



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
MESTRADO

ROMILSON SILVA LOPES JUNIOR

**COMO OS MACHOS DE *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae) DECIDEM
O VENCEDOR DE UMA DISPUTA TERRITORIAL?**

Fortaleza
2012

ROMILSON SILVA LOPES JUNIOR

**COMO OS MACHOS DE *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae) DECIDEM
O VENCEDOR DE UMA DISPUTA TERRITORIAL?**

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

Orientador: Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Fortaleza
2012

ROMILSON SILVA LOPES JUNIOR

**COMO OS MACHOS DE *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae) DECIDEM
O VENCEDOR DE UMA DISPUTA TERRITORIAL?**

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

Área de concentração: Ecologia terrestre

Aprovada em: ____________

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 Zikan Cardoso
Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN

“Mesmo chegando aonde cheguei, vocês continuam com esse olhar assustado, perguntando o que irá acontecer agora. Pois saibam que, por mais incerto que seja o meu futuro, sempre serei quem vocês me ensinaram a ser. O meu obrigado é muito pequeno diante da grandeza do que fizeram e fazem por mim. A vocês, pais por natureza, por opção e amor, dedico minha vida, além da grande alegria deste momento e promessa de que esta não será a última conquista.”

Dedico esse momento em especial a minha esposa Rafaela Maria Martins de Medeiros Lopes, e agradeço por sempre estar ao meu lado. Nos momentos de dificuldade respeitou meu sentimento, me apoiando e ajudando. Essa vitória também é sua.

AGRADECIMENTOS

1 – Desde o início dessa caminhada Tu estiveste comigo... e agora que alcancei meu objetivo, venho Te louvar, Te agradecer e oferecer humildemente o amor, a felicidade, enfim, a vitória deste momento. Obrigado “Senhor Jesus”!

2 – Agradeço por ter me iluminado ao longo dessa jornada que se encerra e diante de tanto amor é que rogo “Mãe Santíssima” que me ilumine na nova etapa que se inicia.

3 – À minha família, pela sua grandeza, compreensão e apoio em todos os momentos. Muito obrigado.

4 – Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto, que se interessou, teve paciência, se responsabilizou e trabalhou comigo com afinco. A você dedico minha amizade, respeito, reconhecimento e gratidão.

5 – Aos Amigos do laboratório de ecologia da UFC, Rafael Rios, Marcus Costa e, é claro, Ivan (a culpa é sua) pelas conversas e momentos de alegria.

6 – Agradeço também ao meu amigo e companheiro de trabalho Marco Antônio, pelos momentos de descontração, tensão, brincadeiras e de dúvidas que compartilhamos durante essa caminhada. Valeu Marcão!

6 – Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. Meus sinceros agradecimentos aos professores amigos e aos somente professores.

7- Aos professores Rogério Parentoni Martins, Yves Patric Quinet e Cristian Westercamp, pelas sugestões e contribuições intelectuais durante a banca de qualificação. Vocês me ajudaram a “evoluir”!

8 – Aos amigos e Ecólogos: Marco Antônio, Marcela Portela (Bep), Deborah Praciano, Patrícia Gondim, Ribamar Paiva, Cíntia Eufrásio (Intia), Romildo Lopes, Jonathas Pereira (Galêgo), Antônio Roberto (Bebeto), Thiago Amorim, entre outros, por trilharem junto comigo este caminho. Alguns por me aconselharem quando preciso, e outros pelos momentos inesquecíveis vividos: almoços no RU, conversas na salinha, discussões em sala de aula, “viagens” para o Labomar (era uma comédia no ônibus) e

por todos os outros momentos que compartilhamos. Vocês fizeram parte de uma época inesquecível e maravilhosa.

10 – A todos os funcionários da Fazenda Experimental Vale do Curú, que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

11 – As Faculdades INTA pela ajuda em ceder os equipamentos de seus laboratórios para a realização das análises. Obrigado, Eveline, Mikaele, Paulo Marcelo e Manu vocês foram fundamentais. Vocês são ótimos profissionais e acima de tudo amigos. E a todos os outros que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

11 – A FUNCAP e CNPq pelo apoio financeiro na execução deste projeto (Processo 0011-00040.01.00/09).

E para todas as outras pessoas que contribuíram e oraram para que este trabalho fosse concluído.

Meus sinceros agradecimentos.

“A mente que se abre a uma nova ideia jamais
voltará ao seu tamanho original.”

(Albert Einstein)

RESUMO

Apesar das brigas entre os machos serem frequentes e de existirem modelos teóricos que postulam possíveis regras usadas para decisão do vencedor, pouco suporte empírico direcionado ao entendimento das brigas tem sido encontrado. Provavelmente esse fato ocorre devido à dificuldade em identificar quais características determinam a capacidade de luta (RHP - Resource Holding Potential) dos indivíduos e na escassez de testes simultâneos de diferentes modelos. Neste trabalho, usamos machos da libélula *Diastatops obscura* para identificar características determinantes do RHP. Posteriormente usamos informações sobre a relação entre tais características e a duração das disputas entre pares de machos para testar previsões derivadas dos modelos Guerra de Atritos (GDA), Acesso Sequencial de Informação (ASI) e Acesso Cumulativo de Informação (ACI). O peso representou a principal característica determinante da chance de vitória em uma disputa. A duração da disputa diminuiu com o aumento do peso do vencedor e aumentou com o aumento de peso do perdedor, refutando o modelo GDA como explicação das regras de resolução das brigas. Adicionalmente a duração da disputa não esteve relacionada com o peso do macho perdedor quando consideramos apenas pares de rivais que apresentaram diferenças semelhantes de peso. Isso indica que os rivais fazem avaliação mútua do RHP, como presumido pelo modelo ASI. Uma vez que as asas são fortemente melanizadas, sugerimos que eles podem realizar avaliações da capacidade de luta ao obter informações sobre a coloração das asas, como ocorre em outras espécies de libélulas.

Palavras-chave: capacidade de luta, modelos de resolução de brigas, teoria dos jogos, seleção sexual, seleção intra-sexual, interações agonísticas.

ABSTRACT

Territorial fights between males are frequently observed among insects. However, despite the existence of theoretical models directed at explaining the possible rules adopted to decide the winner, there is little empirical support for these models. The low empirical support may be explained by difficulties in identifying traits that determine the male fighting capacity (RHP- or Resource Holding Potential) and also by the lack of simultaneous tests of different models. In this study we evaluated males traits that may determine RHP in the dragonfly *Diastatops obscura*. Also, we evaluated the relationship between such characteristics and duration of disputes between pairs of males to test predictions derived from the models War of Attrition (GDA), Sequential Access Information (ASI) and Cumulative Access Information (ACI). Male weight was the main feature related to the winning chances. The dispute duration decreases with increasing weight and presented the opposite pattern for the loser male, rejecting the GDA as the decision rule adopted by males to settle territorial interactions. In addition the duration of the dispute was not related to the loser male weight when we considered only pairs of rivals who presented similar weight differences. This indicates that the rivals make mutual assessment of RHP, as assumed by the model ASI. Since wings are highly melanized, we suggest that males may perform rival assessments of RHP based on wings traits, as occur in odonate species..

Keywords: fighting ability, game theory, sexual selection, intra-sexual selection, agonistic interactions.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Probabilidade prevista de vitória dos machos de *D. obscura* em relação a diferença de peso (A) e de gordura residual (B) para seu rival. Os pontos superpostos representam amostras diferentes com o mesmo resultado focal e de diferença de gordura35

Figura 2: Relação entre o peso e a duração da disputa considerando machos vencedores (A) e perdedores (B) de *D. obscura*.....37

Figura 3: Relação entre gordura residual e a duração da disputa considerando machos vencedores (A) e perdedores (B) de *D. obscura*.....38

Figura 4: Relação entre o peso do macho perdedor das disputas por territórios de acasalamento de *D. obscura* e a duração da disputa em que ele participou, considerando somente pares de machos cuja a diferença de peso máxima foi de 5 mg.....39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Sumário do modelo logístico descrevendo a probabilidade de vitória do macho focal de *D. obscura* ($n = 30$) em relação a diferença de valor entre suas características e as do seu rival. 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; Δ_i representa a diferença de valor entre o modelo i e mais parcimonioso; w_i é o peso de Akaike do modelo i).....34

Tabela 2: Resultado da regressão linear múltipla entre as características associadas ao RHP e tempo de duração da disputa em machos de *D. obscura*.....36

SUMÁRIO

Introdução Geral

Seleção Sexual.....	16
Quando indivíduos de um sexo devem competir por outros.....	16
Brigas e os meios pelos quais os rivais decidem quem vence.....	17
Estudos de brigas em odonatas.....	20
Referências Bibliográficas.....	21

Capítulo 1 – Como os machos de *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae) decidem o vencedor de uma disputa territorial.....

27

Introdução.....	27
Material e métodos.....	29
Organismo de estudo.....	29
Área de estudo.....	29
Captura e marcação.....	30
Observações comportamentais.....	30
Identificação das características associadas ao RHP.....	32
Testes das previsões dos modelos GDA e ASI-ACI.....	32
Resultados.....	33
Características associadas ao RHP.....	33
Comparação entre GDA e ASI-ACI.....	36
Comparação entre ASI e ACI.....	38
Discussão.....	39

Referências Bibliográficas.....	41
---------------------------------	----

INTRODUÇÃO GERAL

SELEÇÃO SEXUAL

A teoria da seleção sexual foi proposta por Darwin (1871) como uma tentativa de resolver um dos maiores problemas da teoria da evolução por seleção natural: por que machos de muitas espécies de animais desenvolvem traços conspícuos, que provavelmente reduziriam sua sobrevivência? A lógica proposta por Darwin foi a de que tais características poderiam ser favorecidas caso elas aumentassem a chance de cópulas dos indivíduos, seja pela vitória em disputas pelo acesso a parceiros sexuais ou pela escolha de indivíduos de um sexo (em geral machos) por indivíduos do outro sexo (em geral fêmeas) (ANDERSSON, 1994; JOHNSTONE, 1995). No entanto, restava entender por que as fêmeas teriam preferência por machos com características exageradas. Este problema começou a ser esclarecido com Fisher (1932), quando ele propôs a hipótese da seleção desenfreada. De acordo com ele, as fêmeas teriam preferência por determinadas características dos machos, e assim, se tais preferências e as características preferidas forem determinadas geneticamente, ao se acasalarem com machos portadores de características preferidas, os filhos herdariam às características dos pais e as filhas a preferência da mãe (FISHER, 1932). Entretanto, outros processos poderiam explicar a preferência das fêmeas, como por exemplo, a possibilidade das características exageradas indicarem qualidade do portador como parceiro. Neste sentido, se a condição for determinada geneticamente, os filhotes herdariam a boa condição do pai e a fêmea estaria recebendo um benefício indireto. Em outros casos, as características dos machos podem estar associadas a benefícios diretos para as fêmeas, por exemplo, machos que fornecem melhor cuidado para a prole ou bons presentes nupciais para as fêmeas (ANDERSSON, 1994).

A seleção sexual pode ser subdividida em dois processos: 1) seleção intrasexual, a qual ocorre quando indivíduos de um sexo disputam entre si o acesso a parceiros do sexo oposto e 2) seleção intersexual, que ocorre quando indivíduos de um sexo escolhem indivíduos do sexo oposto com base em características específicas para acasalamento (STEARNS, 1992). Enquanto a seleção intrasexual favorece o desenvolvimento de características que aumentem as chances de vitória em disputas diretas (e.g. LAILVAUX *et al*, 2005), a seleção intersexual favorece o desenvolvimento de características que aumentem as chances de indivíduos de um sexo serem escolhidos por indivíduos do sexo oposto para acasalamento (e.g. PETRIE *et al*, 1991).

QUANDO INDIVÍDUOS DE UM SEXO DEVEM COMPETIR POR OUTROS

A competição entre organismos ocorre sempre que um recurso torna-se escasso. Do ponto de vista da seleção sexual, o recurso em questão são os parceiros para reprodução (ANDERSON, 1994).

Machos e fêmeas investem de forma diferenciada em suas células reprodutivas (BATEMAN, 1948). Como consequência, o número de células produzidas por indivíduos de um sexo se torna bem menor que o número de células produzidas por indivíduos do sexo oposto. As fêmeas de um modo geral produzem poucos gametas, uma vez que o investimento nessas células é muito alto e a perda de uma dessas células significaria um custo muito grande. Por outro lado, os machos são capazes de produzir gametas suficientes para fertilizar várias fêmeas. Como consequência, é comum que o sucesso reprodutivo dos machos seja determinado pelo número de indivíduos que eles são capazes de fertilizar, enquanto o sucesso reprodutivo das fêmeas está associado à escolha de um parceiro de qualidade e ao número de filhotes que ela é capaz de produzir (CHAPMAN *et al*, 2003).

Apesar da diferença no investimento em cada célula reprodutiva ser capaz de explicar algumas diferenças sexuais entre machos e fêmeas, outros fatores também podem afetar o nível de seletividade das fêmeas e a qualidade de cópulas dos machos. De acordo com Trivers (1972), a diferença de investimento não está apenas na produção de gametas, mas no investimento parental. Por investimento parental, entende-se qualquer forma de investimento que os pais despendem em prol de uma prole específica, com o objetivo de aumentar sua chance de sobrevivência e, conseqüentemente, de reprodução. Neste sentido, o sexo que investe mais na prole seria o mais criterioso. Isso poderia explicar, por que, às vezes, são as fêmeas que brigam por machos (EMLEN & WREGE, 2004).

BRIGAS E OS MEIOS PELOS QUAIS OS RIVAIS DECIDEM QUEM VENCE

Machos de muitas espécies entram em disputas por fêmeas ou por áreas onde seja provável o encontro com elas (THORNHILL & ALCOCK 1983). De modo geral, as disputas entre os machos são amplamente variáveis, podendo consistir desde simples exhibições sem qualquer tipo de contato físico (e.g. KEMP & WIKLUND, 2004) até interações com contatos físicos intensos que podem ocasionar danos ou mesmo morte

entre os rivais (MARDEN e WAAGE, 1990; KEMP & WIKLUND, 2001; EBERHARD, 1987). Em algumas espécies de borboletas, por exemplo, não há qualquer tipo de contato físico (PEIXOTO & BENSON, 2011). As disputas normalmente ocorrem durante vôos nos quais os indivíduos realizam manobras aéreas até que um dos indivíduos desista do embate. Outro exemplo é o do veado-Escocês (*Cervus elaphus*), no qual os machos antes de empreenderem disputas com contatos físicos intensos avaliam a força do oponente usando táticas como rugir intensamente e caminhar paralelo um ao outro. Porém, em alguns casos as brigas podem escalonar para comportamentos que usam contato físico que podem causar ferimentos graves, como: cegueira permanente de um olho, cegueira temporária de um olho, perna dianteira com claudicação permanente, claudicação temporária de pernas e pés e quebra dos chifres (CLUTTON-BROCK *et al.*, 1979).

Independentemente do comportamento de briga, ao entrarem em uma disputa, os rivais têm que tomar uma série de decisões sobre sua permanência no embate e sobre quem é o vencedor ou o perdedor. Brigas que visam o aumento do sucesso reprodutivo geralmente se iniciam quando existe um indivíduo em posse de fêmeas ou de um território e outro indivíduo se aproxima na tentativa de conquistar o recurso em questão, que pode ser as fêmeas ou o território (BRIFFA & ELWOOD, 2004). Neste sentido, espera-se que uma disputa envolva benefícios que estão relacionados à motivação dos machos que iniciaram a disputa e custos que determinam a desistência de pelo menos um dos rivais. Neste sentido, os benefícios dependem do valor do recurso que está sendo disputado. Já os custos podem ser acumulados a partir de várias fontes, incluindo o tempo que poderia ser gasto em outras atividades, gasto energético, acúmulo de injúrias que poderiam comprometer a longevidade e a eficiência do indivíduo em desempenhar outras atividades (PARKER, 1974; MAYNARD SMITH & PARKER, 1976; PARKER & RUBENSTEIN, 1981; BRIFFA & ELWOOD, 2008). Entretanto, apesar das disputas representarem uma interação comum entre pares de indivíduos, as regras e os meios pelos quais os rivais decidem o resultado de um confronto ainda são pouco conhecidos (TAYLOR & ELWOOD, 2003).

Vários modelos matemáticos baseados na teoria dos jogos foram propostos para tentar explicar as regras usadas pelos indivíduos para decidir o vencedor de um confronto (MAYNARD SMITH & PRICE, 1973). De acordo com esses modelos, se ambos os rivais apresentarem a mesma motivação de vencer, as lutas deveriam ser influenciadas por assimetrias em características que determinam a capacidade de luta

(também chamada de RHP – do inglês *resource holding potential* – PARKER, 1974). Essas assimetrias podem ser determinadas por diferenças de tamanho corporal, massa muscular, habilidade de voo (para organismos aéreos) e capacidade imune (PEIXOTO e BENSON, 2008; CÓRDOBA-AGUILAR & CORDERO-RIVERA, 2005).

Atualmente, os diferentes modelos sobre regras de resolução de disputas entre pares de indivíduos podem ser agrupados em três categorias: Guerra de Atritos (GDA), Acesso Seqüencial de Informação (ASI) e Acesso Cumulativo de Informação (ACI). O modelo GDA postula que não há troca de informações entre os oponentes no decorrer das contendas e que o valor do recurso disputado é igual para ambos os rivais. Nesse modelo, contatos físicos e injúrias não existem. Caso elas ocorram, não deveriam afetar a capacidade de persistência dos indivíduos no decorrer da disputa (MAYNARD SMITH 1974; PARKER, 1974). O vencedor do embate será o indivíduo que conseguir permanecer por mais tempo no confronto. Assim, provavelmente a capacidade de luta deverá estar associada a características que afetem a persistência no decorrer dos combates (MARDEN & WAAGE, 1990).

Diferentemente do modelo anterior, o ASI pressupõe que ocorre avaliação da capacidade de luta entre os rivais no decorrer do embate (ENQUIST & LEIMAR, 1983). Informações referentes à capacidade de luta são usadas por ambos os indivíduos como uma forma de estimar as chances de vitória de cada um. O indivíduo que julgar que seu RHP é inferior ao do rival desiste do confronto. O ASI pressupõe que as contendas devem iniciar a partir de um comportamento de baixo custo energético e escalonar para um comportamento de custo mais elevado. Nesse caso, quanto menor o custo do comportamento, menos precisa é a informação sobre a capacidade de luta. Sendo assim, rivais que possuam capacidades de luta muito distintas provavelmente serão capazes de encerrar as brigas rapidamente ao empregar comportamento de baixo custo. Porém, quanto maior a similaridade de RHP entre eles, maior a necessidade de obter informações mais precisas, levando ao uso de comportamentos de alto custo e disputas mais longas. Conseqüentemente espera-se que quanto menor a diferença de RHP entre os rivais, maior será o tempo de combate despendido até que um dos rivais possa se considerar como o indivíduo mais fraco (NUYTS, 1994).

Por fim, o ACI pressupõe que os indivíduos podem causar injurias em seus rivais. Por isso, cada oponente toma decisões sobre a permanência em um confronto ao avaliar a quantidade de danos acumulados ao longo da briga. Segundo o ACI, não existe

avaliação sobre o RHP do rival (PAYNE, 1998; PARKER, 1974; PAYNE & PAGEL, 1996, 1997). Neste sentido, ao se considerar apenas pares de rivais que apresentem a mesma diferença de RHP, espera-se uma relação positiva entre a duração da disputa e a média das características dos machos vencedores e perdedores.

De modo geral, os modelos apresentados são usados para tentar explicar as regras de resolução de confrontos entre animais (e.g. PEIXOTO & BENSON, 2011; GREYER, 1996; CORDOBA-AGUILAR & CORDERO-RIVERA, 2005). Porém apesar dos três modelos descritos acima preverem que os indivíduos com maior capacidade de luta devem vencer as disputas, tem-se demonstrado que outros tipos de assimetrias também podem afetar o resultado de uma interação pela posse de sítios de acasalamento (ENQUIST & LEIMAR, 1987). Por exemplo, indivíduos que valorizem mais um recurso podem se tornar mais motivados ao longo da briga, conquistando a vitória (BERGMAN *et al.*, 2010).

Apesar dos avanços no desenvolvimento de previsões relacionadas às regras de resolução de confrontos, poucos estudos empíricos têm dado suporte aos modelos e as assimetrias usadas por eles para tentar explicar as regras usadas por pares de machos para decidir o vencedor de um confronto (ARNOTT & ELWOOD, 2008, 2009). Entretanto, com o uso simultâneo de diferentes previsões, é possível observar as diferenças existentes entre os três modelos usados para explicar as regras de resolução de brigas entre pares de indivíduos. Por exemplo, a relação entre os traços que determinam o RHP do vencedor e a duração da disputa, deveria ser fortemente negativa de acordo com os modelos ASI e ACI, e positiva ou inexistente de acordo com o modelo GDA (TAYLOR & ELWOOD, 2003). Para diferenciar os modelos ASI e ACI é preciso considerar rivais que apresentem a mesma diferença nos valores dos traços que determinam o RHP e avaliar a relação entre a duração da disputa e a média das características dos rivais ou apenas o valor da característica do perdedor. De acordo com o ASI, essa relação deveria ser inexistente. Porém, de acordo com o ACI ela deveria ser positiva.

ESTUDO DE BRIGAS EM ODONATAS

Machos da maioria das espécies de libélulas defendem territórios de acasalamento (CORBERT, 1999). Os machos frequentemente estabelecem os sítios de

acasalamento próximos a agregações de macrófitas usadas como áreas de oviposição pelas fêmeas ou próximo a áreas visitadas por elas apenas para cópula (CORBERT, 1999; CORBERT, 1980). Entretanto, como os territórios são limitados, brigas entre os machos pela posse dos mesmos são comuns. A quantidade de massa muscular e as reservas de gordura representam dois dos fatores mais frequentemente reportados como determinantes das chances de um macho vencer uma disputa e adquirir um território (MARDEN & WAAGE, 1990; PLAISTOW & SIVA-JOTHY, 1996; KOSKIMAKI *et al*, 2004; KOSKIMAKI *et al*, 2009). Na a espécie *Hetaerina americana*, por exemplo, os machos territoriais apresentam níveis mais elevados de pigmentação nas asas e maior quantidade de gordura corporal (CONTRERAS-GARDUÑO *et al*, 2006). Além disso, a capacidade imune do indivíduo parece ser um indicativo honesto de sua condição física. Por exemplo, na espécie *Libellula pulchella* (MARDEN & COBB, 2004), os machos territoriais apresentam resposta imune mais eficiente e menor nível de parasitismo que os machos satélites que não são capazes de defender um território. Consequentemente, os machos não parasitados mostraram uma relação positiva entre força muscular e teor de gordura. Por outro lado, indivíduos parasitados apresentaram uma diminuição no teor de gordura e uma mudança significativa na relação entre teor de gordura e potência muscular. Isso indica que os parasitas podem prejudicar as chances de um macho vencer uma disputa e conquistar um território (MARDEN & COBB, 2004; CONTRERAS-GARDUÑO *et al*, 2006; KOSKIMAKI *et al*, 2004).

Estudos que testam especificamente as previsões oriundas dos modelos GDA, ASI e ACI em libélulas ainda são escassos (e.g. MARDEN e WAAGE, 1990). As poucas abordagens existentes sugerem superficialmente que as disputas entre machos podem ser determinadas pela persistência relacionada às reservas energéticas (e.g. MARDEN e WAAGE, 1990). Em particular, nenhum estudo testa os três modelos simultaneamente (e.g. MARDEN & WAAGE, 1990; MARDEN & ROLINS, 1994; GRETER, 1996; PLAISTOW & TSUBAKI, 2000). Neste sentido, testar os modelos simultaneamente é de fundamental importância para identificar se algum deles é capaz de explicar as regras de resolução de confrontos ou se outras abordagens devem ser priorizadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSSON, M. Sexual selection. **Princeton University Press**. Princeton. 1994.

ARNOTT, G., ELWOOD, R. W. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. **Animal Behaviour**. v. 76, p. 529-542. 2008.

ARNOTT, G., ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**. v. 77: p. 991–1004. 2009.

BATEMAN, A. J. Intra-sexual selection in Drosophila. **Heredity**. v. 2, 349-368. 1948.

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.

BRIFFA, M. & ELWOOD, R. W. Difficulties remain in distinguishing between mutual and self-assessment in animal contests. **Animal Behaviour**. v. 77, p. 759–762. 2008.

BRIFFA, M. & ELWOOD, R. W. Use of energy reserves in fighting hermit crabs. **Proceedings of the Royal Society of London, series B**. v. 271, p. 373-379. 2004.

CHAPMAN, T., ARNQVIST, G., BANGHAM, J. & ROWE, L. Sexual conflict. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 18, p. 41-47. 2003.

CORBET, P. S. Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. **Comstock Publisher Association**. I edition, 829 pp. 1999.

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

CÓRDOBA-AGUILAR, A. & CORDERO-RIVERA, A., (2005). Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. **Neotropical Entomology**. 34: 861-879.

CONTRERAS-GARDUÑO, J. CANALES-LAZCANO, J., CÓRDOBA-AGUILAR, A., (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. **Journal of Theoretical Biology**. 24:165–173.

CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D., GIBSON, R. M. & GUINNESS, F. E. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* l.). **Animal Behaviour**. v. 27, p. 211-225. 1979.

EBERHARD, W. G. Use of horns in fights by the dimorphic males of *Ageopsis nigricollis* (Coleoptera, Scarabidae, Dynastinae). **Journal of the Kansas Entomological Society**. v. 60, p. 504-509. 1987.

EMLEN, S. T. & WREGE, P. H. Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in wattled jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in panama. **The Auk**. v. 121, p. 391-403. 2004.

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.

ENQUIST, M. & LEIMAR, O. Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. **Journal of Theoretical Biology**. v. 127, p. 187-205. 1987.

FISHER, R. A. *Statistical Methods for Research Workers*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 4 Edition. 1932.

GRETHER, G. F. Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. **Evolution**. v. 50, p. 1949-1957. 1996.

JOHNSTONE, R. A. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: Reviewing the evidence. **Biological Reviews**. v. 70, p. 1-65. 1995.

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

KEMP, D. J. & WIKLUND, C. Residency effects in animal contests. **Proceedings of the Royal Society of London, series B.** v. 271, p. 1707-1711. 2004.

KOSKIMAKI, J., RANTALA, M. J., TASKINEN, J., TYNKKYNNEN, K., SUHONEN, J. Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. **Behavioral Ecology.** v. 1, p. 169-173. 2004.

KOSKIMAKI, J., RANTALA, M. J., SUHONEN, J. Wandering males are smaller than territorial males in the damselfly *Calopteryx virgo* L. (Zygoptera: Calopterygidae). **Odonatologica.** v. 38, p. 159-165. 2009.

LAILVAUX, S. P., HATHWAY, J., POMFRET, J. & KNELL, R. J. Horn size predicts physical performance in the beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Functional Ecology.** v. 19, p. 632–639. 2005.

MAYNARD, J. S. & PRICE, G. R. The logic of animal conflict. **Nature.** v. 246, p. 15-18. 1973.

MAYNARD, J. S. The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflicts. **Journal of Theoretical Biology.** v. 47, p. 209-221. 1974.

MAYNARD, J. S. & PARKER, G. A. The logic of asymmetric contests. **Animal Behaviour.** v. 24, p. 159-175. 1976.

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. & 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. 657–665. 2004.

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.

NUYTS, E. Testing for the asymmetric war of attrition when only roles and fight duration are known. **Journal of Theoretical Biology**. v. 169, p. 1-13. 1994.

PAYNE, R. J. H. & PAGEL, M. Escalation and time costs in displays of endurance. **Journal of Theoretical Biology**. v. 183, p. 185-193.1996.

PAYNE, R. J. H. & PAGEL, M. Why do animals repeat displays? **Animal Behaviour**. v. 54, p. 109-119. 1997.

PAYNE, R. J. H. Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. **Animal Behaviour**. v. 56, p. 651–662.1998.

PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of Theoretical Biology**. v. 47, p. 223-243.1974.

PARKER, G. A. & RUBENSTEIN, D. I. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal contests. **Animal Behaviour**. v. 29, p. 221-240.1981.

PETRIE, M., HALLIDAY, T. & SANDERS, C. Peahens prefer pea-cocks with elaborate trains. **Animal Behaviour**. v. 41, p. 323–331.1991.

PLAISTOW, S.J. & SIVA-JOTHY, M.T. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). **Proceedings of the Royal Society of London, series B**. v. 263: p. 1233-1239.1996.

PLAISTOW, S. J. & TSUBAKI, Y. A selective trade-off for territoriality and non-territoriality in the polymorphic damselfly *Mnais costalis*. **Proceedings of the Royal Society of London, series B**. v. 267, p. 969-975. 2000.

PEIXOTO, P.E.C.; BENSON, W.W. Body mass and not wing length predicts territorial success in a tropical satyrine butterfly. **Ethology**. V. 114, p. 1069-1077. 2008.

PEIXOTO, P.E.C.; BENSON, W.W. Influence of previous residency and body mass in the territorial contests of the butterfly *Hermeuptychia fallax* (Lepidoptera: Satyrinae). **Journal of Ethology**. v. 30, p. 61-68. 2011.

STEARNS, S. The Evolution of Life Histories. **Oxford University Press**. Oxford. 1992.

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

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971 (Ed. By B. Campbell), pp. 136-179. **Chicago, Aldine**. 1972.

THORNHILL, R., ALCOCK, J. The evolution of insect mating systems. Cambridge, Massachusetts: **Harvard University Press**.1983.

Capítulo 1

COMO OS MACHOS DE *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae) DECIDEM O VENCEDOR DE UMA DISPUTA TERRITORIAL?

INTRODUÇÃO

Animais muitas vezes competem entre si por recursos limitados usando lutas físicas ou exibições ritualizadas (e.g. CLUTTON-BROCK & ALBON, 1979). Do ponto de vista reprodutivo, os parceiros sexuais podem ser considerados como recursos (ANDERSON, 1994). Neste sentido, quando indivíduos de um sexo se tornam escassos é comum que haja um aumento da competição entre indivíduos do sexo oposto por acesso a parceiros reprodutivos (SHUSTER & WADE, 2003). Como machos frequentemente representam o sexo com maior abundância de indivíduos, em muitas espécies eles se engajam em interações agonísticas para ter acesso a fêmeas, ou a áreas onde seja provável encontrá-las (ANDERSON, 1994). Tais interações são extremamente variáveis entre as espécies e isto tem estimulado pesquisas acerca de eventuais regras que possam ser adotadas pelos machos para decidirem o vencedor de um confronto (ARNOTT & ELWOOD, 2009).

Atualmente existem três modelos principais que buscam esclarecer quais regras são usadas pelos oponentes para determinar o vencedor e o perdedor de uma disputa: Guerra de Atritos (GDA) (MESTERTON-GIBBONS; MARDEN & DUGATKIN, 1996), Acesso Sequencial de Informação (ASI) (ENQUIST & LEIMAR, 1983) e Acesso Cumulativo de Informação (ACI) (PAYNE, 1998). De modo geral, os três modelos postulam que em uma disputa, indivíduos com maior capacidade de luta (também chamada de RHP – do inglês Resource Holding Potential - PARKER, 1974), ou que valorizem mais o recurso disputado devem ser vitoriosos. Porém, eles diferem na forma de como as informações são usadas pelos oponentes ao longo de um confronto.

O modelo GDA postula que não há troca de informações entre os indivíduos no decorrer da disputa e que o valor do recurso é igual para ambos os rivais. Além disso, esse modelo presume que não ocorre contato físico e injúrias ao longo do combate. Neste sentido, o vencedor da disputa será o indivíduo capaz de permanecer por mais tempo na disputa (MESTERTON-GIBBONS; MARDEN & DUGATKIN, 1996). O

ASI, por sua vez, presume que existe avaliação da capacidade de luta entre os oponentes ao longo do combate. Essa avaliação gera informações a respeito da capacidade de luta dos indivíduos e são usadas pelos oponentes como uma forma de estimar as chances que cada um tem de vencer (ENQUIST & LEIMAR, 1983). De acordo com o ASI, as disputas devem ser iniciadas a partir de comportamentos de baixo custo que consequentemente geram informações pouco precisas sobre a capacidade de luta. Caso os oponentes possuam grande diferença de RHP, mesmo as informações pouco precisas já seriam suficientes para que o rival mais fraco desista do confronto. Por outro lado, quando os rivais possuem RHP mais semelhante as disputas deveriam escalonar para o uso de comportamentos de custo mais elevado que fornecem informações mais precisas sobre o RHP para que um deles seja capaz de se considerar como mais fraco e então desistir do confronto (NUYTS, 1994). No ASI, contato físico e injúrias, deveriam ocorrer apenas em situações de escalonamento extremo. Por fim, o ACI, assim como a GDA, presume que não existe troca de informação entre os rivais. Porém, de acordo com esse modelo, contatos físicos e injúrias são importantes para determinar o resultado da disputa (PAYNE, 1998; PAYNE & PAGEL, 1996; PAYNE & PAGEL, 1997). Neste sentido, os indivíduos decidem se permanecem em um confronto, ao avaliar a quantidade de danos próprios adquiridos ao longo do embate. Quando um dos rivais atinge seu limite máximo de danos, ele deveria desistir da disputa.

Apesar do avanço no desenvolvimento dos modelos sobre regras de resolução de disputas, poucos resultados empíricos dão suporte a eles (ARNOTT & ELWOOD, 2008, 2009). Esse fato pode ser explicado em parte pela dificuldade em identificar quais características dos indivíduos determinam o RHP (IRSCHICK *et al.* 2007; LAILVAUX & IRSCHICK, 2006). Porém, muitos dos estudos que testaram tais modelos consideraram previsões exclusivas de um ou dois deles. Uma vez que o rejeite de um dos modelos não corrobora outros modelos, é necessário testar simultaneamente previsões exclusivas de cada um para que seja viável avaliar se de fato, eles não têm capacidade de explicar as regras de resolução de confrontos. Neste sentido, se os rivais brigam de acordo com a GDA, deve haver uma relação positiva entre a capacidade de luta do perdedor e a duração da disputa, e ausência dessa relação para o vencedor (TAYLOR & ELWOOD, 2003; PRENTER *et al.*, 2006). Por outro lado, se o ASI ou o ACI forem os modelos que melhor explicam as regras de resolução das brigas, espera-se que haja uma relação positiva entre a duração da disputa e a capacidade de luta do

perdedor, e negativa para o vencedor (TAYLOR & ELWOOD, 2009). Para distinguir o ACI do ASI, é necessário observar a relação existente entre o valor das características dos machos (por exemplo: peso, quantidade de gordura) de cada dupla em um confronto e a duração da disputa. Ao considerar apenas pares de machos vencedores e perdedores cuja diferença de valor entre as características seja a mesma, é de se esperar uma relação positiva entre a duração da disputa e o valor da característica determinante do RHP do macho perdedor se eles se comportarem de acordo com o ACI. Entretanto, essa relação não deve ser observada para o ASI caso ele seja o modelo que melhor explique as regras de resolução de brigas (ARNOTT & ELWOOD, 2009).

Machos da libélula *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae) ocorrem nas margens de riachos onde são comumente encontrados defendendo territórios de acasalamento. Os machos frequentemente se envolvem em interações agonísticas pela posse desses territórios (IRUSTA & ARAÚJO, 2007). No entanto, não se sabe quais são as regras adotadas pelos machos para resolução dos embates ou quais características determinam a capacidade de luta deles. Portanto, nesse estudo investigamos quais características dos machos de *D. obscura* determinam o RHP e testamos as previsões dos modelos GDA, ASI e ACI para avaliar se algum deles explica como os machos de *D. obscura* decidem o vencedor e o perdedor de uma disputa.

MATERIAL E MÉTODOS

Organismo de estudo

Diastatops obscura, (Fabricius, 1775), é uma libélula com média de 5 cm envergadura e cerca de 4,5 cm de comprimento, que apresenta dimorfismo sexual. Os machos possuem as asas negras e o abdome vermelho, enquanto as fêmeas possuem as asas e o abdome marrom. Os territórios de acasalamento defendidos pelos machos possuem bancos de macrófitas e outras plantas aquáticas nas margens dos riachos, onde ocorrem as cópulas e a oviposição (IRUSTA & ARAÚJO, 2007).

Área de estudo

Realizamos o estudo em um trecho do rio Curú que corta a Fazenda Experimental Vale do Curú (03° 48' S / 39° 20' O), administrada pela Universidade Federal do Ceará – UFC. A referida fazenda está localizada no município de Pentecoste, distante 88 km de Fortaleza. O trecho do rio que usamos como área de estudo apresenta

bancos de plantas aquáticas, que se espalham ao longo das margens. Durante o período seco, que vai de maio a janeiro, o trecho onde realizamos os experimentos apresenta profundidade que pode variar de 0,3 a 1,5 m e largura entre 4 e 6 m. No período chuvoso estas medidas podem variar amplamente, porém não há uma quantificação precisa dessa variação.

Captura e marcação

Realizamos os trabalhos de campo no período de 18 de outubro a 22 de novembro de 2011, com coletas diárias. No primeiro dia de coleta, usamos redes entomológicas para capturar os indivíduos de *D. obscura*. Imediatamente após a captura, registramos o ponto do rio em que cada macho foi observado e marcamos individualmente todos os exemplares, ao escrever uma numeração nas asas com o uso de tinta corretivo branca. Essa marcação nos permitia identificar os indivíduos em campo com o uso de binóculo sem a necessidade de recaptura. A partir do segundo dia capturamos indivíduos não marcados no primeiro dia somente após encerrar as observações comportamentais.

Observações comportamentais

Para a identificação dos machos territoriais fizemos observações comportamentais com duração de 10 min cada, entre 07:30 h e 12:00 h. Consideramos como macho territorial (residente), aquele indivíduo que voava repetidamente dentro da mesma área ao longo dos 10 min. de observação e que se envolveu em interações aéreas com outros machos da mesma espécie. Durante as observações comportamentais, sempre que houve uma interação aérea com outro macho, nós a acompanhamos até o seu encerramento, independentemente da sua duração. No momento das observações foi possível identificar de maneira clara o vencedor e o perdedor de uma disputa, pois o macho vencedor geralmente permanecia na área (território) e o macho perdedor se afastava. Quando o macho marcado interagiu com outro macho não marcado, o identificávamos de acordo com a presença de marcas naturais no corpo ou nas asas. Caso isso não fosse possível desconsiderávamos a disputa, as disputas foram narradas e gravadas com o uso de um gravador digital, posteriormente o tempo de cada disputa foi cronometrado. Após o encerramento das disputas, capturamos o macho vencedor e o perdedor para a realização de medidas de massa, massa muscular, resposta imune e reservas de gordura.

Para estimar a massa, colocamos os indivíduos capturados em envelopes entomológicos e posteriormente os pesamos em uma balança semi-analítica portátil (precisão de 0,001 g). Calculamos a massa com a subtração do peso conjunto (indivíduo e envelope) pelo o peso do envelope sem o indivíduo. Pesamos os indivíduos no mesmo dia da captura para evitar variações de peso associados à perda de água.

Para estimar a capacidade imunológica, inserimos um implante de nylon (1 mm de comprimento/2 mm de diâmetro) previamente desinfetado em álcool absoluto nos machos coletados. Inserimos o implante na quarta pleura abdominal na linha média ventral. Após a inserção, colocamos os animais individualmente em recipientes plásticos transparentes (10 x 10 cm²), contendo um poleiro de madeira e um chumaço de algodão úmido. Após essa etapa, colocamos os recipientes contendo os animais dentro de uma caixa escura para induzir redução da atividade dos machos. Após 8 h, retiramos o implante com o animal ainda vivo e conservamos em álcool (70%). Posteriormente, fotografamos os implantes em um microscópio estereoscópico com câmera acoplada. Para quantificar a porcentagem da área do implante ocupada por melanina usamos o programa Image Tool (Uthscsa). Como a resposta imune de machos de libélula a corpos estranhos envolve a melanização dos mesmos (CONTRERAS-GARDUÑO & CORDOBA AGUILAR, 2006), consideramos a área do implante coberta por melanina como uma estimativa da capacidade imune do indivíduo.

Depois de remover os implantes de nylon, realizamos outro procedimento para determinar a quantidade de gordura corporal armazenada. Para isso, secamos os machos em estufa a aproximadamente 60 °C por 48 h. Após esta etapa, pesamos separadamente o tórax (sem as asas e pernas) e o abdome de cada indivíduo em balança com precisão de 10⁻⁴ g. Após a pesagem, colocamos cada indivíduo em um recipiente fechado contendo 10 ml de clorofórmio por 48 h para extração dos lipídeos. Depois da extração, secamos os indivíduos novamente em estufa (60 °C) por mais 48 h antes de pesá-los novamente. Usamos as diferenças de peso entre as medidas antes e depois da imersão em clorofórmio como uma estimativa da quantidade de gordura presente no corpo dos indivíduos. Para realizar uma estimativa da quantidade de massa muscular torácica disponível para vôo, utilizamos o mesmo procedimento. Entretanto, medimos somente a massa do tórax (já com os lipídeos extraídos) antes e depois de submergir os exemplares em 0,3 M de hidróxido de sódio (PLAISTOW & SIVA-JOTHY, 1999; PEIXOTO & BENSON 2011).

Com o objetivo de obter valores da quantidade de gordura independentes do tamanho do indivíduo (gordura residual), usamos os resíduos padronizados obtidos a partir de regressão linear entre a quantidade de gordura corporal (variável resposta) e o peso do indivíduo após a extração em clorofórmio (variável preditora). De modo similar, usamos os resíduos da regressão linear entre a massa muscular torácica (variável resposta) e a massa do tórax após a extração em hidróxido de sódio (variável preditora) como valores da massa muscular independentes do tamanho (músculo residual) (MARDEN & CHAI, 1991; MARDEN & ROLLINS, 1994).

Identificação das características associadas ao RHP

Para avaliar quais características dos machos determinam as chances de vitória em uma disputa, nós realizamos uma regressão logística. No entanto, para manter o mesmo pareamento dos rivais na análise, realizamos uma modificação nos dados. Para isso, separamos de forma aleatória metade dos pares de machos nos quais consideramos o vencedor como focal e a outra metade na qual consideramos o perdedor como focal. Atribuímos o valor 1 para os pares cujo vencedor era o indivíduo focal e 0 para os pares nos quais o perdedor era o indivíduo focal. Em seguida, calculamos as diferenças entre quantidade de gordura, capacidade imune, massa muscular e peso de machos focais e seus rivais não focais. De acordo com essa transformação, se houver alguma característica que determine o RHP dos machos esperamos que os pares focais com valor 1 estejam associados a valores positivos da diferença entre as características dos machos focal e não focal, ocorrendo o inverso para os pares classificados como 0. Porém, uma vez que uma ou mais características podem determinar as chances de vitória de um macho em uma disputa, usamos o critério de seleção de Akaike corrigido para pequenas amostras para selecionar o modelo mais parcimonioso que descreva a relação entre o valor do par e os valores de diferença entre as características medidas (BURNHAM & ANDERSON, 2002).

Testes das previsões dos modelos GDA e ASI-ACI

Para testar as previsões derivadas da GDA e da ASI, fizemos uma regressão linear múltipla entre a duração da briga e cada uma das medidas morfológicas e fisiológicas dos perdedores e vencedores identificadas como determinantes da chance de vitória a partir da regressão logística descrita acima (TAYLOR & ELWOOD, 2003).

Consideramos a duração da briga como variável resposta e as medidas morfológicas e fisiológicas como variáveis preditoras.

Para testar as previsões referentes ao ASI e ACI, separamos pares de machos rivais que apresentaram diferenças semelhantes entre a característica considerada como determinante do RHP. Essa separação gerou dois conjuntos de pares de machos cujas diferenças dentro de cada conjunto eram similares. Utilizamos esses conjuntos para realizar uma ANCOVA entre a duração da disputa (variável resposta) e o peso do macho perdedor (variável preditora contínua). Consideramos cada conjunto de machos como um bloco.

RESULTADOS

Características associadas ao RHP

Marcamos um total de 104 indivíduos. Em geral os machos marcados no dia anterior eram encontrados em dias subsequentes no mesmo local de captura. Observamos 30 disputas entre machos residentes e intrusos, havendo vitória dos residentes em 27 (90%) delas. Das 30 disputas observadas, 12 (40%) foram entre machos marcados, e 18 (60%) entre machos marcados e machos não marcados. As disputas ocorriam quando um macho intruso se aproximava do território de um macho residente. Nesse momento, o macho residente voava em direção ao macho intruso e, os oponentes tentavam se manter acima do rival em pleno voo. Após essa fase, os machos realizavam voos ascendentes retilíneos retornando posteriormente para a área onde se iniciou a disputa. Contatos físicos foram frequentes entre os rivais ao longo de toda a interação.

Com relação às características que afetam as chances de vitória, o modelo que considera apenas o peso dos machos sobre a chance de vitória foi selecionado como modelo mais parcimonioso (Tabela 1). Esse modelo indica que machos mais pesados têm maior chance de vitória nas disputas (Figura 1A). Se considerarmos o critério de ΔAIC_c maior que dois como limite para a distinção entre modelos (BURNHAM & ANDERSON, 2002), o modelo que também considera diferença de gordura residual também poderia ser incluído como candidato mais parcimonioso. Nesse caso, machos com maior peso e maior quantidade de gordura residual teriam maiores chances de vitória (Figuras 1A e 1B).

Tabela 1 Sumário do modelo logístico descrevendo a probabilidade de vitória do macho focal de *D. obscura* (n = 30) em relação a diferença de valor entre suas características e as do seu rival. 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; Δ_i representa a diferença de valor entre o modelo i e mais parcimonioso; w_i é o peso de Akaike do modelo i).

Modelo	AICc	Δ_i	w_i	χ^2	gl	P
Peso	25,1	0	0,421	20,922	1	<0,001
Peso+gordura residual	27,1	2	0,155	21,405	2	<0,001
Peso+melanização	27,3	2,2	0,139	21,190	2	<0,001
Peso+músculo residual	27,5	2,4	0,125	20,973	2	<0,001
Peso+melanização+gordura residual	29	3,9	0,059	22,149	3	<0,001
Peso+gordura residual+músculo residual	29,6	4,4	0,046	21,634	3	<0,001
Peso+melanização+músculo residual	29,9	4,8	0,038	21,240	3	<0,001
Peso+melanização+gordura residual+músculo residual	31,5	6,4	0,017	22,580	4	<0,001
Músculo residual	41,5	16,4	<0,001	4,498	1	0,034
Gordura residual	43,2	18,1	<0,001	2,790	1	0,095
Gordura residual+músculo residual	43,5	18,4	<0,001	4,980	2	0,083
Melanização+músculo residual	43,6	18,5	<0,001	4,899	2	0,086
Melanização+gordura residual	44,7	19,6	<0,001	3,820	2	0,148
Melanização+gordura residual+músculo residual	45,5	20,4	<0,001	5,678	3	0,128
Melanização	45,6	20,5	<0,001	0,390	1	0,532

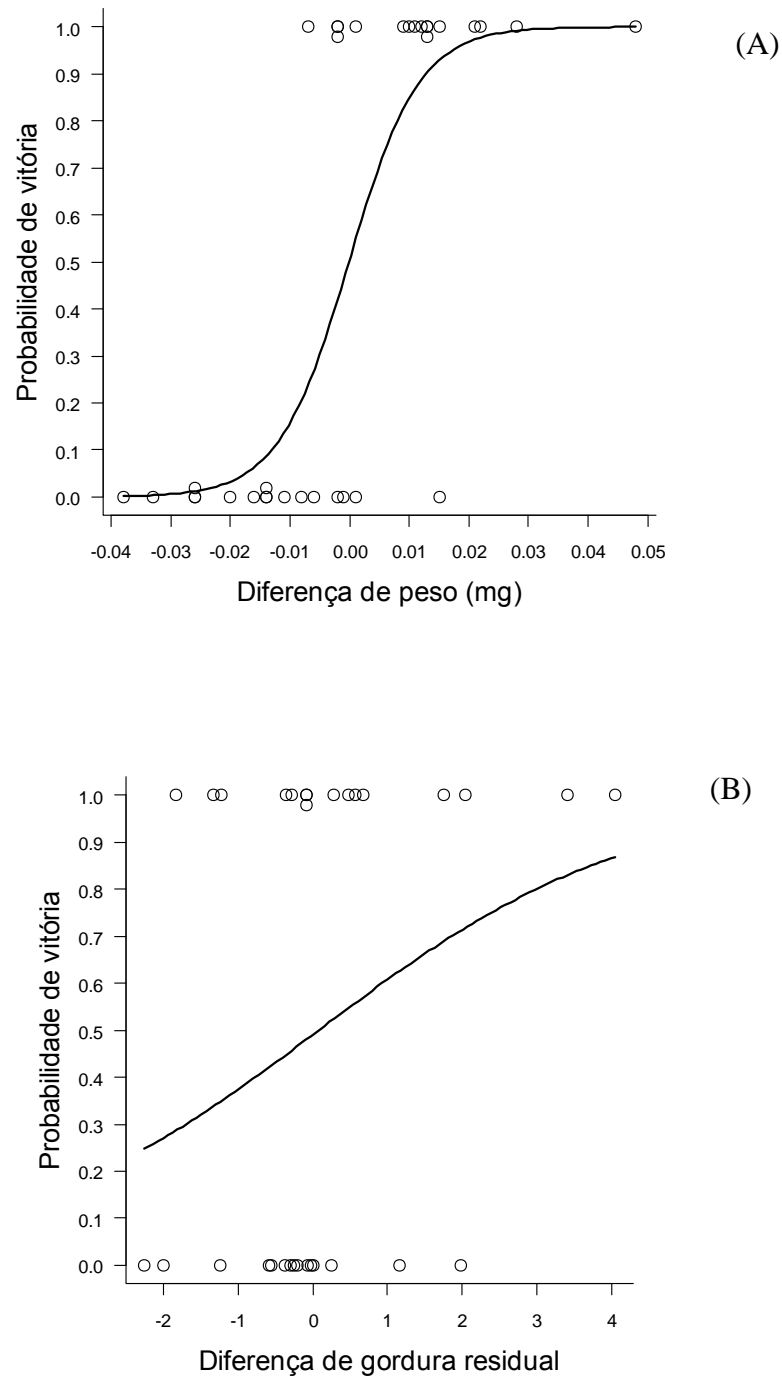


Fig. 1 Probabilidade prevista de vitória dos machos de *D. obscura* em relação a diferença de peso (A) e de gordura residual (B) para o seu rival. Os pontos superpostos representam amostras diferentes com o mesmo resultado focal e de diferença de gordura.

Comparação entre GDA e ASI-ACI

Para essas análises utilizamos apenas os valores de peso e gordura residual como determinantes da capacidade de luta dos machos. A duração da disputa diminuiu com o aumento de peso do vencedor e aumentou com o aumento de peso do perdedor (Tabela 2; Figura 2), mas não foi afetada pela gordura residual de nenhum dos rivais (Figura 2).

Tabela 2 Regressão linear múltipla entre as características associadas ao RHP e tempo de duração da disputa em machos de *D. obscura*

Efeito	Inclinação	gl	F	P
Peso vencedor	-0,40	1	52,446	0,003
Peso perdedor	0,41	1	214,798	<0,001
Gordura residual vencedor	0,94	1	0,939	0,342
Gordura residual perdedor	2,19	1	24,059	0,133
Resíduo	---	25		

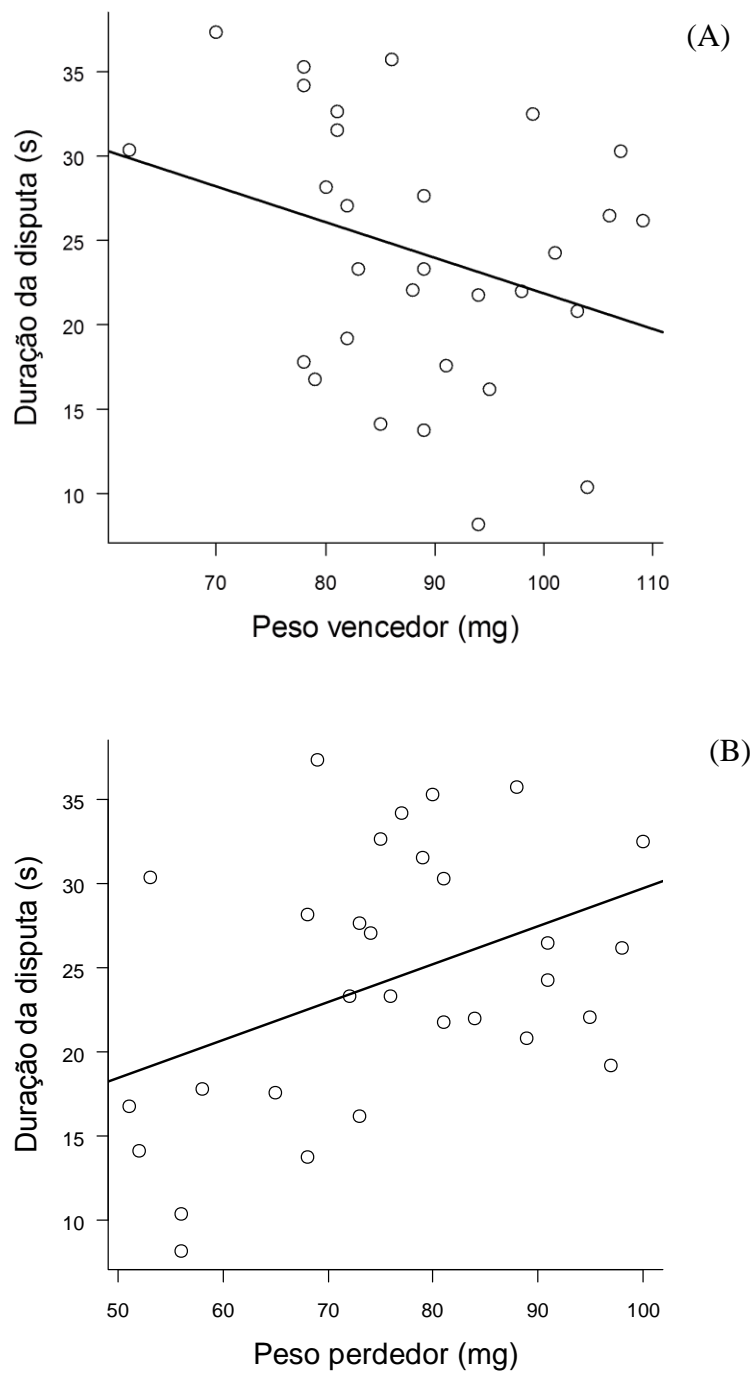


Fig. 2 Relação entre o peso e a duração da disputa considerando machos vencedores (A) e perdedores (B) de *D. obscura*.

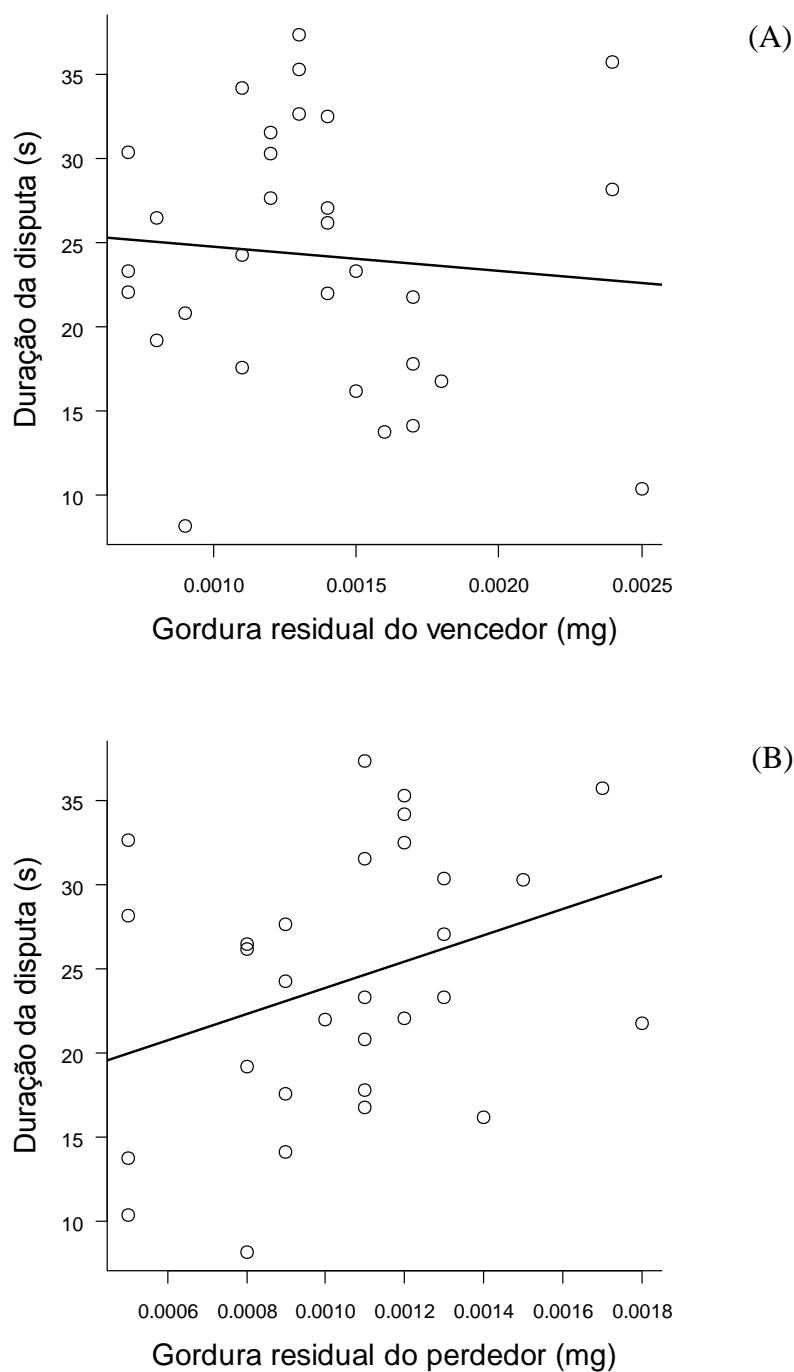


Fig. 3 Relação entre a gordura residual e a duração da disputa considerando machos vencedores (A) e perdedores (B) de *D. obscura*.

Comparação entre ASI e ACI

Selecionamos seis pares de machos para um conjunto cuja diferença de peso variou de -2 mg a 2 mg e nove pares de machos para o outro conjunto cuja a diferença variou de 10 mg a 15 mg (não realizamos o mesmo procedimento para gordura uma vez

que ela não apresentou nenhum efeito evidente com relação à duração das disputas). A duração da briga não variou em função do peso do macho perdedor ($F_{(1,12)}=1,64$, $p=0,22$, Figura 4).

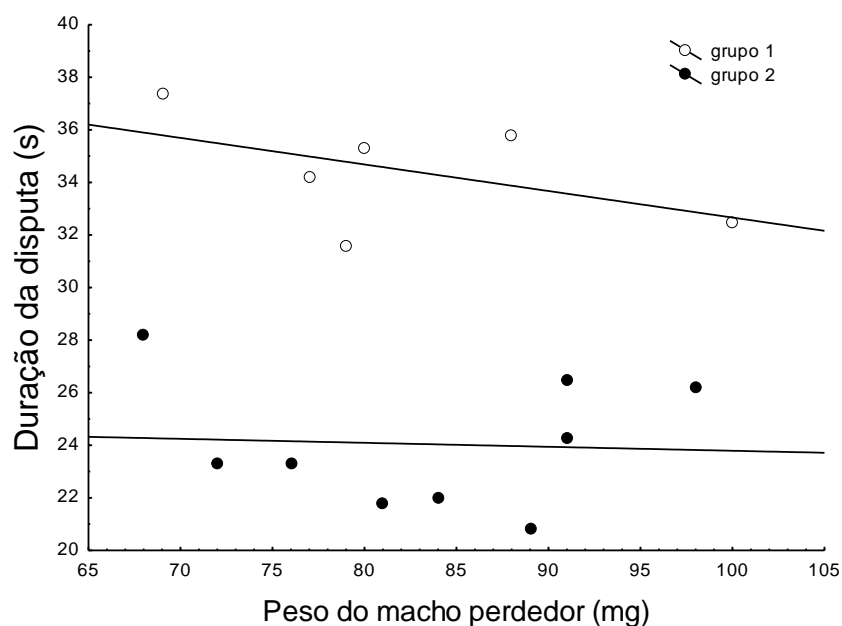


Fig. 4 Relação entre o peso do macho perdedor das disputas por territórios de acasalamento de *D. obscura* e a duração da disputa em que ele participou, considerando somente pares de machos cuja a diferença de peso máxima foi de 5 mg.

DISCUSSÃO

Machos territoriais de *D. obscura* interagiram frequentemente em disputas pela posse de territórios. O fato da maioria das disputas ter sido vencida pelos machos residentes indica que a posse do território pode determinar a vitória de indivíduos residentes. Em outros grupos de insetos a predominância de vitória de machos residentes demonstra que a residência pode ser importante para determinar as chances de vitória em uma interação agonística (PEIXOTO & BENSON, 2011). Outra alternativa é que machos mais fortes dominem a maioria dos territórios e se concentrem como residentes. Uma vez que machos mais pesados venceram a maioria das disputas, é

provável que elas não sejam decididas exclusivamente pelas assimetrias relacionadas a residência. Por outro lado, Peixoto & Benson (2011) relataram que quando ambos os machos se comportavam como residentes, as disputas eram mais longas e decididas a favor do macho mais pesado. Isso indica que a residência pode representar uma característica importante na decisão das disputas, mas que não necessariamente é o único fator determinante das chances de vitória.

Nosso estudo é um dos primeiros a demonstrar uma relação entre massa corporal e o sucesso territorial em libélulas (CONTRERAS-GARDUÑO *et al*, 2006; CORDOBA-AGUIAR, 2008; FITZSTEPHENS & GETTY, 2000; GRIBBINS & THOMPSON, 1991; LEFEVRE & MUETHER, 2004; MARDEN & COBB, 2004; MARDEN & ROLLINS, 1994; PEIXOTO & De MARCO JR, 2009; TSUBAKI & ONO, 1987). Nós medimos o peso fresco dos machos, enquanto a maioria dos estudos usou medidas de comprimento ou de peso seco para estimar tamanho dos machos (e.g. PRENTER *et al*, 2006; TAYLOR & ELWOOD, 2003). O fato de usarmos o peso fresco nos possibilitou eliminar possíveis variações de condição que não seriam representadas por medidas de comprimento e talvez isso seja responsável pelo resultado obtido (e.g. PEIXOTO & BENSON, 2008). Por outro lado, o fato de ocorrer contato físico entre machos de *D. obscura* durante as brigas indica que o peso pode afetar a velocidade com que um macho impõe custos no seu rival ou resiste a danos recebidos por eles. Em outros grupos de odonatas em que as disputas geralmente ocorrem sem contato físico (PEIXOTO & De MARCO JR., 2008; CORDOBA-AGUILAR & CORDERO-RIVERA, 2005; MARDEN & ROLLINS, 1994; MARDEN & WAAGE, 1990), é de se esperar que o peso de fato não determine a capacidade de luta (IRSCHICK *et al*, 2007; LAILVAUX & IRSCHICK, 2006).

A redução do tempo de disputa com o aumento de peso do vencedor, e o aumento da duração da briga com o aumento de peso do perdedor refutam a possibilidade do modelo GDA explicar as regras de resolução das disputas em *D. obscura*. Sendo assim, os candidatos restantes são o ASI e o ACI. No entanto, o fato de não haver relação entre a duração da disputa e o peso do macho perdedor quando consideramos duplas com diferenças de peso semelhantes, refuta a possibilidade de que o ACI seja o modelo que explique os meios pelos quais os machos decidem o vencedor e o perdedor de um confronto em *D. obscura*. Assim, o modelo mais provável para explicar as regras de resolução de brigas em *D. obscura* é o ASI (TAYLOR &

ELWOOD, 2003). Entretanto, uma vez que contatos físicos entre os machos são frequentes, resta entender como os custos associados a eles são acumulados. Uma vez que eles ocorrem ao longo de toda a disputa, é provável que a quantidade de injúrias associadas aos contatos seja pequena. Além disso, uma vez que eles realizam avaliações mútuas da capacidade de luta, é necessário identificar quais características são avaliadas ao longo do confronto. Em outras espécies de libélulas, como por exemplo, *Hetaerina americana*, os machos envolvidos em uma disputa parecem avaliar o tamanho da mancha vermelha presente nas asas (GREYER, 1996). Já em *Calopteryx maculata*, a coloração observada nos machos aparentemente está relacionada com a quantidade de gordura dos indivíduos, a qual representa um atributo importante na determinação das chances de vitória em uma disputa territorial (MARDEN & WAAGE, 1990; FITZSTEPHENS & GETTY, 2000). Sendo assim, é possível que os machos de *D. obscura*, avaliem a intensidade da coloração das asas ou eventualmente a mancha vermelha no abdome dos machos.

Por fim, apesar das diferenças de peso estarem associadas à chance de vitória em um combate, é possível que outras características não associadas ao RHP também afetem a probabilidade de vitória dos machos, como por exemplo, o valor do recurso que está sendo disputado (e.g. PEIXOTO & BENSON, 2011; BERGMAN *et al.*, 2010). Neste sentido, é importante avaliar de maneira conjunta as características relacionadas ao RHP e o estado de motivação dos machos em uma disputa para termos uma pintura mais clara sobre como diferentes fatores podem interagir para determinar os meios pelos quais os machos decidem o vencedor de um confronto territorial.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSSON, M. Sexual selection. **Princeton University Press**, Princeton.1994.

ARNOTT, G. & ELWOOD R. W. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. **Animal Behaviour**. v. 76, p. 529–542. 2008.

ARNOTT, G. & ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**. v. 77, p. 991–1004. 2009.

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.

BURNHAM, K. P. & ANDERSON D. R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. **Springer**, New York. 2002.

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

CÓRDOBA-AGUILAR, A.; CORDERO-RIVERA, A. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. **Neotropical Entomology**. v. 34, p. 861-879. 2005.

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

CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D., GIBSON, R. M. & GUINNESS, F. E., (1979). The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). **Animal Behaviour**. v. 27, p. 211-225. 2008.

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.

FITZSTEPHENS, D. M. & GETTY, T. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. **Animal Behaviour**. v. 60, p. 851–855. 2000.

GRETHER, G. F. Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. **Evolution**. v. 50, p. 1949-1957. 1996.

GRIBBIN, S. D. & THOMPSON, D. J. The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zigoptera: Coenagrionidae). **Animal Behaviour**. v. 41, p. 689-695. 1991.

HAMMERSTEIN P. & PARKER, G. A. The asymmetric war of attrition. **Journal of Theoretical Biology**. v. 96, p. 647–682.1982.

IRUSTA, J. B. & ARAÚJO, A. Reproductive tactics of sexes and fitness in the dragonfly, *Diastatops obscura*. **Journal of Insect Science**. v. 7, 24. 2007.

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

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

LEFEVRE, K. L. & MUEHTER, V. R. Competition for mating resources in a territorial damselfly (Odonata : Calopterygidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. v. 39, p. 159-165. 2004.

LEIMAR, O. & ENQUIST, M. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. **Journal of Theoretical Biology**. v. 111, p. 475-491. 1984.

MAYNARD, J. S. & PARKER, G. A. The logic of asymmetric contests. **Animal Behaviour**. v. 24, p. 159-175. 1976.

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

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.

NUYTS, E. Testing for the asymmetric war of attrition when only roles and fight duration are known. **Journal of Theoretical Biology**. v. 169, p. 1-13. 1994.

PAYNE, R. J. H. & PAGEL, M. Escalation and time costs in displays of endurance. **Journal of Theoretical Biology**. v. 183, p. 185-193. 1996.

PAYNE, R. J. H. & PAGEL, M. Why do animals repeat displays? **Animal Behaviour**. v. 54, p. 109-119. 1997.

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

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

PEIXOTO, P.E.C & DE MARCO P. JR. No size or density effect on alternative mate-locating tactics in the tropical damselfly *Hetaerina rosea* males (Odonata: Calopterygidae). **Revista de Biología Tropical**. v. 57, p. 361-370. 2008.

PEIXOTO, P.E.C.; BENSON, W.W. Influence of previous residency and body mass in the territorial contests of the butterfly *Hermeuptychia fallax* (Lepidoptera: Satyrinae). **Journal of Ethology**. v. 30, p. 61-68. 2011.

PLAISTOW, S.J. & 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.

PRENTER, J.; ELWOOD, R. W. & TAYLOR, P. W. Self-assessment by males during energetically costly contests over precopula females in amphipods. **Animal Behaviour**, v. 72, p. 861–868. 2006.

SHUSTER, S. M. & WADE, M. J. Mating systems and strategies. **Princeton University Press**, Princeton. 2003.

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

TAYLOR, P. W. & ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**. v. 77, p. 991-1004. 2009.

TSUBAKI, Y. & ONO, T. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). **Animal Behaviour**. v. 35, p. 518-525. 1987.