



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**MARCO ANTÔNIO NOGUEIRA MOURÃO**

**CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS COMO  
DETERMINANTES DA CAPACIDADE DE MANUTENÇÃO  
DE TERRITÓRIOS EM MACHOS DE *Macrothemis imitans*  
(Odonata: Libellulidae)**

Fortaleza  
2012

MARCO ANTÔNIO NOGUEIRA MOURÃO

**CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS COMO  
DETERMINANTES DA CAPACIDADE DE MANUTENÇÃO  
DE TERRITÓRIOS EM MACHOS DE *Macrothemis imitans*  
(Odonata: Libellulidae)**

Dissertação submetida à  
Coordenação do Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia e  
Recursos Naturais da  
Universidade Federal do Ceará  
como requisito parcial para a  
obtenção do grau de Mestre em  
Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador(a): Prof. Dr. Paulo  
Enrique Cardoso Peixoto/  
UEFS

Fortaleza  
2012

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

- 
- M891c Mourão, Marco Antônio Nogueira.  
Características morfo-fisiológicas como determinantes da capacidade de manutenção de territórios em machos de *Macrothemis imitans* (Odonata; Libellulidae) / Marco Antônio Nogueira Mourão. – 2012.  
43 f. : il., enc. ; 30 cm.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2012.  
Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais.  
Orientação: Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto.
1. Odonato. 2. Libélula. Animais – Comportamento sexual. I. Título.

MARCO ANTÔNIO NOGUEIRA MOURÃO

**CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS COMO  
DETERMINANTES DA CAPACIDADE DE MANUTENÇÃO  
DE TERRITÓRIOS EM MACHOS DE *Macrothemis imitans***  
(Odonata: Libellulidae)

Dissertação submetida à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 11 / 07 / 2012

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto (Orientador)  
Universidade Estadual de Feira de Santana – UEFS

---

Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette  
Universidade Federal do Ceará – UFC

---

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

## AGRADECIMENTOS

É com grande satisfação que encerro minhas atividades acadêmicas do Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais, apresentando esse trabalho final de curso. Nos últimos dois anos, a dedicação, a persistência, o incentivo, e, principalmente, o intenso esforço repetitivo empenhado (tanto no campo - cometendo falhas e corrigindo-as - como nas consultas e leituras na literatura disponível) me deram forças para não desistir e para continuar seguindo esse árduo caminho até a elaboração da minha dissertação.

Obviamente, eu jamais conseguiria alcançar tamanha realização intelectual sozinho. Na verdade, diversas pessoas que cruzaram pelo meu caminho, nesse período, contribuíram de maneira indescritível. Talvez eu não consiga demonstrar nessas folhas, toda a minha gratidão, mas, certamente elas saberão o quanto foram importantes para meu desenvolvimento e aprimoramento como pesquisador.

Antes de tudo, agradeço ao Deus Todo Poderoso, por me conceder a graça de viver. Agradeço também, ao Eterno Pai, pelas oportunidades oferecidas durante toda minha vida, que me permitiram crescer profissionalmente.

Aos meus pais, Eleno Mourão e Conceição Mourão e aos meus irmãos, Edward Magela e Mirla Rossana, que sempre me socorreram em todos os momentos possíveis. Agradeço todo o carinho e atenção, os quais nunca me faltaram – amo todos vocês.

Aos meus sobrinhos, Nicole e Arthur que alegram nossas vidas. Amo vocês, do fundo do coração.

Ao meu orientador, o prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto que esteve sempre presente e disponível para desenvolver cada etapa (sem exceção) de formação desse trabalho comigo, mesmo com todos os obstáculos que surgiram. Agradeço também pela sua paciência, boas críticas, correções e sugestões, pois sem elas, eu não teria obtido êxito nesse trabalho.

Aos meus colegas de pós-graduação, Romilson, Marcela, Ribamar, Déborah, Patrícia e Ana Lúcia pela boa amizade e pelo coleguismo nessa pós-graduação. Você são 10, galera!!

Aos colegas do Laboratório de Ecologia, Rafael Rios, Marcos e Ivan, pelos inesquecíveis momentos de discussão de artigos e de seminários, pelas divertidas viagens a Pentecoste e pelo dia-a-dia no laboratório. Esses momentos serão inesquecíveis.

Aos demais estudantes e professores do PPGERN, pela grande ajuda logística e pelo enriquecimento da nossa formação, como futuros pesquisadores.

Ao secretário da coordenação do PPGERN, Rondinelley Chagas, pela paciência e pelos esclarecimentos que sempre foram dados para otimizar o cumprimento dos meus deveres burocráticos para com essa coordenação. Você me ajudou muito. Obrigado!

À banca examinadora por criticar e por sugerir modificações com o intuito de melhorar minha dissertação.

À instituição de fomento à pesquisa do nosso estado, FUNCAP, pelo apoio e pela bolsa concedida no início dessa pós-graduação.

Ao SISBIO/IBAMA pela devida autorização para a coleta de material biológico nas áreas lacustres do Distrito Federal.

Aos amigos Ivã Rodrigues e Zélia Ghisleni pela gentileza e consideração ao cederem sua casa para eu montar minha base de operações de campo (pois moram ao lado do córrego do urubu) nos fins de semana ou durante quaisquer dias que eu precisasse realizar coletas, inclusive durante a semana. Também agradeço imensamente ao amigo Ivã

Rodrigues por toda sua ajuda com a estatística e planilhas referentes à pesquisa. Sua ajuda foi essencial, meu velho! Obrigado!

À professora e pesquisadora do departamento de Zoologia da UnB, a Profa. Dra. Regina Macedo, por me dar apoio estrutural e pela grande ajuda com a literatura nesse trabalho.

À professora e pesquisadora do Laboratório de Biologia Evolutiva da UnB, a Profa. Dra. Rosana Tidon por me ceder toda sua estrutura laboratorial, permitindo que eu pudesse realizar as extrações fisiológicas das libélulas da melhor forma possível.

Ao Laboratório de Nanobiotecnologia da UnB e à professora e pesquisadora de Entomologia da UnB, a Profa. Dra. Ivone Diniz por cederem as balanças semi-analíticas de precisão de 0,0001 g e precisão de 0,001 g, respectivamente para que eu pudesse pesar os indivíduos ou partes do corpo (tórax e/ou abdômen), sempre que necessário.

*"A morte do ser humano começa no momento em que ele desiste de aprender."* - **Albino Teixeira**



## RESUMO

Em muitas espécies animais, os machos brigam por territórios os quais aumentam as chances de cópulas. Os comportamentos de luta dos machos podem variar desde embates sem contato físico até lutas com injúrias e possíveis mortes. Existem pelo menos três modelos propostos para explicar as regras usadas pelos machos para decidirem o vencedor de um confronto territorial: Guerra de Atritos (GDA), Acesso Sequencial de Informações (ASI) e Acesso Cumulativo de Informações (ACI). Porém, para sermos capazes de testar tais modelos é necessário identificar primeiro quais traços dos machos determinam funcionalmente sua capacidade de luta (RHP). Para isso, usamos machos da libélula *Macrothemis imitans* para avaliar duas hipóteses: 1) se as brigas ocorrerem com contato físico, características ligadas ao tamanho determinarão o RHP e 2) se os machos não exibirem contato físico durante as brigas, características que conferem maior resistência determinarão o RHP. Realizamos coletas de campo em campanhas de dois dias seguidos. Nessas campanhas realizamos captura, marcação, observação comportamental e recaptura de duas categorias de machos: os que possuíam posse dos territórios (machos residentes) e os machos que ocuparam o local após a remoção experimental dos machos residentes (machos substitutos). Após a recaptura, levamos os machos residentes e substitutos para laboratório para realizar as medidas: área alar, peso fresco, massa muscular torácica e quantidade de gordura. Os resultados indicaram que os machos residentes apresentaram maior quantidade de massa muscular e possivelmente gordura do que os substitutos. Uma vez que as brigas ocorreram com contato físico, a maior quantidade de massa muscular e gordura dos machos residentes indica que a relação funcional entre comportamento de luta e traços determinantes do RHP deve ser rejeitada. Alternativamente, é possível que a maior quantidade de músculo proporcione maior desempenho para causar injúrias nos rivais ou evitar acúmulo acelerado de danos.

**Palavra-chaves:** seleção sexual, territorialidade, seleção intra-sexual, interações agonísticas, modelos de resolução de conflitos

## ABSTRACT

In many animal species, males fight for the possession of territories that increase their mating chances. The fighting behavior of males may range from conflicts without physical contact to disputes with injuries and possible deaths. There are three models aiming to explain the rules adopted by males to decide the winner of a contest: war of attrition (WOA), sequential assessment model (SAM) and cumulative assessment model (ACM). However, to be able to test these models it is necessary to identify male traits functionally related to fighting ability (RHP). In this sense, we used males of the dragonfly *Macrothemis imitans* to evaluate two hypotheses: 1) if contests occur with physical contact, traits related to the size define RHP and 2) if disputes occur without physical contact, traits which confer endurance define male RHP. We did field experiments during campaigns with two consecutive days. In each campaign we captured, marked, made behavioral observations and recaptured males that were defending a territorial site (resident males) and males that established territories in this sites after the experimental removal of the resident male (substitute males). After recapturing, we transported all males them to lab to measure total wing area, male fresh weight, muscle mass and fat content. The results indicated that resident males presented higher muscle mass and probably fat content than substitute males. Since disputes occurred with physical contact, these differences in muscle mass and fat content indicate that the functional relationship between fight behavior and traits linked to RHP should be rejected. Alternatively, it is possible that the higher muscle mass confers higher ability to cause injuries or to avoid damage accrual.

**Key Words:** sexual selection, territoriality, intra-sexual selection, agonistic interaction, dispute resolution models

**LISTAS DE TABELAS**

**Tabela 1** - Descrições das categorias comportamentais exibidas pelos machos durante as observações ..... 31

**Tabela 2** - Sumário do modelo logístico descrevendo a probabilidade do macho focal de *M. imitans* ( $n = 31$ ) ser residente em relação a diferença de valor entre suas características e as do machos não-focal. Os modelos estão ordenados de acordo com o valor de  $AIC_c$  ( $AIC_c$  representa o valor do critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras;  $\Delta_i$  representa a diferença de valor entre o modelo  $i$  e mais parcimonioso;  $w_i$  é o peso de Akaike do modelo  $i$ ) ..... 37

**LISTAS DE FIGURAS**

**Figura 1** - Proporção média de tempo que os machos residentes e substitutos da libélula *M. imitans* dedicaram a cada comportamento durante 10 min de observação comportamental. A proporção de tempo em que os machos permaneceram pousados não está representada. As barras representam o erro padrão ..... 36

**Figura 2** - Probabilidade do macho focal de *M. imitans* ser residente em relação a diferença de peso para o macho não-focal. Os pontos superpostos representam amostras diferentes com o mesmo resultado focal e de diferença de peso ..... 38

## SUMÁRIO

<b>CAPITULO 1: INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>14</b>
1. Seleção Sexual .....	14
1.1. Mecanismos de seleção sexual .....	15
1.1.1. Seleção inter-sexual .....	15
1.1.2. Seleção intra-sexual .....	16
1.2. Conflitos aéreos .....	18
Referências .....	21
<b>CAPITULO 2: CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS COMO DETERMINANTES DA CAPACIDADE DE MANUTENÇÃO DE TERRITÓRIOS EM MACHOS DE <i>Macrothemis imitans</i> (Odonata: Libellulidae) .....</b>	<b>27</b>
2.1. Introdução .....	27
2.2 Material e métodos .....	29
2.2.1. Área de estudo .....	29
2.2.2. Descrição do comportamento territorial .....	30
2.2.3. Experimento de remoção .....	31
2.2.4. Medidas morfológicas e fisiológicas .....	32
2.2.5. Análises estatística.....	33
2.3. Resultados .....	34
2.3.1. Descrição do comportamento territorial .....	34
2.3.2. Experimento de remoção .....	36
2.4 Discussão .....	38
Agradecimentos .....	40
Referências bibliográficas .....	40

## CAPÍTULO 1 - INTRODUÇÃO GERAL

### *1. Seleção sexual*

A seleção sexual ocorre quando indivíduos de um sexo competem direta ou indiretamente entre si por parceiros sexuais (WADE, 1979; WOGEL & JÚNIOR, 2007). Sendo assim, as características morfológicas e fisiológicas que aumentam a aquisição direta de parceiros ou de recursos podem ser favorecidas por esse processo (EMLEN & ORING, 1977). A seleção sexual pode se dividir em seleção intra-sexual e seleção inter-sexual. A seleção intra-sexual ocorre quando há competição entre membros do mesmo sexo por parceiros e/ou cópulas enquanto a seleção inter-sexual ocorre quando indivíduos de um sexo são favorecidos ao serem escolhidos por indivíduos do sexo oposto devido a características específicas.

Em geral, a intensidade de seleção intra e inter-sexual é maior em machos do que em fêmeas (BATEMAN, 1948; TRIVERS, 1972; ANDERSSON & IWASA, 1996). Machos, por definição, representam o sexo no qual há baixo investimento energético para produzir cada célula reprodutiva (espermatozóide) enquanto as fêmeas necessitam de um alto investimento energético para cada óvulo (TRIVERS, 1972). Se machos fertilizarem fêmeas de baixa qualidade ou se houver desperdício de sêmen em cópulas mal-sucedidas (sem fertilização de óvulos) isso não, necessariamente, diminuirá seu sucesso reprodutivo e o mesmo macho ainda poderá fertilizar outras fêmeas. Quanto às fêmeas, uma vez que seu investimento energético é alto para cada óvulo, é importante que a mesma seja fertilizada por parceiros que ofereçam qualidade para sua prole, pois do contrário, o seu sucesso reprodutivo estará comprometido. Como resultado da diferença de investimento reprodutivo, os machos possuem um período maior de receptividade sexual e são menos

seletivos que as fêmeas (EMLEN & ORING, 1977). O sucesso reprodutivo dos machos está relacionado ao número de fêmeas fertilizadas (ALCOCK 1979; BERGMAN *et al.* 2007). Quanto às fêmeas, o sucesso reprodutivo normalmente depende da sua fertilidade (capacidade de produzir óvulos) e da escolha de parceiros de qualidade (ARNDVIST & NILSSON, 2000).

### ***1.1. Mecanismos de seleção sexual***

#### ***1.1.1 Seleção inter-sexual***

Darwin (1871) sugeriu que as características sexuais secundárias dos machos poderiam evoluir porque elas aumentariam a chance deles serem escolhidos pelas fêmeas para acasalamentos. Essa escolha por determinados machos supostamente foi favorecida, pois as características escolhidas pelas fêmeas podem indicar benefícios proporcionados pelos machos, seja diretamente para elas ou indiretamente para a prole (ANDERSSON, 1994; MOLLER & JENNIONS, 2001). Alternativamente, é possível que as características exageradas dos machos não confirmem nenhum tipo de benefício, mas tenham evoluído por um processo chamado “seleção desenfreada” (FISHER, 1953). De acordo com esse processo, as características exageradas podem ser preferidas pelas fêmeas. Assim, ao se acasalarem os filhotes machos poderiam herdar os traços paternos e a preferência materna. É possível que seja criado um sistema de "feedback" no qual em cada prole há um aumento da preferência nas fêmeas e um aumento da característica preferida nos machos. (FISHER, 1958; DOMINEY, 1983).

As características usadas para a seleção de parceiros podem ser representadas

por sinais físicos, químicos, estímulos táteis, sonoros ou mesmo pela entrega de alimento para a fêmea (CATCHPOLE, 1987; VAHED, 1998; HUBER, 2005). A seleção de parceiros por sinais químicos pode ser encontrada em grupos vertebrados, como mamíferos e répteis (MASON, 1992; PENN & POTTS, 1998; WYATT, 2003). Exemplos de escolha da fêmea através de “sons” são encontrados principalmente em aves (SEARCY, 1992), anfíbios (RYAN, 1980) e invertebrados (WAGNER & REISER, 2000). Os estímulos mecânicos estão presentes principalmente em invertebrados (PROCTOR, 1992), assim como a ocorrência de presentes nupciais (THORNILL, 1976).

Nem todas as escolhas das fêmeas são orientadas pelo desenvolvimento das características físicas dos machos. SHACKLETON *et al* (2005) apresentam argumentos que reforçam a possibilidade de que apesar de alguns machos apresentarem caracteres mais desenvolvidos eles não necessariamente conferem maior chance de escolha pelas fêmeas. Em algumas espécies, por exemplo, os machos maiores ou mais fortes podem causar danos físicos nas fêmeas durante as cópulas (LEBOUEF & MESNICK 1991), podem sofrer depleção de esperma (PITNICK & MARKOW 1994; PRESTON *et al.*, 2001), apresentar maior chance de transmissão de doenças (FREELAND, 1981) ou apresentam menor propensão ao cuidado parental (FORSGREN, 1997; WONG, 2004).

### ***1.1.2 Seleção intra-sexual***

A seleção intra-sexual caracteriza-se como uma forma de competição entre indivíduos do mesmo sexo (normalmente machos) para obtenção de acasalamentos



(ANDERSSON, 1994). Essa competição pode ocorrer de três formas diferentes: 1) antes das cópulas, quando os machos brigam entre si pelo acesso às fêmeas; 2) após as cópulas, quando machos retiram o sêmen prévio de outros machos da espermateca da fêmea ou quando há deposição de sêmen de mais de um macho na espermateca, podendo haver fertilização preferencial por um deles e 3) após a fertilização dos ovos, quando os machos impedem o desenvolvimento da prole de outros machos (THORNHILL & ALCOCK 1983; ANDERSSON 1994).

Com relação aos mecanismos de competição pré-cópulas, as disputas entre machos pelas fêmeas ou por territórios de acasalamento são os exemplos mais comuns (HUNT *et al.*, 2009). Nas brigas as chances de vitória de um macho podem ser determinadas por diferentes fatores, tais como estruturas físicas (e.g. EMLLEN, 1997; SIVA-JOTHY, 1987), características fisiológicas que confirmam maior capacidade de persistir no embate (e.g. MARDEN & COBB, 2004) ou mesmo diferenças no valor dado por cada macho para o recurso disputado (e.g. BERGMAN *et al.*, 2010).

Com relação à competição pós-copulatória, ela normalmente se dá por meio da “competição espermática” (PARKER, 1970). Esta prediz que a seleção sexual irá favorecer os machos que produzirem e fertilizarem a maior quantidade de fêmeas. Esse processo pode ocorrer se os espermatozoides de vários machos estiverem disputando a fertilização dos ovos de uma determinada fêmea e se o sucesso de fertilização de cada macho for relacionado com a quantidade de esperma fertilizado por indivíduo (PARKER, 1970; BIRKHEAD & KAPPELER 2003; SCHÜLKE *et al.*, 2004). No entanto, temos libélulas como um exemplo em que a competição pós-copulatória não é espermática, pois um macho

ao acasalar, pode remover espermatozoides prévios da espermateca da fêmea (CÓRDOBA-AGUILAR, 1999).

Finalmente, mesmo após fertilizar os óvulos, a competição entre machos ainda pode acontecer (ANDERSSON 1994). Os machos podem adotar táticas que interferem no sucesso reprodutivo dos rivais. Como exemplos, temos a destruição de ovos das fêmeas por métodos de coerção ou morte da prole de machos antecessores (infanticídio) (THORNHILL & ALCOCK 1983; ANDERSSON 1994).

## ***1.2. Conflitos aéreos***

Em muitas espécies aladas, as disputas entre machos pelo acesso a fêmeas ou a territórios de acasalamento frequentemente ocorrem durante o voo. Tais interações agonísticas podem consistir desde exibições sem qualquer tipo de contato físico (e.g. MARDEN & WAAGE, 1990) até brigas com contatos físicos e ocorrência de injúrias (HUNTINGFORD & TURNER, 1987). Quando o recurso disputado (fêmeas ou territórios) tem a mesma importância para dois machos rivais, é de se esperar que a luta seja encerrada com a vitória do indivíduo que possuir maior capacidade de luta (também chamada de RHP – do inglês, Resource Holding Potential – PARKER, 1974). Em algumas espécies, a capacidade de luta de cada indivíduo pode ser determinada por características morfológicas ou fisiológicas (ARNOTT & ELWOOD, 2009). Como exemplos de características morfológicas que influenciam a capacidade de luta dos indivíduos têm-se o tamanho do corpo (e.g. DRAUD & LYNCH, 2002), o peso corporal (e.g. RIECHERT, 1978) e o desenvolvimento de estruturas corporais usadas para lutar (e.g. KELLY, 2006). Quanto às

características fisiológicas têm-se quantidade de gordura (e.g. MARDEN & ROLLINS, 1994), idade (e.g. KEMP, 2000) e temperatura corporal (e.g. STUTT & WILMER, 1998).

Modelos matemáticos baseados na teoria dos jogos foram desenvolvidos para esclarecer as possíveis regras usadas pelos machos para decidirem o vencedor de um confronto (ARNOTT & ELWOOD, 2009). Tais modelos são classificados em três grandes grupos: Guerra de Atritos - GDA (MAYNARD-SMITH, 1974); Acesso Sequencial de Informação - ASI (ENQUIST & LEIMAR, 1983) e Acesso Cumulativo de Informação - ACI (PAYNE, 1998).

O modelo GDA postula que as brigas ocorrem sem que os rivais tenham contato físico e que o RHP e o valor do recurso é o mesmo para os machos que estão nos embates (MAYNARD-SMITH, 1974). O vencedor dos conflitos é determinado pelo rival que apresentar maior persistência na disputa (TAYLOR & ELWOOD, 2003). O modelo ASI presume que os rivais são capazes de avaliar mutuamente a capacidade de luta e trocar informações durante todo o embate. O rival com menor RHP deve desistir do conflito ao perceber, durante a avaliação mútua, que é mais fraco que o seu rival (ENQUIST & LEIMAR, 1983). O modelo ACI postula que os organismos causam injúrias durante as brigas. Não há troca de informações sobre o RHP dos indivíduos ao longo do confronto. Cada um deles deve ser capaz de avaliar o total de danos adquiridos e deve abandonar a interação quando as injúrias atingem um determinado limite (PAYNE, 1998).

O presente trabalho apresenta a libélula *Macrothemis imitans* que serviu de modelo de estudo para avaliarmos possíveis regras que devem determinar os vencedores das brigas. Para uma boa fundamentação teórica, este trabalho apoiou-se em publicações que tratam desde seleção sexual até os diferentes tipos de conflitos em animais, inclusive

relacionados a Odonata. Para as atividades de campo, realizamos marcações de machos *in situ*, observações comportamentais dos indivíduos em campo, um experimento de remoção de machos marcados e recaptura para extrações morfológicas e fisiológicas realizadas em laboratório. Por fim, acreditamos que nosso trabalho é pioneiro, especialmente no que se refere aos estudos referentes a modelos de brigas aplicados para interações agonísticas com a referida espécie.

## REFERÊNCIAS

ALCOCK, J.; Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odonata, Calopterygidae) and the advantage of non contact guarding by males. **Journal of Natural History**, v. 13, p. 439-446, 1979.

ANDERSSON, M.; **Sexual Selection**. Princeton, Princeton University Press, 1994, 588p.

ANDERSSON, M.; IWASA, Y.; Sexual Selection. **Tree**, v. 11, p. 53-58, 1996.

ARNDVIST, G.; NILSSON, T.; The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. **Animal Behaviour**, v. 60, p.145-164, 2000.

ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W.; Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 5, p. 991-1004, 2009.

BATEMAN, A. J.; Intra-sexual selection in *Drosophila*. **Heredity**, v. 3, p. 349-368, 1948.

BERGMAN, M.; GOTTHARD, K.; BERGER, D.; OLOFSSON, M.; KEMP, D. J.; & WIKLUND, C.; Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. **Proceedings of the Royal Society of London series B**, v. 274, p. 1659-1665, 2007.

BERGMAN, M.; OLOFSSON, M.; WIKLUND, C.; Contest outcome in a territorial butterfly: the role of motivation. **Proceedings of the Royal Society of London series B**, v. 277 n. 1696, p. 3027-3033, 2010.

BIRKHEAD, T. R.; KAPPELER, P. M.; **Post-copulatory sexual selection in birds and mammals**. In: Kappeler PM, van Schaik CP (eds) *Sexual selection in primates*. Cambridge University Press, Cambridge, 2003.

CATCHPOLE, C. K.; Bird song, sexual selection and female choice. **Tree**, v. 2, n. 4, p. 94-97, 1987.

CÓRDOBA-AGUILAR, A.; Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. **Proceedings of the Royal Society of London series B**, v. 266, n. 1421, p. 779-784, 1999.

DARWIN, C. M. A.; **The descent of man and selection in relation to sex**. Albemarle Street. 1<sup>st</sup>. ed, London, 1871, 753p.

DOMINEY, W. J.; Sexual selection, additive genetic variance and the “phenotypic handicap”. **Journal of Theoretical Biology**, v. 101, p. 495-502, 1983.

DRAUD, M. & LYNCH, P. A. E.; Asymmetric contests for breeding sites between monogamous pairs of convict cichlids (*Archocentrus nigrofasciatum*, Cichlidae): pair experience pays. **Behaviour**, v. 139, p. 861–873, 2002.

EMLEN, S. T.; AND ORING, L. W.; Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, v. 197, p. 215-223, 1977.

EMLEN, D. J.; Alternative reproductive tactics and maledimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, p. 335–341, 1997.

ENQUIST, M.; LEIMAR, O.; Evolution of fighting behavior - decision rules and assessment of relative strength. **Journal of Theoretical Biology**, v. 102, p. 387-410, 1983.

FISHER, R. A.; **The Genetical Theory of Natural Selection**. New York: Dover, 1958, 318p.

FORSGREN, E.; Female sand gobies prefer good fathers over dominant males. **Proceedings of the Royal Society of London series B**, v. 264, p. 1283–1286, 1997.

FREELAND, W. J.; Parasitism and behavioral dominance among male-mice. **Science**, v. 213, p. 461–462, 1981.

HUBER, B. A.; Sexual selection research on spiders: progress and biases. **Biological Reviews**, v. 80, p. 363–385, 2005.

HUNTINGFORD, F. A.; TURNER, A. K.; **Animal conflict**. New York: Chapman & Hall, 1987, 448p.

HUNT, J.; BREUKER, C. J.; SADOWSKI, J.A.; MOORE, A. J.; Male–male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 1, p. 13–26, 2009.

KELLY, C. D.; Fighting for harems: assessment strategies during male-male contests in the sexually dimorphic Wellington tree weta. **Animal Behaviour**, v. 72, p. 727–736, 2006.

KEMP, D. J.; Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? **Behavioral Ecology**, v. 11, p. 591–596, 2000.

LEBOEUF, B. J.; MESNICK, S.; Sexual behavior of male northern elephant seals.1. Lethal injuries to adult females. **Behaviour**, v. 116, p. 143–162, 1991.

MARDEN, J. H.; WAAGE, J. K.; Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. **Animal Behaviour**, v. 39, p. 954-959, 1990.

MARDEN, J.; COBB, J. R.; Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. **Animal Behaviour**, v. 68, p. 857-865, 2004.

MARDEN, J. H. & ROLLINS, R. A.; Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. **Animal Behaviour**, p. 48, v. 1023–1030, 1994.

MASON, R. T.; **Reptilian pheromones. Biology of the Reptilia**, v. 18 (eds C.Gans & D.Crews), University of Chicago Press, Chicago. 1992, p. 114-228.

MAYNARD-SMITH, J.; The theory of games and the evolution of animal conflicts. **Journal of Theoretical Biology**, v. 47, p. 209-221, 1974.

MOLLER, A. P.; JENNIONS, M. D.; How important are direct fitness benefits of sexual selection? **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 401–415, 2001.

PARKER, G. A.; Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. **Biological Reviews**, v. 45, p. 525–567, 1970.

PARKER, G. A.; Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of Theoretical Biology**, v. 47, p. 223–243, 1974.

PAYNE, R. J. H.; Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. **Animal Behaviour**, v. 56, p. 651–662, 1998.

PENN, D. J.; POTTS, W. K.; Chemical signals and parasite mediated sexual selection. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, p. 391–396, 1998.

PITNICK, S.; MARKOW, T. A.; Male gametic strategies—sperm size, testes size, and the allocation of ejaculate among successive mates by the sperm-limited fly *Drosophila pachea* and its relatives. **American Naturalist**, v. 143, p. 785–819, 1994.

PRESTON, B. T.; STEVENSON, I. R.; PEMBERTON, J. M.; WILSON, K.; Dominant rams lose out by sperm depletion—a waning success in siring counters a ram's high score in competition for ewes. **Nature**, v. 409, p. 681–682, 2001.

PROCTOR, H. C.; Sensory exploitation and the evolution of male mating behaviour: A cladistic test using water mites (Acari: Parasitengona). **Animal Behaviour**, v. 44, p. 745–752, 1992.

RIECHERT, S. E.; Games spiders play: behavioral variability in territorial disputes. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 3, p. 135–162, 1978.

RYAN, M. J.; Female mate choice in a neotropical frog. **Science**, v. 209, n. 4455, p. 523–525, 1980.

SEARCY, W. A.; Song Repertoire and Mate Choice in Birds. **American Zoologist**, v. 32, n. 1, p. 71–80, 1992.

SHACKLETON, M. A.; JENNIONS, M. D.; HUNT, J.; Fighting success and attractiveness as predictors of male mating success in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*: the



effectiveness of no-choice tests. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, v. 58, p. 1-8, 2005.

SCHÜLKE, O.; KAPPELER, P. M.; ZISCHLER, H.; Small testes size despite high extra-pair paternity in the pair-living nocturnal primate *Phaner furcifer*. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, v. 55, p. 293-301, 2004.

SIVA-JOTHY, M. T.; Mate securing tactics and the costs of fighting in the Japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma* L (Scarabaeidae). **Journal of Ethology**, v. 5, p. 165-172, 1987.

STUTT, A. D.; & WILMER, P.; Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? **Animal Behaviour**, v. 55, p. 1341–1347, 1998.

TAYLOR, P. W.; ELWOOD, R. W.; The mismeasure of animal contests. **Animal Behaviour**, v. 65, p. 1195-1202, 2003.

THORNILL, R.; Sexual selection and nuptial feeding behaviour in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoperta). **American Naturalist**. v. 110, p. 529-548, 1976.

THORNHILL, R.; ALCOCK, J.; **The Evolution of Insect Mating Systems**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1983.

TRIVERS, R. L.; **Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971: Parental Investment and Sexual Selection**. University of California, Los Angeles. Aldine Publishing Company/ Chicago, 1972, 48p.

VAHED, K.; The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. **Biology Review**, v. 73, p. 43–78, 1998.

WADE, M. J.; Sexual selection and variance in reproductive success. **American Naturalist**, v. 114, p. 742-747, 1979.

WAGNER Jr, W. E.; REISER, M. G.; The importance of calling song and courtship song in female mate choice in the variable field cricket. **Animal Behaviour**, v. 59, p. 1219-1226, 2000.

WOGEL, H.; JUNIOR, J. P. P.; Comportamento reprodutivo e seleção sexual em *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) (Anura, Hylidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 47, n. 13, p. 165-174, 2007.

WONG, B. B. M.; Superior fighters make mediocre fathers in the pacific blue-eye fish. **Animal Behaviour**, v. 67, p. 583–590, 2004.

WYATT, T. D.; **Pheromones and Animal Behaviour**. Cambridge University Press, Cambridge, 2003, 391p.

## **CAPÍTULO 2: CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS COMO DETERMINANTES DA MANUTENÇÃO DE TERRITÓRIOS EM MACHOS DE *Macrothemis imitans* (Odonata: Libellulidae)**

### **2.1. Introdução**

Em muitas espécies animais, os machos brigam pela posse de territórios que aumentam as chances de encontro e cópula com fêmeas (ANDERSSON, 1994). Os comportamentos de luta empregados pelos machos diferem bastante entre as espécies (ARNOTT & ELWOOD, 2009), podendo variar desde embates sem nenhum tipo de contato entre os rivais (e.g. MARDEN & WAAGE, 1990) até interações com injúrias e riscos de morte (e.g. BEAN & COOK, 2001).

Existem três modelos teóricos propostos para explicar as regras usadas pelos machos para decidirem o vencedor de um confronto territorial: Guerra de Atritos (GDA), Acesso Sequencial de Informações (ASI) e Acesso Cumulativo de Informações (ACI) (ENQUIST & LEIMAR, 1983; MESTERTON-GIBBONS *et al.*, 1996; PAYNE, 1998). Apesar desses modelos diferirem quanto aos meios pelos quais as disputas são decididas, todos postulam que a chance de vitória de um indivíduo deve depender de dois parâmetros: i) a capacidade de luta de cada rival (também chamada de RHP ou Resource Holding Potential - PARKER, 1974) a qual pode ser determinada por traços físicos (tamanho e peso) e fisiológicos (idade, quantidade de gordura, músculos e imunocompetência) (e.g. SUHONEN *et al.*, 2008) e ii) a motivação de cada indivíduo em investir na disputa (também chamada de RV ou Resource Value – PARKER, 1974) a qual frequentemente é

determinada pela experiência prévia do defensor do recurso disputado e pela qualidade do local defendido (e.g. BERGMAN *et al.* 2010; BRIFFA & ELWOOD 2001).

Uma vez que todos os modelos citados anteriormente postulam que o RHP determina a chance de vitória, para sermos capazes de testá-los empiricamente, o primeiro passo é identificar quais características dos indivíduos determinam sua capacidade de luta. No entanto, apesar de ser possível correlacionar determinadas características com as chances de vitória dos machos, tal relação não é suficiente para determinar de que forma uma característica afeta o RHP (LAILVAUX & IRSCHICK, 2006). Para isso, é necessário estabelecer a relação funcional entre a característica e o comportamento de luta (IRSCHICK *et al.*, 2007). Desse modo, é possível classificar as brigas em dois grupos: brigas com contato físico e brigas sem contato físico. Se as brigas ocorrem com contato físico, então características como massa devem aumentar a chance de um indivíduo resistir a um dano ou causar dano. Por isso, características associadas a tamanho devem ser funcionalmente importantes para determinar o RHP e a aquisição de custos ao longo de um embate. Por outro lado, se as brigas ocorrem sem contato físico, então características fisiológicas como reserva energética devem ser mais importantes, pois devem permitir que os machos permaneçam no embate por mais tempo.

Em muitas espécies de libélulas, os machos estabelecem territórios de acasalamento e brigam entre si pela posse desses sítios (CORBET, 1980; CÓRDOBA-AGUILAR, 2008). Os comportamentos de briga geralmente compreendem uma combinação de vôos de perseguição circulares, espirais ascendentes e retilíneos (MARDEN & WAAGE, 1990; CÓRDOBA-AGUILAR, 2008). Durante esses vôos de perseguição, em algumas espécies os machos podem apresentar contato físico (CORBET, 1999; SWITZER

& SCHULTZ, 2000), enquanto em outras não (WAAGE, 1988; SWITZER, 2004). Características como reservas energéticas (MARDEN & ROLLINS, 1994) e parasitismo (CONTRERAS-GARDUÑO *et al.*, 2006) parecem predominar como determinantes do RHP nesse grupo de organismos.

Machos da libélula *Macrothemis imitans* (Odonata: Libellulidae) ocorrem nas margens dos riachos e córregos, onde presumivelmente vagam à procura de fêmeas entre os bancos de macrófitas ou, na maioria das vezes, entre rochas expostas e bancos de areia nas margens do riacho que se encontram expostas ao longo do corpo d'água (obs. pessoal). Os machos defendem territórios e realizam cópulas principalmente nas rochas expostas e nos bancos de areia. Porém, apesar das brigas entre os machos pela posse de territórios serem comuns, não se sabe quais comportamentos são empregados durante as disputas e quais características determinam a capacidade de luta dos rivais. Portanto, nesse trabalho nos propomos a identificar se características morfológicas ou fisiológicas podem determinar a chance de vitória dos machos de *M. imitans* pela posse de territórios. Nossas hipóteses são: 1) se as brigas ocorrerem com contato físico, características ligadas ao tamanho determinarão o RHP e 2) se os machos não exibirem contato físico durante as brigas, características que conferem maior resistência determinarão o RHP.

## **2.2 Material e Métodos**

### **2.2.1. Área de estudo**

Realizamos o estudo em um trecho do córrego do Urubú (15°42' S; 47°51' O), situado a aproximadamente 9,5 Km do centro de Brasília, DF. O trecho do córrego no qual

desenvolvemos o trabalho possui aproximadamente 130 m de comprimento. A profundidade média do córrego nesse local é de 60 cm e a largura média é de 3,5 m. O clima da região é tropical de altitude, apresentando duas estações distintas: um verão úmido e chuvoso, com média térmica de 29,7 °C (DP = 0,72) e pluviosidade média de 203,9 mm (DP = 27,2) e um inverno seco e frio com média térmica de 12,5 °C (DP = 2,5) e pluviosidade média de 24,9 mm (DP = 76,7) (INMET, 2011).

### ***2.2.2. Descrição do comportamento territorial***

Realizamos as coletas em campanhas compostas por dois dias seguidos no campo entre novembro de 2011 e março de 2012. No primeiro dia, de cada campanha, marcamos diversos machos presentes no local. Para a marcação, escrevemos uma numeração em uma das asas com marcador permanente de cor preta. Essa marcação permitia a identificação visual dos machos, sem a necessidade de usar binóculos.

Realizamos as observações dos comportamentos territoriais exibidos por 31 machos residentes (machos que estavam defendendo os territórios no início das nossas observações) e por 31 machos substitutos (machos que ocuparam os territórios dos machos residentes depois que nós os removíamos experimentalmente) somente em dias de sol, no período das 9:00 h às 14:00 h, quando os indivíduos estão mais ativos. Durante as observações, registramos os comportamentos dos indivíduos durante 10 min usando um mini-gravador portátil (Tabela 1). Posteriormente, usamos as gravações para cronometrar quanto tempo cada indivíduo gastou em cada comportamento.

Tabela 1: Descrições das categorias comportamentais exibidas pelos machos durante as observações.

<b>COMPORTAMENTO</b>	<b>DESCRIÇÃO</b>
Vôo	Deslocamento aéreo em linha reta entre dois pontos de pouso diferentes
Patrulha	Vôos de ida e vinda dentro do território, normalmente retornando para o poleiro de origem ou para um poleiro próximo
Pouso	Indivíduo parado sobre um poleiro
Briga	Vôos retilíneos e circulares de colisão ou de perseguição realizados por dois machos (geralmente um dono de um território e um invasor)
Cópula	Macho e fêmea apresentando contato genital
Guarda da Parceira	Macho protegendo a fêmea durante a oviposição
Forrageio	Vôo em direção a presas com captura delas

### ***2.2.3. Experimento de remoção***

Após a observação comportamental, realizamos um experimento de remoção. Sempre que um macho exibia brigas com outros machos da mesma espécie e vôos de patrulhas (macho residente), nós o removíamos do local defendido e aguardávamos até que um novo macho chegasse ao local (macho substituto). Após a chegada do macho substituto nós esperamos ele brigar com algum invasor, depois o capturamos e marcamos uma de suas

asas. Depois de soltá-lo, esperamos diminuir o estresse provocado pela captura e marcação. Em seguida, realizamos mais 10 min de observação comportamental. Percebemos que nenhum substituto marcado abandonou os territórios após a marcação. Não marcamos dois ou mais substitutos na mesma observação, para evitar que os machos marcados fossem confundidos. Após a recaptura dos machos realizamos medidas de peso, área das asas, quantidade de gordura e massa muscular de cada um (para uma descrição detalhada, veja o tópico "Medidas morfológicas e fisiológicas").

Machos residentes supostamente são indivíduos que já disputaram a posse dos territórios e venceram os embates, enquanto machos substitutos devem representar machos mais fracos que não conseguiram obter territórios. Logo, se a hipótese 1 estiver correta esperamos que os machos residentes apresentem maior comprimento alar ou maior peso que os machos rivais. Alternativamente se a hipótese 2 for verdadeira, esperamos que machos residentes apresentem maior quantidade de gordura ou massa muscular que os machos substitutos.

#### ***2.2.4. Medidas morfológicas e fisiológicas***

Usamos um paquímetro para medir o comprimento e a largura da asa de cada macho. Para medir o comprimento da asa, usamos a distância do ponto de inserção da asa no tórax até seu ápice. Para medir largura, registramos a maior largura perpendicular ao eixo do comprimento. Para estimar a área alar, usamos o cálculo da área de uma elipse, considerando o comprimento da asa como o diâmetro maior e a largura como diâmetro menor. Em seguida somamos a área alar das quatro asas para estimar a área alar total de cada macho. Após as medidas de comprimento, congelamos os indivíduos para evitar a



desidratação e posteriormente os levamos para laboratório para medir o peso. Fizemos a pesagem em uma balança semi-analítica (precisão de 0,001 g).

Para estimar a quantidade de gordura corporal, mantivemos os machos em uma estufa a aproximadamente 60 °C por 48 h. Posteriormente, realizamos a pesagem do tórax (sem as asas e pernas) e abdômen separadamente; em uma balança com precisão de  $10^{-4}$  g. Após a pesagem, submergimos ambas as partes corporais de cada animal em um frasco fechado contendo 10 ml de clorofórmio por 48 h para extração de lipídios. Depois de retirá-los do clorofórmio, os mantivemos em estufa a 60 °C por mais 48 h antes de pesá-los novamente. Para estimar a quantidade de massa muscular torácica disponível para vôo, usamos o mesmo procedimento. Porém, medimos apenas o peso do tórax (já com os lipídios extraídos) antes e depois de submergí-lo em 0,2 M de hidróxido de potássio (PLAISTOW & SIVA-JOTHY,1999). Usamos a diferença de massa entre as medidas de peso antes e depois da imersão em clorofórmio para estimar a quantidade de gordura e a diferença de peso antes e depois da imersão de hidróxido de potássio para estimar a massa muscular. No entanto, como indivíduos maiores tendem a apresentar mais gordura e músculos do que indivíduos menores, calculamos os resíduos de regressões lineares entre a quantidade de gordura e o peso seco do indivíduo antes da extração de lipídios (gordura residual) e entre a quantidade de músculo e o peso seco do tórax do indivíduo antes da extração de músculos (músculo residual) para obter medidas de gordura e de massa muscular independentes do tamanho (MARDEN & CHAI, 1991; MARDEN & ROLLINS, 1994).

### ***2.2.5. Análises estatísticas***

Para avaliar o efeito de cada característica (área alar, massa total, massa de gordura residual e massa de músculo residual) na probabilidade de um macho ser residente, usamos uma regressão logística múltipla (HOSMER & LEMESHOW, 1989). Porém, uma vez que utilizamos pares de machos (residente e substituto), realizamos uma modificação da análise para manter o pareamento. Para isso, selecionamos por sorteio 16 pares no quais designamos o indivíduo residente como focal (estado focal 1) e nos 15 pares restantes designamos o macho substituto como focal (estado focal 0). Quando o estado focal era 1, subtraímos os valores das características medidas do macho residente pelo macho substituto. Inversamente, quando o estado focal era 0, subtraímos os valores do substituto pelos valores do residente. Assim, se machos residentes apresentarem maior capacidade de luta que os substitutos, esperamos encontrar valores positivos para as diferenças de cada característica analisada associados a pares cujo estado focal seja 1 e valores negativos associados a pares cujo estado focal seja 0 (PEIXOTO & BENSON, 2008). Para identificar quais características são mais importantes para descrever a relação mais parcimoniosa entre o estado do macho focal e as diferenças nas características analisadas, utilizamos a versão corrigida para pequenas amostras do Critério de Informação de Akaike (BURNHAM & ANDERSON, 2002).

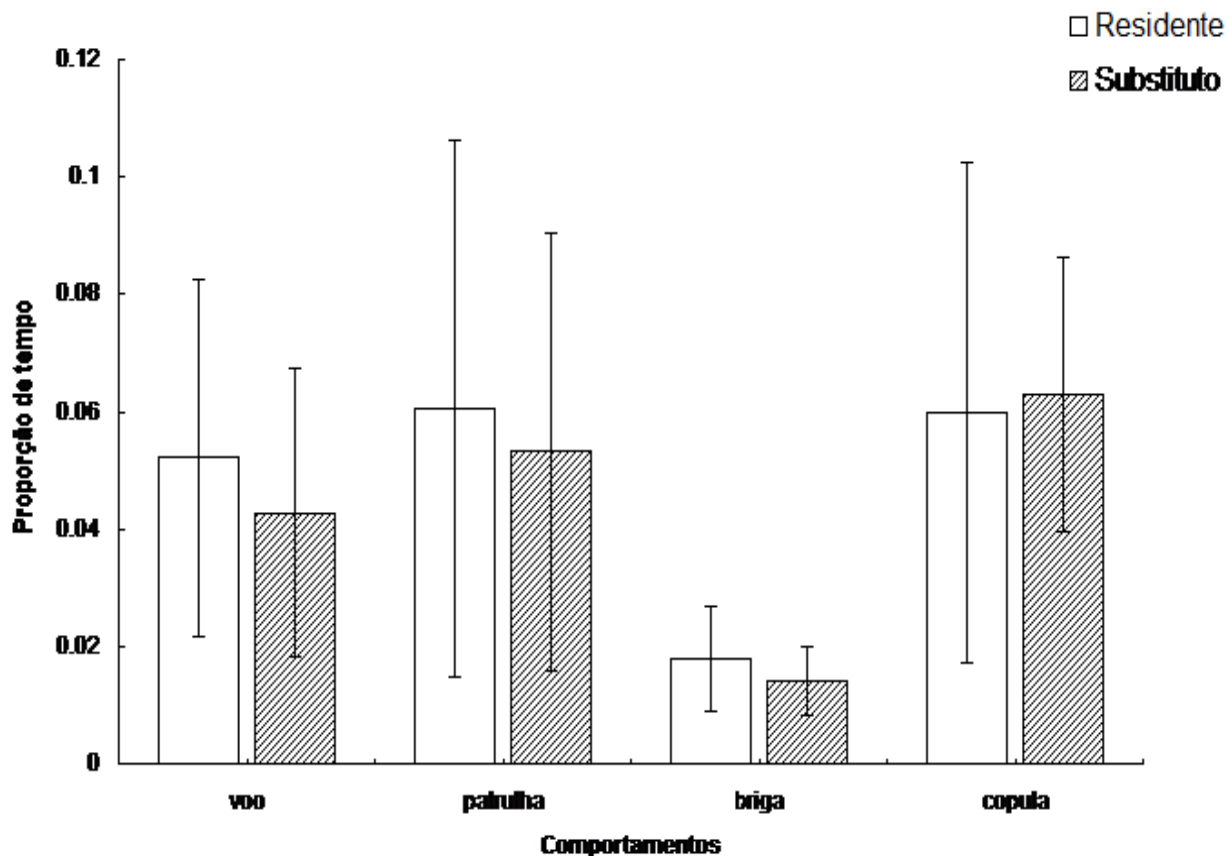
## **2.3 Resultados**

### ***2.3.1. Descrição do comportamento territorial***

Machos residentes e substitutos apresentaram um padrão comportamental bastante similar (Figura 1). Tanto os machos residentes quanto os substitutos permaneceram

a maior proporção do tempo em pouso (machos residentes: tempo médio = 519,2 s; DP = 41,1 e machos substitutos: tempo médio = 524,8 s; DP = 39,2). Quando não estavam pousados, os machos despendiam a maior parte do tempo em vôos livres, vôos de patrulha ou em cópulas. Apesar dos 62 machos (residentes e substitutos somados) terem se envolvido em 180 disputas, a proporção de tempo despendida em brigas correspondeu a menor proporção do orçamento temporal dos machos. Em média as brigas duravam 10,1 s (DP=5,3) para os machos residentes e 8,09 s (DP=3,88) para machos substitutos.

As brigas entre os machos sempre se iniciavam quando um macho entrava no sítio defendido por um residente ou por um macho substituto. Em ambas as situações os donos do território voavam em direção ao invasor, colidindo contra eles. Também observamos que após as colisões, tanto os machos residentes como os substitutos realizavam vôos retilíneos e/ou circulares de perseguição ou de colisão contra os intrusos até expulsá-los do território. Após expulsar o invasor, os vencedores retornavam aos poleiros de origem. Os machos residentes se envolveram em 99 disputas e venceram 100% dos embates, enquanto os machos substitutos se envolveram em 81 disputas e também venceram 100% dos embates. Observamos duas cópulas realizadas por machos residentes e oito cópulas por machos substitutos. Não registramos nenhum caso de cópulas de indivíduos que estivessem sem territórios.



**Figura 1.** Proporção média de tempo que os machos residentes e substitutos da libélula *M. imitans* dedicaram a cada comportamento durante 10 min de observação comportamental. A proporção de tempo em que os machos permaneceram pousados não está representada. As barras representam o erro padrão.

### 2.3.1 Experimento de remoção

Com relação às características que determinam a chance do macho focal ser residente, o modelo que contém apenas a diferença de massa muscular foi selecionado como o candidato mais parcimonioso (Tabela 2). Esse modelo indica que machos com musculatura torácica maior tiveram maior chance de ser o indivíduo residente (Figura 2).

Tabela 2. Sumário do modelo logístico descrevendo a probabilidade do macho focal de *M. imitans* ( $n = 31$ ) ser residente em relação a diferença de valor entre suas características e as do seu par não-focal. Os modelos estão ordenados de acordo com o valor de  $AIC_c$  ( $AIC_c$  representa o valor do critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras;  $\Delta_i$  representa a diferença de valor entre o modelo  $i$  e mais parcimonioso;  $w_i$  é o peso de Akaike do modelo  $i$ ).

<b>Modelo</b>	<b>AIC<sub>c</sub></b>	<b>gl</b>	<b><math>\Delta AIC_c</math></b>	<b><math>w_i</math></b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b>p</b>
Músculo residual	43,4	2	0	0,332	3,982	0,046
Gordura residual + músculo residual	45,3	3	1,9	0,129	4,546	0,103
Peso + músculo residual	45,8	3	2,4	0,099	4,025	0,134
Área alar + músculo residual	45,8	3	2,4	0,098	3,996	0,136
Gordura residual	46,4	2	3	0,073	0,949	0,330
Peso	47	2	3,6	0,054	0,346	0,556
Área alar	47,4	2	4	0,045	0,004	0,949
Área alar + gordura residual + músculo residual	47,9	4	4,5	0,034	4,552	0,208
Peso + gordura residual + músculo residual	47,9	4	4,5	0,034	4,547	0,208
Peso + área alar + músculo residual	48,4	4	5,1	0,027	4,037	0,258
Peso + gordura residual	48,7	3	5,3	0,023	1,096	0,578
Área alar + gordura residual	48,9	3	5,5	0,021	0,949	0,622
Peso + área alar	49,5	3	6,1	0,016	0,347	0,841
Peso + área alar + gordura residual + músculo residual	50,8	5	7,4	0,008	4,553	0,336
Peso + área alar + gordura residual	51,4	4	8	0,006	1,097	0,778



ser mais pesados. Porém ao contrário do que esperávamos, as características que parecem determinar o RHP são aquelas ligadas a brigas sem contato físico. Como os resultados mostraram que os residentes e substitutos venceram todas as brigas, talvez a remoção dos machos residentes logo no início das atividades de campo tenha reduzido a chance dele ser de fato o indivíduo que ganhou as brigas. Porém uma vez que as diferenças de músculos entre residentes e substitutos foi consistente, essa possibilidade é remota. Da mesma forma, o fato do padrão de orçamento temporal dos machos substitutos ter sido semelhante ao dos residentes indica que nossa manipulação não deve ter estressado os substitutos a ponto de modificar seu comportamento.

Como os machos na posse dos territórios venceram a maioria das brigas, é possível que a residência possa determinar o vencedor (DAVIES, 1978). Mas o fato de termos encontrado diferenças de músculos entre residentes e substitutos pode indicar que na realidade os indivíduos mais fortes vencem as interações e conseqüentemente se acumulam como residentes (e.g. PEIXOTO & BENSON, 2011). Por fim, é possível que a motivação para os machos de *M. imitans* brigarem esteja relacionada à posse prévia do território. Por conhecerem melhor o local defendido, os machos previamente presentes podem investir mais nas brigas (e.g. SWITZER, 2004; BERGMAN *et al.*, 2010).

Uma maior quantidade de músculos nos machos vencedores pode indicar capacidade de realizar manobras aéreas de forma mais eficiente (MARDEN, 2008). Uma vez que as brigas apresentaram contato físico, é possível que os machos que se esquivam de contatos em regiões corporais mais frágeis sejam mais eficientes em acertar os rivais em pontos críticos e tenham maior vantagem. Por outro lado, é possível que as injúrias eventualmente não causem danos altos nos rivais e portanto, não representem um custo na

briga. KEMP & WIKLUND (2001) defendem que algumas injúrias que eventualmente surgem nos conflitos aéreos de insetos territoriais não precisam necessariamente ser de alto custo para os indivíduos. Por fim, se os contatos representarem um custo, talvez a abordagem funcional não seja adequada para identificar traços determinantes do RHP nessa espécie.

Se a quantidade de músculos e de gordura de fato permitirem redução do acúmulo de injúrias e/ou aumento dos danos causados nos rivais, o modelo mais provável para explicar as brigas seria o ACI (Acesso Cumulativo de Informação). Nesse sentido, é crucial identificar até que ponto a ocorrência de contato físico pode mesmo determinar danos nos rivais ou se tal ocorrência é fruto de contatos casuais que não geram custos aos rivais.

### ***Agradecimentos***

Agradecemos às pesquisadoras do Departamento de Genética e Morfologia e de Zoologia da Universidade de Brasília (UnB), a Profa. Dra. Rosana Tidon e a Profa. Dra. Regina Macedo pelo apoio essencial de laboratório para as extrações fisiológicas dos machos de *M. imitans* e pelo conteúdo teórico cedido referente à seleção sexual, respectivamente.

### **Referências bibliográficas**

ANDERSSON, M.; **Sexual Selection**. Princeton, Princeton University Press, 1994, 588p.



ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W.; Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 5, p. 991-1004, 2009.

BEAN, D.; COOK, J. M.; Male mating tactics and lethal combat in the nonpollinating fig wasp *Sycoscapter australis*. **Animal Behaviour**, v. 62, p. 535-542, 2001.

BERGMAN, M.; OLOFSSON, M.; WIKLUND, C.; Contest outcome in a territorial butterfly: the role of motivation. **Proceedings of the Royal Society of London series B**, v. 277, p. 3027-3033, 2010.

BRASÍLIA (Distrito Federal). Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA). **Instituto Nacional de Metereologia (INMET)**, 2011.

BRIFFA, M.; ELWOOD, R. W.; Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Animal Behaviour**, v. 62, p. 505-510, 2001.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; **Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach**. New York: Springer-Verlag. Fort Collins, CO. USA, 2002, 514p.

CONTRERAS-GARDUÑO, J.; CANALES-LAZCANO, J.; CÓRDOBA-AGUILAR, A.; Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in male of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. **Journal of Ethology**, v. 24, p. 165-173, 2006.

CORBET, P. S.; Biology of Odonata. **Annual Review of Entomology**, v. 25, p. 189-217, 1980.

CORBET, P. S.; Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. **Aquatic Insects: International Journal of Freshwater Entomology**, v. 23, n. 1, p. 83, 1999.

CÓRDOBA-AGUILAR, A.; **Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary studies**. Oxford University Press, Oxford, 2008, 288p.

DAVIES, N. B.; Territorial defense in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: the resident always wins. **Animal Behaviour**, v. 26, p. 138-147, 1978.

ENQUIST, M.; LEIMAR, O.; Evolution of fighting behavior - decision rules and assessment of relative strength. **Journal of Theoretical Biology**. v. 102, p. 387-410, 1983.

HOSMER, D. W.; LEMESHOW, S.; **Applied logistic regression**. 2<sup>nd</sup> ed. New York, USA. 1989, 373p.

IRSCHICK, D. J.; HERREL, A.; VANHOOYDONCK, B.; VAN DAMME, R.; A functional approach to sexual selection. **Functional Ecology**. v. 21, p. 621-626, 2007.

KEMP, D. J.; WICKLUND, C.; Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 49, p. 429-442, 2001.

LAILVAUX, S. P.; IRSCHICK, D. J.; A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. **Animal Behaviour**. v. 72, p. 263-273, 2006.

MARDEN, J. H.; WAAGE, J. K.; Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. **Animal Behaviour**, v. 39, p. 954-959, 1990.

MARDEN, J. H.; CHAI, P.; Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. **The American Naturalist**, v. 138, p. 15-36, 1991.

MARDEN, J. H.; ROLLINS, R. A.; Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. **Animal Behaviour**, v. 48, p. 1023-1030, 1994.

MARDEN, J. H.; Dragonfly flight performance: a model system for biomechanics, physiological genetics, and animal competitive behaviour. . In: CÓRDOBA-AGUILAR, A.; (Ed.). **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press. New York, USA. 2008, 288p.

MESTERTON-GIBBONS, M., MARDEN, J. H.; DUGATKIN, L. A.; On wars of attrition without assessment. **Journal of Theoretical Biology**, v. 181, p. 65-83, 1996.

PARKER, G. A.; Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of Theoretical Biology**. v. 47, p. 223-243, 1974.

PAYNE, R. J. H.; Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. **Animal Behaviour**, p. 56, v. 651-662, 1998.

PEIXOTO, P. E. C.; BENSON, W. W.; Body Mass and not Wing Length Predicts Territorial Success in a Tropical Satyrine Butterfly. **Ethology**, v. 114, n. 11, p. 1069-1077, 2008.

PEIXOTO, P. E. C.; BENSON, W. W.; Fat and body mass predict residency status in two tropical satyrine butterflies. **Ethology**, v. 117, p. 722-730, 2011.

PLAISTOW, S.; SIVA-JOTHY, M.T.; The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. **Animal Behaviour**, v. 58, p. 659-667, 1999.

SUHONEN, J.; RANTALA, M. J.; HONKAVAARA, J.; Territoriality in odonates. In: CÓRDOBA-AGUILAR, A.; (Ed.). **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press. New York, USA. 2008, 288p.

SWITZER, P. V.; SCHULTZ, J. K.; The male-male tandem: a novel form of mate guarding in *Perithemis tenera* (Say) (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica**, v. 29, n. 2, p. 157-161, 2000.

SWITZER, P. V.; Fighting behavior and prior residency advantage in the territorial dragonfly, *Perithemis tenera*. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 16, n. 1, p. 71-89, 2004.

WAAGE, J. K.; Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. **Animal Behaviour**, v. 36, n. 2, p. 586-595, 1988.