

**COMPORTAMENTO TERRITORIAL DE MACHOS
DE Heliconius sara (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE)
RELACIONADO AO TAMANHO CORPORAL**

MALVA ISABEL MEDINA HERNÁNDEZ

ORIENTADOR: WOODRUFF WHITMAN BENSON

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Malva Isabel Medina Hernández dez e aprovada pela Comissão Julgadora.

13/12/95 W. Benson

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Biologia - área Ecologia.

CAMPINAS - BRASIL

1995

H43c
V. Ex.
T.MBO BC/ 26736
PROC. 667/96
C D
PREÇO R\$ 11,00
DATA 07/03/96
N° CPD C.M.00085342-7

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

H43c Hernández, Malva Isabel Medina
Comportamento territorial de machos de *Heliconius sara* (Lepidoptera : Nymphalidae) relacionado ao tamanho corporal / Malva Isabel Medina Hernández. -- Campinas, SP : [s.n.], 1995.

Orientador : Woodruff Whitman Benson.
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

1. Territorialidade (Zoologia). 2. Corpo - Tamanho. 3. Lepidoptero. I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 13 de dezembro de 1995

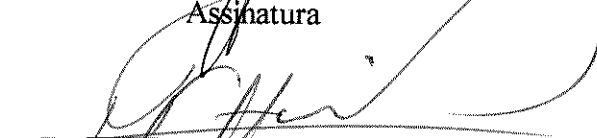
BANCA EXAMINADORA

TITULARES:


Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Mohamed Habib


Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto


Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. José Roberto Trigo

Assinatura

APROVADA

A minha mãe

AGRADECIMENTOS

Meu orientador, Dr. Woodruff Benson, com quem aprendi, através de correções intermináveis, de forma e de conteúdo, a seguir um método e a pensar em forma organizada. E principalmente por ter me ensinado a trabalhar no campo, reparando em mudanças quase imperceptíveis dentro de uma mata exuberante.

Os membros da Pré-Banca, que leram criticamente o presente trabalho e fizeram valiosas sugestões para melhorar a versão final: Dr. Keith Brown Jr., Dr. Mohamed Habib e Dr. João Vasconcellos Neto.

Do Rio de Janeiro, meu orientador de graduação Dr. Ricardo Iglesias Rios, por ter me estimulado em uma época decisiva (graças a ele e a uma série de acasos hoje tento fazer ciência). Também meu professor Dr. Rui Cerqueira, quem, junto a Ricardo, me empurrou para o mestrado.

Parte desta pesquisa foi financiada pela FAPESP. CNPq concedeu uma bolsa de aperfeiçoamento e CAPES uma de mestrado através do curso de Pós Graduação em Ecologia da UNICAMP.

A Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce permitiu o desenvolvimento do projeto na área. Especialmente Dona Zenites e Dona Maria (que lamentavelmente nunca vão decifrar estes desenhos no papel) pelo apoio que me deram durante minhas visitas à Reserva.

Ao Dr. Armando Carlos Cervi, do Depto. de Botânica da Universidade Federal do Paraná, pela identificação da planta hospedeira de H. sara.

A Eimear Nic Lughadha, do Royal Botanic Gardens, por uma série de fotografias tiradas na Reserva.

Agradeço especialmente meus colegas e amigos: Myriam Daza, Cláudia Fábregas, Sérgio Seike, Luciana Urbano, Paulo De Marco, Marco Aurélio Pizo, Marlúcia Martins, Paulo César Balduino, Arlindo Gomes F^o, José Vicente Ortiz e Luciana Passos, que durante estes anos ouviram minhas dúvidas e desfrutaram meus acertos. Minha companheira de sala, professora Cláudia Magalhães, quem me ajudou, em todo momento, a resolver problemas. E da sala do lado, Ana Beatriz B. de Moraes e André L. de Freitas, que me contagiaram de amor pelas borboletas e me ensinaram parte dos segredos que elas ocultam sob suas asas coloridas.

Meus incorrigíveis amigos, Takeo, Clermont, Alejandro e Liberac, que enriqueceram minha passagem por Campinas. Também Guillermo, que já me ajudou tantas vezes.

E Rodrigo, meu porto de águas calmas, com quem compartilhei triunfos e fracassos, desde meu ingresso no curso, passando pelo trabalho de campo na Reserva (onde gravou o comportamento de H. sara), até a fase final.

A todos eles, agradeço sinceramente.

"Llego a preguntarme a veces si las formas superiores de la emoción estética no consistirán, simplemente, en un supremo entendimiento de lo creado. Un día, los hombres descubrirán un alfabeto en los ojos de las calcedonias, en los pardos terciopelos de la falena, y entonces se sabrá con asombro que cada caracol manchado era, desde siempre, un poema."

Los Pasos Perdidos
A. Carpentier

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	1
Comportamento Territorial.....	1
Assimetrias Correlacionadas e Tamanho do Corpo.....	5
Características de <u>Heliconius sara</u>	8
ÁREA DE ESTUDO.....	12
MATERIAIS E MÉTODOS	15
Estudo Populacional.....	15
Estudo Comportamental.....	19
RESULTADOS.....	21
Características dos Territórios de <u>Heliconius sara</u>	21
Características da População de <u>Heliconius sara</u>	26
Características dos Indivíduos Territoriais de <u>Heliconius sara</u> em Interações Agonísticas.....	38
DISCUSSÃO.....	46
CONCLUSÕES.....	51
RESUMO.....	52
Summary.....	54
LITERATURA CITADA.....	56
APÊNDICE.....	I

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localização da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, no Estado de Espírito Santo, no Sudeste do Brasil.....	13
Figura 2. Vista da área de estudo na "Estrada do Flamengo" dentro da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce. Nestas áreas de margens de estradas localizam-se preferencialmente os territórios de <u>H. sara</u>	14
Figura 3. <u>Heliconius sara</u> marcado para identificação à distância. Machos e fêmeas idênticos.....	18
Figura 4. Mapa esquemático da localização de territórios de <u>Heliconius sara</u> ao longo de um transecto de 3200 m na Reserva Florestal da CVRD, com sua frequência de ocupação em 57 recenseamentos diários realizados entre setembro de 1990 e setembro de 1991.....	22
Figura 5. Dias de ocupação de 79 territórios ao longo de um transecto de 3,2 km em 57 dias de observação.....	23
Figura 6. Médias diárias de machos de <u>Heliconius sara</u> observados defendendo territórios durante levantamentos mensais por um período de 13 meses ao longo de um trecho de 3,2 km de estrada na Reserva Florestal da CVRD.....	24
Figura 7. Desgaste alar de 230 machos e 25 fêmeas, dividido em 7 categorias: MN: muito novo; N: novo; NI: novo-intermediário; I: intermediário; IV: intermediário-velho; V: velho; MV: muito velho.....	30
Figura 8. Médias do comprimento alar em <u>H. sara</u> . 1: machos territoriais (n = 155); O: machos fora de territórios (n = 70); 2: fêmeas (n = 25). As linhas verticais representam ± 1 erro padrão da média.....	33
Figura 9. Média do comprimento de asa + 1 erro padrão de fêmeas (O), machos fora de territórios (\square) e machos territoriais (∇) durante 5 estações, começando pelo inverno de 1990.....	34

- Figura 10.** Número de interações agonísticas registradas entre machos de Heliconius sara e classificadas de acordo com a intensidade da briga. Residentes pequenos ($\bar{X} < 34$ mm de comprimento alar) e residentes grandes ($\bar{X} \geq 34$ mm)..... 42
- Figura 11.** Reocupação de territórios por novos donos, após remoção do residente original, em função da qualidade do território..... 44

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Análise de Variância comparando o número de territórios ocupados cada dia através dos 13 meses estudados (setembro de 1990 a setembro de 1991).....	25
Tabela 2. Machos de <u>Heliconius sara</u> observados defendendo territórios por períodos maiores que 1 mês.....	27
Tabela 3. Número de indivíduos e porcentagem do total em cada estação de 7 categorias de desgaste alar, divididas em 5 estações do ano de 3 meses cada, de julho de 1990 a setembro de 1991.....	29
Tabela 4. Análise de Variância comparando o comprimento de asa de machos e fêmeas de <u>Heliconius sara</u> em 5 estações.....	35
Tabela 5. Análise de Variância comparando o comprimento de asa de machos territoriais e machos fora de territórios de <u>Heliconius sara</u> em 5 estações.....	36
Tabela 6. Análise de Variância comparando o comprimento de asa de machos territoriais, machos fora de territórios e fêmeas de <u>Heliconius sara</u> em 5 estações.....	37
Tabela 7. “Intensidade” de interação em machos territoriais de <u>Heliconius sara</u> de acordo com a diferença de tamanho entre residente e intruso, baseado em dados quantitativos.....	39
Tabela 8. “Intensidade” de interação em machos territoriais de <u>Heliconius sara</u> de acordo com a diferença de tamanho entre residente e intruso, baseado em dados semi-quantitativos.....	40

INTRODUÇÃO

COMPORTAMENTO TERRITORIAL

Foi Darwin, em 1871, o primeiro a reconhecer a seleção sexual, ou seja, a seleção de características que favorecem um aumento no número de acasalamentos, através da atração do sexo oposto (seleção intersexual) ou da diminuição de competidores sexuais (seleção intrasexual). Desta forma, a seleção intrasexual pode levar à evolução de características que ajudam determinados machos a vencer em interações agonísticas com outros machos, caso promova o sucesso no acasalamento.

A variável chave que controla a operação da seleção sexual é o investimento parental relativo dos sexos na sua prole e isto determina a razão sexual operacional: a disponibilidade de machos e fêmeas para o acasalamento. Onde um sexo investe consideravelmente mais do que o outro, os membros do sexo que investe menos competem entre si para acasalar com membros do grupo que investe mais (Futuyma, 1986).

Em muitas espécies os machos só contribuem ao sucesso da prole através das suas células sexuais (Trivers, 1972). Assim, eles tentam aumentar o seu sucesso reprodutivo copulando com o maior número possível de fêmeas e o sucesso é determinado pelas interações de competição entre os machos, sendo a seleção de parceiros realizada pelas fêmeas.

Existem espécies que possuem formas diferentes de machos no que se refere às características envolvidas na competição pelo acasalamento: machos que investem pouca energia e machos que investem muita. A existência de machos que possuem um baixo investimento depende da sua capacidade de alcançar sucesso reprodutivo, apesar da falta de superioridade em relação aos outros machos. Cada forma representa estratégias

alternativas com base genética: uma é inferior no combate gastando pouca energia no desenvolvimento de "armas" caras; a outra é superior no combate mas com um alto custo no desenvolvimento desta superioridade (Gadgil, 1972). Os tipos gerais de comportamentos alternativos de machos com fins reprodutivos podem ser analisados através da lógica e da linguagem das estratégias evolutivamente estáveis (Maynard Smith, 1972). Uma estratégia é evolutivamente estável quando uma certa frequência da população a adota e não pode ser invadida pela difusão de qualquer outra estratégia alternativa rara (Maynard Smith & Parker, 1976).

Machos de diversos animais, vertebrados e invertebrados, defendem territórios de acasalamento (Alcock, 1977; Krebs & Davies, 1981). Tais territórios ajudam no afastamento de concorrentes e reduzem a interferência de intrusos no momento do cortejo ou acasalamento (Lederhouse, 1982; Wickman, 1985). Shields (1967) interpretou a defesa de sítios de acasalamento como uma adaptação, facilitando o encontro entre os sexos em baixas densidades, podendo o comportamento territorial ser abandonado nos períodos em que a densidade populacional aumenta (Alcock & O'Neill, 1986). Os sítios territoriais são limitantes e rapidamente são reocupados quando um dono original morre ou é removido experimentalmente (Moore, 1964; Davies, 1978; Bitzer & Shaw, 1979; Knapton, 1985).

A evolução do comportamento territorial no qual um animal gasta seu tempo e energia interagindo com outros para defender seu território, só é possível de ser interpretada dentro da teoria de Seleção Natural se os benefícios obtidos com a territorialidade são maiores que os obtidos com um comportamento alternativo (Brown, 1964). Conseqüentemente, o comportamento territorial deve proporcionar vantagens na obtenção de recursos (Davies & Houston, 1984) ou aumento em aptidão que compense o tempo e energia gastos.

Pelo menos desde o século XVII sabe-se que algumas aves têm o instinto de considerar próprio um território e defendê-lo. Entretanto, o conceito de territorialidade na sua forma moderna, foi proposto por Howard apenas em 1920 no seu livro sobre territorialidade em aves. Noble (1939) definiu território como uma área de vida exclusiva resultando de um comportamento de defesa. Outros autores definiram território como uma área de uso exclusivo, seja por defesa ou por “evitação” (Pitelka, 1959; Schoener, 1968). Já Baker (1972) definiu um território como uma área limitada, ocupada e defendida por um animal ou um grupo de animais, durante um período de tempo. Portanto, existem três qualidades fundamentais que caracterizam um território: 1) local fixo, podendo mudar ligeiramente de tempo em tempo, 2) atos de defesa territorial realizados pelo dono e que provocam a evitação ou a fuga dos rivais e 3) área exclusiva com respeito aos rivais.

A defesa de uma área pode incluir tanto a defesa de fato, atacando ou a ameaçando ao rival intruso, como alguns atos que identificam o dono do território e fazem conspícua a sua presença, como vocalizações, exibições ou diversos tipos de marcas olfativas ou sinais (Brown & Orians, 1970; Krebs & Dawkins, 1984).

A territorialidade depende da capacidade de aprendizagem dos animais para reduzir a frequência de conflitos entre os indivíduos (Krebs & Davies, 1981; Krebs & Dawkins, 1984) embora continuem existindo brigas. Ao se estabelecer um território, existe um ponto intermediário entre a luta contínua pela defesa e o respeito total do “acordo” por parte dos intrusos (Davies, 1978; Parker, 1978). Mas existem dificuldades em diferenciar os territórios que são mantidos principalmente por combate físico e aqueles em que a exclusão é mais devida ao uso de normas (Davies e Houston, 1984).

A territorialidade pode ser associada à formação de “leks”, que são agregações de machos visitadas por fêmeas a fim de escolher machos com melhores qualidades para acasalar (seleção intersexual). Isto faz com que as fêmeas que chegam na área tendem a acasalar com um número relativamente pequeno de machos (Partridge & Halliday, 1984).

As fêmeas são atraídas à distância pelas exibições dos machos (Vehrencamp & Bradbury, 1984) ou elas aprendem a reconhecer o local, que é fixo. Em insetos, os “leks” se formam em pontos onde ocorrem fêmeas receptivas e os machos lutam entre eles para dominar estes pontos (seleção intrasexual).

O comportamento territorial é conhecido em várias ordens de insetos (lepidópteros, odonatas, ortópteros, hemípteros, coleópteros, himenópteros, dípteros, (ver revisão de Fitzpatrick & Wellington, 1983) homópteros (Whitham, 1979) e tisanópteros (Crespi, 1986)). Insetos freqüentemente utilizam “sítios de encontro” onde ocorrem os acasalamentos (Baker, 1983; Fitzpatrick & Wellington, 1983). Machos territoriais freqüentemente se agrupam em áreas comuns, normalmente em lugares de destaque, onde se exibem para as fêmeas (Lederhouse, 1982; Knapton, 1985).

A escolha dos sítios e o comportamento associado são tipicamente especializados e ritualizados. Machos de algumas espécies defendem territórios ao redor de áreas onde fêmeas se concentram (Parker, 1978), podendo ser lugares exclusivos para o acasalamento ou com algum recurso procurado pelas fêmeas como alimento (Jaycox, 1967; Alcock, 1990) ou sítio de oviposição (Dobson, 1962; Baker, 1972; Rosenberg & Enquist, 1991).

Machos de várias espécies de insetos defendem sítios de eclosão de fêmeas (“ninhos”) na espera de fêmeas virgens. Alcock (1975) relatou este comportamento na vespa Philanthus multimaculatus, no qual os machos defendem poleiros desde onde vigiam as pupas de fêmeas na expectativa do acasalamento. Machos do ninfalídeo Asterocampa leilia defendem sítios próximos da planta hospedeira, onde são aumentados os encontros com fêmeas virgens, que estão emergindo no local (Rutowski & Gilchrist, 1988).

Também existem sítios de encontro em elevações topográficas, de fácil localização. Um comportamento comum em borboletas é o de machos voarem até topos de morros ou de árvores altas, ou em torno de árvores isoladas, onde ficam patrulhando ou empoleirados esperando a chegada de fêmeas receptivas (Shields, 1967; Alcock, 1983; Alcock & O'Neill, 1986; Pinheiro, 1990).

Machos de outras espécies de borboletas usam como sítios de encontro e defendem áreas ensolaradas ou de microclima favorável (Davies, 1978; Wickman & Wiklund, 1983; Alcock, 1988; Alcock & Gwyne, 1988). Na Suécia, lugares ensolarados são atrativos para machos e fêmeas de Pararge aegerea quando a temperatura é baixa, de modo que a importância como sítios de encontro diminui nos períodos mais quentes do ano (Wickman & Wiklund, 1983).

Existem poucos estudos sobre territorialidade em borboletas tropicais, sendo conhecida a defesa de sítios territoriais nos heliconíneos Heliconius sara, H. leucadia e Eueides tales (Benson et al., 1989), nos hesperídeos Celaenorrhinus approximatus e Astraptes galesus e no riodinídeo Mesosemia asa (Alcock, 1988) e nos papilionídeos Papilio thoas, Battus polydamas e Eurytides orthosilaus (Pinheiro, 1990).

ASSIMETRIAS CORRELACIONADAS E TAMANHO DO CORPO

O tamanho do corpo dos animais está relacionado com uma série de características metabólicas e ecológicas, tais como duração da vida, respiração, locomoção, fecundidade, densidade populacional e abundância (Peters, 1983; Calder, 1984). A massa corporal também pode indicar a habilidade de luta em confrontos agonísticos intraespecíficos, por estar relacionado à força física (Archer, 1988) e é geralmente aceito que os indivíduos de maior porte são superiores nos conflitos, como produto da seleção intersexual. Nas disputas por territórios de acasalamento, os indivíduos grandes freqüentemente possuem vantagens decisivas (insetos em geral: O'Neill, 1983; Harvey & Corbet, 1985; Crespi, 1986; Hoffmann, 1987; Hastings, 1989; Alcock, 1990, 1993; Otronen, 1990; borboletas: Wickman, 1985; Rosenberg & Enquist, 1991).

As disputas, maioritariamente, são assimétricas, existindo uma vantagem para um ou outro indivíduo na resolução dos conflitos devido a certas características: indivíduos grandes podem ganhar mais facilmente em uma interação (Maynard Smith & Parker, 1976) ou indivíduos com experiência a priori (Otronen, 1990). Nos casos em que os indivíduos em conflito são territoriais, existe uma vantagem adicional que beneficia o dono do território, devido a uma “assimetria não correlacionada”, ao ter maior “vontade” de persistir numa briga (Davies, 1978). No caso do residente ter vantagens físicas com respeito ao seu oponente, ele domina o conflito provocando a desistência do rival. No caso em que as características dos oponentes estão equilibradas, podem ocorrer aumentos gradativos na intensidade das interações, o que indica uma falta de superioridade dos residentes (Maynard Smith & Parker, 1976; Otronen, 1990). Assim, um aumento em intensidade das brigas, medida pela sua duração ou outros critérios comportamentais (Rosenberg & Enquist, 1991; Faber & Baylis, 1993), indica uma redução na vantagem do residente ou uma maior simetria entre os oponentes.

Existe um grande número de estudos demonstrando que maior tamanho corporal favorece a vitória em interações territoriais em insetos. Por exemplo, nas vespas Philanthus crabroniformis e P. pulcher, machos relativamente maiores vencem encontros territoriais (O' Neill, 1983); nas libélulas Pyrrhosoma nymphula os machos maiores ganham mais vezes nas disputas territoriais e conseguem maior número de acasalamentos (Harvey & Corbet, 1985). Hoffmann (1987) observou que os machos maiores de Drosophila melanogaster e D. simulans são mais avantajados em conflitos territoriais.

Trabalhos realizados em borboletas mostram um padrão similar. Wickman (1985) trabalhando com Coenonympha pamphilus (Satyrinae) observou que os machos grandes defendem territórios e tendem a acasalar mais do que os pequenos. Na borboleta Limenitis weidemeyerii (Nymphalinae) machos relativamente maiores têm maior êxito na conquista e defesa de territórios e o tempo de duração de um encontro agonístico é menor

quanto maior é a assimetria no tamanho dos indivíduos em interação (Rosenberg & Enquist, 1991).

Existem poucos dados indicando que indivíduos menores podem ser favorecidos pela seleção intrasexual. Na libélula Libellula quadrimaculata o comprimento de asa dos machos territoriais é ligeiramente menor que nos machos satélites sem territórios (Convey, 1989), sugerindo que os machos maiores desta espécie são menos capazes de manter territórios. Em dípteros chironomídeos, que não estão associados a conflitos territoriais, os machos menores são mais bem sucedidos nos acasalamentos que os grandes (McLachlan & Allen, 1987). McLachlan & Neems (1989) encontraram nos machos destas espécies duas formas de aproximação às fêmeas, dependendo do tamanho do corpo: os grandes são ativos em enxames, onde as fêmeas vão para acasalar; os pequenos não conseguem entrar nos enxames e ficam na vegetação adjacente onde interceptam fêmeas e acasalam. Nestes insetos, a habilidade acrobática dos machos pequenos parece contribuir na obtenção de maior sucesso no acasalamento.

O tamanho do corpo dos insetos pode ser avaliado por meio do comprimento do corpo (Janzen & Schoener, 1968; May, 1982) ou comprimento e largura do corpo (Rios & Hernández, 1993). O comprimento da asa de uma determinada espécie de inseto é normalmente correlacionado com peso (massa) corporal (Southwood, 1978) e em borboletas o comprimento alar é freqüentemente utilizado como uma medida de tamanho (Wickman, 1985; Rosenberg & Enquist, 1991; Deinert et al., 1994). Em borboletas do gênero Heliconius existe uma alta correlação entre o comprimento das asas anteriores e o comprimento do corpo (Deinert et al., 1994), sendo portanto uma medida adequada do tamanho nestes insetos.

CARACTERÍSTICAS DE Heliconius sara

A borboleta neotropical Heliconius sara (Fabricius, 1793) (Nymphalinae: Heliconiini) (ver Fig. 3) vive associada ao interior e às margens de florestas tropicais e subtropicais (Brown, 1981) com várias subespécies encontradas desde o México até o Sul do Brasil (Emsley, 1963; DeVries, 1987). H. sara apseudes (Hübner, 1806) ocorre em Mata Atlântica desde Rio Grande do Norte até Rio Grande do Sul (Brown & Mielke, 1972).

As espécies de Heliconius se reproduzem continuamente durante o ano inteiro, sem períodos de diapausa, havendo sobreposição de gerações. Os adultos de muitas espécies ocupam áreas de vida com algumas centenas de metros de extensão e freqüentemente se alimentam das mesmas flores em um caminho memorizado que percorrem diariamente (Gilbert, 1972; Boggs et al., 1981; Waller & Gilbert, 1982). Diversas espécies formam “dormitórios” nos quais os mesmos indivíduos se agrupam diariamente para passar a noite (Crane, 1957; Benson, 1972; Ehrlich & Gilbert, 1973; Turner, 1975; Smiley, 1978).

As larvas de Heliconius aparentemente se alimentam exclusivamente de plantas da família Passifloraceae (Turner, 1975; Gilbert, 1975; Benson et al., 1975; Smiley, 1978). As fêmeas de Heliconius sara colocam seus ovos agrupados nos brotos de algumas espécies de Passiflora, incluindo P. auriculata e P. rhamnifolia (Brown & Mielke, 1972), e em Tetrastylis ovalis (Benson et al., 1975), geralmente em plantas robustas que possuem muitas folhas. A fêmea deposita em torno de 15 a 40 ovos amarelos por postura e as larvas desenvolvem-se gregariamente, empupando umas próximas das outras (Brown, 1981).

Poucos dias antes da eclosão dos adultos, as pupas das fêmeas começam a liberar feromônio de atração de machos (Gilbert, 1975) e vários deles podem pendurar-se na pupa na espera de uma oportunidade para acasalar. Aparentemente, as fêmeas de H. sara,

assim como outros Heliconius (Gilbert, 1976; Deinert et al., 1994), só acasalam uma vez durante sua vida. Em Heliconius hewitsoni, e possivelmente em outras espécies do gênero que acasalam no momento da saída da pupa das fêmeas, a seleção favorece os machos maiores na competição pelo posicionamento sobre a pupa (Deinert et al., 1994).

Os adultos de Heliconius alimentam-se de pólen e néctar (Gilbert, 1972) e os aminoácidos obtidos são usados na produção de ovos. Nestas espécies, a fecundidade não é limitada pelas reservas acumuladas pelas larvas, pois a oogênese continua é mantida pela suplementação de aminoácidos do pólen (Dunlap-Pianka et al., 1977). Os adultos de algumas espécies de Heliconius chegam a viver mais de seis meses na natureza (Gilbert, 1972; Ehrlich & Gilbert, 1973) o que é ajudado por características como impalatabilidade e aposematismo (Brower et al., 1963; Benson, 1971). Nahrstedt & Davis (1981) documentaram a presença de glicosídeos cianogênicos em Heliconius e sugeriram que estas substâncias são responsáveis pela impalatabilidade.

Benson et al. (1989) descreveram o comportamento territorial de Heliconius sara no Sul do Pará, comportamento essencialmente idêntico ao que ocorre no Espírito Santo (W. Benson e M. Hernández, obs. pessoal), enquanto na Costa Rica faltam alguns componentes do comportamento observado no Brasil (W. Benson, com. pessoal). Os machos de H. sara defendem territórios de acasalamento em lugares abertos e ensolarados durante a manhã. Machos territoriais voam a uma altura de 2 a 5 m do chão em clareiras ao longo de trilhas ou margens de floresta. Os territórios, normalmente delimitados por vegetação baixa e fechados por árvores de maior tamanho, têm um comprimento de cerca de 10 a 15 m e parecem ser sítios convencionais de encontro entre os sexos, uma vez que não foram constatados recursos tais como fontes de néctar ou pólen (Benson et al., 1989).

O período em que os machos são encontrados patrulhando ou empoleirados compreende a manhã, prolongando-se até o início da tarde, período no qual as fêmeas recém emergidas devem voar pela primeira vez. Os machos territoriais não se alimentam nem participam de outras atividades durante o período territorial (Benson et al., 1989).

Tipicamente, um macho territorial vigia seu território patrulhando a área ou pousado em um poleiro, de onde percebe e reage aos movimentos de intrusos. No momento da aproximação de outra borboleta com características similares, aproxima-se dela e no caso do intruso ser um macho da mesma espécie, ele quase sempre é expulso. O residente freqüentemente afasta o invasor usando um vôo estereotipado que consiste em se posicionar embaixo dele e, com vôos curtos circulares, distanciá-lo do local em baixa velocidade. Normalmente o dono do território acompanha o intruso 10 a 20 m fora do território antes de voltar à sua posição inicial (Benson *et al.*, 1989).

A presença do feromônio de atração liberado pelas pupas junto a uma população limitada de machos adultos é fundamental para a existência de territorialidade adaptativa em *H. sara* e outras espécies de biologia similar (Benson *et al.*, 1989). De acordo com esta hipótese, devido ao desenvolvimento em grupo, as fêmeas de *H. sara* nem sempre conseguem acasalar na saída da pupa por falta de um número suficiente de machos na área, dispersando-se à procura de machos em clareiras mais distantes da mata. As clareiras que tais fêmeas visitariam preferencialmente seriam os sítios de encontro escolhidos e defendidos pelos machos.

Observações preliminares indicam que, em *Heliconius sara*, os machos territoriais são freqüentemente pequenos em termos absolutos. As diferenças de tamanho são facilmente observáveis a olho nu quando comparados residente e intruso durante uma interação territorial.

Não é conhecido durante quanto tempo um indivíduo de *H. sara* pode retornar para defender um determinado território ou se existem épocas em que não se manifesta comportamento territorial. Nos trópicos úmidos, as condições abióticas não devem restringir o comportamento territorial a uma determinada época; borboletas de clima temperado só podem defender territórios em períodos suficientemente quentes que permitem a atividade dos indivíduos (Wickman, 1985). Estudos em regiões temperadas mostraram que borboletas territoriais normalmente utilizam um determinado território por

períodos de algumas horas, retornando diariamente por até um mês dependendo da espécie (Parker, 1978; Lederhouse, 1982; Knapton, 1985; Alcock & O'Neill, 1986). Existem poucos trabalhos sobre territorialidade em borboletas tropicais e todos foram sazonalmente restritos enquanto - em geral - os insetos são ativos durante o ano inteiro (Alcock, 1988; Benson et al., 1989; Pinheiro, 1990).

O objetivo geral desta pesquisa foi aprofundar a compreensão da evolução e do significado adaptativo do comportamento territorial de Heliconius sara. Desta forma procurou-se:

- * Definir a distribuição espacial de territórios e a influência das plantas hospedeiras nesta distribuição, analisando a variação anual de territórios e sua frequência de ocupação.
- * Avaliar a longevidade de machos territoriais, a distribuição de idades e a fidelidade a territórios específicos através do tempo.
- * Caracterizar a população de Heliconius sara quanto ao tamanho de machos e fêmeas e de machos territoriais e machos fora de territórios, controlado por época do ano.
- * Avaliar a relação entre o tamanho dos indivíduos e o padrão de sucesso e intensidade dos conflitos entre machos que disputam territórios.
- * Testar a eficiência de ocupação de territórios e definir o tamanho dos indivíduos que estão a procura de territórios.

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido na Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce (Reserva Florestal de Linhares) localizada em 19° 10' latitude S e 40° 03' longitude W, 30 km ao norte da cidade de Linhares, Estado de Espírito Santo, Brasil (Fig. 1). A Reserva fica em uma planície costeira com altitude em torno de 50 m. A cobertura vegetal é formada por Floresta de Tabuleiros, na classificação de Rizzini (1979).

A Reserva protege um remanescente de Mata Atlântica com mais de 150 km² de floresta pouco perturbada, possuindo um amplo sistema de estradas de acesso, em linhas retas. As observações e experimentos foram desenvolvidos em um trecho de margem da "Estrada do Flamengo", uma estrada de terra com pouca movimentação que corta à Reserva em direção Leste - Oeste.

Os territórios de Heliconius sara concentram-se nas regiões de margem de estrada. A vegetação nestas áreas consiste de plantas herbáceas e arbustos, formando áreas relativamente abertas, embora o desenvolvimento das plantas seja bastante variável, com trechos abertos mais ensolarados e trechos parcialmente fechados pelas copas das árvores (Fig. 2).

O clima na região é quente e úmido no verão e seco com temperaturas um pouco mais amenas no inverno. A pluviosidade fica em torno de 1400 mm anuais, com estação seca de maio a setembro e temperatura média anual de 23° C (Peixoto & Gentry, 1990). Quando foi realizada esta pesquisa, em 1991 houve estações chuvosa e seca bem marcadas, enquanto 1993 foi predominantemente seco. Os dados foram obtidos na Estação Meteorológica da Reserva a uma distância aproximada de 6 km da área de estudo.

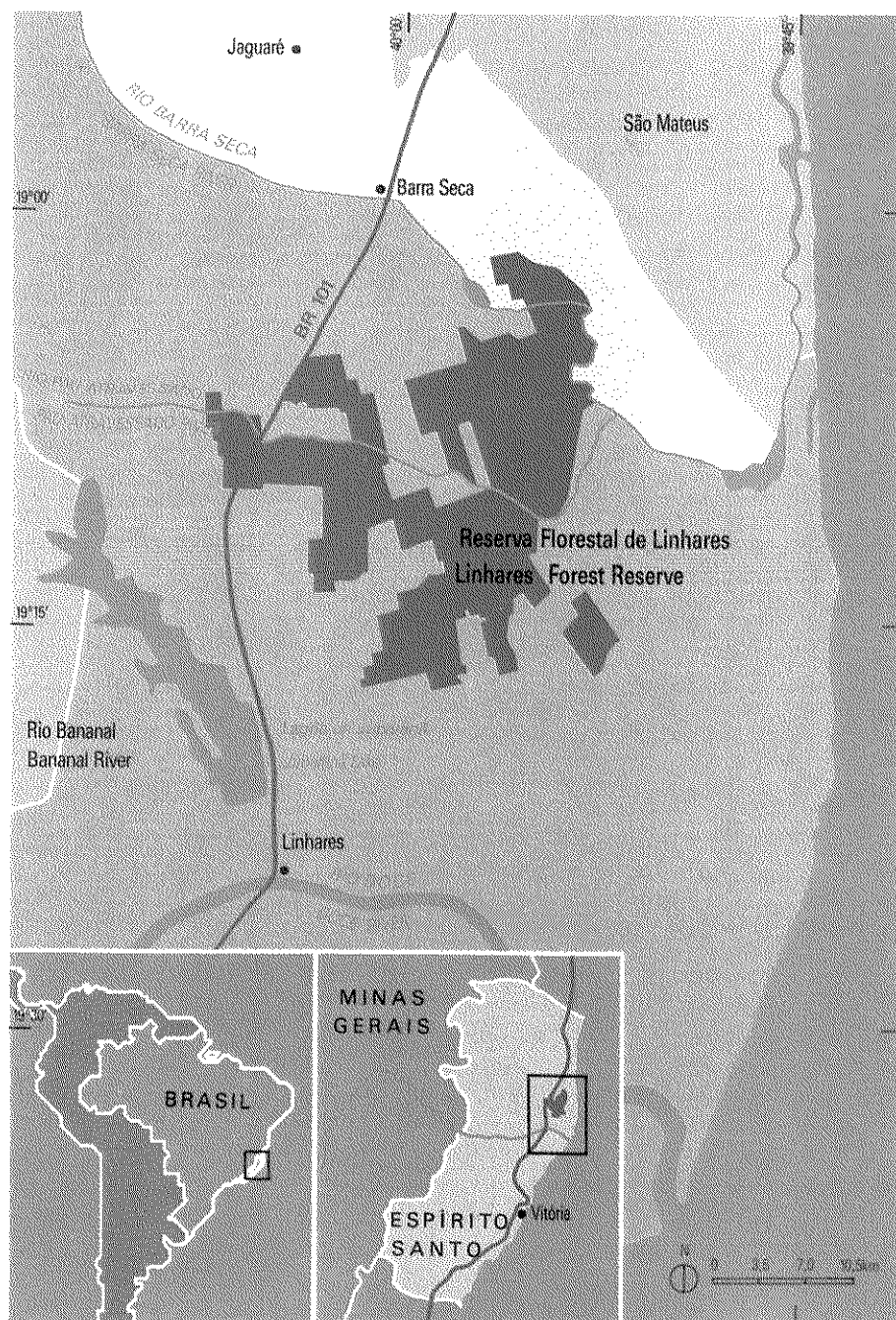


Figura 1. Localização da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, no Estado de Espírito Santo, no Sudeste do Brasil.



Figura 2. Vista da área de estudo na "Estrada do Flamengo" dentro da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce. Nestas áreas de margens de estradas localizam-se preferencialmente os territórios de H. sara.

MATERIAIS E MÉTODOS

ESTUDO POPULACIONAL

Entre setembro de 1990 e setembro de 1991 (13 meses) visitei mensalmente à área de estudo por períodos de 4 a 6 dias consecutivos, somando 63 dias de observação. Durante as visitas, usando borboletas marcadas, mapeei os territórios e avaliei a fidelidade aos sítios territoriais e a longevidade dos indivíduos. Também acompanhei as variações de tamanhos de fêmeas, machos territoriais e machos fora de territórios a partir de medidas de comprimento alar.

As análises de longevidade e de variação de tamanho dos indivíduos ao longo do ano incluem indivíduos marcados por W.W. Benson (com. pessoal) na mesma área durante os meses de julho e agosto de 1990, ficando um total de 15 meses de observação, divididos em 5 estações de 3 meses.

Marquei, de 50 em 50 m, usando uma trena e fitas coloridas, um trecho de 3,2 km na “Estrada do Flamengo” (aproximadamente entre a “Torre de Observação” e a “Estrada da Bicuiba”). Percorri este trajeto duas vezes por dia na procura de borboletas, iniciando o percurso às 9 h e finalizando em torno das 14 h, com o fim de cobrir o período em que os machos de H. sara defendem territórios. O fato da região ser bastante plana e a vegetação dentro da Reserva ser similar em várias áreas reduz a influência de heterogeneidade espacial nas observações.

Para investigar a possível associação entre territórios e a localização das plantas hospedeiras, mapeei as plantas visíveis na área, em uma faixa de aproximadamente 4 m de cada lado da estrada. Registrei suas posições em um mapa do trajeto com uma precisão de 5 m.

Para permitir um acompanhamento espacial e temporal dos indivíduos de H. sara, cada indivíduo capturado recebeu uma marcação individual. As borboletas, capturadas com rede entomológica e manipuladas com ajuda de uma pinça plana, receberam um código que consistia numa letra e um número, escrito com caneta capilar tipo "Rapidograph" com tinta nanquim, nas partes claras da superfície inferior das asas anteriores.

Os indivíduos territoriais, facilmente reconhecíveis pelo seu comportamento, receberam adicionalmente uma marcação especial para permitir a sua identificação à distância. Coloquei marcas de várias cores localizadas em diferentes partes das asas das borboletas, pintadas com tinta de aerodelismo "Floquil" e canetas de ponta porosa (baseado em Ehrlich & Davidson, 1960), o que permitiu uma posterior identificação individual, sem precisar recapturar o indivíduo com a rede ("recaptura visual") (Fig. 3). Assim foi evitado o estresse e o possível afastamento dos indivíduos devido a recapturas sucessivas (Mallet *et al.*, 1987). Também o uso de binóculos facilitou a identificação de indivíduos e a sua observação à distância.

Para cada indivíduo de H. sara capturado registrei:

- * Data e horário.
- * Localização, para fim de mapeamento.
- * Presença (ou não) de comportamento territorial.
- * O sexo do indivíduo, determinado através do exame da genitália externa.
- * O comprimento da asa anterior, medido com régua milimetrada desde a articulação da asa no tórax (indicada por uma proeminência perpendicular ao eixo da asa) até o ápice da asa, estimando o comprimento com uma precisão de 0,5 mm.
- * Os danos apresentados nas asas, registrados através de um desenho das asas de cada borboleta.

* O desgaste das escamas das asas, como uma medida do tempo relativo de vida (segundo Watt et al., 1977), dividido em sete classes:

MN - muito novo: asas sem desgaste e ainda incompletamente endurecidas

N - novo: sem desgaste mas com asas rígidas

NI - novo-intermediário: asas com desgaste pequeno

I - intermediário: asas com perda de escamas associado a alguns danos

IV - intermediário-velho: asas desgastadas e com pouco brilho

V - velho: asas com forte perda de escamas, de aspecto fosco

MV - muito velho: com muita perda de escamas deixando os indivíduos opacos, freqüentemente associado com grandes danos nas asas.

Este parâmetro foi usado como um indicador comparativo da idade das borboletas, apesar de não corresponder cada classe a um tempo determinado.



Figura 3. Heliconius sara marcado para identificação à distância. Machos e fêmeas idênticos.

ESTUDO COMPORTAMENTAL

A segunda parte do trabalho focaliza o tamanho dos indivíduos envolvidos em encontros agonísticos e em ocupação de territórios vazios. Observei brigas por territórios entre machos territoriais e intrusos, com a finalidade de avaliar assimetrias na ocupação de territórios e fiz experimentos de remoção de indivíduos territoriais para medir o tamanho dos machos que estão à procura de territórios vazios.

Em seis visitas à Reserva durante o ano 1993, com duração de 9, 12, 14, 12, 9, e 9 dias respectivamente (65 dias de observação), realizei os estudos ao longo de um trecho de 1,5 km da área original. Percorri o trajeto na procura de H. sara para marcação e coleta de dados individuais, como descrito anteriormente.

Usando observações de indivíduos marcados, calculei as diferenças de tamanho (comprimento de asa) entre os residentes dos territórios e os intrusos com os quais interagiram. Para estas observações em encontros agonísticos foram utilizados 20 residentes, de diferentes tamanhos e escolhidos arbitrariamente, que tinham sido registrados no mesmo sítio territorial pelo menos uma vez antes do início das observações.

Para testar se tamanho é uma assimetria correlacionada nos confrontos territoriais, registrei a variação da intensidade das interações entre residentes e invasores de tamanho conhecido. A intensidade das interações foi medida de acordo com uma escala baseada na seqüência de comportamentos típicos da espécie, na qual, normalmente, o macho residente ao perceber um intruso, voa até seu encontro e no caso do intruso não abandonar o território começa uma “dança” onde, descrevendo círculos, um macho vai se posicionando embaixo do outro. Assim, por meio destas perseguições, eles vão progressivamente se aproximando ao chão, onde podem ficar algumas dezenas de segundos voando em círculos. O conflito se define quando o ganhador consegue manter sua posição embaixo do oponente e “empurrá-lo” com movimentos ascendentes até conseguir “levá-lo” para longe do território. Produto deste comportamento, os conflitos foram medidos de acordo

com o grau de intensidade da interação. Assim, foram definidas três categorias de interação:

Fraca: o dono do território se aproxima do intruso e o expulsa com facilidade e rapidez, sem diminuir a sua distância em relação ao nível do chão.

Média: o dono do território persegue o intruso e é capaz de descer até uma distância de 2 metros de altura em relação ao nível do chão.

Forte: o dono do território persegue o intruso até o chão onde ambos ficam voando em círculos.

Quando além do residente, o intruso possuía uma marca de identificação, calculei os tamanhos absolutos e relativos do dono e do intruso. Para intrusos não marcados, avaliei o seu tamanho relativo visualmente em comparação ao tamanho do residente (menor, igual, maior), permitindo uma medida semi - quantitativa de diferença de tamanho entre eles.

Para avaliar a eficiência na ocupação de territórios através da sua demanda e o tamanho dos indivíduos à procura de territórios vazios, realizei um experimento manipulativo. Indivíduos observados durante pelo menos 2 dias consecutivos defendendo o mesmo território foram removidos e guardados dentro de um pote, no mesmo lugar e à sombra, por aproximadamente 1 h. A remoção foi realizada entre 9:00 e 11:00 h da manhã e após o período de remoção observei se algum novo indivíduo territorial tinha chegado a defender o território vazio. No caso do território ter sido ocupado, foi registrada a marca do indivíduo ou, no caso de não possuí-la, foi capturado e medido. A partir deste experimento analisei o tamanho dos indivíduos que estavam procurando territórios efetivamente, além do sucesso de novos donos e se o dono original conseguia voltar a defender seu território após a remoção.

A análise dos dados foi feita usando o pacote estatístico SYSTAT versão 5.2 em microcomputador.

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS DOS TERRITÓRIOS DE Heliconius sara

Entre setembro de 1990 e setembro de 1991, em 57 dias de coleta de dados, mapeei 79 territórios de H. sara nos 3,2 km de estrada. Os territórios se distribuíram de forma espalhada ao longo de toda a área, sem haver agrupamentos territoriais que pudessem ser caracterizados como "lek" (Fig. 4). Existiu uma tendência de haver menos territórios nas áreas mais secas e sem arbustos altos, com a vegetação alta mais afastada da estrada, como no caso entre os 200 e 800 m e entre os 2500 e 2800 m (Fig. 4).

A planta hospedeira de H. sara na área de estudo, Passiflora pentagona Masters (identificada por A.C. Cervi), não mostrou qualquer relação espacial com as posições dos territórios ou a sua frequência de ocupação (Fig. 4).

O território com maior frequência de ocupação, localizado nos 3140 m, esteve ocupado 35 vezes, ou seja, mais de 60% dos dias de observação (Apêndice 1). Existem, portanto, territórios que aparentemente são reconhecidos como melhores e que são utilizados mais frequentemente (Fig. 5).

O número de territórios ocupados nos diferentes dias variou de 2 a 18, sendo a média de ocupação diária de 7,8 (e.p. = 0,44), havendo portanto, em média, 2,4 borboletas territoriais por km de estrada por dia.

A média diária, durante os meses de observação, de borboletas que se encontravam defendendo territórios variou de 5,0 a 10,4 indivíduos ao longo do ano (Fig. 6); cada ponto da figura 6 representa uma média de 2 a 5 dias (Apêndice 2). Observa-se uma tendência a haver menos territórios no meio do ano, mas uma análise de variância dos dados mostra que a variação mês a mês não é significativa ($P = 0,057$) (Tabela 1), sugerindo que a sazonalidade pouco afeta o número de territórios ocupados.

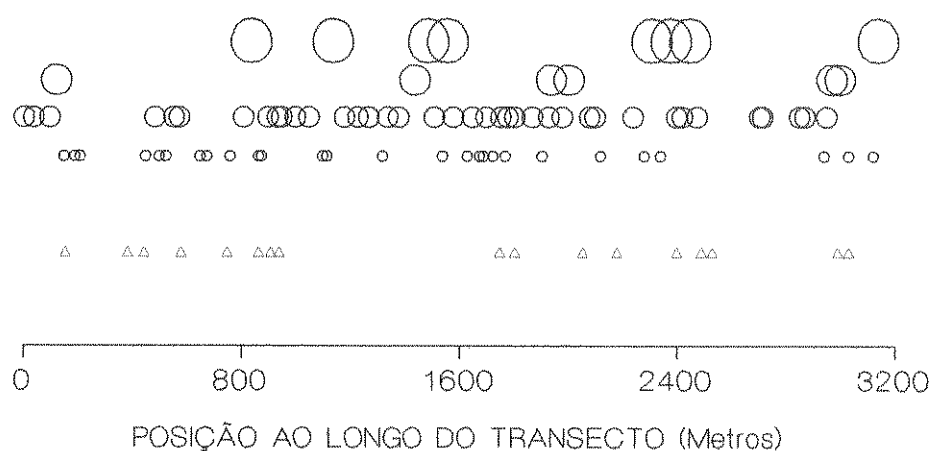


Figura 4. Mapa esquemático da localização de territórios de *Heliconius sara* ao longo de um transecto de 3200 m na Reserva Florestal da CVRD, com sua frequência de ocupação em 57 recenseamentos diários realizados entre setembro de 1990 e setembro de 1991. Entre os 200 e 800 m e entre os 2500 e 2800 m a vegetação alta estava afastada da estrada.

△ : Localização de plantas hospedeiras.

Frequência de ocupação de territórios:

- = 1 a 2 vezes
- = 3 a 8 vezes
- = 9 a 15 vezes
- = > 15 vezes

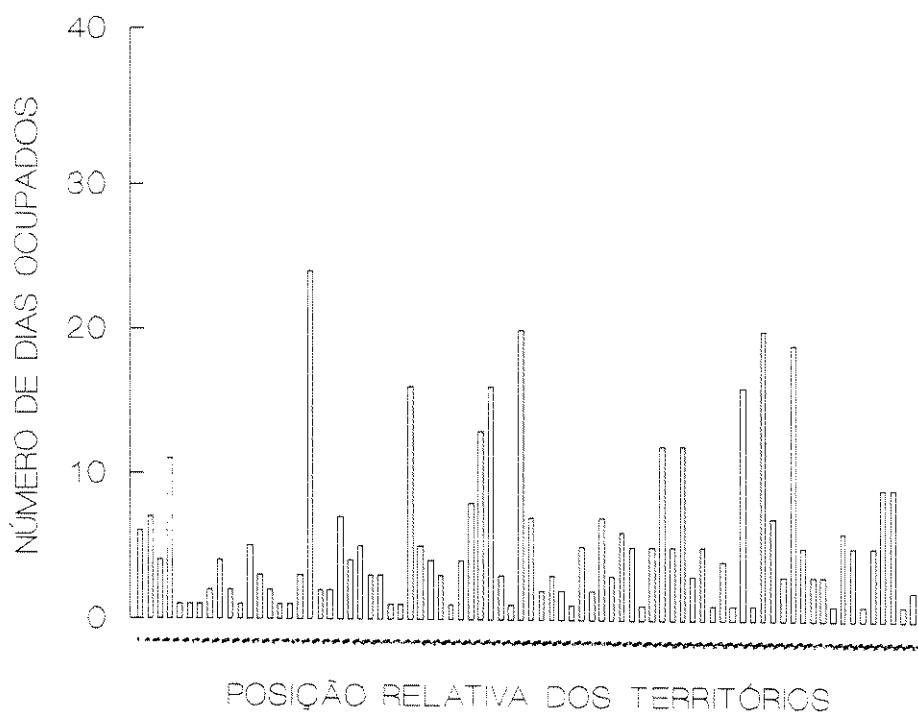


Figura 5. Dias de ocupação de 79 territórios ao longo de um transecto de 3,2 km em 57 dias de observação.

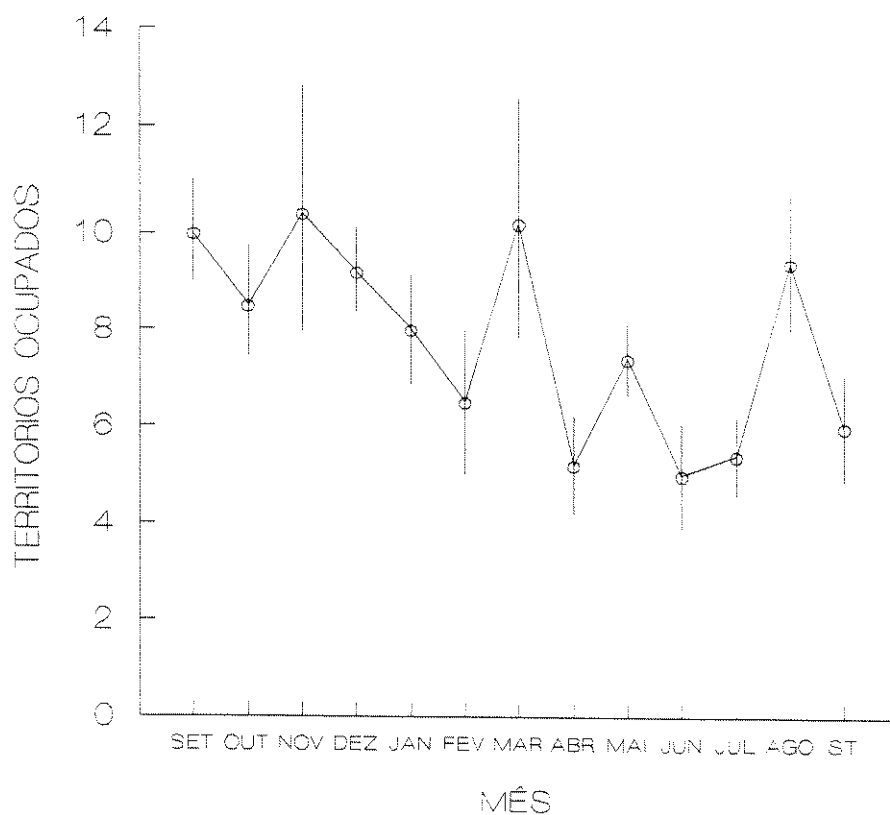


Figura 6. Médias diárias de machos de *Heliconius sara* observados defendendo territórios durante levantamentos mensais por um período de 13 meses ao longo de um trecho de 3,2 km de estrada na Reserva Florestal da CVRD. As linhas verticais representam ± 1 erro padrão da média.

Tabela 1. Análise de Variância comparando o número de territórios ocupados cada dia através dos 13 meses estudados (setembro de 1990 a setembro de 1991).

FONTE DE VARIACÃO	Soma dos Quadrados	g. l.	Média Quadrática	F	P
MESES	214,82	12	17,90	1,93	0,057
ERRO	408,65	44	9,29	-	-

CARACTERÍSTICAS DA POPULAÇÃO DE Heliconius sara

Os 155 indivíduos de Heliconius sara territoriais capturados foram do sexo masculino e 74 deles foram vistos novamente após a marcação. Destes indivíduos, 10 defenderam territórios por períodos maiores que 1 mês, 6 defenderam entre 1 e 2 meses e 4 indivíduos entre 2 e 3 meses (Tabela 2). Ainda que os indivíduos geralmente retornassem ao mesmo sítio em dias consecutivos, somente 1 destes 10 machos defendeu sempre o mesmo território. Porém, os territórios usados seqüencialmente foram vizinhos, havendo um distanciamento de 20 a 140 m entre eles. A única exceção foi de um macho que defendeu em dias seguidos territórios distanciados 450 m entre si. O período máximo de defesa de território foi cerca de 2,5 meses, sendo que o indivíduo envolvido (S3) usou três territórios diferentes, embora próximos (Tabela 2).

A longevidade dos adultos de H. sara pode chegar a 3 meses; observei um macho marcado em 9 de junho defendendo territórios desde 7 de agosto até a última observação em 13 de setembro.

Tabela 2. Machos de *Heliconius sara* observados defendendo territórios por períodos maiores que 1 mês.

CÓDIGO DO INDIVÍDUO	TEMPO DE DEFESA (dias) *	Nº DE DIAS VISTO DEFENDENDO UM TERRITÓRIO	Nº DE TERRITÓRIOS DEFENDIDOS	DISTÂNCIA MÁXIMA ENTRE TERRITÓRIOS UTILIZADOS EM OBSERVAÇÕES CONSECUTIVAS (m)
S3	78	10	4	100
C4	66	8	3	30
C7	63	9	2	20
S1	52	11	3	35
E3	37	5	3	90
D8	35	6	3	40
L3	35	5	1	-
D5	33	3	2	85
E4	32	3	2	450
F8	32	6	3	140

* = número de dias entre o primeiro e o último registro de territorialidade do indivíduo

Entre julho de 1990 e setembro de 1991 avalei o desgaste alar de 255 indivíduos de H. sara de ambos sexos. Os dados agrupados por estação do ano não mostraram claras diferenças entre épocas do ano (Tabela 3). As altas frequências de indivíduos Novos, Novos-intermediários e Intermediários comparadas com Muito novo sugere que a duração da primeira categoria é relativamente curta quando comparada com os estádios posteriores. As categorias velhas, que incluem Intermediário-velho, Velho e Muito velho, são provavelmente mais raras devido à mortalidade cumulativa (Fig. 7).

Os dados de machos ($n = 230$) e fêmeas ($n = 25$) apresentam uma grande desigualdade quanto ao número de indivíduos devido a que o esforço amostral favoreceu a captura de machos territoriais, por isto o desvio na razão sexual é grande (Fig. 7).

A distribuição do desgaste alar dos machos territoriais apresenta o mesmo padrão, com indivíduos desde muito novos até muito velhos, demonstrando que o comportamento territorial é mantido durante toda a vida sexualmente reprodutiva, de forma independente de idade ou aprendizagem.

Tabela 3. Número de indivíduos e porcentagem do total em cada estação (entre parênteses) de 7 categorias de desgaste alar, divididas em 5 estações do ano de 3 meses cada, de julho de 1990 a setembro de 1991. Os dados entre colchetes [...] representam a porcentagem de indivíduos do total por cada categoria. Os 255 indivíduos coletados foram classificados nas categorias: MN: muito novo; N: novo; NI: novo-intermediário; I: intermediário; IV: intermediário-velho; V: velho; MV: muito velho.

ESTAÇÃO	CATEGORIA DE DESGASTE ALAR							TOTAL
	MN (%)	N (%)	NI (%)	I (%)	IV (%)	V (%)	MV (%)	
INVERNO	1 (2)	13 (29)	10 (22)	13 (29)	4 (9)	4 (9)	0 (0)	45
PRIMAVERA	7 (11)	16 (26)	13 (21)	13 (21)	5 (8)	6 (10)	2 (3)	62
VERÃO	7 (16)	6 (14)	7 (16)	15 (34)	4 (9)	4 (9)	1 (2)	44
OUTONO	7 (9)	15 (20)	18 (24)	21 (28)	8 (11)	5 (7)	1 (1)	75
INVERNO	1 (3)	3 (10)	8 (28)	7 (24)	2 (7)	8 (28)	0 (0)	29
Nº INDIVÍDUOS	23 [9]	53 [21]	56 [22]	69 [27]	23 [9]	27 [10]	4 [2]	255

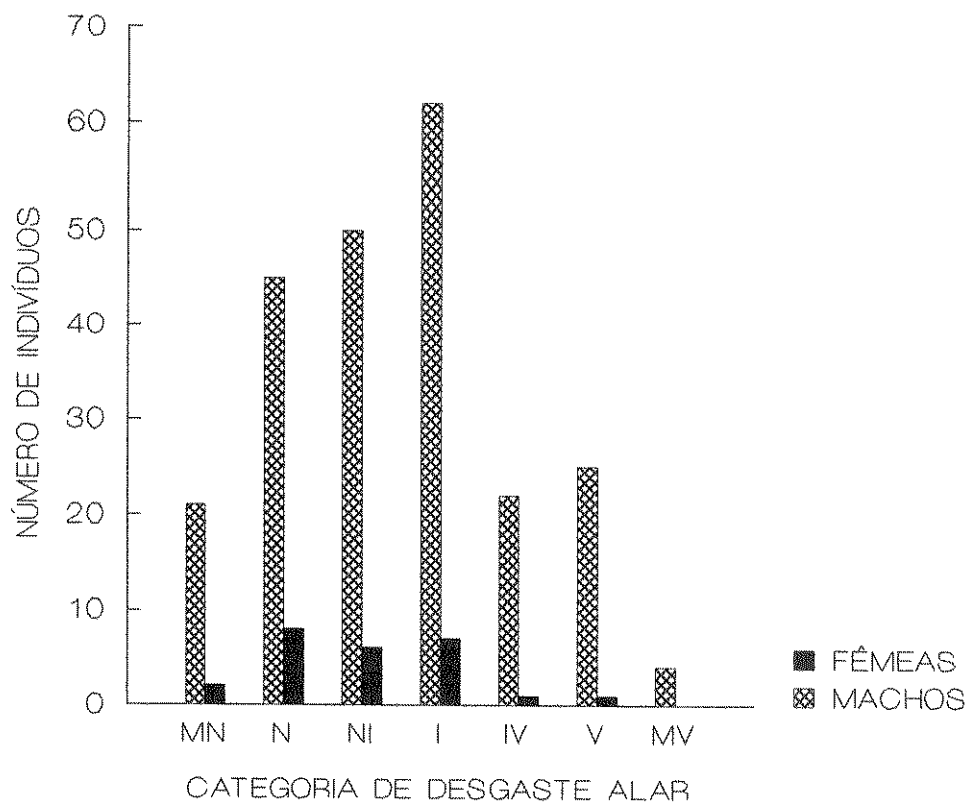


Figura 7. Desgaste alar de 230 machos e 25 fêmeas, dividido em 7 categorias:
MN: muito novo; N: novo; NI: novo-intermediário; I: intermediário; IV: intermediário-velho; V: velho; MV: muito velho.

A partir das medidas de comprimento de asa de 230 machos e 25 fêmeas durante o ano de estudo, comparei os tamanhos de machos e fêmeas e de machos territoriais e machos coletados fora dos territórios (Fig. 8). O comprimento de asa dos machos ($\bar{X} = 33,39$ mm; e.p. = 0,141 mm) é significativamente menor que aquele das fêmeas ($\bar{X} = 35,40$ mm; e.p. = 0,498 mm) ($t = 2,04$; g.l. = 253; $P < 0,05$). Entre os 230 machos coletados 155 eram territoriais, 70 estavam fora dos territórios e de 5 faltou registro. Surpreendentemente, o comprimento de asa de machos territoriais ($\bar{X} = 33,00$ mm; e.p. = 0,176 mm) é significativamente menor que a dos que se encontram fora dos territórios ($\bar{X} = 34,37$ mm; e.p. = 0,189 mm) ($t = 2,34$; g.l. = 223; $P < 0,05$). Portanto, fêmeas possuem, em média, asas em torno de 1 mm mais compridas que machos fora de territórios, que, por sua vez, têm asas aproximadamente 1 mm mais compridas que machos territoriais (Fig. 8).

Para determinar se os tamanho absolutos (efeito principal) ou relativos (interações) variam durante o ano, os dados foram agrupados por estações (trimestres), começando no inverno de 1990 (julho - agosto - setembro) e terminando no inverno de 1991 (Apêndice 3). As diferenças de tamanho entre machos e fêmeas se mantêm (as três categorias variam em paralelo), apesar das variações entre as estações do ano (Fig. 9). A análise de variância mostrou que machos e fêmeas diferem em tamanho e que o comprimento alar varia significativamente ao longo do ano, sendo menores no inverno (Tabela 4). Não há interação estatística entre sexo e estação do ano, mostrando que a diferença de tamanho entre machos e fêmeas é constante, independentemente da época do ano (Tabela 4).

A diferença de tamanho entre machos territoriais e fora de territórios se mantém ao longo do ano, menos no verão onde eles apresentam tamanhos semelhantes (Fig. 9). A análise de variância mostra mais uma vez que os machos territoriais são significativamente menores que aqueles que não defendem territórios e o tamanho das duas categorias de machos depende da estação do ano. Ambas as análises indicam que as borboletas são menores no inverno (Tabelas 4 e 5). A falta de interação entre estação do ano e categoria

territorial indica que o grau de diferenças em tamanhos para cada da estação é independente da categoria de comportamento.

A partir do comprimento de asa e usando a premissa de isometria (constância de proporções), os volumes e massas relativos entre as duas categorias de machos, fora de territórios e territoriais, pode ser calculado como:

$$100 \times [(34.37 / 33.00)^3 - 1],$$

mostrando que a massa relativa do macho fora de território é, em média, 13 % maior que o macho territorial.

Quando analisei as três categorias em conjunto, fêmeas, machos territoriais e fora de territórios, manteve-se o mesmo padrão: as diferenças de tamanho das asas são significativas estatisticamente entre as categorias e entre as estações do ano. Também não houve interação entre categoria e estação do ano (Tabela 6).

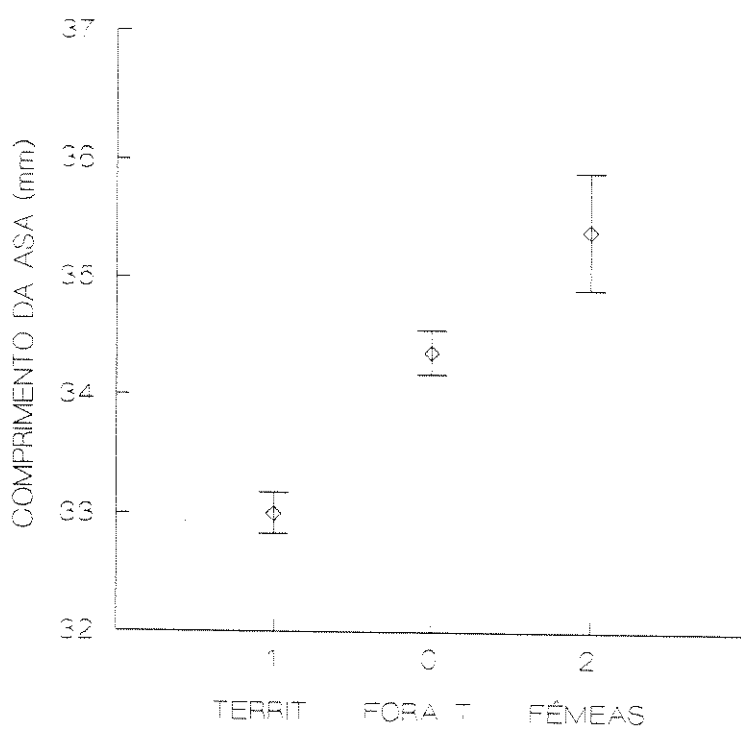


Figura 8. Médias do comprimento alar em *H. sara*. 1: machos territoriais (n = 155); O: machos fora de territórios (n = 70); 2: fêmeas (n = 25). As linhas verticais representam ± 1 erro padrão da média.

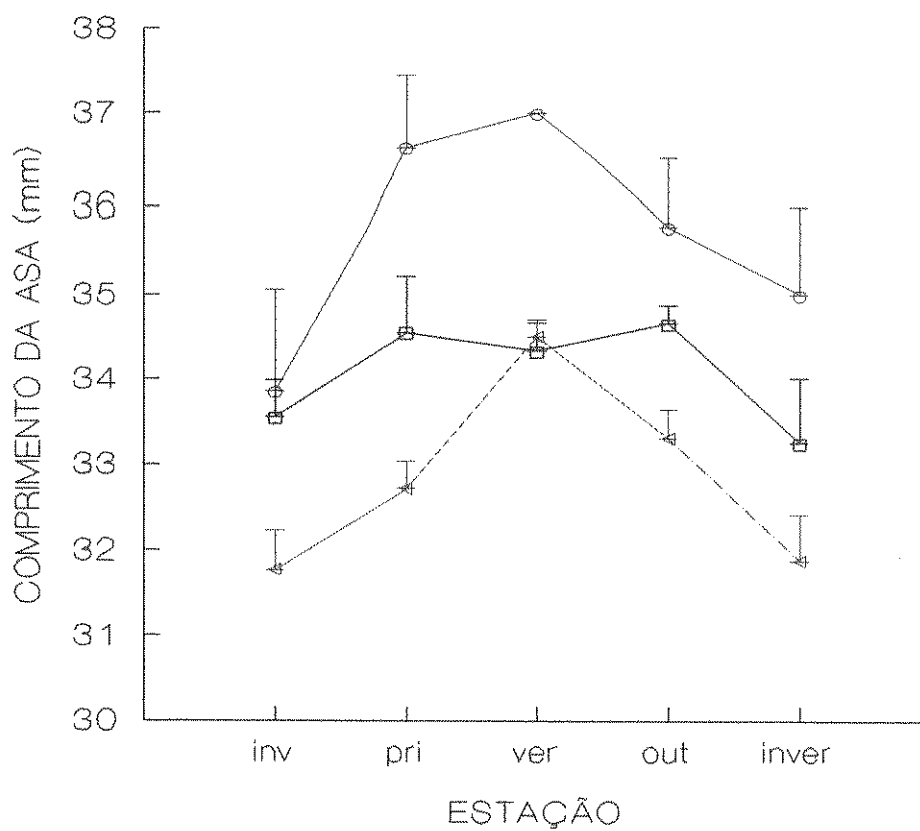


Figura 9. Média do comprimento de asa + 1 erro padrão de fêmeas (O), machos fora de territórios (□) e machos territoriais (∇) durante 5 estações, começando pelo inverno de 1990. O número de indivíduos de cada ponto se encontra no Apêndice 3.

Tabela 4. Análise de Variância comparando o comprimento de asa de machos e fêmeas de Heliconius sara em 5 estações (intervalos de 3 meses).

FONTE DE VARIACÃO	Soma dos Quadrados	g. l.	Média Quadrática	F	P
SEXO	72,08	1	72,08	18,3	< 0,001
ESTAÇÃO	71,92	4	17,98	4,5	0,001
SEXO * ESTAÇÃO	13,84	4	3,46	0,9	0,479
ERRO	963,203	244	3,95	-	-

Tabela 5. Análise de Variância comparando o comprimento de asa de machos territoriais e machos fora de territórios de Heliconius sara em 5 estações (intervalos de 3 meses).

FONTE DE VARIÇÃO	Soma dos Quadrados	g. l.	Média Quadrática	F	P
CATEGORIA TERRITORIAL	41,75	1	41,75	12,2	0,001
ESTAÇÃO	58,23	4	14,56	4,3	0,002
CATEGORIA * ESTAÇÃO	9,41	4	2,35	0,7	0,601
ERRO	735,296	215	3,42	-	-

Tabela 6. Análise de Variância comparando o comprimento de asa de machos territoriais, machos fora de territórios e fêmeas de *Heliconius sara* em 5 estações (intervalos de 3 meses).

FONTE DE VARIÇÃO	Soma dos Quadrados	g. l.	Média Quadrática	F	P
CATEGORIA	121,23	2	60,61	16,6	< 0,001
ESTAÇÃO	68,53	4	17,13	4,7	0,001
CATEGORIA * ESTAÇÃO	18,58	8	2,32	0,6	0,746
ERRO	855,953	235	3,64	-	-

CARACTERÍSTICAS DOS INDIVÍDUOS TERRITORIAIS DE Heliconius sara EM INTERAÇÕES AGONÍSTICAS

As observações das interações territoriais entre borboletas de tamanho conhecido, classificadas de acordo com o grau de “intensidade”, fracas, médias ou fortes (Apêndice 4), mostraram que as diferenças de tamanho absoluto ou relativo não influenciam o resultado imediato dos conflitos: em todas as interações ($n = 31$) o residente - dono do território venceu.

As interações agonísticas tenderam a ser mais fortes quando os residentes eram maiores quando comparados com os invasores ($X^2 = 3,2$; g.l. = 2; $0,10 < P < 0,25$) (Tabela 7), em 16 interações entre machos de tamanho conhecido. Nestes dados não estão envolvidas as interações nas quais os indivíduos eram de tamanho igual.

Outra análise feita com base nas 27 interações registradas em que houve diferenças de tamanho (Apêndice 4), incluindo dados semi-quantitativos em que o tamanho absoluto do intruso era desconhecido, mostra um aumento na tendência de serem mais intensas as brigas quando o residente é de tamanho relativamente maior ($X^2 = 5,76$; g.l. = 2; $0,05 < P < 0,10$) (Tabela 8), sugerindo que invasores são mais persistentes quando o residente oponente é maior e desistem mais rapidamente quando o oponente é menor.

Tabela 7. “Intensidade” de interação em machos territoriais de *Heliconius sara* de acordo com a diferença de tamanho entre residente e intruso, baseado em dados quantitativos.

($X^2 = 3,2$; g.l. = 2; $0,10 < P < 0,25$).

INTENSIDADE DA INTERAÇÃO	TAMANHO RELATIVO DO RESIDENTE		TOTAL
	MENOR	MAIOR	
FORTE	3	6	9
MÉDIA	2	0	2
FRACA	3	2	5
TOTAL	8	8	16

Tabela 8. “Intensidade” de interação em machos territoriais de *Heliconius sara* de acordo com a diferença de tamanho entre residente e intruso, baseado em dados semi-quantitativos. ($X^2 = 5,76$; g.l. = 2; $0,05 < P < 0,10$).

INTENSIDADE DA INTERAÇÃO	TAMANHO RELATIVO DO RESIDENTE		TOTAL
	MENOR	MAIOR	
FORTE	3	7	10
MÉDIA	5	2	7
FRACA	8	2	10
TOTAL	16	11	27

Agrupei os dados de acordo com o tamanho do indivíduo residente usando como critério a média do comprimento alar dos 82 machos territoriais medidos durante o ano 1993. O valor teve uma média de 33,93 mm, e.p.= 0,182 (a normalidade destes dados foi confirmada: $g_1 = -0,215$; $g_2 = -0,885$). Assim, classifiquei como pequenos os residentes das 31 interações registradas que incluíram tamanhos de até 33,5 mm de comprimento alar e como grandes os que tinham tamanho maior ou igual que 34,0 mm.

As interações agonísticas envolvendo residentes pequenos foram de baixa intensidade em contraposição às brigas que incluíram residentes grandes, que na maioria foram brigas médias e fortes ($X^2 = 6,42$; g.l. = 2; $0,025 < P < 0,05$) (Fig. 10). A intensidade da interação em defesa de territórios, que é mais branda quando o residente é pequeno, sugere que os invasores reconhecem os machos pequenos como adversários superiores ao desistirem rapidamente.

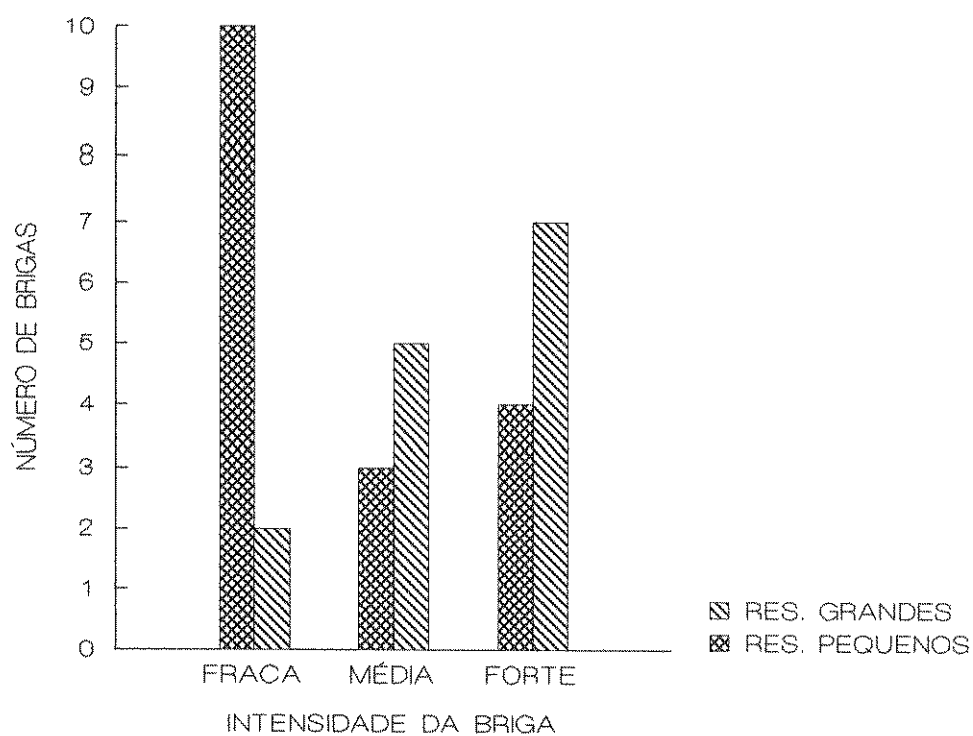


Figura 10. Número de interações agonísticas registradas entre machos de *Heliconius sara* e classificadas de acordo com a intensidade da briga. Residentes pequenos ($\bar{X} < 34$ mm de comprimento alar) e residentes grandes ($\bar{X} \geq 34$ mm).

Estimei a demanda por territórios vazios através da remoção temporária de 27 machos - residentes provavelmente fiéis a seus territórios e mantidos dentro de um pote por um período pouco maior que uma hora ($\bar{X} = 72,3$ min, $s = 9$ min). No total, houve 45 observações resultantes deste tipo de manipulação, pois alguns indivíduos foram removidos em mais do que uma oportunidade em diferentes dias (Apêndice 5).

Em 25 das observações (55 %) o residente voltou a defender seu próprio território. Do total de indivíduos que retornaram a seu sítio territorial, 24 % ($n = 6$) o fizeram no mesmo dia em que foram removidos em horários mais avançados, 64% ($n = 16$) voltaram no dia seguinte e 12% ($n = 3$) em dias posteriores.

Houve reocupação de territórios disponíveis por outros indivíduos territoriais em 38% dos casos ($n = 17$). Metade destes territórios ($n = 9$) foram recuperados pelos donos originais no mesmo dia ou no dia seguinte. Não foi observado se o invasor foi expulso ou abandonou o território antes do retorno do dono original.

Os territórios que ficaram vazios ($n = 13$) pertenciam, em uma porcentagem relativamente alta (36%) aos territórios considerados de baixa qualidade no estudo sobre características dos territórios de *H. sara* (Apêndice 1), ou seja, aqueles que tiveram uma frequência de ocupação ≤ 2 dias do total de 57 dias (Fig. 4) (qualidade A na Fig. 11). Em contraposição, os territórios que foram ocupados por novos donos ($n = 8$), tiveram uma porcentagem baixa (12,5 %) de ser parte do grupo de menor frequência original de ocupação ($n = 1$). Entre os territórios preferidos (≥ 3 na frequência original), não houve diferença clara na porcentagem do total de territórios que foram reocupados e os que ficaram vazios, embora se observe uma tendência a ter menos territórios que ficaram vazios em relação aos que foram ocupados (Fig. 11). Os dados mostram que territórios usados frequentemente, talvez devido a sua maior qualidade, são recolonizados com maior frequência.

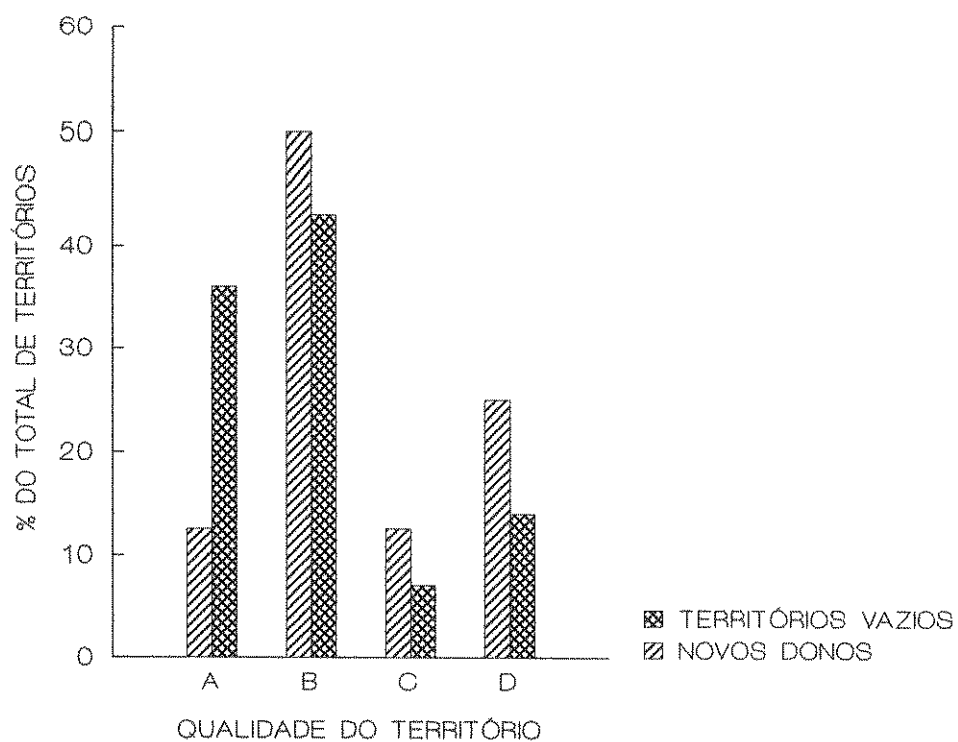


Figura 11. Reocupação de territórios por novos donos, após remoção do residente original, em função da qualidade do território. Frequência “original” de ocupação: A = 1 a 2, B = 3 a 8, C = 9 a 15, D > 15 vezes utilizados em 57 dias de observação.

Comparei o comprimento de asa dos donos originais com o comprimento dos novos residentes que ocuparam o mesmo sítio territorial através de um teste “t” pareado (Apêndice 5). Não houve diferença significativa em comprimento alar entre os novos donos que colonizaram os territórios vazios ($\bar{X} = 34,16$ mm; e.p. = 0,400) e os donos originais dos territórios ($\bar{X} = 34,00$ mm; e.p. = 0,423) ($t = 0,265$; g.l. = 15; $P > 0,5$; $n = 16$). Também não houve diferença de tamanho entre os 16 machos considerados como “intrusos” nas brigas territoriais ($\bar{X} = 33,62$; e.p. = 0,469) e os 14 novos donos de territórios dos experimentos de remoção de residentes ($\bar{X} = 33,89$; e.p. = 0,460) ($t = 0,66$; g.l. 28; $P > 0,25$). Os resultados indicam que o tamanho dos indivíduos da população flutuante, que estavam efetivamente à procura de territórios, é similar ao tamanho dos indivíduos territoriais com “posse” de territórios. Isto sugere que machos menores podem ter tendências territorialistas mais fortes do que machos de maior tamanho.

DISCUSSÃO

Os territórios de Heliconius sara aparentemente não apresentam recursos para machos ou fêmeas. Assim, machos desta espécie não podem ser classificados como déspotas que controlam recursos que as fêmeas utilizam e os territórios podem ser classificados como “sítios de encontro“. Estes locais de encontro devem ser procurados pelas fêmeas que não acasalaram no momento da emergência e que precisam fazê-lo antes de perder sua capacidade de atração de machos (Benson et al., 1989). O comportamento de procura de machos e de “convite à cópula” é conhecido para várias espécies de borboletas (Rutowski, 1980, Rutowski et al., 1981; Lederhouse, 1982; Wiklund, 1982; Wickman, 1986).

Os territórios também não estão associados com as plantas hospedeiras, indicando que os machos não se encontram à espera da emergência de fêmeas virgens (Gilbert, 1975; Rutowski & Gilchrist, 1988) ou de fêmeas que possam estar indo ovipôr (Dobson, 1962; Baker, 1972; Rosenberg & Enquist, 1991).

Os territórios, distribuídos continuamente ao longo da área, não respondem a agrupamentos que possam ser caracterizados como “leks” ou “sítios convencionais” nos quais os machos se concentram entorno de certas feições ambientais, como descritos em outras borboletas territoriais (Alcock, 1983; Alcock & O’Neill, 1986; Alcock & Gwynne, 1988; Pinheiro, 1990). O espalhamento de machos de H. sara defendendo territórios pode ser uma consequência da dispersão dos machos dentro dos habitats procurados por fêmeas receptivas, evitando a competição entre vizinhos. O comportamento das fêmeas receptivas e os mecanismos de espaçamento entre machos ainda não foram estudados.

A alta variação na freqüência de ocupação dos territórios demonstra uma preferência por lugares específicos. As formas dos territórios parecem ser reconhecidas visualmente pelas borboletas (Bitzer & Shaw, 1979) e os territórios de H. sara devem

variarem em qualidade devido ao fato dos territórios com maiores taxas de ocupação serem proporcionalmente mais reocupados por novos indivíduos territoriais após a remoção do residente. A rápida reocupação de territórios por outras borboletas quando seus donos foram removidos apoia a hipótese de que as borboletas reconhecem certos locais como territórios. No presente estudo não foram medidas características físicas dos locais preferidos como territórios, mas é possível que a escolha dos sítios territoriais seja produto de processos de aprendizagem.

A medida de desgaste alar com a presença de indivíduos territoriais pertencentes a todas as categorias, desde muito novos até muito velhos, indica que o comportamento territorial se mantém durante a vida toda. Deve haver um período de maturação dos indivíduos, logo depois da emergência da pupa, mas possivelmente é rápido pois a categoria de desgaste alar “muito novo” é curta. O valor de 3 meses de vida adulta em um macho de H. sara reforça a idéia de que os Heliconius são borboletas com um período de vida relativamente longo quando comparadas com outras borboletas, o que facilita o uso eficiente dos territórios.

Os machos de Heliconius sara apresentam comportamento territorial durante o ano inteiro e não existe uma variação nítida na densidade de territórios ao longo do ano. O presente trabalho é o primeiro estudo de campo de longa duração sobre territorialidade em um inseto tropical; outros estudos sobre territorialidade em borboletas foram concentrados em alguns meses, principalmente nas épocas quentes em regiões temperadas (Davies, 1978; Lederhouse, 1982; Wickman & Wiklund, 1983; Knapton, 1985; Wickman, 1985; Alcock & O' Neill, 1986; Alcock & Gwynne, 1988; Rosenberg & Enquist, 1991) ou em curtos períodos em regiões tropicais (Alcock, 1988; Benson *et al.* 1989; Pinheiro, 1990).

Uma característica inesperada da territorialidade de Heliconius sara é que os machos territoriais são significativamente menores que os não territoriais. Há uma diferença da ordem de 1 mm (representando 3 % do comprimento alar) entre as médias de

comprimento de asa de machos territoriais e machos não - territoriais. Embora as borboletas sejam menores durante o inverno, as diferenças de tamanho se mantêm ao longo do ano, com exceção do verão. Esta situação contrasta com os dados de quase todos os estudos sobre insetos territoriais e suas interpretações adaptativas: seleção sexual favorecendo o aumento de tamanho devido ao fato de que machos maiores são melhor sucedidos na defesa de territórios. No único estudo anterior sobre assimetrias em borboletas territoriais, com o nimfalídeo Limnitis weidemeyeri, os machos relativamente maiores têm maior êxito na conquista e defesa de territórios e o tempo de duração de um confronto agonístico é menor quanto maior a assimetria no tamanho dos indivíduos em interação, sendo favorecidos os indivíduos grandes (Rosenberg & Enquist, 1991).

Nas disputas territoriais entre machos de Heliconius sara, mais da metade das interações que envolveram residentes de tamanho pequeno não chegaram a produzir agressões fortes para a resolução do conflito. Opostamente, residentes de maior porte precisavam defender arduamente seus territórios, havendo mais brigas fortes. O presente estudo é pioneiro em demonstrar que indivíduos territoriais pequenos expulsam intrusos com maior facilidade (brigas menos intensas) do que residentes grandes. O fato de machos pequenos expulsarem invasores com maior eficiência que machos grandes parece ser produto da maior capacidade de manobra no vôo por parte dos indivíduos pequenos, que conseguem ganhar uma posição vantajosa em baixo do oponente nas expulsões estereotipadas. Este mecanismo foi relatado em dípteros quironomídeos, onde indivíduos pequenos têm vantagens dentro de enxames fazendo com que sejam melhor sucedidos no acasalamento (McLachlan & Allen, 1987). McLachlan (1986) e McLachlan & Allen (1987) salientaram a hipótese de que o melhor posicionamento de indivíduos pequenos é um resultado de acrobacias aéreas e que esta vantagem não deve existir em animais que não voam.

A capacidade de manobra também é citada por Convey (1989) ao pesquisar o comportamento de libélulas, observando que os machos territoriais, favorecidos nos acasalamentos, são menores que os machos satélites, mas este trabalho não mostra que os machos satélites sejam submissos aos residentes.

Experimentos de remoção de indivíduos reforçam a idéia de existir vantagens para os machos pequenos de H. sara na defesa de territórios. Na população de H. sara, os indivíduos que procuram territórios são do mesmo tamanho que os que se encontram defendendo, o que contrasta com o maior tamanho médio de machos capturados em outras atividades em lugares afastados dos territórios e sugere que o comportamento territorial é mais desenvolvido em indivíduos menores. Estes experimentos manipulativos são a primeira demonstração de que, em uma espécie territorial, os indivíduos com maior sucesso em obter territórios são do mesmo tamanho que os que procuram e ocupam territórios.

Estudos que procuram demonstrar experimentalmente uma demanda por territórios são raros. Knapton (1985), removendo borboletas da espécie Oeneis chryxus (Satyridae), observou que a ocupação de territórios vagos dependia da densidade populacional. Já Bitzer & Shaw (1979) mostraram que os territórios dos quais foram removidos os residentes eram reocupados em até 5 minutos por outras borboletas territoriais.

O fato da seleção ter favorecido os machos pequenos na defesa de territórios em H. sara pode ser baseado na existência de asas compridas nestas borboletas. Este tipo de asas permite um patrulhamento eficiente dos territórios e faz com que as manobras aéreas sejam fundamentais nos conflitos, o que favoreceria os indivíduos pequenos devido à maior agilidade e se traduziria no maior êxito nos rituais de defesa de territórios. H. sara é um inseto aposemático, o que permite um vôo lento com um patrulhamento de baixo risco de predação.

A ritualização da briga parece favorecer os indivíduos pequenos e os grandes talvez não briguem devido a terem mais vantagens em confrontos na hora de pousar em pupas de fêmeas no momento da emergência (Deinert *et al.*, 1994), por serem mais fortes. Deste ponto de vista, o sistema reprodutivo de Heliconius sara pode ser visto como a evolução de uma estratégia evolutivamente estável, onde os machos de tamanho grande conseguem acasalar com as fêmeas na hora delas emergirem das pupas, produto de vantagens devido ao seu tamanho, e os machos territoriais, que são pequenos, são favorecidos nos acasalamentos nos territórios nas épocas de baixa densidade populacional, onde têm vantagens devido à maior capacidade de manobras aéreas.

CONCLUSÕES

Os territórios ocupados por machos de Heliconius sara têm uma distribuição relativamente homogênea, sem concentração de indivíduos ou relação com plantas hospedeiras.

Não foram detectadas variações no número de territórios ocupados na área durante o ano.

Indivíduos de todas as idades defendem territórios, por períodos de até 3 meses, tempo que corresponde à longevidade dos adultos.

Os machos territoriais têm asas em torno de 1 mm mais curtas que os machos coletados fora de territórios, que por sua vez têm asas aproximadamente 1 mm mais curtas que as fêmeas. Todos os indivíduos são menores durante o inverno, mantendo-se as relações de tamanho.

Indivíduos intrusos interagem menos intensamente em conflitos agonísticos ocorridos com residentes pequenos que defendem territórios.

Residentes novos, utilizando territórios vazios por remoção de donos, não diferem em tamanho dos residentes originais.

RESUMO

Machos da borboleta neotropical Heliconius sara (Lepidoptera: Nymphalidae) defendem territórios em margens de floresta expulsando machos intrusos em interações agonísticas ritualizadas. Em um estudo realizado ao longo de um transecto de 3,2 km de estrada na Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, em Linhares, Espírito Santo, Brasil, durante 13 visitas mensais de aproximadamente 1 semana cada, entre setembro de 1990 e setembro de 1991, marquei, medi e soltei 155 machos territoriais, 70 machos capturados fora de territórios e 25 fêmeas de Heliconius sara. Adicionalmente, 101 machos foram marcados para um estudo comportamental em 65 dias de observação durante 1993.

Os territórios mapeados ao longo do transecto revelam uma distribuição relativamente homogênea, sem uma clara concentração de machos territoriais ou correlações espaciais entre territórios e plantas hospedeiras. O número de territórios defendidos não variou durante o ano. Machos de todas as idades tendem a voltar aos mesmos territórios em dias sucessivos e permanecem na área por até 3 meses. A dispersão observada foi baixa e o tempo de residência em territórios parece refletir a sobrevivência dos adultos.

Heliconius sara é a única espécie, entre as que apresentam comportamento territorial, na qual os indivíduos territoriais são menores: as asas dos machos donos de territórios são, em média, em torno de 1 mm (3 %) mais curtas que aqueles machos que se encontram fora dos territórios. Esta relação se mantém ao longo do ano, mesmo que as asas das borboletas no verão sejam mais compridas que no inverno. Embora os machos residentes foram sempre vencedores, as interações agonísticas entre residentes e invasores de tamanho conhecido tenderam (significativo marginalmente) a aumentar gradativamente quando o residente era maior que o invasor. Ainda, invasores de qualquer tamanho

interagiram menos intensamente quando confrontados com residentes classificados como pequenos. Estes resultados sugerem que os invasores podem reconhecer os machos pequenos como adversários superiores. Residentes novos ocupando territórios vazios por remoção experimental não diferem em tamanho dos residentes originais, sugerindo que o comportamento territorial pode estar expressado mais fortemente em machos pequenos de H. sara. A rápida recolonização de territórios freqüentemente utilizados indica que territórios de alta qualidade podem ser limitados.

O sistema reprodutivo de Heliconius sara pode ser interpretado como uma estratégia evolutivamente estável: os machos pequenos possuem vantagens físicas nas interações territoriais produto da maior capacidade de manobrar durante os confrontos aéreos. A ritualização dos conflitos parece favorecer o indivíduo que consegue se posicionar embaixo do seu adversário e não à força per se. Por sua vez, os machos grandes são favorecidos pela sua maior força quando competem pelas fêmeas que estão eclodindo das pupas.

SUMMARY

Males of the neotropical butterfly Heliconius sara (Lepidoptera: Nymphalidae) defend territories along forest edges by expelling intruding males during ritualized agonistic encounters. In a study along 3.2 km of roadside in the Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce at Linhares, Espírito Santo, Brazil, during 13 monthly visits of approximately 1 week each between September 1990 and September 1991, I marked, measured and released 155 territorial males, 70 males captured off territories and 25 Heliconius sara females. An additional 101 males were marked for a behavioral study in 65 days during 1993.

Territories mapped along the transect revealed a relatively even distribution, without marked concentrations of territorial males or spatial correlations between territories and larval host-plants. The number of territories defended did not vary over the year. Males tended to return to the same territories on successive days and remain in a general area for as long as 3 months. No long-distance dispersal was observed and residence times seem to reflect adult survival.

Heliconius sara is unique among known territorial species in that territorial owners are small: wings of defending males average about 1 mm (3 %) shorter than those of males caught off territories. This relation holds over the entire year despite the fact that wings of butterflies in summer are longer than in winter. Although resident males were always victorious, agonistic encounters between residents and intruders of known size tended (marginally significant) to escalate more when the resident was larger than the challenger. Also invaders of all sizes tended to interact less intensely when confronting residents classified as small. These results suggest that trespassers can recognize small territory holders as superior adversaries. New residents occupying experimentally vacated territories did not differ in size from the original residents, suggesting that territorial

behavior may be more strongly expressed in small H. sara males. The rapid recolonization of frequently-used territories indicated that high-quality territories may be in short supply.

I interpret the mating system in Heliconius sara as an evolutionarily stable strategy: small males are physically favored in territorial conflicts because of their greater capacity to maneuver during aerial confrontations. Also, the ritualization of conflicts appears to favor the individual that succeeds in positioning itself under its adversary and not strength per se. On the other hand, large males are favored because of their greater strength while competing for females ecdoding from pupas.

LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1975. Territorial behavior by males of Philanthus multimaculatus with a review of territoriality in male sphecids. *Animal Behaviour*, 23: 889-895.
- _____. 1977. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In *Reproductive Competition, Male Choice, and Sexual Selection*, ed. D. Otte. New York, Academic Press.
- _____. 1983. Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak, Atlides halesus (Lepidoptera, Lycaenidae): convergent evolution with a pompilid wasp. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 13: 57-62.
- _____. 1988. The mating system of three territorial butterflies in Costa Rica. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 89-97.
- _____. 1990. Body size and territorial behavior in the bee Protoxaea gloriosa (Fox) (Hymenoptera: Oxaeidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 66: 157-161.
- _____. 1993. The effects of male body size on territorial and mating success in the landmark-defending fly Hermetia comstochi (Stratiomyidae). *Ecological Entomology*, 18: 1-6.
- Alcock, J. & D. Gwynne. 1988. The mating system of Vanessa kershawi: males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 116-124.
- Alcock, J. & K. M. O'Neill. 1986. Density-dependent mating tactics in the Grey hairstreak, Strymon melinus (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Zoology*, London A, 209: 105-113.
- Archer, J. 1988. *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge University Press., Cambridge, UK. 257 pp.

- Baker, R. R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglaia urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 41: 453-469.
- _____. 1983. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology*, 28: 65-89.
- Benson, W. W. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconiinae (Lepidoptera). *American Naturalist*, 105: 213-226.
- _____. 1972. Natural selection for Müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science*, 176: 936-939.
- Benson, W. W., K. S. Brown Jr. & L. E. Gilbert. 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29: 659-680.
- Benson, W. W., C. B. Haddad & M. Zikán. 1989. Territorial behavior and dominance in some heliconiine butterflies (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 43: 33-49.
- Bitzer, R.J. & K.C. Shaw. 1979. Territorial behavior of the Red Admiral, *Vanessa atalanta* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 18: 36-49.
- Boggs, C. L., J.T. Smiley & L. E. Gilbert. 1981. Pattern of pollen exploitation by *Heliconius* butterflies. *Oecologia*, 48: 284-289.
- Brower, L. P., J. V. Z. Brower & C. T. Collins. 1963. Experimental studies of mimicry. Relative palatability and Mullerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. *Zoologica*, N.Y., 42: 135-145.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, 76: 160-179.
- Brown, J. L. & G. H. Orians. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 239-262.
- Brown, K. S. Jr. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review of Entomology*, 26: 427-456.

- Brown, K. S. Jr. & O. H. Mielke. 1972. The heliconians of Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. *Zoologica*, N.Y., 57: 1-40.
- Calder, W. A. 1984. *Size, Function, and Life History*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Convey, P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour*, 109: 125-139.
- Crespi, B. J. 1986. Territoriality and fighting in a colonial thrips, *Hoplothrips pedicularis*, and sexual dimorphism in Thysanoptera. *Ecological Entomology*, 11: 119-130.
- Crane, J. 1957. Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. *Zoologica*, 42: 134-145.
- Darwin, C. R. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. First edition, London: John Murray; Princeton University Press, 1981.
- Davies, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.
- Davies, N. B. & A. I. Houston. 1984. Territory economics. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2nd. ed. (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 148-169. Blackwell Scientific Publications, London.
- Deinert, E. I., J. T. Longino & L. E. Gilbert. 1994. Mate competition in butterflies. *Nature*, 370: 23-24.
- DeVries, P. J. 1987. *The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History*. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press., Princeton, NJ. 327 pp.
- Dobson, R. M. 1962. Observations on the intermittant flight activity of the male wheat bulb fly, *Leptohylemyia coarctata* (Fall.). *Entomologist's Monthly Magazine*, 98: 75-79.

- Dunlap-Pianka, H., C. L. Boggs & L. E. Gilbert. 1977. Ovarian dynamics in heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. *Science*, 197: 487-490.
- Ehrlich, P. R. & S. E. Davidson. 1960. Techniques for capture-recapture studies of Lepidoptera populations. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 14: 227-229.
- Ehrlich, P. R. & L. E. Gilbert. 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica*, 5: 69-82.
- Emsley, M. G. 1963. A morphological study of imago Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationship within the group. *Zoologica*, N.Y., 48: 85-130.
- Faber, D. B. & R. B. Baylis. 1993. Effects of body size on agonistic encounters between male jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Animal Behaviour*, 45: 289-299.
- Fitzpatrick, S. M. & W. G. Wellington. 1983. Insect territoriality. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 471-486.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. Second edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 600 pp.
- Gadgil, M. 1972. Male dimorphism as a consequence of sexual selection. *American Naturalist*, 106: 547-580.
- Gilbert, L. E. 1972. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 69: 1403-1407.
- _____. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: L. E. Gilbert & P. H. Raven (eds.). *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, pp. 210-240.
- _____. 1976. Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac? *Science*, 193: 419-420.
- Harvey, I. F. & P. S. Corbet. 1985. Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Animal Behaviour*, 33: 561-565.

- Hastings, J. M. 1989. The influence of size, age, and residency status on territory defense in male western cicada killer wasp (Sphecius grandis, Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 62: 363-373.
- Hoffman, A. A. 1987. A laboratory study of male territoriality in the sibling species Drosophila melanogaster and D. simulans. *Animal Behaviour*, 35: 807-818.
- Howard, H. E. 1920. *Territory in Bird Life*. Murray, London.
- Janzen, D. H. & T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49:96-110.
- Jaycox, E. R. 1967. Territorial behavior among males of Anthidium banningense. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 40: 565-570.
- Knapton, R. W. 1985. Lek structure and territoriality in the chryxus arctic butterfly, Oeneis chryxus (Satyridae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 17: 389-395.
- Krebs, J. R. & N. B. Davies. 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 389 pp.
- Krebs, J. R. & R. Dawkins. 1984. Animal signals: mind-reading and manipulation. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2nd. ed. (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 380-402. Blackwell Scientific Publications, London.
- Lederhouse, R. C. 1982. Territorial defense and lek behavior in the black swallowtail butterfly, Papilio polyxenes. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 10: 109-118.
- Mallet J., J.T. Longino, D. Murawski, A. Murawski & A. Simpson de Gamboa. 1987. Handling effects in Heliconius: where do all the butterflies go? *Journal of Animal Ecology*, 56: 377-386.
- May, R. M. 1982. Patterns in multi-species communities. In: *Theoretical Ecology* (Ed. R. M. May), pp. 197-288. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Maynard Smith, J. 1972. *On Evolution*. Edinburgh University Press.

- Maynard Smith, J. & G. A. Parker, 1976. The logic of asymmetric contest. *Animal Behaviour*, 24: 159-175.
- McLachlan, A. J. 1986. Survival of the smallest: advantages and costs of small size in flying animals. *Ecological Entomology*, 11: 237-240.
- McLachlan, A. J. & D. F. Allen. 1987. Male mating success in Diptera: advantages of small size. *Oikos*, 48: 11-14.
- McLachlan, A. J. & R. Neems. 1989. An alternative mating system in small male insects. *Ecological Entomology*, 14: 85-91.
- Moore, N. W. 1964. Intra-and interspecific competition among dragonflies. *Journal of Animal Ecology*, 33: 49-71.
- Nahrstedt, A. & R. H. Davis. 1981. The occurrence of the cyanoglucosides, Linamarin and Lotaustralin, in *Acraea* and *Heliconius* butterflies. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 68B: 575-577.
- Noble, G. K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. *The Auk*, 56: 263-273.
- O'Neill, K. M. 1983. The significance of body size in territorial interactions of male beewolves (Hymenoptera: Sphecidae, *Philanthus*). *Animal Behaviour*, 31: 404-411.
- Otronen, M. 1990. The effect of prior experience on the outcome of fights in the Burying Beetle, *Nicrophorus humator*. *Animal Behaviour*, 40: 980-1004.
- Parker, G. A. 1978. Evolution of competitive mate searching. *Annual Review of Entomology*, 23: 173-196.
- Partridge, L. & T. Halliday. 1984. Mating patterns and male choice. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2nd. ed. (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 222-250. Blackwell Scientific Publications, London.

- Shields, O. 1967. Hilltopping: An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on Lepidoptera*, 6: 69-178.
- Schoener, T. W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49: 123-141.
- Smiley, J. T. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from Heliconius and Passiflora. *Science*, 201:745-747.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. Chapman & Hall, London and New York. 524 pp.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (ed.). *Sexual Selection and the descent of man, 1871-1971*, pp. 136-179. Aldine, Chicago.
- Turner, J. R. G. 1975. Communal roosting in relation to warning colour in two heliconiinae butterflies (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 29: 221-226.
- Vehrencamp, S. L. & J. W. Bradbury. 1984. Mating systems and ecology. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2nd. ed. (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 251-278. Blackwell Scientific Publications, London.
- Waller, D. A. & L. E. Gilbert. 1982. Roost recruitment and resource utilization: observations on a Heliconius charitonia L. roost in Mexico (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 36: 178-184.
- Watt, W. B., F. S. Chew, L. R. G. Snyder, A. G. Watt & D. E. Rothschild. 1977. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane Colias species. *Oecologia*, 27: 1-22.
- Whitham, T. G. 1979. Territorial behaviour of Pemphigus gall aphids. *Nature*, 279: 324-325.
- Wickman, P.- O. 1985. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, Coenonympha pamphilus L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour*, 33: 1162-1168.

- _____. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, Coenonympha pamphilus L. (Lepidoptera: Satyridae) and their behaviour in relation to male territories before and after copulation. *Animal Behaviour*, 34: 153-157.
- Wickman, P.- O. & C. Wiklund. 1983. Territorial defense and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria). *Animal Behaviour*, 31: 1206-1216.
- Wiklund, C. 1982. Behavioural shift from courtship solicitation to mate avoidance in female ringlet butterflies (Aphantopus hyperanthus) after copulation. *Animal Behaviour*, 30: 790-793.

* * *

Apêndice 1. Número de vezes em que foi utilizado cada um dos 79 territórios por pelo menos uma borboleta territorial, em 57 dias de observação ao longo de um transecto de 3,2 km de estrada.

LOCALIZAÇÃO DO TERRITÓRIO (m)	FREQUÊNCIA DE OCUPAÇÃO (dias)
5	6
40	7
100	4
125	11
150	1
190	1
210	1
450	2
485	4
500	2
525	1
555	5
575	3
650	2
675	1
760	1
810	3
840	24
865	2
875	2
900	7
935	4
950	5
1000	3
1050	3
1100	1
1115	1

LOCALIZAÇÃO DO TERRITÓRIO (m)	FREQUÊNCIA DE OCUPAÇÃO (dias)
1140	16
1180	5
1230	4
1270	3
1320	1
1340	4
1380	8
1440	13
1490	16
1510	3
1540	1
1560	20
1580	7
1630	2
1650	3
1675	2
1690	1
1700	5
1725	2
1755	7
1780	3
1805	6
1870	5
1905	1
1930	5
1940	12
1980	5

LOCALIZAÇÃO DO TERRITÓRIO (m)	FREQUÊNCIA DE OCUPAÇÃO (dias)
2005	12
2080	3
2100	5
2120	1
2240	4
2280	1
2310	16
2340	1
2380	20
2400	7
2420	3
2450	19
2475	5
2705	3
2715	3
2770	1
2850	6
2870	5
2940	1
2950	5
2970	9
3000	9
3030	1
3120	2
3140	35

Apêndice 2. Número de territórios ocupados nos 57 dias de efetiva coleta de dados, de setembro de 1990 a setembro de 1991, no transecto de 3,2 km. Os dados estão agrupados pela seqüência dos dias de observação.

OBSERVAÇÕES	1°	2°	3°	4°	5°
MESES					
SETEMBRO	12	9	9	-	-
OUTUBRO	6	8	11	9	-
NOVEMBRO	10	2	11	12	17
DEZEMBRO	7	11	9	10	-
JANEIRO	6	6	7	9	12
FEVEREIRO	5	8	-	-	-
MARÇO	8	5	7	13	18
ABRIL	2	4	8	6	6
MAIO	6	6	8	10	7
JUNHO	6	5	7	2	-
JULHO	3	7	4	7	6
AGOSTO	6	7	10	14	10
SETEMBRO	6	2	8	8	6

Apêndice 3. Comprimento alar de machos territoriais, machos fora de territórios e fêmeas durante 5 trimestres consecutivos, começando em julho de 1990 até setembro de 1991.

n = número de indivíduos, \bar{X} = média do comprimento (mm), s = desvio padrão.

CATEGORIA	ESTAÇÃO	n	\bar{X} (mm)	S
MACHOS TERRITORIAIS	INVERNO 1990	24	31.771	2.265
	PRIMAVERA 1990	47	32.713	2.201
	VERÃO 1991	40	34.500	1.266
	OUTONO 1991	23	33.304	1.650
	INVERNO 1991	21	31.881	2.418
MACHOS FORA DE TERRITÓRIO	INVERNO 1990	9	33.556	1.310
	PRIMAVERA 1990	10	34.550	2.101
	VERÃO 1991	3	34.333	0.577
	OUTONO 1991	42	34.657	1.428
	INVERNO 1991	6	33.250	1.864
FÊMEAS	INVERNO 1990	7	33.857	3.198
	PRIMAVERA 1990	5	36.600	1.917
	VERÃO 1991	1	37.000	-
	OUTONO 1991	10	35.800	2.176
	INVERNO 1991	2	35.000	1.414

Apêndice 4. Interações territoriais ocorridas entre residentes e intrusos. Δ indica a diferença de tamanho entre residente e intruso (em mm).

RESIDENTE	TAMANHO (mm)	INTRUSO	TAMANHO (mm)	INTENSIDADE DA BRIGA	Δ TAMANHO
C6	33,5	C5	34,5	fraca	-1,0
C4	36,0	C0	32,0	forte	+4,0
D4	36,0	D0	31,5	forte	+4,5
K1	33,0	I8	32,5	fraca	+0,5
C6	33,5	L3	33,0	forte	+0,5
C6	33,5	K2	35,5	fraca	-2,0
D2	35,5	?	<	média	(+)
L7	34,5	?	=	fraca	(0)
L7	34,5	I5	33,5	forte	+1,0
L8	29,5	?	>	fraca	(-)
L8	29,5	?	>	fraca	(-)
L3	33,0	C6	33,5	média	-0,5
K1	33,0	L0	36,0	forte	-3,0
H7	34,0	?	=	média	(0)
I5	33,5	L8	29,5	fraca	+4,0
I5	33,5	?	>	fraca	(-)
L3	33,0	H3	33,0	fraca	0
K5	35,0	?	>	média	(-)
P8	33,5	P6	35,0	forte	-1,5
P4	33,5	?	>	fraca	(-)
P9	32,5	S2	32,0	forte	+0,5
P4	33,5	?	>	fraca	(-)
P4	33,5	P6	35,0	média	-1,5
S4	31,0	?	<	média	(+)
T3	34,5	?	<	forte	(+)
T3	34,5	T4	35,0	forte	-0,5
S7	35,5	T6	35,0	forte	+0,5
T3	34,5	?	>	média	(-)
T2	34,0	?	>	média	(-)
T2	34,0	T9	36,5	fraca	-2,5
S8	34,5	?	=	forte	(0)

Apêndice 5. Remoção de indivíduos “donos” de territórios durante um período de 1 h e chegada de novos donos. Localização e medidas de tamanho dos indivíduos envolvidos.

CODIGO DO RESIDENTE	LOCAL DO TERRITÓRIO (m)	COMPRIMENTO ALAR (mm)	CODIGO DO NOVO DONO	COMPRIMENTO ALAR (mm)	DIFERENÇA TAMANHO (mm)	TEMPO DE RETORNO DO DONO (dias)
C6	1490	33,5	?	?	?	
K1	1490	33,0	I8	32,5	+0,5	1
I5	810	33,5	K7	34,5	-1,0	
K1	1490	33,0	-	-	-	5
H3	1340	33,0	-	-	-	0
I4	1440	35,5	K2	35,5	0,0	1
C6	1560	33,5	-	-	-	
I3	2100	34,5	-	-	-	2
L4	1805	35,5	-	-	-	
K0	1905	34,0	K9	32,0	+2,0	1
K1	1490	33,0	-	-	-	1
D2	950	35,5	L8	29,5	+6,0	
I4	1340	35,5	C6	33,5	+2,	1
K5	1630	35,0	-	-	-	4
K8	1690	32,0	-	-	-	
K2	1440	35,5	O1	36,0	-0,5	1
C6	1560	33,5	-	-	-	
H3	1650	33,0	-	-	-	
K0	1905	34,0	-	-	-	1
I7	950	32,0	H7	34,0	-2,0	0
I4	1340	35,5	C6	33,5	+2,0	
L3	1560	33,0	H3	33,0	0,0	
O1	1440	36,0	-	-	-	
I1	1440	36,0	O1	36,0	0,0	
K5	1630	35,0	-	-	-	
P1	1230	32,5	P2	35,0	-2,5	
P3	1440	30,5	P6	35,0	-4,5	0
P1	1380	32,5	-	-	-	
P8	1320	33,5	-	-	-	0
S4	1490	31,0	-	-	-	1
T1	950	35,5	-	-	-	1
S8	1440	34,5	-	-	-	1
T2	1490	34,0	-	-	-	1
S8	1440	34,5	T3	34,5	0,0	
S7	1905	35,5	T7	34,0	+1,5	1
T1	950	35,5	-	-	-	0
T8	1905	34,5	S7	35,5	-1,0	1
T4	1725	35,0	-	-	-	
T3	1340	34,5	-	-	-	1
T2	1490	34,0	-	-	-	0
S8	1725	34,5	-	-	-	
S7	1905	35,5	-	-	-	1
T1	950	35,5	-	-	-	1
T2	1490	34,0	-	-	-	
T3	1340	34,5	-	-	-	