

# Morfometria de Papilioninae (Lepidoptera, Papilionidae) ocorrentes em quatro localidades do Rio Grande do Sul, Brasil. II. Relação entre partes do corpo, aerodinâmica de voo e tipos de asas

Rocco Alfredo Di Mare <sup>1</sup> & Elio Corseuil <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biologia, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria. Campus Universitário, Faixa de Camobi, km 9, 97115-900 Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. E-mail: ram13@terra.com.br

<sup>2</sup> Curso de Pós-Graduação em Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Caixa Postal 1429, 90619-900 Porto Alegre, Brasil. E-mail: corseuil@pucrs.br

---

**ABSTRACT. Morphometrics of Papilioninae (Lepidoptera, Papilionidae) occurring in four communities from Rio Grande do Sul, Brazil. II. Relationships among body parts, flight aerodynamics and wing types.**

This study investigated morphometric parameters associated to flight in Papilioninae. Comparisons were accomplished with body parts, wing form and dynamics of flight of 10 species collected at four different places. Was analyzed the total mass of the body, thoracic mass, length and width and area of fore and hind wings, wing loading and aspect ratio and flight speed prevision. The analyses showed significative differences among species, sexes and communities investigated. The correlations between the length and width of fore wings were positive and significant for both sexes. The values obtained for wing loading, aspect ratio, and estimated flight speed, among sexes and species, were similar to those measured in the field or insectary.

**KEY WORDS.** Aspect ratio, body size, butterflies, insect, wing loading.

**RESUMO.** Neste estudo foram investigados parâmetros morfométricos associados ao voo de Papilioninae. Foram realizadas comparações com partes de corpo, forma de asa e dinâmica de voo de 10 espécies coletadas em quatro localidades diferentes. Analisou-se a massa total do corpo, massa torácica, comprimento, largura e área das asas anteriores e posteriores, carga unitária e índice de estreiteza e previsões da velocidade de voo. As análises mostraram diferenças significativas entre espécies, sexos e comunidades investigadas. As correlações entre o comprimento e largura das asas anteriores foram positivas e significantes para ambos os sexos. Os valores obtidos a carga unitária, índice de estreiteza e velocidade de voo, entre sexos e espécie, foram semelhantes àqueles medidos em campo ou insetário.

**PALAVRAS CHAVES.** Borboletas, carga unitária, índice de estreiteza, insetos, tamanho do corpo.

---

Estudos sobre a aerodinâmica e as forças necessárias ao voo de organismos alados são fundamentais para explicar algumas adaptações e/ou comportamentos exibidos na natureza. Muitos destes estudos com insetos foram conduzidos através de vôos controlados em túneis de vento (WEIS-FOGH 1956, VOGEL 1966, DUDLEY & ELLINGTON 1990, ELLINGTON *et al.* 1990), insetários (ELLINGTON 1984, ENNOS 1989, DUDLEY 1990) ou através de observações diretas na natureza (DEVRIES & DUDLEY 1990, DUDLEY & DEVRIES 1990, DUDLEY & SRYGLEY 1994).

Alguns resultados obtidos sobre a velocidade dos insetos, embora limitados, podem ser verificados em LEWIS & TAYLOR (1967) e JOHNSON (1969). Outros estudos mais recentes foram fundamentados a partir de observações em campo (WALOFF 1972, BALCIUNAS & KNOPF 1977, BAKER *et al.* 1981, BETTS & WOOTTON 1988).

Apesar da influência da mecânica de voo e do desempenho dos organismos não serem ainda completamente conhecidos, pode-se verificar uma ligação íntima entre a morfologia e a cinemática das asas e entre as forças aerodinâmicas e os mecanismos musculares de voo (CHAI & MILLARD 1997, CHAI & DUDLEY 1995, DUDLEY 2000). A forma e o tamanho da asa têm em geral um compromisso com as várias funções em que elas estão envolvidas. Nas borboletas, por exemplo, as asas podem ser usadas durante a corte, na manutenção de territórios, podem estar envolvidas na defesa (camuflagem ou aposematismo), na termorregulação (KINGSOLVER 1985) e na amplitude dos padrões de voo (BAKER 1972, DAVIES 1978). Borboletas palatáveis, que usam o voo para escaparem de predadores aéreos, investem uma grande porção da sua massa corporal na musculatura

de vôo, ao contrário do que fazem as borboletas impalatáveis (MARDEN & CHAI 1991). Este aumento na musculatura também foi constatado em beija-flores e machos de libélulas, quando estão engajados em combates aéreos por territórios para acasalamento (HARTMAN 1961, MARDEN 1989, MORGAN *et al.* 1985). Deste modo, a resposta à seleção natural poderia ocorrer através da alteração do “design” do corpo, de modo que a musculatura utilizada aumente proporcionalmente com a massa corporal, mantendo a performance aproximadamente igual (CHAI & DUDLEY 1995, CHAI *et al.* 1997).

Normalmente, são utilizados dois parâmetros para caracterizar o vôo de um objeto ou de um organismo: a carga unitária da asa e o índice de estreiteza (DUDLEY 2000). No entanto, alguns autores colocam restrições para o uso com insetos (NORBERG 1990, TENNEKES 1996, CHAI & MILLARD 1997, BETTS & WOOTTON 1988), alegando que estes parâmetros quantificam grosseiramente o tamanho e a forma da asa. DUDLEY (1990) mostrou haver uma correlação positiva entre a velocidade de vôo e o comprimento das asas. SRYGLEY & CHAI (1990) também obtiveram uma correlação positiva entre a velocidade de vôo e a massa do tórax, mas negativa com a massa do abdômen (que contém os órgãos reprodutivos e armazenamento de gorduras).

Alguns comportamentos associados ao vôo das borboletas, como o tipo de vôo ou ocorrência em determinadas áreas, fazem com que estas também possam servir como boas indicadoras de alterações ambientais provocadas pela urbanização (BLAIR & LAUNER 1997). Alguns pesquisadores (GILBERT 1980, 1984, PYLE 1980, MURPHY *et al.* 1990, BROWN JR. 1992, KREMEN 1992) propõem que elas podem avaliar indiretamente esta variação ambiental, por causa da sua sensibilidade às condições locais como clima, níveis de luminosidade (WATT *et al.* 1968, EHRLICH *et al.* 1972, WEISS *et al.* 1987, 1988) e proporção da cobertura vegetal (SCHWARTZ & DI MARE 2001). Outros estudos estabelecem uma relação entre a habilidade de dispersão dos insetos com a morfologia dos adultos (PALMER & DINGLE 1989, FAIRBAIRN & ROFF 1990).

Este trabalho tem como objetivo estudar o relacionamento existente entre: a) partes do corpo (massa total e torácica), b) componentes da aerodinâmica de vôo (carga unitária, índice de estreiteza e previsões da velocidade) e c) forma das asas (comprimento, largura e área das asas anteriores e posteriores), entre os sexos e entre espécies de borboletas da subfamília Papilioninae coletadas em quatro localidades do município de Santa Maria, Rio Grande do Sul.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Áreas de estudo

O estudo foi realizado em quatro localidades do Rio Grande do Sul, entre os meridianos 53°10' e 54°40'W e entre os paralelos 29°00' e 29°20'S. As localidades de Água Negra (AN), Morro do Link (ML), Rincão do Canto (RC), Rincão do Soturno (RS), e Vale do Diabo (VD), estão em áreas remanescentes da floresta decidual e semidecidual da Serra Geral, com altitu-

de inferior a 500 m. Podem ser observados cinco extratos vegetais: emergente, arbóreo contínuo, arvoretas, arbustivo e herbáceo (KLEIN 1983). Schönstatt (SC) e Camobi (CB), são áreas eminentemente urbanas, com flora caracterizada por plantas ornamentais cultivadas como: Apocynaceae, Asteraceae, Malvaceae, Myrtaceae e Verbenaceae. Schönstatt apresenta grande variedade de flores e Camobi poucas, porém abundantes em número.

As áreas investigadas foram agrupadas segundo SCHWARTZ & DI MARE (2001), de acordo com a cobertura vegetal presente. Deste modo, foram identificados dois grandes grupos. O primeiro formado por áreas localizadas em zonas urbanas, denominado SCCB (SC + CB). O segundo constituído por dois subgrupos: um inclui áreas de floresta, com cobertura vegetal entre 50% (RSML = RS + ML) e 70% (VDRC = VD + RC) e o outro formado por AN, cuja cobertura é de cerca de 30%. Água Negra se distinguiu das demais áreas por suas características fisionômicas particulares: hábitat fragmentado com vegetação lenhosa baixa e de média altura, observada nos capões, com abundância de Myrtaceae e Rubiaceae. Neste trabalho, os grupamentos obtidos em SCHWARTZ & DI MARE (2001) passam a ser referidos como comunidades, por conveniência e por afinidade com a cobertura vegetal.

Em AN, RC, RS e VD, as coletas foram realizadas em trilhas e estradas existentes, previamente escolhidas. Em CB foram visitados alguns jardins em ruas percorridas no bairro, escolhidas pelo número de casas com jardins apresentando flores. Em SC foi investigada uma pequena mata secundária, com cerca de 5000 m<sup>2</sup>.

### Material estudado

No presente trabalho foram estudadas dez espécies de Papilionidae, uma das quais com três subespécies, pertencentes a três tribos de Papilioninae: Leptocircini Kirby, 1896 [= Graphiini Talbot, 1939] (*Mimoides lysithous eupatorium* (Lucas, [1859]); *Mimoides lysithous lysithous* (Hübner, [1821]); *Mimoides lysithous rurik* (Eschscholtz, 1821)), Papilionini (*Heraclides astyalus astyalus* (Godart, 1819); *Heraclides hectorides* (Esper, 1794); *Heraclides thoas brasiliensis* (Rothschild & Jordan, 1906); *Pterourus scamander scamander* (Boisduval, 1836)) e Troidini (*Battus polydamas polydamas* (Linnaeus, 1758); *Battus polystictus polystictus* (Butler, 1874); *Parides agavus* (Drury, 1782); *Parides anchises nephalion* (Godart, 1819); *Parides bunichus perrhebus* (Boisduval, 1836).

### Amostragem e identificação

As coletas ocorreram de setembro de 1994 a março de 1995 e de novembro de 1995 a fevereiro de 1996. Foram realizadas em intervalos médios de trinta dias para cada localidade estudada, utilizando duas redes entomológicas convencionais, durante intervalos médios de quatro horas. As coletas eram iniciadas entre nove e dez horas da manhã. Os adultos coletados foram acondicionados em envelopes de papel vegetal, individualizados, devidamente etiquetados e transportados para o

Laboratório de Biologia Evolutiva do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). A identificação das espécies foi realizada com base em TYLER *et al.* (1994).

### Obtenção dos dados

O trabalho foi fundamentado em 527 machos e 213 fêmeas, embora alguns indivíduos não tenham sido utilizados em todas as análises. As diferentes partes dos indivíduos foram separadas com uma tesoura cirúrgica de ponta fina e depois pesadas em uma balança analítica com precisão de até 0,1 mg. As pesagens foram realizadas após o trabalho de campo, com intervalos de aproximadamente quatro horas entre a captura e a pesagem de cada indivíduo. Foram realizadas duas modalidades de pesagem: com os adultos íntegros (m), os adultos sem as asas e somente o abdômen. Os valores para o tórax (mt) (incluindo cabeça e pernas) foram obtidos por diferença entre o indivíduo sem asas menos o abdômen.

As medidas do comprimento, largura e área das asas foram obtidas através de uma mesa digitalizadora, após serem montadas entre duas folhas de material plástico auto-adesivo transparente, utilizando o programa SIGDER (gentilmente cedido pelo Departamento de Engenharia Rural da UFSM). Com alfinetes entomológicos foram marcados pontos fixos nas asas, utilizados para medir o comprimento e a largura das mesmas (Fig. 1). O comprimento da asa anterior (Ca) foi medido entre o limite final da veia radial  $R_3$  e a origem da veia anal 2A e a largura (La) entre o limite final da veia anal 2A e a margem costal, passando pela origem da veia radial  $R_1$ . O comprimento na asa posterior (Cp) foi medido entre o início da fusão das veias subcostal  $Sc_1$  e veia radial  $R_1$  e o limite terminal da veia mediana  $M_2$ . A largura (Lp) entre o limite final da fusão das veias subcostal  $Sc_1$  e  $R_1$  e o limite final da veia anal 2a. As áreas das asas ( $S = \text{anterior} + \text{posterior}$ ) foram medidas usando o contorno total das asas.

Para analisar a aerodinâmica das asas foram estimadas as cargas unitárias ( $C_u = m/S$ ;  $m = \text{massa do corpo}$ ;  $S = \text{área das asas}$ ) e o índice de estreiteza ( $E = 4R^2/S$ ;  $R = \text{envergadura das asas}$ ;  $S = \text{superfície das asas}$ ).

As medidas e cálculos dos parâmetros investigados foram realizados conforme o trabalho de BETTS & WOOTTON (1988). Foram realizadas também previsões da velocidade utilizando como estimador o índice de estreiteza, cuja fórmula ( $V_e = 46,9 E^{2,27}$ ) foi auferida do trabalho de DUDLEY & SRYGLEY (1994).

### Análise dos dados

As análises estatísticas foram realizadas com base nas medidas obtidas conforme descrição no item anterior utilizando os dados log-transformados, quando não satisfaziam os critérios de normalidade e homocedasticidade.

As médias foram confrontadas através dos testes de comparações múltiplas "Least Square Significant" (LSD) e Bonferroni. Estes métodos de comparação levam em conta, especificamente, a utilização de mais de duas amostras. O primeiro baseia-se no número de exemplares dos grupos envolvidos na compara-

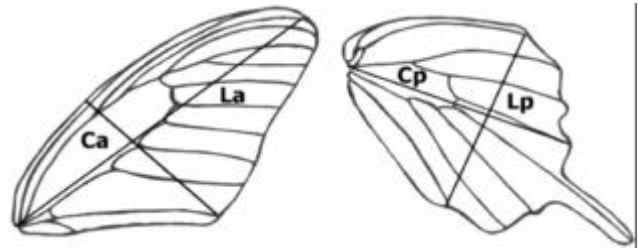


Figura 1. Pontos utilizados para estimar o comprimento (C) e a largura (L) da asa anterior (a) e posterior (p) das 10 espécies de Papilioninae.

ção. Ele oferece proteção mínima em relação a um aumento na taxa de erro alfa, devido às comparações múltiplas "a posteriori" (ZAR 1999). O segundo ajusta o nível alfa de cada teste individual para assegurar que o risco global para vários testes permaneça 0,05, diminuindo a probabilidade de ocorrer um erro do tipo I.

A análise de grupo foi realizada com o índice de estreiteza, a carga unitária e a área alar. Como as variáveis apresentam dimensões diferentes, foram empregados os percentuais relativos de cada variável para cada espécie analisada. Os grupos foram obtidos através do método de WARD (WARD 1963). Este método usa uma análise da variância para avaliar a distância entre os grupos. Ele tenta minimizar a soma dos quadrados de quaisquer dois grupos que podem ser formados a cada passo. Como medida de comparação foi utilizada a distância Manhattan.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Medidas morfológicas

A tabela I, com base em 490 machos e 187 fêmeas, mostra os valores obtidos para a massa total (m) (366 machos; 136 fêmeas), massa torácica (mt) (490 machos; 187 fêmeas), área das asas (S) (319 machos; 128 fêmeas) e respectivos erros padrões (ep), por espécie e comunidade estudada. *Pterourus scamander scamander* ( $821 \pm 48,50$  mg), *H. thoas brasiliensis* ( $677 \pm 78,52$  mg), *B. polystictus polystictus* ( $544 \pm 31,31$  mg), *P. anchises nephalion* ( $411 \pm 13,42$  mg) e *B. polydamas polydamas* ( $409 \pm 28,94$  mg) apresentaram a maior massa total entre as fêmeas e *P. scamander scamander* ( $495 \pm 25,45$  mg), *H. thoas brasiliensis* ( $435 \pm 27,93$  mg), *B. polydamas polydamas* ( $329 \pm 11,49$  mg) e *H. astyalus astyalus* ( $313 \pm 11,24$  mg), entre os machos. Os menores valores, para ambos os sexos, foram observados em *M. lysithous eupatorion*, *M. lysithous lysithous* e *M. lysithous rurik*.

Ambos os sexos de *B. polydamas polydamas*, *H. thoas brasiliensis* e *P. scamander scamander* apresentaram valores mais altos para a massa torácica média. É importante salientar que estas espécies em campo são as que mostram maior capacidade de voo. Os menores valores, também nos dois sexos, ocorreram em *H. hectorides*, *M. lysithous eupatorion*, *M. lysithous lysithous*

Tabela I. Valores médios da massa total (m), massa torácica (mt) e área das asas (S) e respectivos erros padrões (ep), para ambos os sexos, de cada espécie (sp), nas comunidades estudadas (com). (n) Número de indivíduos, (Mile) *Mimoides lysithous eupatorion*, (Mill) *Mimoides lysithous lysithous*, (Miir) *Mimoides lysithous rurik*, (Bapl) *Battus polydamas polydamas*, (Bapo) *Battus polystictus polystictus*, (Paag) *Parides agavus*, (Paan) *Parides anchises nephalion*, (Pabp) *Parides bunichus perrhebus*, (Heas) *Heraclides astyalus astyalus*, (Hehe) *Heraclides hectorides*, (Hetb) *Heraclides thoas brasiliensis*, (Ptsc) *Pterourus scamander scamander*, (VDRC) Vale do Diabo + Rincão do Canto, (RSML) Rincão do Soturno + Morro do Link, (AN) Água Negra, (SCCB) Schöenstatt + Camobi.

sp	com	Machos						Fêmeas					
		m ± ep (mg)	n	mt ± ep (mg)	n	S ± ep (mm <sup>2</sup> )	n	m ± ep (mg)	n	mt ± ep (mg)	n	S ± ep (mm <sup>2</sup> )	n
Mile	VDRC	111 ± 10,73	5	54 ± 6,26	5	1560 ± 129,00	4	186 ± 54,27	3	59 ± 8,50	4	1815 ± 181,02	2
	RSML	144 ± 22,50	4	55 ± 2,27	7	1642 ± 85,00	4	0	0	0	0	1788	1
	AN	121 ± 7,15	5	52 ± 3,67	6	1737 ± 1,41	2	145 ± 12,02	2	52 ± 3,53	2	-	0
	SCCB	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-	0
	Total	123 ± 8,02	14	53 ± 2,12	18	1628 ± 60,40	10	169 ± 31,30	5	57 ± 5,71	6	1806 ± 105,08	3
Mill	VDRC	122 ± 7,15	5	57 ± 1,34	5	1611 ± 83,71	3	159 ± 28,28	2	60 ± 14,85	2	1755 ± 127,99	2
	RSML	-	0	-	-	-	0	199 ± 9,19	2	58 ± 1,15	3	1820 ± 165,12	3
	AN	125 ± 23,09	3	53 ± 1,73	3	1534 ± 140,71	2	-	0	-	0	-	0
	SCCB	-	0	-	-	-	0	-	0	-	0	-	0
	Total	123 ± 4,59	8	55 ± 1,06	8	1580 ± 66,63	5	179 ± 17,00	4	59 ± 4,92	5	1794 ± 100,62	5
Miir	VDRC	129 ± 9,45	7	58 ± 2,67	9	1643 ± 64,91	6	123 ± 18,38	2	54 ± 1,41	2	1525 ± 21,92	2
	RSML	155	1	66	1	1823 ± 154,86	2	210 ± 25,04	5	61 ± 6,53	6	1789 ± 125,74	6
	AN	-	0	-	0	-	0	181 ± 41,01	2	69 ± 2,12	2	1965	1
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	Total	132 ± 8,84	8	59 ± 2,31	10	1688 ± 62,93	8	184 ± 19,33	9	61 ± 4,11	10	1750 ± 99,35	9
Bapl	VDRC	-	0	-	0	-	0	476	1	154	1	0	0
	RSML	340 ± 17,95	17	167 ± 7,67	22	2595 ± 67,50	16	409 ± 39,19	6	135 ± 13,23	7	2708 ± 98,83	5
	AN	312 ± 24,19	7	155 ± 8,87	13	2452 ± 87,18	3	363 ± 138,59	2	162 ± 23,09	3	3111 ± 102,53	2
	SCCB	320 ± 16,26	8	166 ± 6,93	12	2552 ± 64,09	6	445 ± 41,72	2	164 ± 13,86	3	3047	1
	Total	329 ± 11,49	32	164 ± 4,67	47	2568 ± 46,80	25	409 ± 28,94	11	147 ± 8,55	14	2862 ± 88,39	8
Bapo	VDRC	351 ± 25,94	5	140 ± 9,80	6	2654 ± 170,83	5	629	1	182	1	3418	1
	RSML	277 ± 14,72	12	111 ± 5,25	16	2469 ± 92,38	12	503 ± 50,09	5	140 ± 15,20	8	2769 ± 61,61	7
	AN	315 ± 7,95	32	127 ± 2,67	36	2522 ± 47,54	23	574 ± 40,00	4	151 ± 6,94	6	2851 ± 54,27	3
	SCCB	309	1	132	1	2844	1	-	0	-	0	-	0
	Total	309 ± 7,21	50	124 ± 2,60	59	2530 ± 43,26	41	544 ± 31,31	10	147 ± 8,78	15	2850 ± 70,25	11
Paag	VDRC	184 ± 5,48	30	76 ± 1,78	38	1894 ± 36,20	25	230 ± 34,29	6	77 ± 4,28	14	2017 ± 113,49	6
	RSML	194 ± 3,67	54	76 ± 1,28	74	1892 ± 27,73	59	259 ± 18,86	13	81 ± 3,75	16	2242 ± 72,75	16
	AN	193 ± 12,37	17	77 ± 2,45	24	1957 ± 42,60	15	282	1	85 ± 9,81	3	2276	1
	SCCB	-	0	-	0	-	0	311	1	98	1	0	0
	Total	190 ± 3,28	101	76 ± 0,94	136	1902 ± 19,90	99	254 ± 70,00	21	80 ± 2,74	34	2185 ± 61,09	23
Paan	VDRC	291 ± 11,16	27	118 ± 3,12	37	2359 ± 60,97	22	403 ± 15,85	23	123 ± 3,85	27	2769 ± 63,73	20
	RSML	287 ± 9,88	31	119 ± 3,00	36	2344 ± 41,41	35	405 ± 24,98	17	125 ± 4,69	22	2738 ± 99,66	15
	AN	326 ± 32,25	6	126 ± 7,78	8	2413 ± 55,01	5	508 ± 16,99	5	146 ± 6,42	7	2885 ± 83,18	5
	SCCB	307 ± 23,09	3	125 ± 5,20	3	2446 ± 12,70	3	407	1	137	1	3071	1
	Total	293 ± 7,08	67	119 ± 1,96	84	2359 ± 30,51	65	411 ± 13,42	46	126 ± 2,91	57	2779 ( 49,04	41

Continua

Tabela I. Continuação.

sp	com	Machos						Fêmeas					
		m ± ep (mg)	n	mt ± ep (mg)	n	S ± ep (mm <sup>2</sup> )	n	m ± ep (mg)	n	mt ± ep (mg)	n	S ± ep (mm <sup>2</sup> )	n
Pabp	VDRC	206 ± 23,09	3	88 ± 7,50	4	2247	1	302 ± 91,92	2	109 ± 21,92	2	-	0
	RSML	242 ± 6,79	17	99 ± 2,55	26	2180 ± 52,75	16	387 ± 19,00	4	112 ± 9,39	5	2540 ± 70,22	6
	AN	212 ± 9,00	16	91 ± 2,34	22	2138 ± 53,72	14	373 ± 24,49	6	115 ± 6,33	9	2399 ± 50,21	6
	SCCB	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0
	Total	225 ± 5,83	36	95 ± 1,80	52	2163 ± 36,10	31	366 ± 19,34	12	113 ± 5,00	16	2469 ± 46,19	12
Heas	VDRC	346 ± 24,60	5	142 ± 6,05	7	3440 ± 119,21	6	543	1	156	1	4033	1
	RSML	312 ± 12,96	10	130 ± 3,47	14	3243 ± 85,56	8	300	1	120 ± 26,56	3	3678 ± 133,64	2
	AN	259	1	106	1	2650	1	285	1	125 ± 8,08	3	3922	1
	SCCB	282 ± 35,22	3	124 ± 10,73	5	3844	1	430 ± 67,88	2	141 ± 4,24	2	3978 ± 2,12	2
	Total	313 ± 11,24	19	129 ± 3,46	27	3330 ± 82,50	16	398 ± 52,32	5	130 ± 9,54	8	3878 ± 73,48	6
Hehe	VDRC	128 ± 10,50	4	63 ± 6,26	5	1714 ± 183,14	2	0	0	48	1	0	0
	RSML	173 ± 7,56	7	76 ± 1,94	13	2286 ± 44,09	6	243 ± 37,12	5	69 ± 5,71	6	2186 ± 91,68	5
	AN	154 ± 16,50	4	67 ± 5,37	5	2168 ± 149,00	4	0	0	85	1	0	0
	SCCB	-	0	-	0	-	0	296	1	99	1	2812	1
	Total	156 ± 7,75	15	71 ± 2,29	23	2151 ± 81,69	12	239 ± 31,84	6	71 ± 6,01	8	2302 ± 117,98	6
Hetb	VDRC	574	1	232	1	4645	1	-	0	-	0	-	0
	RSML	424 ± 19,05	3	185 ± 6,00	4	4098 ± 229,81	2	-	0	130	1	-	0
	AN	452 ± 74,25	2	198 ± 24,04	2	4745	1	498	1	175	1	-	0
	SCCB	364 ± 4,24	2	167 ± 11,02	6	4287 ± 223,44	2	729 ± 79,20	2	199 ± 26,87	2	4473	1
	Total	435 ± 27,93	8	183 ± 7,76	13	4359 ± 139,21	6	677 ± 78,52	3	168 ± 21,94	3	4473	1
Ptsc	VDRC	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	RSML	582	1	227	1	-	0	-	0	-	0	-	0
	AN	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	SCCB	482 ± 25,32	7	205 ± 8,66	12	3869	1	821 ± 48,50	4	235 ± 11,46	11	3870 ± 108,54	3
	Total	495 ± 25,45	8	207 ± 8,04	13	3869	1	821 ± 48,50	4	235 ± 11,46	11	3870 ± 108,54	3

e *M. lysithous rurik*. A correlação entre a massa total e a massa torácica foi significativamente alta em ambos os sexos (machos:  $r = 0,95$ ;  $r^2 = 0,91$ ;  $n = 377$ ;  $p < 0,01$ ; fêmeas:  $r = 0,95$ ;  $r^2 = 0,91$ ;  $n = 150$ ;  $p < 0,01$ ).

MARDEN & CHAI (1991) sugerem que borboletas palatáveis podem apresentar uma proporção maior na musculatura de vôo por massa corporal, que pode ser usada para estabelecer uma estratégia importante no vôo evasivo. Por isso voam rápido, ao contrário de espécies impalatáveis que são mais lentas e apresentam asas mais resistentes (PINHEIRO 1996). Neste trabalho, as espécies com maior massa total foram aquelas citadas na literatura, normalmente, como palatáveis. *Pterourus scamander scamander* e *H. astyalus astyalus* são considerados mimícos que têm espécies de *Battus* como modelo (TYLER *et al.* 1994). Na Costa Rica *Calocitta formosa* (Passeriformes; Corvidae) recusa

sistematicamente exemplares de *Battus* spp. (DEVRIES 1986). Contudo, testes de palatabilidade com *Battus polydamas* mostraram que 33% dos indivíduos oferecidos foram comidos (SRYGLEY & CHAI 1990). *Heraclides hectorides*, *M. lysithous eupatorion*, *M. lysithous lysithous*, *M. lysithous rurik*, *P. anchises nephalion* e *P. bunichus perrhebus* são apresentados como comímicos do padrão "Parides", cujas espécies apresentam uma rejeição de 70-80% (PINHEIRO 1996) e *H. thoas brasiliensis* tida como palatável foi atacada em 88% dos testes (SRYGLEY & CHAI 1990). Por outro lado algumas espécies como *Heraclides anchisiades* e *Protesilaus* sp. embora citadas como palatáveis são rejeitadas (TYLER *et al.* 1994). Segundo RACHELI & PARISSET (1992) as fêmeas de *Heraclides androgeus*, mimícas de *Battus*, são rapidamente atacadas e comidas, mas as de *Heraclides anchisiades*, que faz parte de outro anel mimético com fêmeas de várias

espécies de *Parides*, não são atacadas, embora em SRYGLEY & CHAI (1990) sejam citadas como mímicos batesianos. É importante salientar que os dados sobre a palatabilidade das espécies citadas foram obtidos em locais distantes e com diferentes aves testadas, o que poderia suscitar dúvidas quanto ao grau de palatabilidade (SRYGLEY & CHAI 1990). Por conveniência, foi assumida uma equivalência na palatabilidade, como no trabalho de BROWER & BROWER (1964). Nesses estudos, os resultados sobre a palatabilidade foram qualitativamente semelhantes, usando borboletas da mesma espécie, provenientes de locais distantes, e utilizando diferentes espécies de aves como predadores. Além disso, ao nível de comunidade pode ser assumido que as presões seletivas também são semelhantes (SRYGLEY & CHAI 1990).

Ambos os sexos de *H. astyalus astyalus*, *H. thoas brasiliensis* e *P. scamander scamander*, que ocupam preferencialmente locais abertos e realizam deslocamentos a longa distância, exibiram os valores mais altos para a área das asas. *Mimoides lysithous eupatorion*, *M. lysithous lysithous*, *M. lysithous rurik*, e *P. agavus* apresentaram os menores valores e todas são encontradas geralmente em matas e florestas. É importante salientar que quanto maior o tamanho das asas, maior o peso que elas podem carregar. Deste modo, os deslocamentos a longa distância necessitam uma massa muscular maior.

Os valores obtidos mostram que a massa torácica, o comprimento e a área das asas estão todos intimamente relacionados em Papilioninae, e que os aumentos nestes três parâmetros são diretamente proporcionais. Os resultados indicam também que as proporções se ajustam a massa final do corpo. A correlação entre a massa torácica ( $m_t$ ) e a área das asas ( $S$ ) (machos:  $r = 0,83$ ;  $r^2 = 0,69$ ;  $n = 290$ ;  $F = 658,0$ ;  $gl = 1, 288$ ;  $p < 0,001$ ; fêmeas:  $r = 0,80$ ;  $r^2 = 0,65$ ;  $n = 112$ ;  $F = 200,48$ ;  $gl = 1, 110$ ;  $p < 0,001$ ), entre a envergadura da asa ( $2C$ ) e a massa torácica ( $m_t$ ) (machos:  $r = 0,80$ ;  $r^2 = 0,65$ ;  $n = 462$ ;  $F = 845,88$ ;  $gl = 1, 460$ ;  $p < 0,001$ ; fêmeas:  $r = 0,77$ ;  $r^2 = 0,59$ ;  $n = 183$ ;  $F = 259,67$ ;  $gl = 1, 181$ ;  $p < 0,001$ ) e entre a envergadura ( $2C$ ) e a área das asas ( $S$ ) (machos:  $r = 0,97$ ;  $r^2 = 0,93$ ;  $n = 322$ ;  $F = 4505,83$ ;  $gl = 1, 320$ ;  $p < 0,001$ ; fêmeas:  $r = 0,96$ ;  $r^2 = 0,92$ ;  $n = 132$ ;  $F = 1663,11$ ;  $gl = 1, 130$ ;  $p < 0,001$ ) foram altamente significativas e não diferem estatisticamente entre os sexos.

Uma comparação simultânea com as espécies agrupadas por sexo e por localidade, para a massa torácica (Tab. II), área das asas (Tab. II) e envergadura das asas (Tab. II), através dos testes LSD e Bonferroni, mostra que as diferenças entre os valores médios de SCCB e as demais comunidades foram estatisticamente significativas. À medida que a cobertura vegetal vai diminuindo, os valores médios vão se elevando, exceto para a área das asas das fêmeas, onde RSML apresentou um valor menor que VDRC, embora a diferença não seja significativa. A diferença entre AN e VDRC é significativa, somente com o teste LSD, para a massa torácica e envergadura das asas, em ambos os sexos.

Em ambientes menos favorecidos a seleção pode beneficiar machos com maior massa muscular. Em *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758) (Diptera, Scathophagidae), por

exemplo, fêmeas que acasalam com machos menores têm menor probabilidade de sobrevivência durante a conjugação da cópula (BORGIA 1981), pois estariam mais vulneráveis a predação já que são os machos que carregam as fêmeas ao se deslocarem durante a cópula. Portanto, borboletas com tamanhos maiores em locais com pouca vegetação ou condições menos adequadas, também, poderiam obter uma vantagem adaptativa, aumentando a sua performance de voo e chances reprodutivas nestes locais, quando associadas a uma dinâmica de voo que favorece a sobrevivência e a reprodução.

Através de estudos adequados, as diferenças observadas entre machos e fêmeas poderiam ser atribuídas a uma divergência intersexual de nicho ou a um dimorfismo sexual ecológico. Estas diferenças, observadas na morfologia associada ao voo, poderiam influenciar a habilidade das borboletas colonizarem habitats fragmentados, como AN e SCCB. O polimorfismo de asas é comum em muitas ordens de insetos, e a perda ou redução das asas é geralmente associada com aumento na fecundidade e uma precocidade nas formas imaturas, dando desta maneira uma vantagem reprodutiva as formas não migrantes (HARRISON 1980, ROFF 1986).

As médias do comprimento ( $C$ ) e da largura ( $L$ ) das asas anteriores ( $a$ ) e posteriores ( $p$ ) (Tab. III), foram estatisticamente diferentes entre os sexos (Ca:  $t_{(726)} = 6,568$ ;  $p < 0,01$ ; La:  $t_{(733)} = 10,952$ ;  $p < 0,01$ ; Cp:  $t_{(587)} = 2,974$ ;  $p < 0,01$ ; Lp:  $t_{(587)} = 7,943$ ;  $p < 0,01$ ). Os valores mais baixos, em ambos os sexos, para o comprimento e a largura das asas anteriores, nas quatro comunidades estudadas ocorreram em *M. lysithous eupatorion*, *M. lysithous lysithous*, *M. lysithous rurik*, e *P. agavus*. Os valores mais baixos para a largura média das asas anteriores, em ambos os sexos, foram evidenciados nas três subespécies de *Mimoides* e em *P. agavus*. A largura das asas posteriores, nos machos, apresentou valores menores em *H. hectorides*, *M. lysithous eupatorion*, *M. lysithous lysithous*, *M. lysithous rurik*, *P. agavus* e *P. anchises nephalion*, enquanto nas fêmeas somente nas subespécies de *Mimoides*. A espécie que apresentou os valores médios mais altos para as duas variáveis, em ambas as asas e sexos, foi *H. thoas brasiliensis*.

Na tabela IV são analisadas as correlações entre o comprimento e a largura, por sexo e por asa. Tanto para os machos como para as fêmeas, as correlações que incluem o comprimento das asas anteriores (Ca) foram todas positivas e altamente significantes não diferindo entre os sexos. Já as que incluem o comprimento das asas posteriores (Cp) foram baixas e diferentes entre os sexos. Deste modo, com base nestes resultados podemos inferir que o comprimento das asas anteriores, pela sua semelhança entre os sexos e grau de correlação, é uma medida alométrica importante na determinação do tamanho e forma das asas. Tal fato pode ser atribuído ao papel que as asas anteriores desempenham na aerodinâmica e sua relação com a velocidade. Já nas asas posteriores, a maior variabilidade e a diferença observada entre os sexos podem ser atribuídas ao papel que elas exercem, funcionando como um aerofólio, regulando a direção e a manobrabilidade do voo.

Tabela II. Comparação simultânea dos valores médios obtidos (x), nas diferentes comunidades (com) estudadas, para a: (A) massa torácica (mg), (B) área das asas (mm<sup>2</sup>) e (C) envergadura das asas (mm), através dos testes LSD e Bonferroni (Bonf), para ambos os sexos, nas comunidades estudadas. Valores médios seguidos pela mesma letra, em cada coluna, não diferem estatisticamente ( $p > 0,05$ ). (VDRC) Vale do Diabo + Rincão do Canto, (RSML) Rincão do Soturno + Morro do Link, (AN) Água Negra, (SCCB) Schöenstatt + Camobi.

Com	Massa torácica (mg)						Área das asas (mm <sup>2</sup> )						Envergadura das asas (mm)					
	Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas			Machos			Fêmeas		
	x	LSD	Bonf	x	LSD	Bonf	x	LSD	Bonf	x	LSD	Bonf	x	LSD	Bonf	x	LSD	Bonf
VDRC	118,93	a	a	127,71	a	a	2199	a	a	2504	a	a	73,88	a	a	78,18	a	a
RSML	129,56	b	a	131,96	a	a	2236	a	a	2445	a	a	75,12	a, b	a	80,06	a	a
AN	133,91	b	a	154,18	b	a	2278	a	a	2724	a	a	76,65	b	a	84,48	b	a
SCCB	209,31	c	b	231,39	c	b	2984	b	b	3663	b	b	92,08	c	b	96,42	c	b

Deste modo as asas posteriores podem estar relacionadas ao tipo de voo que as borboletas exercem (DUDLEY 2000). Segundo BRODSKY (1994) os tamanhos do corpo e das asas predisposeram os lepidópteros ao domínio do voo planado, especialmente os papilionídeos, pela presença de caudas nas asas posteriores, que são responsáveis pela sua orientação e direção. Neste tipo de voo, o perfil geral da trajetória é imprevisível e complicada. Deste modo, a variabilidade observada nas asas posteriores pode ser atribuída à seleção de comportamentos especificamente associados ao voo destas borboletas.

#### Medidas aerodinâmicas

Os valores obtidos para a carga unitária (Cu), índice de estreiteza (E) e velocidade estimada com base no índice de estreiteza ( $V_e$ ), para ambos os sexos, nas diferentes comunidades estudadas podem ser visualizados na tabela V. As estimativas médias mais baixas para a carga unitária foram observadas em *Mimoides* spp. e *H. hectorides*, para ambos os sexos. As mais elevadas em *B. polydamas polydamas*, *B. polystictus polystictus* e *P. anchises nephalion*, para os machos, e *B. polydamas polydamas*, *B. polystictus polystictus*, *P. anchises nephalion* e *P. bunichus perrebus*, para as fêmeas. Para o índice de estreiteza, os menores valores foram verificados em *P. agavus*, *P. anchises nephalion* e *P. bunichus perrebus*, e os maiores em *B. polystictus polystictus*, *H. astyalus astyalus*, *H. hectorides* e *H. thoas brasiliensis*, nos dois sexos. Também, para machos e fêmeas, os menores valores para a velocidade ocorreram em *B. polystictus polystictus*, *H. astyalus astyalus*, *H. hectorides* e *H. thoas brasiliensis*, e os maiores em *P. agavus*, *P. anchises nephalion* e *P. bunichus perrebus*. A distribuição dos valores médios (Fig. 2), entre os sexos, das estimativas do índice de estreiteza e da velocidade estimada com base neste índice, quando analisadas através de teste-t, não foram estatisticamente significativas ( $t_{(446)} = 0,718$ ;  $p > 0,05$ ;  $t_{(446)} = -0,718$ ;  $p > 0,05$ , respectivamente). Entretanto, foi significativa em relação a carga unitária ( $t_{(353)} = 10,183$ ;  $p < 0,05$ ) (Fig. 3). Os resultados, embora semelhantes, são mais baixos que os obtidos por DUDLEY & SRYGLEY (1994) para a subfamília Papilioninae ( $m = 416$  mg;  $E = 3,39$ ;  $Cu = 1,45$  mg/mm<sup>2</sup>;  $V = 4,4$  m/s) ou individualmente para a espécie *B. polydamas* ( $m = 551$  mg;  $E = 3,54$ ;  $Cu = 1,89$  mg/mm<sup>2</sup>;  $V = 5,8$  m/s).

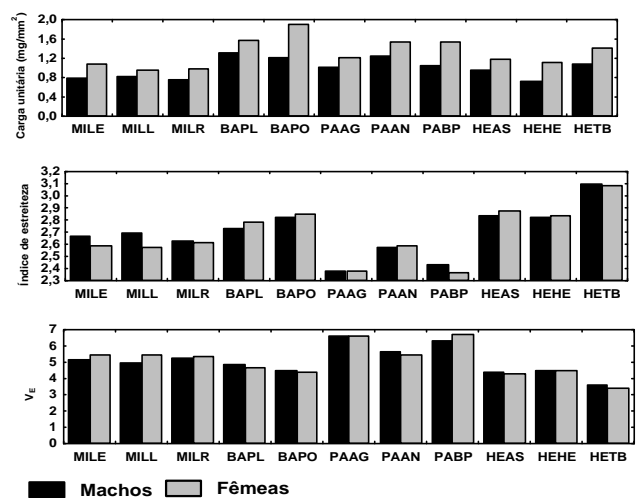


Figura 2. Distribuição dos valores médios da carga unitária, do índice de estreiteza e da previsão da velocidade com base no índice de estreiteza ( $V_e$ ), por sexo e por espécie: (BAPL) *Battus polydamas*, (BAPO) *Battus polystictus*, (HEAS) *Heraclides astyalus astyalus*, (HEHE) *Heraclides hectorides*, (HETB) *Heraclides thoas brasiliensis*, (MILE) *Mimoides lysithous eupatorion*, (MILL) *Mimoides lysithous lysithous*, (MILR) *Mimoides lysithous rurik*, (PAAG) *Parides agavus*, (PAAN) *Parides anchises nephalion*, (PABP) *Parides bunichus perrebus*.

A habilidade de fuga das borboletas é a principal forma de evitar predadores. Borboletas impalatáveis apresentam índice de estreiteza elevado e os palatáveis índices baixos (DUDLEY 2000). Estudos que relacionam a forma das asas com palatabilidade demonstram que as borboletas impalatáveis apresentam asas anteriores longas e estreitas, enquanto as palatáveis asas curtas e largas (CHAI & SRYGLEY 1990). Asas longas e estreitas permitem um voo planado enquanto asas curtas e largas uma manobrabilidade maior (DUDLEY 2000). Todas as borboletas, mesmo as impalatáveis, respondem aos predadores com padrões de voo em ziguezague e um movimento para

Tabela III. Valores médios de comprimento (C) e largura (L) das asas anteriores (a) e posteriores (p), e respectivos erros padrões (ep), para ambos os sexos, de cada espécie (sp), nas comunidades (com) estudadas. (n) Número de indivíduos, (Mile) *Mimoides lysithous eupatorion*, (Mill) *Mimoides lysithous lysithous*, (Milr) *Mimoides lysithous rurik*, (Bapl) *Battus polydamas polydamas*, (Bapo) *Battus polyictus polyictus*, (Paag) *Parides anchesis nephalion*, (Pabp) *Parides bunichus perrhebus*, (Heas) *Heracles astyalus astyalus*, (Hehe) *Heracles hectorides*, (Heb) *Heracles thoas brasiliensis*, (Ptsc) *Pterourus scamander scamander*, (VDRC) Vale do Diabo + Rincão do Canto, (RSML) Rincão do Soturno + Morro do Link, (AN) Água Negra, (SCCB) Schöenstatt + Camobi.

sp	Com	Machos						Fêmeas									
		Ca ± ep (cm)	n	La ± ep (cm)	n	Cp ± ep (cm)	n	Lp ± ep (cm)	n	Ca ± ep (cm)	n	La ± ep (cm)	n	Cp ± ep (cm)	n	Lp ± ep (cm)	n
Mile	VDRC	3,26 ± 0,05	5	1,77 ± 0,05	5	3,40 ± 0,09	5	2,00 ± 0,07	5	3,37 ± 0,11	4	1,89 ± 0,07	3	3,45 ± 0,13	4	2,13 ± 0,08	2
	RSML	3,27 ± 0,06	8	1,79 ± 0,03	8	3,44 ± 0,06	6	2,09 ± 0,04	6	3,40	1	-	0	3,62	1	2,21	1
	AN	3,30 ± 0,06	6	1,80 ± 0,04	6	3,51 ± 0,02	2	2,05 ± 0,05	6	3,62 ± 0,00	2	2,00 ± 0,06	2	-	0	-	0
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
Total	3,27 ± 0,03	19	1,79 ± 0,02	19	3,43 ± 0,09	13	2,04 ± 0,03	17	3,45 ± 0,07	7	1,93 ± 0,05	5	3,48 ± 0,11	5	2,16 ± 0,0	3	
Mill	VDRC	3,28 ± 0,05	5	1,80 ± 0,05	5	3,43 ± 0,07	5	2,03 ± 0,04	4	3,37 ± 0,10	2	1,82 ± 0,01	2	3,54 ± 0,00	2	2,14 ± 0,01	2
	RSML	-	0	-	0	-	0	-	0	3,41 ± 0,10	4	1,85 ± 0,08	4	3,59 ± 0,12	4	2,15 ± 0,13	3
	AN	3,31 ± 0,09	3	1,79 ± 0,07	3	3,43 ± 0,16	3	1,94 ± 0,07	3	-	0	-	0	-	0	-	0
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
Total	3,99 ± 0,04	8	1,79 ± 0,04	8	3,43 ± 0,06	8	1,99 ± 0,06	7	3,40 ± 0,07	6	1,84 ± 0,05	6	3,57 ± 0,08	6	2,15 ± 0,07	5	
Milr	VDRC	3,31 ± 0,05	9	1,80 ± 0,03	9	3,48 ± 0,08	6	2,02 ± 0,05	8	3,15 ± 0,03	2	1,73 ± 0,03	2	3,28 ± 0,12	2	2,01 ± 0,01	2
	RSML	3,37 ± 0,09	2	1,85 ± 0,08	2	3,55 ± 0,19	2	2,12 ± 0,07	2	3,43 ± 0,09	7	1,89 ± 0,06	7	3,53 ± 0,13	6	2,17 ± 0,08	6
	AN	-	0	-	0	-	0	-	0	3,56 ± 0,10	2	2,00 ± 0,09	2	3,58	1	2,26 ± 0,08	2
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
Total	3,32 ± 0,04	11	1,81 ± 0,02	11	3,49 ± 0,07	8	2,04 ± 0,04	10	3,40 ± 0,07	11	1,88 ± 0,04	11	3,48 ± 0,09	9	2,15 ± 0,06	10	
Bapl	VDRC	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	2,42	1	3,08	1	2,77	1
	RSML	4,11 ± 0,04	23	2,25 ± 0,03	22	2,98 ± 0,04	20	2,71 ± 0,04	20	4,30 ± 0,07	8	2,33 ± 0,04	7	3,08 ± 0,06	8	2,81 ± 0,05	6
	AN	4,06 ± 0,05	7	2,27 ± 0,02	8	2,91 ± 0,02	5	2,67 ± 0,04	3	4,60 ± 0,01	2	2,52 ± 0,08	2	3,25 ± 0,01	2	3,01 ± 0,08	2
	SCCB	4,23 ± 0,05	5	2,27 ± 0,04	9	3,01 ± 0,09	8	2,63 ± 0,05	9	4,42 ± 0,11	3	2,41 ± 0,06	3	3,10 ± 0,09	3	2,91 ± 0,01	2
Total	4,12 ± 0,03	35	2,26 ± 0,02	39	2,98 ± 0,03	33	2,68 ± 0,03	32	4,38 ± 0,05	13	2,39 ± 0,03	12	3,11 ± 0,14	13	2,87 ± 0,04	10	
Bapo	VDRC	4,29 ± 0,09	6	2,24 ± 0,05	6	3,12 ± 0,07	6	2,61 ± 0,09	6	4,94	1	2,62	1	3,56	1	3,01	1
	RSML	4,10 ± 0,06	18	2,12 ± 0,04	18	2,92 ± 0,05	16	2,49 ± 0,05	16	4,47 ± 0,06	11	2,39 ± 0,03	11	3,23 ± 0,05	8	2,71 ± 0,04	10
	AN	4,25 ± 0,02	35	2,19 ± 0,02	35	3,02 ± 0,04	30	2,58 ± 0,03	26	4,58 ± 0,02	6	2,42 ± 0,03	6	3,24 ± 0,03	4	2,73 ± 0,06	5
	SCCB	4,53	1	2,33	1	3,30	1	2,74	1	-	0	-	0	-	0	-	0
Total	4,22 ± 0,03	60	2,17 ± 0,02	60	3,01 ± 0,03	53	2,56 ± 0,02	49	4,53 ± 0,04	18	2,41 ± 0,03	18	3,26 ± 0,04	13	2,73 ± 0,03	16	
Paag	VDRC	3,34 ± 0,02	37	1,73 ± 0,02	36	3,72 ± 0,04	29	2,25 ± 0,02	34	3,53 ± 0,06	15	1,93 ± 0,05	11	3,82 ± 0,11	7	2,44 ± 0,08	8
	RSML	3,33 ± 0,02	103	1,72 ± 0,01	101	3,69 ± 0,02	78	2,21 ± 0,01	85	3,60 ± 0,03	26	2,00 ± 0,03	26	4,03 ± 0,06	20	2,56 ± 0,04	24

Continua



Tabela III. Continuação.

sp	Com	Machos						Fêmeas							
		Ca ± ep (cm)	La ± ep (cm)	n	Cp ± ep (cm)	n	lp ± ep (cm)	Ca ± ep (cm)	La ± ep (cm)	n	Cp ± ep (cm)	n	lp ± ep (cm)	n	
AN	3,36 ± 0,03	23	1,75 ± 0,02	24	3,75 ± 0,05	19	2,25 ± 0,03	20	3,71 ± 0,05	3	4,10	1	2,71 ± 0,01	2	
	SCCB	-	0	0	-	0	-	0	3,70	1	2,03	1	-	0	
	Total	3,34 ± 0,01	163	1,73 ± 0,01	161	3,70 ± 0,02	126	2,22 ± 0,01	139	3,59 ± 0,03	45	3,98 ± 0,05	28	2,54 ± 0,03	34
Paan	VDRC	3,86 ± 0,04	37	2,11 ± 0,03	35	2,89 ± 0,04	30	2,22 ± 0,14	27	4,21 ± 0,04	27	3,22 ± 0,04	20	2,58 ± 0,04	25
	RSML	3,90 ± 0,03	49	2,13 ± 0,02	47	2,90 ± 0,02	45	2,21 ± 0,02	40	4,17 ± 0,05	24	3,21 ± 0,05	20	2,58 ± 0,04	17
	AN	3,98 ± 0,05	8	2,19 ± 0,04	8	3,00 ± 0,06	7	2,34 ± 0,04	7	4,32 ± 0,06	6	3,38 ± 0,05	7	2,66 ± 0,04	6
SCCB	3,97 ± 0,02	3	2,18 ± 0,02	3	2,96 ± 0,02	3	2,33 ± 0,01	3	4,42	1	2,52	1	3,48	1	
	Total	3,89 ± 0,02	97	2,12 ± 0,01	93	2,90 ± 0,02	85	2,23 ± 0,02	77	4,20 ± 0,03	59	3,24 ± 0,03	49	2,59 ± 0,02	50
	VDRC	3,64 ± 0,05	3	1,93 ± 0,05	4	3,76	1	2,46 ± 0,06	2	3,90 ± 0,37	2	2,21 ± 0,15	2	-	0
Pabp	RSML	3,69 ± 0,04	30	1,96 ± 0,02	29	3,63 ± 0,05	23	2,43 ± 0,05	22	3,86 ± 0,04	7	3,82 ± 0,07	6	2,72 ± 0,08	6
	AN	3,58 ± 0,03	22	1,93 ± 0,02	22	3,60 ± 0,04	18	2,39 ± 0,04	14	3,80 ± 0,04	9	3,81 ± 0,03	8	2,58 ± 0,05	8
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
Total	3,64 ± 0,03	55	1,94 ± 0,02	55	3,62 ± 0,03	42	2,42 ± 0,03	38	3,83 ± 0,04	18	3,81 ± 0,03	14	2,64 ± 0,05	14	
	VDRC	4,90 ± 0,10	7	2,44 ± 0,04	7	4,67 ± 0,08	7	3,12 ± 0,05	7	5,38	1	2,68	1	3,32	1
	RSML	4,80 ± 0,05	15	2,41 ± 0,03	18	4,45 ± 0,05	12	3,00 ± 0,03	12	4,89 ± 0,22	4	2,52 ± 0,10	5	4,45 ± 0,16	4
AN	4,51	1	2,13	1	4,20	1	2,68	1	5,23 ± 0,11	3	2,74 ± 0,02	2	4,56	1	
	SCCB	5,09 ± 0,07	2	2,51 ± 0,11	3	4,74 ± 0,16	2	3,20 ± 0,13	2	5,31 ± 0,01	2	2,70 ± 0,10	2	4,68 ± 0,04	2
	Total	4,83 ± 0,04	28	2,42 ± 0,02	32	4,54 ± 0,05	23	3,04 ± 0,03	23	5,12 ± 0,11	10	2,61 ± 0,06	10	4,54 ± 0,08	8
Hehe	VDRC	3,58 ± 0,10	5	1,92 ± 0,06	5	4,07 ± 0,17	4	2,34 ± 0,12	3	3,56	1	1,87	1	2,33	1
	RSML	4,10 ± 0,04	12	2,13 ± 0,02	13	4,18 ± 0,12	9	2,55 ± 0,03	9	4,08 ± 0,11	7	2,10 ± 0,05	7	4,47 ± 0,07	6
	AN	3,88 ± 0,07	5	2,02 ± 0,03	5	4,33 ± 0,12	3	2,52 ± 0,08	4	4,35	1	2,32	1	-	0
SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	4,13	1	2,34	1	4,99	1	
	Total	3,93 ± 0,06	22	2,06 ± 0,03	23	4,18 ± 0,08	16	2,50 ± 0,04	16	4,06 ± 0,09	10	2,13 ± 0,05	10	4,54 ± 0,09	7
	VDRC	5,97	1	2,88	1	-	0	3,56	1	-	0	-	0	-	0
Hetb	RSML	5,62 ± 0,12	4	2,71 ± 0,08	4	5,58 ± 0,22	2	3,20 ± 0,09	3	5,86	1	2,88	1	-	0
	AN	5,95	1	2,76 ± 0,11	2	5,81 ± 0,18	2	3,41 ± 0,16	2	6,37	1	3,09	1	6,32	1
	SCCB	5,50 ± 0,16	5	2,60 ± 0,04	5	5,46 ± 0,14	5	3,37 ± 0,02	3	6,03 ± 0,07	2	2,83 ± 0,02	2	5,86 ± 0,06	2
Total	5,63 ± 0,09	11	2,69 ± 0,04	12	5,57 ± 0,10	9	3,34 ± 0,06	9	6,14 ± 0,12	4	2,98 ± 0,09	4	6,09 ± 0,16	3	
	VDRC	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	RSML	4,62	1	2,69	1	4,04	1	-	0	-	0	-	0	-	0
AN	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	
	SCCB	4,67 ± 0,09	3	2,65 ± 0,03	7	4,12 ± 0,07	3	2,93 ± 0,08	4	4,93 ± 0,07	6	2,94 ± 0,03	10	4,48 ± 0,08	6
	Total	4,66 ± 0,06	4	2,65 ± 0,03	8	4,10 ± 0,05	4	2,93 ± 0,08	4	4,93 ± 0,07	6	2,94 ± 0,03	10	4,48 ± 0,08	6
Ptsc	VDRC	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	RSML	4,62	1	2,69	1	4,04	1	-	0	-	0	-	0	-	0
	AN	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
SCCB	4,67 ± 0,09	3	2,65 ± 0,03	7	4,12 ± 0,07	3	2,93 ± 0,08	4	4,93 ± 0,07	6	2,94 ± 0,03	10	4,48 ± 0,08	6	
	Total	4,66 ± 0,06	4	2,65 ± 0,03	8	4,10 ± 0,05	4	2,93 ± 0,08	4	4,93 ± 0,07	6	2,94 ± 0,03	10	4,48 ± 0,08	6
	VDRC	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0

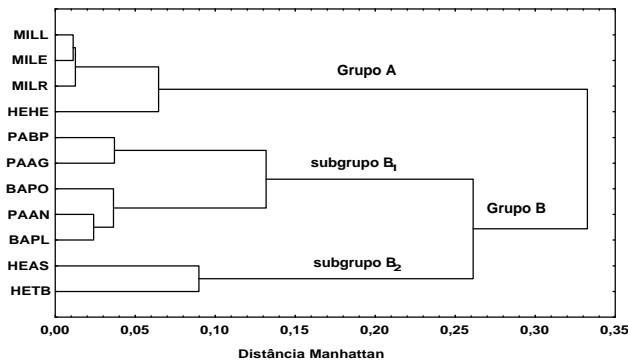


Figura 3. Agrupamento das espécies estudadas com base no índice de estreiteza, carga unitária e área alar das asas anteriores, utilizando o método Ward e distância de Manhattan.

Tabela IV. Correlações entre o comprimento (C) e a largura (L) das asas anteriores (a) e posteriores (p) de machos e fêmeas coletados nas diferentes comunidades estudadas. (r) Coeficiente de correlação, (r<sup>2</sup>) coeficiente de determinação, (C) comprimento, (L) largura, (a) anterior, (p) posterior, (\*) p < 0,05, (NS) não significante.

	Machos		Fêmeas			
	r	r <sup>2</sup>	r	r <sup>2</sup>		
Ca x La	0,94	0,89	*	0,94	0,89	*
Ca x Cp	0,15	0,02	*	0,33	0,11	*
Ca x Lp	0,87	0,75	*	0,84	0,71	*
Cp x Lp	0,43	0,18	*	0,43	0,18	*
La x Lp	0,81	0,65	*	0,82	0,66	*
Cp x La	0,09	0,009	NS	0,28	0,08	*

Tabela V. Valores médios da carga unitária (Cu), do índice de estreiteza (E) e da velocidade estimada com base no índice de estreiteza (VE), e respectivos erros padrões (ep), de ambos os sexos, nas quatro comunidades (com) investigadas. (n) Número de indivíduos, (Mile) *Mimoides lysithous eupatorion*, (Mill) *Mimoides lysithous lysithous*, (Milr) *Mimoides lysithous rurik*, (Bapl) *Battus polydamas polydamas*, (Bapo) *Battus polystictus polystictus*, (Paag) *Parides agavus*, (Paan) *Parides anchises nephalion*, (Pabp) *Parides bunichus perreheus*, (Heas) *Heraclides astyalus astyalus*, (Hehe) *Heraclides hectorides*, (Hetb) *Heraclides thoas brasiliensis*, (Ptsc) *Pterourus scamander scamander*, (VDRC) Vale do Diabo + Rincão do Canto, (RSML) Rincão do Soturno + Morro do Link, (AN) Água Negra, (SCCB) Schöenstatt + Camobi.

sp	com	Machos						Fêmeas					
		Cu ± ep (mg/mm <sup>2</sup> )	n	E ± ep	n	VE ± ep (m/s)	n	Cu ± ep (mg/mm <sup>2</sup> )	n	E ± ep	n	VE ± ep (m/s)	n
Mile	VDRC	0,77 ± 0,01	4	2,75 ± 0,13	4	4,84 ± 0,46	4	1,09 ± 0,37	2	2,58 ± 0,05	2	5,46 ± 0,35	2
	RSML	0,86 ± 0,08	4	2,66 ± 0,04	4	5,12 ± 0,19	4	-	0	2,60	1	5,36	1
	AN	0,71 ± 0,06	2	2,53 ± 0,05	2	5,72 ± 0,25	2	-	0	-	0	-	0
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	Total	0,79 ± 0,04	10	2,67 ± 0,06	10	5,13 ± 0,21	10	1,09 ± 0,37	2	2,59 ± 0,02	3	5,42 ± 0,20	3
Mill	VDRC	0,81 ± 0,11	3	2,63 ± 0,03	3	5,24 ± 0,13	3	0,90 ± 0,10	2	2,60 ± 0,02	2	5,39 ± 0,16	2
	RSML	-	0	-	0	-	0	1,01 ± 0,06	2	2,57 ± 0,02	3	5,52 ± 0,27	3
	AN	0,82 ± 0,05	2	2,79 ± 0,03	2	4,55 ± 0,10	2	-	0	-	0	-	0
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	Total	0,81 ± 0,06	5	2,69 ± 0,04	5	4,96 ± 0,18	5	0,95 ± 0,05	4	2,58 ± 0,01	5	5,46 ± 0,16	5
Milr	VDRC	0,76 ± 0,04	6	2,66 ± 0,04	6	5,13 ± 0,17	6	0,80 ± 0,11	2	2,61 ± 0,01	2	5,31 ± 0,07	2
	RSML	0,78	1	2,51 ± 0,07	2	5,82 ± 0,38	2	1,13 ± 0,07	5	2,64 ± 0,03	6	5,20 ± 0,15	6
	AN	-	0	-	0	-	0	0,71	1	2,45	1	6,15	1
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	Total	0,76 ± 0,03	7	2,62 ± 0,04	8	5,30 ± 0,18	8	1,00 ± 0,08	8	2,61 ± 0,09	9	5,33 ± 0,14	9
Bapl	VDRC	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	RSML	1,32 ± 0,06	12	2,70 ± 0,02	16	4,95 ± 0,09	16	1,65 ± 0,10	4	2,81 ± 0,12	5	4,52 ± 0,19	5
	AN	1,18 ± 0,06	3	2,73 ± 0,02	3	4,79 ± 0,09	3	1,67	1	2,72 ± 0,09	2	4,83 ± 0,27	2
	SCCB	1,33 ± 0,06	6	2,82 ± 0,03	5	4,46 ± 0,09	5	1,60	1	2,80	1	4,52	1
	Total	1,30 ± 0,04	21	2,73 ± 0,02	24	4,83 ± 0,07	24	1,59 ± 0,08	6	2,78 ± 0,10	8	4,63 ± 0,13	8
Bapo	VDRC	1,32 ± 0,05	4	2,80 ± 0,05	5	4,55 ± 0,17	5	1,84	1	2,86	1	4,31	1
	RSML	1,13 ± 0,04	9	2,76 ± 0,03	12	4,68 ± 0,10	12	1,82 ± 0,26	3	2,81 ± 0,05	7	4,48 ± 0,06	7
	AN	1,25 ± 0,02	23	2,86 ± 0,03	23	4,37 ± 0,09	23	1,98 ± 0,18	3	2,92 ± 0,06	3	4,12 ± 0,10	3

Continua

Tabela V. Continuação.

sp	com	Machos				Fêmeas							
		Cu ± ep (mg/mm <sup>2</sup> )	n	E ± ep	n	VE ± ep (m/s)	n	Cu ± ep (mg/mm <sup>2</sup> )	n	E ± ep	n	VE ± ep (m/s)	n
	SCCB	1,09	1	2,89	1	4,23	1	-	0	-	0	-	0
	Total	1,22 ± 0,02	37	2,82 ± 0,02	41	4,48 ± 0,07	41	1,89 ± 0,12	7	2,85 ± 0,07	11	4,37 ± 0,07	11
Paag	VDRC	0,98 ± 0,02	24	2,39 ± 0,02	25	6,53 ± 0,09	25	1,18 ± 0,06	4	2,47 ± 0,21	6	6,14 ± 0,43	6
	RSML	1,02 ± 0,01	37	2,37 ± 0,01	59	6,62 ± 0,08	59	1,20 ± 0,07	9	2,35 ± 0,09	16	6,77 ± 0,15	16
	AN	1,05 ± 0,06	12	2,39 ± 0,03	15	6,54 ± 0,18	15	1,24 ± 0,00	1	2,38	1	6,58	1
	SCCB	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0
	Total	1,01 ± 0,01	73	2,38 ± 0,01	99	6,59 ± 0,06	99	1,20 ± 0,04	14	2,38 ± 0,14	23	6,60 ± 0,16	23
Paan	VDRC	1,26 ± 0,05	18	2,54 ± 0,05	22	5,87 ± 0,40	22	1,51 ± 0,04	18	2,59 ± 0,08	20	5,43 ± 0,09	20
	RSML	1,23 ± 0,03	24	2,59 ± 0,01	35	5,44 ± 0,08	35	1,53 ± 0,07	11	2,60 ± 0,13	15	5,40 ± 0,15	15
	AN	1,21 ± 0,03	4	2,55 ± 0,02	5	5,62 ± 0,11	5	1,76 ± 0,08	4	2,55 ± 0,03	5	5,59 ± 0,07	5
	SCCB	1,26 ± 0,09	3	2,58 ± 0,03	3	5,46 ± 0,16	3	1,33	1	2,55	1	5,60	1
	Total	1,24 ± 0,02	49	2,57 ± 0,02	65	5,60 ± 0,14	65	1,54 ± 0,03	34	2,59 ± 0,10	41	5,45 ± 0,07	41
Pabp	VDRC		0	2,26	1	7,37	1	-	0		0	-	0
	RSML	1,09 ± 0,02	14	2,45 ± 0,05	16	6,32 ± 0,34	16	1,48 ± 0,09	4	2,34 ± 0,10	6	6,85 ± 0,28	6
	AN	1,00 ± 0,04	13	2,43 ± 0,03	14	6,27 ± 0,18	14	1,59 ± 0,10	5	2,38 ± 0,06	6	6,55 ± 0,06	6
	SCCB		0	-	0	-	0	-	0		0	-	0
	Total	1,05 ± 0,02	27	2,43 ± 0,03	31	6,33 ± 0,19	31	1,54 ± 0,07	9	2,36 ± 0,08	12	6,70 ± 0,16	12
Heas	VDRC	1,01 ± 0,05	4	2,81 ± 0,06	6	4,54 ± 0,22	6	1,35	1	2,88	1	4,25	1
	RSML	0,96 ± 0,02	6	2,86 ± 0,05	8	4,35 ± 0,16	8	-	0	2,80	1	4,52	1
	AN	0,98	1	3,07	1	3,67	1	-	0	2,97	1	3,95	1
	SCCB	0,87	1	2,78	1	4,62	1	1,08 ± 0,17	2	2,84 ± 0,02	2	4,39 ± 0,06	2
	Total	0,96 ± 0,03	12	2,84 ± 0,03	16	4,41 ± 0,12	16	1,17 ± 0,13	3	2,87 ± 0,03	5	4,30 ± 0,10	5
Hehe	VDRC	0,73 ± 0,06	2	2,73 ± 0,01	2	4,80 ± 0,03	2		0		0	-	0
	RSML	0,75 ± 0,05	5	2,85 ± 0,04	6	4,37 ± 0,15	6	1,22 ± 0,06	4	2,94 ± 0,09	5	4,12 ± 0,29	5
	AN	0,71 ± 0,06	4	2,83 ± 0,09	4	4,46 ± 0,32	4	-	0		0	-	0
	SCCB		0	-	0		0	1,05	1	2,43	1	6,27	1
	Total	0,73 ± 0,03	11	2,82 ± 0,04	12	4,47 ± 0,13	12	1,10 ± 0,11	5	2,84 ± 0,11	6	4,49 ± 0,39	6
Hetb	VDRC	1,24	1	3,07	1	3,67	1	-	0	-	0	-	0
	RSML	1,05 ± 0,01	2	3,13 ± 0,01	2	3,51 ± 0,03	2	-	0	-	0	-	0
	AN	1,11	1	2,98	1	3,92	1	-	0	-	0	-	0
	SCCB	0,88	1	3,13 ± 0,06	2	3,53 ± 0,16	2	1,45	1	3,17	1	3,41	1
	Total	1,07 ± 0,06	5	3,09 ± 0,03	6	3,61 ± 0,08	6	1,45	1	3,17	1	3,41	1

cima, enquanto os predadores aéreos voam rápido, mas no plano horizontal. Portanto, as borboletas quando realizam movimentos de manobrabilidade apresentam uma vantagem, pois permitem que elas escapem dos predadores (MARDEN & CHAI 1991), através de vôos rápidos e erráticos onde as borboletas devem ter velocidades altas (HOWLAND 1974).

#### Análise de agrupamentos

Segundo BROWER (1995) a atividade de locomoção nas borboletas não é um caráter que evoluiu devido à pressão de predadores, porque não é suficientemente similar entre os

clados. Entretanto, as relações que são realizadas com os organismos e suas adaptações nem sempre são fruto de pressões seletivas como normalmente são vistas. Muitas das características atuais existem por causa de pressões seletivas passadas. Podem existir outras razões para as variações observadas na natureza (WILLIAMS 1966).

Na figura 3 podem ser observados dois grandes grupos: um (A) formado pelas subespécies de *Mimoides* e *H. hectorides*, caracterizado por uma carga unitária média baixa (machos = 0,77 mg/mm<sup>2</sup> ± 0,03 mg/mm<sup>2</sup>; fêmeas = 1,04 mg/mm<sup>2</sup> ± 0,07

mg/mm<sup>2</sup>), índice de estreiteza médio intermediário (machos = 2,70 ± 0,08; fêmeas = 2,65 ± 0,12) e área alar média igualmente baixa (machos = 1762 mm<sup>2</sup> ± 263 mm<sup>2</sup>; fêmeas = 1913 mm<sup>2</sup> ± 260 mm<sup>2</sup>) em relação as demais espécies estudadas; o outro (B) constituído por dois subgrupos. O primeiro (B<sub>1</sub>) é formado somente por espécies de Troidini e o segundo (B<sub>2</sub>) por espécies de Papilionini. O primeiro subgrupo apresenta uma carga unitária média alta (machos = 1,16 mg/mm<sup>2</sup> ± 0,13 mg/mm<sup>2</sup>; fêmeas = 1,55 mg/mm<sup>2</sup> ± 0,24 mg/mm<sup>2</sup>), um índice de estreiteza médio baixo (machos = 2,59 ± 0,19; fêmeas = 2,59 ± 0,22) e uma área alar intermediária as demais borboletas estudadas (machos 2304 mm<sup>2</sup> ± 276 mm<sup>2</sup>; fêmeas = 2629 mm<sup>2</sup> ± 295 mm<sup>2</sup>). Um índice de estreiteza baixo determina uma asa com tendência a forma elíptica, capaz de sustentar um peso maior por unidade de área. Este tipo de asas pode decolar e acelerar o organismo mais rapidamente, proporcionando um voo batido, com controle preciso e grande manobrabilidade (HILDEBRAND 1995, TENNEKES 1996), o que seria vantajoso em espaços reduzidos como florestas, por exemplo. Estas características podem ser atribuídas a *Mimoides* spp., *H. hectorides* e Troidini, que embora tenham o mesmo tipo de asa distinguem-se no tamanho por sustentarem um peso maior por unidade de área (carga unitária maior). O segundo subgrupo apresenta uma carga unitária média menor que o primeiro (machos = 1,02 mg/mm<sup>2</sup> ± 0,08 mg/mm<sup>2</sup>; fêmeas = 1,29 mg/mm<sup>2</sup> ± 0,17 mg/mm<sup>2</sup>), um índice de estreiteza médio mais elevado que as demais espécies (machos = 2,96 ± 0,18; fêmeas = 2,97 ± 0,15) e área das asas ampla (machos = 3814 mm<sup>2</sup> ± 727 mm<sup>2</sup>; fêmeas = 4438 mm<sup>2</sup> ± 391 mm<sup>2</sup>). Tais características determinam uma asa do tipo planadora (HILDEBRAND 1995, TENNEKES 1996), própria para deslocamentos longos, aos saltos, em locais abertos como os habitats que estas borboletas ocupam, desenvolvendo velocidades médias mais baixas (machos = 4,98 m/s ± 0,65 m/s; fêmeas = 6,06 m/s ± 1,29 m/s). Tais características são importantes se levarmos em conta os ambientes que estas borboletas podem ocupar, desde florestas até habitats abertos.

Estes resultados mostram que Papilionini podem ter se diferenciado dos demais desenvolvendo asas com índice de estreiteza mais alto, produzindo asas mais longas e estreitas, que sustentam um peso menor por unidade de área, capazes de desenvolver velocidades elevadas, porém com batimentos lentos. Estas relações poderiam explicar também o voo aos saltos e errático que alguns papilionídeos apresentam.

### CONCLUSÕES

O tamanho corporal e os padrões aerodinâmicos fornecem informações importantes sobre a evolução dos papilionídeos. Os valores obtidos mostram que a massa torácica, o comprimento e a área das asas estão intimamente relacionados, e que os aumentos destes três parâmetros são diretamente proporcionais. Os resultados indicam também que as proporções se ajustam à massa final do corpo. Tanto a massa como as

asas, contribuem para estabelecer diferenças entre as espécies e os sexos. As espécies que apresentaram maior massa corporal e maior capacidade de voo neste trabalho são citadas na literatura como palatáveis. Em ambos os sexos a massa do tórax e o tamanho das asas são significativamente influenciados pelo habitat. Conforme os habitats se tornam mais antrópicos e com menor cobertura vegetal os valores médios se elevam.

A massa total, o comprimento e a largura são componentes importantes na determinação do tamanho e da forma das asas. Asas longas e estreitas estão associadas a índices de estreiteza mais elevados e asas curtas e largas a aumentos na massa total. As asas posteriores apresentaram maior variabilidade, cujas diferenças podem ser atribuídas ao papel que estas exercem na regulação da direção e manobrabilidade do voo.

As espécies estudadas podem ser associadas a dois tipos básicos de asas: a) asas do tipo elíptica, capazes de desenvolver altas velocidades e b) asas do tipo planadora, mais longas e estreitas, próprias para deslocamentos longos.

### AGRADECIMENTOS

À CAPES pela bolsa PICD. Ao professor Gustavo Schwartz (Universidade da Campanha, São Gabriel, Rio Grande do Sul) pelas críticas e sugestões efetuadas e ao Departamento de Engenharia Rural da UFSM por ter cedido o programa SIDGER para efetuar as medidas nas asas.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKER, R.R. 1972. Territorial behavior of the nymphalid butterflies *Aglais urticae* and *Inachis io*. **Journal of Animal Ecology**, London, **41**: 453-469.
- BAKER, P.S.; M. GEWECKE, & R.J. COOTER. 1981. The natural flight of the migratory locust, *Locusta migratoria* L. III. Wing-beat frequency, flight speed and altitude. **Journal of Comparative Physiology**, Heidelberg, **141**: 233-237.
- BALCIUNAS, J. & K. KNOPF. 1977. Orientation, flight speeds and tracks of three species of migrating butterflies. **Florida Entomologist**, Gainesville, **60**: 37-39.
- BETTS, C.R. & R.J. WOOTTON. 1988. Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminary analysis. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **138**: 271-288.
- BLAIR, R.B. & A.E. LAUNER. 1997. Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. **Biological Conservation**, London, **80**: 113-125.
- BORGIA, G. 1981. Mate selection in the fly *Scatophaga stercoraria*: female choice in a male-controlled system. **Animal Behavior**, London, **29**: 71-80.
- BRODSKY, A.K. 1994. **The evolution of insect flight**. Oxford, Oxford University Press, XIV+229p.
- BROWER, A.V.Z. 1995. Locomotor mimicry in butterflies? A critical review of the evidence. **Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B-Biological**

- Sciences**, London, **347**: 413-425.
- BROWER, L.P. & J.V.Z. BROWER. 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: A study in ecological chemistry. **Zoologica**, NY, **49**: 137-159.
- BROWN JR., K.S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal, p. 142-186. In: L.P.C. MORELLATO (Org.). **Historia natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudoeste do Brasil**. Campinas, Editora da UNICAMP/FAPESP, 321p.
- CHAI, P. & R. DUDLEY. 1995. Limits to vertebrate locomotor energetics suggested by hummingbirds hovering in heliox. **Nature**, London, **377**: 722-725.
- CHAI, P. & D. MILLARD. 1997. Flight and size constraints: hovering performance of large hummingbirds under conditions of maximal loading. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **200**: 2757-2763.
- CHAI, P. & R.B. SRYGLEY. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain forest butterflies. **American Naturalist**, Chicago, **135**: 748-765.
- CHAI, P.; J.S.C. CHEN & R. DUDLEY. 1997. Transient hovering performance of hummingbirds under conditions of maximal loading. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **200**: 921-929.
- DAVIES, N.B. 1978. Territorial defense in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. **Animal Behavior**, London, **26**: 138-147.
- DEVRIES, P.J. 1986. Hostplant records and natural history notes on Costa Rica butterflies (Papilionidae, Pieridae and Nymphalidae). **Journal of Research on the Lepidoptera**, Beverly Hills, **24**: 290-333.
- DEVRIES, P.J. & R. DUDLEY. 1990. Morphometrics, airspeeds, thermoregulation and lipid reserves of migrating *Urania fulgens* (Uranidae) moths in natural free flight. **Physiological Zoology**, Chicago, **63**: 235-251.
- DUDLEY, R. 1990. Biomechanics of flight in neotropical butterflies: morphometrics and kinematics. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **150**: 37-53.
- . 2000. **The biomechanics of insect flight**. Princeton, Princeton University Press, XII+476p.
- DUDLEY, R. & P.J. DEVRIES. 1990. Flight physiology of migrating *Urania fulgens* (Uranidae) moths: kinematics and aerodynamics of natural free flight. **Journal of Comparative Physiology A**, Heidelberg, **167**: 145-154.
- DUDLEY, R. & C.P. ELLINGTON. 1990. Mechanics of forward flight in bumblebees. II. Quasi-steady lift and power requirements. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **148**: 53-88.
- DUDLEY, R. & R.B. SRYGLEY. 1994. Flight physiology of Neotropical butterflies: allometry of airspeeds during natural free flight. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **191**: 125-139.
- EHRlich, P.R.; D.E. BREEDLOVE; P.F. BRUSSARD & M.A. SHARP. 1972. Weather and the regulation of subalpine populations. **Ecology**, Washington, **53**: 243-247.
- ELLINGTON, C.P. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B**, London, **305**: 41-78.
- ELLINGTON, C.P.; K.E. MACHIN & T.M. CASEY. 1990. Oxygen consumption of bumblebees in forward flight. **Nature**, London, **347**: 472-473.
- ENNOS, A.R. 1989. The kinematics and aerodynamics of the free flight of some Diptera. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **142**: 49-85.
- FAIRBAIRN, D.J. & D.A. ROFF. 1990. Genetic correlation among traits determining migratory tendency in the sand cricket *Gryllus firmus*. **Evolution**, Philadelphia, **44**: 1787-1795.
- GILBERT, L.E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity, p. 11-34. In: M.E. SOULE & B.A. WILCOX (Eds). **Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective**, Sunderland, Sinauer Associates, XV+395p.
- . 1984. The biology of butterfly communities, p. 41-54. In: R.I. VANE-WRIGHT & P.R. ACKERY (Eds). **The biology of butterflies**. Princeton, Princeton University Press, XXIV+429p.
- HARRISON, R. 1980. Dispersal polymorphism in insects. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Cambridge, **11**: 95-118.
- HARTMAN, F.A. 1961. Locomotion mechanisms of birds. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, Washington, **143**: 1-91.
- HILDEBRAND, M. 1995. **Análise da estrutura dos vertebrados**. São Paulo, Atheneu Editora, X+700p.
- HOWLAND, H.C. 1974. Optimal strategies for predator avoidance: The relative importance of speed and maneuverability. **Journal of Theoretical Biology**, New York, **47**: 333-350.
- JOHNSON, C.G. 1969. **Migration and Dispersal of Insects by Flight**. London, Methuen, XXI+763p.
- KINGSOLVER, J.G. 1985. Butterfly engineering. **Scientific American**, New York, **253**: 106-113.
- KLEIN, R.M. 1983. Aspectos fitofisionômicos da floresta estacional na fralda da Serra Geral (RS). In: **Anais do Congresso Nacional de Botânica**, Porto Alegre, 192p.
- KREMEN, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. **Ecological applications**, Washington, **2**:203-217.
- LEWIS, T. & L.R. TAYLOR. 1967. **Introduction to Experimental Ecology**. London, Academic Press, 401p.
- MARDEN, J.H. 1989. Effects of load-lifting constraints on the mating system of a dance fly. **Ecology**, Washington, **70**: 496-502.
- MARDEN, J.H. & P. CHAI 1991. Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. **American Naturalist**, Chicago, **137**: 15-36.
- MORGAN, K.R.; T.E. SHELLY & L.S. KIMSEY. 1985. Body temperature

- regulation, energy metabolism and foraging in light-seeking and shade-seeking robber flies. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **155**: 561-570.
- MURPHY, D.D.; K.E. FREAS & S.B. WEISS. 1990. An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. **Conservation Biology**, Boston, **4**: 41-51.
- NORBERG, U.M. 1990. **Vertebrate Flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution**. Berlin, Springer-Verlag, 291p.
- PALMER, J.O. & H. DINGLE. 1989. Responses of selection on flight behaviour in a migratory population of milkweed bug (*Oncopeltus fasciatus*). **Evolution**, Philadelphia, **43**: 1805-1808.
- PINHEIRO, C.E.G. 1996. Palatability and escaping ability in Neotropical butterflies: tests with wild kingbirds (*Tyrannus melancholicus*, Tyrannidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, London, **59**: 351-365.
- PYLE, R.M. 1980. Butterfly eco-geography and biological conservation in Washington. **Atala**, Ithaca, **8**: 1-26.
- RACHELI, T. & L. PARISET. 1992. Il genere Battus - Tassonomia e Storia Naturale. **Fragmenta Entomologica**, Roma, **23** (Supl.): 1-150.
- ROFF, D.A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. **Evolution**, Philadelphia, **40**: 1009-1021.
- SCHWARTZ, G. & R.A. DI MARE. 2001. Diversidade de quinze espécies de borboletas (Lepidoptera, Papilionidae) em sete comunidades de Santa Maria, RS. **Ciência Rural**, Santa Maria, **31** (1): 49-55.
- SRYGLEY, R.B. & P. CHAI. 1990. Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. **Oecologia**, Berlin, **84**: 491-499.
- TENNEKES, H. 1996. **The Simple Science of Flight from Insects to Jumbo Jets**. Cambridge, MT Press, X+132p.
- TYLER, H.A.; K.S. BROWN JR. & K.H. WILSON. 1994. **Swallowtail butterflies of the Americas: a study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation**. Gainesville, Scientific Publishers, 376p.
- VOGEL, S. 1966. Flight in *Drosophila*. I. Flight performance of tethered flies. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, **44**: 567-578.
- WALOFF, Z. 1972. Observations on the airspeeds of freely flying locusts. **Animal Behavior**, London, **20**: 367-372.
- WARD, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American Statistical Association**, Alexandria US, **58**: 236.
- WATT, W.B.; F.S. CHEW; L.R.G. SNYDER; A.G. WATT & D.E. ROTHSCHILD. 1968. Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane *Colias* species. **Oecologia**, Berlin, **27**: 1-22.
- WEISS, S.B.; R.R. WHITE; D.D. MURPHY & P.R. EHRLICH. 1987. Growth and dispersal of larvae of the checkerspot butterfly *Euphydryas editha*. **Oikos**, Copenhagen, **50**: 161-166.
- WEISS, S.B.; D.D. MURPHY & R.R. WHITE. 1988. Sun, slope and butterflies: topographic determinants of habitat quality for *Euphydryas editha*. **Ecology**, Washington, **69**: 1486-1496.
- WEIS-FOGH, T. 1956. Biology and physics of locust flight. II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B**, London, **239**: 459-510.
- WILLIAMS, G.C. 1966. **Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought**. New Jersey, Princeton University Press. Princeton, XV+307p.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. New Jersey, Prentice-Hall, XII+663p.

---

Recebido em 02.III.2004; aceito em 04.XI.2004.