

Fabiola B Endringer¹, Péricles R Silva² & Leonardo V Lutz³

Hipóteses evolutivas sobre a origem e manutenção dos dormitórios comunais de *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae)

Evolutionary hypotheses about the origin and maintenance of communal roosts in *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae)

Resumo A borboleta *Heliconius erato* forma dormitórios comunais, os quais se constituem em agregações noturnas e circadianas formadas, geralmente, nos mesmos locais e compostas pelos mesmos indivíduos. Apesar desta espécie ser uma das mais bem conhecidas, especialmente no que se refere a aspectos genéticos, ecológicos e evolutivos, seu comportamento gregário ainda permanece não entendido, do ponto de vista adaptativo. Neste trabalho, são revisadas as principais hipóteses que explicam a construção e manutenção evolutivas de agregações. A adequação de cada uma destas hipóteses à formação dos dormitórios comunais de *H. erato* foi avaliada comparando-se suas premissas funcionais a aspectos biológicos básicos da espécie. Esta avaliação, ao mesmo tempo que permite a exclusão da maioria destas hipóteses, sugere que a explicação mais provável possa ser um misto de centro de informação e de minimização da predação, embora o pleno funcionamento desta (bem como a refutação das demais), em condições naturais, ainda depender de observações diretas e testes experimentais.

Palavras-chave Agregações, comportamento, dormitórios comunais, evolução.

Abstract *Heliconius erato* butterflies roost communally at nocturnal and circadian aggregations called communal roosts, which show relatively stable temporal composition and spatial locations. Despite the large amount of knowledge accumulated about genetic, ecological and

remains not clarified. The main hypotheses concerning to evolutionary origin and maintenance of aggregations are reviewed here, in order to evaluate if they are adequate as explanations to the existence of communal roosts in *Heliconius erato*. To ascertain the validity of the hypotheses, their functional aspects and internal logic were compared to known life history characters of the butterfly species. This evaluation permit to exclude the majority of the hypotheses as adequate explanations. We suggest a mixed hypothesis may be the most probable one, involving an information center and a predation escaping strategy. However, the validity of this (as well as the refutation of remaining hypotheses) should be tested by direct observations or experiments under natural conditions.

Key words Aggregation, behaviour, communal roosts, evolution.

Introdução

A compreensão da história de vida de qualquer espécie pressupõe o entendimento de alguns aspectos biológicos básicos, tais como as suas formas de ocupação espacial, de organização social e de estrutura populacional. Tais aspectos seriam interligados, ao nível de existência individual, por mecanismos comportamentais adaptativamente construídos. Um tipo de comportamento especialmente desenvolvido se refere à organização de grupos no interior de populações. Independentemente do papel funcional ou das vantagens advindas da formação de grupos, a justificativa evolutiva utilizada como explicação para tal característica, normalmente, se baseia ou no sucesso coletivo, ou individual ou, ainda, em esferas que consideram ambas as escalas como influentes (Krebs & Inman, 1994; Lee, 1994).

Tais justificativas evolutivas são fortemente influenciadas pelo parentesco médio entre os componentes de um determinado grupo. Ações altruístas, de uma forma

¹Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000. E-mail:

fabiola.endringer@bol.com.br

²Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000. E-mail:

periclaio@bol.com.br

³Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000. E-mail:

geral, são necessárias à formação e manutenção de um grupo, as quais são mais facilmente explicáveis diante da existência de laços de parentesco entre seus membros. Entretanto, quando tais elos de parentesco são inexistentes, as vantagens individuais ou coletivas identificadas acabam se constituindo na única justificativa evolutiva de tal característica (Slater, 1994).

Apesar das borboletas pertencentes ao gênero *Heliconius* (Nymphalidae, Heliconiinae) se constituírem num dos grupos mais bem conhecidos do ponto de vista genético, ecológico e evolutivo, as formações coletivas constituídas diariamente, ao anoitecer, por determinadas de espécies, ainda não são adequadamente compreendidas, seja em termos funcionais ou adaptativos (Mallet & Gilbert, 1995). Em *Heliconius erato* L., por exemplo, vários indivíduos adultos de ambos os sexos se reúnem, formando um dormitório comunal, o qual dura até o amanhecer seguinte. O dormitório comunal, noite após noite, é geralmente composto pelos mesmos indivíduos, os quais, ao anoitecer, procuram ramos secos da vegetação, em locais mais ou menos protegidos do vento e da chuva, a uma altura entre um e sete metros do solo. Tais indivíduos não apresentam um nível médio de parentesco acima do nível da população em geral (Brown, 1981; Turner, 1981).

Apesar de, aparentemente, haver uma relação entre o padrão de coloração, o habitat e a altura do dormitório comunal, em comunidades de heliconíneos (Mallet & Gilbert, 1995), não há uma única explicação adequada, até o presente momento, que justifique a manutenção evolutiva do comportamento gregário noturno destas espécies. Da mesma forma, ainda não foi realizada, para o gênero *Heliconius*, uma sistematização dos potenciais papéis adaptativos desempenhados por este comportamento específico. Assim sendo, este trabalho se constitui numa revisão das possíveis funções desempenhadas pelos dormitórios comunais, em *H. erato*, a partir do reconhecimento das vantagens adaptativas associadas a este comportamento e da avaliação das hipóteses mais adequadas à explicação da manutenção evolutiva deste fenótipo. Embora exista um grande número de hipóteses formuladas para explicar a existência do comportamento gregário, neste trabalho somente foram consideradas e avaliadas as hipóteses evolutivas mais amplamente aceitas para explicar a formação de agregações.

Dormitórios Comunais

Os dormitórios comunais de insetos podem ser organizados: 1) de modo facultativo, 2) em função de diapausa e 3) de modo circadiano. Os dormitórios facultativos são agregações formadas durante a migração,

nos quais os indivíduos tendem a permanecer por um curto período de tempo (geralmente 24 h). Existem registros de que as borboletas *Danaus plexippus* e *Libytheana carinata* exibam este comportamento. Os dormitórios em momentos de diapausa são agregações formadas em resposta a ritmos sazonais, nos quais os indivíduos permanecem quiescentes, pelo menos por algumas semanas, e tendem a ser ativos por somente pequenos períodos durante o dia. Os indivíduos entram em atividade influenciados por mudanças sazonais como: temperatura, luminosidade e/ou umidade. Alguns lepidópteros, tais como *Danaus plexippus* e *Smyrna karwinskii*, exibem este tipo de dormitório. Dormitórios circadianos são agregações diárias geralmente formadas no mesmo local para repouso noturno, tipicamente envolvendo espécies sedentárias e longevas com uma limitada área de vida (Adams, 2003).

Heliconius erato é reconhecida como uma espécie circadiana em relação a seu dormitório, pois durante o ciclo estabelecido entre o pôr do sol e o amanhecer é que seus dormitórios são estabelecidos. O local é selecionado por preferências de habitats específicos da espécie em relação a substrato, requerimentos microclimáticos e recursos alimentares, além do mínimo distúrbio humano. Os dormitórios estão tipicamente localizados ao longo de zonas de oviposição e alimentação (Devries, 1987). Tais locais de dormida, em alguns casos, podem ser continuamente utilizados durante anos seguidos por indivíduos de gerações futuras (Mallet, 1984; Lutz, com. pess.).

Hipóteses para a formação de dormitórios comunais

O significado funcional e adaptativo dos dormitórios comunais de insetos não é totalmente conhecido; entretanto, várias hipóteses têm sido propostas. A hipótese de que se formam proporcionando uma **proteção contra predadores** abrange quatro mecanismos, cujas vantagens seriam essencialmente individuais: destaque do aposematismo, maior eficiência da vigilância, diluição da predação ou benefícios em termos de camuflagem.

Por outro lado, dormitórios comunais podem ser importantes ao nível coletivo, apresentando uma função social. Para explicar a origem evolutiva dos dormitórios comunais em pássaros, Ward & Zahavi (1973) propuseram a **hipótese do centro de informação** (information center hypothesis, ICH), observando que os dormitórios podem ser utilizados na partilha de informação, entre indivíduos, sobre a abundância de recursos alimentares. O grupo, assim, poderia proporcionar oportunidades de redução do custo individual da procura por alimento, ao permitir que indivíduos obtivessem informações sobre locais adequados de alimentação através da observação

direta do comportamento dos forrageadores de sucesso (Barta & Giraldeau, 2001).

Assim sendo, a informação sobre os locais de alimentação passariam de forrageadores com sucesso para forrageadores sem sucesso numa área comunal, e esta transferência de informação teria sido a principal força seletiva para a evolução do colonialismo. O mecanismo do centro de informação, como proposto originalmente por Ward & Zahavi (1973), argumenta que os indivíduos participam beneficiando-se do centro de informação e, ao mesmo tempo, tendo perdas no retorno aos dormitórios e na troca de informação. Um indivíduo que localiza eficientemente um ponto de alimentação pode, talvez, forragear melhor sozinho, enquanto um indivíduo com uma fraca habilidade para localização terá o benefício, ao se agrupar à colônia e “parasitar” aqueles hábeis em encontrar alimento. Ou seja, o centro de informação é interessante para bons localizadores, somente, se outros benefícios na colônia ou em locais adequados de alimentação superarem o custo do parasitismo da informação por outros indivíduos (Richner & Heeb, 1995b). Daí a necessidade teórica do reconhecimento de atos altruístas em grupos comunais, conectando seus indivíduos por redes de retribuições mútuas futuras (Richner & Heeb, 1995a).

Em adição, há proposições de que os dormitórios comunais poderiam diminuir o risco da predação e, ao mesmo tempo, funcionar como locais de compartilhamento de informação. Tais propostas são denominadas de **hipóteses das duas vias** (two-way hypothesis, TWH) Weatherhead (1983) propõe que, dentre os membros de dormitórios, os forrageadores de sucesso poderiam ser beneficiados pelo decréscimo do seu risco de predação, enquanto os forrageadores sem sucesso poderiam ser beneficiados pelo aprendizado sobre a localização de recursos alimentares (Richner & Marclay, 1991).

A **hipótese do centro de recrutamento** (recruitment center hypothesis, RCH) assume que os animais forrageiam em grupo (Evans, 1982; Richner & Heeb, 1995b). Sendo assim, após achar uma zona de alimentação e obter seu ganho, ele recruta companhia para a exploração da mesma. A colônia é usada como um significado para prover a certeza de que recrutas serão achados (Richner & Heeb, 1995a, 1996). Os benefícios aumentariam tanto para os indivíduos que primeiramente encontram recursos alimentares quanto para aqueles que esperam em áreas de dormitórios para segui-los até novas zonas de alimentação. Assim, um indivíduo que localiza com sucesso uma área de alimentação retornaria para a zona comunal para recrutar forrageadores em função dos benefícios aumentarem quando se compara o forrageio em grupo ao individual (Richner & Danchin, 2001).

Os locais dos dormitórios poderiam representar uma otimização dos custos envolvidos no deslocamento entre as áreas de forrageio e outras localizações utilizadas durante o dia (Caccamise & Morrison, 1986). Esta hipótese, aqui denominada como de **hipótese de mínimo deslocamento** (patch sitting hypothesis, PSH) se aplica a espécies em que se pode reconhecer áreas onde um conjunto de atividades diárias acontecem (tais como interações sociais, manutenção de territórios e ritualizações envolvidas em cópulas), áreas de forrageio suplementar e áreas de dormida (Grether & Switzer, 2000a, b).

A **hipótese do reforço local** (local enhancement hypothesis, LEH), inicialmente proposta por Hinde & Fisher (1951) (*apud* Richner & Heeb, 1995b), se baseia na observação de indivíduos já alimentados à procura de informação sobre recursos, dentro de um grupo, a partir da tendência exibida por indivíduos inexperientes em se aproximar de co-específicos, de alterações deixadas por estes em partes do ambiente ou de objetos, com os quais estes entraram em contato. Condições para o funcionamento de LEH incluiriam, dentre outros aspectos, o uso de uma área limitada, em que os indivíduos pudessem ver uns aos outros. Isto significa, provavelmente, que a principal função do agrupamento está em estender os benefícios do forrageamento coletivo, podendo ser praticada por uma população que explora, junta, uma área de centenas de quilômetros quadrados. O benefício virá se, ao invés de ficar numa procura aleatória de novas áreas de alimentação, um indivíduo puder, simplesmente, se juntar a um grupo cujo comportamento indica que eles se encontrem numa área onde alimento foi encontrado (Richner & Heeb, 1995b).

A diferença mais importante entre as hipóteses de reforço local (LEH) e de centro de informação (ICH) se refere ao local da transferência de informação entre os indivíduos. LEH ocorre em áreas de alimentação e o aumento do tamanho do grupo surge como uma consequência dos indivíduos estarem aptos ao forrageio. Por outro lado, centros de informação devem estar localizado ao longo das áreas de alimentação e, supostamente, surgem como uma consequência dos animais procurarem informações com forrageadores de sucesso sobre a localização da fonte de alimento. Os mecanismos funcionais de ICH requerem um ninho comunal ou agrupamento, enquanto LEH, não (Richner & Heeb, 1995b).

Todas as hipóteses acima procuram explicar a origem e manutenção evolutivas de agrupamentos através da análise dos papéis funcionais presentes nas interações entre os indivíduos que formam um dado grupo. Entretanto, pode-se pensar que agrupamentos sejam formados, simplesmente, como consequência de restrições ambientais.

Dessa forma, grupos seriam formados de modo a refletir a existência de um pequeno número de áreas, numa localidade determinada, que apresentassem microhabitats adequados a necessidades específicas. Ou seja, a existência de agrupamentos seria um resultado da aglomeração de indivíduos em áreas adequadas, ao invés de refletir requerimentos de sociabilidade ou necessidades de interações sociais, aqui designada como a **hipótese de habitats restritos**.

Além das hipóteses acima, que foram, em sua totalidade, formuladas com base nas histórias de vida de aves, a **hipótese da inércia evolutiva** (Mallet, 1984) foi criada como uma explicação específica para a formação de dormitórios comunais em espécies de gênero *Heliconius*. Dormitórios comunais sempre contêm machos e fêmeas, e a atração entre os sexos somada ao comportamento de manutenção e utilização de uma área de vida restrita poderiam, por si só, serem responsáveis pela agregação noturna. Deste modo, os dormitórios comunais seriam um “efeito colateral” de alguns aspectos da biologia de *H. erato*.

Aspectos da Biologia Geral do Gênero *Heliconius*

Borboletas do gênero *Heliconius* (Nymphalidae, Heliconiinae) apresentam distribuição neotropical, ocupando ambientes diversos e apresentando uma grande variabilidade em suas histórias de vida. Por exemplo, apesar de todas estas espécies dependerem das folhas de espécies de Passifloraceae para o desenvolvimento dos estágios juvenis e, portanto, provavelmente serem impalatáveis, de sabor desagradável ou tóxicas quando adultos, nem todas elas constituem dormitórios comunais (Brown, 1981).

Populações de *Heliconius* são reguladas, principalmente, pela morte dos ovos e das larvas, em função da deterioração ou exaustão da planta hospedeira, ataque de predadores ou parasitas, bem como de tempestades ou de condições climáticas desfavoráveis (Gilbert, 1975; Smiley, 1978). Da mesma forma, a disponibilidade de recursos para os adultos, tais como néctar, pólen, espaço e locais de acasalamento adequados também pode afetar abundâncias populacionais locais (Ehrlich & Raven, 1965; Boggs & Gilbert, 1979).

Os efeitos combinados da seleção para um rápido desenvolvimento, geralmente interpretado como uma estratégia de fuga à predação (Brown, 1981), e uma vida adulta prolongada produzem gerações com uma estrutura revertida em relação à maioria das borboletas: ovo, larva e pupa duram pelo menos quatro semanas, enquanto adultos possuem uma expectativa média de vida de meses (Brown & Mielke, 1972; Brown, 1975; Carpenter, 1933; Gilbert, 1976), o que é especialmente válido para *H. erato*.

Dessa forma, os adultos vivem o suficiente para gerar indivíduos senescentes em populações naturais (Turner, 1981). Tal longevidade é resultado da ingestão de pólen durante a vida adulta (Gilbert, 1972; Dunlap–Pianka et al., 1977; Boggs & Gilbert, 1979).

Cada indivíduo explora sua própria área de vida, a qual corresponde, em média, a um círculo imaginário de raio entre 100 e 500 m (Turner, 1971, 1975; Ehrlich & Gilbert, 1973; Gilbert & Singer, 1973; Mallet & Jackson, 1980), contados a partir do dormitório comunal. No interior de sua área de vida, os principais recursos são memorizados, o que permite sua constante e sistemática visitação. Para ambos os sexos, tais pontos de atração são representados por flores específicas e pelas plantas hospedeiras das larvas da espécie. Das flores, especialmente de espécies pertencentes as Verbenaceae, Rubiaceae, Cucurbitaceae e Asteraceae, são extraídos néctar e pólen que servem de alimento aos indivíduos adultos. As plantas hospedeiras (Passifloraceae) se constituem nos locais de oviposição da espécie, as quais servirão de alimento aos estágios larvais, as quais são constantemente inspecionadas pelas fêmeas adultas. Já os machos sistematicamente patrulham tais plantas à procura de fêmeas recém saídas da pupa, aptas à cópula. Estudos em campo sobre *Heliconius* geralmente revelam um padrão composto por longa vida, reprodução contínua e aprendizagem para localização dos recursos durante o dia, caso se reúnem em dormitórios à noite (Brown, 1981; Turner, 1981).

Segundo Brown (1981), cerca de 71% das espécies do gênero *Heliconius* formam dormitórios comunais (27 em 38), especialmente nos taxons mais derivados, tais como os grupos *erato/sara/hewitsoni*. Além das espécies pertencentes a estes grupos, todas as pertencentes ao grupo *ethilla* e algumas do grupo *melpomene* (*H. elevatus*, *H. luciana*, *H. besckei* e *H. melpomene*) também se agregam ao anoitecer. Os dormitórios comunais são constituídos por um número variável de indivíduos (de alguns a dezenas, dependendo da espécie), formados a poucos metros do solo (ou sobre cursos d'água) e, em geral, são estabelecidos em ramos secos da vegetação.

Apesar de uma rápida fuga e de uma grande capacidade de manobrabilidade, em vôo, ser possível, o vôo tipicamente lento e com direção constante de *Heliconius* poderia expô-los a um grande risco de predação. Na verdade, estas características do vôo são interpretadas como parte de estratégias contra predação, já que, deste modo, a mensagem sinalizada através da coloração de advertência presente nas asas, seria mais facilmente identificada e interpretada e, conseqüentemente, mais eficiente no condicionamento dos predadores. Assim, os predadores aprenderiam a associar tais padrões de

coloração com itens alimentares não adequados, o que parece ser efetivo em aves (Brower *et al.*, 1963; Chai, 1986), mamíferos (Marsh & Rothschild, 1974) e répteis (Boyden, 1976). As espécies do gênero *Heliconius* utilizam a defesa química da planta hospedeira de sua larva para sua própria defesa; tanto a planta quanto a borboleta possuem glicosídeos cianogênicos (Nahrstedt & Davis, 1981).

A evolução da coloração de advertência e da impalatabilidade, no grupo, pode ter sido produzido, ou ao menos reforçado, pela seleção de parentesco, já que cada indivíduo sacrificado na educação de um predador, não beneficia a si próprio, mas aos co-específicos (Benson, 1971; Turner, 1971). Entretanto, existem indicações de que a seleção individual seria possível, dada a relativa rigidez ou durabilidade do corpo e das asas, o que proporcionaria a soltura ou liberação do indivíduo relativamente ileso, após captura (Boyden, 1976). O reforço da impalatabilidade, é claro, liga-se à adaptação de grupo. Pelo incremento na longevidade do adulto, o que resulta na não usual justaposição de gerações (em insetos), indivíduos senescentes poderiam contribuir para a sobrevivência de gerações mais jovens, auxiliar no achado de plantas hospedeiras e de flores e, assim, serem determinantes na construção e manutenção evolutivas de dormitórios comunais (Turner, 1981).

Borboletas, como abelhas, dependem muito da discriminação visual do comprimento de onda em seu comportamento alimentar e de corte. Estudos envolvendo eletroretinogramas têm demonstrado uma preferência espontânea por certas cores na alimentação (Crane, 1955, 1957) e postura de ovos (Ilse, 1937). *H. charitonia*, por exemplo, é capaz de fazer uma diferenciação muito apurada do comprimento de onda na porção amarela do espectro, a qual está presente em seu padrão de coloração (Swihart, 1971). Além disso, foi demonstrado que borboletas podem estar condicionadas a selecionar especificamente modelos coloridos de flores com um alto grau de realidade (Swihart & Swihart, 1970; Larger & Struwe, 1972) e podem reconhecer e aprender várias cores e padrões, em testes de alimentação (Swihart, 1971).

Algumas espécies de borboletas se dispersam de uma área quando recursos como plantas hospedeiras e néctar ou outros indivíduos desaparecem (Gilbert & Singer, 1973). Em contraste, por eles possuírem a habilidade de aprender os locais de recurso previamente visitados e por causa da forte fidelidade aos dormitórios, *Heliconius* têm uma menor probabilidade de abandonar uma área (Turner, 1971; Gilbert, 1975). A alta capacidade de aprendizado apresentada por espécies deste gênero, por exemplo, foram observadas em indivíduos de *H. erato*, os quais aprenderam onde encontrar discos de alimentação com sacarose, em

cativeiro (Turner, 1971), e a evitar locais de capturas freqüentes em experimentos de marcação-recaptura (Mallet & Jackson, 1980; Mallet *et al.*, 1987).

H. charitonia retornará ao seu local de dormitório mesmo que todos os galhos nos quais ela se agrega tenham caídos, se estabelecendo em outros galhos, o que sugere que as borboletas lembram o local do dormitório mais do que usam seu próprio odor nos galhos como sinal. Tem sido sugerido que o vôo lento e prolongado destas espécies, ao redor do dormitório, antes delas se estabelecerem (demonstrado também por *H. erato*, *H. sara* e *H. ethilla*) servem para fixar a área na memória da borboleta (Jones, 1930).

Adequação das hipóteses e aspectos da Biologia de *Heliconius erato*

Há proposições de que os dormitórios comunais poderiam diminuir o risco da predação (Lack, 1968). A hipótese relacionada à predação destaca quatro aspectos funcionais: destaque do aposematismo, maior eficiência da vigilância, diluição da predação ou benefícios em termos de camuflagem. Dormitórios comunais, em espécies impalatáveis, podem se constituir em grupos massivos de sinalização de advertência, podendo educar predadores ingênuos de modo bastante eficaz, tais como pássaros jovens, cuja alimentação possa ocorrer nas áreas de dormitórios (Tuskes & Brower, 1978; Enquist & Leimar, 1993). Entretanto, durante o repouso noturno das borboletas no dormitório, elas expõem a porção ventral das asas, a qual sinaliza, em menor intensidade, seu padrão de coloração aposemática, quando comparado à parte dorsal. Sendo assim, parece que elas não estariam utilizando este benefício como critério para a formação dos dormitórios comunais. No entanto, é inegável que a densidade local proporcionada pela agregação comunal seria um estímulo intenso no condicionamento de predadores que capturassem um indivíduo no dormitório. Tais estímulos poderiam ser intensificados pelo forte odor (antiafrodisíaco em algumas espécies do gênero, segundo Gilbert (1972), mas ainda não testado para *H. erato*). Embora a agregação noturna dos indivíduos de *H. erato* realmente possa intensificar o odor das fêmeas já copuladas em locais de dormida (Elna Mugrabi Oliveira, *comum. pess.*) e, portanto, servir como um realce do aposematismo, não há, até o momento, nenhum experimento direcionado a este aspecto, bem como nenhuma evidência de que o odor, em *Heliconius*, contribua para a impalatabilidade das espécies deste gênero. No período em que estão agregadas no dormitório, todos os indivíduos ficam em estado de letargia, além de demonstrar uma lenta atividade quando

acordam pela manhã (Mallet, 1984; obs. pess.). O que leva a inferir que nenhuma delas ficam em vigília contra predação para beneficiar o grupo. O efeito diluição poderia representar uma hipótese viável, pois quando estão agregadas e mais indivíduos o grupo possuir, menor seria a probabilidade de um indivíduo ser predado. Entretanto, tal efeito, provavelmente, não explicaria a existência dos dormitórios comunais, já que a estratégia contra predação proporcionada pelo fenótipo de coloração e pelo vôo lento e previsível dos indivíduos adultos se baseia, justamente, em plena sinalização, proporcionando ao predador a chance de visualizar e localizar cada indivíduo, bem como de identificá-lo como um item alimentar adequado ou não. Elas também poderiam estar se beneficiando por estarem camufladas ou por estarem imitando folhas num galho; porém, o melhor meio de atingir tal objetivo não seria através de um padrão de coloração composto por cores ventrais pálidas e, portanto, mais claras e mais fáceis de identificar ao anoitecer ou amanhecer (Lutz, 2002). Em todo caso, não há nenhum experimento, até o momento, que tenha sido realizado enfocando este aspecto.

Além dos aspectos gerais tradicionalmente salientados como benefícios em potencial para a formação de agregações, discutidos acima, dois outros ainda devem ser salientados, especificamente para *H. erato*. Em primeiro lugar, se locais de repouso forem distintamente perigosos, um novo indivíduo teria vantagens em se agregar a locais notadamente seguros, indicados por grupos de coespecíficos (Mallet, 1984). Em segundo, indivíduos agregados poderiam sofrer menores taxas de predação em função do fato de que grupos de indivíduos impalatáveis teriam maior capacidade de saciar um predador, em caso de ataque (Turner, 1975). Apesar destas hipóteses serem lógicas, pode-se pensar que estas estratégias ou vantagens contra predação não seriam as mais adequadas para explicar o comportamento destas borboletas, já que, dentre os diversos trabalhos realizados em campo com esta espécie, não houve um relato sequer de que a predação ocorresse de fato. Apenas foram detectadas aves causando a dispersão dos indivíduos agregados ao voarem muito próximo dos dormitórios comunais (Mallet, 1984).

O problema chave do funcionamento das agregações como um centro de informação se refere ao por quê de um forrageador de sucesso dever retornar para a colônia, assim gastando tempo e energia nos deslocamentos até os pontos de alimentação e, além disso, arcar com os custos de estar sendo seguido por um forrageador que não obteve, previamente, sucesso (Richner & Heeb, 1995b). Uma das alternativas é pressupor a existência de cooperação recíproca entre os indivíduos participantes de agregações, a qual estaria baseada no fato de que os cus-

tos para aqueles que compartilham informação seriam menores do que os benefícios para aqueles que a recebem (Trivers, 1971). Entretanto, tal contexto seria uma estratégia evolutivamente estável (EES) somente se os indivíduos não-recíprocos, no grupo, pudessem ser identificados (Maynard-Smith, 1982), o que, no caso de *H. erato*, parece improvável.

A ICH, como originalmente apresentada, diz que (1) colônias e dormitórios servem como local de transferência de informação sobre locais de alimentação, incluindo membros da colônia que forrageiam com sucesso (Beuchamp, 1999) e (2) a transferência de informação se constitui na principal vantagem seletiva para a evolução do colonialismo (Mock *et al.*, 1988; Richner & Heeb, 1995b). O problema com esta formulação é que o primeiro aspecto não apoia o segundo; a transferência de informação deve ser uma consequência da formação da colônia; colônias podem estar evoluindo como um resultado das vantagens que não se aplicam ao centro de informação (Bayer, 1982; Mock *et al.*, 1988; Richner & Heeb, 1995b).

A ICH geralmente assume, implícita ou explicitamente, que um número de condições deve ser desempenhado para que a colônia ou dormitório possa funcionar como um centro de informação; dentre essas condições, algumas se enquadrariam adequadamente para explicar o comportamento observado em *H. erato*. Em primeiro lugar, a grande riqueza das manchas de alimentação, geralmente observadas em locais utilizados por *H. erato*, reduziriam a competição dentro das mesmas, o que tornaria possível o compartilhamento da localização destes locais entre os indivíduos de um dado dormitório. Em segundo, através das desenvolvidas capacidades perceptivas da espécie, os encontros ocorridos durante a formação dos dormitórios permitiriam a avaliação recíproca do sucesso relativo individual, em termos de alimentação. A discriminação seria possível através da visualização da carga de pólen trazida por cada indivíduo em sua espirotromba, o que reflete, diretamente, o sucesso alimentar alcançado imediatamente antes do retorno ao dormitório comunal. Ou seja, é possível que as agregações noturnas permitam a transmissão cultural de informação, com as borboletas jovens aprendendo a localizar as plantas com pólen ao seguir seus parentes mais velhos a partir dos dormitórios (Gilbert, 1975; Young, 1978). Por outro lado, outras premissas contribuiriam para a refutação desta hipótese, na tentativa de explicar o comportamento gregário em *H. erato*. Conforme Richner & Heeb (1995b), os membros de um dado grupo teriam que forragear em manchas efêmeras de alimentação, teriam que se deslocar até a mancha de alimentação e retornar ao dormitório e os forrageadores de sucesso teriam que ser seguidos pelos sem sucesso em busca de recursos

alimentares. As principais espécies utilizadas na alimentação dos adultos não se constituem em recursos efêmeros nem de difícil localização e, apesar de ter sido sugerido (Gilbert, 1975), ainda não foi observado, em condições naturais, indivíduos seguindo outros após a saída dos dormitórios comunais, ao amanhecer (Mallet, 1984; obs. pess.).

Como a hipótese do centro de recrutamento assume que os animais forrageiam em grupo (Evans, 1982; Richner & Heeb, 1995b), torna-se inviável aplicá-la para *H. erato*, pois esta forrageia sozinha (obs. pess.).

Para a aplicação da hipótese do mínimo deslocamento de Grether & Switzer (2000 a, b) no contexto abordado, seriam necessárias análises quantitativas e qualitativas a respeito do comportamento de *H. erato*, já que esta assume uma utilização específica de certas áreas para o desempenho de atividades determinadas. Apesar de não haver observações sistemáticas, em campo, de atividades como interações sociais, manutenção de áreas de vida e ritualizações envolvidas em cópulas, locais de aquecimento corporal e pontos de concentração de flores usadas na alimentação dos adultos e de plantas hospedeiras usadas na alimentação dos estágios juvenis parecem se encontrar dispersos nos locais habitados por *H. erato* (Turner, 1975; Mallet, 1984; Brown, 1981; Turner, 1981; obs. pess.). Em tal contexto, portanto, esta hipótese parece inadequada como uma explicação plausível da manutenção de dormitórios comunais, nesta espécie.

A hipótese do LEH, inicialmente proposta por Hinde & Fisher (1951) (*apud* Richner & Heeb, 1995b), se baseia na observação de indivíduos já alimentados à procura de informação sobre recursos, tendo como principal função do agrupamento a extensão dos benefícios do forrageamento coletivo a uma população que explora, conjuntamente, uma área relativamente grande. Em *H. erato*, provavelmente, tais premissas não se encaixam em seus aspectos biológicos básicos. Nunca foi descrito nenhum comportamento específico que pudesse ser utilizado em eventos coletivos de sinalização relacionada à localização de fontes alimentares, o que é reforçado pelo fato do forrageamento não ser coletivo e abranger uma área média diminuta (Turner, 1971, 1975; Ehrlich & Gilbert, 1973; Gilbert & Singer, 1973; obs. pess.), sendo muito menor à qual se refere a formulação desta hipótese (centenas de quilômetros quadrados) a ponto de permitir o acesso de cada membro de um dado dormitório aos locais utilizados por todos os outros (Mallet & Jackson, 1980). Por exemplo, os indivíduos adultos podem voar até a 20 Km/h o que significa que cerca de 300 m podem facilmente ser percorridos a cada minuto (Mallet, 1984).

Apesar de não ter havido qualquer tentativa experimental de determinar preferências de habitat para a

formação de dormitórios em *Heliconius*, ou a disponibilidade de tais locais nas áreas habitadas por estas espécies, os dormitórios comunais não parecem refletir um simples agrupamento mediado pela existência restrita de locais de dormida. É claro que condições ambientais específicas, tais como uma oferta adequada de recursos alimentares para os adultos e para os estágios juvenis, devam determinar a existência de populações estáveis em certas áreas. Entretanto, o grande número de dormitórios comunais encontrados em todas as áreas habitadas por *H. erato* pode indicar uma ausência de limitações intensas no que se refere a locais específicos à formação dos mesmos. Ou seja, mesmo que haja preferências ou requerimentos que possam influenciar a escolha de certos locais para o estabelecimento de populações e para a formação de dormitórios, estas condições não necessariamente indicariam a existência de restrições severas. Mesmo que tais condições possam ser importantes na definição da dinâmica populacional da espécie, parece improvável que os dormitórios comunais sejam, simplesmente, um reflexo da falta de locais adequados ao repouso noturno.

Como já discutido em relação à hipótese do centro de informação, sua validade se baseia no reconhecimento de benefícios aos indivíduos que compartilham informação. Resumidamente, pode-se conceber três mecanismos funcionais. Em primeiro lugar, em função de supostos graus elevados de parentesco entre os indivíduos de um mesmo dormitório, a partilha de informações, por um indivíduo, estaria beneficiando seus parentes próximos e, conseqüentemente, “genes altruístas”. Em segundo lugar, os indivíduos compartilhariam informações por estarem incluídos num sistema mútuo de trocas, mantido por atos de altruísmo recíproco. Estes dois aspectos, como já salientado, apesar de ainda não terem sido diretamente testados em *Heliconius*, parecem não se adequar à biologia de *H. erato*. Assim sendo, em terceiro lugar, deve-se imaginar vantagens alternativas associadas aos que compartilham informação, na tentativa de explicar a formação e manutenção de agregações. Teoricamente, os benefícios poderiam estar baseados em proteção contra predadores (Hoogland & Sherman, 1976), termorregulação (Yom-Tov *et al.*, 1976), encontro de parceiros para cópula (Wagner, 1993) e criação ou educação sincrônica da prole (Emlen & Demong, 1975). Já os custos poderiam resultar da competição para cópula, parasitismo e transmissão de doenças (Alexander, 1974) e parasitismo intra-específico da ninhada e infanticídio (Hoogland & Sherman, 1976). É claro que, em termos evolutivos, os benefícios suplantariam as desvantagens em potencial.

Referências

- Adams AAY (2003) **Communal roosting in insects.** www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en507/papers_1999/yackel.htm. Acessado em 18/11/2003.
- Alexander RD (1974) The evolution of social behaviour. **Annual Review of Ecology and Systematics** 5: 325–383.
- Barta Z & Giraldeau LA (2001) Breeding colonies as information centers: a reappraisal of information-based hypotheses using the producer-scrounger game. **Behavioral Ecology** 12: 121–127.
- Bayer RD (1982) How important are bird colonies as information centers? **Auk** 99: 31–40.
- Benson WW (1971) Evidence for the ecology of Ithomiinae and Heliconiinae in Costa Rica. San Jose, Costa Rica: **Organization for Tropical Studies**.
- Beuchamp G (1999) A comparative study of breeding traits in colonial birds. **Evolutionary Ecology Research** 1: 251–260.
- Boggs CL & Gilbert LE (1979) Male contribution to egg production: first evidence for transfer of nutrients of mating in butterflies. **Science** 206: 83–84.
- Boyden TC (1976) Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. **Evolution** 30: 73–81.
- Brower LP, Brower JVZ & Collins CT (1963) Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and mullerian mimicry among neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. **Zoologica** 48: 65–84.
- Brown KS, Jr & Mielke OHH (1972) The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. **Zoologica** 57: 1–40.
- Brown KS, Jr (1975) Geographical patterns of evolution in Neotropical Forest. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). **Journal of Entomology** 44: 201–242.
- Brown KS, Jr (1981) The biology of *Heliconius* and related genera. **Annual Review of Entomology** 26: 427–456.
- Caccamise DF & Morrison DW (1986) Avian communal roosting: implications of diurnal activity centers. **American Naturalist** 128: 191–198.
- Carpenter GDH (1933) Gregarious roosting habitats of aposematic butterflies. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B)** 8: 110–111.
- Chai P (1986) Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society** 29: 161–189.
- Crane J (1955) Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color. **Zoologica** 40: 167–196.
- Crane J (1957) Imaginal behavior in butterflies of the family Heliconiidae: changing social patterns and irrelevant actions. **Zoologica** 42: 135–145.
- Devries JP (1987) Synchronous nocturnal activity and gregarious roosting in the neotropical skipper butterfly *Celaenorrhinus fritzgaertneri* (Lepidoptera: Hesperiiidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 59: 30–37.
- Dunlap-Pianka H, Boggs CL & Gilbert LE (1977) Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: programmed senescence versus eternal youth. **Science** 197: 487–490.
- Ehrlich PR & Raven PH (1965) Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution** 18: 586–608.
- Ehrlich PR & Gilbert LE (1973) Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. **Biotropica** 5: 69–82.
- Emlen ST & Demong NJ (1975) Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. **Science** 188: 1029–1031.
- Enquist M & Leimar O (1993) The evolution of cooperation in mobile organisms. **Animal Behaviour** 45: 747–757.
- Evans RM (1982) Foraging flock recruitment at a black-billed gull colony: implications for the information center hypothesis. **Auk** 99: 24–30.
- Gilbert LE (1972) Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconious* butterflies. **Proceedings of the National Academy of Science USA** 69: 1403–1407.
- Gilbert LE (1975) Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Gilbert LE & Raven PH (eds.) **Coevolution of animals and plants**. Austin: University of Texas Press, pp 210–240.
- Gilbert LE (1976) Postmating female odour in *Heliconius* butterflies: a male contributed antiaphrodisiac? **Science** 193: 419–420.
- Gilbert LE & Singer MC (1973) Dispersal and gene flow in a butterfly species. **American Naturalist** 107: 58–72.
- Grether GF & Switzer PV (2000a) Characteristics and possible functions of traditional night roosting aggregations in rubyspot damselflies. **Behaviour** 137: 401–416.
- Grether GF & Switzer PV (2000b) Mechanisms for the formation and maintenance of traditional night roost aggregations in a territorial damselfly. **Animal Behaviour** 60: 569–579.
- Hinde RA & Fisher J (1951) Further observations on the opening of milk bottles by birds. **British Birds** 44: 393–396.
- Hoogland JL & Sherman PW (1976) Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. **Ecological Monographs** 46: 33–58.
- Ilse D (1937) New observations on response to colours in egg-laying butterflies. **Nature** 140: 544.
- Jones FM (1930) The sleeping *Heliconius* of Florida. **Natural History** 30: 635–634.
- Krebs JR & Inman (1994) Learning and foraging: individuals, groups, and populations. In: Real LA (ed.) **Behavioral mechanisms in evolutionary ecology**. Chicago: University of Chicago Press, pp 46–65.
- Lack D (1968) **Ecological adaptations for breeding in birds**. London: Methuen.
- Larger H & Struwe G (1972) Spectral absorbance by screening pigments granules in the compound eye of butterflies (*Heliconius*). **Journal of Comparative Physiology** 79: 203–212.

- Lee PC (1994) Social structure and evolution. In: Slater PJB & Halliday TR (eds.) **Behavioral mechanisms in evolutionary ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, pp 266–303.
- Lutz LV (2002) **Contextos fenotípicos multifuncionais: influência do padrão de coloração de uma borboleta impalatável (*Heliconius erato phyllis*) sobre seu sucesso de acasalamento, ritmo diário de atividades e sobrevivência em campo**. Tese de Doutorado. PPG Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, RS.
- Mallet J (1984) **Population structure and evolution in *Heliconius* butterflies**. Ph. D. Thesis, University of Texas at Austin, Austin.
- Mallet J & Gilbert LE (1995) Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society** 55: 159–180.
- Mallet J, Longino JT, Murawski D, Murawski A & De Gamboa AS (1987) Handling effects on *Heliconius*: where do all the butterflies go? **Journal of Animal Ecology** 56: 377–386.
- Mallet J & Jackson DA (1980) The ecology and social behavior of the Neotropical butterfly *Heliconius xanthocles* Bates in Colombia. **Zoological Journal of the Linnean Society** 70: 1–13.
- Mallet J & Singer MC (1987) Individual selection, kin selection, and the shifting balance in the evolution of warning colours: the evidence from butterflies. **Biological Journal of the Linnean Society** 32: 337–350.
- Marsh N & Rothschild M (1974) Aposematic and cryptic Lepidoptera tested on the mouse. **Journal of Zoology** 174: 89–122.
- Maynard & Smith (1982) **Evolution and the theory of games**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mock DW, Lamey TC & Thompson DBA (1988) Falsifiability and the information center hypothesis. **Ornis Scandinavica** 19: 231–248.
- Nahrstedt A & Davis RH (1981) The occurrence of the cyanoglucosides, linamarin and lotoaustralin, in *Acraea* and *Heliconius* butterflies. **Comparative Biochemistry and Physiology** 68B: 575–577.
- Richner H & Danchin E (2001) Viable and unviable hypothesis for the evolution of roosting. **Animal Behaviour** 61: F7–F11.
- Richner H & Heeb P (1995a) Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis. **Behavioral Ecology** 7: 115–119.
- Richner H & Heeb P (1995b) Is the information center hypothesis a flop? **Advances in the Study of Behaviour** 24: 1–45.
- Richner H & Heeb P (1996) Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis. **Behavioral Ecology** 7: 115–118.
- Richner H & Marclay C (1991) Evolution of avian roosting behaviour: a test of the information centre hypothesis and of a critical assumption. **Animal Behaviour** 41: 433–438.
- Slater PJB (1994) Kinship and altruism. In: Slater PJB & Halliday TR (eds.) **Behavioral and evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, pp 193–222.
- Smiley J (1978) Plant chemistry and the evolution of host specificity: New evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. **Science** 201: 745–747.
- Swihart CA & Swihart SL (1970) Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. **Animal Behaviour** 18: 60–64.
- Swihart CA (1971) Colour discrimination by the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. **Animal Behaviour** 19: 156–164.
- Trivers RL (1971) The evolution of reciprocal altruism. **Quarterly Review of Biology** 46: 35–37.
- Turner JRG (1971) Experiments on the demography of tropical butterflies. II Longevity and home-range behaviour in *Heliconius erato*. **Biotropica** 3: 21–31.
- Turner JRG (1975) Communal roosting in relation to warning colour in two heliconiine butterflies (Nymphalidae). **Journal of the Lepidopterists' Society** 29: 221–226.
- Turner JRG (1981) Adaptation and evolution in *Heliconius*: A defense of neodarwinism. **Annual Review of Ecology and Systematics** 12: 99–121.
- Tuskes PM & Brower LP (1978) Overwintering ecology of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. in California. **Ecological Entomology** 3: 141–153.
- Wagner R (1993) The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation. **Journal of Theoretical Biology** 163: 333–346.
- Ward P & Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information centres” for food finding. **Ibis** 115: 517–534.
- Weatherhead P (1983) Two principal strategies in avian communal roosts. **American Naturalist** 121: 237–243.
- Yom-Tov Y, Imber A & Otterman J (1976) The microclimate of winter roosts of the starling *Sturnus vulgaris*. **Ibis** 119: 366–368.
- Young AM (1978) A communal roosting of the butterfly *Heliconius charitonius* L. in Costa Rican premontane tropical wet forest (Lepidoptera: Nymphalidae). **Entomological News** 89: 235–243.