma estrada com cerca de 2.5 km. Além dessas duas trilhas principais, existem ainda trilhas secundárias abertas por pesquisadores e uma trilha de cerca de 1 km, que segue rio acima e acaba em uma pequena represa que forma a lagoa do Jiqui. A trilha central e a trilha do perímetro foram marcadas a cada 20 m e 25 m, respectivamente, utilizando tubos de PVC com números referentes a cada ponto. Cada marcador possui um código que especifica a trilha onde ele se encontra e sua posição nela.

Durante todo o período de estudo, a temperatura média dos meses mais secos (janeiro e fevereiro) foi 28,4° C, com a precipitação mensal variando entre 82.9 e 137 mm. No período chuvoso (julho e agosto), a média da temperatura foi 26° C e a precipitação mensal variou entre 161 e 437.1 mm (Figura 3). Todas as informações climáticas utilizadas no estudo foram fornecidas pela Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte (EMPARN).

Marcação e recaptura

O trabalho de marcação e recaptura foi conduzido de 2006 a 2008 durante os meses mais secos (janeiro e fevereiro) e mais chuvosos (julho e agosto). Para cada período de coleta, cerca de 15 visitas foram realizadas à reserva, com exceção do inverno de 2008 que, por ter tido um elevado número de dias com chuva, possibilitou somente sete idas a campo. As incursões à mata foram feitas no período da manhã, entre 8:00 h e 12:00 h. Os indivíduos foram capturados com redes entomológicas e foram marcados no momento da primeira captura, na porção ventral das asas anteriores, sendo então soltos no mesmo local. Para cada captura, as seguintes informações foram obtidas: espécie (*H. erato* ou *H. melpomone*), comprimento da asa anterior (precisão de 0.1 mm), sexo (baseado na genitália externa do indivíduo), ponto de captura na trilha, hora, condição climática, idade, tamanho da carga polínica na probóscide (veja sessão *Utilização de recurso*) e número de manchas vermelhas presentes nas asas posteriores de *H. erato* (fenótipo) – veja sessão *Variação fenotípica em Heliconius erato*. No caso de eventuais recapturas dos indivíduos, foram registrados o número de identificação do indivíduo, idade, local, data, a cor e o tamanho da carga polínica. Caso o indivíduo

tenha sido recapturado mais de uma vez no mesmo dia, somente a primeira recaptura foi considerada. Além destes, foram anotadas as espécies em flor visitadas pelas borboletas, plantas hospedeiras das larvas, locais nas trilhas onde estas espécies se encontravam e o estado geral da asa de cada indivíduo.

Abundância e demografia básica

Com o objetivo de detectar a ocorrência de flutuações populacionais em diferentes estações, foi estimada a abundância das duas espécies para os períodos secos e chuvosos dos anos de 2006, 2007 e 2008. Para tanto, foi calculada a taxa média de encontros de indivíduos por dia de estudo. Os dados foram separados com relação às trilhas percorridas (borda, várzea e central). Baseado em observações preliminares, esperar-se-ia que a taxa de encontro refletisse a qualidade relativa do habitat para os insetos. Assim, a hipótese inicial era que a ordem de qualidade seria: várzea > central > borda.

Como uma maneira indireta de avaliar uma variável ambiental, foi estimada a umidade relativa do solo destas áreas. Coletas trimestrais de amostras de solo foram realizadas com o objetivo de avaliar, ao longo do ano, a disponibilidade de água nestas áreas. A primeira coleta aconteceu em agosto de 2007 e, a partir dela, outras coletas subsequentes foram realizadas (dezembro de 2007, maio de 2008 e setembro de 2008).

Estrutura etária das populações foi estudada por meio do desgaste alar dos indivíduos. As categorias utilizadas foram jovem, intermediário e velho (adaptado de Ehrlich & Gilbert 1973): jovem, escamas intactas e brilhantes, com cores bastante vivas; intermediário, pouco desgaste alar, com escamas moderadamente desbotadas, com cores presentes, mas não tão fortes; velho, muito desgaste e desbotamento, muitos com danos visíveis às asas.

Utilização de recurso

O tamanho da carga polínica foram usado para avaliar o padrão de obtenção de recurso pelas borboletas ao longo dos períodos seco e chuvoso e entre as diferentes áreas percorridas, assim como para comparar o tamanho das cargas coletadas pelas duas espécies de *Heliconius* e pelos sexos.

As categorias utilizadas para quantificar os tamanhos das cargas polínicas foram as seguintes: 0 (sem pólen), T (traço de pólen), 1, 2 e 3 (carga polínica máxima) (segundo Boggs *et al* 1981, Figura 4).

Variação fenotípica em *Heliconius erato*

O fenótipo dos indivíduos de *H. erato* foi classificado por meio do número de manchas na porção ventral das asas posteriores (Figura 5). No momento da captura das borboletas, foram contados os números de manchas em cada uma das três posições indicadas na figura 5: superior à faixa amarela; inferior à faixa amarela (*red raylets*); lateral à faixa amarela.

Análise estatística dos dados

Para testar se a taxa média de encontro (abundância) variava em função do habitat e da estação do ano foi realizada uma análise de variância de duas entradas. O mesmo foi feito para testar a variação na quantidade de água do solo.

Uma análise de variância bifatorial também foi feita para avaliar como o comprimento alar varia em função dos períodos do ano e do sexo das borboletas coletadas.

As cargas polínicas foram comparadas com tabelas de contingência (χ^2). Foram comparados os tamanhos de carga entre espécies, sexos e períodos do ano (seco x chuvoso). Também a variação fenotípica foi comparada com tabelas de contingência (χ^2). Todas as análises foram feitas por meio do software STATISTICA 7.0 (Statsoft, Inc).

RESULTADOS

Abundância

Foram marcados 1073 indivíduos, em um total de 1488 capturas, 594 (55%) de *Heliconius melpomene* e 479 (45%) de *Heliconius erato*. As taxas de captura variaram de acordo com os períodos, com um maior número de indivíduos capturados na época

chuvosa (Figura 6). O período chuvoso de 2007 apresentou maior número de indivíduos marcados, com 144 *H. melpomene*, representando 24% do total de indivíduos marcados desta espécie, e 142 de *H. erato*, ou 30%. O menor número de capturas foi no período de seca de 2006, com 55 *H. melpomene* (9% do total da espécie) e 32 *H. erato* (7% do total). Os valores baixos de indivíduos capturados durante o período chuvoso de 2008 deu-se pelo menor esforço amostral comparado às outras épocas de coleta, devido ao longo período de chuvas enfrentado (volume de chuva acumulado de 874.2 mm), que prejudicou o trabalho em campo.

O número de recapturas foi baixo, principalmente durante as épocas mais secas. Considerando todos os períodos de coleta, as taxas de recaptura para *H. erato* e *H. melpomene* foram, respectivamente, de 11 % e 16 %. No total, foram realizadas 240 recapturas de *H. melpomene* e 171 de *H. erato*, correspondendo à recaptura de 163 indivíduos de *H. melpomene* e 120 de *H. erato*. A discrepância entre os valores é explicada pelo fato de muitos indivíduos terem sido recapturados mais de uma vez, alguns com até sete recapturas para o mesmo período.

O tempo de vida máximo encontrado para as duas espécies foi de 184 dias (aproximadamente 6 meses) para uma fêmea de *H. erato*, e 143 dias (aproximadamente 5 meses) para um macho de *H. melpomene*. Como é provável que tais indivíduos já estivessem ativos como adultos antes do primeiro momento de captura e que tenham sobrevivido mais dias após a última recaptura, o tempo de vida deles pode se estender a mais do que o previsto pelos dados obtidos.

Demografia básica

Mais machos foram capturados em ambas as espécies (6:4 em *H. erato* e 7:3 em *H. melpomene*).

As classes jovem e intermediária predominaram nas populações das duas espécies, com leves diferenças na proporção relativa destas. Jovens foram mais comuns em *H. erato*, ao passo que jovens e intermediários foram proporcionalmente equivalentes em *H. melpomene* (Figura 7). Houve diferença na composição relativa das categorias de idade entre as épocas seca e chuvosa tanto em *H. erato* ($\chi^2 = 5.93$; gl= 2; P= 0.05) quanto em *H. melpomene* ($\chi^2 = 11.81$; gl= 2; P= 0.003).

Comprimento alar

O comprimento das asas de *H. erato* variou entre 2.6 e 4.2 cm, enquanto que em *H. melpomene* a variação foi de 3.0 a 4.5 cm. Não houve diferença de tamanho entre machos e fêmeas em *H. erato* (anova $F_{gl(1)} = 2.82$, $P = 0.09$). Em *H. melpomene*, por outro lado, machos foram significativamente maiores que fêmeas (anova, $F_{gl(1)} = 11.14$, $P < 0.001$, Fig. 8). O tamanho das asas em *H. erato* variou com respeito à estação; indivíduos coletados nos períodos mais chuvosos foram maiores que aqueles coletados nos períodos secos ($F_{gl(1)} = 16.06$, $P < 0.001$). O mesmo não foi encontrado em *H. melpomene* (anova $F_{gl(1)} = 0.01$, $P = 0.91$, Fig. 9). Não houve interação significativa entre sexo e o período do ano em nenhum dos dois testes (*H. erato*: $F_{gl(1)} = 0.15$, $P = 0.7$; *H. melpomene*: $F_{gl(1)} = 1.16$, $P = 0.28$).

Densidade relativa e qualidade do habitat

A grande maioria dos indivíduos foi capturada nas áreas da borda e da várzea. Em todas as estações, a trilha central foi aquela com a menor taxa de encontro (Figura 10). As taxas de encontro são diferentes entre as trilhas em ambas as espécies (anova: *H. erato*: $F_{gl(2)} = 8.5$; $P = 0.008$; *H. melpomene*: $F_{gl(2)} = 7.5$; $P = 0.01$). O teste *a posteriori* (teste Scheffe) revelou que a única diferença diz respeito à comparação entre as áreas da várzea e central (Figura 11). Não houve influência da sazonalidade (S) sobre a densidade média das espécies (*H. erato*: $F_{gl(1)} = 3.9$, $P = 0.08$; *H. melpomene*: $F_{gl(1)} = 2.2$, $P = 0.2$) nestas áreas e não houve interação entre estação do ano e área de estudo (*H. erato*: $F_{gl(2)} = 1.1$, $P = 0.4$; *H. melpomene*: $F_{gl(2)} = 0.9$, $P = 0.4$).

Como não possuíamos material mais adequado para monitorar variáveis ambientais na escala necessária, utilizamos a umidade relativa do solo como um substituto. A análise de variância revelou que não somente a umidade relativa é diferente entre as áreas (anova, $F_{gl(2)} = 76.80$, $P < 0.0001$), mas também que estas diferem em função da época do ano (anova, $F_{gl(3)} = 98.74$, $P < 0.0001$). Essa relação, no entanto, depende da área, tendo em vista uma interação significativa entre área e estação (anova, $F_{gl(6)} = 4.6$, $P < 0.001$). A trilha central apresentou umidade mais elevada dentre as três, e a trilha da borda apresentou-se como a mais seca (Figura 12). Dezembro foi o período mais seco. Não houve diferença significativa entre as épocas mais chuvosas (agosto de 2007 e setembro de 2008) (Figura 10).

Utilização de recurso

As análises foram realizadas utilizando os seguintes grupos: (1) indivíduos com carga 0, (2) indivíduos com cargas T e 1, e (3), indivíduos com cargas 2 e 3. As categorias foram agrupadas devido ao baixo número de indivíduos em algumas delas.

A carga polínica foi diferente entre machos e fêmeas de ambas as espécies. Em todos os casos analisados, as fêmeas sempre coletaram cargas polínicas maiores que os machos (*H. melpomene* estação seca: $\chi^2 = 25.5$; $P < 0.0001$; $gl = 2$. *H. melpomene* estação chuvosa: $\chi^2 = 30.9$; $P < 0.0001$; $gl = 2$. *H. erato* estação seca: $\chi^2 = 27.6$; $P < 0.0001$; $gl = 2$. *H. erato* estação chuvosa: $\chi^2 = 52.7$; $P < 0.0001$; $gl = 2$). Não houve diferença na carga polínica entre espécies (machos estação seca: $\chi^2 = 1.9$; $P = 0.40$; $gl = 2$. machos estação chuvosa: $\chi^2 = 4.7$; $P = 0.09$; $gl = 2$. fêmeas estação seca: $\chi^2 = 0.61$; $P = 0.73$; $gl = 2$. fêmeas estação chuvosa: $\chi^2 = 0.08$; $P = 0.96$; $gl = 2$). Com relação às estações do ano, machos apresentaram diferença quanto às cargas polínicas coletadas em ambas as espécies (*H. erato*: $\chi^2 = 10.4$; $P = 0.005$; $gl = 2$. *H. melpomene*: $\chi^2 = 17.2$; $P = 0.0001$, $gl = 2$), com quantidades maiores sendo coletadas durante os períodos mais chuvosos. O mesmo não foi observado para as fêmeas (*H. erato*: $\chi^2 = 2.2$; $P = 0.3$; $gl = 2$. *H. melpomene*: $\chi^2 = 4.5$; $P = 0.1$, $gl = 2$).

Por fim, quando comparados os tamanhos das cargas polínicas coletadas nas diferentes áreas da mata, somente *H. melpomene* apresentou diferença ($\chi^2 = 10.2$; $P = 0.04$; $gl = 4$), com maior quantidade de indivíduos coletando as maiores cargas na área de várzea.

A planta com maior número de visitas pelas duas espécies de borboletas foi *Lantana camara* L. (Verbenaceae), seguida, em menor número, por *Syzygium cumini* (L.) Skeels, (Myrtaceae), azeitona-preta ou Jamelão, e *Helicteres* sp. (Malvaceae).

As plantas dos adultos e das larvas estavam distribuídas de forma esparsa ao longo das trilhas percorridas. Alguns locais das áreas de borda e de várzea apresentaram grandes densidades de *Lantana camara*. No entanto, a área de várzea foi a que apresentou maior número de indivíduos dentre as outras. Já na área central, *L. camara* esteve ausente em praticamente toda a sua extensão, sendo encontrada somente em sua porção final. Foi possível observar, embora não quantificada, a diminuição na quantidade de flores de *L. camara* durante os períodos mais secos. Assim como para *Lantana camara*, as plantas de oviposição (*Passiflora* spp.) também estiveram restritas a poucos locais das trilhas, com maiores densidades na área de várzea e menor incidência na área central (Figura 13).

Varição fenotípica em *Heliconius erato*

O número de manchas superiores na asa posterior variou entre 2 e 6 (Figura 14A), mas 97% dos indivíduos coletados apresentavam 4 manchas ($N_{\text{estação seca}} = 142$; $N_{\text{estação chuvosa}} = 291$), apresentando ser uma característica bastante estável. Não houve variação significativa nas frequências entre as estações.

O número de manchas inferiores variou entre 1 e 8 (Figura 14B). Na estação seca, houve uma maior frequência de indivíduos com 6 manchas ($N_{\text{estação seca}} = 145$), com redução na estação chuvosa e aumento na dominância de indivíduos com 5 ($N_{\text{estação chuvosa}} = 296$). A mudança na dominância não foi significativa, embora tenha apresentado uma tendência ($\chi^2 = 6.8$, $P = 0.08$, $gl=3$; classes menores que cinco foram agrupadas).

O número de manchas laterais nas asas das borboletas variou entre 0 e 5 (Figura 14C), com a maioria dos indivíduos (60%) possuindo 4 manchas ($N_{\text{estação seca}} = 137$; $N_{\text{estação chuvosa}} = 287$). Não houve variação evidente na distribuição de frequências entre as estações.

DISCUSSÃO

Abundância e demografia básica

Durante os três anos de estudo, as populações de *H. erato* e *H. melpomene* apresentaram consistentemente números de indivíduos superiores durante os meses mais chuvosos, sugerindo influência da sazonalidade na abundância dessas espécies. O padrão sazonal aqui encontrado já havia sido reportado anteriormente por estudos conduzidos em outras regiões tropicais, com diversos grupos de insetos, incluindo borboletas (Wolda 1978, Saalfeld & Araújo 1981, Lowman 1982, Pinheiro *et al* 2002, Hamer *et al* 2008). As causas dessa flutuação sazonal na abundância podem refletir a ação de múltiplos processos, tanto bióticos quanto abióticos. Sabe-se que em regiões tropicais com estações seca e chuvosa distintas, a máxima abundância apresentada por muitas espécies de insetos durante a estação chuvosa acontece provavelmente em resposta a mudanças na fisiologia e crescimento das plantas utilizadas como recursos alimentares pelos indivíduos (Wolda 1989). De fato, a variação temporal na oferta de recursos alimentares de adultos e larvas, assim como a sazonalidade das condições

climáticas, tanto para as borboletas quanto para as plantas das quais elas dependem, podem ter exercido papéis fundamentais na flutuação temporal da população das duas espécies. Durante as incursões na mata, foi visto que os períodos mais secos do ano, além de terem temperaturas mais elevadas e volumes de chuva consideravelmente mais baixos, apresentaram também uma redução no número de inflorescências de *Lantana camara* em todas as áreas percorridas, a principal fonte de pólen utilizada pelos adultos. Muitos locais nas trilhas que apresentavam plantas com flores em abundância nas épocas mais chuvosas mostravam escassez ou ausência total nos períodos mais secos. Apesar de indivíduos de *H. erato* e *H. melpomene* terem visitado outras espécies de plantas para a coleta de pólen, isso aconteceu em uma frequência muito baixa e somente em locais onde ou não havia indivíduos de *L. camara* ou durante os períodos sem flores desta espécie. Isso sugere que a abundância temporal das borboletas pode estar relacionada à presença dos recursos alimentares dos adultos, como já demonstrado em alguns estudos (Cook *et al* 1976, Hill 1992, Worman & Chapman 2005). No entanto, como nenhuma estimativa da oferta de recurso foi realizada, seu possível efeito na abundância das duas espécies precisa ser avaliado.

A disponibilidade das plantas hospedeiras das larvas pode também ter exercido influência na abundância temporal dos adultos de *H. erato* e *H. melpomene*, como demonstrado em trabalhos com diferentes grupos de animais (Wolda 1978). Um estudo em paralelo sobre a fenologia e sazonalidade das espécies de *Passiflora* presentes na mata do Jiqui mostrou que houve variação na abundância das plantas e no número de folhas novas para as duas espécies de *Passiflora* ao longo do ano. Essa variação foi mais pronunciada em *P. cincinnata*, que é a planta hospedeira de *H. erato*, com acentuada redução no número de folhas novas e elevada mortalidade durante a seca (Oliveira 2009). Sabe-se que durante os meses de seca, a maioria das plantas tropicais pára de crescer, perdem suas folhas ou ressecam (Lieberman & Lieberman 1984 apud Kemp 2001), com implicações severas para os insetos fitófagos, que dependem destas para sobreviver (Floater 1997). No caso das *Heliconius*, as larvas recém eclodidas se alimentam preferencialmente de tecidos mais jovens das *Passiflora* (Gilbert 1991). Portanto, a variação no número de folhas novas e de plantas pode ter exercido um importante papel na sazonalidade apresentada pela abundância de *H. erato*, contribuindo para um maior número de seus indivíduos durante os períodos mais chuvosos. Já para *H. melpomene*, sua variação sazonal pode estar mais relacionada a outros fatores que à

disponibilidade de seus recursos larvais, já que estes apresentaram baixa variabilidade temporal.

Para ambas as espécies, a razão sexual das capturas teve um desvio para os machos, uma característica comum em estudos com dinâmica de populações de insetos. De fato, estudos prévios já haviam demonstrado essa mesma tendência (Quintero 1988, Ramos & Freitas 1999, Fleming *et al* 2005). Esta diferença entre os sexos pode ocorrer devido à diferenças comportamentais, com machos, em geral, sendo mais sedentários, permanecendo nos locais de marcação, e fêmeas se dispersando entre diferentes habitats à procura de plantas hospedeiras (Freitas 1996).

Qualidade do habitat

Apesar das áreas de borda e de várzea diferirem entre si com relação a alguns de seus aspectos físicos, como umidade do solo e exposição ao sol, ambas apresentaram vários locais ao longo de suas trilhas contendo *Lantana camara* e plantas hospedeiras das duas espécies. Isso provavelmente influenciou na escolha destes habitats pelas borboletas, o que pode ter refletido na similaridade das áreas com respeito à densidade diária de borboletas nelas capturadas. Já a área central, apesar de possuir potencialmente características ambientais mais amenas, como alta umidade de solo, continha um número muito reduzido desses recursos alimentares, localizados apenas em um ponto específico, resultando em uma densidade muito baixa das borboletas. Como a escolha do habitat está diretamente relacionada à aquisição de recursos fundamentais para os organismos (Chalfoun & Martin 2007), a diferença observada nas densidades entre as áreas de várzea e central pode ser um reflexo da distribuição desigual dos recursos alimentares. A influência exercida pela disponibilidade e localização dos alimentos dos adultos e larvas de borboletas na qualidade dos habitats e na abundância e distribuição dos indivíduos já foi assunto bastante discutida em trabalhos anteriores (Hill 1992, Schultz & Dlugosch 1999, Matter & Roland 2002, Fred & Brommer 2003).

Ao contrário do esperado, o padrão de sazonalidade demonstrado pela abundância relativa dos indivíduos não se refletiu na densidade média das borboletas presentes nas três áreas analisadas. Tal resultado mostrou-se bastante contraditório. Seria de se esperar uma diferença significativa entre as densidades para os períodos de seca e chuva, com números superiores durante os meses mais chuvosos, já que se observou maior incidência de *L. camara* e das plantas hospedeiras durante este período.

Comprimento alar

A variação no comprimento médio da asa de *H. erato* entre as estações, com os maiores indivíduos capturados durante o período chuvoso, pode ter sido influenciado por ao menos quatro potenciais fatores: temperatura, fotoperíodo, competição e recurso alimentar (Rodrigues & Moreira 2004). Dado que tamanho do adulto reflete a nutrição do período larval, estes fatores operaram na fase juvenil. As populações de *H. erato* e *H. melpomene* habitantes da mata do Jiqui não se encontram expostas a grandes variações na temperatura e no fotoperíodo. Também não há indicação de competição intraespecífica entre as larvas, já que, em geral, as populações de *Heliconius* se apresentam em baixas densidades (Brown 1981, Saalfeld & Araújo 1981, Quintero 1988). Por conseguinte, o fato de indivíduos de *H. erato* terem apresentado comprimento de asa superior no período chuvoso pode, então, refletir diferenças na disponibilidade dos recursos larvais entre os diferentes períodos. Boggs (2003) já havia relatado que o comprimento alar dos adultos poderia ser utilizado como uma forma indireta de avaliar o efeito da variação temporal na disponibilidade de recursos larvais. Na mata do Jiqui, *H. erato* utiliza a espécie *P. cincinnata* como planta hospedeira, espécie que apresentou considerável variação em sua abundância e quantidade de folhas novas durante os diferentes períodos do ano, com maior disponibilidade nas épocas de chuva (Oliveira 2009). Rodrigues & Moreira (2004), em um estudo realizado no Sul do Brasil, observaram tamanho corporal *H. erato* superior durante o verão, época do ano na qual a espécie de *Passiflora* preferencialmente utilizada pelas larvas estava disponível. Para *H. melpomene*, o comprimento alar não demonstrou diferença significativa entre os diferentes períodos de coleta de dados. Tal resultado possivelmente reflete a baixa variabilidade temporal na espécie utilizada como hospedeira por suas larvas, ou é possível que as larvas de *H. melpomene* utilizem mais de uma espécie de *Passiflora* na alimentação.

O dimorfismo sexual em *H. melpomene*, com fêmeas menores que os machos, é inédito. No entanto, não está clara a razão para esta diferença e faz-se necessária uma avaliação mais criteriosa sobre o assunto.

Utilização de recurso

Machos e fêmeas de ambas as espécies apresentaram diferença significativa entre suas cargas polínicas. Tal fato pode refletir o dimorfismo sexual que existe com relação ao gasto de nitrogênio pelos sexos na reprodução (Gilbert 1972). Sabe-se que a evolução da alimentação por pólen pelas *Heliconius* proporcionou um incrível aumento na disponibilidade de aminoácidos para os adultos, e que esses aminoácidos estão diretamente relacionados à manutenção de um padrão normal de oviposição e a uma maior longevidade reprodutiva para as borboletas (Gilbert 1991). Portanto, é de se esperar que fêmeas coletem maiores quantidades de pólen do que machos devido ao alto investimento nutricional que fazem na reprodução. Apesar de *H. erato* e *H. melpomene* não terem diferido entre si no tamanho das cargas coletadas, estudos anteriores mostram diferentes respostas das espécies de *Heliconius* com relação à exploração do pólen. Enquanto Boggs *et al* (1981) observaram diferenças significativas no tamanho das cargas coletadas por espécies como *H. cydno*, *H. erato*, *H. sara* e *H. hecale*, o mesmo não foi evidenciado por Cardoso (2001), quando comparando *H. charitonia*, *H. erato* e *H. ismenius*. O fato das cargas não diferirem entre as espécies sugere modos similares de uso de recurso e seria interessante avaliar o potencial de ocorrência de competição entre elas.

A coleta de maiores cargas polínicas durante o período chuvoso pelos machos pode refletir a baixa disponibilidade de flores de *L. camara* durante os períodos mais secos, limitando a coleta de pólen. Apesar da baixa disponibilidade de alimento no verão, as fêmeas coletaram quantidades semelhantes de pólen em ambos os períodos. Tal fato pode estar relacionado à constante necessidade de consumo pelas fêmeas de uma dieta com elevado teor de compostos nitrogenados e de outros nutrientes presentes no pólen, indispensáveis para a manutenção de um padrão regular de oviposição (Dunlap-Pianka 1979, Boggs *et al* 1981).

Varição fenotípica em Heliconius erato

Dos três grupos de manchas analisados, somente o das manchas superiores apresentou números relativamente invariáveis, como já haviam demonstrado Ramos & Freitas (1999). Já o número de manchas inferiores (*red raylets*) mudou de uma

distribuição unimodal de 5 manchas no período de seca para uma distribuição fracamente bimodal, com picos de 5 e 6 manchas na época chuvosa. Tanto Saalfed & Araújo (1981) quanto Ramos & Freitas (1999) já haviam reportado distribuição bimodal desse grupo de manchas, mas com os picos da distribuição entre três e cinco manchas.

Assim como visto em estudos anteriores (p. ex. Pansera & Araújo (1983) e Saalfed & Araújo (1981)), machos e fêmeas não apresentaram diferença significativa no número de manchas para nenhum dos conjuntos analisados.

Não foi observada influência da variação sazonal no número de manchas em nenhum dos três grupos analisados. Por outro lado, Oliveira & Araújo (1992), estudando populações no sul do Brasil, encontraram diferenças significativas na distribuição de frequência do conjunto de manchas inferiores quando comparadas diferentes estações, e propuseram que o número médio dessas manchas estaria diretamente relacionado à temperatura, com indivíduos capturados em períodos mais quentes apresentando números superiores. Similarmente, Ramos & Freitas (1999) observaram um padrão sazonal no mesmo grupo de manchas, com os períodos de verão e outono apresentando números superiores, e a primavera e o inverno números inferiores. No entanto, apesar da sazonalidade no Rio Grande do Norte e da mudança no pico de distribuição das manchas inferiores entre o verão e o inverno, essa variação não se traduziu em diferença significativa entre o número de manchas. Oliveira & Araújo (1992) cogitam a possibilidade da redução no número de manchas inferiores durante as épocas de inverno no sul do país ser devido ao gargalo demográfico resultante do declínio no número de indivíduos neste período, que levaria à eliminação de alguns genes. Com base neste fato, seria de se esperar uma redução significativa no número de manchas inferiores em indivíduos capturados na mata do Jiqui durante os períodos mais secos. Entretanto, o presente trabalho não encontrou tal relação. Apesar de alguns estudos terem mostrado variação no número das manchas inferiores como resposta à sazonalidade, é provável que a variação quantitativa no número de manchas não responda às variações sazonais e seja meramente randômica, sem apresentar conseqüências adaptativas para a espécie. Com base nisso, até o momento, não é possível relacionar qualquer ação direta da seleção natural nesta característica.

Com base neste trabalho, podemos concluir que a variação sazonal enfrentada pela região de estudo traduziu-se em importantes efeitos na dinâmica populacional e na biologia das duas espécies de borboleta, influenciando aspectos como taxa de captura dos indivíduos, comprimento alar e coleta de pólen, não sendo, no entanto, capaz de

demonstrar relação entre a variabilidade sazonal e a variação fenotípica em *H. erato*, como proposto em estudos anteriores.

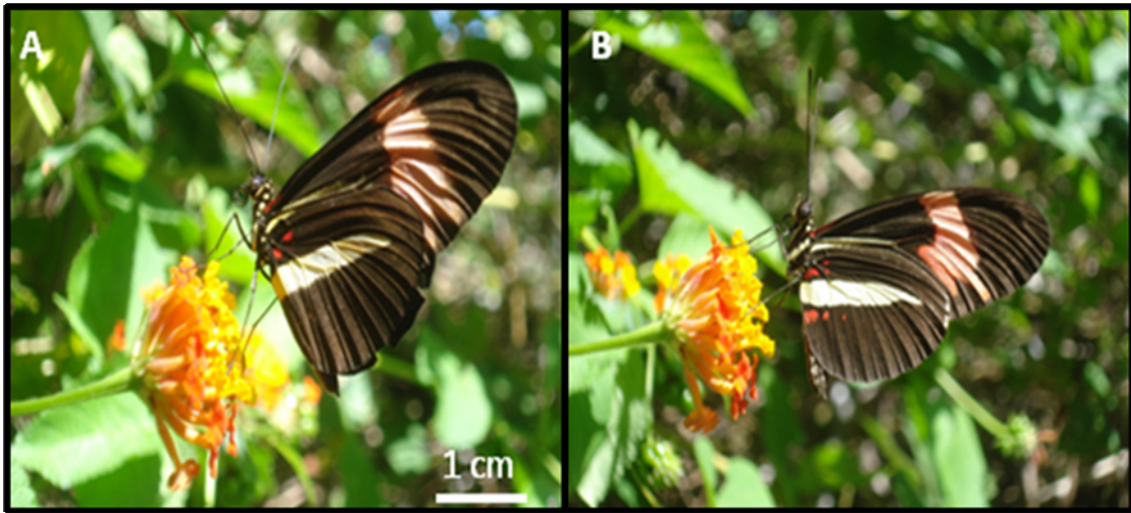


Figura 1. Espécies utilizadas no estudo: *Heliconius melpomene nanna* (A) e *Heliconius erato phyllis* (B). Escala: 1 cm = 1.23 cm.

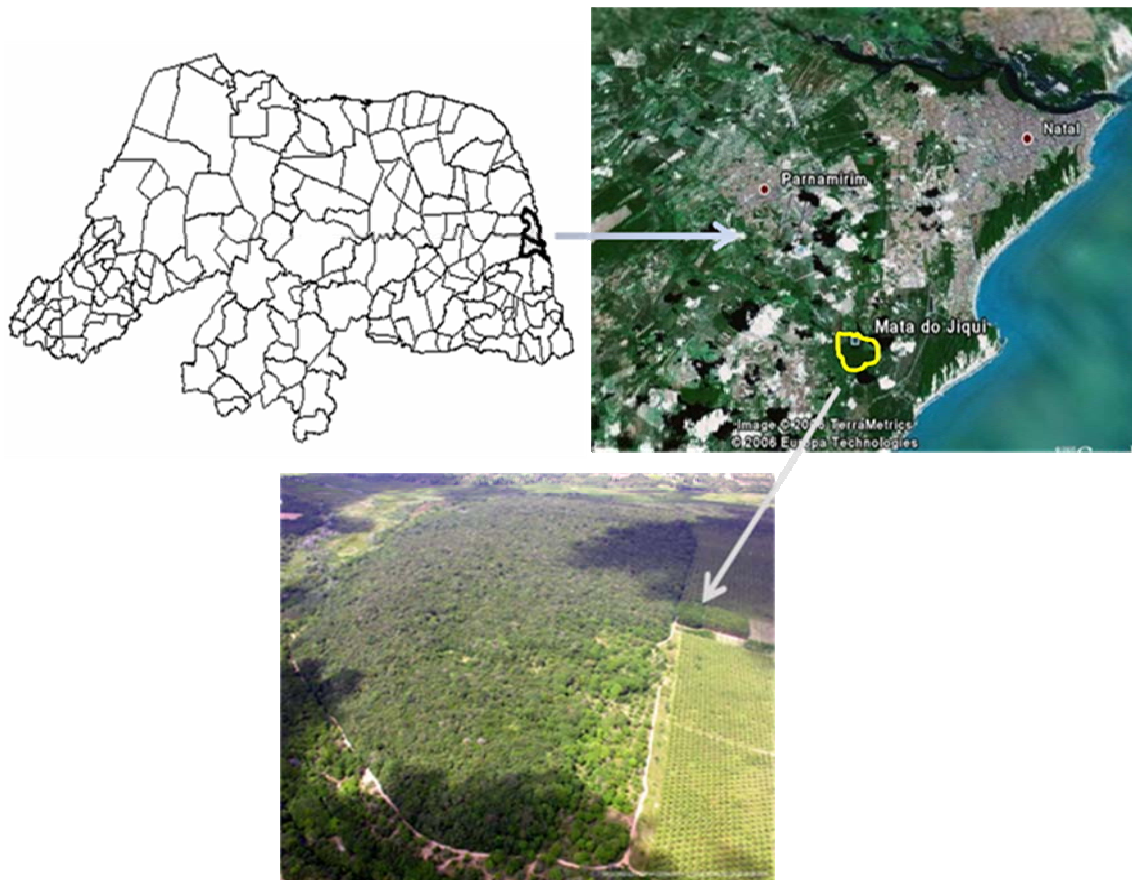


Figura 2. Mapa do estado do Rio Grande do Norte, com destaque para os municípios de Natal e Parnamirim (porção superior esquerda), imagem de satélite da região de Natal e Parnamirim, com a mata do Jiqui em destaque (porção superior direita), e foto aérea da mata do Jiqui (porção inferior). Para efeitos de escala, a Mata do Jiqui encontra-se a cerca de 15 km da cidade de Natal (fonte: Google Earth e IDEMA).

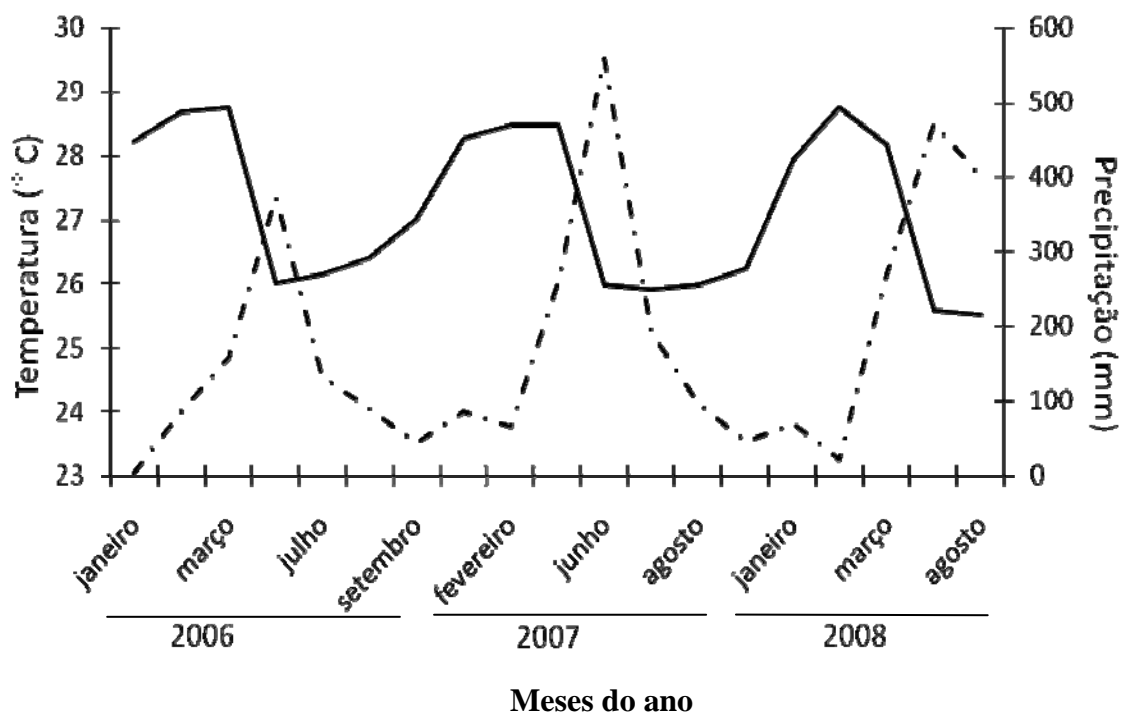


Figura 3. Temperatura (linha contínua) e a precipitação (linha tracejada) da cidade de Natal para os períodos seco e chuvoso dos anos de 2006, 2007 e 2008.

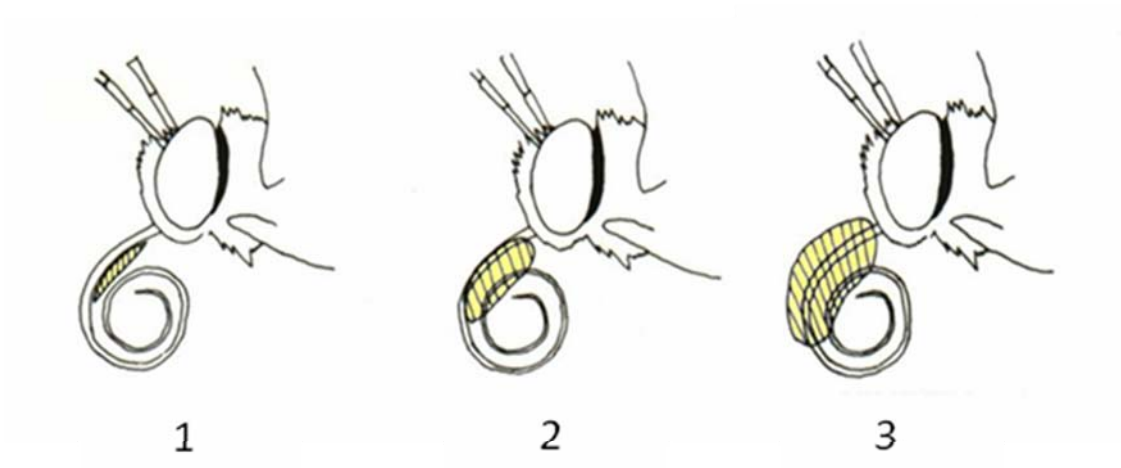
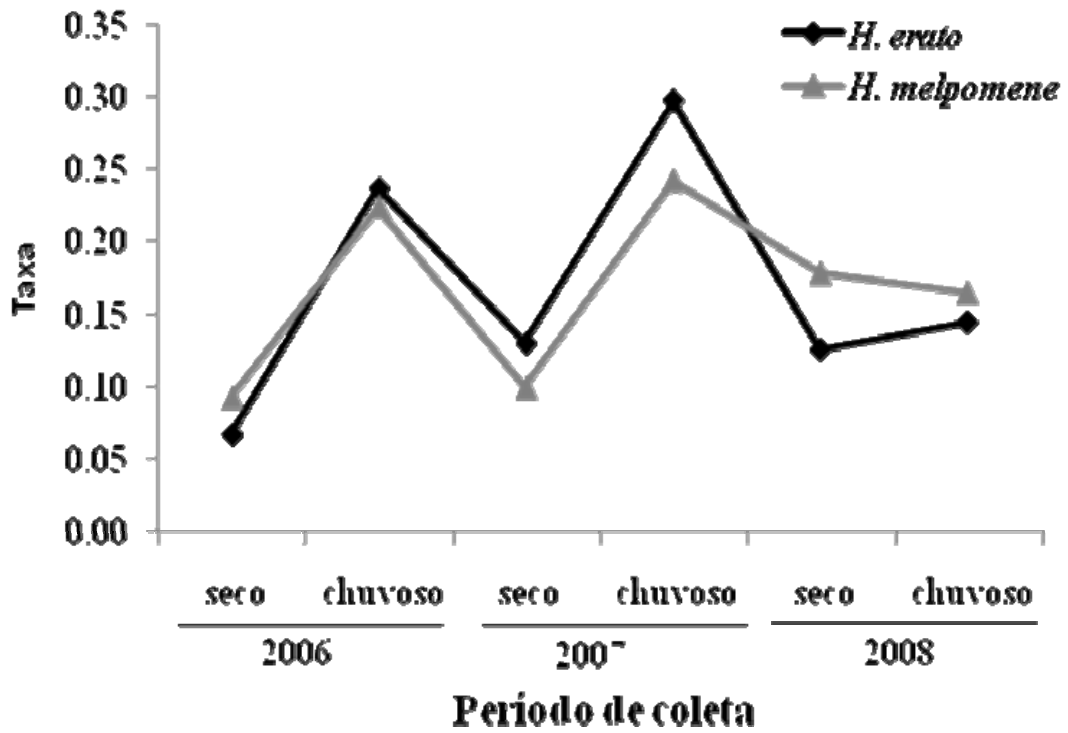


Figura 4. Categorias de quantidade de pólen encontrada na probóscide das borboletas (segundo Boggs *et al* 1981).



Figura 5. Grupos de manchas que compõem o score fenotípico da espécie *Heliconius erato phyllis*.



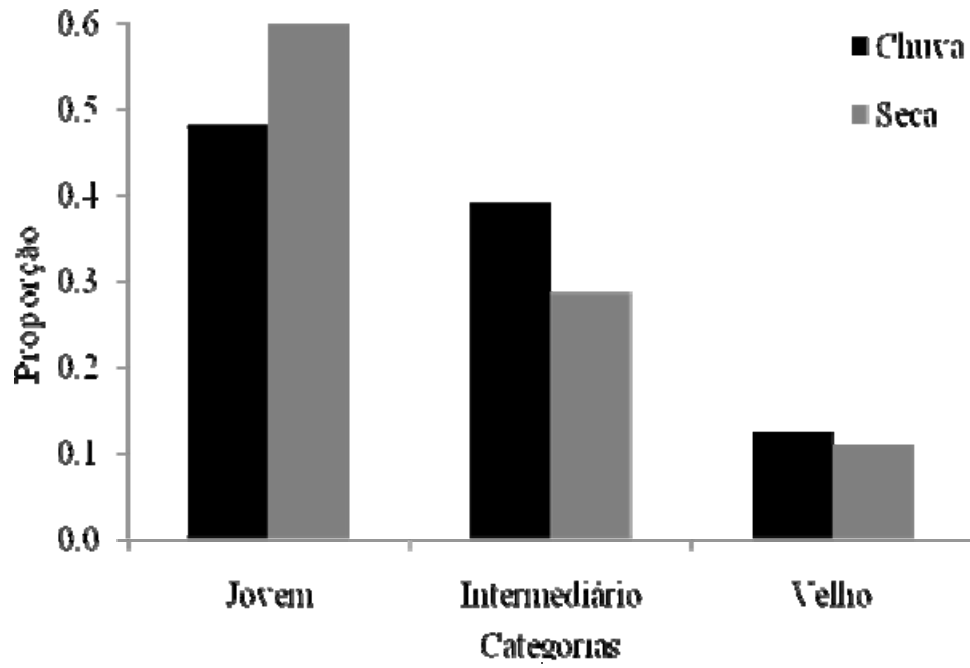
$N_{H. erato} = 478$

$N_{H. melpomene} = 595$

$N_{total} = 1073$

Figura 6. Taxa do número de indivíduos marcados de *H. erato* e *H. melpomene* para cada período de coleta com relação ao total de indivíduos marcados durante todo o estudo.

H. erato



H. melpomene

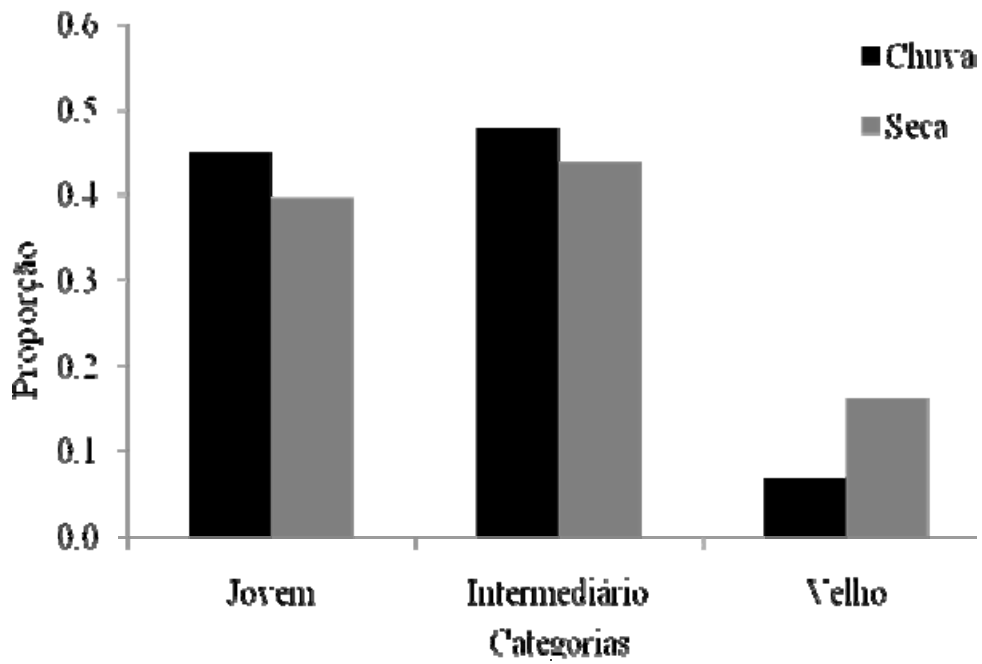
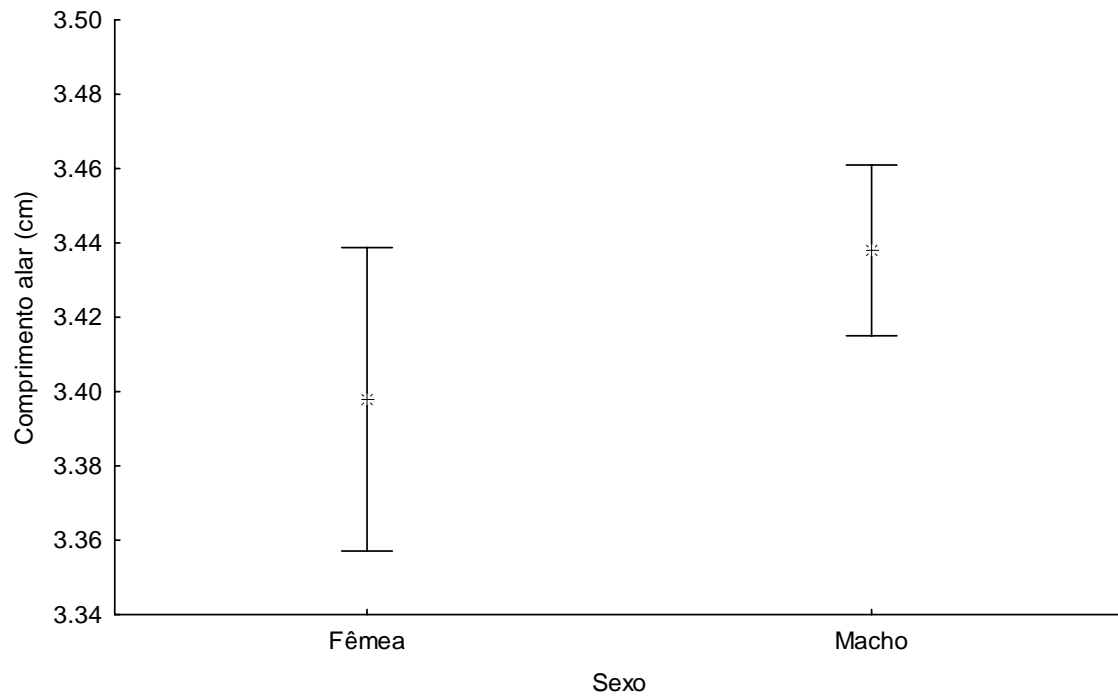


Figura 7. Estrutura etária de *Heliconius erato* e *Heliconius melpomene* para os períodos de verão e inverno. As categorias correspondem a machos e fêmeas juntos.

H. erato



H. melpomene

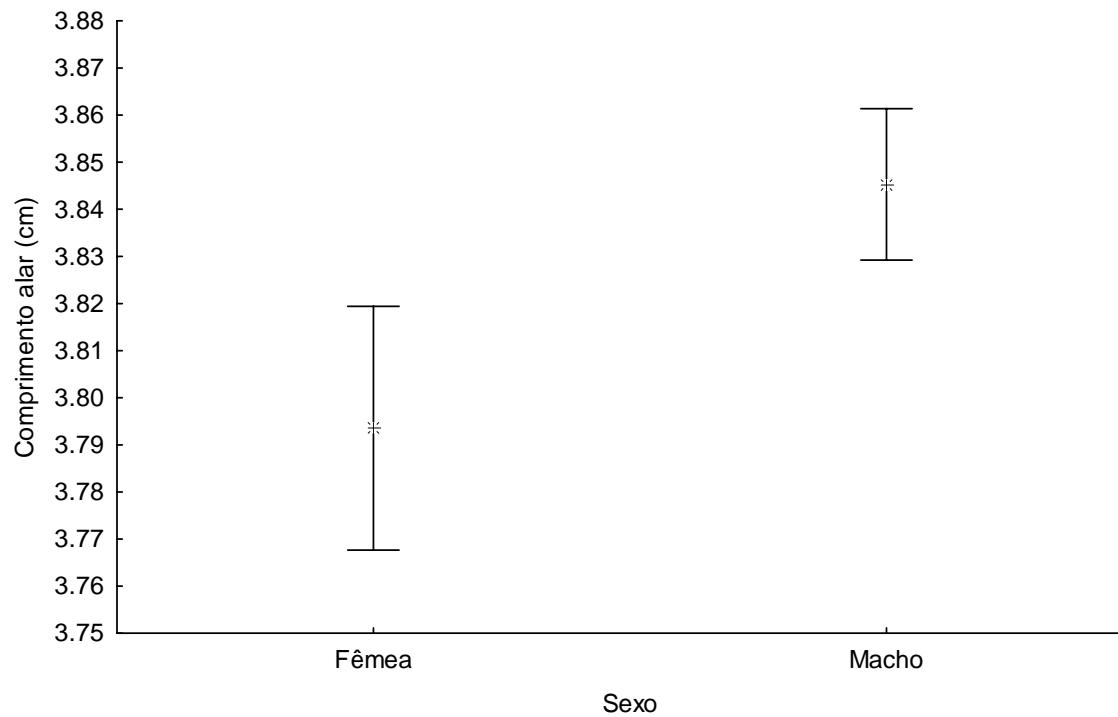
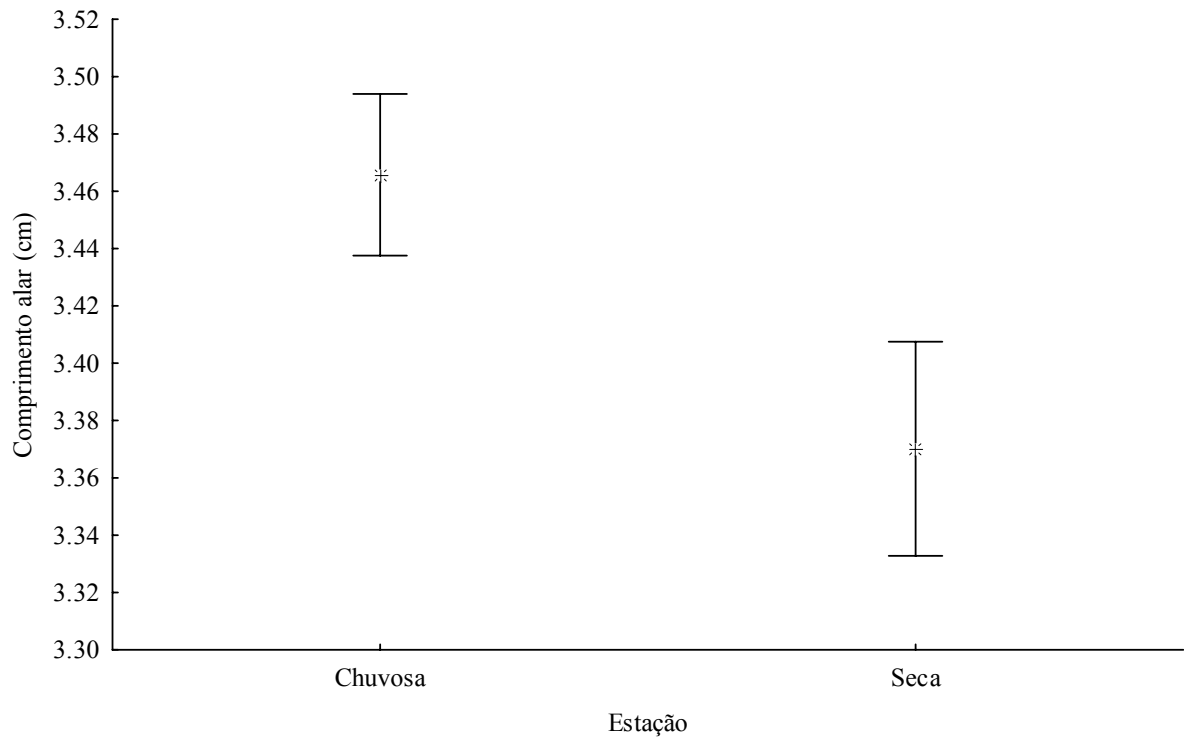


Figura 8. Relação entre o sexo e o comprimento alar de *H. erato* e *H. melpomene*. Média ± erro padrão.

H. erato



H. melpomene

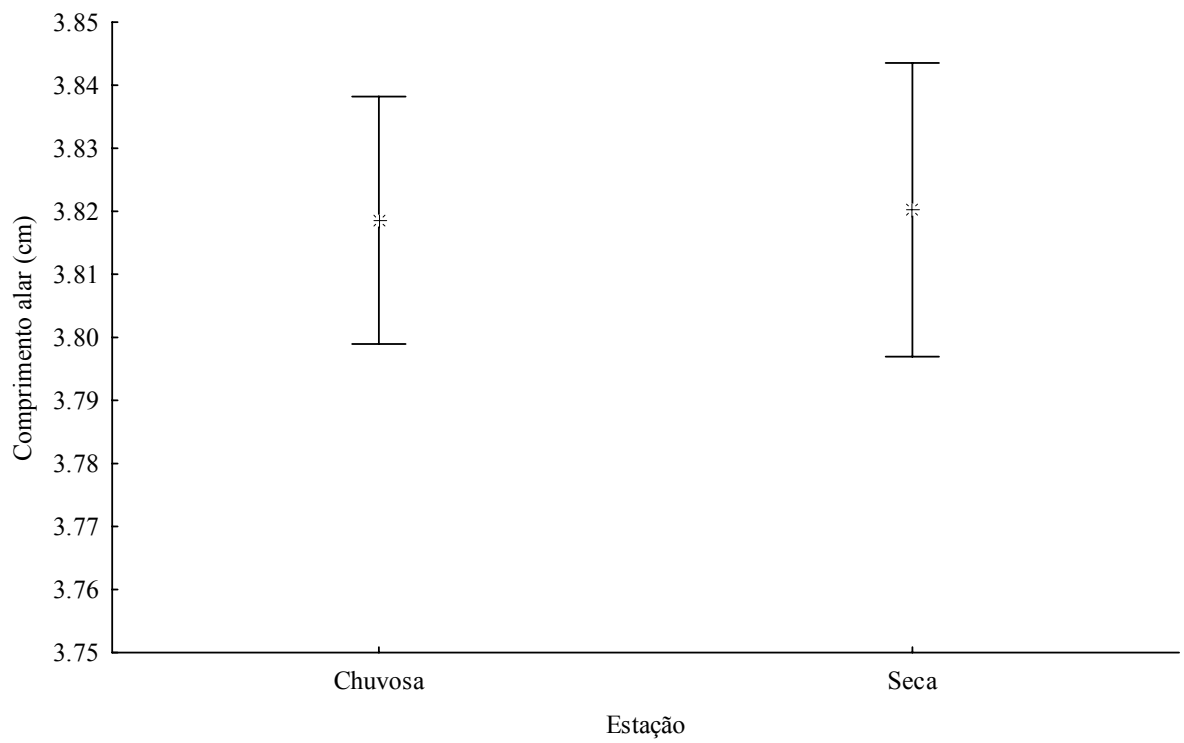
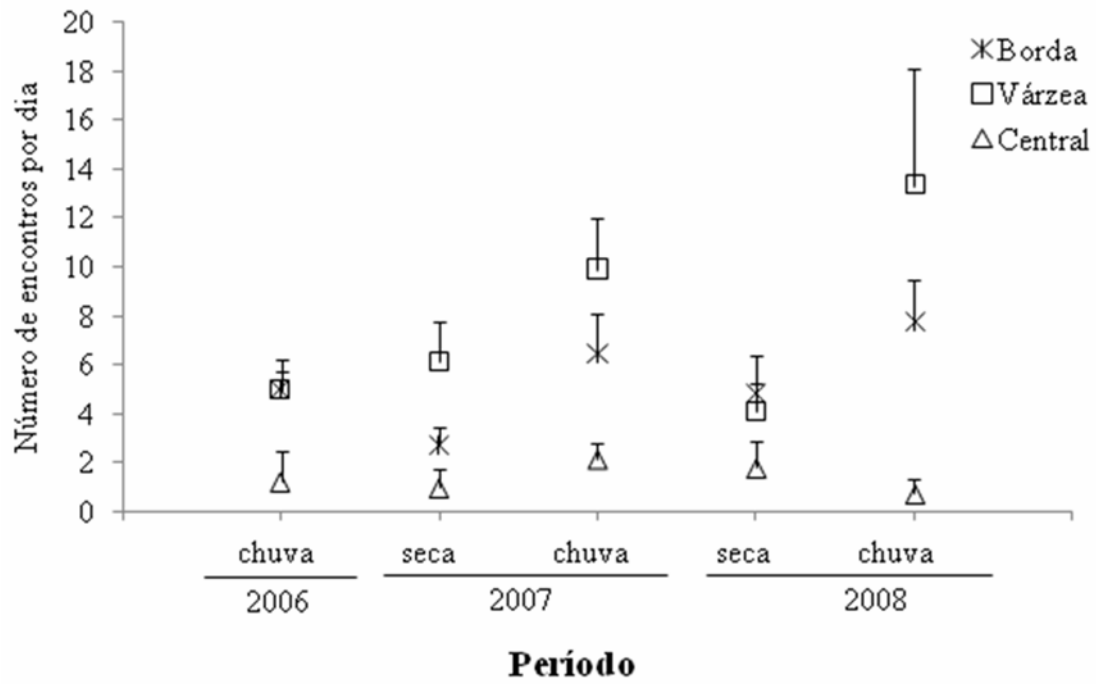


Figura 9. Comparação entre estações no comprimento alar em *H. erato* e *H. melpomene*. Média \pm erro padrão.

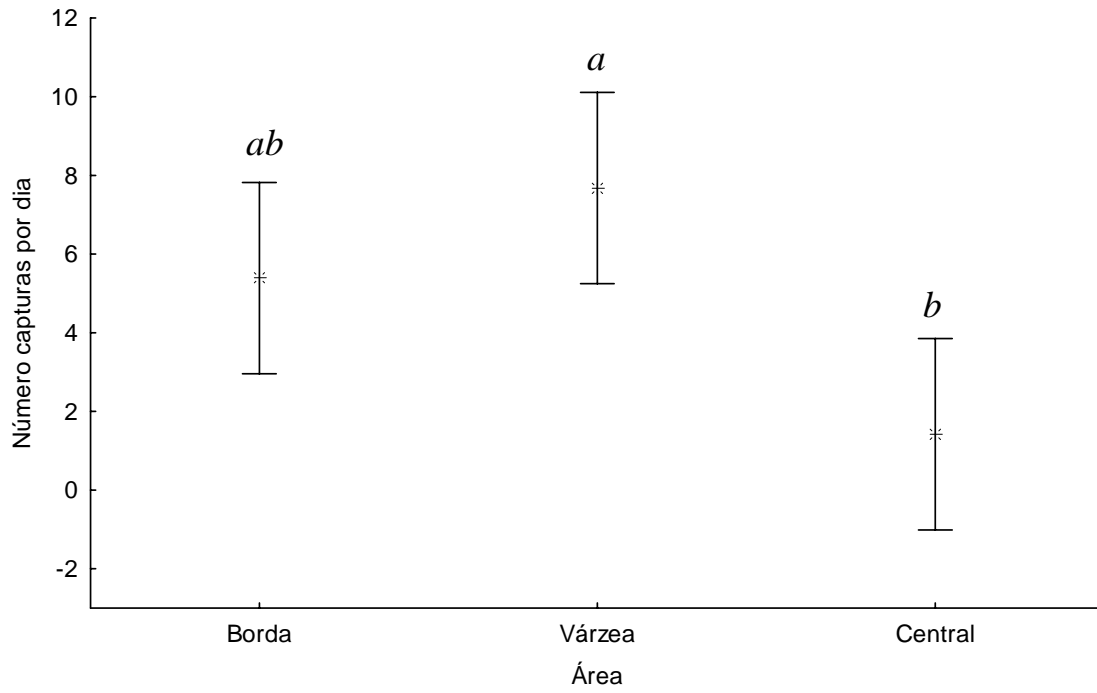
H. erato



H. melpomene

Figura 10. Comparação da frequência de encontros de *H. erato* e *H. melpomene* em três áreas.

H. erato



H. melpomene

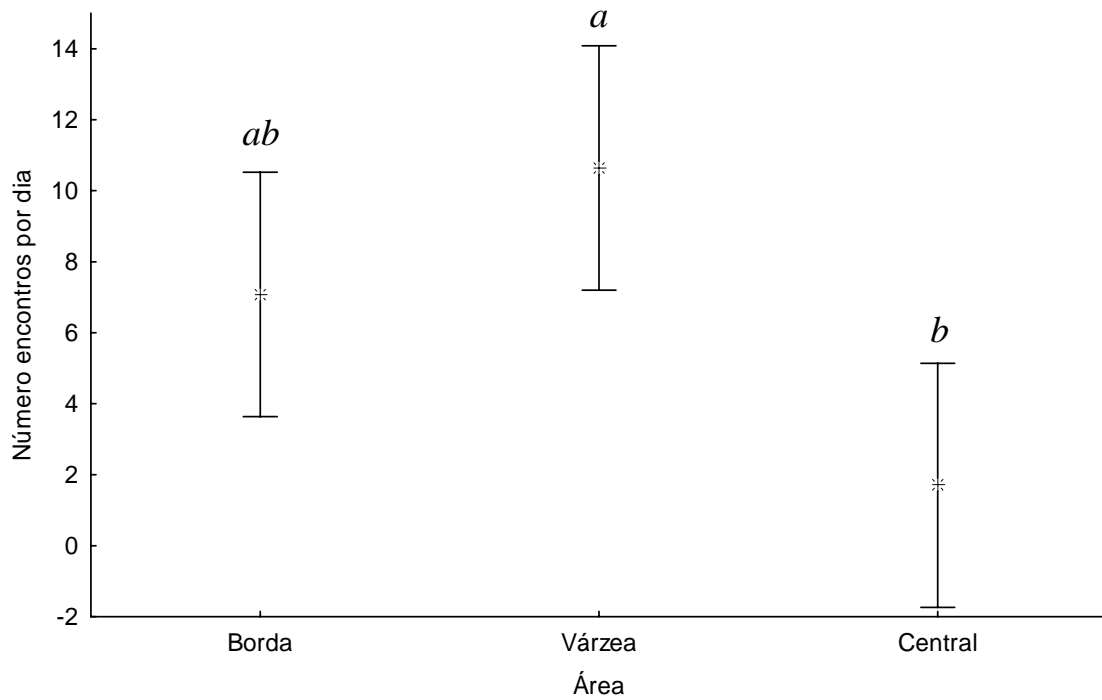
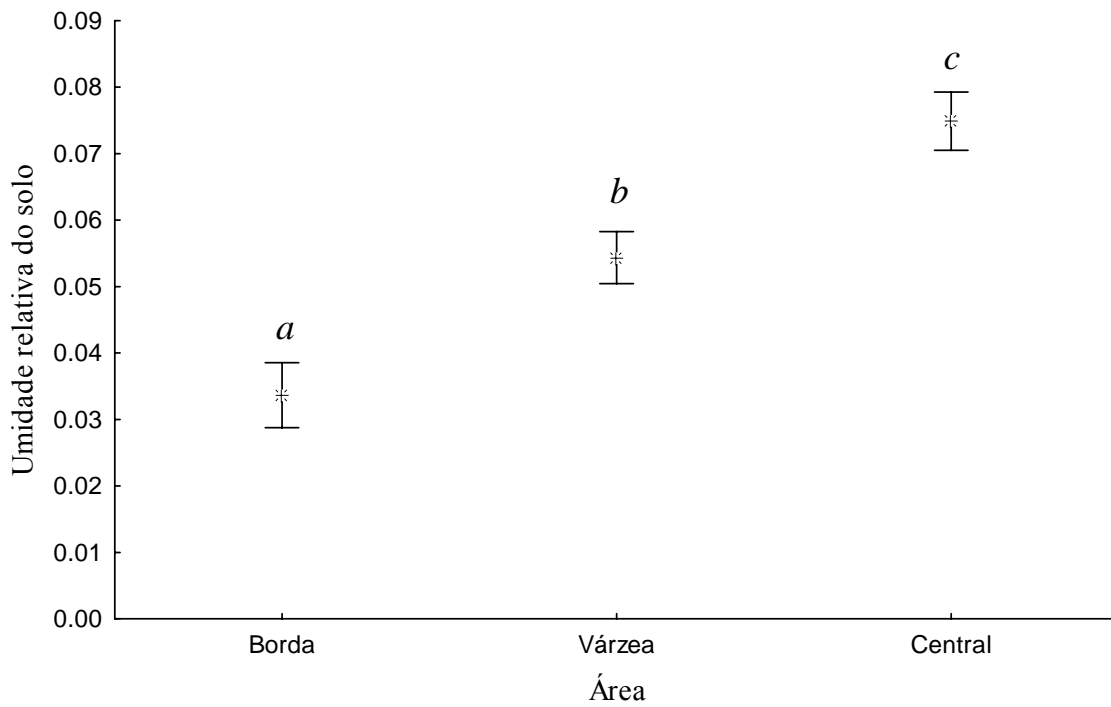


Figura 11. Comparação entre taxas de encontros em três áreas de *H. erato* e *H. melpomene*. Média ± erro padrão. Barras seguidas da mesma letra não apresentaram diferença significativa (anova, teste Scheffe).

A)



B)

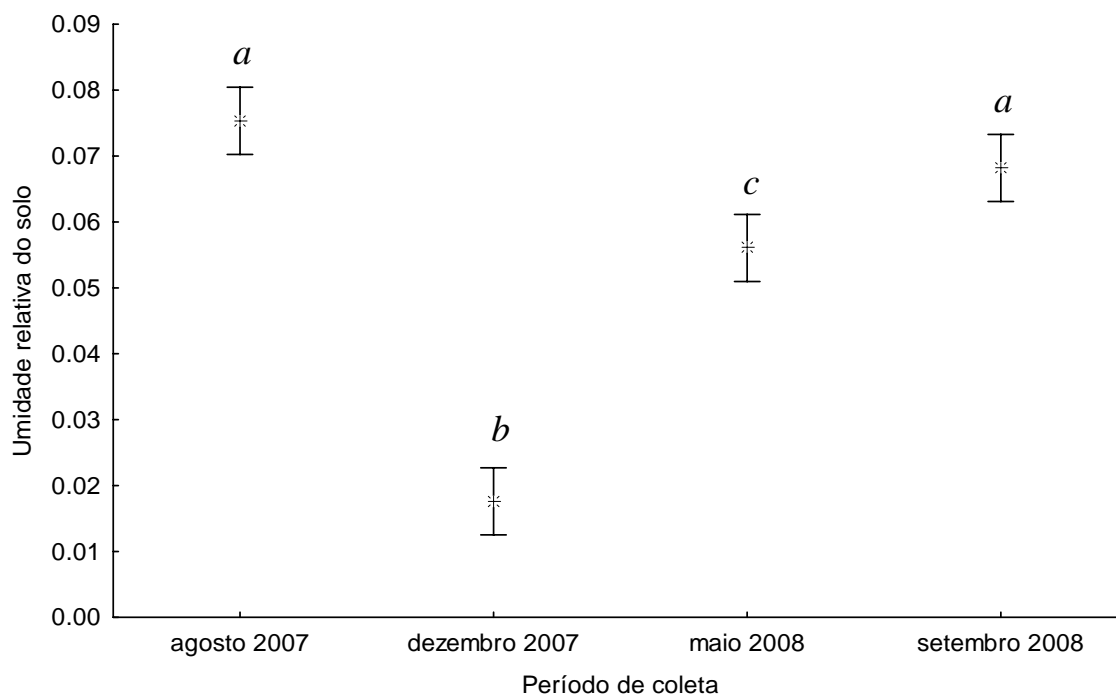


Figura 12. Relação entre a área (A) e a época de coleta (B) das amostras da umidade relativa do solo. Média ± erro padrão. Barras seguidas da mesma letra não apresentaram diferença significativa (anov, teste Scheffe).

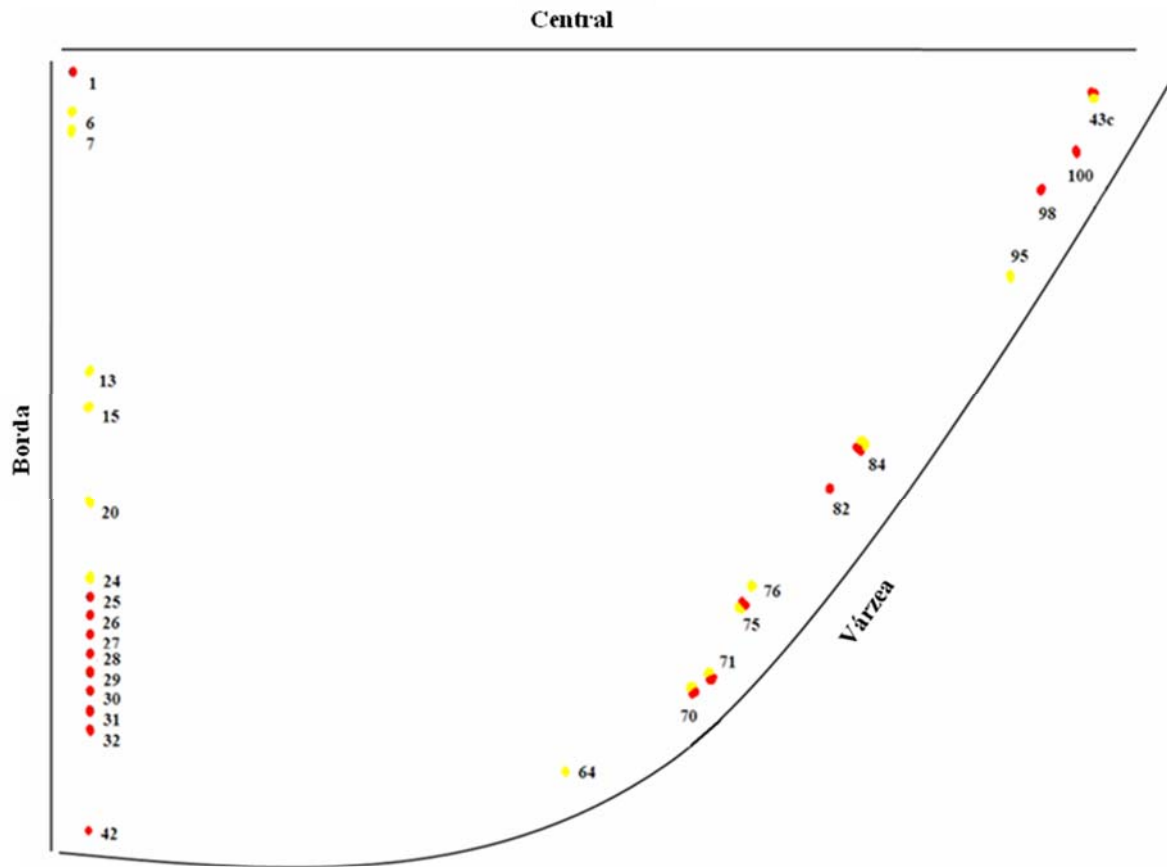


Figura 13. Distribuição espacial da *Lantana camara* (pontos em vermelho) e das plantas hospedeiras das larvas (pontos em amarelo) de ambas as espécies de borboleta ao longo das três áreas percorridas durante o estudo.

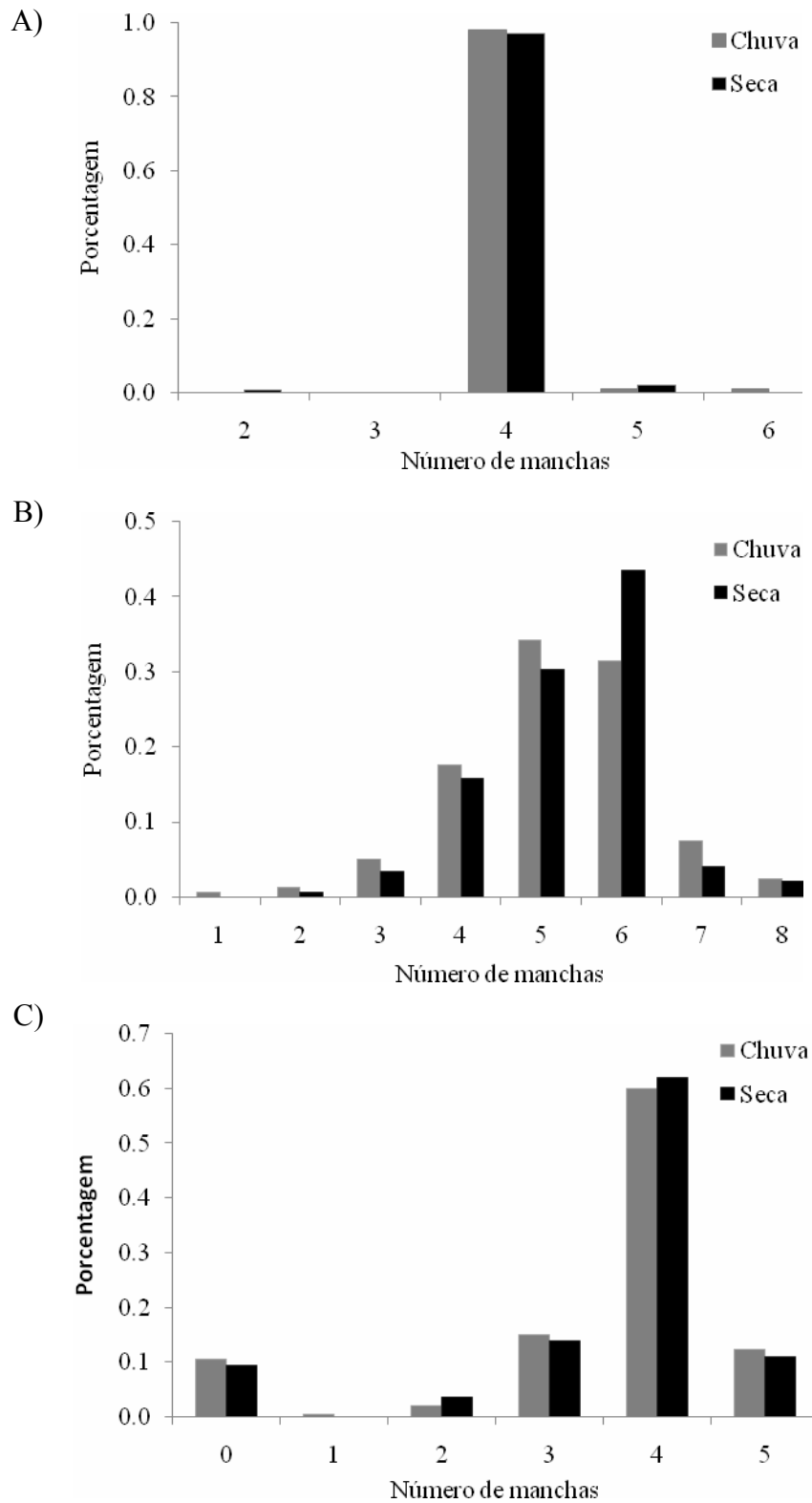


Figura 14. Distribuição de freqüência dos grupos de manchas presentes nas asas de *Heliconius erato* para os períodos de chuva e seca. A: manchas superiores; B: manchas inferiores (*red raylets*); C: manchas laterais.

REFERÊNCIAS

- BOGGS, C. L., SMILEY, J. T. & GILBERT, L. E. 1981. Patterns of pollen exploitation by *Heliconius* butterflies. *Oecologia* 48:284-289.
- BOGGS, C. 2003. Environmental variation, life histories, and allocation. Pp. 185-206. In: Boggs, C., Watt, W. B. & Ehrlich, P. R. (eds). *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. Chicago Press, Chicago.
- BRABY, M. F. 1995a. Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: strategies for the dry season. *Ecological Entomology* 20:5–17.
- BRABY, M. F. 1995b. Seasonal changes in the relative abundance and spatial distribution of Australian lowland tropical satyrine butterflies. *Australian Journal of Zoology* 43:209–229.
- BRAKEFIELD, P. M. 1987. Geographical variability in, and temperature effects on, the phenology of *Maniola jurtina* and *Pyronias tithonus* (Lepidoptera: Satyrinae) in England and Wales. *Ecological entomology* 12:139-148.
- BRAKEFIELD, P. M., 1996. Seasonal polyphenism in butterflies and natural selection. *TREE* 11:275-277.
- BRAKEFIELD, P. M. & LARSEN, T. B. 1984. The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies. *Biological journal of the Linnean society*, 22:1-12.
- BRAKEFIELD, P. M. & REITSMA, N. 1991. Phenotypic plasticity, seasonal climate and the population biology of *Bicyclus* butterflies (Satyridae) in Malawi. *Ecological Entomology*, 16:291-303.
- BROMMER, J. E. & FRED, M. S. 1999. Movement of the Apollo butterfly *Parnassius apollo* related to host plant and nectar plant patches. *Ecological entomology* 24:125-131.
- BROWN, K. S. Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Ann. Rev. entomol.* 26: 427-456.
- CARDOSO, M. Z. 2001. Pattern of pollen collection and flower visitation by *Heliconius* butterflies in southeastern Mexico. *Journal of tropical ecology* 17: 763-768.

- CESTARO, L. A. 2002. Fragmentos de floresta Atlântica no Rio Grande do Norte: relações estruturais florísticas e fitogeográficas. Pp. 146. Departamento de ecologia. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- CESTARO, L. A. & SOARES, J. J. 2004. Variações florísticas e estrutural e relações fitogeográficas de um fragmento de floresta decídua no Rio Grande do Norte, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18:203-218.
- CHALFOUN, A. D. & MARTIN, T. E. 2007. Assessments of habitat preference and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *Journal of applied ecology* 44: 983-992.
- COOK, L. M., THOMASON, E. W. & YOUNG, A. M. 1976. Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly *Heliconius charitonius*. *Journal of animal ecology* 45:851-863.
- CRIS, T. O. & WIENS, J. A. 1995. Individual movements and estimation of population size in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of animal ecology* 64:733-745.
- DENNIS, R. L. H., SHREEVE, T. G. & DYCK, H. V. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102:417-426.
- DUNLAP-PIANKA, H. L. 1979. Ovarian dynamics in *Heliconius* butterflies: correlations among daily oviposition rate, eggs weights, and quantitative aspects of oogenesis. *Journal of insect physiology* 25:741-749.
- EHRlich, P. R. & GILBERT, L. E. 1973. Population structure and dynamics oh the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica* 5:69-82.
- FLANAGAN, N. S., TOBLER, A., DAVISON, A, PYBUS, O. G., KAPAN, D. D., PLANAS, S., LINARES, M., HECKEL, D. & MCMILLAN, W. O. 2004. Historical demography of müllerian mimicry in the noetropical *Heliconius* butterflies. *PNAS* 101: 9704-9709.
- FLEMING, T. H., SERRANO, D. & NASSAR, J. 2005. Dynamics of a subtropical population of the zebra longwing butterfly *Heliconius charithonia* (Nymphalidae). *Florida entomologist* 88: 169-179.
- FLOATER, G. J. 1997. Rainfall, nitrogen and host plant condition: consequences for the precessionary caterpillar, *Ochrogaster lunifer*. *Ecological entomology* 22: 247-255.

- FRED, M. S. & BROMMER, J. E. 2003. Influence of habitat quality and patch size on occupancy and persistence in two populations of the Apollo butterfly (*Parnassius Apollo*). *Journal of insect conservation* 7:85-98.
- FREITAS, A. V. L. 1996. Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its associated Atlantic forest Ithomiinae community. *J. Lepid. Soc.* 50: 273-289.
- GILBERT, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 69:1403-1407.
- GILBERT, L. E. 1991. Biodiversity of a Central American *Heliconius* community: patterns, process and problems. Pp. 403-427. In: Price, P. W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W. & Benson, W. W. (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley and Sons, New York.
- GILBERT, L. E. & SMILEY, J. T. 1978. Determinants of local diversity in phytophagous insects: host specialists in tropical environments. Pp 89-104. In: MOUD, L. A. & Waloff, N. (eds.). *Diversity of insect faunas*. Symposia of the royal entomological society of London. Blackwell, Oxford.
- GUNNARSSON, T. G., GILL, J. A., NEWTON, J., POTTS, P. M. & SUTHERLAND, W. J. 2005. Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B* 272:2319-2323.
- HAMER, K. C., HILL, J. K., MUSTAFFA, N., BENEDICK, S., SHERRATT, T. N., CHEY, V. K. & MARYATI, M. 2008. Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean rain forest: opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of tropical ecology* 21:417-425.
- HILL, C. J. 1992. Temporal changes in abundance of two Lycaenid butterflies (Lycaenidae) in relation to adult food resource. *Journal of the lepidopterists' society* 46:173-181.
- JONES, R. E. & RIENKS, J.. 1987. Reproductive seasonality in the tropical genus *Eurema* (Lepidoptera: Pieridae). *Biotropica* 19: 7-16.
- KEMP, D. J. 2001. Reproductive seasonality in the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* (Lepidoptera: Nymphalidae) in northern Australia. *Journal of tropical ecology* 17:483-494.
- KEMP, D. J. & JONES, R. E. 2001. Phenotypic plasticity in field populations of the tropical population *Hypolimnas bolina* (L.) (Nymphalidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 72:33-45.

- KRONSFORST, M. R. & GILBERT, L. E. 2008. The population genetics of mimetic diversity in *Heliconius* butterflies. *Proc. R. Soc. B* 275:493-500.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16:193-201. apud: KEMP, D. J. 2001. Reproductive seasonality in the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* (Lepidoptera: Nymmmphalidae) in northern Australia. *Journal of tropical ecology* 17:483-494.
- LOWMAN, M. D. 1982. Seasonal variation in insect abundance among three Australian rain forests, with particular reference to phytophagous types. *Australian journal of ecology* 7:353-361.
- LYYTINEN, A., BRAKEFIELD, P. M. & MAPPEES, J. 2003. Significance of butterfly eyespots as an anti-predator device in ground-based and aerial attacks. *Oikos* 100:373-379.
- MALLET, J. & BARTON, N. H. 1989. Strong natural selection in a warning-color hybrid zone. *Evolution* 43:421-431.
- MATTER, S. F. & ROLAND, J. 2002. An experimental examination of the effects of habitat quality on the dispersal and local abundance of the butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological entomology* 27:308-316.
- NIJHOUT, H. F. 1991. The development and evolution of butterfly wing pattern. Smithsonian Institution Press.
- OLIVEIRA, D. L. & ARAÚJO, A. M. 1992. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). IV. Effective size and variability of the red raylets in natural populations. *Revista Brasileira de Genética* 15:789-799.
- OLIVEIRA, C. F. 2009. Fenologia de passifloraceae em fragmento de mata Atlântica (mata do Jiqui, Parnamirim, RN, Brasil). Monografia apresentada pela Universidade Federal do Rio Grande do Norte.
- PANSERA, M. C. G. & ARAÚJO, A. M. 1983. Distribution and heritability of the red raylets in *Heliconius erato Phyllis* (Lepid., Nymph.) *Heredity* 51: 643-652. Of insect abundance in the brazilian cerrado. *Austral ecology* 27: 132-136.
- PINHEIRO, F., DINIZ, I. R., COELHO, D. & BANDEIRA, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132-136.
- PRADO, D. E. 2005. As caatingas da América do sul. Pp. 3-73. In: Leal, I. R., Tabarelli, M. & Silva, J. M. C. (eds.). *Ecologia e conservação da caatinga*. Editora Universiária UFPE, Recife.

- QUINTERO, H. E. 1988. Population dynamics of the butterfly *Heliconius charitonius* L. in Puerto Rico. *Caribbean journal of science* 24: 155-160.
- RABASA, S. G., GUTIÉRREZ, D. & ESCUDERO, A. 2008. Relative importance of host plant patch geometry and habitat quality on the patterns of occupancy, extinction and density of the monophagous butterfly *Iolana iolas*. *Oecologia* 156: 491-503.
- RAMOS, R. R. & FREITAS A. V. L. 1999. Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae). *Journal of the lepidopterists' society* 53: 11-21.
- REIS, A. C. S. 1976. Clima da caatinga. *Anais da academia brasileira de ciências* 48: 325-335.
- RODRIGUES, D. & MOREIRA, G. R. P. 1999. Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) and consequences for adult life history. *Braz. J. Biol.* 62:321-332.
- RODRIGUES, D. & MOREIRA, G. R. P. 2004. Seasonal variation in larval host plants and consequences for *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) adult body size. *Austral ecology* 29:437-445.
- SAALFED, K. & ARAÚJO, A. M. 1981. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). I: demography of a natural population. *Revista brasileira de biologia* 41: 855-860.
- SAMPAIO, E. V. S. B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SHULTZ, C. B. & DLUGOSCH, K. M. 1999. Nectar and hostplant scarcity limit populations of an endangered Oregon butterfly. *Oecologia* 119:231-238.
- TAUBER, M. J., TAUBER, C. A. & MASAKI, S. 1986. *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press. Oxford.
- TEIGTE, G. R. & OLIVEIRA, E. 2007. Composição e variação sazonal da guilda dos macroinvertebrados do parque estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. Núcleo de ciências biológicas e da saúde. Universidade positivo.
- WIKLUND, C. & TULLBERG, B. S. 2004. Seasonal polyphenism and leaf mimicry in the comma butterfly. *Animal behavior* 68:621-627.
- WOLDA, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of animal ecology* 47:369-381.

- WOLDA, H. 1979. Seasonality parameters for insect population. *Res. Popul. Ecol.* 20:247-253.
- WOLDA, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. *Journal of animal ecology* 49:277-290.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual review of ecology and systematics* 19: 1-18.
- WOLDA, H. 1989. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! *Oecologia* 80:437-442.
- WORMAN, C. O. & CHAPMAN, C. A. 2005. Seasonal variation in the quality of the tropical ripe fruit and the response of three frugivores. *Journal of tropical ecology* 21:689-697.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)