



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**VICTOR TONI LOURENÇO**

**DEFESA DE TERRITÓRIOS DE ACASALAMENTO POR  
MACHOS DA ESTALADEIRA-VERMELHA, *HAMADRYAS*  
*AMPHINOME* (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE), UMA  
BORBOLETA NEOTROPICAL**

**CAMPINAS**  
**2015**

**VICTOR TONI LOURENÇO**

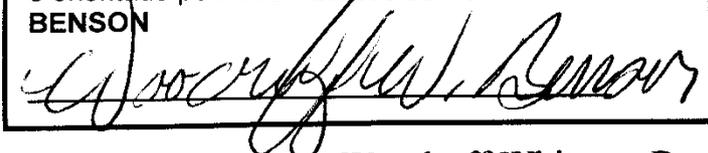
**DEFESA DE TERRITÓRIOS DE ACASALAMENTO POR  
MACHOS DA ESTALADEIRA-VERMELHA, *HAMADRYAS  
AMPHINOME* (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE), UMA  
BORBOLETA NEOTROPICAL**

Dissertação apresentada ao  
Instituto de Biologia da  
Universidade Estadual de  
Campinas como parte dos  
requisitos exigidos para obtenção  
do título de Mestre em Ecologia.

Este exemplar corresponde à versão final da  
Dissertação defendida pelo aluno

**VICTOR TONI LOURENÇO**

e orientado pelo Prof. Dr. **WOODRUFF WHITMAN  
BENSON**



Orientador: Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

**CAMPINAS  
2015**

Agência de fomento: FAPESP  
Nº processo: 2009/13507-0

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

L934d Lourenço, Victor Toni, 1986-  
Defesa de territórios de acasalamento por machos da estaladeira-vermelha,  
*Hamadryas amphinome* (Lepidoptera: Nymphalidae), uma borboleta neotropical /  
Victor Toni Lourenço. – Campinas, SP : [s.n.], 2015.

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

1. Territorialidade. 2. Seleção sexual em animais. 3. Animais -  
Comportamento. I. Benson, Woodruff Whitman, 1942-. II. Universidade Estadual  
de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

#### Informações para Biblioteca Digital

**Título em outro idioma:** Territorial defense of mating sites by males of the red cracker,  
*Hamadryas amphinome* (Lepidoptera: Nymphalidae), a neotropical butterfly

**Palavras-chave em inglês:**

Territoriality

Sexual selection in animals

Animal behavior

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestre em Ecologia

**Banca examinadora:**

Woodruff Whitman Benson [Orientador]

André Victor Lucci Freitas

Paulo Enrique Cardoso Peixoto

**Data de defesa:** 15-07-2015

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia

“...they whirl round each other with the greatest rapidity,  
and appear to be incited by the greatest ferocity...”

*Cuthbert Collingwood (1868)*

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a minha família, que sempre me apoiou e incentivou em todas as minhas escolhas profissionais.

A minha namorada, Melissa Gallo Spolon, pelo constante e inestimável auxílio ao desenvolvimento desta dissertação e por todo o apoio técnico e emocional.

Ao meu orientador, Woodruff Whitman Benson, pela orientação durante a elaboração e execução do projeto de pesquisa e desta dissertação, por me acompanhar muitas vezes ao campo, pelos ensinamentos, pelas correções e pela paciência.

Ao professor André Victor Freitas, pela amizade e pelos valiosos conhecimentos sobre borboletas e ecologia.

Ao Mathias Mistretta Pires, pela amizade e por todas as relevantes sugestões, que foram fundamentais à finalização desta dissertação.

À Laura Rocha Prado, pela amizade e disposição em me ajudar sempre.

Ao professor Paulo Enrique Cardoso Peixoto, pelos valiosos comentários a essa dissertação e por ser tão didático e bem humorado!

Ao professor João Vasconcellos Neto, por todo o apoio e por todos os ensinamentos desde os tempos da graduação.

Ao Márcio Romero Marques Carvalho, pela amizade, pelos diálogos esclarecedores e pelos bons conselhos.

À Cynira A. J. S. Gabriel, pelo seu carisma, pelo seu grande conhecimento das borboletas e por toda a inestimável ajuda em campo.

À Maria Célia Duarte Pio, por ser uma excelente profissional e pela disposição em me ajudar sempre que precisei.

Aos meus afilhados, Renato Milani e Daniela Priscila Lima, pelo incentivo, pelo apoio moral e por todas as noites de ~~RockBand~~ regadas a vinho, cerveja e whisky diversão!

À Fundação José Pedro de Oliveira, pelo apoio logístico durante a coleta de dados.

A todos os parentes, amigos e professores, que de uma forma ou de outra contribuíram para que eu pudesse realizar este trabalho.

Em último lugar, mas não menos importante, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), sem o apoio da qual este projeto de pesquisa não teria saído do papel.

## RESUMO

As borboletas do gênero *Hamadryas* são conhecidas há mais de 200 anos, mas até hoje intrigam os pesquisadores pela sua habilidade notável de produzir sons audíveis, em forma de estalos. Esse gênero neotropical ocorre tipicamente em clareiras e bordas de matas, onde são vistas em interações aéreas agressivas. Darwin sugeriu que tais interações estivessem diretamente relacionadas ao cortejo, mas hoje há especulações de que machos de várias espécies de *Hamadryas* defendem territórios de acasalamento, embora nenhum estudo decisivo tenha sido conduzido. Neste estudo, desenvolvido em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil, avaliamos e caracterizamos o comportamento territorial de *Hamadryas amphinome* (Linnaeus, 1767), também conhecida como estaladeira-vermelha. Usamos observações focais diárias intensivas para avaliar o comportamento, o padrão de atividade, o sucesso em disputas e a fidelidade territorial de borboletas previamente marcadas. Também procuramos compreender as regras usadas pelos machos para resolver disputas territoriais, como a influência da condição de residência, da idade e de possíveis fatores determinantes da capacidade de luta: comprimento alar e massa corporal. Os machos de *H. amphinome* defendem territórios de acasalamento no dossel de árvores emergentes localizadas próximas a clareiras e bordas de matas. Esses locais servem exclusivamente como ‘pontos de encontro’ (*landmark encounter sites*), visto que não apresentam recursos para as fêmeas, como alimento ou plantas hospedeiras. Observamos nove cópulas nos territórios, as quais envolveram, em sua maioria, fêmeas jovens e machos residentes. Os horários dos cortejos e do início das cópulas se sobrepuseram aos horários de maior atividade de defesa territorial. Machos residentes expulsam machos intrusos em disputas aéreas caracterizadas por perseguições horizontais e voos circulares, acompanhados pela emissão de estalos. A localização dos poleiros em locais ensolarados e a defesa territorial nas primeiras horas da tarde parecem refletir a necessidade das borboletas em manter uma temperatura corporal elevada durante as disputas. Os machos residentes podem defender os mesmos territórios em dias subsequentes e houve uma elevada variação no tempo de residência entre indivíduos. Em média, os residentes, residentes primários e machos vencedores apresentaram um maior comprimento alar do que os intrusos, residentes secundários e machos perdedores. A proporção de vitórias dos residentes também apresentou uma relação positiva com seu comprimento alar. A duração das disputas territoriais apresentou uma relação positiva com o desgaste alar e com a massa de residentes perdedores. Apesar da aparente relevância do tamanho para a resolução das

disputas territoriais em *H. amphinome*, ainda não se sabe como esse atributo está relacionado ao acúmulo de custos durante as interações agonísticas.

## ABSTRACT

Although butterflies of the Neotropical genus *Hamadryas* have been known for over two hundred years, even today they continue to intrigue researchers by their remarkable ability to produce loud cracking sound. These butterflies typically inhabit clearings and forest edges, where they can be observed engaging in aggressive pursuits. Darwin suggested that these chases were directly related to courtship, but today there is speculation that males of several *Hamadryas* species defend mating sites, although conclusive evidence is lacking. In this study, developed in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil, we evaluate and characterize the territorial behavior of *Hamadryas amphinome* (Linnaeus, 1767), also known as Red Cracker butterfly. We used the focal individual method to compile daily activity records for resident territorial males describing behavior, daily activity pattern, contest success and site tenacity of free-ranging marked butterflies. We also tried to understand the factors influencing the outcome of territorial contests, such as prior residence, age and the determinants of fighting ability, such as wing length and body mass. We found that males of *H. amphinome* defend territory sites from perches on canopy limbs of emergent trees in clearings and along forest edges. In this species, territories seem to function exclusively as ‘landmark encounter sites’, since they lack food sources and host plants attractive to females. We observed nine copulations around the perching sites, mostly between young females and resident territorial males. Courtships and matings overlapped the peak period of territorial defense. Male residents expel intruders in aerial contests characterized by horizontal chases and circular flights, accompanied by vigorous clicking. The fact that males perch on sunny limbs and the timing of defense in the first hours of the afternoon seem to reflect the need of these butterflies in maintaining an elevated body temperature during aerial contests. Resident males typically defend the same perching sites on subsequent days and tenure time among individuals is highly variable. On average, residents, primary owners and contest winners had a greater wing length than intruders, secondary owners and contest losers. Winning ratio of male residents also correlated positively with wing length. Contest duration showed a positive correlation with wing wear and mass of loser residents. Despite the apparent relevance of size for the settlement of territorial disputes in *H. amphinome*, it remains to be seen how this attribute is related to the accumulation of costs during agonistic interactions.

## LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL .....	14
<b>Figura 1</b> – Indivíduo de <i>H. amphinome</i> , destacando a coloração da face superior das asas .....	27
<b>Figura 2</b> – Indivíduo de <i>H. amphinome</i> , destacando a coloração da face inferior das asas .....	28
CAPÍTULO 1 .....	43
<b>Figura 1</b> – Territórios usados com mais frequência pelos machos de <i>H. amphinome</i> .....	49
<b>Figura 2</b> – Frequência de ocupação dos territórios .....	50
<b>Figura 3</b> – Macho marcado com tinta de aerodelismo .....	51
<b>Figura 4</b> – Fêmea marcada com caneta de tinta permanente .....	52
<b>Figura 5</b> – Macho residente pousado em poleiro territorial.....	54
<b>Figura 6</b> – Macho residente pousado em poleiro territorial, em posição de defesa .....	58
<b>Figura 7</b> – Território A (jequitibá-rosa usado como poleiro territorial) .....	60
<b>Figura 8</b> – Território B (jequitibá-rosa usado como poleiro territorial) .....	61
<b>Figura 9</b> – Frequência de uso dos poleiros preferidos no território A.....	62
<b>Figura 10</b> – Frequência de uso dos poleiros preferidos no território B.....	63
<b>Figura 11</b> – Probabilidade de ocorrência de disputas em relação à temperatura máxima diária .....	64
<b>Figura 12</b> – Horários de início e fim do período territorial em relação aos horários do pôr-do-sol e às temperaturas médias mensais .....	65
<b>Figura 13</b> – Indivíduos de <i>H. amphinome</i> agregados em árvore de jequitibá-rosa.....	66
<b>Figura 14</b> – Frequência de orientação dos machos residentes ao longo do dia .....	68-69
<b>Figura 15</b> – Frequência de orientação dos machos residentes ao longo do ano .....	70-71
<b>Figura 16</b> – Correlação entre o ângulo médio de orientação dos machos e o azimute solar .....	72
<b>Figura 17</b> – Variação na altura dos poleiros ao longo do período territorial .....	73
<b>Figura 18</b> – Frequência de duração das patrulhas .....	74
<b>Figura 19</b> – Número médio de disputas ao longo do período territorial .....	76
<b>Figura 20</b> – Variação mensal no número médio de disputas ao longo do período territorial .....	77-78
<b>Figura 21</b> – Comparação entre disputas intra e interespecíficas quanto à duração .....	79
<b>Figura 22</b> – Comparação entre disputas com e sem voos circulares quanto à duração.....	80
<b>Figura 23</b> – Machos de <i>H. arete</i> e de <i>H. amphinome</i> usando a mesma árvore territorial .....	81
<b>Figura 24</b> – Dias de ocupação do território por machos residentes .....	82
<b>Figura 25</b> – ‘Curva de residência’ de machos donos de territórios.....	83
<b>Figura 26</b> – Probabilidade de retorno de um macho residente em função do tempo de residência .....	84
<b>Figura 27</b> – Tolerância entre machos de <i>H. amphinome</i> .....	85
<b>Figura 28</b> – Frequência mensal de casos de tolerância entre machos de <i>H. amphinome</i> .....	85
<b>Figura 29</b> – Macho e fêmea de <i>H. amphinome</i> em cópula .....	86
<b>Figura 30</b> – Frequência de cópulas observadas nos territórios .....	88
<b>Figura 31</b> – Frequência média de disputas territoriais e frequência absoluta de cortejos e cópulas .....	88

<b>Figura 32</b> – Filogenia do gênero <i>Hamadryas</i> .....	100
CAPÍTULO 2 .....	113
<b>Figura 1</b> – Macho marcado com tinta de aerodelismo .....	120
<b>Figura 2</b> – Comparação entre residentes e não residentes quanto ao comprimento alar médio .....	128
<b>Figura 3</b> – Comparação entre residentes e não residentes quanto à massa média .....	128
<b>Figura 4</b> – Comparação entre residentes e não residentes quanto ao desgaste alar médio .....	129
<b>Figura 5</b> – Massa em função comprimento alar dos machos de <i>H. amphinome</i> .....	130
<b>Figura 6</b> – Proporção de vitórias dos machos residentes em função do comprimento alar .....	131
<b>Figura 7</b> – Variação de massa dos machos em função do tempo.....	132
<b>Figura 8</b> – Variação de desgaste alar dos machos em função do tempo .....	133
<b>Figura 9</b> – Probabilidade do macho focal ser o residente primário em relação ao comprimento alar	134
<b>Figura 10</b> – Probabilidade do macho focal vencer uma disputa em relação ao comprimento alar .....	136
<b>Figura 11</b> – Regressões lineares entre a duração das disputas e o RHP dos machos (disputas em que o residente venceu o intruso) .....	137
<b>Figura 12</b> – Regressões lineares entre a duração das disputas e o RHP dos machos (disputas em que o intruso venceu o residente, ou a residência não era clara) .....	138
<b>Figura 13</b> – Duração das disputas vencidas pelo residente em função do desgaste alar dos perdedores .....	139
<b>Figura 14</b> – Duração das disputas vencidas pelo intruso (ou de residência não clara) em função do desgaste alar dos perdedores .....	140

## LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2 .....	113
<b>Tabela 1</b> – Classes de idade relativa, baseadas no desgaste alar.....	119
<b>Tabela 2</b> – Resumo dos modelos de regressão múltipla que descrevem a relação entre a proporção de vitórias dos residentes em disputas e as características biofísicas medidas .....	130
<b>Tabela 3</b> – Resumo dos modelos logísticos que descrevem a probabilidade do macho focal ser o residente primário em relação às diferenças nas características biofísicas medidas entre macho focal e macho não-focal .....	134
<b>Tabela 4</b> – Resumo dos modelos logísticos que descrevem a probabilidade do macho focal vencer uma disputa em relação às diferenças nas características biofísicas medidas entre macho focal e macho não-focal.....	136

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	14
CAPÍTULO 1 – CARACTERÍSTICAS DA DEFESA DE TERRITÓRIOS DE ACASALAMENTO E O PAPEL DE RESTRIÇÕES TÉRMICAS NA ATIVIDADE TERRITORIAL DE <i>HAMADRYAS AMPHINOME</i> .....	43
Introdução.....	44
Materiais e Métodos.....	48
Resultados .....	57
Discussão.....	90
Referências .....	103
CAPÍTULO 2 – COMPRIMENTO E DESGASTE ALARES INFLUENCIAM A CONDIÇÃO DE RESIDÊNCIA E O SUCESSO EM DISPUTAS TERRITORIAIS DE MACHOS DE <i>HAMADRYAS AMPHINOME</i> .....	113
Introdução.....	114
Materiais e Métodos.....	118
Resultados .....	127
Discussão.....	141
Referências .....	147
CONCLUSÃO GERAL .....	155
ANEXOS .....	161

## INTRODUÇÃO GERAL

### Seleção Sexual e Sistemas de Acasalamento em Borboletas

Em seu livro *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (1871), Charles Darwin discorre sobre a evolução de certas características dos indivíduos (principalmente em machos) que aparentemente não seriam vantajosas como adaptações na luta pela existência. Em contraste, tais características (como desenvolvimento de chifres apenas nos machos, por exemplo) seriam importantes em disputas por acasalamentos ou, no caso de enfeites vistosos, em atrair o sexo oposto. Darwin argumentou que essas características teriam sido selecionadas pelo fato de aumentarem a produção de descendentes por meio da obtenção de um maior número de parceiros sexuais. Darwin chamou o fenômeno da reprodução diferencial dos indivíduos determinada pela variação nas oportunidades de acasalamento de *seleção sexual* (Darwin 1871).

De forma geral, a seleção sexual é mais intensa sobre os machos, o que resulta em diversos padrões de dimorfismo sexual em morfologia e comportamento (Andersson 1994). Isso acontece porque o sucesso reprodutivo das fêmeas é limitado por recursos energéticos, enquanto o sucesso reprodutivo dos machos é limitado pela capacidade de obter acasalamentos (*princípio de Bateman*; Bateman 1948). Esse fato resulta da assimetria no investimento parental entre machos e fêmeas: o investimento do macho quase sempre é menor do que o da fêmea (Trivers 1972). No entanto, existem alguns casos em que a seleção sexual é mais intensa sobre as fêmeas, como, por exemplo, em algumas espécies de cavalo-marinho nas quais o macho oferece todo o cuidado parental (Jones *et al.* 2005).

Darwin (1871) reconheceu duas formas de seleção sexual, hoje chamadas de seleção intrasexual e seleção intersexual. Na seleção intrasexual, os indivíduos de um dos sexos competem entre si pelas oportunidades de cópula e, geralmente, possuem características fenotípicas que auxiliam nesse processo, como chifres, garras, presas, mandíbulas, grande tamanho corporal, etc. Por exemplo, durante a estação reprodutiva, os machos do cervo-vermelho (*Cervus elaphus*) competem entre si pela posse de grupos de fêmeas (haréns) por meio de vocalizações e disputas físicas (Clutton-Brock *et al.* 1979). Na seleção intersexual, os indivíduos de um dos sexos se exibem para os indivíduos do sexo oposto, e são estes que escolhem os parceiros com base em características morfológicas (como ornamentação) e comportamentais. Por exemplo, após uma série de experimentos, as caudas longas dos

machos da ave viúva-rabilonga (*Euplectes progne*) revelaram ser um atrativo usado pelos machos para atrair as fêmeas para nidificar em seus territórios (Andersson 1982).

Os chifres dos cervos-vermelhos e as caudas das viúvas-rabilongas ilustram bem o resultado da seleção sexual sobre as características fenotípicas dos machos. No entanto, embora os vertebrados ofereçam muitos exemplos chamativos da ação da seleção sexual, Darwin usou borboletas para exemplificar a evolução de características que permitiriam aos machos maximizar suas oportunidades de acasalamento (Wiklund 2003). Embora Darwin tenha usado as borboletas principalmente como exemplos de seleção intersexual (as cores brilhantes dos machos de algumas espécies; *e.g.* Morehouse & Rutowski 2010), hoje existem diversos estudos mostrando o papel da seleção intrasexual na evolução de características fenotípicas dos machos (*e.g.* Wickman 1992*b*; Lederhouse & Scriber 1996).

Em borboletas, podemos agrupar as estratégias usadas pelos machos para encontrar fêmeas em duas categorias: busca ativa (*patrolling*); e senta-e-espera (*perching*) (Scott 1974; Wiklund 2003). Na busca ativa, os machos gastam boa parte de seu tempo voando por grandes áreas para encontrar fêmeas receptivas, pousando apenas para repousar e se alimentar (ou em condições meteorológicas adversas). Na estratégia senta-e-espera, os machos escolhem poleiros em locais estratégicos (como clareiras, por exemplo) e esperam até que as fêmeas voem dentro dos limites de seu campo visual, quando eles deixam o poleiro para investigar a possível parceira.

Embora os comportamentos de busca ativa e senta-e-espera possam ser característicos de cada espécie (Scott 1974), os machos dentro de uma mesma população podem alternar entre essas diferentes estratégias, dependendo das condições ambientais (Wiklund 2003). Diferentes fatores ecológicos podem influenciar a seleção do tipo de comportamento adotado pelos machos de borboletas para encontrar fêmeas receptivas, como, por exemplo, a densidade populacional (*e.g.* Alcock & O'Neill 1986), a distribuição espacial e temporal das fêmeas (*e.g.* Ide 2004) e a temperatura ambiente (aliada à radiação solar; *e.g.* Wickman & Wiklund 1983).

Os comportamentos de busca ativa e senta-e-espera empregados pelos machos de borboletas podem ser ambos tratados como variações do sistema de acasalamento polígínico. Na poliginia, existe uma grande variação no sucesso reprodutivo entre machos, de modo que poucos machos podem monopolizar (direta, ou indiretamente) um grande número de fêmeas, enquanto a maioria deles obtém pouco (ou nenhum) sucesso reprodutivo (Shuster & Wade 2003). Essa variação no sucesso reprodutivo decorre de uma razão sexual operacional (OSR – *operational sex ratio*; Emlen & Oring 1977) enviesada para machos. De fato, em quase todas

as espécies de borboletas, existe uma alta proporção de machos sexualmente ativos em relação ao número de fêmeas receptivas (Wiklund 2003). Logo, haverá uma intensa seleção sexual sobre os machos, que irão competir entre si pelas oportunidades de cópula, enquanto as fêmeas serão seletivas quanto aos seus parceiros (Andersson 1994; Davies *et al.* 2012).

Dentro do sistema de acasalamento poligínico, existem variações quanto ao modo pelo qual os machos competem pelo acesso às fêmeas (Thornhill & Alcock 1983). Assim, podemos subdividi-lo em poliginia com defesa de fêmeas, poliginia com defesa de recursos, poliginia com procura ativa (ou *scramble competition polygyny* – SCP) e lek (*cf.* Alcock 2005).

Na SCP (*scramble competition polygyny*, ou poliginia procurativa), as fêmeas (e os recursos que elas utilizam) estão distribuídas de forma relativamente uniforme no ambiente (Shuster & Wade 2003), de forma que um sexo não consegue monopolizar o outro (não pode evoluir a defesa de territórios, fêmeas, ou recursos). Na competição do tipo ‘*scramble*’, o comportamento adotado pelos machos de borboletas é o da busca ativa por fêmeas receptivas (*patrolling*; Scott 1974): os machos gastam grande parte de seu tempo voando à procura de fêmeas e, após o acasalamento, saem em busca de outra. Um exemplo é a espécie *Coenonympha tullia*, na qual os machos aumentam seu sucesso reprodutivo buscando ativamente por fêmeas em grandes áreas de hábitat (Wickman 1992a). A SCP parece ser o comportamento de encontro de parceiros mais difundido entre as espécies de borboletas (Rutowski 1984).

A poliginia com defesa de fêmeas, com defesa de recursos e com defesa de lek podem ser vistas como especializações da estratégia senta-e-espera (*perching*; Scott 1974). Essas variações do sistema poligínico também podem ser consideradas, coletivamente, sistemas de acasalamento com defesa territorial (Emlen & Oring 1977). Um território pode ser definido como ‘uma área limitada, da qual os intrusos são excluídos por meio de uma combinação de avisos, ameaças e ataques’ (Brown 1975). Por essa definição, várias espécies de borboletas (e outros insetos) são reconhecidamente territoriais, visto que os machos defendem locais de acesso exclusivo contra a aproximação de coespecíficos (Baker 1983; Fitzpatrick & Wellington 1983; Wickman & Wiklund 1983; Rutowski 1991).

Na poliginia com defesa de fêmeas, os machos são capazes de defender haréns (grupos de fêmeas), ou fêmeas individuais, contra a aproximação de outros machos (Webster & Robinson 1999; Opie *et al.* 2012). Esse sistema de acasalamento é bem documentado em mamíferos (*e.g.* Cassini 1999; Clutton-Brock *et al.* 1979) e ocorre em algumas espécies de aves (*e.g.* Post 1992; Webster 1994). A defesa de haréns dificilmente ocorre em insetos, pois,

durante a cópula, a defesa cessa. Em borboletas, casos de defesa de sítios de emergência de fêmeas ocorrem com frequência (*e.g. Astrocampa leilia*; Rutowski & Gilchrist 1988), porém a localização e defesa de pupas é mais rara. Um exemplo é a borboleta *Euphydryas editha taylori*, cujos machos defendem locais que contêm pupas de fêmeas e acasalam com as fêmeas virgens recém-emergidas (Bennett *et al.* 2012). Ainda em várias espécies de borboletas do gênero *Heliconius*, como *H. hewitsoni*, *H. chartonia* e *H. sara*, os machos pousam sobre as pupas de fêmeas e defendem-nas enquanto aguardam sua emergência (Gilbert 1976; Deinert *et al.* 1994; Hernández & Benson 1998; Estrada *et al.* 2010).

Na poliginia com defesa de recursos, os machos defendem áreas que contenham fontes de alimento, ou plantas hospedeiras (de modo a interceptar fêmeas que vêm para ovipor, ou fêmeas virgens recém-emergidas) contra a aproximação de rivais coespecíficos e, dessa forma, monopolizam indiretamente o acesso às fêmeas (Rutowski & Gilchrist 1988; Rosenberg & Enquist 1991; Lederhouse *et al.* 1992; Fischer & Fiedler 2001). A defesa de recursos usados pelas fêmeas somente é viável se eles são limitados e ficam agregados em áreas determinadas, ou em períodos específicos (Emlen & Oring 1977). Os machos da borboleta *Lycaena hippothoe*, por exemplo, defendem territórios ao redor de agrupamentos de plantas visitadas pelas fêmeas para obter néctar (Fischer & Fiedler 2001).

Nos leks, os machos formam agregações em locais conspícuos, sem nenhum recurso, e se exibem para as fêmeas, às vezes usando pequenos territórios (Höglund & Alatalo 1995). Esses territórios de acasalamento funcionam apenas como ‘pontos de encontro’ (*‘landmarks encounter sites’*), onde os machos se agregam para atrair, cortejar e se acasalar com as fêmeas (Wilson 1975; Alcock 1981; Thornhill & Alcock 1983; Chaves *et al.* 2006). Sistemas baseados em *landmark encounter sites* podem ser vantajosos quando as fêmeas utilizam recursos que são imprevisíveis, ou estão dispersos no ambiente, e quando os machos são abundantes e, portanto, o custo da defesa de fêmeas, ou recursos, seria demasiadamente alto (Emlen & Oring 1977). Ainda, quando as densidades populacionais são muito baixas, o uso de *landmarks* pode se tornar vantajoso para ambos os sexos, pois aumentaria as chances de encontro entre machos e fêmeas (Peixoto & Mendoza-Cuenca 2013; Painter 2014).

Em borboletas, territórios do tipo *landmark* parecem ser mais comuns do que sistemas territoriais com defesa de recursos, ou com defesa de pupas (Rutowski 1991; Peixoto & Mendoza-Cuenca 2013). Além disso, a defesa de territórios de acasalamento sem recursos pode ser selecionada em detrimento da busca ativa por fêmeas (*scramble competition polygyny*) quando a longevidade dos indivíduos é grande, de modo que as fêmeas podem ser mais seletivas e gastar mais tempo em busca de machos (Thornhill & Alcock 1983; Wickman

1992a). Dessa forma, os machos aumentariam seu sucesso reprodutivo se disputassem a posse de territórios de acasalamento ao invés de patrulhar o ambiente em busca de fêmeas.

Nos ‘pontos de encontro’ característicos de borboletas (e de outros insetos), os machos geralmente estabelecem territórios em locais com características topográficas conspícuas, de modo a facilitar o encontro com fêmeas (Rutowski 1984), como ‘topos de morros’ (*hilltopping*), árvores, arbustos e sebes (Shields 1967; Lederhouse 1982; Alcock 1983; Wickman 1985). Por outro lado, os *landmarks* também podem ser estabelecidos na vegetação ao longo de estradas (Freitas *et al.* 1997), em pequenas ‘arenas’ (Cordero & Soberón 1990), ou ao longo de rotas de dispersão (Baker 1972). Em outras espécies de borboletas (além de várias espécies de dípteros), os machos formam densos agrupamentos de indivíduos ao redor de um local conspícuo, como em *Perrhybris pyrrha* (DeVries 1978).

Portanto, em diferentes espécies de animais (incluindo borboletas), os machos podem aumentar seu sucesso reprodutivo por meio do monopólio das fêmeas, ou estabelecendo territórios de acasalamento (que contenham recursos, ou que funcionem como ‘pontos de encontro’). Nessas espécies, a seleção intrasexual deve ser intensa, favorecendo o desenvolvimento de características morfológicas, fisiológicas e/ou comportamentais dos machos que melhorem seu desempenho em disputas com coespecíficos.

### **Resolução das Disputas Territoriais em Animais**

O comportamento agressivo é difundido entre diversos grupos de animais, como cnidários (Williams 1991), insetos (Baker 1983; Fitzpatrick & Wellington 1983), crustáceos (Huntingford *et al.* 1995), aracnídeos (Riechert 1986) e vertebrados (Clutton-Brock *et al.* 1979). Conflitos intraespecíficos não ocorrem apenas entre machos pelas oportunidades de cópula, mas também entre indivíduos, ou grupos, de modo a assegurarem o monopólio sobre outros tipos de recursos, como alimento, espaço, abrigo e posições em uma hierarquia social (Briffa & Hardy 2013).

As disputas mais chamativas são aquelas caracterizadas por contato físico e injúrias (Hamilton 1979; Batchelor & Briffa 2010). Apesar dos conflitos entre animais serem muitas vezes agressivos e mortais, a maioria das disputas é resolvida por exibições e testes de força (*e.g.* Clutton-Brock & Albon 1979). Antes da década de 1970, a prevalência de disputas decididas apenas por meio de exibições era vista por vários pesquisadores como uma consequência da seleção de grupo (ou “para o benefício da espécie”), ideia difundida entre alguns etólogos e ecólogos da época (Parker 2013; Riechert 2013). Uma das exceções foi o

etólogo Nikolaas Tinbergen (1951; 1953), o qual defendeu a ideia de ‘vantagem individual’ nas interpretações da evolução dos comportamentos sociais.

A evolução de combates não agressivos por meio da seleção natural darwiniana só foi mais bem compreendida ao ser elaborada a teoria evolutiva dos jogos (Parker 2013). Essa teoria, trazida da biologia evolutiva por Maynard Smith e Price (1973), considera conflitos entre animais com analogias a jogos, em que a estratégia ótima para um indivíduo, em um confronto, irá depender da estratégia adotada pelos outros indivíduos, e vice-versa. Assim, o valor adaptativo de uma estratégia (ou genótipo comportamental) irá variar conforme a sua frequência na população (Maynard Smith & Price 1973). Dentro da teoria evolutiva dos jogos, uma estratégia evolutivamente estável (ESS – *evolutionary stable strategy*; Maynard Smith & Price 1973) é a estratégia (ou conjunto de estratégias) que, uma vez empregada pela maioria dos indivíduos de uma população, não pode ser ‘invadida’ por nenhuma outra. Esse conceito é importante na compreensão da natureza dos comportamentos selecionados para resolver disputas entre indivíduos de uma mesma população.

Um dos primeiros modelos desenvolvidos utilizando-se essa abordagem foi o clássico ‘jogo’ do gavião-pomba (Maynard Smith & Price 1973). Este modelo examina disputas entre genótipos fixos, agressivos e não agressivos, por recursos de valor definido. Os indivíduos gaviões brigam violentamente, causando injúrias quando os oponentes também são gaviões. Os indivíduos pombos são mansos e, ao invés de brigar pelos recursos, fogem de gaviões, ou aguardam o oponente desistir (probabilidade de 50%) quando enfrentando outro pombo. O jogo do gavião-pomba prediz que, quando o valor do recurso pelo qual se está disputando supera o custo de uma injúria, a ESS da população envolveria confrontos agressivos. Por outro lado, quando o custo de uma injúria supera o valor do recurso, ao invés de se ter uma ESS pura, a população deve evoluir uma ‘ESS mista’, com indivíduos dentro da população se comportando tanto de maneira agressiva (estratégia do gavião) quanto de maneira não agressiva (estratégia da pomba), com probabilidades que rendem aptidões iguais e, portanto, um polimorfismo balanceado. Portanto, o modelo do gavião-pomba nos ajuda a entender em que condições devem prevalecer (como um produto da seleção natural) exibições e testes de força, e quais devem favorecer a evolução de disputas violentas.

Desde então, a teoria evolutiva dos jogos tem originado modelos mais realistas e relevantes para conflitos naturais entre animais (Briffa & Hardy 2013), como a guerra-de-desgaste (sem injúrias e sem avaliação), e os modelos de acesso sequencial (ou avaliação sequencial) e acesso cumulativo de informação (ou avaliação cumulativa) (Maynard Smith 1974; Enquist & Leimar 1983; Payne 1998). Embora esses modelos tratem as disputas de

formas diferentes, eles geralmente empregam as mesmas variáveis na análise dos confrontos: o custo da disputa (geralmente simbolizado como 'C'); e o valor objetivo do recurso ('V' – *resource value*; Parker 1974). O valor do recurso é influenciado tanto pela qualidade do próprio recurso, quanto pela 'motivação' de um indivíduo em manter o recurso sob seu domínio exclusivo (o retorno em aptidão esperado pela utilidade do recurso ao indivíduo em questão). O custo envolvido em uma disputa está frequentemente associado a um parâmetro que representa a capacidade de defesa do recurso (RHP – *resource holding potencial*, ou *power*; Parker 1974). O RHP pode ser definido como a capacidade de luta de um indivíduo, ou seja, sua habilidade em obter, ou proteger, um determinado recurso.

Na guerra-de-desgaste energética, e também na guerra-de-desgaste sem avaliação (genericamente WOA – *war of attrition*; Maynard Smith & Price 1973; Payne & Pagel 1996; Mesterton-Gibbons *et al.* 1996), os oponentes são incapazes de causar danos (injúrias) aos seus rivais. As disputas são caracterizadas apenas por exibições sem contato físico, e os custos estão associados à perda de tempo e energia (Marden & Waage 1990). Nesses modelos, os animais são incapazes de avaliar o RHP dos oponentes, havendo apenas auto-avaliação (Arnott & Elwood 2009). As interações agonísticas são resolvidas pela persistência, medida pelo tempo em que o indivíduo menos preparado consegue permanecer na disputa. Indivíduos que permanecem mais tempo em uma disputa possuem mais chances de vencê-la e obter o recurso. O modelo da guerra-de-desgaste energética de Payne e Pagel (1996) prevê que: 1) o rival que possui a menor reserva energética tenderá a desistir do confronto primeiro; e 2) a estrutura e a intensidade do comportamento agonístico deve se manter relativamente invariável durante toda a duração da interação.

O modelo de acesso sequencial (SAM – *sequential assessment model*; Enquist & Leimar 1983; Enquist *et al.* 1990) considera que os indivíduos envolvidos em uma disputa são capazes de avaliar-se mutuamente quanto à habilidade de luta. A aquisição de informação sobre o RHP ocorre ao longo da disputa, de forma que cada etapa da interação resulta em uma estimativa melhor da habilidade de luta relativa entre os adversários. No entanto, conforme a amostragem aumenta, também aumentam os custos envolvidos e, assim, um dos rivais deve desistir da disputa quando sua estimativa da habilidade de luta relativa indicar que ele está em desvantagem. Portanto, quanto maior a precisão da estimativa mútua de RHP, maior o custo envolvido. Esse modelo prevê que, quanto mais semelhantes forem os rivais (por exemplo, em tamanho), e conseqüentemente suas taxas de acúmulo de custos, mais longas e custosas serão as disputas.

O modelo de acesso cumulativo (CAM – *cumulative assessment model*; Payne 1998) considera que os animais envolvidos em uma disputa são capazes de infligir danos aos seus adversários, e que a decisão de permanecer em um confronto é baseada no total de injúrias acumuladas (não há avaliação mútua do RHP entre os rivais). Dessa forma, um dos adversários deve desistir da disputa quando os custos superarem um determinado limiar de tolerância, próprio de cada indivíduo e dependente o recurso em disputa (Elwood & Arnott 2012). Esse modelo prediz que vencedores e perdedores irão diferir na taxa de escalonamento (aumento na intensidade de comportamentos agressivos) durante um combate.

Os diferentes modelos baseados na teoria evolutiva dos jogos (SAM, CAM, WOA) fazem diferentes previsões acerca da relação entre a duração das disputas e a capacidade de luta de vencedores e perdedores (Briffa *et al.* 2013). Dessa forma, essas relações constituem testes chave para descobrir como os confrontos são resolvidos. A teoria prediz que uma relação negativa entre a duração das disputas e o RHP dos vencedores, associada a uma relação positiva entre a duração das disputas e o RHP dos perdedores, indica avaliação mútua (SAM), ou disputas do tipo CAM (Taylor & Elwood 2003; Elwood & Arnott 2012). Além disso, estratégias baseadas em auto-avaliação pura (WOA) prevêm que o RHP dos perdedores será positivamente relacionado à duração das disputas, enquanto o RHP dos vencedores apresentará uma relação fraca ou inexistente com a duração das interações agonísticas (Taylor & Elwood 2003; Briffa *et al.* 2013).

Em muitas disputas entre animais, os indivíduos geralmente apresentam diferenças arbitrárias, não correlacionadas à capacidade de luta, ou ao valor do recurso (Maynard Smith 1974; Parker 1974; Maynard Smith & Parker 1976; Davies 1978; Otronen 1988; Alcock & Bailey 1997). Essas diferenças podem estar relacionadas ao papel que os indivíduos ocupam como residentes (donos de territórios, ou recursos), ou intrusos (indivíduos à procura de territórios, ou recursos), sendo muito comum que os residentes vençam os combates contra intrusos (Kemp & Wiklund 2001). O respeito pela posse pode servir como uma assimetria arbitrária (não correlacionada com fenótipo, ou habilidade, ou motivação; Parker 1974), a qual pode ser usada para resolver disputas que seguem o modelo do gavião-pomba-burguês (Maynard Smith 1976). Nesse modelo, um indivíduo que usa a estratégia do burguês sempre luta quando se encontra no papel de residente; já quando se encontra no papel de intruso, ele sempre foge. Dependendo do custo da disputa e do valor do recurso, a estratégia do burguês derrota as estratégias do gavião e da pomba e se torna evolutivamente estável.

Embora estratégias evolutivamente estáveis baseadas em convenções arbitrárias (por exemplo, ‘o residente sempre vence’) possam ser favorecidas pela seleção natural (Grafen 1987), na maioria dos exemplos estudados até recentemente, principalmente em artrópodes (Vieira & Peixoto 2013), os rivais apresentam alguma assimetria na capacidade de luta (*e.g.* Martínez-Lendeck *et al.* 2007), ou no valor do recurso (*e.g.* Kemp & Wiklund 2004). Assim, os residentes podem vencer a maioria das disputas por três motivos principais (Parker 1974): 1) os residentes vencem porque eles são indivíduos com grande capacidade de luta (RHP), condição que lhes possibilitou conquistar e manter o território, ou o recurso; 2) os residentes vencem porque a posse de um território lhes confere alguma vantagem na luta, ou seja, o RHP dos residentes é aumentado devido a algum processo decorrente do monopólio do território (*e.g.* Stutt & Willmer 1998); e 3) os residentes vencem porque o recurso fornece a eles um maior ‘V’ (valor objetivo do recurso) em relação aos intrusos e, portanto, os residentes valorizam mais a posse do recurso, ou do território, do que os intrusos.

Em geral, espera-se que as disputas entre animais sejam decididas em favor do indivíduo com maior RHP, ou, alternativamente, em favor do indivíduo para o qual o recurso constitui um benefício maior (e, portanto, haveria uma maior motivação para se esforçar durante a disputa). Também se espera que seria mais lucrativo para todos se as disputas pudessem ser resolvidas sem confrontos agressivos, de modo que o indivíduo mais propenso a perder, seja devido à menor habilidade de luta, ou por valorizar menos o recurso, desistiria logo do combate perante um rival superior. Essas previsões têm sido formuladas objetivamente em diversos modelos baseados na teoria evolutiva do jogos.

### **Resolução das Disputas Territoriais em Borboletas**

Em borboletas, as disputas territoriais ocorrem quase exclusivamente entre machos pela posse de territórios de acasalamento (*e.g.* Davies 1978; Rosenberg & Enquist 1991; Hernández & Benson 1998; Kemp & Wiklund 2001). Não obstante, em algumas espécies, ocorrem disputas por fontes de alimento (Marini-Filho & Benson 2010), ou defesa de pupas de fêmeas que estão prestes a eclodir (Deinert *et al.* 1994).

Frequentemente, espécies de animais que disputam territórios, ou quaisquer outros recursos, possuem características físicas óbvias (como ‘armas’, ou um grande tamanho corporal) para infligir custos sobre os adversários e, desse modo, aumentar suas chances de vitória (Baker 1983). Por exemplo, os machos de uma espécie de díptero australiana (*Comptosia* sp.) usam espinhos presentes nas margens alares para infligir danos nos oponentes

(Dodson & Yeates 1990). No entanto, borboletas (e outros insetos, como libélulas) aparentemente não evoluíram armas capazes de causar injúrias nos adversários (Baker 1972; Marden & Waage 1990; Kemp & Wiklund 2001).

As interações agonísticas entre borboletas comumente envolvem apenas exhibições, caracterizadas por manobras aéreas conspícuas, como voos circulares (espirais), perseguições diretas horizontais, verticais, ou mesmo uma conjunção dessas táticas (Baker 1972; Kemp & Wiklund 2001). No entanto, disputas com contato físico foram registradas em alguns casos (Eff 1962; Pinheiro 1990; Chaves *et al.* 2006; Carvalho 2011; Lehnert *et al.* 2013), indicando que injúrias podem ter um papel na resolução de conflitos territoriais em algumas espécies.

A premissa (subsequentemente apontada como errada) de que as borboletas são incapazes de causar injúrias motivou Davies (1978) a desenvolver o primeiro estudo sobre a relevância da teoria dos jogos na resolução de disputas territoriais em borboletas (Kemp 2013). Esse trabalho teve como foco o satiríneo europeu *Pararge aegeria*, cujos machos defendem manchas de sol no interior da floresta como sítios de acasalamento. Seus resultados mostraram que um macho residente (mesmo presente por poucos minutos no território) sempre expulsou o intruso, assim apoiando, no pensamento de Davies, a atuação da ‘estratégia burguês’. De acordo com essa estratégia, a vitória dos residentes (pela desistência dos intrusos) ocorreria pela assimetria arbitrária de ‘status’ e não por suas habilidades de combate (Maynard Smith & Parker 1976). Entretanto, trabalhos subsequentes detectaram a grave falha metodológica de não levar em conta que residentes, donos de manchas de sol, apresentam temperaturas corporais elevadas e, conseqüentemente, uma maior agilidade em disputas (Stutt & Willmer 1998; mas veja Kemp & Wiklund 2004, Bergman *et al.* 2010 e Kemp 2013).

Os trabalhos recentes sobre *P. aegeria* e outras borboletas evidenciam que, de modo geral, machos com maior RHP, ou mais motivados (valorizam mais o recurso), estariam acumulando como donos de territórios (Kemp & Wiklund 2001; Bergman *et al.* 2010). Portanto, parece improvável que convenções arbitrárias sejam usadas para resolver as disputas territoriais em borboletas, muito embora os residentes vençam a maioria das disputas.

As interações agonísticas entre machos de borboletas são comumente interpretadas como exemplos da guerra-de-desgaste energética (Kemp 2013). Nesse modelo, os custos se acumulam ao longo da disputa e, portanto, a persistência em um confronto define o vencedor (e não eventuais danos; Payne & Pagel 1996). Essas condições parecem se adequar às disputas de borboletas quando caracterizadas pela ausência de contato físico e

pelas manobras aéreas de intensidade constante (Kemp & Wiklund 2001). O modelo da guerra-de-desgaste energética prevê que as disputas serão resolvidas por assimetrias em características relacionadas à persistência durante o confronto (Kemp 2013). Existem dois casos, um envolvendo um gênero de libélula e outro uma espécie de díptero, nos quais os machos que possuem mais reservas energéticas (lipídios) tendem a vencer as disputas territoriais (Marden & Waage 1990; Kemp & Alcock 2003). Além disso, na borboleta *Hermeuptychia fallax*, machos com maiores reservas de gordura tendem a acumular como donos de territórios (Peixoto & Benson 2011), embora esse caráter não tenha influenciado o resultado das disputas, ou sua duração (Peixoto & Benson 2012). Assim, embora o modelo possa ser aplicável a borboletas, são necessários mais estudos que mostrem que esses insetos sofrem limitações relacionadas à quantidade de reservas energéticas, as quais poderiam restringir a duração das disputas.

As características apontadas como possíveis determinantes do sucesso em disputas territoriais em borboletas são: 1) maior comprimento alar, ou seja, machos maiores possuiriam uma vantagem competitiva em relação a machos menores (Wickman 1985; Rosenberg & Enquist 1991; Martínez-Lendech *et al.* 2007; mas veja Hernández & Benson 1998); 2) maior massa corporal (Peixoto & Benson 2008); 3) idade, caso em que os machos mais velhos possuiriam uma vantagem nas disputas (Kemp 2002; Kemp 2005), ou os mais jovens (Kemp 2003); e 4) habilidade de voo e familiaridade com o local (Baker 1972). O efeito das reservas energéticas sobre o sucesso em disputas já foi investigado em alguns trabalhos, mas nenhuma relação consistente foi encontrada (Kemp 2005; Takeuchi 2006; Martínez-Lendech *et al.* 2007; Peixoto & Benson 2012). A temperatura corporal também poderia influenciar no sucesso em confrontos territoriais, de modo que machos mais aquecidos teriam uma vantagem fisiológica nas disputas (Stutt & Willmer 1998). Kemp *et al.* (2006) ainda apontaram que as asas de espécies de borboletas territoriais diferem em forma das asas de espécies aparentadas, mas que não apresentam esse comportamento.

Sabe-se ainda menos sobre as variáveis afetando o valor do recurso para diferentes machos de borboletas (Lederhouse *et al.* 1992). O valor do território pode ser influenciado por vários fatores: conhecimento, ou não, das taxas de encontro com fêmeas (Davies 1978; Kemp & Wiklund 2001); presença de recursos usados pelas fêmeas, como fontes de alimento (Fischer & Fiedler 2001), ou plantas hospedeiras (Rosenberg & Enquist 1991); e existência de estratégias alternativas de acasalamento, que tornam os territórios menos valiosos para indivíduos de determinados tamanhos (Hernández & Benson 1998).

Finalmente, características da história de vida das borboletas podem, em teoria, ser importantes na determinação do comportamento dos indivíduos durante as disputas, e/ou do seu sucesso em uma interação agonística (Kemp 2013). Por exemplo, o valor reprodutivo residual (RRV – *residual reproductive value*) dos machos, que varia com a idade, pode influenciar a persistência dos indivíduos em um confronto (Kemp 2002; Kemp 2006; Fischer *et al.* 2008), resultando em uma demanda conflitante entre o esforço reprodutivo atual e oportunidades futuras de acasalamento (Kemp & Wiklund 2001; Kemp 2002). Assim, se o custo de obter um território é alto (em termos de RRV), pode valer a pena para um macho jovem procurar ativamente por fêmeas (*patrolling*), ao invés de disputar a posse do recurso com outros indivíduos. Dessa forma, esse macho pode postergar os possíveis custos oriundos do combate para um momento no qual esses custos não afetariam tanto o sucesso reprodutivo futuro. Alternativamente, machos mais velhos e experientes podem, em determinadas situações, ser menos prejudicados se não conseguirem territórios.

### **Modelo de Estudo: *Hamadryas amphinome* (Linnaeus, 1767)**

As borboletas do gênero neotropical *Hamadryas* Hübner (Nymphalidae; Biblidinae) compreendem 20 espécies conhecidas, as quais ocorrem geralmente em clareiras e bordas de matas (Jenkins 1983). As borboletas adultas exibem um voo rápido e errático (Young & Borkin 1985), e frequentemente pousam em troncos ou ramos grandes de árvores, com a cabeça virada para baixo e as asas abertas contra o substrato, em posição horizontal (Godman & Salvin 1883; Ross 1963). As diferentes espécies geralmente escolhem poleiros onde a coloração do substrato as mantenha crípticas (Monge-Nájera *et al.* 1998). Os adultos se alimentam de seiva que escorre de lesões em troncos de árvores e também de frutos em decomposição, caídos no solo (Muysshondt & Muysshondt 1975a; Young & Borkin 1985; Monge-Nájera *et al.* 1998). A oviposição se concentra na estação chuvosa, época em que as plantas hospedeiras, trepadeiras do gênero *Dalechampia* (Euphorbiaceae), estão em pleno crescimento (Young 1974; Young & Borkin 1985).

O gênero *Hamadryas* há muito tempo tem sido alvo de observações comportamentais (Godman & Salvin 1883; Darwin 1871). Charles Darwin, durante sua viagem pelo Brasil, notou o hábito de *H. feronia* em produzir sons (Darwin 1871: p. 387). A produção de som (estalos) no gênero *Hamadryas* é uma característica exclusiva dos machos, e foi registrada em oito das vinte espécies descritas (Garzón-Orduña 2012). Existem evidências de que os sons emitidos pelos machos são produzidos pelas asas anteriores, onde veias

intumescidas localizadas na porção distal da célula discal colidem durante o voo, produzindo estalos através de percussão (Otero 1990; Monge-Nájera & Hernández 1991; Monge-Nájera *et al.* 1998). Por outro lado, em *H. feronia*, o mecanismo de produção dos estalos parece ser diferente, estando relacionado com a deformação da membrana alar em uma região específica de cada uma das asas anteriores (Yack *et al.* 2000).

A produção de sons audíveis para seres humanos em várias espécies de borboletas (mais de 50, incluindo o gênero *Hamadryas*) tem sido associada, por diferentes autores, a comportamentos de defesa contra predadores, defesa territorial, cortejo e/ou reconhecimento sexual (Kane 1982; Monge-Nájera *et al.* 1998; Marini-Filho & Benson 2010; Garzón-Orduña 2012). Assim, é possível que os estalos desempenhem mais do que uma função em *Hamadryas* (Yack *et al.* 2000).

Machos de várias espécies do gênero *Hamadryas* voam de seus poleiros para atacar ‘intrusos’, sejam indivíduos coespecíficos (que são perseguidos), ou outras espécies de borboletas e animais (Monge-Nájera *et al.* 1998; obs. pess.). Já foram observados machos de *Hamadryas* investindo contra folhas caindo, ou mesmo carros passando próximos aos territórios (Monge-Nájera *et al.* 1998; Yack *et al.* 2000). Aparentemente, os machos são sensíveis a qualquer movimentação que aconteça em local próximo à árvore territorial, sendo que o ataque ocorre antes do reconhecimento da natureza do objeto intruso. Comportamentos agressivos direcionados a diferentes organismos e objetos podem ser o resultado de uma acuidade visual pobre (Bitzer & Shaw 1979).

Por muito tempo, as borboletas do gênero *Hamadryas* foram consideradas espécies não territoriais, como *H. februa* e *H. guatemalena* (Ross 1963). Darwin (1871) observou perseguições entre indivíduos de *H. feronia*, mas considerou que essas interações representassem apenas eventos de cortejo entre machos e fêmeas. No entanto, evidências mais recentes indicam que várias espécies de *Hamadryas* podem defender fontes de alimentação contra intrusos (Marini-Filho & Benson 2010) e até mesmo territórios de acasalamento (Monge-Nájera *et al.* 1998), porém sem caracterização etológica. Assim, ainda inexistem estudos que comprovem, ou descrevam adequadamente, a suposta territorialidade nesse gênero de borboletas.

A espécie *Hamadryas amphinome* (Linnaeus, 1767) (espécie tipo do gênero *Hamadryas* e material do presente estudo), também conhecida como estaladeira-vermelha, possui uma coloração distinta de qualquer outra no local de estudo, ou mesmo de qualquer outra na região sudeste do Brasil (Figuras 1 e 2). Em *H. amphinome*, a face dorsal das asas

apresenta tons mesclados de preto e azul iridescente, enquanto a face ventral apresenta coloração em tons de vermelho e laranja.



Figura 1: Vista dorsal de *Hamadryas amphinome* alimentando-se de seiva que está escorrendo de um ramo. A face superior das asas é azul iridescente mesclado com tons de preto. Note as faixas brancas na região pós-discal, também conhecidas como máculas (Garzon-Orduña 2012). A borboleta em segundo plano é *Opsiphanes invirae*.



Figura 2: Vista ventral de *Hamadryas amphinome* pousada com as asas fechadas. A face inferior das asas (principalmente das asas posteriores) possui uma coloração vermelho-alaranjada.

Em El Salvador, os ovos de *H. amphinome* são colocados uns sobre os outros (formando pequenas colunas), na face abaxial das folhas da trepadeira *Dalechampia scandens* L. (Euphorbiaceae; Muyschondt & Muyschondt 1975b). O desenvolvimento total dos indivíduos (do ovo até o adulto) leva de 27 a 35 dias e as larvas possuem hábito gregário, permanecendo juntas em uma mesma folha da planta hospedeira (Muyschondt & Muyschondt 1975b). É interessante notar que os adultos mantêm parte do comportamento gregário das larvas, pois eles têm o hábito de se agrupar nos ramos de árvores logo antes do pôr do sol (obs. pess.). O hábito gregário das larvas e a coloração comparativamente conspicua do adulto (vermelho e azul) indicam que a espécie é aposemática, como confirmado por Chai (1988) na Costa Rica. No entanto, o comportamento arisco e evasivo de *H. amphinome*, associado ao padrão críptico de coloração da face superior das asas, sugere que essa espécie seja apenas parcialmente impalatável (Chai 1988).

Em *H. amphinome*, não há dimorfismo sexual, mas somente os machos produzem estalos característicos durante interações aéreas com coespecíficos (Muyschondt & Muyschondt

1975b). Iniciamos o presente estudo após observações preliminares indicarem que os machos de *H. amphinome* defendem territórios de acasalamento enquanto empoleirados nos ramos altos de árvores emergentes no local de estudo.

### **Objetivos**

Este trabalho está dividido em duas partes. No capítulo 1, caracterizamos o comportamento territorial de *H. amphinome* com base em observações de campo de indivíduos previamente marcados. No capítulo 2, avaliamos se o comprimento alar, a massa e o desgaste alar (idade) dos machos influenciam seu status (se residentes, ou intrusos) e seu sucesso em disputas territoriais. Avaliamos também se o desgaste alar influencia o tempo de permanência dos indivíduos perdedores em interações agonísticas, e investigamos a estrutura e dinâmica das disputas à luz de algumas previsões derivadas da teoria evolutiva dos jogos.

**REFERÊNCIAS**

- Alcock J (1981) Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 309-317.
- Alcock J (1983) Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak, *Atlides halesus* (Lepidoptera, Lycaenidae): Convergent evolution with a pompilid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13: 57-62.
- Alcock J (2005) *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 8<sup>a</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Alcock J & Bailey WJ (1997) Success in territorial defence by male tarantula hawk wasps *Hemipepsis ustulata*: the role of residency. *Ecological Entomology*, 22: 377-383.
- Alcock J & O'Neill KM (1986) Density-dependent mating tactics in the Grey hairstreak, *Strymon melinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Zoology*, 209: 105-113.
- Andersson M (1982) Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299: 818-820.
- Andersson M (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arnott G & Elwood RW (2009) Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77: 991-1004.
- Baker RR (1972) Territorial behavior of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 41: 453-469.
- Baker RR (1983) Insect territoriality. *Annual Review of Entomology*, 28: 65-89.
- Bateman AJ (1948) Inter-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.

- Batchelor TP & Briffa M (2010) Influences on resource-holding potential during dangerous group contests between wood ants. *Animal Behaviour*, 80: 443-449.
- Bennett VJ, Smith WP & Betts MG (2012) Evidence for mate guarding behavior in the Taylor's checkerspot butterfly. *Journal of Insect Behavior*, 25: 183-196.
- Bergman M, Olofsson M & Wiklund C (2010) Contest outcome in a territorial butterfly: The role of motivation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 3027-3033.
- Bitzer RJ & Shaw KC (1979) Territorial behavior of the red admiral, *Vanessa atalanta* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 18: 36-49.
- Briffa M & Hardy ICW (2013) Introduction to animal contests. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 1-4. Cambridge University Press, Cambridge.
- Briffa M, Hardy ICW, Gammell MP, Jennings DJ, Clarke DD & Goubault M (2013) Analysis of animal contest data. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 47-85. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brown JL (1975) *The Evolution of Behavior*. Norton, New York, NY.
- Carvalho MRM (2011) Disputas físicas e territorialidade na borboleta *Actinote pellenea* (Hübner, 1821) (Nymphalidae, Acraeinae). Tese (mestrado), Universidade Estadual de Campinas. 65p.
- Cassini MH (1999) The evolution of reproductive systems in pinnipeds. *Behavioral Ecology*, 10: 612-616.
- Chai P (1988) Wing coloration of free-flying neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. *Biotropica*, 20: 20-30.

- Chaves GW, Pato CEG & Benson WW (2006) Complex non-aerial contests in the lekking butterfly *Charis cadytis* (Riodinidae). *Journal of Insect Behavior*, 19: 179-196.
- Clutton-Brock TH & Albon SD (1979) The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69: 145-170.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Gibson RM, Guinness FE (1979) The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behavior*, 27: 211-225.
- Collingwood C (1868) *Rambles of a naturalist on the shores and waters of the China sea: being observations in natural history during a voyage to China, Formosa, Borneo, Singapore, etc., made in her majesty's vessel in 1866 and 1867*. John Murray, London.
- Cordero CR & Soberón J (1990) Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behavior*, 3: 719-732.
- Darwin CR (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres.
- Davies NB (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: The resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.
- Davies NB, Krebs JR & West AS (2012) *An Introduction to Behavioural Ecology*, 4<sup>a</sup> ed. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Deinert EI, Longino JT & Gilbert LE (1994) Mate competition in butterflies. *Nature*, 370: 23-24.
- DeVries PJ (1978) Observations on the apparent lek behavior in Costa Rican rainforest *Perrhybris pyrrrha* Cramer (Pieridae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 17: 142-144.

- Dodson G & Yeates D (1990) The mating system of a bee fly (Diptera: Bombyliidae). II. Factors affecting male territorial and mating success. *Journal of Insect Behavior*, 3: 619-636.
- Eff D (1962) A little about the little-known *Papilio indra minori*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 16: 137-143.
- Elwood RW & Arnott G (2012) Understanding how animals fight with Lloyd Morgan's canon. *Animal Behaviour*, 84: 1095-1102.
- Emlen ST & Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Enquist M & Leimar O (1983) Evolution of fighting behavior – Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387-410.
- Enquist M, Leimar O, Ljungberg T, Mallner Y & Segerdahl N (1990) A test of the sequential assessment game: Fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, 40: 1-14.
- Estrada C, Yildizhan S, Schulz S & Gilbert LE (2010) Sex-specific chemical cues from immatures facilitate the evolution of mate guarding in *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 407-413.
- Fischer K & Fiedler K (2001) Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour*, 61: 723-732.
- Fitzpatrick SM & Wellington WG (1983) Insect territoriality. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 471-486.
- Freitas AVL, Benson WW, Marini-Filho OJ & De Carvalho RM (1997) Territoriality by the dawn's early light: The Neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassoliniinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 34: 14-20.

- Garzón-Orduña IJ (2012) Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 37: 84-101.
- Gilbert LE (1976) Postmating female odor in *Heliconius* butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac?. *Science*, 193: 419-420.
- Godman FD & Salvin O (1883) *Biologia Centrali-americana: Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*, Volume 1. Taylor & Francis, London.
- Grafen A (1987) The logic of divisively asymmetric contests: Respect for ownership and the desperado effect. *Animal Behaviour*, 35: 462-467.
- Hamilton WD (1979) Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. Em: MS Blum & NA Blum (eds.) *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*, pp. 167-220. Academic Press, Londres.
- Hernández MIM & Benson WW (1998) Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): A paradoxical strategy? *Animal Behaviour*, 56: 533-540.
- Höglund J & Alatalo RV (1995) *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Huntingford FA, Taylor AC, Smith IP & Thorpe KE (1995) Behavioural and physiological studies of aggression in swimming crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193: 21-39.
- Ide JY (2004) Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research*, 19: 189-196.
- Jenkins D (1983) Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum*, 81: 1-146.

- Jones AG, Rosenqvist G, Berglund A & Avise JC (2005) The measurement of sexual selection using Bateman's Principles: An experimental test in the sex-role-reversed pipefish *Syngnathus typhle*. *Integrative and Comparative Biology*, 45: 874-884.
- Kane S (1982) Notes on the acoustic signals of a neotropical satyrid butterfly. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 36: 200-206.
- Kemp DJ (2002) Sexual selection constrained by life history in a butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269: 1341-1345.
- Kemp DJ (2003) Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): Age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 7-13.
- Kemp DJ (2005) Contrasting lifetime patterns of territorial success in the nymphalid butterflies *Hypolimnys bolina* and *Melanitis leda*: A question of flight physiology? *Australian Journal of Zoology*, 53: 361-367.
- Kemp DJ (2006) Ageing, reproductive value, and the evolution of lifetime fighting behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 565-578.
- Kemp DJ (2013) Contest behaviour in butterflies: Fighting without weapons. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 134-146. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kemp DJ & Alcock J (2003) Lifetime resource utilization, flight physiology, and the evolution of contest competition in territorial insects. *The American Naturalist*, 162: 290-301.
- Kemp DJ & Wiklund C (2001) Fighting without weaponry: A review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 429-442.
- Kemp DJ & Wiklund C (2004) Residency effects in animal contests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: 1707-1712.

- Kemp DJ, Wiklund C & Van Dyck H (2006) Contest behaviour in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): Seasonal phenotypic plasticity and the functional significance of flight performance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 403-411.
- Lederhouse RC (1982) Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 109-118.
- Lederhouse RC, Codella SG, Grossmueller DW & Maccarone AD (1992) Host plant-based territoriality in the white peacock butterfly, *Anartia jatrophae* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Journal of Insect Behavior*, 5: 721-728.
- Lederhouse RC & Scriber JM (1996) Intrasexual selection constrains the evolution of the dorsal color pattern of male black swallowtail butterflies, *Papilio polyxenes*. *Evolution*, 50: 717-722.
- Lehnert MS, Emmel TC & Garraway E (2013) Male-male interactions in the endangered homerus swallowtail, *Papilio homerus* (Lepidoptera: Papilionidae), in Jamaica. *Caribbean Journal of Science*, 47: 57-66.
- Marden JH & Waage JK (1990) Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39: 954-959.
- Marini-Filho OJ & Benson WW (2010) Use of sound and aerial chases in sexual recognition in Neotropical *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 5-12.
- Martínez-Lendeck N, Córdoba-Aguilar A & Serrano-Meneses MA (2007) Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the butterfly *Eumaeus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Ethology*, 25: 195-199.
- Maynard Smith J (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 209-221.

- Maynard Smith J (1976) Evolution and the theory of games. *American Scientist*, 64: 41-45.
- Maynard Smith J & Parker GA (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24: 159-175.
- Maynard Smith J & Price GR (1973) The logic of animal conflict. *Nature*, 246: 15-18.
- Mesterton-Gibbons M, Marden JH & Dugatkin LA (1996) On wars of attrition without assessment. *Journal of Theoretical Biology*, 181: 65-83.
- Monge-Nájera J & Hernández F (1991) A morphological search for the sound mechanism of *Hamadryas* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 30: 196-208.
- Monge-Nájera J, Hernández F, González MI, Soley J, Araya J & Zolla S (1998) Spatial distribution, territoriality and sound production by tropical cryptic butterflies (*Hamadryas*, Lepidoptera: Nymphalidae): Implications for the “industrial melanism” debate. *Revista de Biología Tropical*, 46: 297-330.
- Morehouse NI & Rutowski RL (2010) In the eyes of the beholders: female choice and avian predation risk associated with an exaggerated male butterfly color. *American Naturalist*, 176: 768-784.
- Muyshondt A & Muyshondt Jr A (1975a) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I B.: *Hamadryas februa* (Nymphalidae-Hamadryadinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 83: 157-169.
- Muyshondt A & Muyshondt Jr A (1975b) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III B.: *Hamadryas amphinome* L. (Nymphalidae-Hamadryadinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 83: 181-191.
- Opie C, Atkinson QD & Shultz S (2012) The evolutionary history of primate mating systems. *Communicative & Integrative Biology*, 5: 458-461.

- Otero LD (1990) The stridulatory organ in *Hamadryas* (Nymphalidae): Preliminary observations. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 44: 285-288.
- Otronen M (1988) The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Annales Zoologici Fennici*, 25: 191-201.
- Painter KJ (2014) Multiscale models for movement in oriented environments and their application to hilltopping in butterflies. *Theoretical Ecology*, 7: 53-75.
- Parker GA (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 223-243.
- Parker GA (2013) A personal history of the development of animal contest theory and its role in the 1970s. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. XI-XX. Cambridge University Press, Cambridge.
- Payne RJH (1998) Gradually escalating fights and displays: The cumulative assessment model. *Animal Behaviour*, 56: 651-662.
- Payne RJH & Pagel M (1996) Escalation and time costs in displays of endurance. *Journal of Theoretical Biology*, 183: 185-193.
- Peixoto PEC & Benson WW (2008) Body mass and not wing length predicts territorial success in a tropical satyrinae butterfly. *Ethology*, 114: 1069-1077.
- Peixoto PEC & Benson WW (2011) Fat and body mass predict residency status in two tropical satyrine butterflies. *Ethology*, 117: 722-730.
- Peixoto PEC & Benson WW (2012) Influence of previous residency and body mass in the territorial contests of the butterfly *Hermeuptychia fallax* (Lepidoptera: Satyrinae). *Journal of Ethology*, 30: 61-68.

- Peixoto PEC & Mendoza-Cuenca L (2013) Territorial mating systems in butterflies: What we know and what neotropical species can show. Em: RH Macedo & G Machado (eds.) *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*, pp. 85-113. Academic Press, Waltham, MA.
- Pinheiro CE (1990) Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) in western Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29: 134-142.
- Post W (1992) Dominance and mating success in male boat-tailed grackles. *Animal Behaviour*, 44: 917-929.
- Riechert SE (1986) Spider fights as a test of evolutionary game theory: The behavioral differences between two populations of the same species can be largely predicted and explained by game theory. *American Scientist*, 74: 604-610.
- Riechert SE (2013) Maynard Smith & Parker's (1976) rule book for animal contests, mostly. *Animal Behaviour*, 86: 3-9.
- Rosenberg RH & Enquist M (1991) Contest behavior in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): The effect of size and residency. *Animal Behaviour*, 42: 805-811.
- Ross G (1963) Evidence for lack of territoriality in two species of *Hamadryas* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 2: 241-246.
- Rutowski RL (1984) Sexual selection and the evolution of butterfly mating behaviour. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 23: 125-142.
- Rutowski RL (1991) The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist*, 138: 1121-1139.

- Rutowski RL & Gilchrist GW (1988) Male mate locating behavior in the desert hackberry butterfly, *Asterocampa leilia* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 1-12.
- Scott JA (1974) Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist*, 91: 103-117.
- Shields O (1967) Hilltopping: An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 6: 69-178.
- Shuster SM & Wade MJ (2003) *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Stutt AD & Willmer P (1998) Territorial defense in speckled wood butterflies: Do the hottest males always win? *Animal Behaviour*, 55: 1341-1347.
- Takeuchi T (2006) Matter of size or matter of residency experience? Territorial contest in a green hairstreak, *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ethology*, 112: 293-299.
- Taylor PW & Elwood RW (2003) The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour*, 65: 1195-1202.
- Tinbergen N (1951) *The Study of Instinct*. Clarendon Press, Oxford.
- Tinbergen N (1953) Fighting and threat in animals. *New Biology*, 14: 9-23.
- Thornhill R & Alcock J (1983) *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. Em: B Campbell (ed.) *Sexual Selection and The Descent of Man*, pp. 139-179. Aldine, Chicago, IL.

- Vieira MC & Peixoto PE (2013) Winners and losers: A meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. *Functional Ecology*, 27: 305-313.
- Webster MS (1994) Female-defence polygyny in a Neotropical bird, the Montezuma oropendola. *Animal Behaviour*, 48: 779-794.
- Webster MS & Robinson SK (1999) Courtship disruptions and male mating strategies: Examples from female-defense mating systems. *The American Naturalist*, 154: 717-729.
- Wickman P-O (1985) Territorial defense and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera, Satyridae). *Animal Behaviour*, 33: 1162-1168.
- Wickman P-O (1992a) Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Animal Behaviour*, 44: 141-148.
- Wickman P-O (1992b) Sexual selection and butterfly design – A comparative study. *Evolution*, 46: 1525-1536.
- Wickman P-O & Wiklund C (1983) Territorial defense and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour*, 31: 1206-1216.
- Williams RB (1991) Acrorhagi, catch tentacles and sweeper tentacles: A synopsis of 'aggression' of actiniarian and scleractinian Cnidaria. *Hydrobiologia*, 216/217: 539-545.
- Wilson EO (1975) *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wiklund C (2003) Sexual selection and the evolution of butterfly mating systems. Em: CL Boggs, WB Watt & PR Ehrlich (eds.) *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*, pp 67-90. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Yack JE, Otero LD, Dawson JW, Surlykke A & Fullard JH (2000) Sound production and hearing in the blue cracker butterfly *Hamadryas feronia* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Venezuela. *The Journal of Experimental Biology*, 203: 3689–3702.

Young AM (1974) On the biology of *Hamadryas februa* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Guanacaste, Costa Rica. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 76: 380-393.

Young AM & Borkin SS (1985) Natural history notes for some *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Nymphalinae; Aegeronini) in northwestern Costa Rica during the tropical dry season. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 39: 229-235.

# CAPÍTULO 1

Características da defesa de territórios de acasalamento e o papel de restrições térmicas na atividade territorial de *Hamadryas amphinome*

## INTRODUÇÃO

Em borboletas, as estratégias de encontro de parceiros dos machos podem ser divididas em duas categorias (Scott 1974; Wiklund 2003): busca ativa (*patrolling*); e senta-e-espera (*perching*). Na busca ativa, os machos gastam boa parte do seu tempo em voo, procurando por fêmeas receptivas em grandes áreas de hábitat (*e.g.* Wiklund 1977; Wickman 1992). Já no comportamento de senta-e-espera, os machos ficam pousados em pontos estratégicos, enquanto esperam as fêmeas passarem por perto (*e.g.* Davis 1978; Bitzer & Shaw 1979).

Em espécies nas quais os machos empregam a estratégia do tipo senta-e-espera, os indivíduos podem defender uma área ao redor dos poleiros ocupados contra a aproximação de coespecíficos, o que caracteriza sistemas de acasalamento com defesa territorial (Emlen & Oring 1977). O comportamento territorial é comum em muitas espécies de animais, incluindo várias ordens de insetos, nas quais os indivíduos podem defender recursos alimentares, fêmeas, ou sítios de acasalamento (Baker 1983; Fitzpatrick & Wellington 1983; Thornhill & Alcock 1983; Alcock & O'Neill 1987).

A defesa de sítios de acasalamento que não apresentam recursos usados pelas fêmeas é muito comum em espécies de borboletas territoriais (Rutowski 1991). Em tais casos, as fêmeas visitam esses 'pontos de encontro' (*landmarks*) defendidos pelos machos apenas com o objetivo de obter cópulas, não havendo alimentação, ou oviposição nessas áreas (Alcock & Gwynne 1988; Cordero & Soberón 1990; Takeuchi & Imafuku 2005). Os territórios de acasalamento desprovidos de recursos são estabelecidos em locais com características conspícuas, de modo a facilitar o encontro com fêmeas (Rutowski 1984), como 'topos de morros' (*hilltopping*; Shields 1967; Alcock 1987), manchas de sol no subosque (Davis 1978), áreas abertas com solo exposto (Rutowski 1991*b*), vegetação ao longo de estradas (Freitas *et al.* 1997), bordas de florestas e clareiras (Takeuchi & Imafuku 2005; Peixoto & Benson 2011), copas de árvores em florestas (Benson *et al.* 1989) e fundo de vales e ravinas (Braby & Nishida 2011).

As características comportamentais dos machos durante o período de defesa territorial, como os horários das disputas, a escolha dos territórios e o posicionamento do corpo nos poleiros, podem ser influenciadas por vários fatores abióticos, como a temperatura do ar, a irradiação solar e a facilidade de detectar as fêmeas visualmente (Rutowski *et al.* 1994; Ide 2002, 2010; Bergman & Wiklund 2009).

Como borboletas são organismos ectotérmicos, as condições climáticas são importantes na determinação do padrão temporal de procura por parceiros sexuais, visto que esses insetos precisam manter uma temperatura corporal ótima (entre 28 °C e 42 °C) para desempenhar tal atividade (Kingsolver 1985). Borboletas aumentam sua temperatura corporal ficando expostas ao sol (*basking*), de forma que ocorre ganho de calor por meio da radiação solar direta, enquanto possíveis perdas por convecção são minimizadas (Clench 1966). No caso de espécies de borboletas territoriais, a escolha dos poleiros, a posição das asas (abertas, ou fechadas) e o posicionamento do corpo em relação aos raios solares são comportamentos que podem ser alterados pelos machos com o objetivo de manter uma temperatura corporal ótima durante o período de defesa (Rutowski *et al.* 1994).

Embora variáveis abióticas, como as condições climáticas, sejam relevantes na determinação das características do comportamento territorial (Bitzer & Shaw 1995; Rutowski *et al.* 1996), variáveis bióticas, como a faixa temporal de atividade das fêmeas, também são importantes (Kemp & Rutowski 2001). O período de atividade de fêmeas receptivas pode ser restrito a poucas horas durante o dia, ou elas podem visitar os locais de defesa apenas em certos horários, dessa forma selecionando a faixa temporal em que os machos exibem o comportamento territorial (Thornhill & Alcock 1983; Rutowski *et al.* 1996; Kemp & Rutowski 2001; Peixoto & Benson 2009a).

Durante o período de defesa territorial, os machos geralmente se envolvem em disputas pela posse dos sítios de acasalamento, as quais são caracterizadas por exibições aéreas sem contato físico (Kemp & Wiklund 2001). Essas exibições envolvem uma conjunção de diversas manobras aéreas, como perseguições verticais, horizontais e voos em espiral, durante as quais as disputas são resolvidas (Davies 1978; Wickman & Wiklund 1983; Kemp 2013). No entanto, em alguns casos, interações agonísticas envolvendo contato físico, como ‘choques’ e ‘empurrões’, por exemplo, foram registradas (Eff 1962; Pinheiro 1990; Chaves *et al.* 2006), indicando que injúrias podem ter um papel na resolução de disputas em algumas espécies de borboletas territoriais.

As emissões sonoras (estalos) ainda enigmáticas das borboletas neotropicais do gênero *Hamadryas* Hübner (Nymphalidae; Biblidinae) têm despertado, ao longo dos anos, o interesse de muitos naturalistas e pesquisadores (Darwin 1871; Godman & Salvin 1883; Ross 1963; Muyschondt & Muyschondt 1975b; Otero 1990; Monge-Nájera *et al.* 1998; Yack *et al.* 2000; Marini-Filho & Benson 2010; Garzón-Orduña 2012). Juntamente com as especulações sobre os possíveis papéis dos estalos, foi discutida a possibilidade de existir territorialidade em *Hamadryas*, embora isso nunca tenha sido comprovado.

Anos antes de se obter evidências de que qualquer espécie de borboleta fosse territorial (veja Baker 1983), Ross (1963), baseado em observações comportamentais de duas espécies de *Hamadryas*, argumentou que as especulações na literatura mais antiga sugerindo a existência de territorialidade foram falhas, e que a defesa de territórios não existia nessas borboletas. Marini-Filho (1996), conduzindo observações comportamentais realizadas em uma gaiola experimental, documentou a defesa de recursos alimentares (seiva que escorre de troncos danificados) em seis espécies de *Hamadryas*, sem observar qualquer sinal de defesa de territórios de acasalamento.

Os primeiros dados sistemáticos sugerindo a existência de defesa de territórios de acasalamento em *Hamadryas* foram apresentados por Monge-Nájera *et al.* (1998). A defesa territorial foi evidenciada, nesse estudo, pela ocupação de um poleiro territorial por um segundo macho, quando o dono original era removido. Entretanto, o estudo não informa a(s) espécie(s) de *Hamadryas* estudada(s) nos experimentos de remoção do residente, não menciona o tempo de residência dos machos, ou se os indivíduos marcados retornam em dias sucessivos. Eles apresentam dados referentes à espécie *H. feronia* (apenas), indicando que, em um mesmo dia, é usual que mais de um macho, em horários diferentes, frequente uma mesma árvore. O mesmo estudo também menciona que, em *H. guatemalena*, os dois machos participantes de uma interação aérea normalmente permanecem na mesma árvore poleiro (sete de doze registros), enquanto em *H. glauconome*, apenas um macho permanece no território (apenas quatro observações de interações agonísticas).

Além de apresentar observações parceladas entre várias espécies, Monge-Nájera *et al.* (1998) não apresentam informações sobre a permanência de machos ao longo de interações sucessivas ou, como já mencionado, em dias diferentes. Além dos estudos relatados acima, não existem investigações sobre as atividades reprodutivas dentro do gênero. Adicionalmente, Yack *et al.* (2000), em uma revisão das possíveis funções dos estalos em *Hamadryas*, não expõem a territorialidade como um fato confirmado para o gênero.

Neste estudo, procuramos caracterizar o comportamento de defesa de territórios de acasalamento na espécie *Hamadryas amphinome* Linnaeus, popularmente conhecida como estaladeira-vermelha. Embora os indivíduos de várias espécies de *Hamadryas* defendam fontes de alimentação (Marini-Filho & Benson 2010), não existem estudos sistemáticos que comprovem que machos de qualquer espécie dentro do gênero exibam comportamento de defesa de territórios de acasalamento.

Além da descrição do comportamento territorial dos machos de *H. amphinome*, procuramos responder quatro perguntas relacionadas às restrições térmicas da atividade de

defesa territorial nessa espécie. Primeiro, em que faixa de temperatura os indivíduos se envolvem em disputas? Segundo, os machos residentes exibem alguma preferência de orientação nos poleiros, relativa aos pontos cardeais? Terceiro, se existe uma preferência, esta muda ao longo do dia, ou ao longo do ano? E quarto, se existe uma preferência de orientação dos machos nos poleiros, ela se correlaciona ao azimute solar? Esperamos que os machos de *H. amphinome* não se envolvam em interações agonísticas quando a temperatura máxima diária estiver abaixo de um limiar ótimo para a espécie. Esperamos também que os indivíduos exibam uma preferência de orientação nos poleiros que se altere ao longo do dia e ao longo do ano (tendo em vista as mudanças na posição do sol e das estações), e que a preferência de orientação esteja correlacionada ao azimute solar, haja vista a dependência de organismos ectotérmicos às condições climáticas (Kingsolver 1985; Ide 2002).

## MATERIAIS E MÉTODOS

### 1 – Espécie de Estudo

O gênero neotropical *Hamadryas* Hübner compreende vinte espécies distribuídas desde o sul dos EUA até o norte da Argentina (Jenkins 1983). Elas ocorrem em clareiras e bordas de matas, onde são encontradas pousadas em troncos e galhos de árvores com as asas abertas sobre o substrato (Monge-Nájera *et al.* 1998; Garzón-Orduña 2012). As borboletas adultas se alimentam de seiva e frutos em decomposição (Muyschondt & Muyschondt 1975a; Young & Borkin 1985; Monge-Nájera *et al.* 1998). No Brasil, as fêmeas ovipõem em trepadeiras do gênero *Dalechampia*, como *D. tryphylla* (Muyschondt & Muyschondt 1975b) e *D. pentaphylla* (Freitas AVL, com. pess.). Machos da espécie *H. amphinome* podem ser vistos em interações aéreas com coespecíficos, caracterizadas pela emissão de estalos (Monge-Nájera *et al.* 1998). As borboletas apresentam coloração conspícua (Chai 1988) e não há dimorfismo sexual, embora apenas os machos sejam capazes de produzir sons (Marini-Filho & Benson 2010).

### 2 – Área de Estudo e Territórios Observados

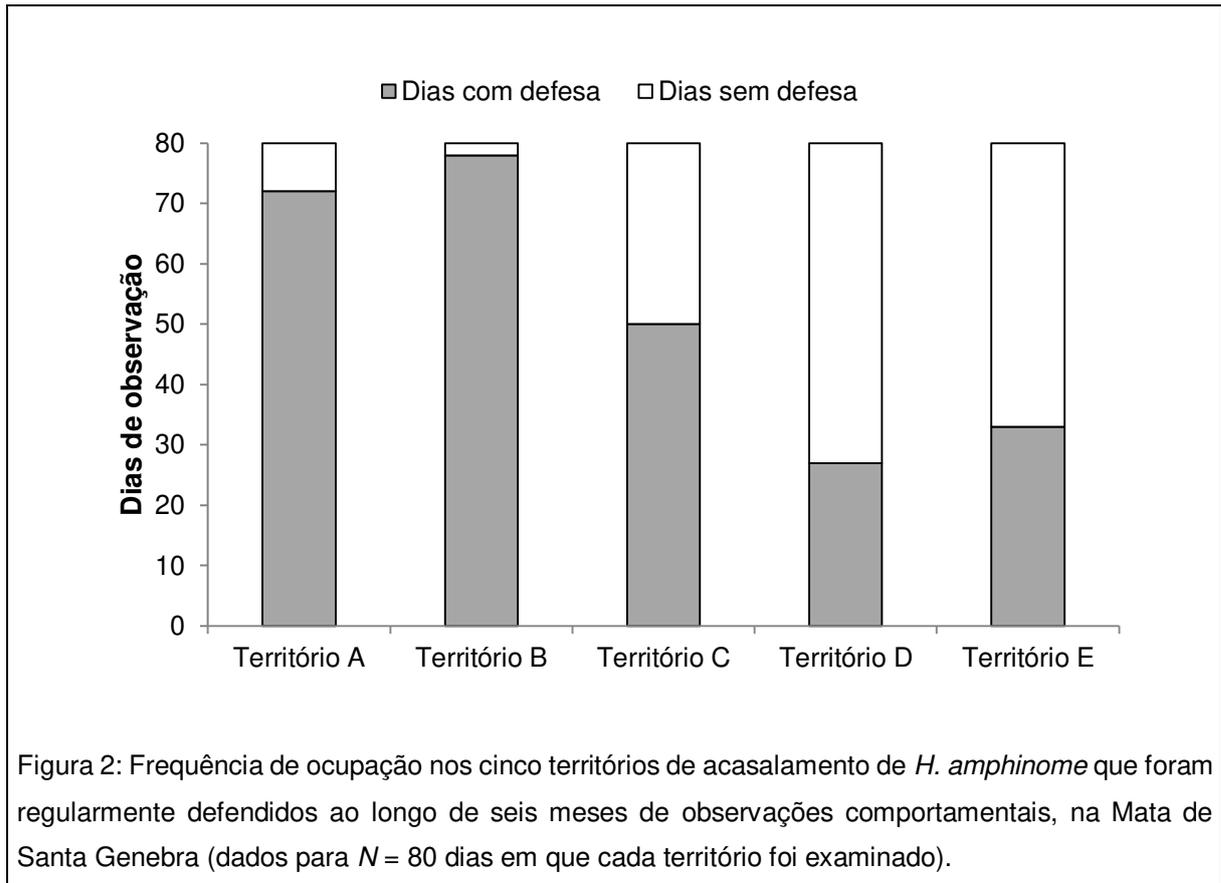
Realizamos o presente estudo na Reserva Municipal de Santa Genebra, localizada no município de Campinas, estado de São Paulo (entrada da reserva: 22°49'45" S e 47°06'33" O). A Reserva Municipal de Santa Genebra é um fragmento de Mata Atlântica perturbado, em área urbana, cuja formação vegetal predominante é a floresta estacional semidecídua. A reserva, com cerca de 250 ha de área, tem uma altitude média de 600 m (Guaratini *et al.* 2008). O local apresenta temperatura anual média de 22,4 °C e pluviosidade média de 1425 mm (CEPAGRI). O clima da região se enquadra na categoria Cwa (verões quentes e úmidos e invernos frios e secos; Köppen 1948). As espécies de *Hamadryas* que ocorrem na Mata de Santa Genebra são *H. amphinome*, *H. arete*, *H. epinome*, *H. februa* e *H. feronia* (Pettirossi 2009; obs. pess.).

Conduzimos as observações comportamentais e a captura e marcação dos indivíduos em locais próximos à entrada da reserva. Identificamos onze sítios usados como territórios de acasalamento por *H. amphinome*. Esses locais se distribuíram ao redor da entrada da reserva e ao longo do perímetro da Mata de Santa Genebra. Apenas cinco territórios (A, B, C, D e E), dos onze identificados, foram defendidos com mais regularidade

na área de estudo (Figura 1). Os poleiros dos territórios principais (loais onde se concentraram a maioria das observações) localizaram-se ao redor de duas árvores de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*), separadas por cerca de 20 m (territórios A e B). Os demais territórios centralizaram em árvores de diversas espécies. Os territórios A e B foram alvo de mais observações durante o estudo, pois apresentaram pelo menos um macho residente em quase todos os dias em que foram feitas observações comportamentais (Figura 2) e, aparentemente, são semelhantes aos outros territórios.



Figura 1: Localização dos territórios de acasalamento defendidos por machos de *H. amphinome* na área de estudo, próximo à entrada da Mata de Santa Genebra. Apenas os pontos indicados por letras foram defendidos com regularidade. Enquanto os territórios A, B, C e D localizam-se na borda da mata, o território E foi estabelecido em frente a uma clareira.



### 3 – Captura e Marcação dos Indivíduos

Para permitir a identificação dos indivíduos, capturamos as borboletas com uma rede entomológica em locais próximos à entrada da reserva (a uma distância não superior a 300 m) e marcamos machos e fêmeas com tinta de aeromodelismo e caneta de tinta permanente. Capturamos, marcamos e fotografamos 260 indivíduos, sendo 180 machos e 80 fêmeas, entre maio de 2010 e junho de 2011.

Marcamos os machos com tinta de aeromodelismo não tóxica (Testors®; Figura 3) para reconhecimento posterior com o auxílio de binóculos (Vivitar®, 8 x 32 mm), sem que fosse necessário recapturá-los. Manchas coloridas, desenhadas nas faixas brancas (máculas; Garzon-Orduña 2012) localizadas na região pós-discal de uma ou ambas as faces dorsais das asas anteriores (ou próximas delas), permitiu-nos produzir 15 marcas distintas para cada cor de tinta usada sozinha (vermelha, amarela, ou branca). Além disso, combinando as três cores (com até três marcas por indivíduo), conseguimos produzir até 210 possibilidades de marcas distintas. Marcamos as fêmeas com números e letras desenhados com canetas de tinta permanente (Figura 4): a asa anterior direita foi marcada com a letra 'F' e a asa anterior esquerda foi marcada com um número individual. Uma vez que os sexos não diferem

marcadamente no padrão de coloração, esse procedimento permitiu o reconhecimento imediato do sexo do indivíduo marcado. Após a marcação, fotografamos os indivíduos e os soltamos no local de captura, geralmente uma árvore próxima ao sítio de observação.

A captura e o manuseio podem causar um grande estresse às borboletas, prejudicando o estudo do seu comportamento (ver o caso de *Strymon melinus*, Alcock & O'Neill 1986). No entanto, para *H. amphinome*, a manipulação e o método de marcação parecem não apresentar efeito colateral persistente sobre os indivíduos. Do total de borboletas marcadas, 59% dos machos e 47% das fêmeas continuaram sendo avistados nos mesmos locais em observações posteriores.



Figura 3: Macho de *H. amphinome* solto em um tronco de árvore após ser marcado com um padrão único, usando tintas de aeromodelismo amarela e vermelha.



Figura 4: Fêmea de *H. amphinome* solta em um tronco de árvore após ser marcada com caneta de tinta permanente. A asa anterior direita leva a letra 'F', e asa anterior esquerda, o número '9'.

#### 4 – Observações do Comportamento Territorial

As observações do comportamento territorial de *H. amphinome* estenderam-se de fevereiro de 2010 até setembro de 2011, totalizando 157 dias de coleta de dados. As observações começaram diariamente por volta do meio-dia, bem antes da chegada dos machos residentes aos locais de defesa, e continuaram cerca de 30 minutos após as borboletas deixarem seus territórios, entre 15h e 16h. Também registramos os machos e fêmeas marcados, presentes na área de estudo, nos dias em que foram feitas as observações do comportamento territorial. Para fazer esse registro, realizávamos 2 varreduras diárias na área de estudo (distância não superior a 300 m da entrada da reserva): uma varredura era feita antes da chegada dos machos residentes aos seus territórios; e a outra varredura era feita após as borboletas deixarem os poleiros de defesa.

Embora machos e fêmeas de *H. amphinome* não sejam marcadamente diferentes em coloração, os sexos podem ser facilmente separados pelas diferenças de comportamento. As observações comportamentais dos machos residentes (marcados ou não marcados), usando o método do indivíduo focal (Altmann 1974; Setz 1991), envolveram o registro de:

- 1) Horário de início e término do período de defesa (chegada do macho residente à árvore central do território e sua partida do mesmo local);
- 2) Número de dias em que um macho ocupou o mesmo território (tempo de residência);
- 3) Ocorrência e horário das interações agonísticas;
- 4) Ocorrência de interações agonísticas interespecíficas;
- 5) Duração das disputas;
- 6) Padrão de manobras aéreas durante a disputa;
- 7) Ocorrência de eventuais toques entre os rivais durante uma disputa;
- 8) Ocorrência de estalos (ruídos audíveis característicos emitidos pelos machos);
- 9) Ocorrência e duração de patrulhas, as quais foram definidas como um voo sem motivo aparente (talvez de reconhecimento) pelo macho residente, ao redor da árvore central do território, sem se envolver em disputas;
- 10) Poleiros mais utilizados pelos machos residentes na árvore territorial;
- 11) Mudança de poleiros, ou de territórios, pelos machos residentes;
- 12) Orientação dos machos residentes relativa aos pontos cardeais, obtida com o uso de uma bússola (exemplo na Figura 5);
- 13) Altura dos poleiros territoriais, medida com uma 'trena eletrônica' (Leitz) com precisão em torno de 0,1 m;
- 14) Ocorrência de cortejos e cópulas, bem como sua duração.



Figura 5: Macho residente de *H. amphinome* (círculo amarelo) em um poleiro territorial no tronco de uma árvore (jequitibá-rosa). A borboleta se posiciona com a cabeça para baixo e as asas apressas à casca da árvore. O posicionamento relativo aos pontos cardeais é medido pela direção em que o indivíduo pousa no tronco.

## 5 – Classificação dos Machos

Para as análises sobre as características do comportamento territorial de *H. amphinome*, classificamos os machos capturados e marcados na área de estudo em duas categorias: residentes, ou intrusos. Os residentes são indivíduos que detêm a posse de poleiros em árvores emergentes, enquanto os intrusos são indivíduos desprovidos de territórios, que tentam ocupar os locais defendidos pelos residentes. Atribuímos a condição de residência a um macho que conseguisse ocupar um território desde o horário de pico de disputas até o final do período de defesa por pelo menos 1 dia. Dos 180 machos marcados, 50 foram considerados como residentes segundo o critério acima.

## 6 – A Influência da Temperatura na Defesa Territorial

A temperatura do ar é uma condição ambiental que pode limitar a atividade de animais ectotérmicos, como borboletas (Clench 1966; Vande Velde *et al.* 2011). Investigamos em que faixa de temperatura os machos de *H. amphinome* cessam a defesa de territórios de acasalamento. Usamos as temperaturas máximas diárias na análise, pois os machos defendem seus territórios à tarde, nos horários mais quentes do dia (ver Resultados). Obtivemos as temperaturas máximas a partir dos dados coletados pelo Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura (CEPAGRI; <http://www.cpa.unicamp.br/>), localizado a 4 km de distância em relação à entrada da Mata de Santa Genebra.

Na amostragem, consideramos os oito dias em que não ocorreu nenhuma disputa territorial e o tempo estava ensolarado (controlando, portanto, o possível efeito da luminosidade sobre o comportamento territorial). Embora tenhamos registrado, no total, quatorze dias sem disputas, apenas para oito desses dias temos certeza que o tempo estava ensolarado. Para cada um desses oito dias sem disputas, selecionamos um dia próximo e ensolarado (na mesma semana, ou mês) para o qual registramos pelo menos cinco disputas. Fizemos então uma análise de regressão logística entre a ocorrência de brigas e a temperatura máxima diária, de modo a obter uma estimativa para a faixa de temperatura mínima em que ocorrem disputas territoriais.

## 7 – Orientação dos Machos Residentes nos Poleiros Territoriais

Além da temperatura, a irradiação solar também é um fator importante para a atividade territorial dos machos de borboletas (Vande Velde *et al.* 2011). Assim, investigamos a preferência dos machos residentes em relação à orientação (relativa aos pontos cardeais) dos indivíduos quando pousados nos poleiros territoriais.

Conduzimos as análises dos dados de orientação dos residentes nos poleiros de defesa com o auxílio do software Oriana 4.01, após transformarmos os dados categóricos (N, NE, NO, E, O, S, SE, SO) em valores angulares (0°-360°, 45°, 315°, 90°, 270°, 180°, 135°, 225°). Além disso, corrigimos cada ângulo em 20° devido ao desvio magnético, ou seja, à diferença entre o norte magnético e o norte geográfico (declinação magnética) no local de estudo.

Para verificar se os machos apresentam alguma preferência de orientação em cada horário do dia, ou em cada mês, usamos o teste de *Rayleigh* ( $z$ ) para avaliar se a orientação

dos machos era estatisticamente diferente de uma distribuição uniforme. Para verificar se os ângulos médios de orientação dos machos residentes diferem ao longo do período territorial, ou entre os meses do ano ( $N = 1586$ ), usamos a análise de Chi-quadrado ( $\chi^2$ ). E por fim, para verificar se a orientação dos machos nos poleiros territoriais está correlacionada com a posição do sol em relação ao norte geográfico (azimute), fizemos uma análise de correlação circular (Zar 2010) entre os ângulos médios de orientação dos machos residentes em seus poleiros e os azimutes solares em diferentes horários do dia e meses do ano ( $N = 41$ ).

Para a análise de correlação circular, calculamos a média dos ângulos de orientação dos machos para os seguintes intervalos do período territorial (agrupando os dados de janeiro a julho de 2011): 12h00 – 13h00; 13h01 – 13h30; 13h31 – 14h00; 14h01 – 14h30; 14h31 – 15h00; 15h01 – 15h30; 15h31 – 16h31. Calculamos também os azimutes solares para os dias 1, 15 e 30 de cada mês (de janeiro a julho de 2011), para os seguintes horários: 12h30, 13h15, 13h45, 14h15, 14h45, 15h15 e 16h00. Esses valores representam os horários intermediários dos intervalos usados para calcular as médias dos ângulos de orientação dos machos. Obtivemos então a média dos azimutes dos dias 1, 15 e 30 para cada intervalo (12h00 – 13h00, 13h01 – 13h30, etc.). Assim, cada ponto da correlação corresponde a um intervalo do período territorial de um determinado mês, sendo composto pelo ângulo médio de orientação dos machos (eixo y) e pelo azimute médio daquele intervalo (eixo x). Entretanto, para oito intervalos (um de abril, dois de maio, dois de junho e três de julho), não houve o registro de observações, de modo que eles foram excluídos da análise.

Analizamos os dados com o auxílio dos pacotes estatísticos BioEstat 5.0, Statistica 10.0, SigmaPlot 12.0 e Oriana 4.01, com o apoio do texto de Zar (2010).

## RESULTADOS

### 1 – Comportamento Territorial

Durante o período de defesa territorial, os machos residentes de *Hamadryas amphinome* apresentaram seis comportamentos distintos:

- 1) Pousado, com as asas posicionadas em forma de ‘triângulo’ (ou ‘telhado’), caracterizando um comportamento de defesa de território (Figura 6);
- 2) Patrulha ao redor do território, sem estímulo aparente;
- 3) Mudança de poleiro, caracterizada por um voo de curta duração que terminava com o macho residente pousando em um local diferente do original, na mesma árvore, em uma árvore próxima, ou em outro território;
- 4) Interação agonística com machos intrusos, ou machos de outras espécies de borboletas, caracterizada por perseguições, voos em espiral e estalos;
- 5) Termorregulação, na qual os machos executam movimentos repetidos de abrir e fechar as asas; ou mudam seu posicionamento nos poleiros, de forma a receber mais, ou menos, radiação solar;
- 6) Cortejo, durante o qual os machos executam voos lentos, com estalos fracos, a intervalos relativamente longos, atrás e acima das fêmeas. O cortejo pode ser seguido, ou não, de cópula.



Figura 6: Macho residente de *H. amphinome* (círculo amarelo) em um poleiro territorial no tronco de uma árvore (jequitibá-rosa; território B), com o corpo ligeiramente levantado (e as asas posicionadas em forma de 'triângulo', ou 'telhado').

## 2 – Territórios Defendidos

Os territórios patrulhados e defendidos por machos de *H. amphinome* consistem em uma área ao redor de uma grande árvore central, bem iluminada. A altura das árvores usadas como poleiros territoriais variou de 10 a 20 m (Figuras 7 e 8). Embora os residentes pousassem em diversos ramos da árvore central, alguns poleiros foram usados com maior frequência (Figuras 9 e 10). Árvores muito próximas da árvore central do território podem ser usadas como poleiros pelos machos residentes, ou também podem ser usadas como territórios secundários por outros machos.

Dos 11 territórios de acasalamento que identificamos na área de estudo, apenas um (uma palmeira) mostrou sinais de seiva escorrendo do tronco. No entanto, não observamos nenhum macho residente se alimentando de seiva nesse local durante o período de defesa territorial. Além disso, não foram vistas cópulas nessa árvore e esse território não foi defendido regularmente. Portanto, nos territórios de acasalamento de *H. amphinome*, não é comum a presença de recursos alimentares (*e.g.* seiva e frutos fermentados) para os adultos e, quando há, as borboletas aparentemente não fazem uso de tais recursos nas áreas defendidas. Dois machos residentes (de um total de 50) deixaram seus poleiros de defesa no final do dia e voaram para árvores fora dos territórios, onde se alimentaram de seiva (saindo de lesões nos ramos).

Nas áreas de defesa, também não encontramos nenhuma planta hospedeira (*Dalechampia triphylla*, ou outra espécie do gênero; Muyschondt & Muyschondt 1975b) crescendo na base das árvores usadas como poleiros territoriais. Ainda assim, identificamos esse gênero de lianas crescendo no sub-bosque do entorno.



Figura 7: Território A, mostrando o jequitibá-rosa usado como poleiro territorial por machos de *H. amphinome*.



Figura 8: Território B, mostrando o jequitibá-rosa usado como poleiro territorial por machos de *H. amphinome*.

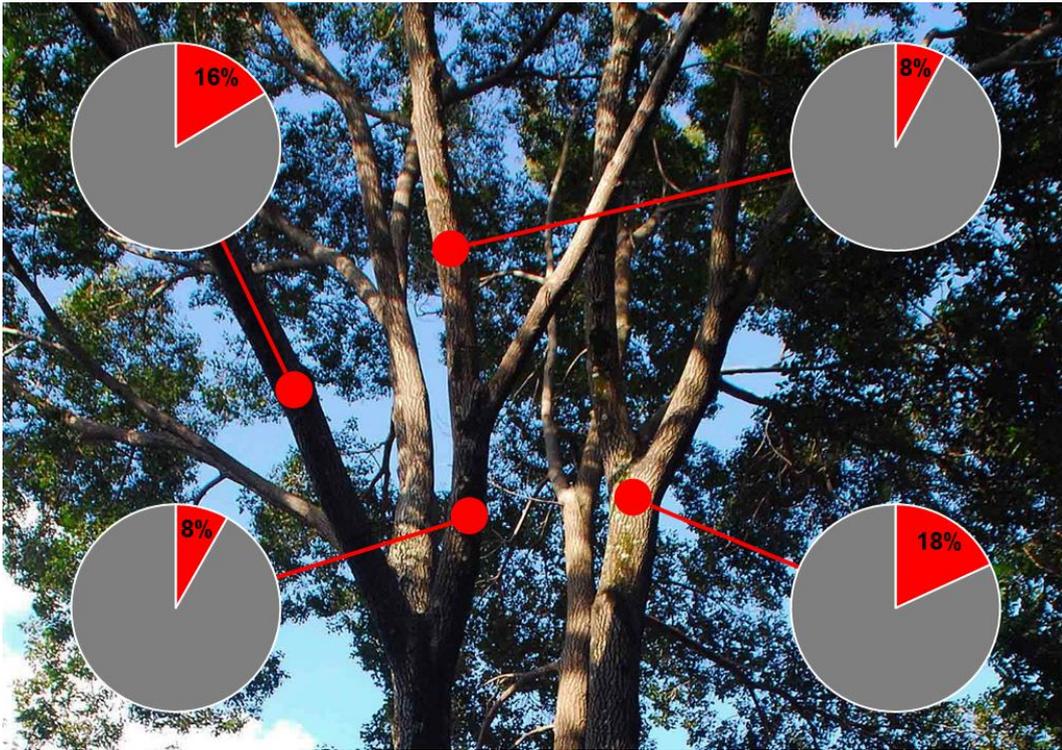


Figura 9: Detalhe da copa da árvore central do território A, mostrando a posição e a frequência de uso dos poleiros preferidos dos machos de *H. amphinome* ( $N = 235$ ). Os poleiros apontados possuem alturas que variam de 8 a 10 m. Os demais poleiros (50% das observações) não são mostrados.

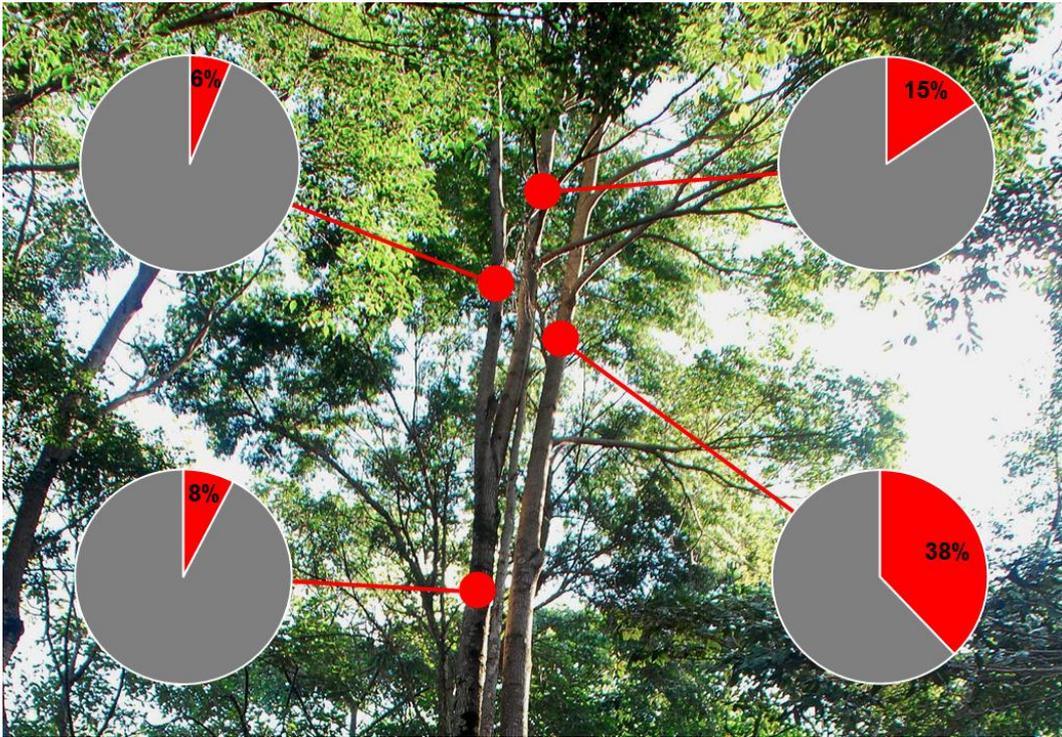
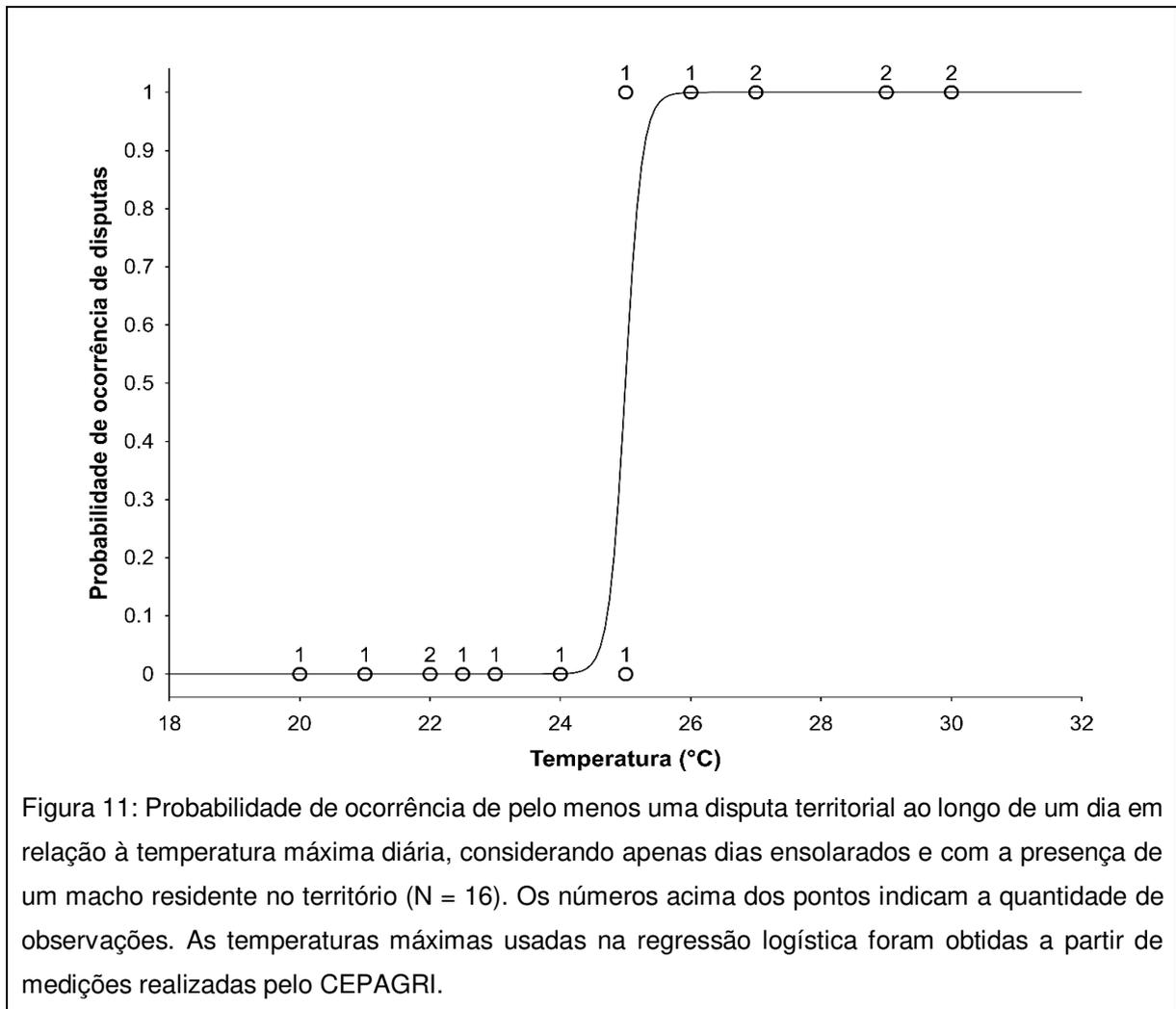


Figura 10: Detalhe da copa da árvore central do território B, mostrando a posição e a frequência de uso dos poleiros preferidos dos machos de *H. amphinome* ( $N = 338$ ). Os poleiros apontados possuem alturas que variam de 9 a 11 m. Os demais poleiros (33% das observações) não são mostrados.

### 3 – A Influência da Temperatura na Defesa Territorial

Observamos interações agonísticas na maioria dos dias durante a coleta de dados. No entanto, em oito dos 157 dias de observação, não registramos nenhuma ocorrência de disputas territoriais, embora o tempo estivesse ensolarado. Encontramos que os machos de *H. amphinome* se envolvem em interações agonísticas quando a temperatura máxima está acima de 25°C (razão de verossimilhança  $\chi^2 = 19,4$ ;  $gl = 1$ ;  $N = 16$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 11).



#### 4 – Horários do Período Territorial

Os machos de *H. amphinome* tipicamente chegam para defender seus territórios logo depois do meio-dia. Em média, o período de defesa territorial teve início às 13h01 ( $s = \pm 00h20$ ;  $N = 87$ ) e terminou às 15h12 ( $s = \pm 00h49$ ;  $N = 117$ ). Ao longo dos meses, o período territorial pode variar de uma (fim de inverno) a três (fim de verão) horas (Figura 12). Durante o verão, e principalmente em dias ensolarados e quentes, os machos territoriais chegam aos locais de defesa entre 12h50 e 13h30 (horário local) e deixam os locais de defesa entre 15h30 e 16h30. Durante o inverno, quando o dia está ensolarado, os machos chegam aos locais de defesa entre 12h30 e 13h00 e vão embora entre 14h00 e 14h30. Em dias nublados, menos quentes (porém com atividade), o horário de chegada varia entre 13h00 e 13h30.

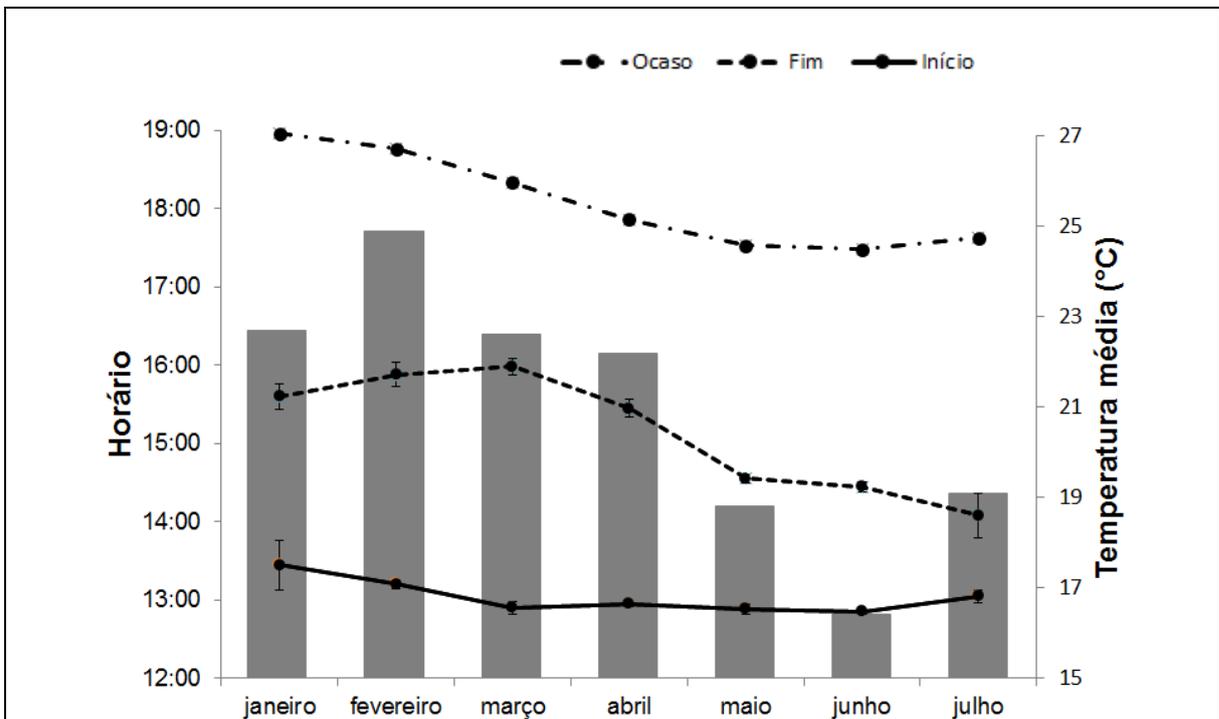


Figura 12: Horários de início e fim do período territorial de *H. amphinome* (linhas contínua e pontilhada, respectivamente), de janeiro a julho de 2011, bem como os horários médios do pôr-do-sol (traço-e-ponto) e as temperaturas médias mensais (colunas). Janeiro, início:  $N = 6$ ; janeiro, fim:  $N = 15$ ; fevereiro, início:  $N = 17$ ; fevereiro, fim:  $N = 17$ ; março, início:  $N = 14$ ; março, fim:  $N = 19$ ; abril, início:  $N = 10$ ; abril, fim:  $N = 17$ ; maio, início:  $N = 15$ ; maio, fim:  $N = 22$ ; junho, início:  $N = 16$ ; junho, fim:  $N = 19$ ; julho, início:  $N = 7$ ; julho, fim:  $N = 7$ . As barras de erro representam o erro-padrão.

Terminado o período de defesa territorial, vários machos e fêmeas podem se agregar nos ramos altos da árvore usada como poleiro territorial (comportamento especialmente notável no território A; Figura 13). Na hora do por do sol, as borboletas voam uma após a outra até a copa da mesma árvore, onde pousam separadamente embaixo de folhas para passar a noite.



Figura 13: Quatro indivíduos marcados de *H. amphinome* pousados, ao final do dia, em um ramo da árvore do território A. O segundo indivíduo, de baixo para cima, é uma fêmea.

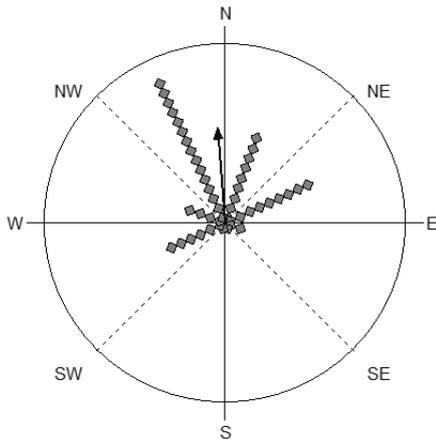
## 5 – Orientação dos Machos Residentes nos Poleiros Territoriais

Os machos territoriais preferem pousar nos lados Norte e Oeste dos ramos e troncos usados como poleiros e, com o avançar da tarde, o posicionamento acompanha o deslocamento do sol ( $\chi^2 = 160,7$ ;  $gl = 42$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 1586$ ; Figura 14). A preferência de Norte a Oeste é altamente significativa (para todos os horários, o teste de *Rayleigh* indica que a população não apresenta uma distribuição circular uniforme; veja legenda da Figura 14), deixando as borboletas mais expostas ao sol durante o dia. No início do período de defesa, os residentes se concentram mais fortemente no lado ensolarado (Norte) dos troncos, mas conforme o período territorial vai chegando ao fim, eles mostram uma tendência a se orientar de modo mais uniforme nos poleiros.

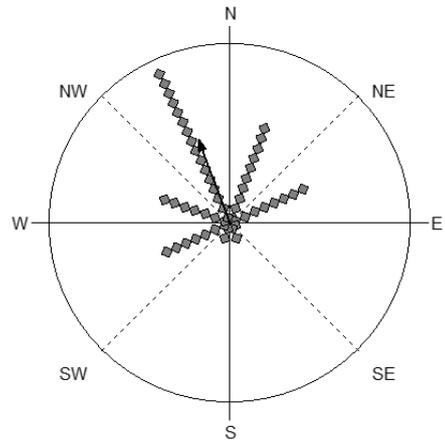
A orientação dos poleiros dos machos residentes também mudou ao longo dos meses, entre janeiro e julho de 2011 ( $\chi^2 = 527,6$ ;  $gl = 42$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 1586$ ; Figura 15). No verão (janeiro e fevereiro), a orientação ficou próxima do Oeste, enquanto de março até o final das observações (em julho), a orientação nos poleiros ficou entre o Norte e o Noroeste (para todos os meses, o teste de *Rayleigh* indica que a população não apresenta uma distribuição circular uniforme; veja legenda da Figura 15).

A variação no ângulo médio de posicionamento dos machos residentes ao longo do período territorial e ao longo dos meses do ano correlacionou-se com a variação anual do azimute solar (correlação circular  $r = 0,631$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 41$ ; Figura 16).

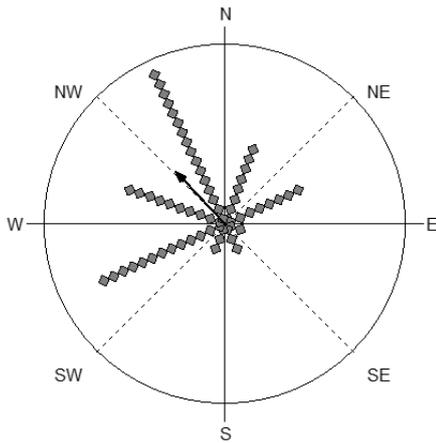
12:00-13:00



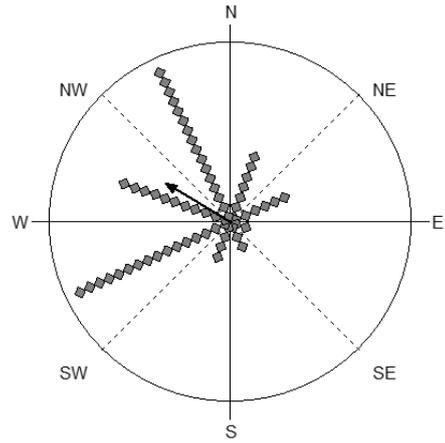
13:01-13:30



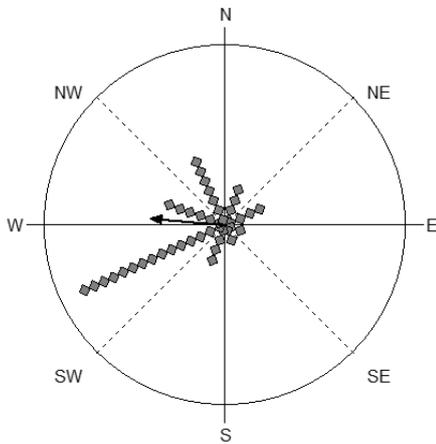
13:31-14:00



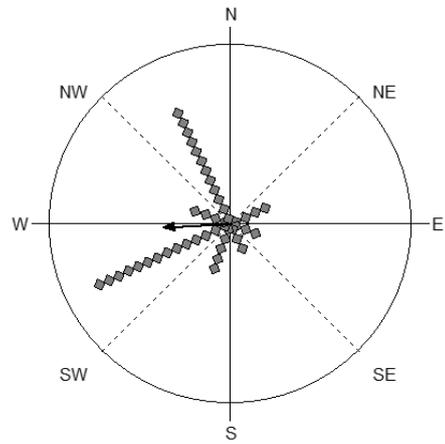
14:01-14:30



14:31-15:00



15:01-15:30



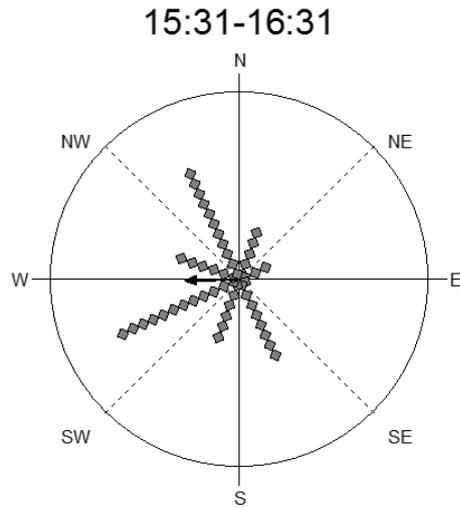
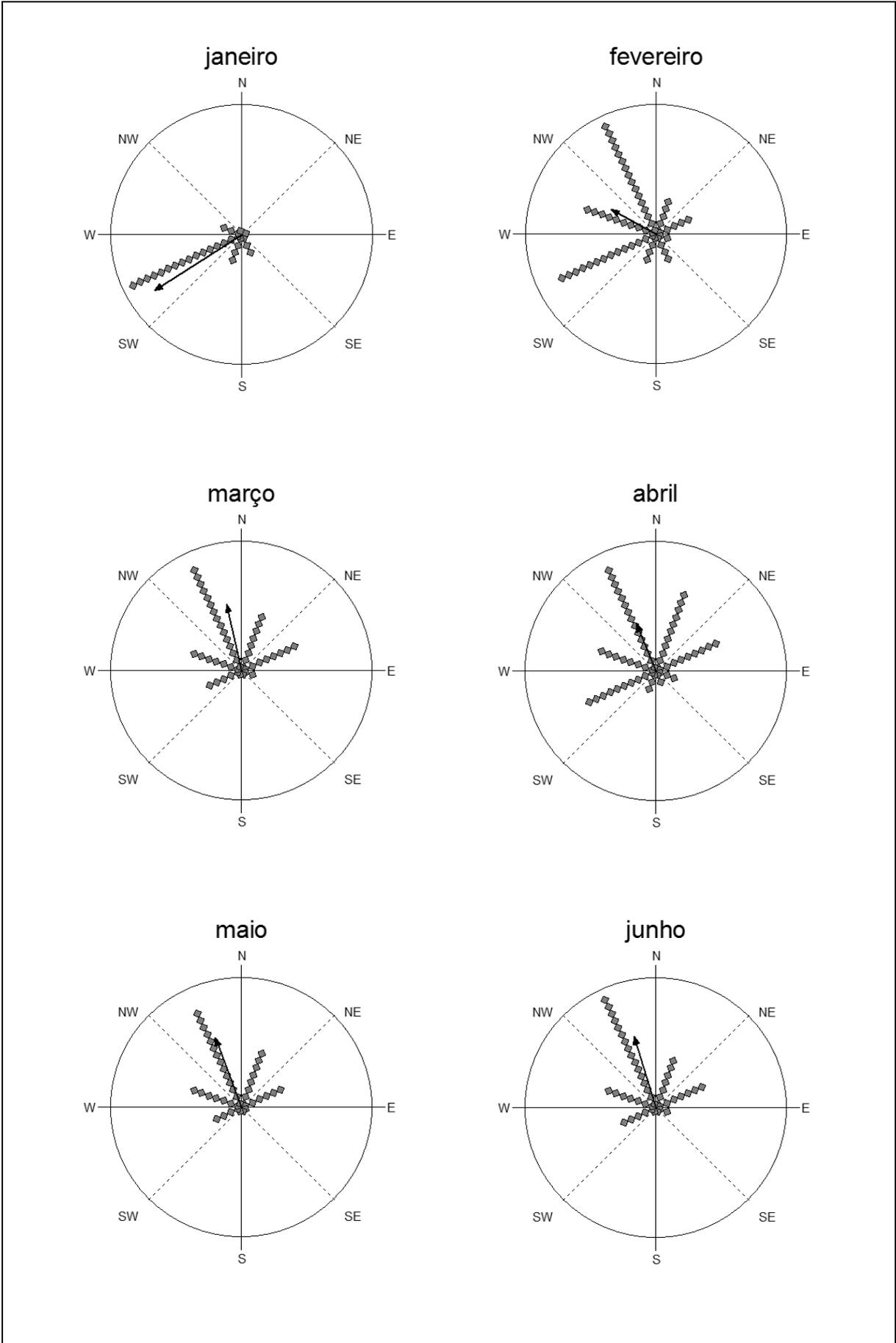


Figura 14: Orientação, relativa aos pontos cardeais, dos poleiros territoriais de machos residentes de *H. amphinome* em diferentes horários. Os machos exibem um deslocamento progressivo em preferência média do setor Norte para o setor Oeste ( $\chi^2 = 160,72$ ;  $p < 0,001$ ), em paralelo ao deslocamento do sol. Os dados foram agrupados para o período inteiro (janeiro a julho de 2011). Cada losango representa de 1 a 8 observações, dependendo do horário (respectivamente 3, 8, 7, 5, 4, 2 e 1 observações para a sequência de diagramas). A seta representa o comprimento do vetor médio ( $r$ ), o qual está inversamente relacionado à uniformidade da distribuição dos pontos. De 12:00h até 13:00h:  $r = 0,53$ ;  $z = 37,3$ ;  $p < 0,001$ . De 13:01h até 13:30h:  $r = 0,49$ ;  $z = 99,4$ ;  $p < 0,001$ . De 13:31h até 14:00h:  $r = 0,40$ ;  $z = 67,2$ ;  $p < 0,001$ . De 14:01h até 14:30h:  $r = 0,41$ ;  $z = 53,8$ ;  $p < 0,001$ . De 14:31h até 15:00h:  $r = 0,41$ ;  $z = 27,5$ ;  $p < 0,001$ . De 15:01h até 15:30h:  $r = 0,37$ ;  $z = 12,0$ ;  $p < 0,001$ . De 15:31h até 16:31h:  $r = 0,29$ ;  $z = 4,2$ ;  $p = 0,014$ .



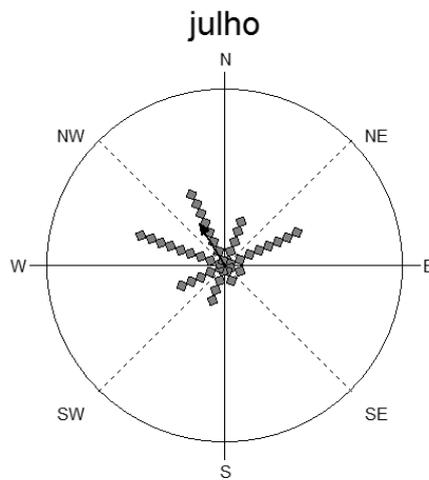
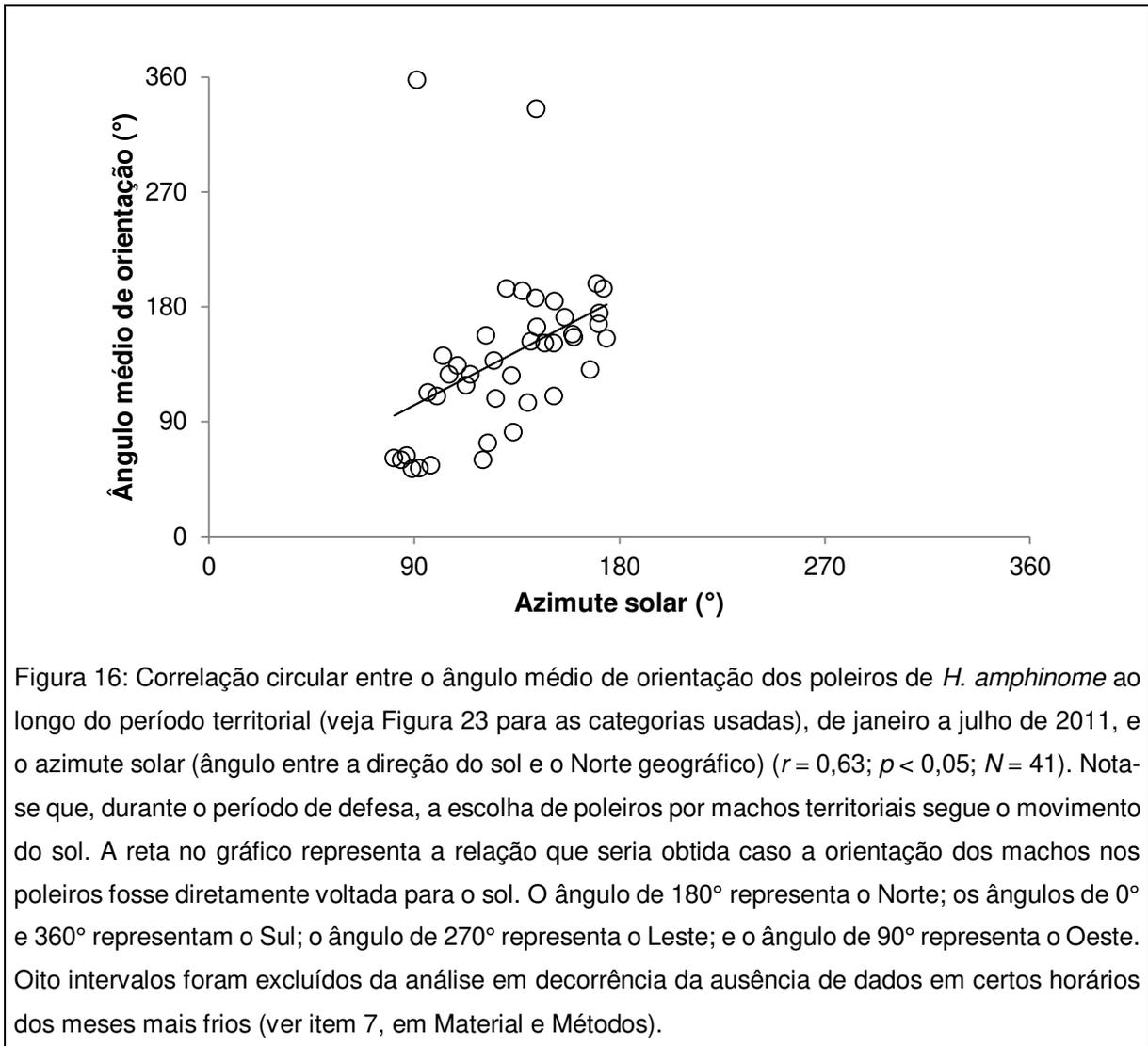
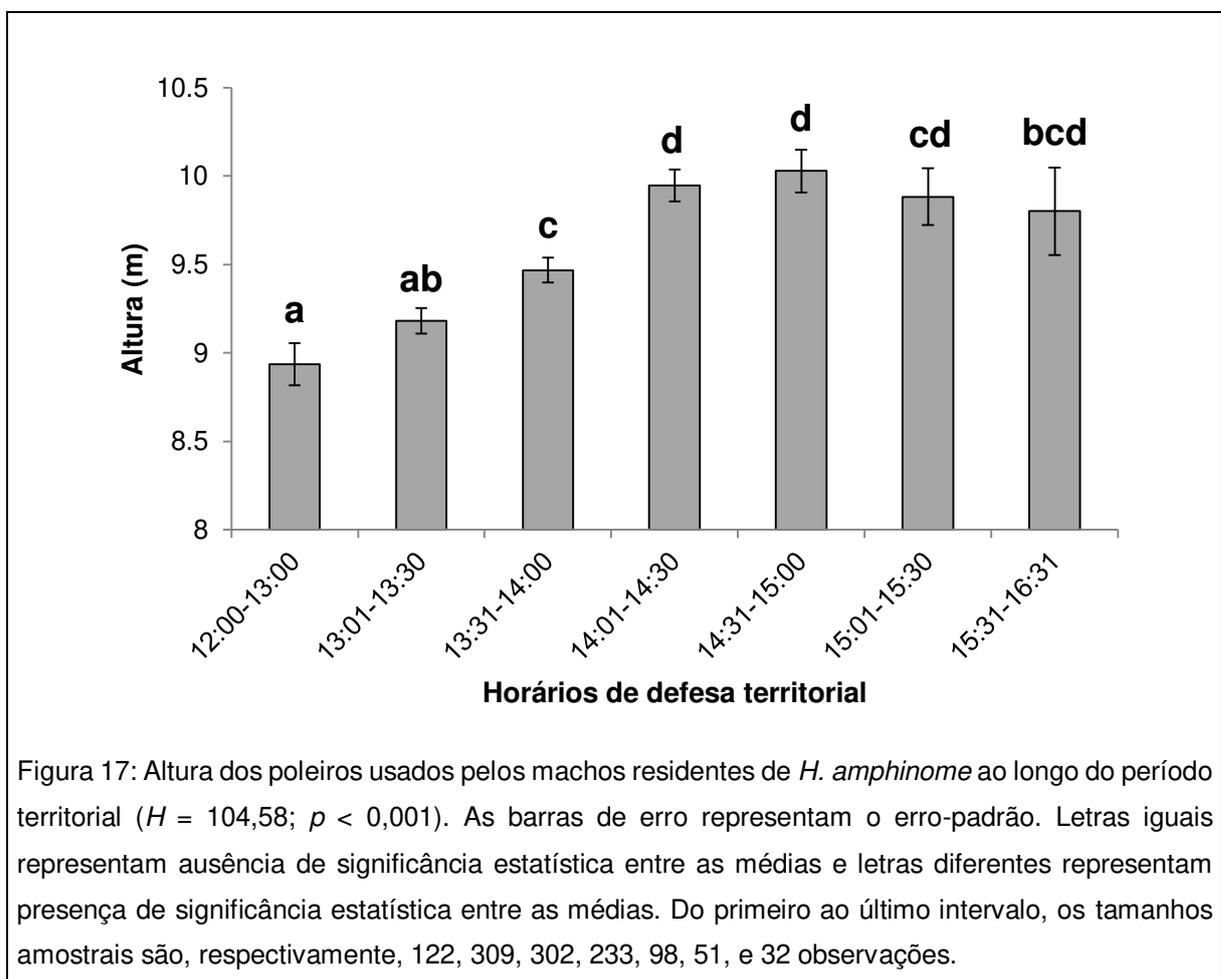


Figura 15: Orientação, relativa aos pontos cardeais, dos poleiros territoriais de machos residentes de *H. amphinome*, de janeiro a julho de 2011. Nota-se a tendência dos machos em pousarem no setor Noroeste, seguindo o deslocamento do sol e a redução em temperatura conforme o outono avança ( $\chi^2 = 527,63$ ;  $p < 0,001$ ). Cada losango representa de 1 a 10 observações, dependendo do mês (respectivamente 10, 4, 7, 5, 6, 5 e 1 observações para a sequência de diagramas). A seta representa o comprimento do vetor médio ( $r$ ), o qual está inversamente relacionado à uniformidade da distribuição dos pontos. Para janeiro:  $r = 0,80$ ;  $z = 158,1$ ;  $p < 0,001$ . Para fevereiro:  $r = 0,40$ ;  $z = 35,7$ ;  $p < 0,001$ . Para março:  $r = 0,52$ ;  $z = 85,3$ ;  $p < 0,001$ . Para abril:  $r = 0,40$ ;  $z = 44,2$ ;  $p < 0,001$ . Para maio:  $r = 0,57$ ;  $z = 78,4$ ;  $p < 0,001$ . Para junho:  $r = 0,57$ ;  $z = 69,1$ ;  $p < 0,001$ . Para julho:  $r = 0,28$ ;  $z = 3,4$ ;  $p = 0,034$ .



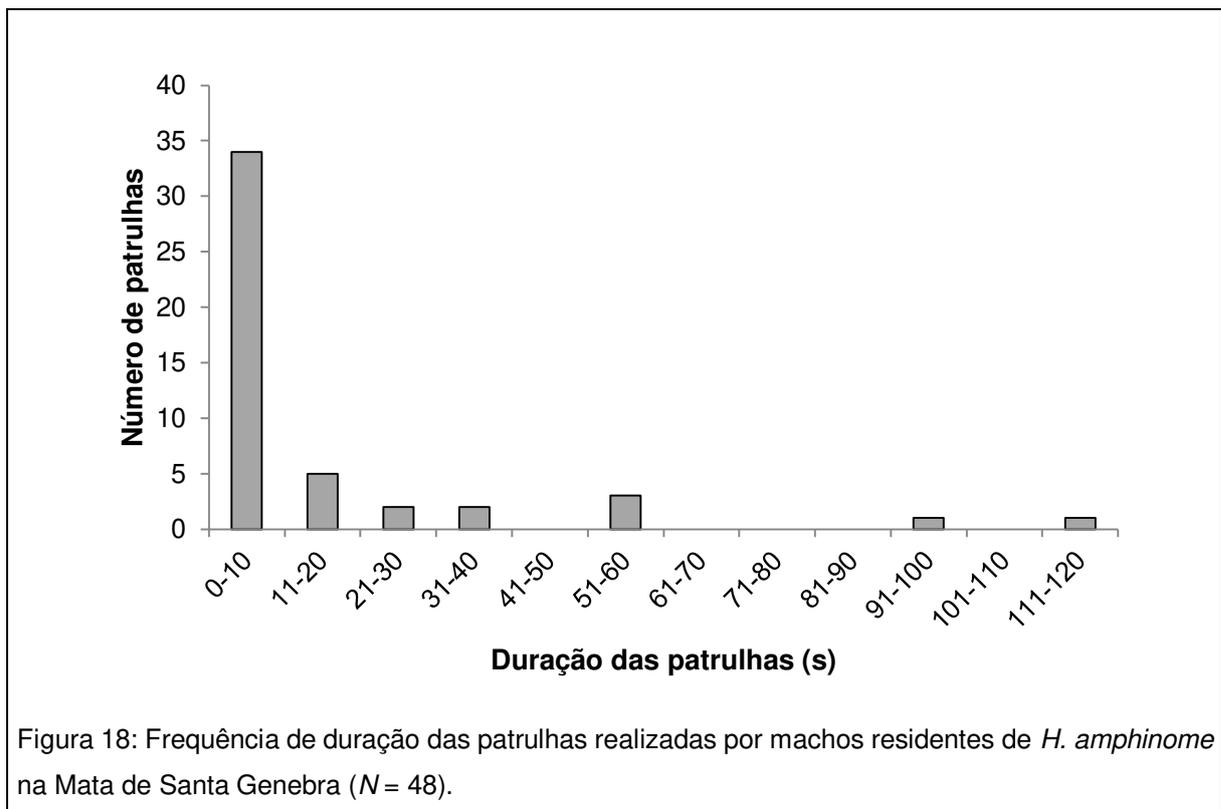
## 6 – Alturas dos Poleiros Territoriais

Na árvore central do território (veja Figuras 7 e 8), os machos residentes geralmente escolhem poleiros a uma altura relativamente uniforme de cerca de 9 m acima do solo ( $\bar{x} = 9,15$  m;  $s = \pm 1,16$  m;  $N = 49$  machos). A altura dos poleiros varia ao longo do período territorial: no final do período de defesa, os machos residentes tendem a pousar em locais que são aproximadamente 1 m mais altos do que os locais escolhidos no início do período de defesa (Kruskal-Wallis  $H = 104,6$ ;  $gl = 6$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 17).



## 7 – Patrulhas

O número médio de patrulhas (vôo sem estímulo aparente pelo macho residente) por dia de defesa foi de 5,28 ( $s = \pm 6,28$ ;  $N = 32$  dias). A duração média das patrulhas foi de 15,7 segundos ( $s = \pm 24,58$  s;  $N = 48$ ), embora a maioria delas tenha durado menos de 10 s (Figura 18). De todas as 204 patrulhas que nós registramos em 32 dias, em 9,3% os machos residentes produziram estalos, enquanto nas demais não ocorreram emissões sonoras.



## 8 – Interações Agonísticas

### 8.1 – Características das Interações Agonísticas

Durante o período territorial (e especialmente no início), os machos residentes são excepcionalmente agressivos e atacam qualquer intruso que entre no território, incluindo coespecíficos, outras espécies de *Hamadryas* (principalmente *H. feronia* e *H. arete*), outras espécies de borboletas (p. ex. *Morpho*, *Phoebis*, *Ectima thecla*) e até mesmo aves e outros insetos, como vespas e besouros. Quando o intruso inspecionado não é *H. amphinome*, após o contato inicial, o macho residente desiste da perseguição e retorna à árvore central do território. Entretanto, quando se trata de outro macho de *H. amphinome*, o residente continua com uma disputa em forma perseguição.

Ao todo, registramos 1447 interações aéreas entre machos residentes de *H. amphinome* e outros animais, das quais 810 ocorreram entre machos coespecíficos. Desse total, 209 disputas (26%) envolveram a participação do indivíduo 78, que foi o maior macho (em comprimento alar) medido na área de estudo. As disputas entre machos de *H. amphinome* são caracterizadas principalmente por perseguições horizontais, ou verticais. No entanto, registramos a ocorrência de voos em espiral em 87 disputas, cerca de 11% das interações intraespecíficas. Durante os voos em espiral, ambos os rivais giram um em volta do outro, em uma formação circular de voo rápido que ascende obliquamente. As disputas terminam quando um dos rivais foge, abandonando a área do território, seguido pelo retorno do outro rival à árvore territorial.

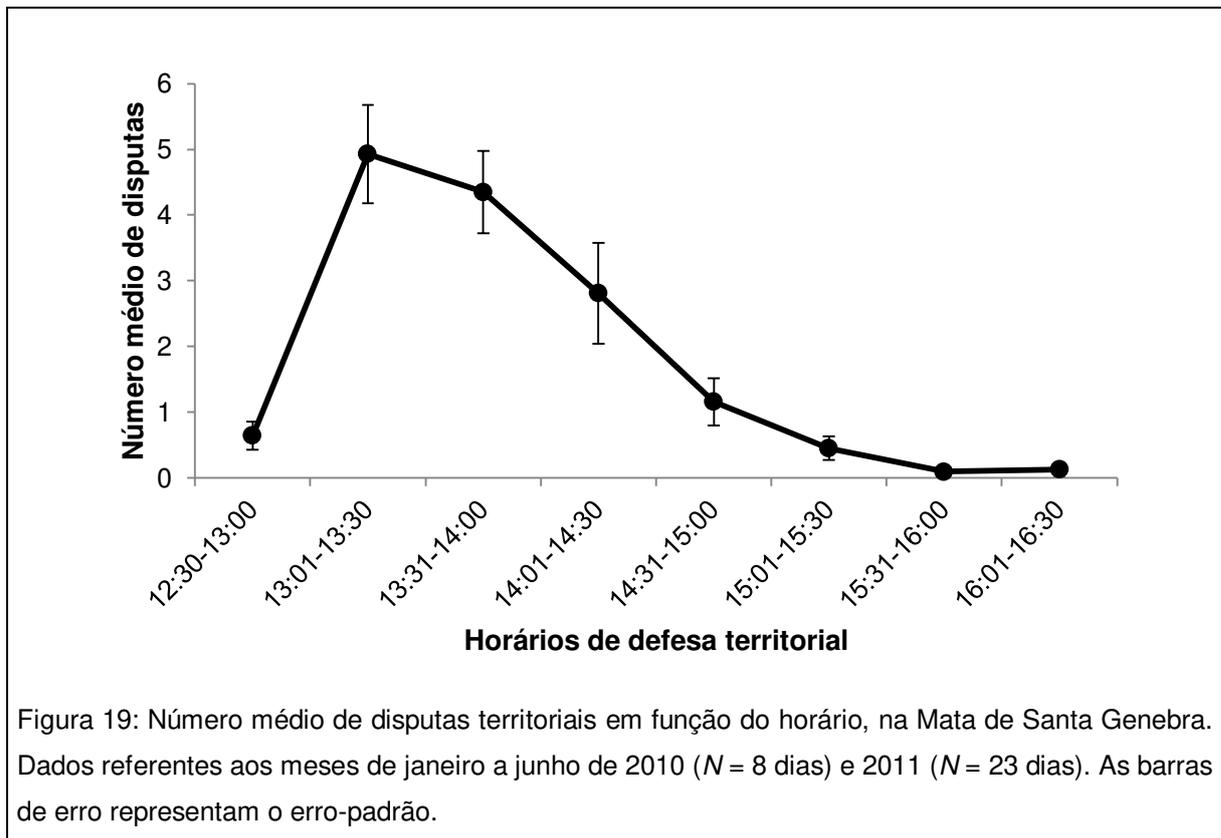
Durante as perseguições aéreas entre machos de *H. amphinome*, é comum que os combatentes voem alto (muitas vezes acima da copa das árvores) e a longas distâncias, fora dos limites de visão do observador. De acordo com algumas estimativas, os machos podem subir mais de 100 m no ar (Muyschondt & Muyschondt 1975b). Algumas perseguições invadiram os territórios de outros machos, localizados em áreas próximas, provocando reações de defesa e interações múltiplas. Não observamos nenhum contato físico entre machos rivais em disputa.

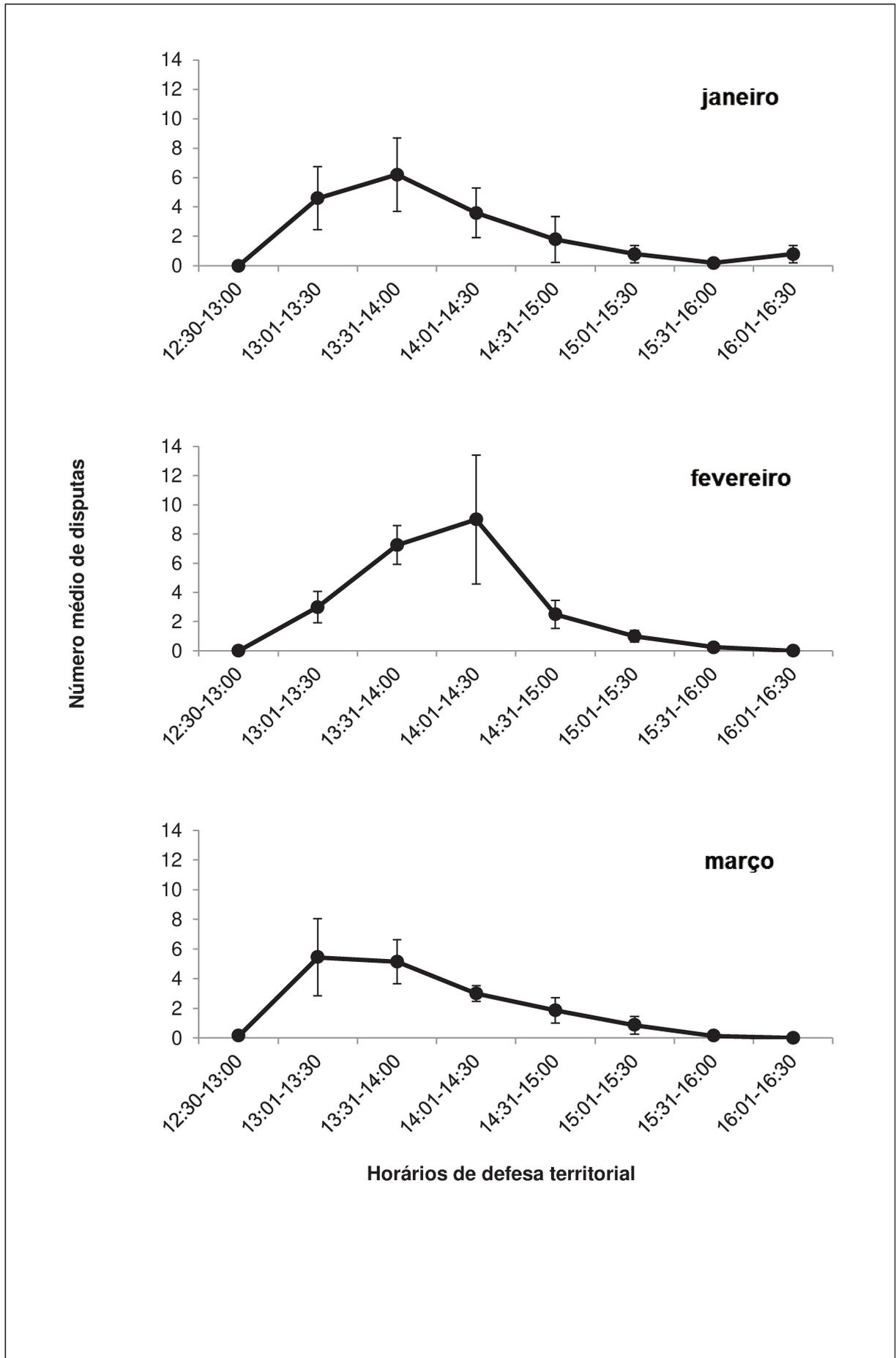
Na maioria das disputas envolvendo machos de *H. amphinome*, houve a produção de estalos audíveis (99,6%;  $N = 782$ ). Machos residentes de *H. amphinome* emitem estalos mesmo quando o ‘intruso’ é uma borboleta de outra espécie, ou outro animal (como aves, por exemplo). Em quase todas as interações aéreas envolvendo machos de *H. amphinome* e

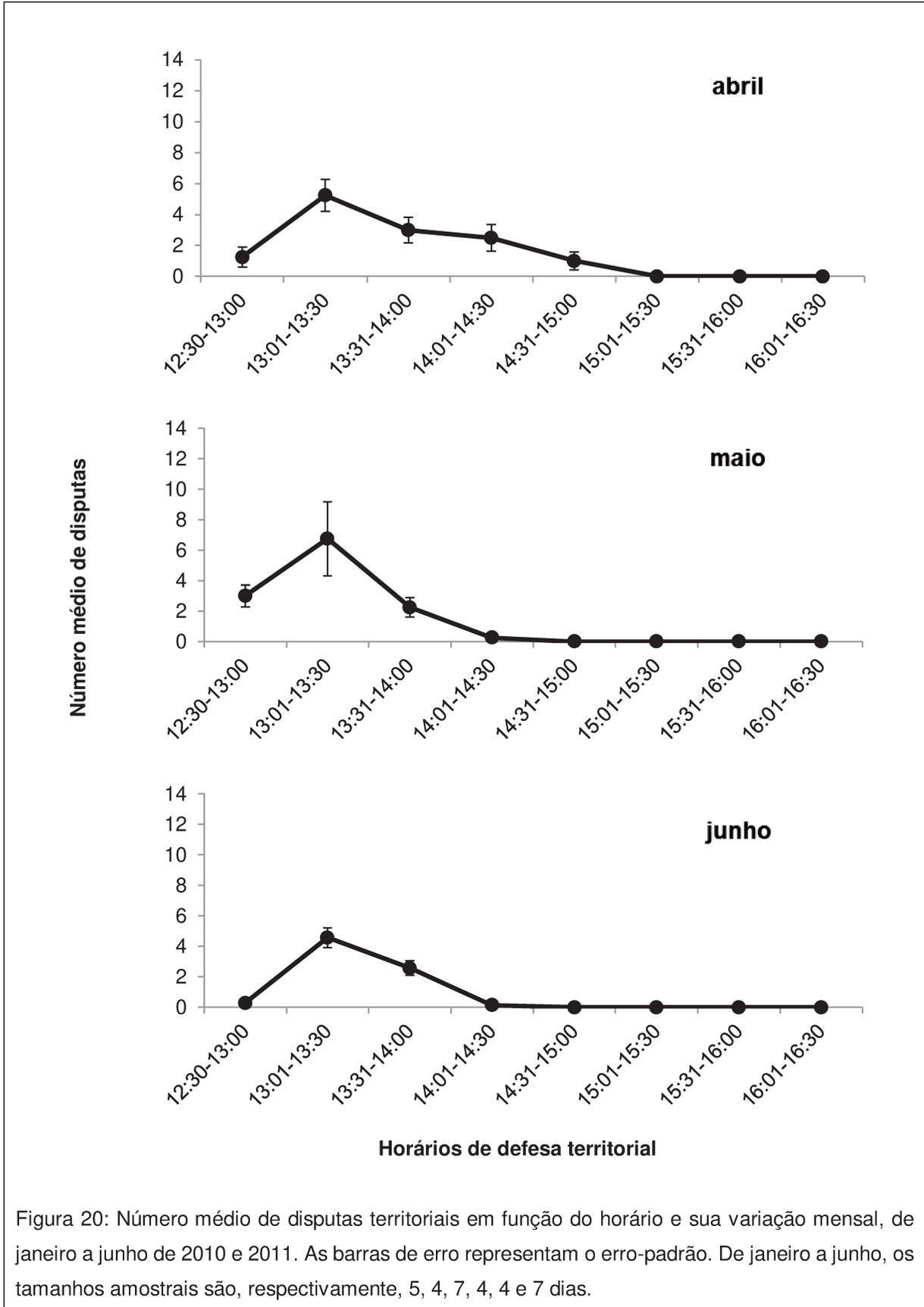
machos de outras espécies de *Hamadryas*, também houve a produção de estalos (98,1%;  $N = 262$ ).

## 8.2 – Horários das Interações Agonísticas

As disputas territoriais ocorreram com maior frequência entre 13h00 e 14h00 (Figura 19), horário de maior atividade das borboletas. A distribuição das disputas por intervalo de tempo entre os meses também diferiu, com os meses de verão apresentando picos na frequência de disputas um pouco mais tarde e de maneira mais difusa, entre 13h30 e 14h30, enquanto os meses de inverno apresentaram um pico na frequência de disputas entre 13h00 e 13h30 (Figura 20).

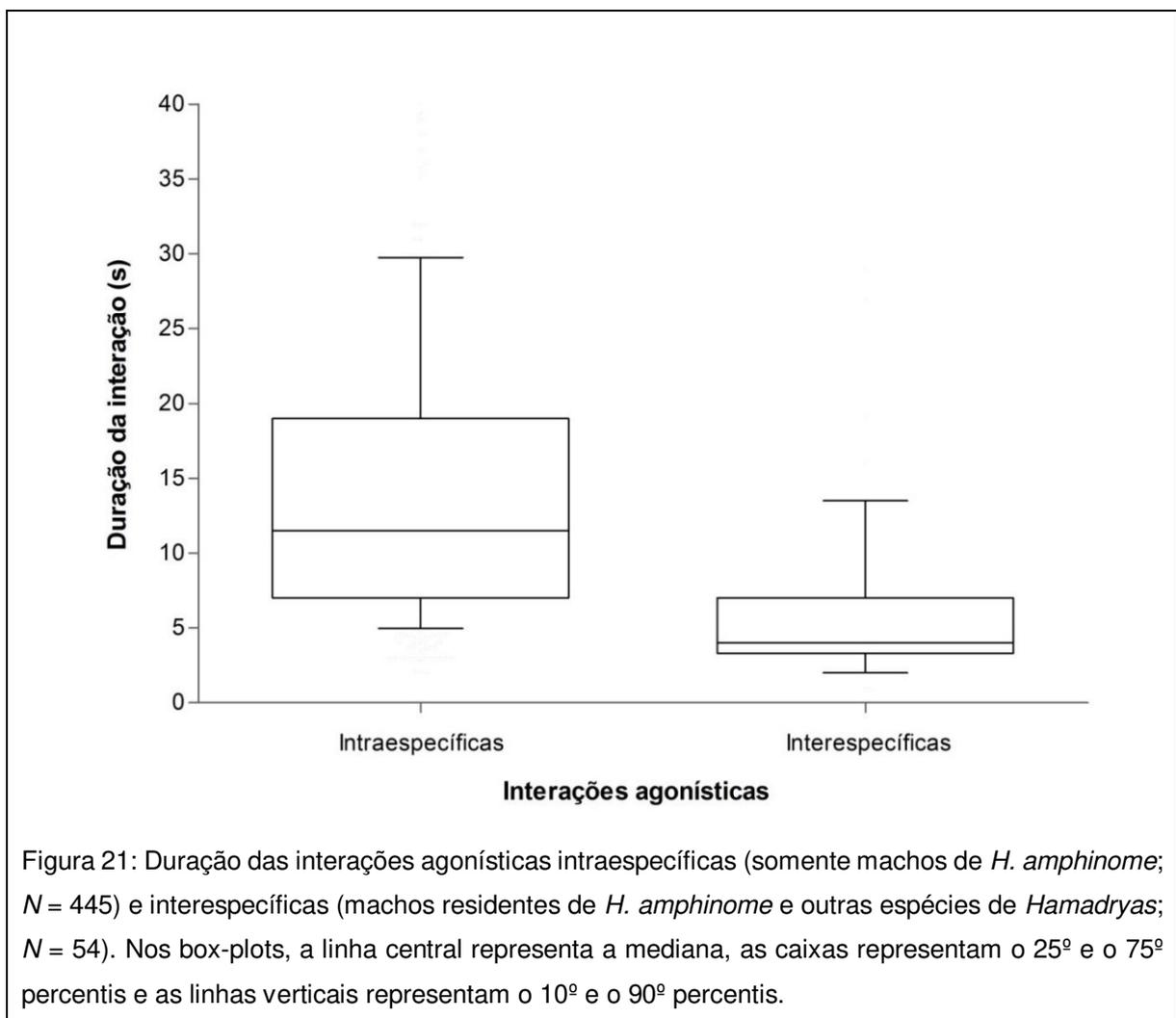




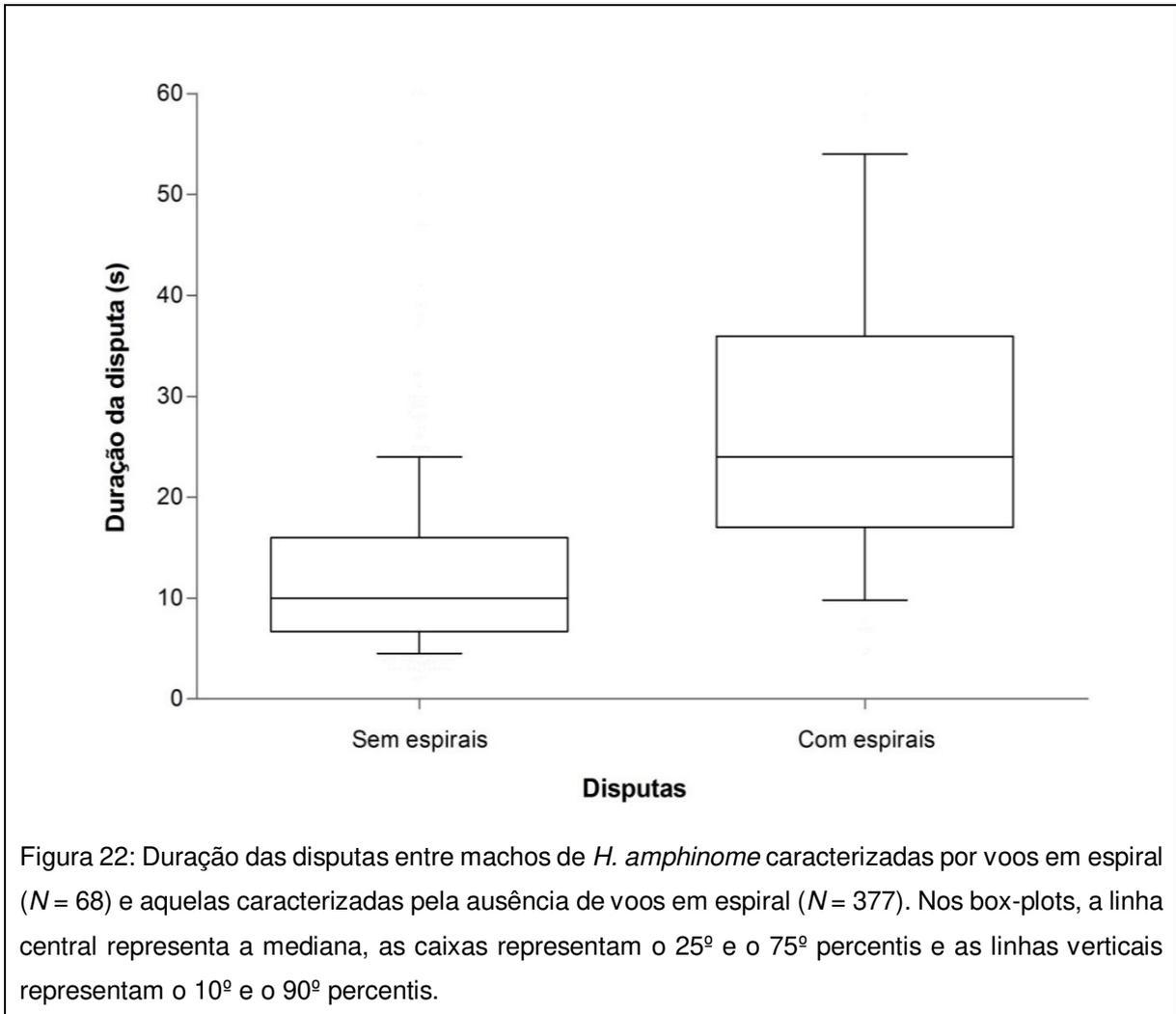


### 8.3 – Duração das Interações Agonísticas

As disputas entre residentes e intrusos de *H. amphinome* duraram em média 15,7 segundos ( $s = \pm 15,2$  s;  $N = 445$ ) e variaram de 2 até 150 s. Já as interações aéreas entre machos de *H. amphinome* e machos de outras espécies de *Hamadryas* (principalmente *H. feronia* e *H. arete*) duraram em média 7 s ( $s = \pm 9,1$  s;  $N = 54$ ), o que foi significativamente menor do que a duração das interações entre machos coespecíficos de *H. amphinome* (Mann-Whitney  $U = 4408$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 499$ ; Figura 21).



As disputas que incluíram voos em espiral ( $\bar{x} = 28,1$  s;  $s = \pm 16,6$  s;  $N = 68$ ), consideradas de maior intensidade (escalonadas), duraram o dobro do tempo ( $U = 4696$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 445$ ) em relação às disputas em que ocorreram apenas perseguições horizontais ( $\bar{x} = 13,5$  s;  $s = \pm 13,8$  s;  $N = 377$ ; Figura 22).



#### 8.4 – Interações Agonísticas Interspecíficas

Nos territórios A e B, observamos machos de *H. feronia* (altamente territorial) e *H. arete* usando as mesmas árvores como locais de defesa (Figura 23). Os horários de atividade dessas três espécies, embora se sobrepondo, são ligeiramente diferentes. *H. arete* começa a ocupar os territórios de acasalamento um pouco mais tarde ( $\bar{x} = 14\text{h}06$ ;  $s = \pm 00\text{h}08$ ;  $N = 6$ ) do que *H. amphinome* ( $\bar{x} = 13\text{h}01$ ;  $s = \pm 00\text{h}20$ ), enquanto o período territorial de *H. feronia* se inicia mais cedo (dados não disponíveis). Adicionalmente, *H. feronia* parece preferir poleiros mais baixos ( $\bar{x} = 5,71$  m;  $s = \pm 1,28$  m;  $N = 19$ ) e vegetação mais aberta do que *H. amphinome*. Os poleiros territoriais de *H. arete* também são relativamente mais baixos ( $\bar{x} = 5,2$  m;  $s = \pm 0,95$  m;  $N = 60$ ) do que os poleiros de *H. amphinome*. Os pontos de pouso de

*H. arete* não parecem ser defendidos ativamente, ou com regularidade, e seu uso pode representar um sistema de espaçamento.



Figura 23: Macho de *H. arete* (círculo amarelo) e macho de *H. amphinome* (à direita) usando a mesma árvore territorial (Foto: W. W. Benson).

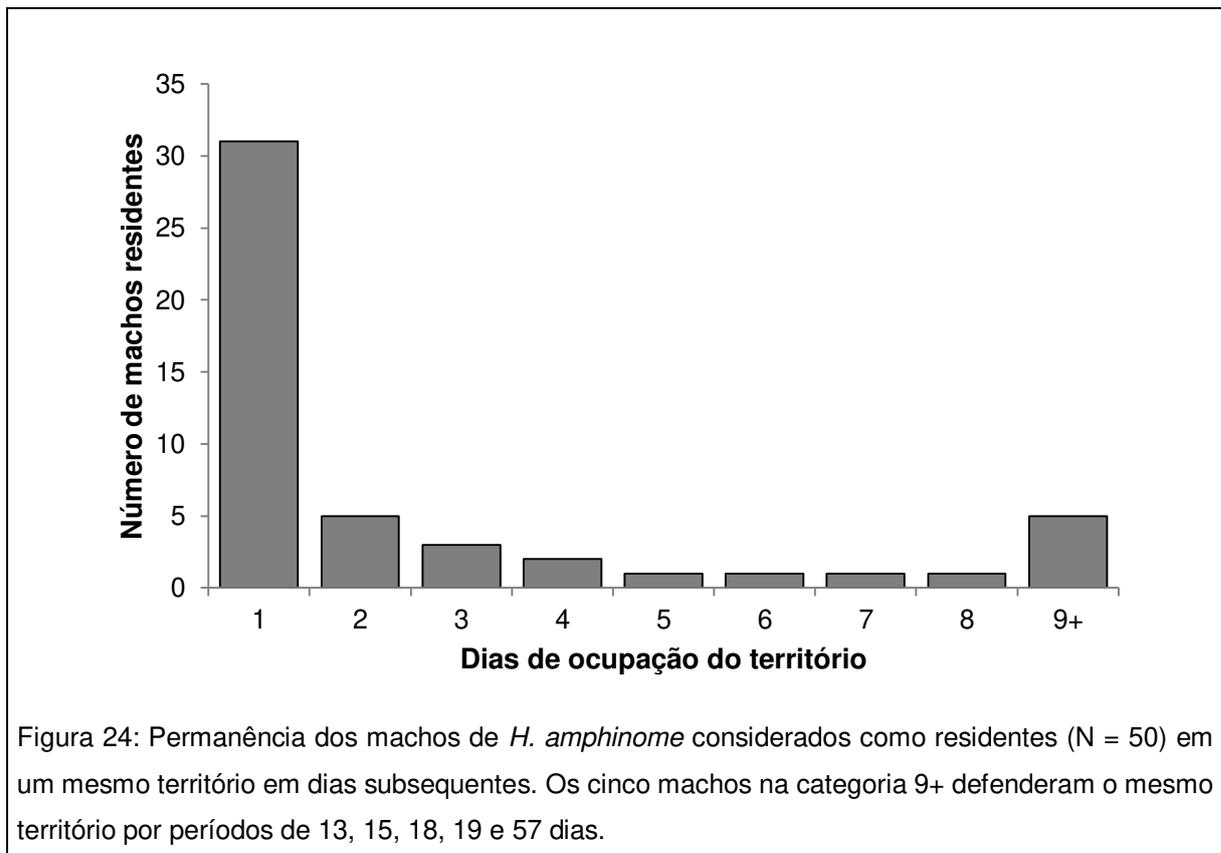
Embora os horários de defesa e as alturas dos poleiros territoriais sejam ligeiramente diferentes, existe interferência entre as espécies de *Hamadryas* observadas na área de estudo. Os machos das diferentes espécies que compartilham a mesma árvore territorial frequentemente se envolvem em perseguições. Registramos 158 interações agonísticas entre machos de *H. amphinome* e machos de outras espécies de *Hamadryas*. Também registramos 11 casos em que um macho residente de *H. amphinome* foi ‘expulso’ do próprio território devido à interferência de um macho de *H. feronia*, ou *H. epinome*, que estava usando a mesma árvore como local de defesa.

## 9 – Tempo de Residência

O tempo de ocupação dos territórios dos machos residentes de *H. amphinome* variou entre 1 e 57 dias (Figura 24) e o período médio de residência foi de aproximadamente

6 dias ( $\bar{x} = 5,8$  dias;  $s = \pm 8,6$  dias;  $N = 50$ ). O período de residência não ocorreu necessariamente em um mesmo território. A maioria dos machos residentes ( $N = 31$ ) mudou de território depois de defender o mesmo local por apenas 1 dia (Figura 24). O indivíduo 78 foi o residente que defendeu por mais tempo os territórios localizados ao redor das duas árvores de jequitibás-rosa (territórios A e B): 57 dias não consecutivos.

A figura 25 mostra o número de machos residentes que defenderam um mesmo território pelo número de dias mostrado no eixo das abscissas (*cf.* Takeuchi & Imafuku 2005). Assim, de um total de 50 machos que defenderam território por 1 dia, apenas 5 deles permaneceram no mesmo território por mais de 9 dias. Nota-se que uma alta proporção dos machos (62%) abandonou o local de defesa após o primeiro dia e que, a partir do segundo dia, a taxa de desistência é menor (a probabilidade do macho retornar é maior). Encontramos que a probabilidade de retorno de um macho residente ao mesmo território apresentou uma relação polinomial quadrática com o tempo de ocupação desse território ( $F_{2,4} = 19,5$ ;  $r^2 = 0,91$ ;  $p = 0,008$ ;  $N = 7$ ; Figura 26).



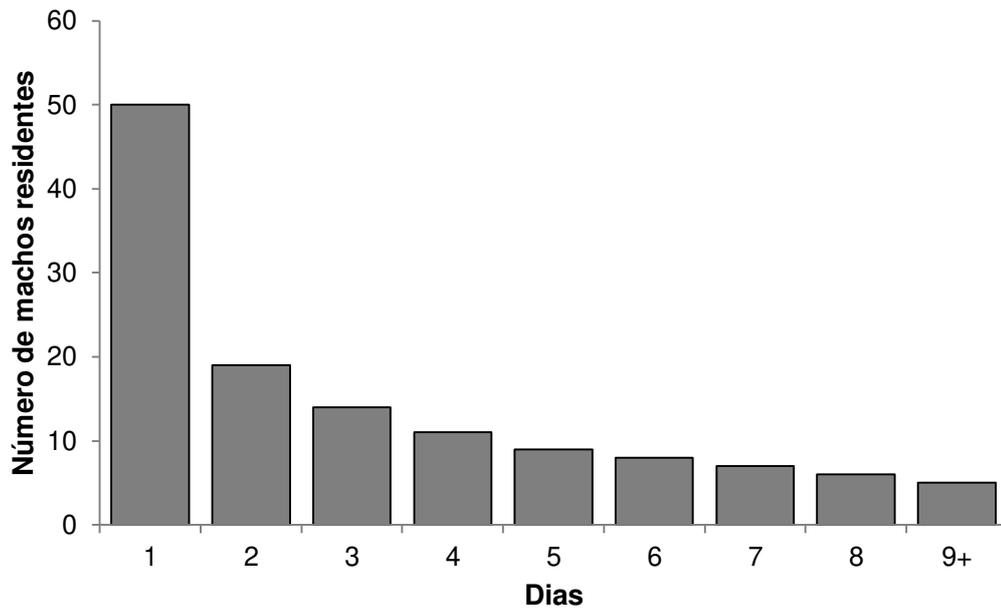
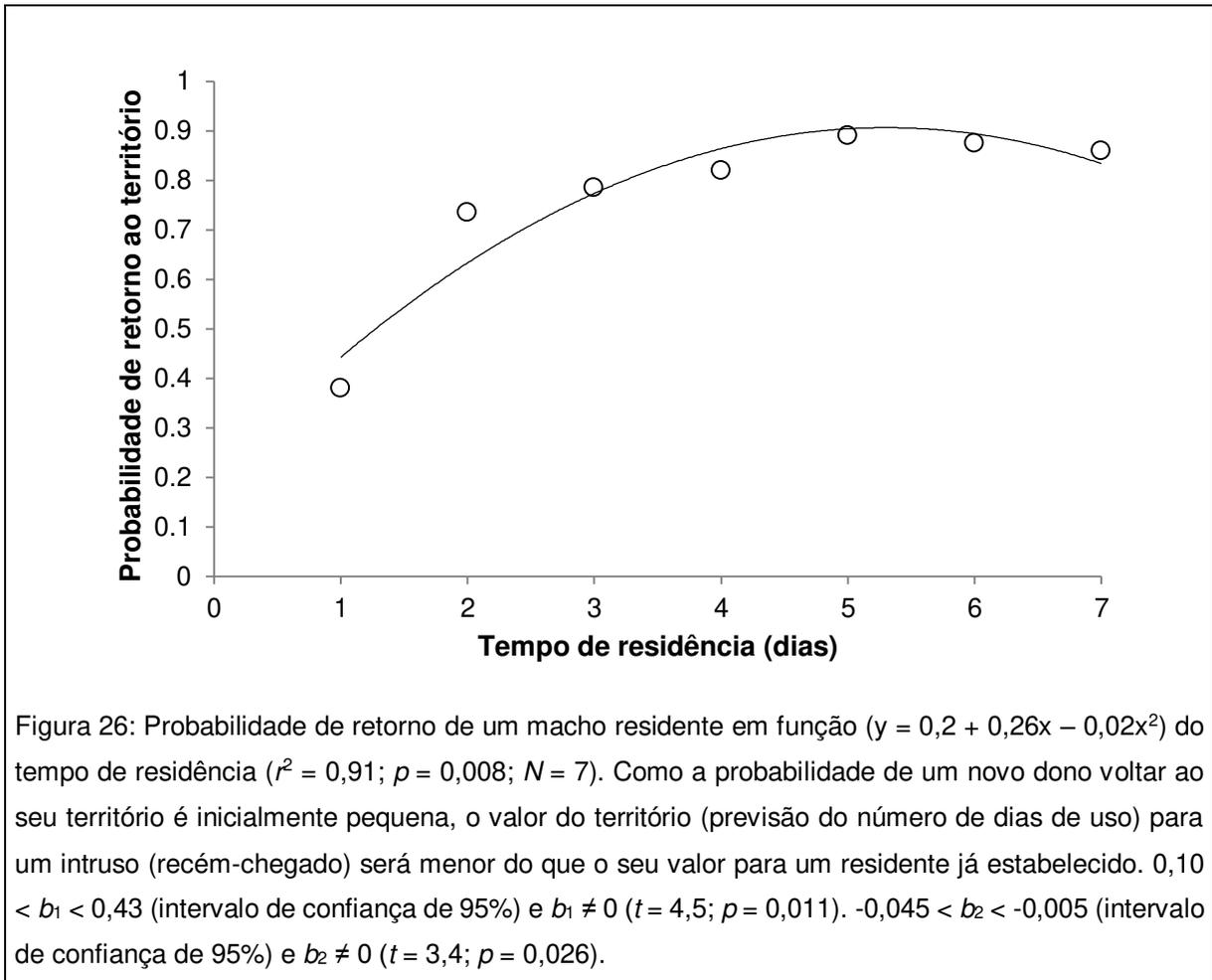


Figura 25: Número de machos de *H. amphinome* que ocuparam o mesmo território pelo número de dias mostrado na abscissa ('curva de residência'). Os cinco machos na categoria 9+ defenderam o mesmo território por períodos de 13, 15, 18, 19 e 57 dias. A probabilidade de retorno dos machos, do primeiro para o segundo dia, é de 38%; do segundo para o terceiro dia, 73,5%; do terceiro para o quarto dia, 78,5%; do quarto para o quinto dia, 82%; do quinto para o sexto dia, 89%; do sexto para o sétimo dia, 87,5%; do sétimo para o oitavo dia, 86%; e do oitavo para os demais dias, 83%.



## 10 – Tolerância entre Machos Territoriais

Em algumas ocasiões, um macho intruso pousou na árvore territorial defendida por um macho residente e não foi imediatamente expulso, ou uma disputa não teve início no mesmo instante (Figura 27). Em tais casos, é possível que o macho residente tenha tolerado (pelo menos por algum tempo) a presença do macho intruso, ou então o macho residente não viu a chegada do intruso. Além disso, em maio e junho, houve um aumento na frequência de eventos de tolerância por parte dos machos residentes em relação a machos intrusos que pousaram na árvore territorial (Figura 28).

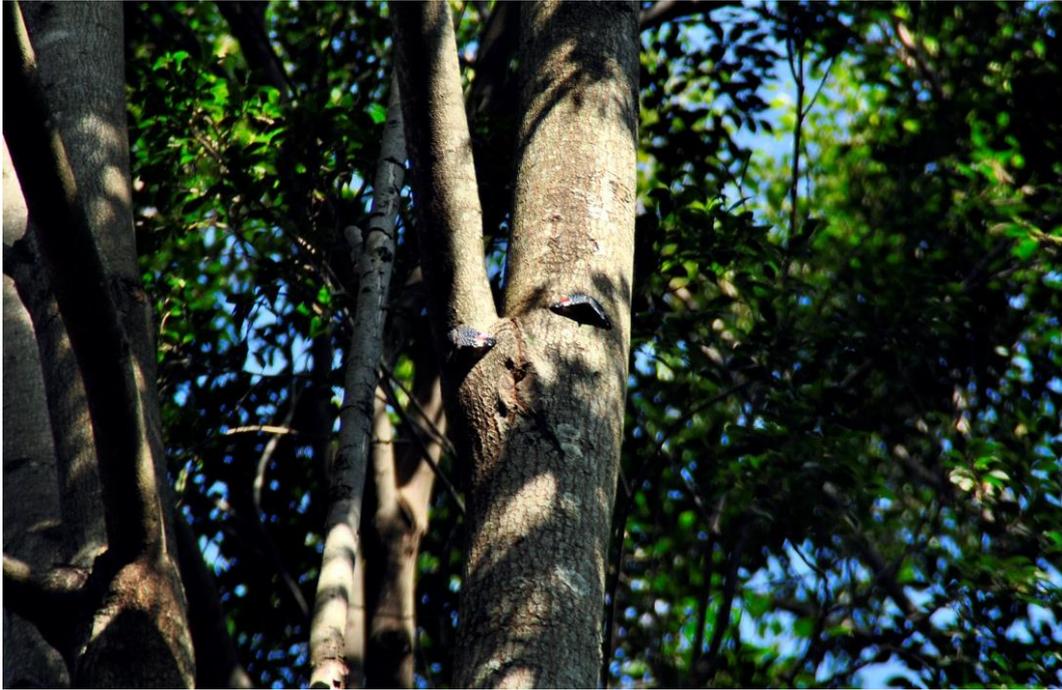


Figura 27: Dois machos de *H. amphinome* pousados próximos na mesma árvore territorial (território B), caracterizando um caso de tolerância.

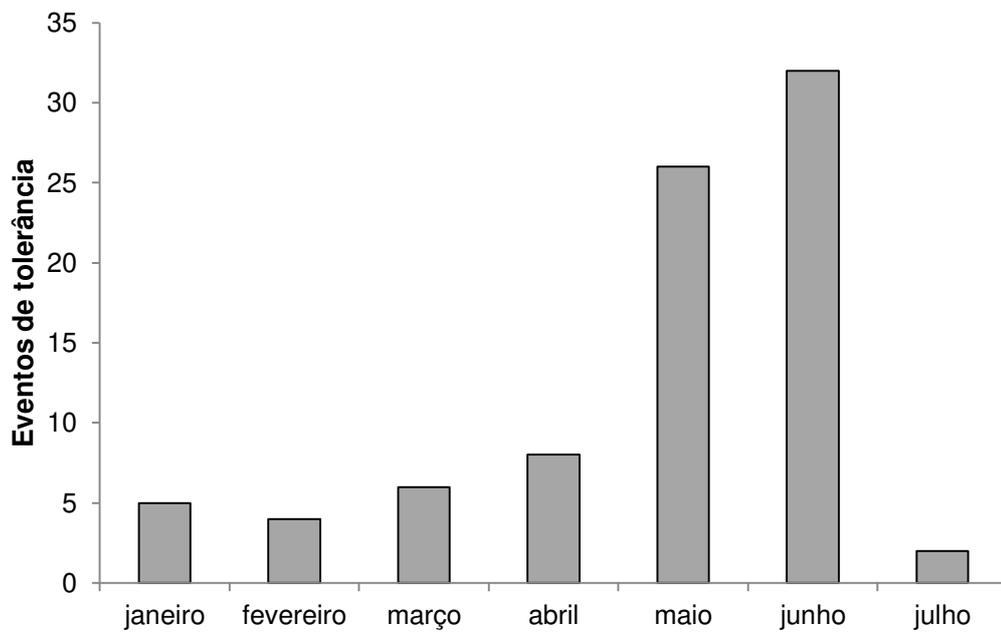


Figura 28: Frequência de casos observados de tolerância entre machos de *H. amphinome* que compartilharam, momentaneamente, o mesmo território de acasalamento nos primeiros sete meses de 2011. Eventualmente, um dos machos acabava expulsando o outro. A amostragem em julho foi relativamente menor devido à escassez de borboletas na área de estudo.

## 11 – Cortejo e Cópula

Capturamos e marcamos as fêmeas na mesma área em que os machos defenderam seus territórios. Nesse local, registramos dezenove cortejos e nove cópulas envolvendo casais de *H. amphinome* (Figura 29). Observamos seis cortejos completos, seguidos por cópula e detectamos três acasalamentos apenas após a cópula ter iniciado.



Figura 29: Macho e fêmea de *H. amphinome* em cópula. O casal está pousado em um tronco fora dos limites do território. A fêmea (inferior) tende a ter asas menos pontiagudas, uma cor azul mais viva e a mácula mais compacta do que o macho.

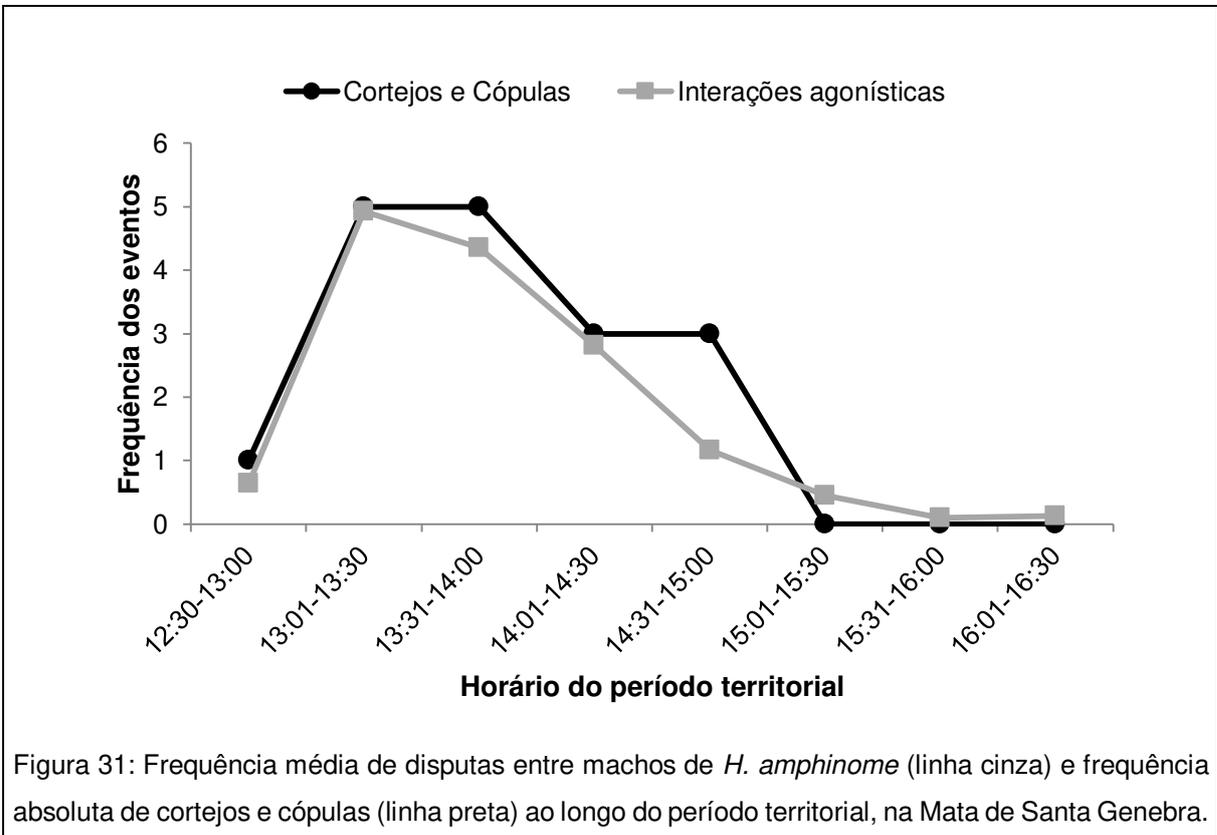
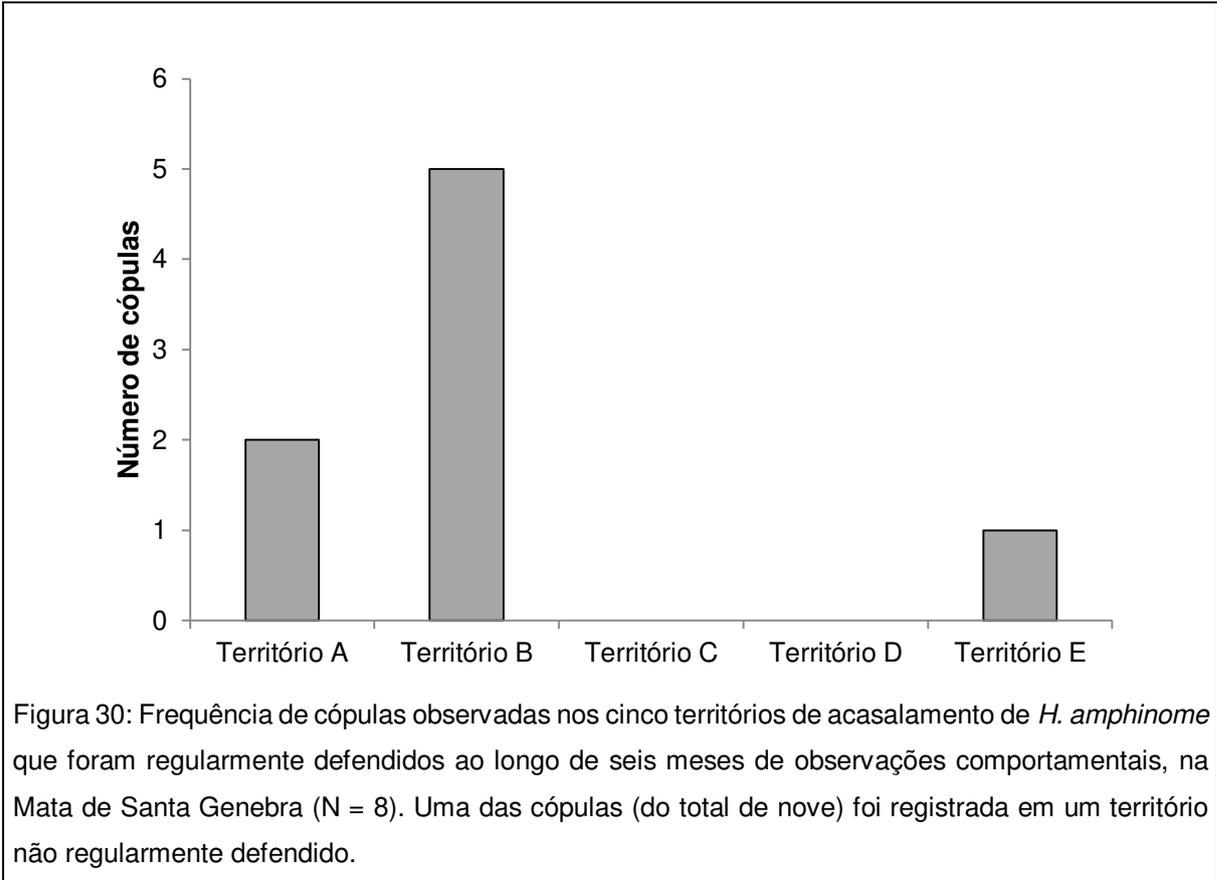
Machos territoriais de *H. amphinome* parecem ter a capacidade de reconhecer fêmeas quase imediatamente e, rapidamente, mudar seu comportamento agressivo para um comportamento de corte (de forma semelhante ao que ocorre em *H. feronia*; Marini-Filho & Benson 2010). Durante o cortejo, que dura menos de 1 min, o macho voa vagarosamente (às vezes, quase pairando no ar), um pouco acima e atrás da fêmea, emitindo estalos fracos (menor volume sonoro) e a intervalos mais longos dos que aqueles produzidos durante as interações agonísticas. Nos nove cortejos bem sucedidos, a fêmea geralmente pousou no

tronco da árvore territorial primeiro, de cabeça para baixo, enquanto o macho pousou depois, de cabeça para cima, dando início ao acasalamento.

Os dez cortejos que não foram seguidos de cópulas, protagonizados por machos residentes, ocorreram entre 12h56 e 14h50, horário de defesa dos territórios de acasalamento. Além disso, registramos um macho não territorial perseguindo uma fêmea na área de estudo às 13h38. Isso sugere que a busca ativa por fêmeas pode ser uma estratégia alternativa de acasalamento, talvez empregada por indivíduos que têm menores chances de vencer disputas territoriais.

Os territórios A e B foram os locais nos quais ocorreu a maioria das cópulas, com dois e cinco registros, respectivamente (Figura 30). Registramos uma única cópula em um território não regularmente defendido. As seis cópulas observadas do início ao fim envolveram machos que defenderam território no local e horário do acasalamento. Os locais onde os indivíduos pousaram para copular, embora altos em relação ao solo, foram relativamente mais baixos (não mais do que 7 m de altura) do que a média de altura dos poleiros territoriais (9,15 m). Em geral, os deslocamentos das borboletas em cópula foram curtos e limitaram-se a procura por sítios mais protegidos no tronco. No entanto, em duas ocasiões, a fêmea alçou voo e carregou o macho para outra árvore, claramente fora dos limites do território (p. ex: Figura 29).

A duração média dos seis acasalamentos cronometrados desde o início foi de 01h54, com o mais longo durando 03h41 e o mais curto durando 01h13. O início das cópulas ocorreu em média às 13h51 e elas terminaram em média às 15h34. Encontramos também uma grande sobreposição entre os horários dos cortejos e cópulas e os horários das disputas entre os machos (Figura 31).



Em todos os casos de cópula em que foi possível ver a fêmea claramente, ela era muito jovem, aparentemente recém-emergida ou com poucos dias de idade. Em uma das cópulas observadas, em que foi possível capturar e marcar a fêmea, ela também era muito jovem.

Em nenhuma das cópulas observadas ocorreu interferência por parte de machos coespecíficos, mesmo que o território onde o casal estivesse acasalando tivesse sido ocupado por outro macho. No entanto, em uma ocasião, o casal em cópula, pousado no tronco, foi atacado fisicamente por um macho de *H. feronia* que estava defendendo território na mesma árvore (claramente havendo contato físico entre as borboletas). O comportamento (*'pendular flight display'*) exibido por esse macho residente de *H. feronia*, antes do ataque físico, foi semelhante ao descrito por Marini-Filho e Benson (2010).

Em sete dos nove eventos de acasalamento, o território vago foi ocupado por um novo macho territorial enquanto o residente estava em cópula. Dessas sete ocasiões, em seis o novo residente ocupou o território vago em cerca de 1 a 2 min após o início da cópula. Na outra ocasião, o usurpador chegou cerca de 20 min após o início do acasalamento. Após o fim da cópula, o residente original desistia da defesa pelo restante do dia, enquanto seu território permanecia ocupado pelo novo residente. Em dois casos, o território ficou desocupado/vazio pelo resto do dia.

Dos nove acasalamentos registrados, em apenas dois os machos estavam marcados. Em um caso adicional, foi possível identificar o macho posteriormente. Em uma dessas três ocasiões, o macho que obteve a cópula não foi o residente primário. Esse residente secundário ocupou o território durante uma saída temporária do residente primário e acasalou com uma fêmea nesse intervalo. Quando o dono principal retornou ao território, embora encontrando o casal já em cópula, não interferiu. Nos outros dois casos de cópula nos quais os machos estavam marcados, e em mais dois outros casos nos quais os machos não estavam marcados (4 eventos), os indivíduos envolvidos foram todos residentes primários. Não ocorreu nenhum caso de machos sem território obterem acasalamentos na área de estudo.

Em relação aos três machos marcados que obtiveram cópulas: não reavistamos o indivíduo 22 na área de estudo em dias subsequentes; reavistamos o indivíduo 182 (*'satélite'*) na área de estudo por mais 4 dias, mas ele não conquistou novamente o território onde obteve a cópula; e o indivíduo 234 retornou como residente primário no mesmo território onde obteve a cópula por mais 1 dia e depois não foi mais visto na área de estudo.

## DISCUSSÃO

### 1 – Territorialidade em *Hamadryas amphinome*

Embora a existência de comportamento de defesa de territórios de acasalamento tenha sido conjecturada, ou proposta, várias vezes para diferentes espécies de *Hamadryas*, até agora faltavam evidências persuasivas (*e.g.* Monge-Nájera *et al.* 1998). Este estudo é o primeiro a reunir evidências suficientes para aceitar a hipótese de que os machos de *H. amphinome* defendem territórios de acasalamento, os quais se localizam próximos aos topos de árvores emergentes, especialmente em bordas de matas e clareiras.

A demonstração da existência de territorialidade em *H. amphinome*, apresentada aqui, decorreu de cinco principais linhas de evidência. Em primeiro lugar, borboletas individualizadas por marcas retornam, em horários determinados, aos mesmos troncos e ramos em dias sucessivos e, às vezes, ao longo de semanas (ou meses). Em segundo lugar, as borboletas engajadas em interações agonísticas são sempre machos, sugerindo que sua função está associada ao acasalamento. Em terceiro lugar, os indivíduos residentes interceptam intrusos (e de forma mais agressiva machos coespecíficos, em comparação com indivíduos de outras espécies de *Hamadryas*) e iniciam perseguições horizontais, verticais, ou voos em espiral, quase sempre acompanhados pela emissão de estalos (produzidos por um, ou ambos os adversários). A perseguição resulta na fuga e no afastamento de um dos rivais, normalmente o intruso. Em quarto lugar, se um território fica vazio, o residente ausente é prontamente substituído pelo primeiro macho intruso que chega ao local, supondo que o antigo dono não retorne e o expulse. Finalmente, em quinto lugar, fêmeas jovens (sem desgaste alar) entram nos territórios, onde são cortejadas e copulam com o macho residente.

A defesa de territórios de acasalamento, como documentada em *H. amphinome*, é comum em borboletas e outros insetos, visto que tais locais de acesso exclusivo aparentemente aumentam o sucesso reprodutivo dos machos (Baker 1983; Fitzpatrick & Wellington 1983; Thornhill & Alcock 1983; Wickman 1985; Bergman *et al.* 2007). Muitas espécies de insetos das ordens Diptera, Hymenoptera e Lepidoptera defendem territórios do tipo ‘*landmark encounter site*’, nos quais faltam recursos para as fêmeas e, assim, podem ser considerados ‘leks’ (Höglund & Alatalo 1995), ou ‘leks dispersos’ (veja Alcock 1981; Peixoto & Mendoza-Cuenca 2013). Exemplos incluem locais elevados, ou topos de morros (Lederhouse 1982; Alcock 1985; Rutowski *et al.* 1989), clareiras em bordas, ou dentro de florestas (Davies 1978; Takeuchi & Imafuku 2005; Peixoto & Benson 2009b), fundo de vales,

ou ravinas (Braby & Nishida 2011) e ramos de árvores, ou arbustos (Alcock & O'Neill 1986; Dinesh & Venkatesha 2013).

Os aglomerados pouco densos de territórios estabelecidos por machos de *H. amphinome* podem ser considerados 'leks dispersos' ou, equivalentemente, sítios de encontro sem recursos ('landmarks'). Assim, as árvores usadas como poleiros parecem servir exclusivamente como locais para encontrar fêmeas receptivas, as quais visitam os territórios com o único objetivo de obter cópulas (Höglund & Alatalo 1995). Ainda, as fêmeas são capazes de escolher seus parceiros, visto que, em dez ocasiões, elas foram observadas rejeitando machos residentes durante o cortejo.

Embora possam existir recursos alimentares em alguns territórios, eles não parecem ter qualquer influência sobre a localização dos mesmos ou sobre o processo de acasalamento. A defesa de territórios de acasalamento que contenham recursos para adultos parece ser pouco comum em borboletas (e.g. Davies 1978; Knapton 1985; Takeuchi & Imafuku 2005; mas veja Peixoto *et al.* 2012). Uma similar falta de relevância existe em relação às plantas hospedeiras, visto que os territórios de acasalamento de *H. amphinome* são estabelecidos em locais sem a necessidade de conter plantas de oviposição para as fêmeas, ou ainda, sem nascimentos de fêmeas que possam 'abastecer' territórios próximos.

## 2 – Territórios Defendidos

A localização dos territórios de *H. amphinome* nas subcopas de árvores emergentes sugere que as fêmeas podem ser atraídas para tais locais para obter cópulas, visto que os territórios podem ser facilmente identificados. Isso é esperado em sistemas reprodutivos com defesa de lek (Höglund e Alatalo 1995) e possivelmente ocorre em outras espécies cujos machos defendem sítios conspícuos do ambiente (*landmarks*; Baker 1972; Alcock 1981; Brown & Alcock 1990). A agregação de machos e fêmeas antes do pôr-do-sol nos ramos das mesmas árvores de jequitibá-rosa usadas como territórios sugere que esses locais são importantes como pontos de referência, e talvez também sejam relevantes em outros aspectos da biologia da espécie.

## 3 – Temperatura e Termorregulação

Borboletas precisam manter uma temperatura corporal mais alta do que à temperatura do ar para conseguir voar (Srygley 1994; Ide 2002). Assim, o hábito dos machos

de *H. amphinome* em pousar em poleiros territoriais ensolarados, com as asas abertas, auxilia na manutenção de uma temperatura corporal elevada por meio da termorregulação (Clench 1966). Uma alta temperatura torácica parece permitir que os machos se mantenham mais alertas e executem mais eficientemente as manobras aéreas envolvidas na atividade de defesa territorial (Clench 1966; Berwaerts & Van Dyck 2004). É comum que os machos residentes, depois de aquecidos, fechem as asas, aparentemente com a finalidade de reduzir o ganho de calor (supostamente após atingirem a temperatura ótima; Vande Velde *et al.* 2011), ou resfriar o corpo.

A temperatura máxima do ar, que coincide com o pico de atividade territorial de *H. amphinome* (veja mais abaixo), deve estar, segundo nossos resultados, acima dos 25°C para que os machos se envolvam em interações agonísticas. Como borboletas são organismos ectotérmicos e heliotérmicos (obtêm calor do sol), elas são dependentes da temperatura do ar e da irradiação solar para se aquecer (Clench 1966; Vande Velde *et al.* 2011; mas veja Freitas *et al.* 1997). A ausência de defesa territorial em dias mais frios (temperaturas máximas abaixo de 25°C) provavelmente está relacionada ao fato de que os machos de *H. amphinome* não conseguem atingir a temperatura mínima necessária para defender seus territórios, além da possibilidade de tornar as borboletas mais suscetíveis à predação (Berwaerts & Van Dyck 2004). Nossos resultados estão em conformidade com estudos que demonstram a influência das variações de temperatura sobre o comportamento de procura de parceiros em borboletas (*e.g.* Ide 2002; Gibbs *et al.* 2011).

#### **4 – Horários do Período Territorial**

A duração média do período territorial de *H. amphinome* foi de 2h11, o que segue o padrão geral de muitas borboletas tropicais (Freitas *et al.* 1997). Nas regiões tropicais, visto que a temperatura e o comprimento do dia são relativamente constantes ao longo do ano, os machos territoriais de algumas espécies de borboletas (*p. ex.* *Heliconius leucadia* e *H. sara*) parecem apresentar uma tendência em limitar as atividades reprodutivas para períodos curtos e específicos do dia (Benson *et al.* 1989). Comparativamente, por serem ativos o dia inteiro, os machos de algumas espécies de borboletas de baixas latitudes, como *Hypolimnas bolina*, *Charis cadytis* e *Actinote pellenea*, defendem seus territórios por várias horas diariamente (Kemp & Rutowski 2001; Chaves *et al.* 2006; Carvalho 2011).

Os horários de início e término do período territorial em *H. amphinome* se tornam mais próximos conforme as estações mudam de verão para inverno. Esse padrão de redução

da atividade de defesa parece ser devido à diminuição da temperatura no início da manhã e no final da tarde, e também ao concomitante declínio da intensidade luminosa ao longo da tarde. Vários estudos apontam a influência da temperatura e da irradiação solar sobre a preferência das borboletas quanto aos locais e aos horários da atividade reprodutiva (Clench 1966; Kingsolver 1985; Ide 2002; Ide 2010). De maneira semelhante ao que ocorre em *H. amphinome*, em *Vanessa atalanta*, os machos chegam mais cedo aos locais de defesa quando os dias são curtos e mais tarde quando os dias são longos (Brown & Alcock 1990).

Outro fator que potencialmente condiciona o período e o local da defesa territorial é o horário de emergência das fêmeas e de sua chegada aos sítios de defesa (Rutowski 1991; Kemp & Rutowski 2001). A taxa de encontro com fêmeas receptivas pode ser um fator tão ou mais relevante para a evolução do período de atividade territorial dos machos do que as condições climáticas (Peixoto & Benson 2009a). Em *H. amphinome*, a maioria dos cortejos e acasalamentos ocorreu no início do período de defesa (entre 13h e 14h), o que pode ser um indício da influência do horário de atividade reprodutiva das fêmeas sobre o comportamento territorial dos machos. Adicionalmente, a interferência observada entre machos de *H. amphinome* e machos de outras espécies de *Hamdryas* também poderia levar a deslocamentos temporais e espaciais nas características do comportamento territorial (*cf.* Brown & Wilson 1956).

## 5 – Orientação dos Machos Residentes nos Poleiros Territoriais

O posicionamento dos machos quando pousam na árvore territorial, em relação aos pontos cardeais, parece refletir a vantagem de manter uma elevada temperatura corporal durante a atividade de defesa. A preferência de orientação dos residentes ao longo do dia (que variou de Norte a Oeste) permite às borboletas uma maior captação dos raios solares. No entanto, conforme o período territorial vai chegando ao fim, os machos residentes diminuem sua preferência em receber sol direto, talvez devido ao progressivo aumento em temperatura do ar ou, alternativamente, uma gradativa redução no grau de comprometimento com a atividade de defesa. Em *Asterocampa leilia*, os machos também parecem exibir um comportamento que facilite o ganho de calor no início do período territorial, quando eles pousam no chão, com as asas abertas e orientados em sentido oposto ao do sol (Rutowski *et al.* 1991).

A orientação dos machos residentes nos poleiros territoriais, nos meses de janeiro e fevereiro, mostra uma preferência pelo Oeste. Isso talvez ocorra devido à posição mais

vertical do sol, ou devido às maiores temperaturas médias nesses meses, resultando em uma menor obrigação quanto à termorregulação. A forte correlação positiva entre a orientação dos machos residentes e o azimute solar ao longo do ano reforça a importância da interação entre termorregulação e a atividade territorial em *H. amphinome*.

Monge-Nájera *et al.* (1998) observaram que várias espécies de *Hamadryas* (incluindo *H. amphinome*) exibiram diferentes preferências de posicionamento nos poleiros, dependendo do local de estudo (voltados para leste, oeste, ou sul). Entretanto, diferentemente do que foi constatado aqui, naquele estudo os machos não exibiram nenhuma variação na preferência de orientação nos poleiros ao longo do dia. Como Monge-Nájera *et al.* (1998) desenvolveram seu estudo no Panamá e na Costa Rica, onde as temperaturas giram em torno de 20 °C – 30 °C ao longo do ano todo (dados disponíveis em <http://www.weatherbase.com/>), pode ser que as borboletas nesse local sejam menos dependentes da irradiação solar, visto que a temperatura do ar está geralmente elevada. Em comparação, as temperaturas médias em Campinas (local do presente estudo) giram em torno de 15 °C – 27 °C (dados do CEPAGRI), o que poderia tornar os machos de *Hamadryas* mais dependentes da irradiação solar para a atividade de defesa territorial.

## 6 – Alturas dos Poleiros Territoriais

A altura média dos poleiros de *H. amphinome* na mata de Santa Genebra (9,15 m) é quase o dobro da altura média (5,4 m) registrada para essa espécie por Monge-Nájera *et al.* (1998). Não temos conhecimento de nenhuma outra espécie de borboleta territorial para a qual se tenha registro do uso de poleiros tão altos quanto os de *H. amphinome*. Mesmo o licenídeo indiano *Spalgis epius*, que defende territórios de acasalamento em ramos de árvores, usa poleiros com uma altura média de 7,5 m (em cativeiro), mas que varia de 6 a 15 m em ambiente natural (Dinesh & Venkatesha 2013). O aumento de altura dos poleiros territoriais ao longo do dia, observado neste estudo, pode estar relacionado ao aumento em sombreamento na parte inferior da árvore conforme diminui o ângulo (altura) do sol à tarde.

A grande altura dos poleiros territoriais de *H. amphinome*, aliada à preferência por ramos ensolarados e voltados para Norte/Oeste, sugere que esses locais são vantajosos para os machos, tanto em termos de termorregulação, quanto no que diz respeito à detecção visual de fêmeas (Peixoto & Mendoza-Cuenca 2013). A escolha de locais de defesa que facilitam o encontro com coespecíficos é comum em várias espécies de borboletas: em *Asterocampa leilia*, os poleiros territoriais se localizam em pontos estratégicos, caracterizados por aumentar

a visibilidade de coespecíficos (Rutowski 1991; Bergman *et al.* 2015); e em *Pararge aegeria*, as manchas de sol defendidas pelos machos possuem um tamanho superior à média, aumentando a probabilidade de um residente localizar visualmente uma fêmea que esteja voando por perto (Bergman & Wiklund 2009).

A altura dos poleiros territoriais também pode estar relacionada ao fato de que os machos residentes ficam pousados em ramos a maior parte do tempo, usando pouco tempo em patrulhas espontâneas em volta da árvore territorial. Voos de patrulha ocorrem em muitas espécies de borboletas territoriais (*e.g.* Braby & Nishida 2011; Carvalho 2011) e podem aumentar as chances de detectar fêmeas e auxiliar na inspeção do perímetro do território contra invasores. Assim, pode ser que os poleiros elevados de *H. amphinome* garantam aos machos residentes uma boa visão do seu território, facilitando a detecção de intrusos, ou fêmeas, quando ainda distantes.

## 7 – Interações Agonísticas

### 7.1 – Características, Horários e Duração das Interações Agonísticas

As interações agonísticas entre machos de *H. amphinome* envolvem perseguições horizontais, verticais e voos em espiral. Os voos em espiral são comuns em disputas entre borboletas territoriais e consistem em manobras aéreas rápidas em forma de círculo (Kemp & Wiklund 2001).

As disputas territoriais de *H. amphinome* ocorrem principalmente entre 13h e 14h, horário em que a temperatura do ar está próxima da temperatura máxima diária (veja Peixoto & Benson 2009a; Carvalho 2011). As interações agonísticas entre machos de *H. feronia* no Panamá e Costa Rica também se concentram entre 13h e 15h (Monge-Nájera *et al.* 1998). Observamos uma variação nos picos de frequência de disputas ao longo dos meses, o que provavelmente reflete as diferenças entre verão e inverno quanto à duração do dia e às temperaturas médias. Os machos de *H. amphinome* tendem a ser mais ativos em horários do dia em que as temperaturas estão elevadas, o que reflete a dependência dessa espécie em relação às condições climáticas, como ocorre com borboletas em geral (*e.g.* Ide 2002; Dennis & Sparks 2006).

A variação na duração das disputas entre machos de *H. amphinome* pode estar relacionada ao tipo, ou contexto, da interação. Em alguns casos, o intruso pode estar apenas atravessando o território do residente, não estando ‘interessado’, ou motivado, em disputá-lo

(Kemp 2000). Em outros casos, o intruso pode ser o residente primário (residente original) que, após voltar de uma patrulha, ou de uma perseguição a uma fêmea (Wickman & Wiklund 1983), precisa expulsar um macho rival que se apossou de seu território.

A longa duração das disputas entre coespecíficos, quando comparada à duração das interações agonísticas entre machos de *H. amphinome* e machos de outras espécies de *Hamadryas* reforça a hipótese de que os territórios de *H. amphinome* são sítios de acasalamento e sugere que as interações aéreas interespecíficas são apenas incidentais. De fato, comportamentos agressivos direcionados a outros animais voadores são compartilhados por muitas espécies de borboletas territoriais (e.g. Davies 1978; Lederhouse 1982; Rutowski 1992), o que pode refletir uma falha dos machos em fazer uma identificação visual acurada dos invasores (Bitzer & Shaw 1979).

A maior duração das interações com voos em espiral pode indicar que esse comportamento caracteriza disputas em que o intruso possui uma capacidade de luta semelhante à do residente, ou ‘valoriza’ mais o território em disputa. Assim, a maior duração das interações com voos em espiral refletiria uma avaliação mais acurada da capacidade de luta entre os rivais, permitindo a desistência do menos capaz, sem que ele tenha que sofrer o desgaste de uma derrota (Enquist & Leimar 1983). Por outro lado, Kemp e Wiklund (2001) argumentaram que voos em espiral podem constituir a verdadeira disputa, de modo que as interações nas quais esse comportamento não ocorre seriam mais curtas porque o intruso não estaria ‘interessado’ na conquista do território.

O grande número de interações agonísticas (tanto intraespecíficas, como interespecíficas) em que ocorrem estalos (mais de 98% das brigas) sugere que essas emissões sonoras desempenham um papel importante nas disputas territoriais de *H. amphinome*. Já as pouquíssimas emissões sonoras verificadas durante as patrulhas podem funcionar para reforçar, para os machos rivais próximos, a posse de um território. Entretanto, não há evidências suficientes para avaliar o valor adaptativo dessas emissões durante as patrulhas territoriais.

## ***7.2 – Interações Agonísticas Interespecíficas***

Interações agonísticas entre indivíduos de diferentes espécies ocorrem em vários grupos de insetos (e.g. Brown & Alcock 1990; Drury *et al.* 2015). Quando essas interações envolvem interferência reprodutiva (p. ex. em territórios de acasalamento), elas podem ser o resultado de erros de reconhecimento específico (Gröning & Hochkirch 2008).

Em *Hamadryas*, indivíduos de diferentes espécies podem defender territórios a partir da mesma árvore, e a interferência reprodutiva resultante pode aumentar o custo da defesa, tanto em termos de tempo e energia desperdiçados, quanto de perda de oportunidades de acasalamento (Gröning & Hochkirch 2008). Essa interferência pode ser reduzida por meio de uma estratificação vertical dentro do gênero (Monge-Nájera *et al.* 1998), como previsto pela teoria do deslocamento de caracteres (Brown & Wilson 1956). Assim, enquanto algumas espécies, como *H. feronia* e *H. februa*, ocupam poleiros mais baixos no tronco, outras, como *H. amphinome*, pousam em locais mais elevados (Monge-Nájera *et al.* 1998). Segregação espacial entre congêneres também ocorre em *Vanessa*, na qual os machos de diferentes espécies defendem porções distintas de um mesmo topo de morro (Brown & Alcock 1990). Também poderia existir uma partição temporal na atividade territorial entre as diferentes espécies (veja Takeuchi & Imafuku 2005), mas até o momento existem poucas informações para *Hamadryas*.

## 8 – Tempo de Residência

O baixo tempo de permanência dos machos na área de estudo pode ser uma consequência da grande mobilidade verificada em *H. amphinome*, já que muitos deles frequentemente trocaram de território, inclusive durante um mesmo período territorial. De maneira similar, machos de *Inachis io* e *Vanessa atalanta* estão em constante deslocamento, permanecendo geralmente um dia, ou menos, em um mesmo território (Baker 1972; Bitzer & Shaw 1979).

Por outro lado, a elevada taxa de abandono dos territórios do primeiro para o segundo dia de residência (62%) indica que donos já estabelecidos valorizam mais a posse do local de defesa (recurso) do que novos donos. Uma alta taxa de abandono também foi encontrada para *Papilio polyxenes* (48,1%; Lerderhouse 1982) e para *Chrysozephyrus smaragdinus* (39,4%; Takeuchi & Imafuku 2005). De fato, a probabilidade de retorno de um macho ao mesmo território no dia seguinte foi diretamente proporcional ao número de dias em que esse indivíduo ocupou o local de defesa. Assim, machos recém-chegados (os quais obtêm um território pela expulsão de um residente, ou pela ocupação de um território vazio) podem deixar de retornar ao mesmo local de defesa após uma avaliação de sua qualidade, ou devido à falta de experiência com o local e à falta de oportunidade para aprender sua localização. Desse modo, a expectativa de residência (o valor futuro do território) para um

novo dono é relativamente pequena em comparação com a expectativa de residência para um macho já estabelecido.

## 9 – Tolerância entre Machos Territoriais

Os casos de tolerância entre machos que ocuparam momentaneamente o mesmo território poderiam ser o resultado da inacuidade visual dos residentes, que falharam em avistar intrusos pousados na mesma árvore territorial. Essa falha em detectar intrusos também parece ocorrer em *Asterocampa leilia*, na qual, em algumas ocasiões, o macho residente apenas perseguia o intruso pousado próximo a ele quando este levantava voo do poleiro territorial (Rutowski & Gilchrist 1988). No entanto, como qualquer movimentação próxima ao território é capaz de desencadear uma reação agressiva por parte dos machos residentes (Monge-Nájera *et al.* 1998), devem ser raros os casos em que os intrusos conseguem pousar na árvore territorial sem serem notados.

Adicionalmente, houve um aumento de tolerância entre machos territoriais nos meses mais frios, o que pode ser devido a uma queda na probabilidade de encontro com fêmeas receptivas, assim reduzindo os benefícios resultantes da defesa territorial (Courtney & Anderson 1986). Além disso, temperaturas mais baixas também podem comprometer a capacidade dos machos em evitar predadores (Berwaerts & Van Dyck 2004), o que poderia tornar os residentes mais permissivos à presença de intrusos no território.

## 10 – Cortejo e Cópula

Durante as disputas territoriais e também durante o cortejo, os machos empregam uma alta frequência de emissões sonoras (estalos). Assim, parece provável que os estalos tenham surgido dentro do gênero *Hamadryas* em decorrência de pressões seletivas associadas ao comportamento territorial e ao cortejo. No entanto, alguns trabalhos recentes, baseados em evidências comportamentais e filogenéticas, levantaram a hipótese de que a função dos estalos é auxiliar no reconhecimento sexual (Marini-Filho & Benson 2010; Garzón-Orduña 2012).

Em um desses estudos, Marini-Filho e Benson (2010) observaram, em um viveiro experimental, que os machos de *Hamadryas* emitem estalos (de baixa intensidade) durante o cortejo, principalmente em sua fase inicial. Eles especularam que os estalos estariam relacionados ao reconhecimento sexual, uma vez que, após ocorrer o reconhecimento, o macho deixou de produzir os estalos e passou a exibir um comportamento de corte.

Outra evidência consistente com a hipótese do reconhecimento sexual foi obtida em dois trabalhos sobre a filogenia do gênero *Hamadryas* (Garzón-Orduña 2012; Garzón-Orduña *et al.* 2013). Garzón-Orduña (2012) encontrou que a árvore filogenética (baseada em caracteres morfológicos) mais parcimoniosa foi aquela em que a produção de som surgiu uma única vez, e foi perdida uma única vez dentro do clado. O grupo que perdeu a capacidade de produzir os estalos (*H. laodamia*, *H. arete* e *H. velutina*) também evoluiu dimorfismo sexual (padrão de coloração da asa) e androcônias (escamas modificadas associadas à produção e dispersão de feromônios) nos machos. Como as outras espécies de *Hamadryas* não possuem um dimorfismo sexual marcante, isso sugeriria que, no grupo *laodamia*, o reconhecimento sexual baseado na produção de som foi substituído por um baseado em características visuais e olfativas (Garzón-Orduña 2012).

No entanto, em um trabalho mais recente, Garzón-Orduña *et al.* (2013) mostraram que a árvore filogenética mais parcimoniosa para *Hamadryas*, considerando tanto caracteres morfológicos quanto moleculares, apresenta dois retornos à condição plesiomórfica (ausência de produção sonora) do gênero (Figura 32). Um dos retornos ocorre no clado que contém a espécie *H. februa*, no qual não existe dimorfismo sexual e os machos não possuem androcônias (Garzón-Orduña *et al.* 2013), dessa forma minando (em parte) a hipótese do reconhecimento sexual.

Embora exista a possibilidade de que os estalos sejam usados no reconhecimento sexual, isso não parece provável. Em primeiro lugar, existem várias espécies de borboletas monomórficas e que não possuem androcônias (*e.g. Biblis hyperia*), mas que ainda assim se reproduzem sem dificuldades. E, em segundo lugar, as repetições de longas séries de fortes estalos emitidos durante as interações entre machos no campo (Marini-Filho & Benson 2010; obs. pess.) dificilmente podem ser atribuídos a um efeito acidental derivado de uma função de reconhecimento entre os sexos. Assim, uma possibilidade condizente com o padrão de emissões sonoras observado neste estudo é de que os estalos teriam a função de informar a disposição dos machos em disputar um território em interações intrasexuais e também a qualidade dos machos (como a integridade das asas, por exemplo) em interações intersexuais.

Ainda em relação ao cortejo, Marini-Filho e Benson (2010) sugeriram que os estalos produzidos pelos machos de *Hamadryas*, eventualmente, poderiam ser usados pelas fêmeas para avaliar a sua aptidão, visto que machos maiores e mais saudáveis poderiam produzir estalos mais fortes. O fato de que machos de *H. amphinome* emitem estalos ao longo do cortejo sugere que esse comportamento possui alguma função no acasalamento.

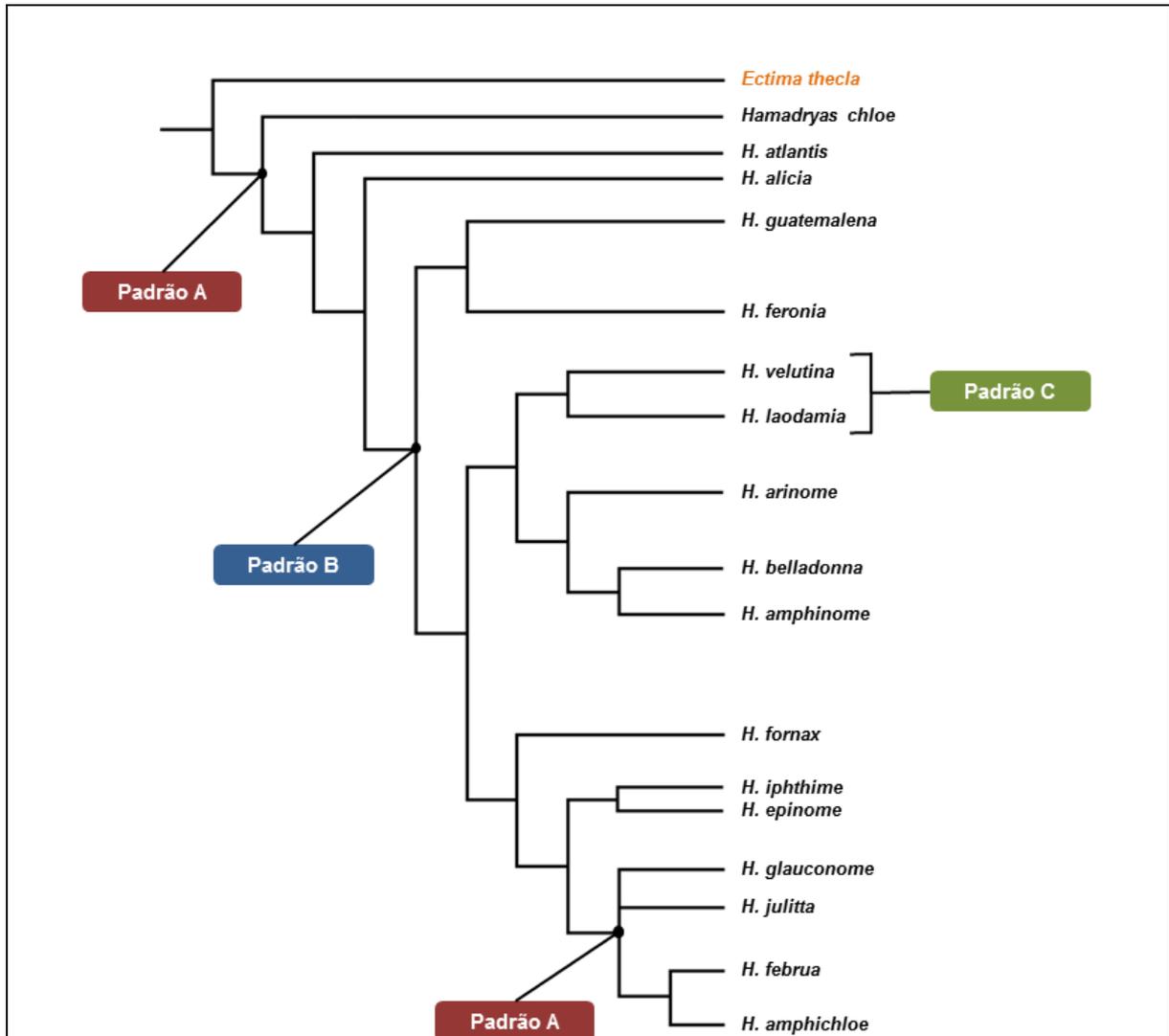


Figura 32: Filogenia do gênero *Hamadryas* baseada em caracteres morfológicos e moleculares. Os padrões A e C correspondem à venação de espécies que não produzem som, enquanto o padrão B corresponde à venação de espécies que produzem som. Imagem adaptada de *Phylogenetic relationships of Hamadryas (Nymphalidae: Biblidinae) based on the combined analysis of morphological and molecular data* (Garzón-Orduña *et al.* 2013).

As cópulas registradas se distribuíram por uma grande faixa do período de defesa, mas os eventos de cortejo e o início dos acasalamentos apresentaram uma sobreposição de horários com a frequência média de disputas. Além disso, os horários de início dos acasalamentos ocorreram, em média, no período com o segundo maior pico de atividade territorial de *H. amphinome* (13h31-14h00). Isso sugere que os machos sem territórios podem estar mais ‘motivados’ para disputar e obter um território nesse horário, devido à maior disponibilidade de fêmeas receptivas, especialmente em áreas próximas aos locais de defesa.

Embora somente uma das cópulas registradas não tenha acontecido dentro do território do macho residente, é provável que os machos possam deixar seus territórios momentaneamente para cortejar fêmeas que estejam voando por perto (Wickman & Wiklund 1983). Dessa forma, eles podem acabar acasalando em locais distantes dos territórios (Alcock & Gwynne 1988), diminuindo as oportunidades de registro de cópulas.

O registro de um acasalamento de *H. amphinome* às 11h30 por Jenkins (1983), aliado ao nosso registro de um macho não territorial em perseguição a uma fêmea, sugere que os machos podem empregar a busca ativa por fêmeas como uma estratégia alternativa para a obtenção de parceiras. Como o início do período territorial de *H. amphinome* ocorre à tarde (por volta das 13h), no horário de registro da cópula o macho em questão provavelmente não estava defendendo um território.

Como os acasalamentos registrados envolveram a participação de fêmeas aparentemente jovens, isso sugere que elas copulam logo depois de emergir da pupa e que cópulas adicionais, de fêmeas mais velhas, não são frequentes. Na maioria das espécies de borboletas, as fêmeas acasalam logo depois de sair da pupa (Wiklund 2003) e, especialmente em espécies que defendem locais conspícuos do ambiente, há uma escassez de fêmeas receptivas (Scott 1970).

Em quase todas as cópulas registradas (oito de nove), o território vago foi ocupado por um novo macho residente em um, ou poucos minutos. Essas observações sugerem que muitos dos intrusos observados na área de estudo estavam à procura de territórios e teriam ocupado as árvores territoriais se estas já não estivessem sendo defendidas por outros indivíduos. Assim, os territórios parecem valiosos para a reprodução (*e.g.* Bergman *et al.* 2007), porém são limitados, sendo rapidamente aproveitados por outros machos quando deixados sem defesa.

Apenas uma das cópulas registradas envolveu um macho que claramente não era o residente primário. Isso indica que machos sem territórios podem adotar a estratégia alternativa de pousar em locais próximos a uma árvore territorial ocupada e aproveitar oportunidades em que o residente primário deixa temporariamente o local de defesa para usurpá-lo e obter acasalamentos. Esse comportamento é semelhante ao que ocorre em várias espécies de animais, como *Bufo calamita*, *Limulus polyphemus*, entre outras, nas quais competidores mais ‘fracos’ usam estratégias alternativas para ‘obter o melhor de um mau negócio’ (Davies *et al.* 2012).

É interessante notar que os três machos marcados que obtiveram cópulas não permaneceram na área de estudo por muito tempo após o acasalamento (em média 1,7 dias).

Isso pode indicar que os custos da produção de esperma são altos e que os machos que acasalaram tiveram suas reservas energéticas deplecionadas a um ponto em que a defesa territorial se tornou desvantajosa (veja Takeuchi & Imafuku 2005).

## REFERÊNCIAS

- Alcock J (1981) Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 309-317.
- Alcock J (1987) Leks and hilltopping in insects. *Journal of Natural History*, 21: 319-328.
- Alcock J (2005) *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 8<sup>a</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Alcock J & Gwynne D (1988) The mating system of *Vanessa kershawi*: Males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 116-124.
- Alcock J & O'Neill KM (1986) Density-dependent mating tactics in the Grey hairstreak, *Strymon melinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Zoology*, 209: 105-113.
- Alcock J & O'Neill KM (1987) Territory preferences and intensity of competition in the grey hairstreak *Strymon melinus* (Lepidoptera, Lycaenidae) and the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera, Pompilidae). *American Midland Naturalist*, 118: 128-138.
- Altmann J (1974) Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Baker RR (1972) Territorial behavior of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 41: 453-469.
- Baker RR (1983) Insect territoriality. *Annual Review of Entomology*, 28: 65-89.
- Benson WW, Haddad CFB & Zikán M (1989) Territorial behavior and dominance in some heliconiine butterflies (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 43: 33-49.

- Bergman M, Gotthard K, Berger D, Olofsson M, Kemp DJ & Wiklund C (2007) Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274: 1659-1665.
- Bergman M, Lessios N, Seymoure BM & Rutowski RL (2015) Mate detection in a territorial butterfly - the effect of background and luminance contrast. *Behavioral Ecology*, 26: 851-860.
- Bergman M & Wiklund C (2009) Visual mate detection and mate flight pursuit in relation to sunspot size in a woodland territorial butterfly. *Animal Behaviour*, 78: 17-23.
- Berwaerts K & Van Dyck H (2004) Take-off performance under optimal and suboptimal thermal conditions in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oecologia*, 141: 536-545.
- Bitzer RJ & Shaw KC (1979) Territorial behavior of the red admiral, *Vanessa atalanta* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 18: 36-49.
- Bitzer RJ & Shaw KC (1995) Territorial behavior of the red admiral, *Vanessa atalanta* (Lepidoptera: Nymphalidae) I. Role of climatic factors and early interaction frequency on territorial start time. *Journal of Insect Behavior*, 8: 47-66.
- Braby MF & Nishida K (2011) Mate-location behavior in *Pereute* Herrich-Schäffer butterflies (Lepidoptera: Pieridae), with a review of male behavior at encounter sites in the subtribe *Aporiina*. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, 44: 51-60.
- Brown WD & Alcock J (1990) Hilltopping by the red admiral butterfly: Mate searching alongside congeners. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29: 1-10.
- Brown Jr WL & Wilson EO (1956) Character displacement. *Systematic Zoology*, 5: 49-64.
- Carvalho MRM (2011) Disputas físicas e territorialidade na borboleta *Actinote pellenea* (Hübner, 1821) (Nymphalidae, Acraeinae). Tese (mestrado), Universidade Estadual de Campinas. 65p.

CEPAGRI – Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura.  
<http://www.cpa.unicamp.br> (acesso em 20/08/2009).

Chai P (1988) Wing coloration of free-flying neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. *Biotropica*, 20: 20-30.

Chaves GW, Pato CEG & Benson WW (2006) Complex non-aerial contests in the lekking butterfly *Charis cadytis* (Riodinidae). *Journal of Insect Behavior*, 19: 179-196.

Clench HK (1966) Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology*, 47: 1021-1034.

Cordero CR & Soberón J (1990) Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behavior*, 3: 719-732.

Courtney SP & Anderson K (1986) Behaviour around encounter sites. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 241-248.

Darwin CR (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres.

Davies NB (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: The resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.

Davies NB, Krebs JR & West AS (2012) *An Introduction to Behavioural Ecology*, 4<sup>a</sup> ed. Wiley-Blackwell, Chichester.

Dennis RL & Sparks TH (2006) When is a habitat not a habitat? Dramatic resource use changes under differing weather conditions for the butterfly *Plebejus argus*. *Biological Conservation*, 129: 291-301.

DeVries PJ (1978) Observations on the apparent lek behavior in Costa Rican rainforest *Perrhybris pyrrha* Cramer (Pieridae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 17: 142-144.

- Dinesh AS & Venkatesha MG (2013) Analysis of the territorial, courtship and coupling behavior of the hemipterophagous butterfly, *Spalgis epius* (Westwood) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behavior*, 26: 149-164.
- Drury JP, Okamoto KW, Anderson CN & Grether GF (2015) Reproductive interference explains persistence of aggression between species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282: 2014-2256.
- Eff D (1962) A little about the little-known *Papilio indra minori*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 16: 137-143.
- Emlen ST & Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Enquist M & Leimar O (1983) Evolution of fighting behavior – Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387-410.
- Fitzpatrick SM & Wellington WG (1983) Insect territoriality. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 471-486.
- Freitas AVL, Benson WW, Marini-Filho OJ & De Carvalho RM (1997) Territoriality by the dawn's early light: The Neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassolinae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 34: 14-20.
- Garzón-Orduña IJ (2012) Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 37: 84-101.
- Garzón-Orduña IJ, Marini-Filho O, Johnson SG & Penz CM (2013) Phylogenetic relationships of *Hamadryas* (Nymphalidae: Biblidinae) based on the combined analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, 29: 629-642.

- Gibbs M, Wiklund C & Van Dyck H (2011) Temperature, rainfall and butterfly morphology: does life history theory match the observed pattern?. *Ecography*, 34: 336-344.
- Godman FD & Salvin O (1883) *Biologia Centrali-americana: Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*, Volume 1. Taylor & Francis, London.
- Gröning J & Hochkirch A (2008) Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, 83: 257-282.
- Guaratini MTG, Gomes EPC, Tamashiro JY & Rodrigues RR (2008) Composição florística da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 31: 323-337.
- Höglund J & Alatalo RV (1995) *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ide JY (2002) Seasonal changes in the territorial behaviour of the satyrine butterfly *Lethe diana* are mediated by temperature. *Journal of Ethology*, 20: 71-78.
- Ide JY (2010) Weather factors affecting the male mate-locating tactics of the small copper butterfly (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology*, 107: 369-376.
- Jenkins D (1983) Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum*, 81: 1-146.
- Kemp DJ (2000) Contest behavior in territorial male butterflies: Does size matter? *Behavioral Ecology*, 11: 591-596.
- Kemp DJ (2013) Contest behaviour in butterflies: Fighting without weapons. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 134-146. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kemp DJ & Rutowski RL (2001) Spatial and temporal patterns of territorial mate locating behaviour in *Hypolimnas bolina* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Natural History*, 35: 1399-1411.

- Kemp DJ & Wiklund C (2001) Fighting without weaponry: A review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 429-442.
- Kingsolver JG (1985) Butterfly thermoregulation: Organismic mechanisms and population consequences. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 24: 1-20.
- Knapton RW (1985) Lek structure and territoriality in the chryxus arctic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17: 389-395.
- Köppen W (1948) *Climatologia*. Fondo Cultura Economica, Pánuco.
- Lederhouse RC (1982) Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 109-118.
- Marini-Filho OJ (1996) Defesa de recursos alimentares e interações aéreas entre borboletas simpátricas do gênero *Hamadryas*. Tese (mestrado), Universidade Estadual de Campinas. 73p.
- Marini-Filho OJ & Benson WW (2010) Use of sound and aerial chases in sexual recognition in Neotropical *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 5-12.
- Monge-Nájera J, Hernández F, González MI, Soley J, Araya J & Zolla S (1998) Spatial distribution, territoriality and sound production by tropical cryptic butterflies (*Hamadryas*, Lepidoptera: Nymphalidae): Implications for the “industrial melanism” debate. *Revista de Biología Tropical*, 46: 297-330.
- Muyshondt A & Muyshondt Jr A (1975a) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. I B.: *Hamadryas februa* (Nymphalidae-Hamadryadinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 83: 157-169.

- Muyschondt A & Muyschondt Jr A (1975b) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III B.: *Hamadryas amphinome* L. (Nymphalidae-Hamadryadinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 83: 181-191.
- Otero LD (1990) The stridulatory organ in *Hamadryas* (Nymphalidae): Preliminary observations. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 44: 285-288.
- Peixoto PEC & Benson WW (2009a) Daily activity patterns of two co-occurring tropical satyrine butterflies. *Journal of Insect Science*, 9:54.
- Peixoto PEC & Benson WW (2009b) Seasonal effects of density on territory occupation by males of the satyrine butterfly *Paryphthimoides phronius* (Butler 1867). *Journal of ethology*, 27: 489-496.
- Peixoto PEC & Benson WW (2011) Fat and body mass predict residency status in two tropical satyrine butterflies. *Ethology*, 117: 722-730.
- Peixoto PEC & Mendoza-Cuenca L (2013) Territorial mating systems in butterflies: What we know and what neotropical species can show. Em: RH Macedo & G Machado (eds.) *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*, pp. 85-113. Academic Press, Waltham, MA.
- Peixoto PEC, Muniz D & Benson WW (2012) Do feeding resources induce the adoption of resource defence polygyny in a lekking butterfly? *Ethology*, 118: 311-319.
- Pettirossi N (2009) Riqueza, abundância e composição de espécies de borboletas frugívoras (Lepidoptera, Nymphalidae) da Reserva Florestal Mata de Santa Genebra, Campinas, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 25: 13-29.
- Pinheiro CE (1990) Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) in western Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29: 134-142.

- Ross G (1963) Evidence for lack of territoriality in two species of *Hamadryas* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 2: 241-246.
- Rutowski RL (1984) Sexual selection and the evolution of butterfly mating behaviour. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 23: 125-142.
- Rutowski RL (1991a) The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist*, 138: 1121-1139.
- Rutowski RL (1991b) Temporal and spatial overlap in the mate-locating behavior of two species of *Junonia* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 30: 267-271.
- Rutowski RL (1992) Male mate-locating behavior in the common eggfly, *Hypolimnas bolina* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 46: 24-38.
- Rutowski RL, Alcock J, Carey M (1989) Hilltopping in the pipevine swallowtail butterfly (*Battus philenor*). *Ethology*, 82: 244-254.
- Rutowski RL, Demlong MJ & Leffingwell T (1994) Behavioural thermoregulation at mate encounter sites by male butterflies (*Asterocampa leilia*, Nymphalidae). *Animal behaviour*, 48: 833-841.
- Rutowski RL, Demlong MJ & Terkanian B (1996) Seasonal variation in mate-locating activity in the desert hackberry butterfly (*Asterocampa leilia*; Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Insect Behavior*, 9: 921-931.
- Rutowski RL, Dickinson JL & Terkanian B (1991) Behavior of male desert hackberry butterflies, *Asterocampa leilia* (Nymphalidae) at perching sites used in mate location. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 30: 129-139.
- Rutowski RL & Gilchrist GW (1988) Male mate locating behavior in the desert hackberry butterfly, *Asterocampa leilia* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 1-12.

- Scott JA (1970) Hilltopping as a mating mechanism to aid the survival of low density species. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 7: 191-204.
- Scott JA (1974) Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist*, 91: 103-117.
- Setz EZF (1991) Métodos de quantificação de comportamento de primatas no campo. Em: AB Rylands & AT Bernardes (eds.) *A Primatologia no Brasil-3*, pp. 411-435. Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte, MG.
- Shields O (1967) Hilltopping: An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 6: 69-178.
- Srygley RB (1994) Shivering and its cost during reproductive behavior in Neotropical owl butterflies, *Caligo* and *Opsiphanes* (Nymphalidae: Brassolini). *Animal Behaviour*, 47: 23-32.
- Takeuchi T & Imafuku M (2005) Territorial behavior of a green hairstreak *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera: Lycaenidae): Site tenacity and wars of attrition. *Zoological Science*, 22: 989-994.
- Thornhill R & Alcock J (1983) *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Vande Velde L, Turlure C & Van Dyck H (2011) Body temperature and territory selection by males of the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): What makes a forest sunlit patch a rendezvous site? *Ecological Entomology*, 36: 161-169.
- Wickman P-O (1985) Territorial defense and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera, Satyridae). *Animal Behaviour*, 33: 1162-1168.

- Wickman P-O (1992) Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. *Animal Behaviour*, 44: 141-148.
- Wickman P-O & Wiklund C (1983) Territorial defense and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour*, 31: 1206-1216.
- Wiklund C (1977) Courtship behaviour in relation to female monogamy in *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). *Oikos*, 29: 275-283.
- Wiklund C (2003) Sexual selection and the evolution of butterfly mating systems. Em: CL Boggs, WB Watt & PR Ehrlich (eds.) *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*, pp 67-90. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Yack JE, Otero LD, Dawson JW, Surlykke A & Fullard JH (2000) Sound production and hearing in the blue cracker butterfly *Hamadryas feronia* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Venezuela. *The Journal of Experimental Biology*, 203: 3689–3702.
- Young AM & Borkin SS (1985) Natural history notes for some *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Nymphalinae; Aegeronini) in northwestern Costa Rica during the tropical dry season. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 39: 229-235.
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*, 5<sup>a</sup> ed. Pearson, London.

# CAPÍTULO 2

Comprimento e desgaste alares influenciam a condição de residência e o sucesso em disputas territoriais de machos de *Hamadryas amphinome*

## INTRODUÇÃO

Animais frequentemente disputam recursos valiosos presentes no ambiente, como alimento, espaço para crescimento, locais de nidificação, abrigo, posições em uma hierarquia social, ou parceiros sexuais (revisto por Hardy & Briffa 2013). A defesa de locais que aumentam o sucesso reprodutivo dos machos também é bastante difundida (Andersson 1994), tanto entre vertebrados (*e.g.* Clutton-Brock *et al.* 1979), quanto entre invertebrados (*e.g.* Otronen 1988).

Os machos podem defender territórios que contenham recursos usados pelas fêmeas, como alimento, ou plantas hospedeiras (*e.g.* Serrano-Meneses *et al.* 2007), ou podem defender as fêmeas diretamente (*e.g.* Buzzato & Machado 2008). No entanto, em muitas espécies de animais, os machos defendem territórios sem nenhum recurso para as fêmeas, os quais servem apenas como ‘pontos de encontro’ (Shields 1967; Alcock 1981; Rutowski 1991). A posse de tais locais tem um efeito positivo sobre o sucesso reprodutivo dos machos (Wickman 1985; Bergman *et al.* 2007) e, portanto, deveriam ser defendidos contra a aproximação de coespecíficos.

De modo a compreender como os animais decidem quem vence os confrontos territoriais, vários modelos sobre resolução de disputas têm sido propostos, baseados na teoria evolutiva dos jogos (Maynard Smith & Price 1973; Enquist & Leimar 1983; Mesterton-Gibbons *et al.* 1996; Payne & Pagel 1996; Payne 1998). De forma geral, esses modelos prevêm que os indivíduos que possuem uma maior capacidade de luta (*resource holding potencial*, ou *power* – RHP; Parker 1974), ou que valorizam mais a posse do recurso (*resource value* – V; Parker 1974) deveriam vencer as disputas.

Os fatores que afetam a capacidade de luta dos indivíduos são muito variáveis, podendo estar relacionados a características físicas, como tamanho corporal e presença de ‘armas’ (como mandíbulas e chifres, por exemplo; Andersson 1994), ou mesmo fisiológicas, como quantidade de gordura (Marden & Waage 1990). O valor do recurso também varia de acordo com o recurso disputado e com a motivação dos indivíduos em garantir o acesso exclusivo a esse recurso (Briffa & Hardy 2013). Além disso, características não correlacionadas ao RHP, ou ao V, poderiam, em teoria, ser importantes na determinação do vencedor de uma disputa (Parker 1974). Desse modo, assimetrias arbitrárias, como a condição de residência (o status de dono do recurso, ou do território), poderiam definir o vencedor de uma disputa como aquele indivíduo que detém a posse do recurso (Maynard Smith 1976).

A relação entre os atributos determinantes do RHP dos indivíduos e a duração das interações agonísticas pode ser usada para inferir se há avaliação mútua entre rivais e, dessa forma, testar as predições de diferentes modelos que tratam sobre a resolução das disputas entre animais (Taylor & Elwood 2003; Arnott & Elwood 2009; Briffa *et al.* 2013). O modelo de acesso sequencial (SAM – *sequential assessment model*; Enquist & Leimar 1983) prediz que há avaliação mútua entre os rivais durante uma disputa e, assim sendo, quanto maior a assimetria de RHP entre os rivais, mais breves deveriam ser as interações agonísticas, visto que o macho em desvantagem (menor RHP) deveria desistir rapidamente do confronto. Por outro lado, os modelos da guerra-de-desgaste sem avaliação (WOA-WA – *war of attrition without assessment*; Mesterton-Gibbons *et al.* 1996) e guerra-de-desgaste energética (EWOA – *energetic war of attrition*; Payne & Pagel 1996) predizem que não há avaliação mútua entre os rivais durante uma disputa (apenas uma auto-avaliação) e, assim sendo, a duração das interações agonísticas dependerá da capacidade de luta (relacionada à persistência) do indivíduo mais fraco. Por conseguinte, quanto maior o RHP do macho mais fraco (perdedor), mais longas devem ser as disputas.

Muitos trabalhos sugeriram a existência de avaliação mútua entre rivais (como predito pelo modelo de acesso sequencial; Enquist & Leimar 1983), tomando como base apenas a relação negativa encontrada entre a duração das disputas e a assimetria de RHP entre perdedores e vencedores (Taylor & Elwood 2003; Briffa *et al.* 2013). No entanto, essa relação negativa pode ser encontrada mesmo quando os animais não empregam uma estratégia de avaliação mútua, mas apenas uma avaliação do próprio RHP (veja Stuart-Fox 2006). Assim, caso os indivíduos rivais estejam se comportando de acordo com as premissas do SAM, é esperado que (Taylor & Elwood 2003; Elwood & Arnott 2012): 1) haja uma relação positiva entre a duração das disputas e o RHP dos perdedores; e 2) haja uma relação negativa entre a duração das disputas e o RHP dos vencedores. Resultados semelhantes podem ser encontrados caso os animais se comportem de acordo com as premissas do modelo de acesso cumulativo de informação (Briffa *et al.* 2013), o qual não prevê troca de informações entre os rivais (CAM – *cumulative assessment model*; Payne 1998). Já se os adversários estão se comportando de acordo com as premissas dos modelos da guerra-de-desgaste, é esperado que (Taylor & Elwood 2003; Briffa *et al.* 2013): 1) haja uma relação positiva entre a duração das disputas e o RHP dos perdedores; e 2) haja uma relação positiva (embora mais fraca), ou uma ausência de relação, entre a duração das disputas e o RHP dos vencedores.

Borboletas não apresentam armas capazes de causar injúrias em seus adversários e, assim, as disputas territoriais entre machos são geralmente caracterizadas por exhibições

aéreas sem contato físico, nas quais os rivais descrevem voos circulares próximos um do outro (Kemp & Wiklund 2001; mas veja Chaves *et al.* 2006; Eff 1962; Lehnert *et al.* 2013). As disputas são iniciadas quando um macho intruso (o qual não possui um território) invade um território ocupado por um macho residente (dono do território), e terminam quando um dos oponentes desiste da disputa e é perseguido pelo vencedor para além dos limites da área de defesa (*e.g.* Davies 1978; Alcock & Gwynne 1988).

Em borboletas, os residentes vencem a maioria das disputas territoriais contra machos intrusos (Kemp & Wiklund 2001), o que levou à hipótese de que assimetrias arbitrárias (o ‘papel’ que os machos ocupam) poderiam ser usadas como um mecanismo para a resolução dos conflitos (Davies 1978). No entanto, estudos posteriores mostraram que o grande sucesso dos residentes em relação a machos intrusos provavelmente se deve a dois fatores: assimetrias na capacidade de luta (*e.g.* Peixoto & Benson 2008); e assimetrias na motivação, que pode ser influenciada pelo valor que cada rival atribui ao recurso defendido (*e.g.* Bergman *et al.* 2010).

Assimetrias em características físicas/fisiológicas têm sido apontadas como determinantes da capacidade de luta em várias espécies de borboletas territoriais, principalmente em Satyrinae (Peixoto *et al.* 2014). Machos com maior comprimento alar vencem a maioria das disputas em *Limenitis weidemeyerii* (Rosenberg & Enquist 1991) e *Eumaeus toxea* (Martínez-Lendeck *et al.* 2007), por exemplo, enquanto machos mais pesados apresentam maior sucesso em *Paryphthimoides phronius* (Peixoto & Benson 2008). No entanto, para outras espécies, o status dos machos (o papel que eles ocupam, como residentes, ou intrusos) e seu sucesso em disputas territoriais não parece estar associado às variáveis biofísicas medidas (Kemp 2005; Kemp *et al.* 2006b; Takeuchi 2006). Assim, ainda não existe um consenso sobre como características físicas e fisiológicas se traduzem em custos durante as interações agonísticas (Kemp & Wiklund 2001; Peixoto & Benson 2008; Kemp 2013).

A idade também tem sido apontada como um possível determinante do sucesso dos machos em algumas espécies de borboletas (Kemp 2002a; Kemp *et al.* 2006a; Fischer *et al.* 2008). Nessas espécies, machos mais velhos poderiam estar se arriscando mais em disputas devido ao seu menor valor reprodutivo residual, de modo que interações agonísticas custosas teriam pouco peso sobre a aptidão geral dos indivíduos velhos (Kemp 2013).

Neste trabalho, usamos a borboleta neotropical *Hamadryas amphinome* Linnaeus como modelo de estudo, popularmente conhecida como estaladeira-vermelha (veja Jenkins 1983 para uma revisão sobre o gênero). Essa espécie apresenta coloração conspícua (Chai 1988) e não há dimorfismo sexual, embora apenas os machos sejam capazes de produzir sons

(Marini-Filho & Benson 2010). Os machos de *H. amphinome* se envolvem em interações aéreas com coespecíficos, caracterizadas pela emissão de estalos (Monge-Nájera *et al.* 1998), e podem retornar em dias sucessivos para defender territórios de acasalamento sem nenhum recurso para as fêmeas (veja Capítulo 1).

Comparamos machos de *H. amphinome* quanto a assimetrias em comprimento alar, massa e desgaste alar (uma estimativa da idade) e investigamos o papel desses atributos na determinação de seu status, ou seja, o papel que eles ocupam em relação à posse do território, e do seu sucesso em disputas territoriais. Esperamos que os machos donos de territórios e os machos vencedores sejam maiores (em comprimento alar e massa) e apresentem maior desgaste alar do que os indivíduos sem territórios e perdedores.

Investigamos também as possíveis regras usadas pelos machos de *H. amphinome* para decidir as disputas territoriais. Esperamos que os machos dessa espécie sejam capazes de avaliar o RHP dos rivais durante uma disputa e, desse modo, que um indivíduo mais fraco desista mais rápido de uma disputa com um indivíduo mais forte do que um indivíduo com maior RHP (como previsto pelo modelo de acesso sequencial; Enquist & Leimar 1983).

Em borboletas, o comportamento e a persistência dos machos durante as disputas e suas estratégias de localização de parceiros podem ser influenciados pela história de vida (Kemp 2013). Assim, usando dados sobre disputas entre machos marcados, testamos se a idade dos indivíduos, estimada pelo desgaste alar, está relacionada à sua persistência durante as disputas. Esperamos que machos perdedores velhos permaneçam mais tempo em uma interação agonística do que machos perdedores jovens.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### 1 – Área de Estudo e Territórios Observados

Realizamos o presente estudo na Reserva Municipal de Santa Genebra, localizada no município de Campinas, estado de São Paulo (entrada da reserva: 22°49'45" S e 47°06'33" O). A Reserva Municipal de Santa Genebra é um fragmento de Mata Atlântica perturbado, em área urbana, cuja formação vegetal predominante é a floresta estacional semidecídua. A reserva, com cerca de 250 ha de área, tem uma altitude média de 600 m (Guaratini *et al.* 2008). O local apresenta temperatura anual média de 22,4 °C e pluviosidade média de 1425 mm (CEPAGRI). O clima da região se enquadra na categoria Cwa (verões quentes e úmidos e invernos frios e secos; Köppen 1948). As espécies de *Hamadryas* que ocorrem na Mata de Santa Genebra são *H. amphinome*, *H. arete*, *H. epinome*, *H. februa* e *H. feronia* (Pettirossi 2009; obs. pess.).

As observações das disputas e dos machos residentes ocorreram em cinco territórios (A, B, C, D e E), os quais se distribuíram ao redor da entrada da reserva e ao longo do perímetro da Mata de Santa Genebra. Dois territórios (A e B) foram defendidos com mais regularidade ao longo do período do estudo (veja Capítulo 1) e, portanto, foram alvo de mais observações. Esses territórios localizaram-se ao redor de duas árvores de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*), separadas por cerca de 20 m.

### 2 – Captura, Medição e Marcação dos Indivíduos

Durante este trabalho, capturamos, medimos, marcamos e fotografamos 180 machos de *H. amphinome*. Capturamos as borboletas com o uso de rede entomológica em locais próximos à entrada da reserva, a uma distância não superior a 300 m. A captura ocorreu nos horários do dia antes e depois do período territorial, quando os machos costumam pousar em locais mais baixos no tronco das árvores. Capturamos os indivíduos entre maio de 2010 e junho de 2011.

Medimos os indivíduos capturados a fim de se obter valores de tamanho e massa, e estimativas de idade, e determinamos o sexo pela genitália externa. Estimamos o tamanho de machos e fêmeas pelo comprimento da asa anterior, o qual foi medido com o uso de uma régua plástica (precisão de 0,5 mm) a partir do ponto de inserção da asa no tórax até a sua extremidade distal (Hernández & Benson 1998).

A massa dos machos foi obtida com o uso de uma balança semi-analítica portátil (Acculab, Modelo PP20-60D; precisão de 1 mg), mantida em local abrigado do vento (Peixoto & Benson 2008). Para a pesagem, imobilizamos cada indivíduo, prendendo suas asas com uma pinça cruzada. Obtivemos então a massa calculando-se a diferença entre a massa total (borboleta + pinça) e a massa da pinça.

Caracterizamos a idade dos indivíduos com base em categorias de desgaste alar (segundo os critérios de Watt *et al.* 1977; Tabela 1). O desgaste alar serve como um índice de idade porque as borboletas tendem a perder escamas e as margens alares tendem a ficar mais puídas conforme os indivíduos envelhecem. Outros trabalhos envolvendo borboletas territoriais também usam categorias de desgaste alar como estimativas da idade dos indivíduos (*e.g.* Kemp 2005; Peixoto & Benson 2008).

Tabela 1: Classes de idade relativa, baseadas no desgaste alar (segundo Watt *et al.* 1977).

<b>Categoria de desgaste alar</b>	<b>Condição das asas</b>
<b>Muito Novo (1)</b>	Asas sem desgaste e ainda incompletamente endurecidas
<b>Novo (2)</b>	Asas sem desgaste, mas rígidas
<b>Novo-Intermediário (3)</b>	Asas com desgaste pequeno
<b>Intermediário (4)</b>	Asas com perda de escamas associado a alguns danos
<b>Intermediário-Velho (5)</b>	Asas desgastadas e com pouco brilho
<b>Velho (6)</b>	Asas com forte perda de escamas, de aspecto fosco
<b>Muito Velho (7)</b>	Asas com muita perda de escamas, deixando os indivíduos opacos, frequentemente associado com grandes danos

Marcamos os machos (após a medição) com tinta de aeromodelismo não tóxica (Testors®; Figura 1) para reconhecimento posterior com o auxílio de binóculos (Vivitar®, 8 x 32 mm), sem que fosse necessário recapturá-los. Manchas coloridas, desenhadas nas faixas brancas (máculas; Garzon-Orduña 2012) localizadas na região pós-discal de uma ou ambas as faces dorsais das asas anteriores (ou próximas delas), permitiu-nos produzir 15 marcas

distintas para cada cor de tinta usada sozinha (vermelha, amarela, ou branca). Além disso, combinando as três cores (com até três marcas por indivíduo), conseguimos produzir até 210 possibilidades de marcas distintas. Após a marcação, fotografamos os indivíduos e os soltamos no local de captura, geralmente uma árvore próxima ao sítio de observação.



Figura 1: Macho de *H. amphinome* solto em um tronco de árvore após ser marcado com um padrão único, usando tinta de aeromodelismo amarela.

### 3 – Comparação entre Residentes e Não Residentes

O comprimento alar e a massa são medidas de tamanho corporal frequentemente usadas para avaliar a capacidade de luta e o status (residente, ou intruso) dos machos de borboletas territoriais (*e.g.* Rosenberg & Enquist 1991; Martínez-Lendech *et al.* 2007; Peixoto & Benson 2008). A idade, estimada pelo desgaste alar, também é um atributo importante da história de vida dos indivíduos, que pode influenciar a persistência dos machos em disputas e seu status em espécies de borboletas territoriais (*e.g.* Kemp 2002a).

Para avaliar se havia alguma diferença em comprimento alar, massa e desgaste alar entre os machos donos de territórios e os machos sem território, nós dividimos os

indivíduos em dois grupos: residentes e não residentes. Os machos classificados como residentes foram aqueles que defenderam um dos cinco territórios observados na entrada da Mata de Santa Genebra ao menos por 1 dia. Consideramos os machos não residentes como aqueles indivíduos recenseados na área de estudo, mas que não estavam defendendo nenhum dos cinco territórios observados (embora exista a possibilidade de que eles estivessem defendendo territórios em outros locais).

Fizemos essa classificação diariamente, de modo que um macho poderia ser residente em um dia (caso estivesse como dono de um dos cinco territórios observados) e não residente em outro. Determinamos o comprimento alar, a massa e o desgaste alar de machos residentes e não residentes para 65 dias de ocorrência de defesa territorial, entre os meses de fevereiro e junho de 2011. Nos 65 dias considerados na análise, pelo menos 10 machos marcados, porém não residentes (de acordo com o critério mencionado acima), estavam presentes na área de estudo, além do(s) macho(s), também marcado(s), em atividade de defesa.

Comparamos as médias de comprimento alar, massa e desgaste alar de residentes ( $N = 188$ ) e não residentes ( $N = 1149$ ) nos 65 dias de atividade territorial. Essa comparação foi feita usando-se o teste- $t$  pareado, de modo que os atributos dos machos residentes fossem dependentes dos atributos dos machos não residentes em um mesmo dia. Nos dias em que observamos apenas um macho residente na área de estudo (considerando apenas os cinco territórios observados), usamos os valores absolutos dos seus atributos ao invés da média.

Realizamos também uma segunda análise, semelhante à primeira, na qual excluímos os dias ( $N = 54$ ) em que o indivíduo 78 se encontrava como macho residente em um dos cinco territórios observados. A exclusão do indivíduo 78 se fez necessária porque ele apresentou o maior comprimento alar em relação aos outros machos e defendeu os territórios A e B por um longo período, constituindo assim um *outlier*. Assim, para essa segunda análise, comparamos as médias de comprimento alar, massa e desgaste alar de residentes ( $N = 30$ ) e não residentes ( $N = 174$ ) em apenas 11 dias de atividade territorial, dia a dia, usando-se o teste- $t$  pareado. Esperamos que os machos residentes, que ocuparam um dos cinco territórios observados, sejam maiores (em relação ao comprimento alar e à massa) e mais desgastados do que os machos não residentes.

#### **4 – Proporção de Vitórias dos Machos e Tempo de Residência**

Para avaliar a possível influência das características biofísicas dos machos residentes (comprimento alar, massa e desgaste alar) sobre a proporção de vitórias (em porcentagem), fizemos uma análise de regressão linear múltipla. Consideramos na análise apenas machos residentes que se envolveram em, pelo menos, quatro disputas (contra intrusos marcados, ou não marcados) e foram vistos defendendo territórios por, pelo menos, quatro dias (não necessariamente consecutivos).

Como mais de uma variável independente foi considerada na análise, utilizamos o coeficiente de determinação ( $r^2$ ) ajustado para poder comparar diferentes modelos e avaliar qual parece ser mais parcimonioso. Devido à alta correlação entre o comprimento alar e a massa dos machos (os quais foram transformados em logaritmo de base 10 de forma a analisar a relação por regressão linear; Figura 5, nos Resultados), excluimos da análise os modelos que consideraram ambas as variáveis conjuntamente. Esperamos que a frequência de vitória dos machos residentes seja diretamente proporcional ao comprimento alar, à massa e ao desgaste alar dos indivíduos.

Para avaliar se o tempo de ocupação dos territórios pelos machos residentes está relacionado ao comprimento alar, ou a massa, fizemos duas análises de correlação entre esses atributos, uma entre tempo de residência e comprimento alar ( $N = 49$ ), e outra entre tempo de residência e massa ( $N = 47$ ). No teste, consideramos todos os machos que defenderam algum dos territórios observados na área de estudo ao menos por 1 dia.

Dois indivíduos tiveram que ser excluídos da análise entre tempo de residência e massa por não terem sido previamente pesados. Além disso, para ambas as correlações, o indivíduo 78 foi excluído porque seu tempo de residência foi cerca de 8 vezes maior do que a média para todos os machos. Esperamos que o tempo de residência esteja positivamente relacionado ao tamanho (comprimento alar e massa) dos indivíduos.

#### **5 – Estimativa da Massa e da Idade dos Machos**

Para comparar machos rivais em disputa em diferentes dias, ou na comparação entre residentes primários e secundários, tivemos que corrigir as variáveis massa e idade (desgaste alar) para cada macho em cada disputa (ou em cada evento de substituição de um residente por outro), levando em conta mudanças que ocorrem ao longo do tempo. Além disso, diversas interações agonísticas foram protagonizadas entre um macho jovem e um

macho velho. Assim, para todas as análises descritas a seguir, a massa e a idade dos machos são estimativas e não os valores reais obtidos em campo.

Na estimativa da massa, usamos dados de recapturas para doze machos diferentes. Pesamos cada indivíduo recapturado a fim de se obter um valor de massa final ( $m_f$ ), o qual foi subtraído do valor de massa inicial ( $m_i$ ), registrado no dia da captura. Assim, conseguimos obter a variação de massa ( $\Delta m = m_f - m_i$ ) para cada indivíduo recapturado. Então, fizemos uma análise de regressão linear entre  $\Delta m$  e o intervalo entre as medições (dias decorridos entre a captura e a recaptura). No entanto, foi necessário excluir três indivíduos da análise, pois eles apresentaram uma grande perda de massa em pouco tempo (em média 3,65 mg/dia) em relação aos demais machos (em média 0,51 mg/dia). Usamos a equação obtida para os nove indivíduos restantes, para estimar a taxa de perda de massa para todos os machos em diferentes dias. Portanto, para cada interação agonística, foi necessário subtrair da massa original do indivíduo o valor estimado de perda de massa na data da observação da disputa, calculado a partir do número de dias decorridos entre a medição (captura do macho) e a disputa.

Na estimativa do desgaste alar (idade), usamos dados de recapturas para doze machos diferentes. Atribuímos para cada indivíduo recapturado um valor (ou categoria) de desgaste alar (veja Tabela 1), considerado como a idade (ou desgaste) final ( $d_f$ ), do qual foi subtraído o valor de desgaste inicial ( $d_i$ ), atribuído no dia da captura. Assim, conseguimos obter a variação de desgaste alar ( $\Delta d = d_f - d_i$ ) para cada indivíduo recapturado. Então, fizemos uma análise de regressão linear entre  $\Delta d$  e o intervalo entre as medições (dias decorridos entre a captura e a recaptura). Usamos a equação obtida para os doze indivíduos recapturados, para estimar a taxa de aumento de desgaste alar para todos os machos em diferentes dias. Portanto, para cada interação agonística, foi necessário somar à idade inicial do indivíduo o valor estimado de aumento de desgaste alar na data da observação da disputa, calculado a partir do número de dias decorridos entre a estimativa inicial (captura do macho) e a disputa.

## **6 – Comparação entre Residentes Primários e Secundários**

Analisamos a relação entre o status dos machos (residente primário, ou secundário) e as características biofísicas medidas (comprimento alar, massa e desgaste alar) por regressão logística. Em 11 ocasiões, nas quais os machos residentes (residentes primários) deixaram temporariamente, ou definitivamente, os locais de defesa (durante a cópula, por

exemplo), nós registramos os machos (residentes secundários) que ocuparam os territórios deixados vagos. As substituições entre residentes primários e secundários ocorreram entre 12h46 e 13h48 e os residentes secundários ocuparam os territórios deixados vagos em 3 min (em média), contados a partir do horário de saída do dono original. Como usamos somente pares únicos de residentes primários e secundários na análise, retiramos uma subamostra ( $N = 11$ ) do conjunto total de substituições de donos observadas ( $N = 18$ ), de forma a garantir a independência das observações.

De modo a levar em conta o caráter pareado das substituições dos donos dos territórios, classificamos os machos de cada par (o residente primário e o macho que ocupou o seu território) aleatoriamente na categoria focal, ou não focal, por meio do lançamento de uma moeda. Quando o residente primário era alocado como macho focal, a variável resposta era definida como 1 (um). Quando o residente secundário era alocado como macho focal, a variável resposta era definida como 0 (zero). A diferença de comprimento alar, massa e desgaste alar entre os machos de cada par foi determinada subtraindo-se o valor do atributo do macho não focal daquele do macho focal (o sinal foi conservado; Kemp 2000; Briffa *et al.* 2013). Esse procedimento foi usado para testar a probabilidade do macho focal ser o residente primário em relação à diferença entre o atributo do macho focal e aquele do macho não focal.

Como mais de uma variável independente foi considerada na análise mencionada acima, utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC) para poder comparar diferentes modelos (que consideram diferentes conjuntos de variáveis explicativas) e avaliar qual parece ser mais plausível. Desse modo, podemos compreender melhor a relação entre o status do macho focal e a diferença entre as características biofísicas medidas do macho focal e do seu rival. Esperamos que os residentes primários sejam maiores (maior comprimento alar e maior massa) e mais velhos do que os residentes secundários.

## **7 – Comparação entre Vencedores e Perdedores**

Analisamos a relação entre o sucesso dos machos em disputas territoriais (vitória, ou derrota) e as características biofísicas medidas (comprimento alar, massa e idade) por regressão logística. Consideramos na análise tanto disputas em que o residente venceu o intruso, quanto disputas em que o intruso venceu o residente, e também casos em que a condição de residência não era clara ( $N = 16$ ). Nos casos em que a condição de residência não era clara, não foi possível atribuir o status de residente para nenhum dos rivais em disputa. Como usamos somente interações agonísticas entre pares únicos de machos na análise,

retiramos uma subamostra ( $N = 16$ ) do conjunto total de disputas observadas ( $N = 56$ ), de forma a garantir a independência das observações. Desse modo, no caso de disputas repetidas, selecionamos apenas uma disputa para cada macho, de forma assistemática.

Consideramos as diferenças de comprimento alar, massa e desgaste alar entre os machos rivais como variáveis explicativas, enquanto o sucesso nas disputas foi considerado a variável resposta. De modo a levar em conta o caráter pareado das disputas territoriais, classificamos os machos de cada par em disputa, independentemente da condição de residência, aleatoriamente na categoria focal, ou não focal, por meio do lançamento de uma moeda. A vitória do macho focal foi definida como 1 (um) e a derrota, como 0 (zero). As diferenças de comprimento alar, massa e idade entre os machos de cada par foram determinadas como o valor do atributo do macho focal menos o valor do atributo do macho não focal (o sinal foi conservado; Kemp 2000; Briffa *et al.* 2013). Esse procedimento foi usado para testar a probabilidade do macho focal vencer a disputa em relação à diferença entre o atributo do macho focal e aquele do macho não focal.

Como mais de uma variável independente foi considerada na análise mencionada acima, novamente utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC) para poder comparar diferentes modelos e avaliar qual parece ser mais plausível, levando-se em conta o número de variáveis. Esperamos que os machos vencedores sejam maiores (maior comprimento alar e maior massa) e mais velhos do que os machos perdedores.

## **8 – Comparação entre Modelos Baseados na Teoria Evolutiva dos Jogos**

Para investigar se os machos de *H. amphinome* decidem os combates de acordo com o modelo de acesso sequencial, ou de acordo com os modelos da guerra-de-desgaste (guerra-de-desgaste energética e guerra-de-desgaste sem avaliação), utilizamos análises de regressão linear entre a duração das disputas e duas características fenotípicas (comprimento alar e massa) possivelmente relacionadas ao RHP. Esperamos que, se há avaliação mútua entre machos rivais (modelo SAM), a duração das disputas seja diretamente proporcional ao RHP dos perdedores e inversamente proporcional ao RHP dos vencedores (Taylor & Elwood 2003). Já se os machos avaliam apenas a própria capacidade de luta (modelos WOA), esperamos relações positivas entre a duração das disputas e o RHP de perdedores e vencedores (Taylor & Elwood 2003).

Resultados semelhantes aos esperados pelo modelo de acesso sequencial podem ser obtidos caso a resolução das disputas territoriais esteja seguindo as previsões do modelo

de acesso cumulativo de informação (Briffa *et al.* 2013). No entanto, como as disputas aéreas entre machos de borboletas raramente envolvem injúrias sérias (Kemp & Wiklund 2001), mesmo havendo eventuais contatos (mas veja Eff 1962), desconsideramos o modelo de acesso cumulativo como uma possível estratégia usada para resolver os conflitos territoriais em *H. amphinome*.

Fizemos dois conjuntos de análise de regressão linear entre a duração das disputas e as características biofísicas dos machos: um para as disputas em que o residente venceu o intruso ( $N = 9$ ); e outro para as disputas em que o intruso venceu o residente, ou nas quais a condição de residência não era clara ( $N = 10$ ). Como usamos somente interações agonísticas entre pares únicos de machos na análise, retiramos uma subamostra ( $N = 19$ ) do conjunto total de disputas cronometradas ( $N = 45$ ), de forma a garantir a independência das observações. Em apenas um caso, o mesmo par de indivíduos (rivais) participou de duas disputas cronometradas, de modo que consideramos a duração média das interações.

## **9 – Duração das Disputas e o Desgaste Alar**

Conduzimos duas análises de regressão linear entre a duração das disputas e o desgaste alar dos machos: uma para disputas em que o residente venceu o intruso ( $N = 9$ ); e outra para disputas em que o intruso venceu o residente, ou nas quais a condição de residência não era clara ( $N = 10$ ). Como usamos somente interações agonísticas entre pares únicos de machos na análise, retiramos uma subamostra ( $N = 19$ ) do conjunto total de disputas cronometradas ( $N = 45$ ), de forma a garantir a independência das observações. Em apenas um caso, o mesmo par de indivíduos (rivais) participou de duas disputas cronometradas, de modo que consideramos a duração média das interações.

Como o desgaste alar pode servir como uma estimativa da idade dos indivíduos, esperamos que machos mais velhos (mais desgastados) sejam mais agressivos e permaneçam mais tempo em uma disputa do que machos mais jovens, visto que os custos (injúrias, perda de reservas energéticas, etc.) são menores para os primeiros (em termos de oportunidades futuras de acasalamento; Kemp 2002a; Fischer *et al.* 2008).

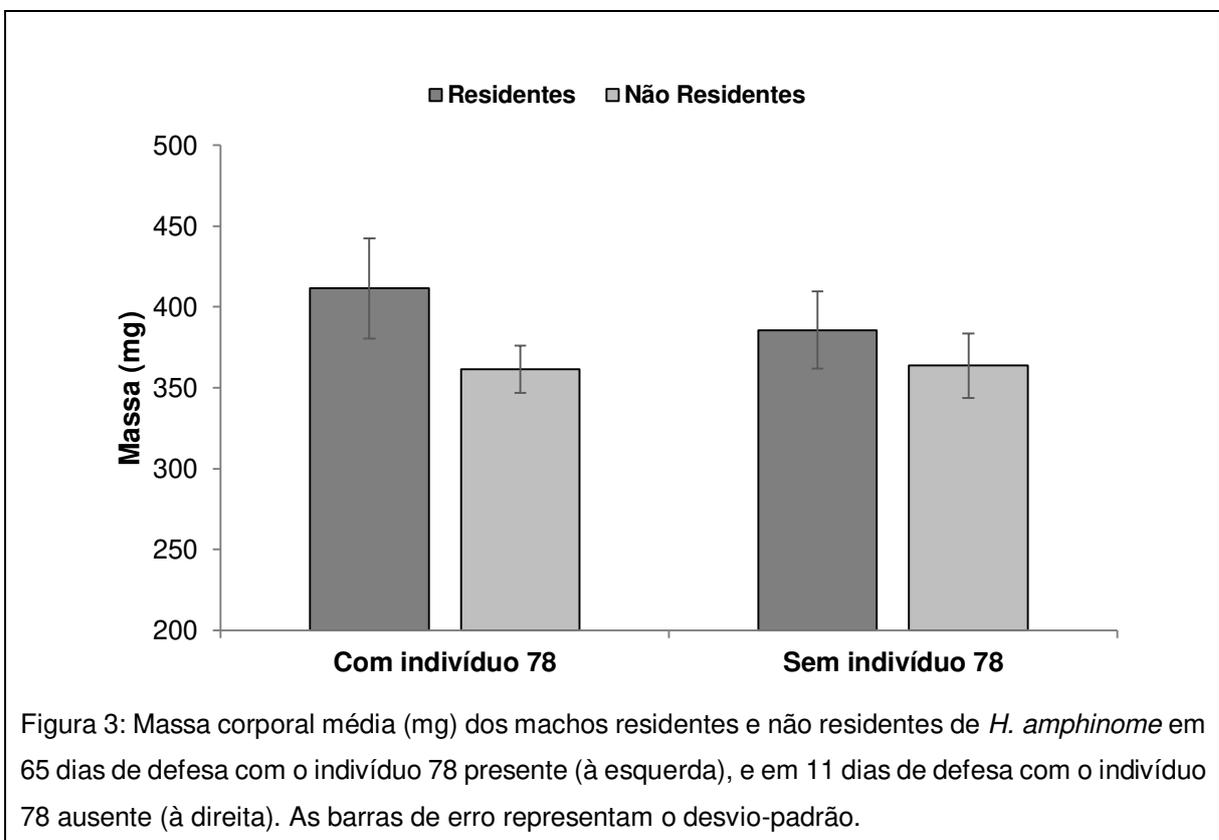
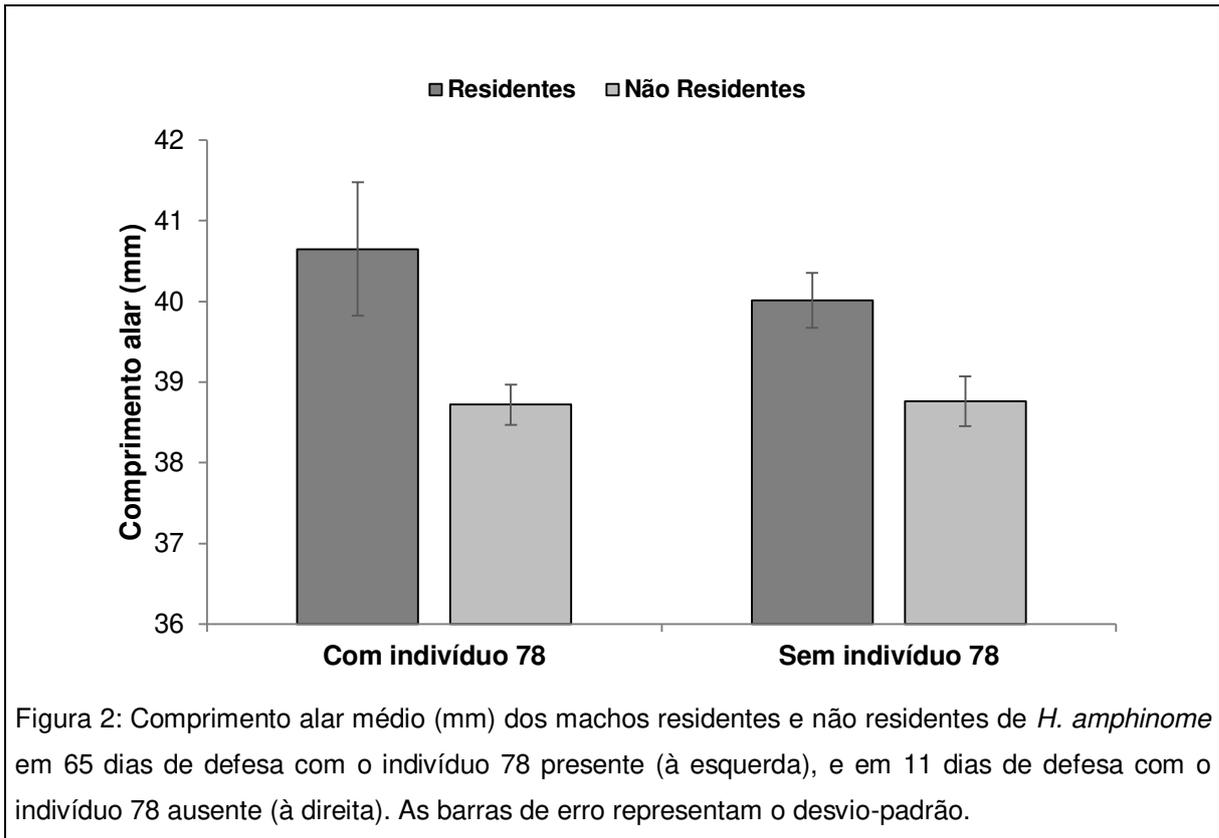
Analisamos os dados com o auxílio dos pacotes estatísticos BioEstat 5.0, Statistica 10.0 e SigmaPlot 12.0, com o apoio do texto de Zar (2010).

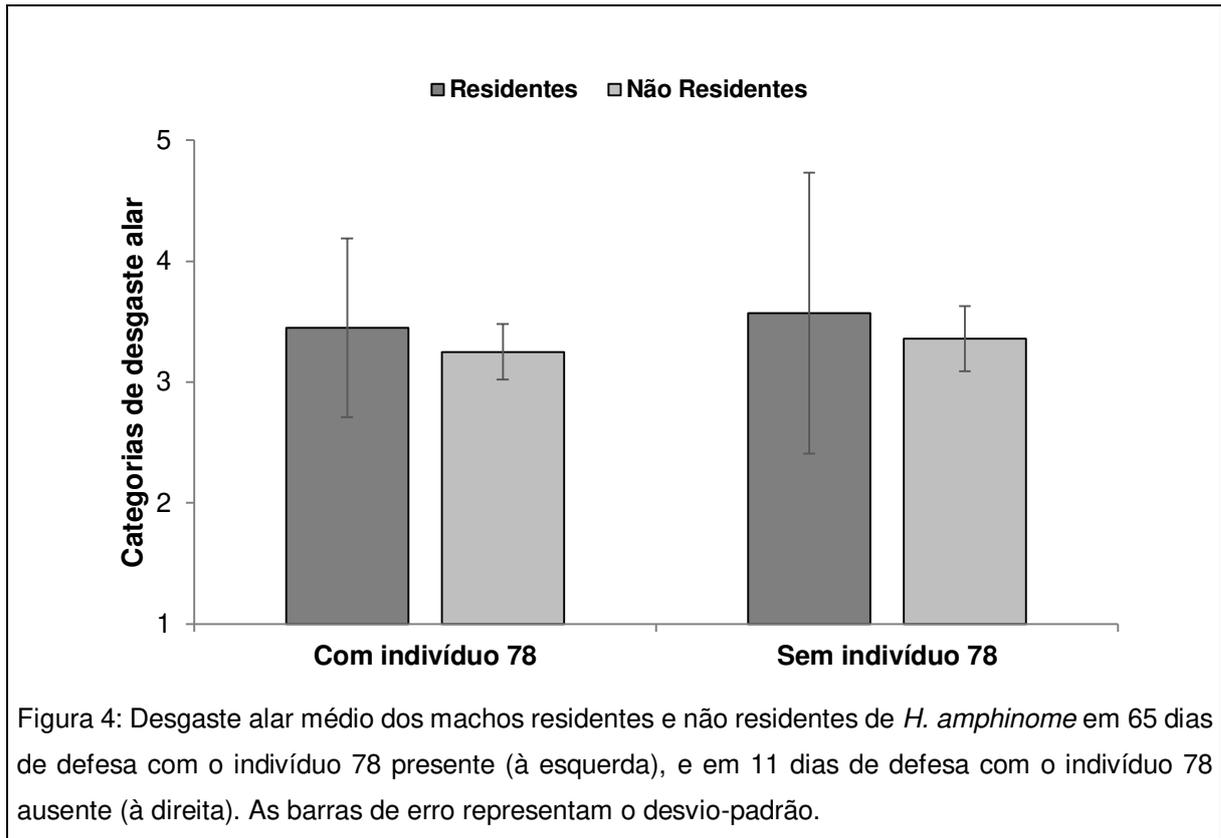
## RESULTADOS

### 1 – Comparação entre Residentes e Não Residentes

Encontramos que o comprimento alar médio dos machos residentes ( $\bar{x} = 40,6$  mm;  $s = \pm 0,83$  mm;  $N = 188$ ) foi maior ( $t = 16,8$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 65$ ; Figura 2) do que o comprimento alar médio dos machos não residentes ( $\bar{x} = 38,7$  mm;  $s = \pm 0,25$  mm;  $N = 1149$ ). Encontramos também que, em média, a massa dos residentes ( $\bar{x} = 411,4$  mg;  $s = \pm 30,9$  mg;  $N = 188$ ) foi maior ( $t = 10,7$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 65$ ; Figura 3) do que a massa dos não residentes ( $\bar{x} = 361,5$  mg;  $s = \pm 14,6$  mg;  $N = 1149$ ). Quanto ao desgaste alar, embora os machos residentes ( $\bar{x} = 3,4$ ;  $s = \pm 0,7$ ;  $N = 188$ ) tenham apresentado um desgaste, em média, maior ( $t = 2,1$ ;  $p = 0,02$ ;  $N = 65$ ; Figura 4) do que o desgaste dos machos não residentes ( $\bar{x} = 3,2$ ;  $s = \pm 0,2$ ;  $N = 1149$ ), a diferença média (0,2) entre os atributos dos dois grupos foi muito pequena.

Comparamos também o comprimento alar, a massa e o desgaste alar entre machos residentes e não residentes em 11 dias de observações comportamentais nos quais o indivíduo 78 (*outlier*) não estava presente como dono de nenhum dos cinco territórios observados. Encontramos que o comprimento alar médio dos machos residentes ( $\bar{x} = 40,0$  mm;  $s = \pm 0,34$  mm;  $N = 30$ ) foi maior ( $t = 7,4$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 11$ ; Figura 2) do que o comprimento alar médio dos machos não residentes ( $\bar{x} = 38,8$  mm;  $s = \pm 0,31$  mm;  $N = 184$ ). A massa corporal média dos residentes ( $\bar{x} = 385,7$  mg;  $s = \pm 23,8$  mg;  $N = 30$ ) também foi maior ( $t = 1,8$ ;  $p = 0,048$ ;  $N = 11$ ; Figura 3) do que a massa corporal média dos não residentes ( $\bar{x} = 363,7$  mg;  $s = \pm 20,0$  mg;  $N = 184$ ). E, por fim, o desgaste alar médio dos machos residentes ( $\bar{x} = 3,6$ ;  $s = \pm 1,2$ ;  $N = 30$ ) não diferiu ( $t = 0,7$ ;  $p = 0,25$ ;  $N = 11$ ; Figura 4) do desgaste alar médio dos machos não residentes ( $\bar{x} = 3,4$ ;  $s = \pm 0,3$ ;  $N = 184$ ).





## 2 – Proporção de Vitórias dos Machos e Tempo de Residência

O modelo mais parcimonioso foi o que considerou apenas o comprimento alar como variável explicativa (Tabela 2), levando-se em conta que excluimos da análise os modelos em que as variáveis comprimento alar e massa foram consideradas conjuntamente em virtude da alta correlação entre elas (Figura 5). Assim, quanto maior o comprimento alar de um macho, maior é a proporção de disputas em que ele vence ( $F_{1,12} = 10,1$ ;  $r^2 = 0,46$ ;  $p = 0,008$ ;  $N = 14$ ; Figura 6).

Quando consideramos todos os machos com dados de tamanho disponíveis (menos o indivíduo 78), o tempo de residência não apresentou nenhuma relação com o comprimento alar ( $r = 0,04$ ;  $p = 0,76$ ;  $N = 49$ ), ou com a massa ( $r = -0,18$ ;  $p = 0,21$ ;  $N = 47$ ).

Tabela 2: Resumo dos modelos de regressão linear múltipla que descrevem a relação entre a proporção de vitórias dos residentes em disputas territoriais e as características biofísicas medidas ( $N = 14$ ).

Modelo	$r^2$ ajustado	Número de efeitos	$F$	$p$
Comprimento alar	0,41	1	10,1	< 0,01
Comprimento alar + Idade	0,38	2	5,1	0,03
Massa	0,08	1	2,1	0,17
Massa + Idade	0,05	2	1,3	0,30
Idade	-0,03	1	0,6	0,44

Os modelos estão ordenados em ordem decrescente do valor do  $r^2$  ajustado.

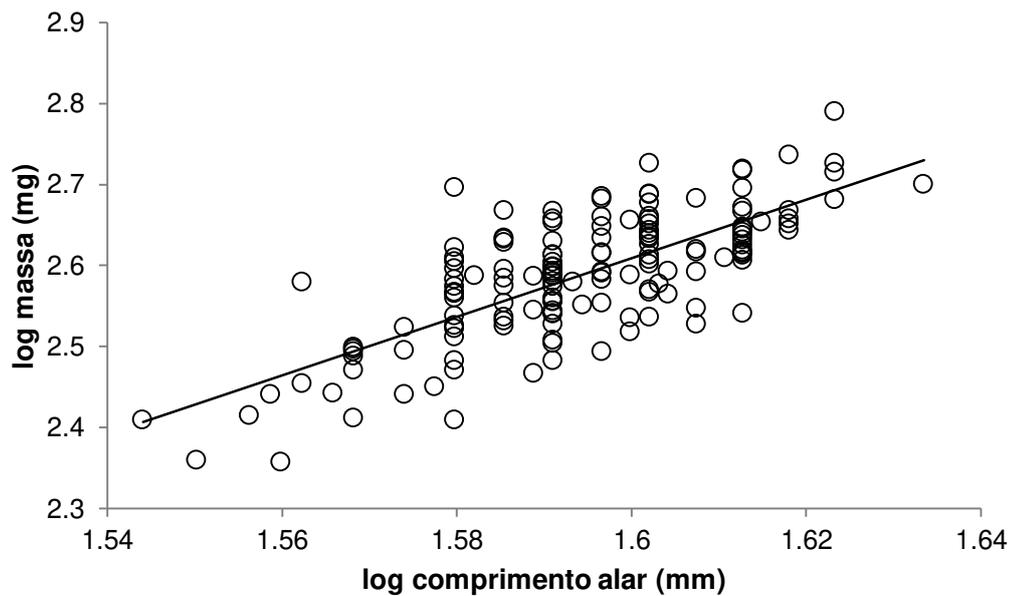
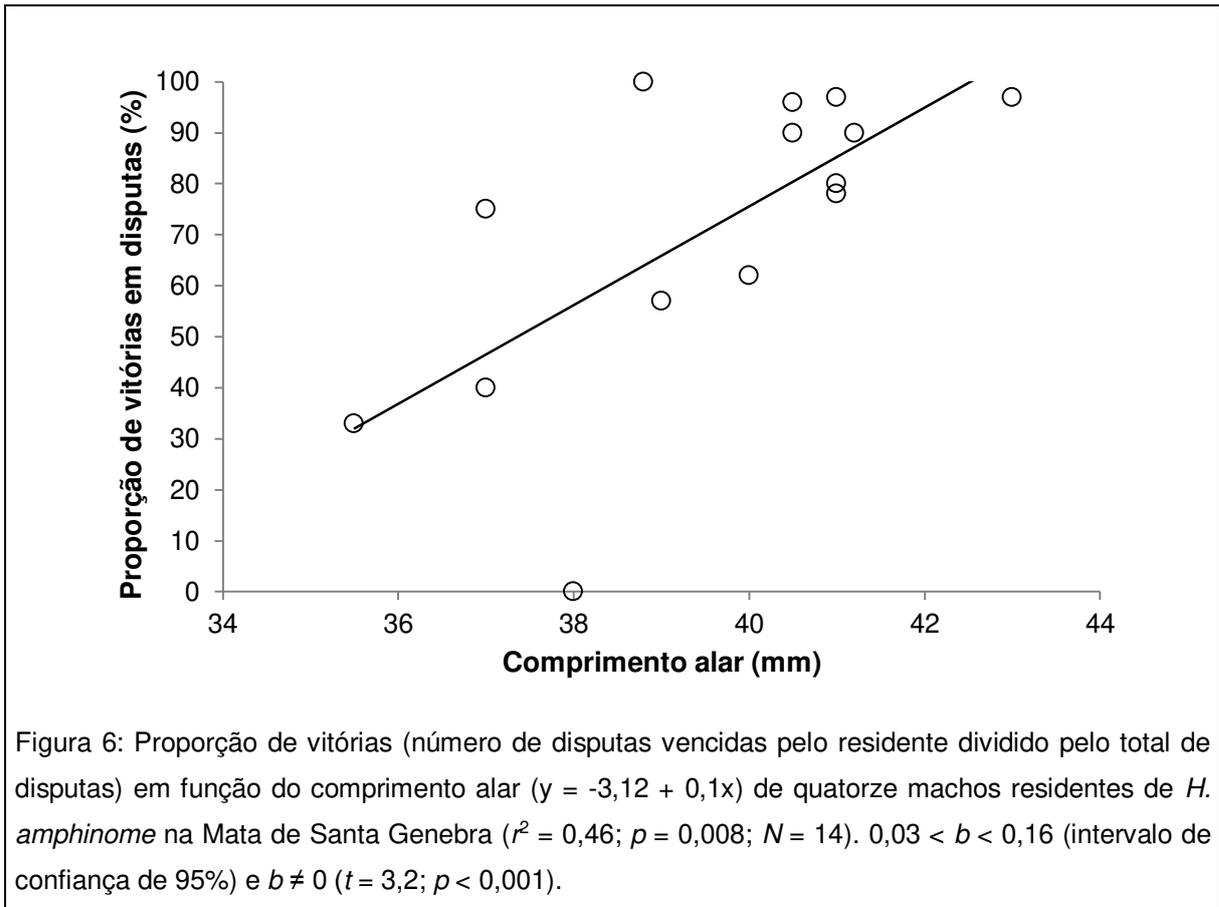


Figura 5: Massa em função do comprimento da asa anterior ( $\log y = -3,18 + 3,62 \log x$ ) dos machos de *H. amphinome* na Mata de Santa Genebra ( $r^2 = 0,55$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 151$ ).  $3,1 < b < 4,1$  (intervalo de confiança de 95%) e  $b \neq 0$  ( $t = 13,5$ ;  $p < 0,001$ ).



### 3 – Estimativa da Massa e da Idade dos Machos

Obtivemos a taxa de perda diária de massa corporal ( $\Delta m$ ) pela equação  $y = -1,73 - 0,46x$ , gerada pela regressão linear entre a variação de massa ( $y$ , medido em miligramas) e o intervalo decorrido ( $x$ , medido em dias) para nove machos recapturados ( $F_{1,7} = 8,4$ ;  $r^2 = 0,55$ ;  $p = 0,02$ ;  $N = 9$ ; Figura 7). Como mostra a Figura 7, os machos perdem massa a uma taxa de aproximadamente 0,5 mg por dia.

Obtivemos a taxa de aumento diário em desgaste alar ( $\Delta d$ ) pela equação  $y = 0,13 + 0,02x$ , gerada pela regressão linear entre a variação em desgaste alar ( $y$ , estimado com base em categorias de idade) e o intervalo decorrido ( $x$ , medido em dias) para doze machos recapturados ( $F_{1,10} = 32,7$ ;  $r^2 = 0,76$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 12$ ; Figura 8). Um acréscimo de uma unidade (categoria) de desgaste alar equivale a aproximadamente 35 dias adicionais de idade (Figura 8).

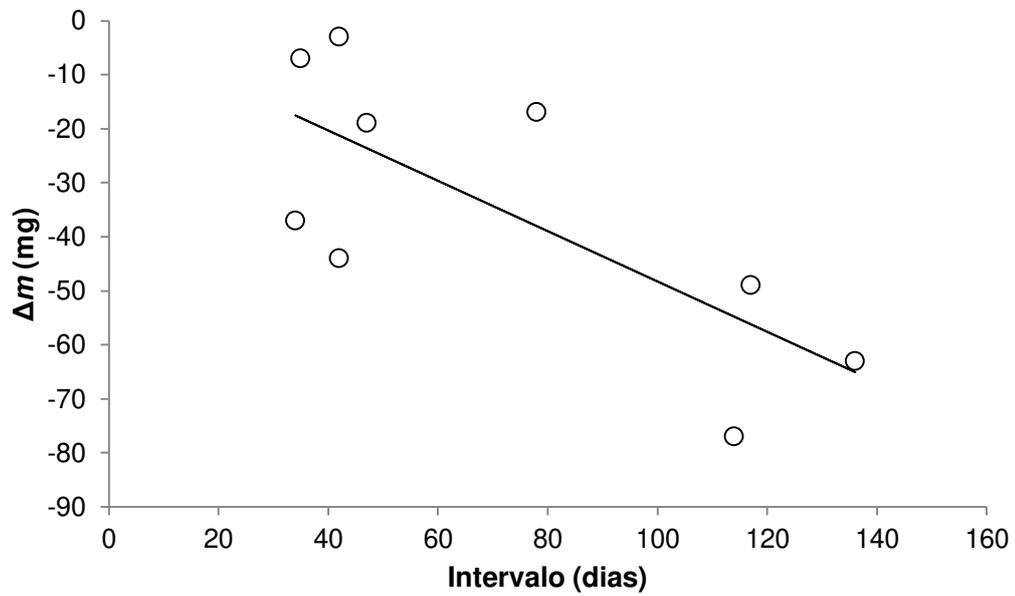
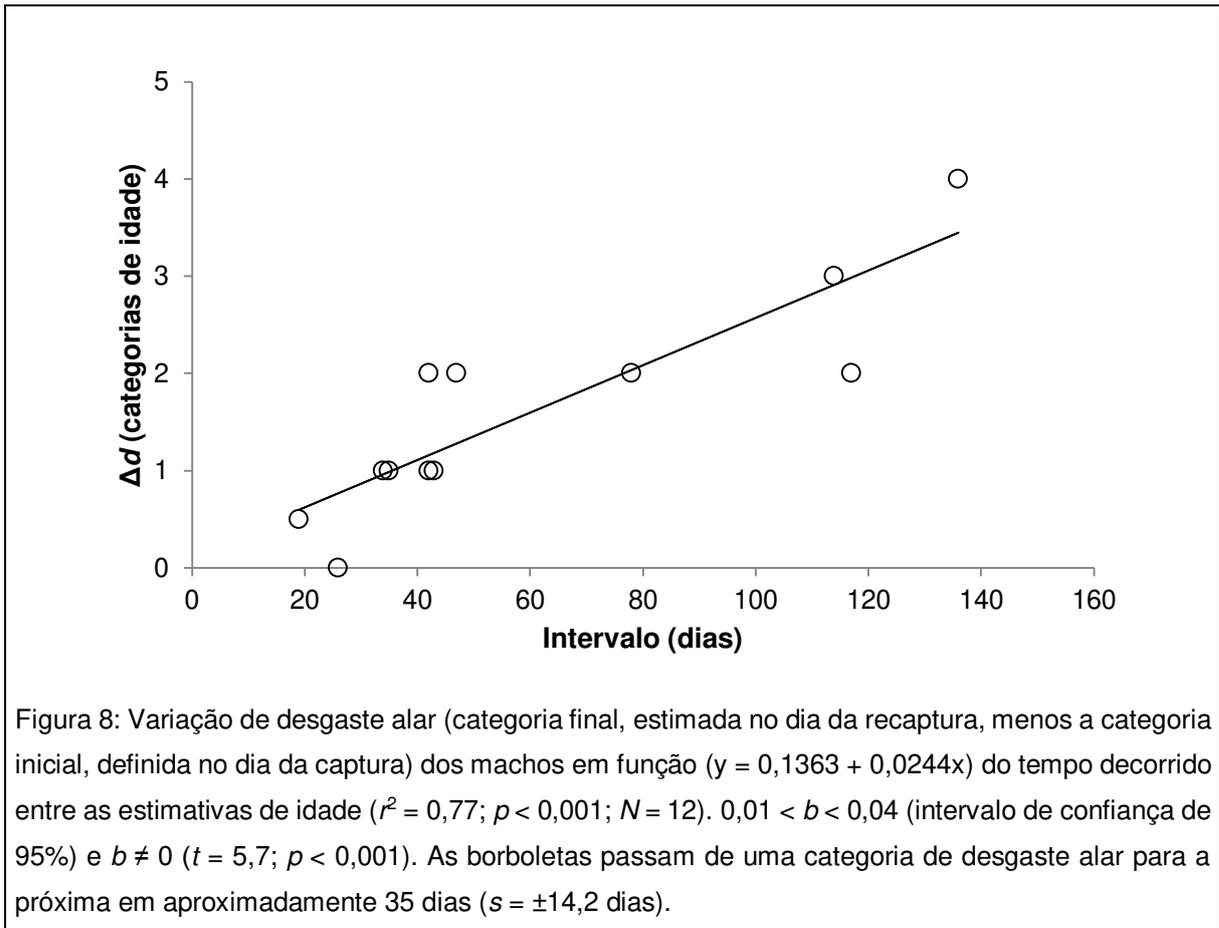


Figura 7: Variação de massa (massa inicial menos a massa medida no dia da recaptura) dos machos em função ( $y = -1,7324 - 0,4657x$ ) do tempo decorrido entre as medições ( $r^2 = 0,55$ ;  $p = 0,023$ ;  $N = 9$ ).  $0,087 < b < 0,84$  (intervalo de confiança de 95%) e  $b \neq 0$  ( $t = 2,9$ ,  $p = 0,02$ ). Os machos perdem massa a uma taxa aproximada de 0,5 mg/dia ( $s = \pm 0,36$  mg).



#### 4 – Comparação entre Residentes Primários e Secundários

O modelo mais parcimonioso, segundo o critério de Akaike (AIC), foi o que considerou o comprimento e o desgaste alares como variáveis explicativas (Tabela 3). Assim, quanto maior o comprimento e o desgaste das asas do macho focal, maior é a probabilidade de que ele seja o residente primário (regressão logística:  $\chi^2 = 15,1$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 18$ ; Figura 9). No entanto, o desgaste alar sozinho não conseguiu explicar o status do macho focal ( $\chi^2 = 0,07$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,80$ ;  $N = 11$ ).

Tabela 3: Resumo dos modelos logísticos que descrevem a probabilidade do macho focal ser o residente primário em relação às diferenças nas características biofísicas medidas entre macho focal e macho não-focal ( $N = 11$ ).

Modelo	<i>gl</i>	AIC	$\Delta$ AIC	$\chi^2$	<i>p</i>
Comprimento alar + Idade	2	6,00	0,00	15,15	< 0,001
Comprimento alar + Massa + Idade	3	8,00	2,00	15,16	0,002
Comprimento alar	1	9,81	3,81	9,35	0,002
Comprimento alar + Massa	2	10,24	4,24	10,92	0,004
Massa	1	17,70	11,70	1,47	0,226
Idade	1	19,10	13,10	0,07	0,800
Massa + Idade	2	19,35	13,35	1,81	0,404

Os modelos estão ordenados em ordem crescente do valor de Akaike (AIC).

O  $\Delta$ AIC representa a diferença entre o valor do AIC do modelo e o valor do AIC do modelo mais parcimonioso.

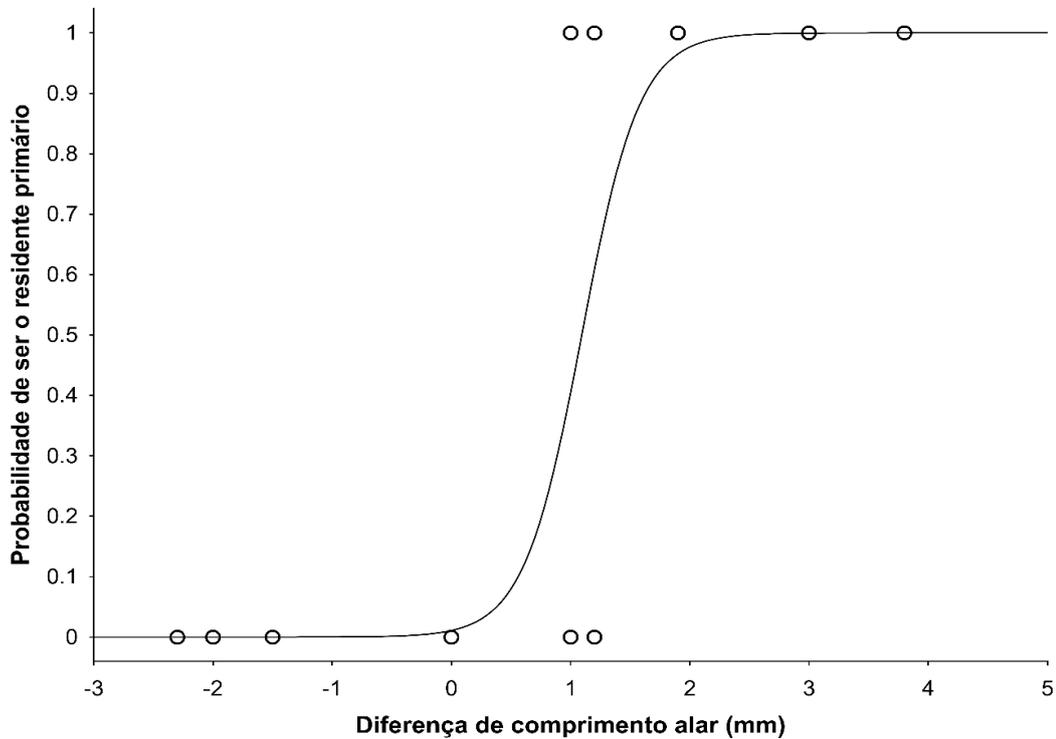


Figura 9: Probabilidade do macho focal ser um residente primário em função da diferença de comprimento alar (mm) entre macho focal e macho não-focal (regressão logística:  $\chi^2 = 9,35$ ;  $p = 0,002$ ;  $N = 11$ ).

## 5 – Comparação entre Vencedores e Perdedores

No total, ocorreram 276 disputas em que conseguimos classificar, de forma clara, os rivais no papel de residente, ou de intruso (embora nem todos estivessem marcados). Os machos residentes venceram 248 disputas (90%), enquanto os machos intrusos venceram apenas 28 disputas (10%). Assim, em *H. amphinome*, os residentes vencem a maioria das disputas territoriais.

Em 45 disputas (do total de 276), ambos os machos eram conhecidos (marcados). Desse total, o macho residente venceu 31 disputas. Em 23 interações agonísticas (74%), ele possuiu um comprimento alar maior em relação ao intruso; em 21 (68%) ele foi mais pesado; e em 19 (61%) ele possuiu um maior desgaste alar. Já nos 14 casos observados de substituição do dono do território (vitória do intruso), em 13 (93%) o intruso possuiu um comprimento alar maior em relação ao residente; em 12 (86%) ele foi mais pesado; e em metade das vezes (50%) ele possuiu um maior desgaste alar.

Nas disputas entre machos conhecidos (marcados), considerando apenas pares únicos de machos ( $N = 16$ ), encontramos que o modelo mais parcimonioso, segundo o critério de Akaike (AIC), foi o que considerou o comprimento e desgaste alares como variáveis preditoras (Tabela 4). Assim, quanto maior o comprimento (Figura 10) e o desgaste das asas do macho focal, maior a probabilidade deste em vencer uma disputa (regressão logística:  $\chi^2 = 16,0$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 16$ ). No entanto, o desgaste alar sozinho não conseguiu explicar o padrão de vitórias do macho focal ( $\chi^2 = 3,7$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,05$ ;  $N = 16$ ).

Tabela 4: Resumo dos modelos logísticos que descrevem a probabilidade do macho focal vencer uma disputa em relação às diferenças nas características biofísicas medidas entre macho focal e macho não-focal ( $N = 16$ ).

Modelo	<i>gl</i>	AIC	$\Delta$ AIC	$\chi^2$	<i>p</i>
Comprimento alar + Idade	2	12,20	0,00	16,00	<0,001
Comprimento alar	1	13,80	1,60	12,40	<0,001
Comprimento alar + Massa + Idade	3	14,16	1,96	16,02	0,001
Comprimento alar + Massa	2	15,80	3,60	12,40	0,002
Idade	1	22,45	10,25	3,72	0,053
Massa + Idade	2	23,00	10,80	5,23	0,073
Massa	1	25,38	13,18	0,80	0,370

Os modelos estão ordenados em ordem crescente do valor de Akaike (AIC).

O  $\Delta$ AIC representa a diferença entre o valor do AIC do modelo e o valor do AIC do modelo mais parcimonioso.

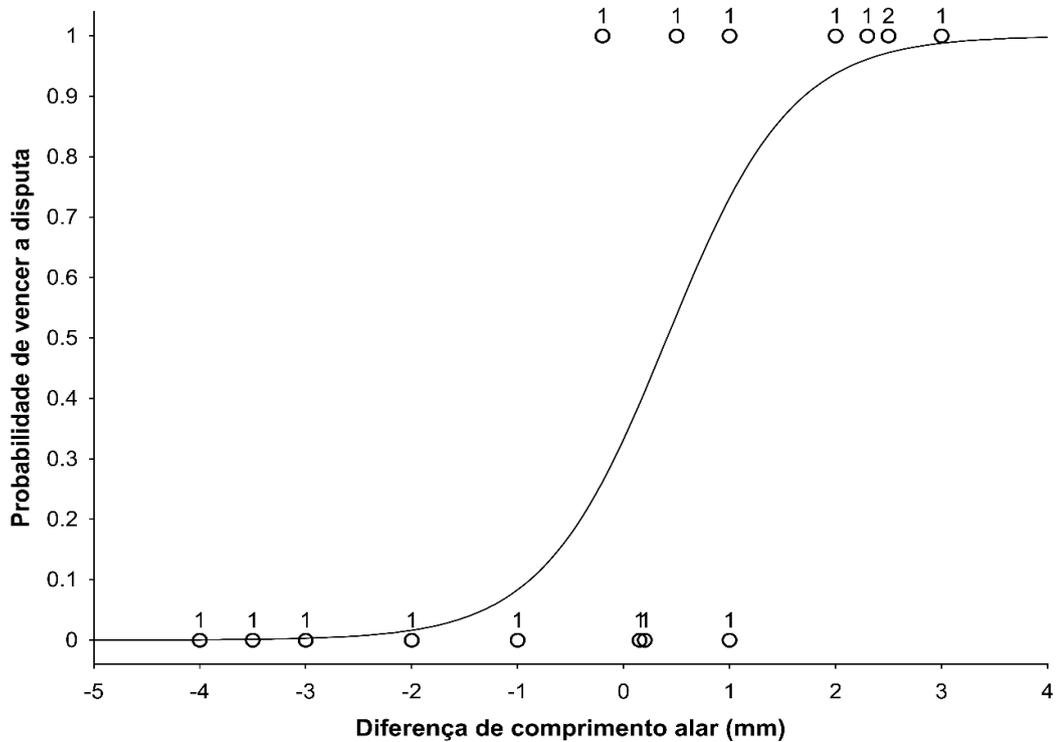
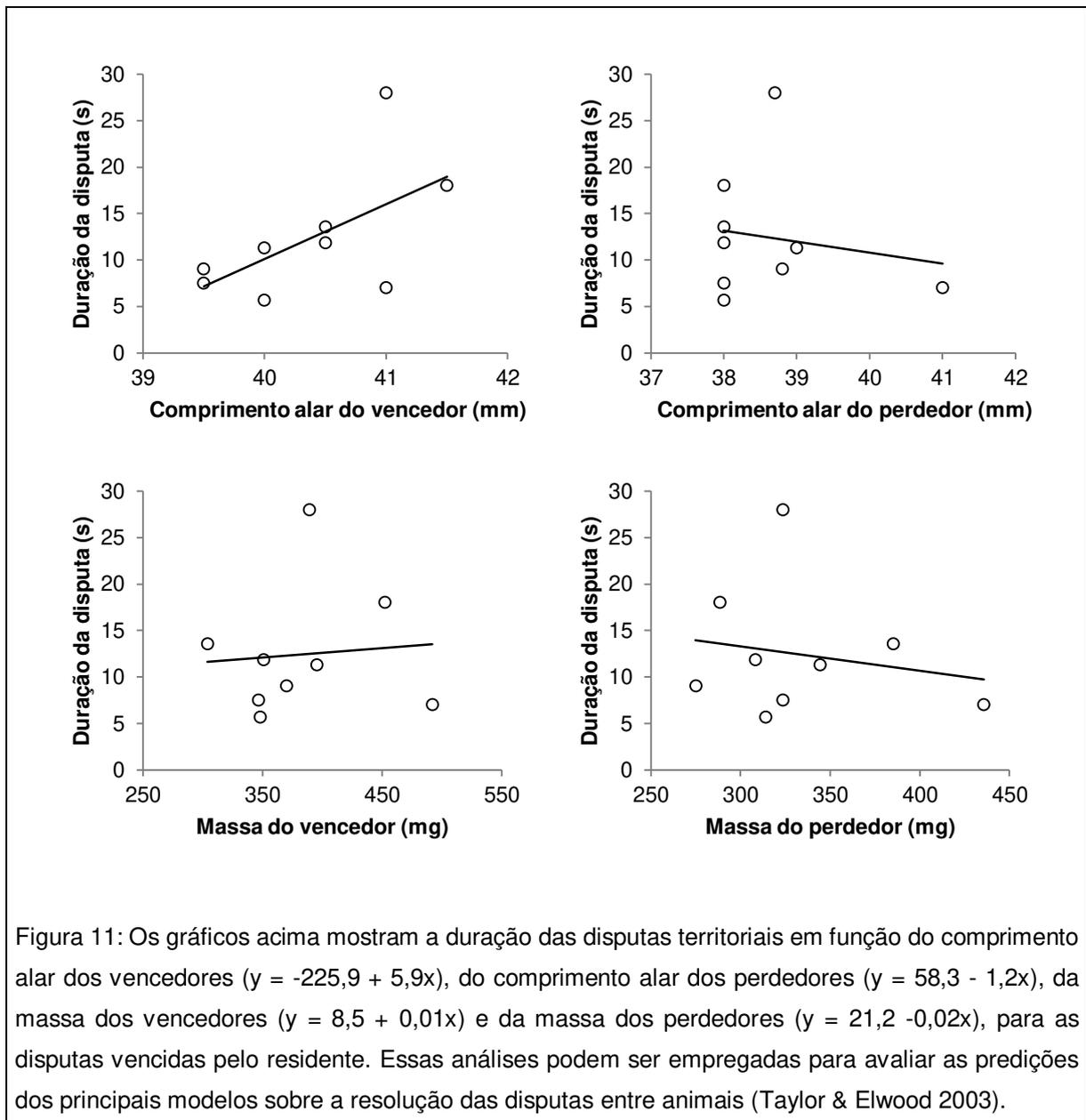


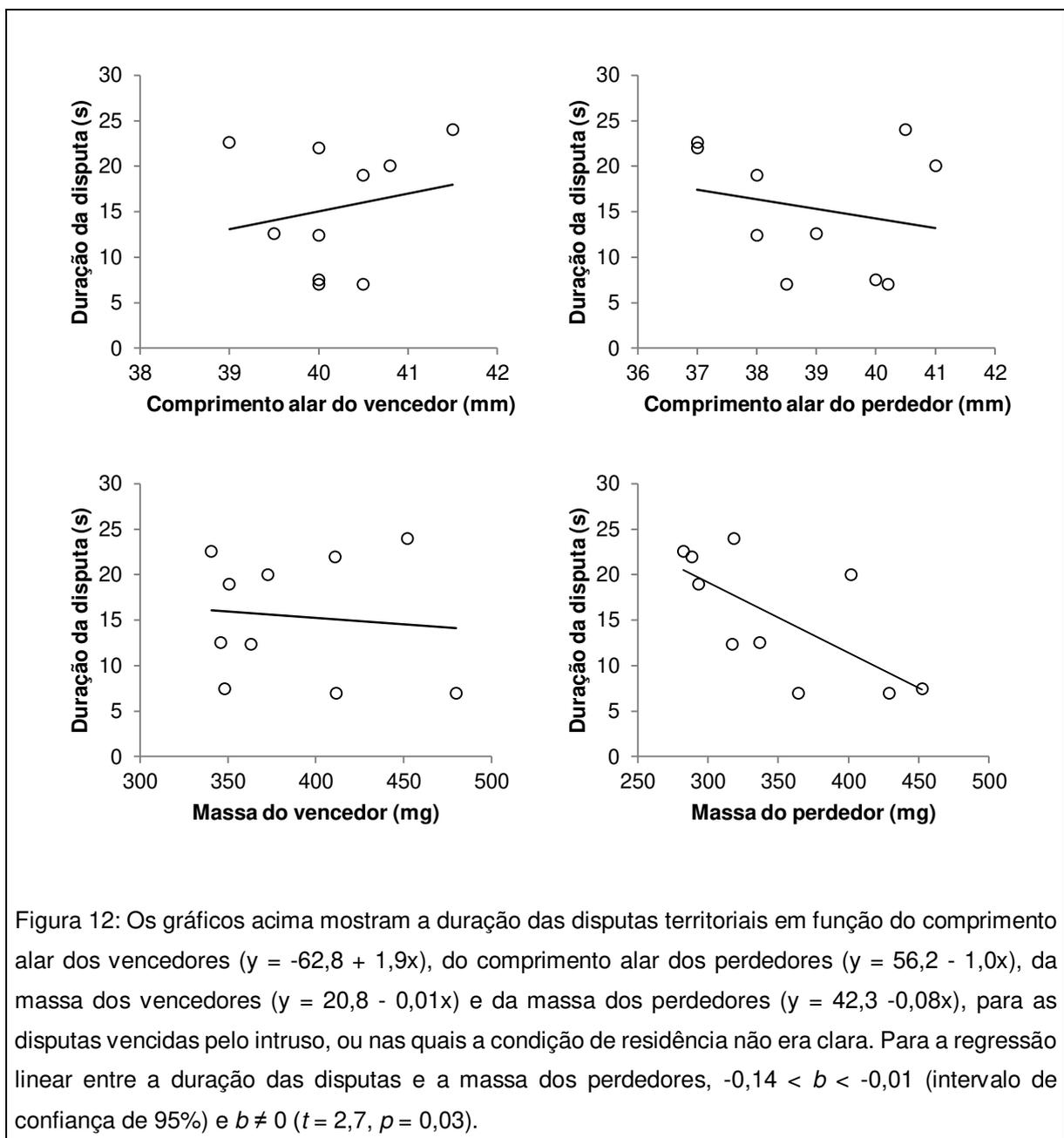
Figura 10: Probabilidade do macho focal vencer uma disputa em função da diferença de comprimento alar entre macho focal e macho não-focal (regressão logística:  $\chi^2 = 12,4$ ;  $p < 0,001$ ;  $N = 16$ ). Os números acima dos pontos indicam a quantidade de observações. O status de 'macho focal' foi atribuído aleatoriamente em cada dupla.

## 6 – Comparação entre Modelos Baseados na Teoria dos Jogos

Para as interações agonísticas em que o residente venceu o intruso, não encontramos nenhuma relação entre a duração das disputas e o comprimento alar dos residentes vencedores ( $F_{1,7} = 3,76$ ;  $r^2 = 0,35$ ;  $p = 0,09$ ;  $N = 9$ ; Figura 11), ou dos intrusos perdedores ( $F_{1,7} = 0,20$ ;  $r^2 = 0,03$ ;  $p = 0,66$ ;  $N = 9$ ; Figura 11). Ainda para o mesmo conjunto de interações, não houve nenhuma relação entre a duração das disputas e a massa dos residentes vencedores ( $F_{1,7} = 0,05$ ;  $r^2 = 0,01$ ;  $p = 0,83$ ;  $N = 9$ ; Figura 11), ou dos intrusos perdedores ( $F_{1,7} = 0,26$ ;  $r^2 = 0,03$ ;  $p = 0,63$ ;  $N = 9$ ; Figura 11).

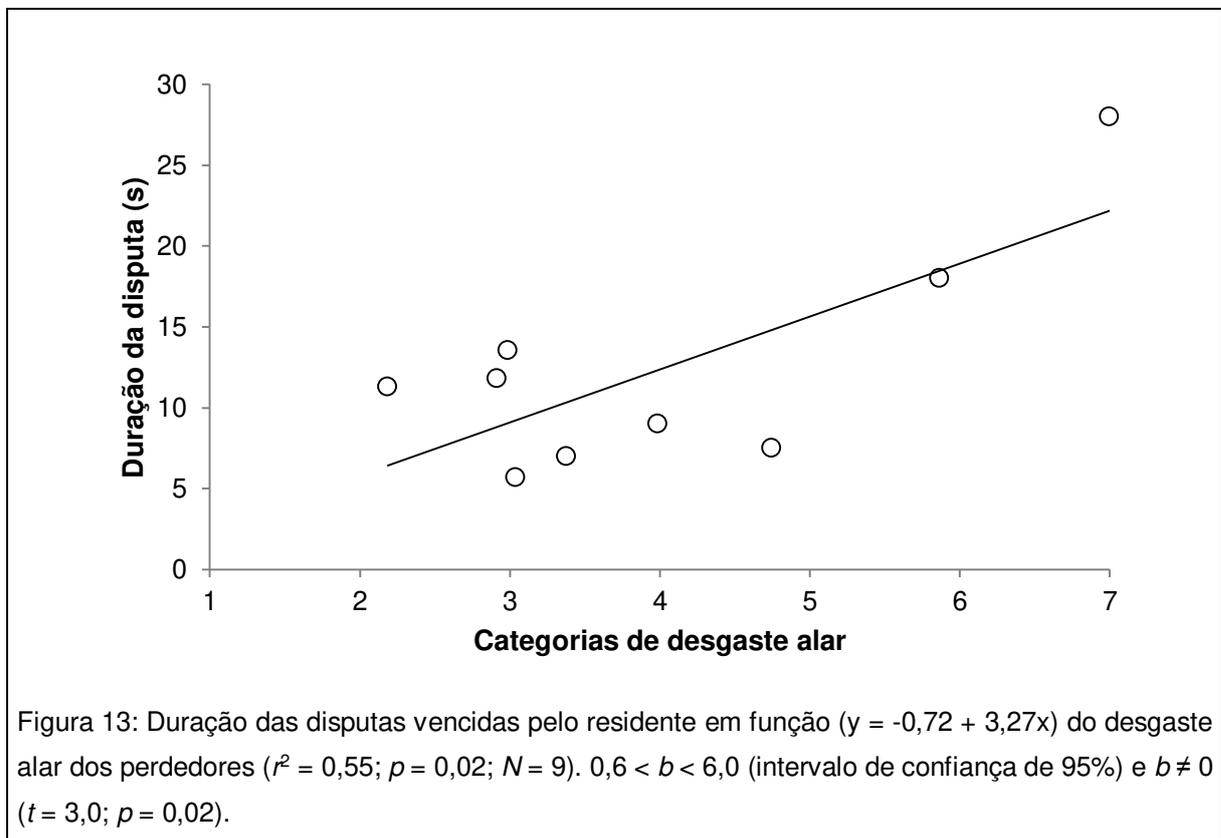


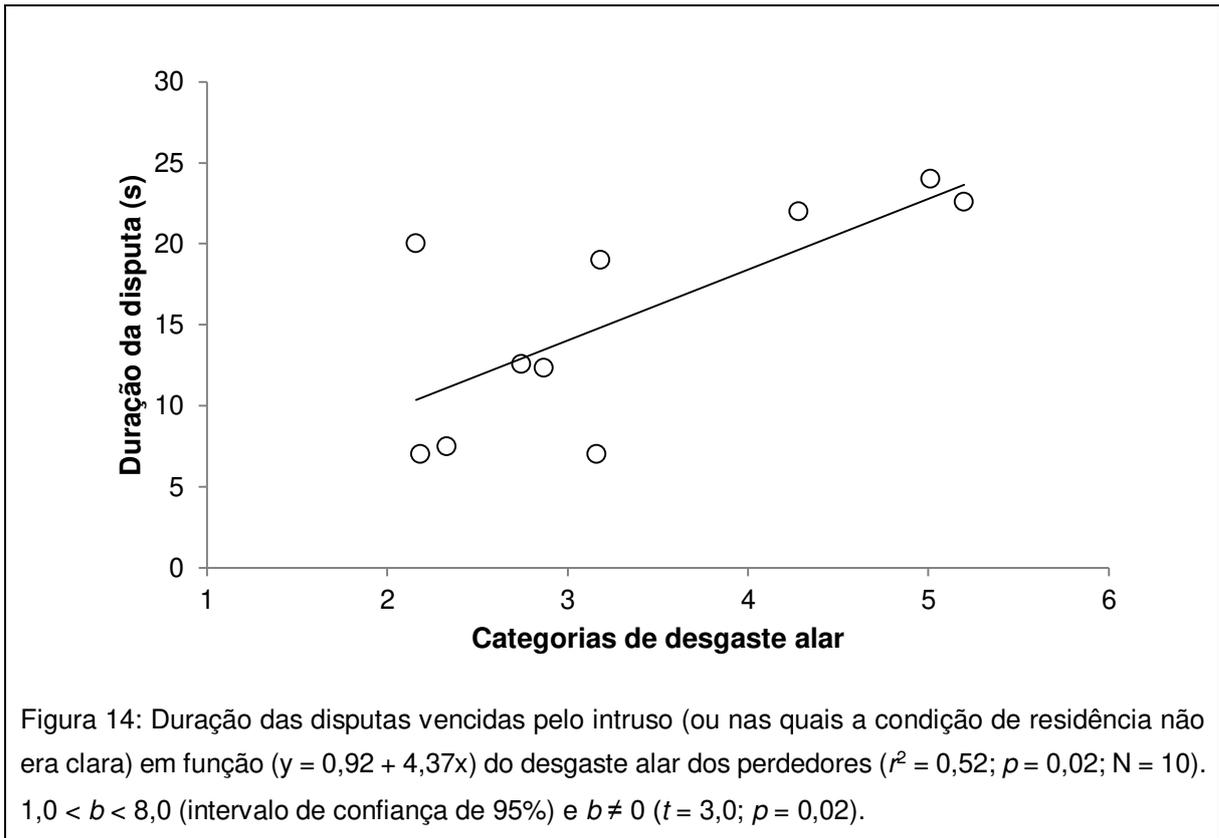
Para as interações agonísticas em que o intruso expulsou o residente do território, ou a condição de residência não era clara, não encontramos nenhuma relação entre a duração das disputas e o comprimento alar dos vencedores ( $F_{1,8} = 0,32$ ;  $r^2 = 0,04$ ;  $p = 0,60$ ;  $N = 10$ ; Figura 12), ou dos perdedores ( $F_{1,8} = 0,41$ ;  $r^2 = 0,05$ ;  $p = 0,54$ ;  $N = 10$ ; Figura 12). Também não encontramos nenhuma relação entre a duração das disputas e a massa dos vencedores ( $F_{1,8} = 0,08$ ;  $r^2 = 0,01$ ;  $p = 0,78$ ;  $N = 10$ ; Figura 12). Entretanto, ao contrário do que era esperado, houve uma relação negativa entre a duração das disputas e a massa dos perdedores ( $F_{1,8} = 7,13$ ;  $r^2 = 0,47$ ;  $p = 0,03$ ;  $N = 10$ ; Figura 12).



## 7 – Duração das Disputas e Desgaste Alar

Investigamos a relação entre a duração das disputas e o desgaste alar dos perdedores em dezenove interações agonísticas entre machos de *H. amphinome*. Para as disputas em que o residente venceu o intruso, encontramos uma relação positiva entre a duração das disputas e o desgaste alar dos perdedores ( $F_{1,8} = 7,5$ ;  $r^2 = 0,48$ ;  $p = 0,02$ ;  $N = 9$ ; Figura 13). No entanto, essa relação desapareceu ( $F_{1,7} = 1,0$ ;  $r^2 = 0,14$ ;  $p = 0,36$ ;  $N = 8$ ) após um *outlier* ser removido da análise. Para as disputas em que o intruso venceu o residente, ou a condição de residência não era clara, encontramos uma relação positiva entre a duração das disputas e o desgaste alar dos perdedores ( $F_{1,8} = 8,6$ ;  $r^2 = 0,52$ ;  $p = 0,02$ ;  $N = 10$ ; Figura 14).





## DISCUSSÃO

### **1 – Atributos dos Machos e sua Relação com o Status e o Sucesso em Disputas Territoriais**

De forma geral, o status dos machos (residente ou não residente; residente primário, ou secundário) e o seu sucesso em disputas territoriais são fortemente influenciados pelo comprimento alar em *H. amphinome*. A massa e o desgaste alar (idade) também parecem ser importantes, tanto para a determinação dos donos dos territórios, quanto para a vitória dos machos em disputas. No entanto, esses atributos (massa e idade) têm um papel significativo somente quando considerados em conjunto com o comprimento alar.

Os machos residentes nos cinco territórios observados durante o estudo foram, em média, maiores (em comprimento alar e massa) do que os machos que não estavam defendendo território nesses locais (considerados como intrusos, ou não residentes). A probabilidade de um macho ser um residente primário também aumentou proporcionalmente ao seu tamanho. Adicionalmente, nas disputas territoriais, os machos vencedores apresentaram um tamanho (comprimento alar e massa) médio maior em relação aos machos perdedores. Isso sugere que machos maiores estão acumulando como donos de territórios, fornecendo um indício de que o comprimento alar e a massa são características fenotípicas relacionadas à capacidade de luta (RHP) em *H. amphinome*. Dessa forma, a aparente vantagem do residente, nessa espécie, parece estar em conformidade com a hipótese do competidor superior, a qual parece explicar o sucesso dos machos donos de territórios em muitas espécies de borboletas territoriais (Kemp & Wiklund 2001). De fato, assimetrias em características físicas e fisiológicas parecem ser importantes na determinação do vencedor em disputas territoriais entre artrópodes terrestres (Vieira & Peixoto 2013) e borboletas (pelo menos para aquelas espécies que habitam regiões com regimes climáticos intermediários; Peixoto *et al.* 2014).

Embora tanto o comprimento alar quanto a massa sejam atributos aparentemente importantes na determinação do status dos machos e do seu sucesso em disputas territoriais, o comprimento alar apresentou um papel preponderante em todas as análises. Marini-Filho (1996) igualmente demonstrou que o sucesso nas disputas entre indivíduos de *Hamadryas* spp. (de ambos os sexos) por recursos alimentares estava relacionado ao comprimento alar, de forma que borboletas maiores venceram mais disputas do que borboletas menores. A

observação de que o comprimento alar pode estar associado ao sucesso dos machos em disputas territoriais é coerente com a diferença, nesse atributo, encontrada entre residentes e intrusos (Leimar & Enquist 1984).

Em várias espécies de artrópodes territoriais, o tamanho parece ser um fator relacionado ao RHP, visto que machos maiores vencem mais disputas e também podem obter um maior sucesso reprodutivo do que machos menores (Alcock 1981; Austad 1983; Otronen 1988; Adams & Caldwell 1990; Serrano-Meneses *et al.* 2007; Guillermo-Ferreira & Del-Claro 2012). Em pelo menos duas espécies de borboletas, nas quais os machos competem por territórios de acasalamento por meio de interações aéreas, o comprimento alar também parece estar associado ao RHP. No ninfalídeo *Limenitis weidemeyerii* e no licenídeo *Eumaeus toxea*, machos residentes e vencedores são maiores (em comprimento alar) do que machos intrusos e perdedores (Rosenberg & Enquist 1991; Martínez-Lendeck *et al.* 2007).

Situações em que machos menores apresentam uma vantagem competitiva em relação a machos maiores é raro em borboletas (Peixoto *et al.* 2014). No único caso documentado, Hernández e Benson (1998) encontraram que os machos residentes de *Heliconius sara* são menores do que os machos intrusos. No entanto, este resultado pode estar relacionado à observação de que a defesa territorial, em *H. sara*, é uma estratégia alternativa de acasalamento empregada por machos que são pouco capazes de competir pela posse de pupas de fêmeas (Hernández & Benson 1998).

Como as interações agonísticas entre machos de borboletas são caracterizadas por manobras aéreas sem contato físico (em geral), não está claro como o comprimento alar poderia influenciar na vantagem competitiva dos machos de *H. amphinome*. De fato, em várias espécies de borboletas, o comprimento alar não parece estar associado com a determinação do vencedor de uma disputa (Kemp & Wiklund 2001), como ocorre com *Papilio polyxenes* (Lederhouse 1982), *Hypolimnas bolina* (Kemp 2000), *Melanitis leda* (Kemp 2003), *Chrysozephyrus smaragdinus* (Takeuchi 2006), *Pararge aegeria* (Bergman *et al.* 2007) e *Paryphthimoides phronius* (Peixoto & Benson 2008). No entanto, esses resultados podem ser um efeito do baixo tamanho amostral usado nesses estudos.

Como machos maiores possuem uma aparente vantagem competitiva sobre machos menores em *H. amphinome*, é possível que o comprimento alar esteja associado a outras variáveis não avaliadas neste estudo, como a carga alar (*loading*), o *design* das asas, ou a razão de aspecto (*aspect ratio*), por exemplo. Essas variáveis estão relacionadas com a velocidade de voo (Dudley & Srygley 1994) e com a capacidade de aceleração das borboletas (Berwaerts *et al.* 2002), sendo que a carga alar também é uma medida diretamente

proporcional à massa muscular do tórax (Wickman 1992; mas veja também Kemp 2011). Assim, como os machos de *H. amphinome* se envolvem em disputas territoriais caracterizadas por voos rápidos e manobras aéreas bruscas, indivíduos com asas maiores poderiam possuir também mais habilidade de voo (e capacidade de aceleração), ou, alternativamente, um voo mais energeticamente eficiente e, assim, maior sucesso em disputas aéreas.

As interações agonísticas aéreas entre machos de borboletas, libélulas e outros insetos têm sido tradicionalmente vistas como exemplos da guerra-de-desgaste energética (Kemp 2013), na qual as disputas (sem contato físico) são decididas pelo tempo em que cada competidor consegue permanecer na interação (Marden & Waage 1990). De fato, os machos de várias espécies de borboletas e libélulas comumente se envolvem em disputas territoriais caracterizadas por manobras aéreas custosas, que consomem uma grande quantidade de energia (Marden & Waage 1990; Vande Velde & Van Dyck 2013). Desse modo, as reservas energéticas (que estão associadas a um maior tamanho e massa corporal) deveriam ser importantes para a resolução dos confrontos entre esses animais, de forma que machos que possuíssem uma maior quantidade de lipídios teriam uma vantagem competitiva em relação a rivais com menores reservas de gordura (Marden & Waage 1990; Plaistow & Siva-Jothy 1996; Serrano-Meneses *et al.* 2007; Junior & Peixoto 2013).

No caso de borboletas, existem evidências de que as reservas energéticas (lipídios) podem ser importantes na resolução das disputas territoriais em algumas espécies (Martínez-Lendech *et al.* 2007; Peixoto & Benson 2011). Como a quantidade de gordura está associada à grande persistência em interações agonísticas, as disputas nessas espécies parecem ser longas. Em *Hermeuptychia fallax*, por exemplo, em que a massa é um fator relacionado ao RHP, a duração média das disputas em que o intruso venceu o residente foi de 1581 segundos (Peixoto & Benson 2012). No entanto, em *H. amphinome*, a duração média das disputas em que o intruso venceu o residente (ou a condição de residência não era clara) foi de apenas 15,4 segundos. Isso, aliado ao resultado de que a massa não desempenhou um papel relevante na determinação do status dos machos e do seu sucesso em interações agonísticas, parece indicar que as reservas energéticas não são importantes na determinação do vencedor em disputas territoriais entre machos de *H. amphinome*. Por outro lado, talvez a massa muscular do tórax (associada à aceleração do voo e às manobras aéreas) seja um fator mais preponderante para a resolução das disputas do que a quantidade de lipídios (reservas energéticas). Para investigar essa hipótese, estudos futuros devem analisar a relação entre a massa muscular associada ao voo e a massa corporal total (*flight muscle ratio* – FMR; Marden 1989) como um possível fator relacionado ao RHP em *H. amphinome*.

O desgaste alar também foi um atributo importante na determinação do status dos machos, da sua proporção de vitórias e do seu sucesso em disputas territoriais, mas apenas quando essa variável foi considerada em conjunto com o comprimento alar. Assim, machos mais velhos aparentemente possuem maiores chances de serem donos de territórios e vencerem disputas do que machos mais jovens. Esses resultados podem indicar que indivíduos mais velhos se arriscam mais em interações agonísticas custosas, pois possuem um menor valor reprodutivo residual (Kemp & Wiklund 2001; Fischer *et al.* 2008; Kemp 2013). Assim, conforme a idade aumenta, os machos podem aumentar seu investimento em comportamentos mais agressivos, já que seu sucesso reprodutivo será pouco influenciado em decorrência do acúmulo de custos oriundos das interações agonísticas (Kemp 2006). Mas, como o efeito do desgaste alar sozinho sobre o status dos machos e seu sucesso em disputas parece pequeno, isso pode indicar que assimetrias na capacidade de luta (comprimento alar e massa) têm um papel preponderante para o sucesso dos indivíduos em interações agonísticas (Lee *et al.* 2014). Por outro lado, a variação em desgaste alar observada entre os machos pode não estar associada à idade (visto que essa variável não foi medida diretamente), mas ser o produto de diferentes níveis de agressividade e atividade entre machos vitoriosos e perdedores.

Finalmente, algumas disputas entre machos de *H. amphinome* foram vencidas por residentes menores do que seus rivais (intrusos). Isso sugere que a condição de residência pode ter um efeito positivo sobre o sucesso dos machos em disputas territoriais e que tal efeito pode ser devido à assimetria no valor do recurso (V) entre residentes e intrusos (Parker 1974; Enquist & Leimar 1987). Isso ocorre, por exemplo, na espécie de peixe *Kryptolebias marmoratus*, na qual os machos donos de territórios são mais agressivos do que os intrusos e vencem mais disputas, indicando a existência de uma assimetria de motivação entre residentes e intrusos (Huang & Hsu 2015). Os donos de territórios podem atribuir maior valor ao local de defesa, por exemplo, quando o tempo de residência permite aos machos obter informações acerca da qualidade do território, a qual pode ser influenciada pela taxa de visitação de fêmeas (Kemp & Wiklund 2001; Bergman *et al.* 2010). O tempo de residência também pode aumentar o valor subjetivo do recurso para os machos, de modo que quanto maior a familiaridade com o local de defesa, maior a vantagem competitiva em disputas territoriais (Takeuchi & Honda 2009). Como donos já estabelecidos possuem uma maior probabilidade de retornar ao mesmo território em dias sucessivos, em comparação com machos recém-chegados (veja Capítulo 1), é provável que, em *H. amphinome*, machos residentes atribuam maior valor ao local de defesa do que machos intrusos.

## 2 – Comparação entre Modelos Baseados na Teoria dos Jogos

Em *H. amphinome*, de modo geral, o tamanho (comprimento alar e massa) dos machos vencedores e perdedores não afeta a duração das disputas. Portanto, não podemos tirar conclusões acerca das regras usadas pelos machos para resolver confrontos territoriais nesta espécie (Taylor & Elwood 2003). Além disso, como não temos informações detalhadas acerca da capacidade cognitiva de *H. amphinome* (e de outras espécies de borboletas), explicações complexas sobre os processos envolvidos na decisão do vencedor das disputas (como avaliação mútua, por exemplo) devem ser consideradas com cautela (Elwood & Arnott 2012).

Ao contrário do que era esperado, encontramos uma relação negativa entre a duração das disputas e a massa dos perdedores para o conjunto de interações em que o intruso venceu o residente (ou a residência não era clara). Isso poderia indicar que machos mais pesados estariam desistindo dos confrontos mais cedo do que machos mais leves, o que vai de encontro às evidências coletadas em outras análises. Pode ser que os machos mais pesados também sejam mais novos (jovens) e que os machos mais leves também sejam mais velhos, pois é esperado que a quantidade de lipídios (e, por conseguinte, a massa) diminua com a idade (Kemp 2002b). Assim, a idade poderia ser um fator mais decisivo do que a massa na determinação do tempo de permanência dos machos em disputas territoriais em *H. amphinome*.

Como não encontramos evidências a favor da avaliação mútua de RHP entre machos rivais durante as disputas (pelo menos quanto ao comprimento alar e à massa), a possibilidade dos estalos constituírem uma sinalização honesta da capacidade de luta não parece provável. No entanto, os estalos ainda poderiam sinalizar a motivação dos machos em interações agonísticas. Assim, um residente já estabelecido, que valoriza a posse do território, poderia usar os estalos para informar seu status de uma forma não ambígua durante as disputas. Já um intruso, por outro lado, poderia permanecer silencioso (não emitir estalos), já que ele não pretende contestar o território devido à assimetria no valor do recurso e não seria interessante provocar possíveis custos oriundos da agressão do dono.

### 3 – Duração das Disputas e Desgaste Alar

A relação positiva entre a duração das disputas territoriais e o desgaste alar dos machos perdedores indica que machos mais velhos tendem a permanecer mais tempo em uma disputa (dessa forma, estando sujeitos a acumular mais custos) em relação aos machos mais jovens. Como machos velhos têm menos a perder em termos de sucesso reprodutivo futuro, visto que eles possuem um valor reprodutivo residual menor, eles estariam mais dispostos a persistir em disputas territoriais (Kemp 2002a; Fischer *et al.* 2008).

A demanda conflitante entre o esforço atual e oportunidades futuras de acasalamento pode ser um fator importante na determinação da persistência dos machos de *H. amphinome* em interações agonísticas. Devido ao ambiente estável, à grande sobreposição de gerações e à estação reprodutiva relativamente longa (veja Capítulo 1), os machos poderiam se tornar progressivamente mais agressivos conforme a idade avança, em comparação com espécies univoltinas, por exemplo (Kemp *et al.* 2006a). Desse modo, indivíduos jovens poderiam gastar menos tempo em disputas, ou empregar estratégias alternativas de acasalamento, uma vez que sua aptidão não seria tão afetada por um baixo sucesso reprodutivo imediato.

## REFERÊNCIAS

- Adams ES & Caldwell RL (1990) Deceptive communication in asymmetric fights of the stomatopod crustacean *Gonodactylus bredini*. *Animal Behaviour*, 39: 706-716.
- Alcock J (1981) Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 309-317.
- Alcock J & Gwynne D (1988) The mating system of *Vanessa kershawi*: Males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 116-124.
- Andersson M (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arnott G & Elwood RW (2009) Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77: 991-1004.
- Austad SN (1983) A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behaviour*, 31: 59-73.
- Bergman M, Gotthard K, Berger D, Olofsson M, Kemp DJ & Wiklund C (2007) Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274: 1659-1665.
- Bergman M, Olofsson M & Wiklund C (2010) Contest outcome in a territorial butterfly: The role of motivation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 3027-3033.
- Berwaerts K, Van Dyck H & Aerts P (2002) Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, 16: 484-491.
- Briffa M & Hardy ICW (2013) Introduction to animal contests. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 1-4. Cambridge University Press, Cambridge.

- Briffa M, Hardy ICW, Gammell MP, Jennings DJ, Clarke DD & Goubault M (2013) Analysis of animal contest data. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 47-85. Cambridge University Press, Cambridge.
- Buzatto BA & Machado G (2008) Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a neotropical harvestman. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 85-94.
- CEPAGRI – Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura. <http://www.cpa.unicamp.br> (acesso em 20/08/2009).
- Chai P (1988) Wing coloration of free-flying neotropical butterflies as a signal learned by a specialized avian predator. *Biotropica*, 20: 20-30.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Gibson RM, Guinness FE (1979) The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behavior*, 27: 211-225.
- Davies NB (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: The resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.
- Dudley R & Srygley R (1994) Flight physiology of neotropical butterflies: Allometry of airspeeds during natural free flight. *Journal of Experimental Biology*, 191: 125-139.
- Eff D (1962) A little about the little-known *Papilio indra minori*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 16: 137-143.
- Elwood RW & Arnott G (2012) Understanding how animals fight with Lloyd Morgan's canon. *Animal Behaviour*, 84: 1095-1102.
- Enquist M & Leimar O (1983) Evolution of fighting behavior – Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387-410.

- Enquist M & Leimar O (1987) Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127: 187-205.
- Fischer K, Perlick J & Galetz T (2008) Residual reproductive value and male mating success: Older males do better. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275: 1517-1524.
- Guaratini MTG, Gomes EPC, Tamashiro JY & Rodrigues RR (2008) Composição florística da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 31: 323-337.
- Guillermo-Ferreira R & Del-Claro K (2012) Territoriality and male-biased sexual size dimorphism in *Argia reclusa* (Odonata: Zygoptera). *Acta Ethologica*, 15: 101-105.
- Hardy ICW & Briffa M (2013) *Animal Contests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hernández MIM & Benson WW (1998) Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): A paradoxical strategy? *Animal Behaviour*, 56: 533-540.
- Huang WL & Hsu Y (2015) Asymmetrical resource ownership increases owners' and reduces non-owners' motivation to fight in the mangrove rivulus, *Kryptolebias marmoratus*. *Ethology*, 121: 1-7.
- Jenkins D (1983) Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum*, 81: 1-146.
- Junior RSL & Peixoto PEC (2013) Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. *Animal Behaviour*, 85: 663-669.
- Kemp DJ (2000) Contest behavior in territorial male butterflies: Does size matter? *Behavioral Ecology*, 11: 591-596.

- Kemp DJ (2002a) Sexual selection constrained by life history in a butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269: 1341-1345.
- Kemp DJ (2002b) Butterfly contests and flight physiology: Why do older males fight harder? *Behavioral Ecology*, 13: 456-461.
- Kemp DJ (2003) Twilight fighting in the evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): Age and residency effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 7-13.
- Kemp DJ (2005) Contrasting lifetime patterns of territorial success in the nymphalid butterflies *Hypolimnas bolina* and *Melanitis leda*: A question of flight physiology? *Australian Journal of Zoology*, 53: 361-367.
- Kemp DJ (2006) Ageing, reproductive value, and the evolution of lifetime fighting behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 565-578.
- Kemp DJ (2011) Sexual selection and morphological design: The tale of two territorial butterflies. *Australian Journal of Zoology*, 58: 289-294.
- Kemp DJ (2013) Contest behaviour in butterflies: Fighting without weapons. Em: ICW Hardy & M Briffa (eds.) *Animal Contests*, pp. 134-146. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kemp DJ & Wiklund C (2001) Fighting without weaponry: A review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 429-442.
- Kemp DJ, Wiklund C & Gotthard K (2006a) Life history effects upon contest behaviour: Age as a predictor of territorial contest dynamics in two populations of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* L. *Ethology*, 112: 471-477.
- Kemp DJ, Wiklund C & Van Dyck H (2006b) Contest behaviour in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): seasonal phenotypic plasticity and the functional significance of flight performance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 403-411.

- Köppen W (1948) *Climatologia*. Fondo Cultura Economica, Pánuco.
- Lederhouse RC (1982) Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 109-118.
- Lee VE, Head ML, Carter MJ & Royle NJ (2014) Effects of age and experience on contest behavior in the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*. *Behavioral Ecology*, 25: 172-179.
- Lehnert MS, Emmel TC & Garraway E (2013) Male-male interactions in the endangered homerus swallowtail, *Papilio homerus* (Lepidoptera: Papilionidae), in Jamaica. *Caribbean Journal of Science*, 47: 57-66.
- Leimar O & Enquist M (1984) Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 111: 475-491.
- Marden JH (1989) Bodybuilding dragonflies: Costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiological Zoology*, 62: 505-521.
- Marden JH & Waage JK (1990) Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39: 954-959.
- Marini-Filho OJ (1996) Defesa de recursos alimentares e interações aéreas entre borboletas simpátricas do gênero *Hamadryas*. Tese (mestrado), Universidade Estadual de Campinas. 73p.
- Marini-Filho OJ & Benson WW (2010) Use of sound and aerial chases in sexual recognition in Neotropical *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 5-12.
- Martínez-Lendech N, Córdoba-Aguilar A & Serrano-Meneses MA (2007) Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the

butterfly *Eumaeus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Ethology*, 25: 195-199.

Maynard Smith J & Price GR (1973) The logic of animal conflict. *Nature*, 246: 15-18.

Maynard Smith J (1976) Evolution and the theory of games. *American Scientist*, 64: 41-45.

Mesterton-Gibbons M, Marden JH & Dugatkin LA (1996) On wars of attrition without assessment. *Journal of Theoretical Biology*, 181: 65-83.

Monge-Nájera J, Hernández F, González MI, Soley J, Araya J & Zolla S (1998) Spatial distribution, territoriality and sound production by tropical cryptic butterflies (*Hamadryas*, Lepidoptera: Nymphalidae): Implications for the “industrial melanism” debate. *Revista de Biología Tropical*, 46: 297-330.

Otronen M (1988) The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Annales Zoologici Fennici*, 25: 191-201.

Parker GA (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 223-243.

Payne RJH (1998) Gradually escalating fights and displays: The cumulative assessment model. *Animal Behaviour*, 56: 651-662.

Payne RJH & Pagel M (1996) Escalation and time costs in displays of endurance. *Journal of Theoretical Biology*, 183: 185-193.

Peixoto PEC & Benson WW (2008) Body mass and not wing length predicts territorial success in a tropical satyrinae butterfly. *Ethology*, 114: 1069-1077.

Peixoto PEC & Benson WW (2011) Fat and body mass predict residency status in two tropical satyrine butterflies. *Ethology*, 117: 722-730.

- Peixoto PEC & Benson WW (2012) Influence of previous residency and body mass in the territorial contests of the butterfly *Hermeuptychia fallax* (Lepidoptera: Satyrinae). *Journal of Ethology*, 30: 61-68.
- Peixoto PEC, Medina AM & Mendoza-Cuenca L (2014) Do territorial butterflies show a macroecological fighting pattern in response to environmental stability? *Behavioural Processes*, 109: 14-20.
- Pettirossi N (2009) Riqueza, abundância e composição de espécies de borboletas frugívoras (Lepidoptera, Nymphalidae) da Reserva Florestal Mata de Santa Genebra, Campinas, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 25: 13-29.
- Plaistow S & Siva-Jothy MT (1996) Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263: 1233-1239.
- Rosenberg RH & Enquist M (1991) Contest behavior in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): The effect of size and residency. *Animal Behaviour*, 42: 805-811.
- Rutowski RL (1991) The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *American Naturalist*, 138: 1121-1139.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Méndez V, Layen SJ & Székely T (2007) Sexual size dimorphism in the American rubyspot: Male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*, 73: 987-997.
- Shields O (1967) Hilltopping: An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 6: 69-178.
- Stuart-Fox D (2006) Testing game theory models: Fighting ability and decision rules in chameleon contests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273: 1555-1561.

- Takeuchi T (2006) Matter of size or matter of residency experience? Territorial contest in a green hairstreak, *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ethology*, 112: 293-299.
- Takeuchi T & Honda K (2009) Early comers become owners: Effect of residency experience on territorial contest dynamics in a lycaenid butterfly. *Ethology*, 115: 767-773.
- Taylor PW & Elwood RW (2003) The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour*, 65: 1195-1202.
- Vande Velde L & Van Dyck H (2013) Lipid economy, flight activity and reproductive behaviour in the speckled wood butterfly: On the energetic cost of territory holding. *Oikos*, 122: 555-562.
- Vieira MC & Peixoto PE (2013) Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. *Functional Ecology*, 27: 305-313.
- Watt WB, Chew FS, Snyder LR, Watt AG & Rothschild DE (1977) Population structure of pierid butterflies. *Oecologia*, 27: 1-22.
- Wickman P-O (1985) Territorial defense and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera, Satyridae). *Animal Behaviour*, 33: 1162-1168.
- Wickman P-O (1992) Sexual selection and butterfly design – A comparative study. *Evolution*, 46: 1525-1536.
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*, 5<sup>a</sup> ed. Pearson, London.

## CONCLUSÃO GERAL

Após mais de cinquenta anos de incerteza quanto à existência de territorialidade dentro do gênero *Hamadryas* (veja Ross 1963), os resultados obtidos neste estudo mostram, de forma ostensiva, que os machos de *H. amphinome* defendem territórios de acasalamento. As evidências que coletamos também apontam para um sistema de defesa de sítios sem recursos para as fêmeas (*landmark encounter sites*; Davies 1978; Alcock 1987; Chaves *et al.* 2006), estabelecidos ao redor de árvores emergentes em clareiras e bordas de matas.

Machos e fêmeas de *H. amphinome* diferem em certas características fenotípicas, como comprimento alar, índice de *loading*, e na frequência de indivíduos em diferentes categorias de desgaste alar (idade). Tais diferenças podem existir devido aos diferentes comportamentos reprodutivos de machos e fêmeas, que são suscetíveis a diferentes pressões seletivas, como competição intraespecífica (no caso dos machos) e seleção de fecundidade (no caso de fêmeas).

Características temporais e espaciais do comportamento territorial de *H. amphinome* (como exposição dos poleiros, orientação nos poleiros, horários do período territorial, horário de pico das disputas, etc.) são influenciadas, pelo menos em parte, pela temperatura do ar e pela irradiação solar. De fato, as condições ambientais são fatores importantes na regulação da atividade de organismos ectotérmicos, como borboletas e outros insetos (Clench 1966; Kingsolver 1985; Ide 2002; Vande Velde *et al.* 2011), embora a disponibilidade de fêmeas receptivas talvez seja um componente mais preponderante na determinação dos padrões comportamentais diários e sazonais dos machos (Kemp & Rutowski 2001; Ide 2004; Peixoto & Benson 2009).

Em *H. amphinome*, os machos residentes, os residentes primários e os machos vencedores possuem um maior comprimento alar do que os não residentes, residentes secundários e machos perdedores, respectivamente. Assim, o comprimento alar parece ser um provável fator relacionado ao RHP nessa espécie, como também acontece em *Limenitis weidemeyerii* (Rosenberg & Enquist 1991) e *Eumaeus toxea* (Martínez-Lendech *et al.* 2007). A massa também parece explicar o status e o sucesso dos machos em disputas, embora seu efeito sozinho seja muito pequeno, podendo ser um subproduto de sua relação positiva com o comprimento alar.

Ainda não está claro como o comprimento alar se relaciona com a vantagem territorial documentada, uma vez que, pelo que se pode observar a olho nu, não ocorre contato físico durante as disputas. No entanto, como a observação das disputas é dificultada pela

altura e distância em que os machos voam, toques acidentais entre os indivíduos durante as interações agonísticas talvez ocorram, podendo levar à eventual quebra de partes das asas. Curiosamente, machos e fêmeas de *Hamadryas* spp. podem se engajar em disputas físicas pela posse de fontes de alimento (Marini-Filho & Benson 2010).

Em *H. amphinome*, os residentes vencem a maioria das disputas, assim como acontece em praticamente todas as espécies de borboletas territoriais (Kemp & Wiklund 2001). O sucesso dos donos dos territórios, nessa espécie, parece estar relacionado ao acúmulo dos melhores competidores (machos maiores, tanto em comprimento alar, como em massa) no papel de residentes (veja Rosenberg & Enquist 1991). Ainda assim, o sucesso dos residentes pode estar associado, em parte, à maior valorização do território (recurso) pelos donos, permitindo-os vencerem intrusos com maior RHP (Enquist & Leimar 1987). No entanto, isso não foi apropriadamente investigado no presente trabalho.

O desgaste alar (considerado como uma estimativa da idade) também foi um atributo importante na determinação do status dos machos e do seu sucesso em disputas territoriais em *H. amphinome*. No entanto, assim como a massa, seu efeito sozinho não é relevante. Por outro lado, encontramos uma associação positiva entre a persistência dos machos perdedores em interações agonísticas e seu desgaste alar. Isso poderia indicar que indivíduos mais velhos são mais agressivos e se arriscam mais, permanecendo mais tempo em disputas do que indivíduos jovens, como testado empiricamente para *Hypolimnas bolina* (Kemp 2002) e *Bicyclus anynana* (Fischer *et al.* 2008).

Questões que não foram investigadas aqui, mas que poderiam ser importantes para a resolução das disputas territoriais em *H. amphinome*, são: a existência de possíveis estratégias alternativas de acasalamento, bem como a variação no sucesso reprodutivo dos machos que empregam diferentes estratégias; a morfologia das asas de vencedores e perdedores; e o papel desempenhado pela experiência dos machos em encontros prévios na determinação tanto da duração das disputas quanto do vencedor em encontros futuros (*e.g.* Kemp & Wiklund 2004; Hsu *et al.* 2006). A investigação de fatores com potencial para influenciar a motivação dos machos em disputas territoriais pode aumentar a nossa compreensão sobre as estratégias usadas pelos indivíduos durante as interações agonísticas.

Finalmente, os estalos ocorrem em virtualmente todas as interações agonísticas de *H. amphinome*, bem como durante o cortejo. Embora a hipótese mais aceita seja de que a função primordial dos estalos é auxiliar no reconhecimento sexual (Marini-Filho & Benson 2010; Garzón-Orduña 2012), seu papel durante as disputas territoriais parece ser mais relevante, uma vez que várias espécies de *Hamadryas* monomórficas perderam a habilidade

de produzir sons durante a evolução (Garzón-Orduña *et al.* 2013). Mesmo que os estalos tenham um papel importante na resolução das disputas territoriais, não sabemos qual ele poderia ser. Existe a possibilidade de que os estalos carreguem informações sobre o RHP, ou sobre o estado motivacional dos machos. Assim, estudos futuros poderiam comparar o comportamento territorial de *H. amphinome* e de *H. arete*, espécie cujos machos foram observados em interações agonísticas pela posse de territórios de acasalamento na mesma área. Diferenças nos sistemas de acasalamento, bem como nas regras usadas pelos machos para a resolução das disputas, entre essas duas espécies, poderiam ajudar a esclarecer o papel dos estalos durante os confrontos, visto que os machos de *H. arete* não produzem som e a espécie possui dimorfismo sexual (Marini-Filho & Benson 2010; Garzón-Orduña 2012).

## REFERÊNCIAS

- Alcock J (1987) Leks and hilltopping in insects. *Journal of Natural History*, 21: 319-328.
- Chaves GW, Pato CEG & Benson WW (2006) Complex non-aerial contests in the lekking butterfly *Charis cadytis* (Riodinidae). *Journal of Insect Behavior*, 19: 179-196.
- Clench HK (1966) Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology*, 47: 1021-1034.
- Davies NB (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: The resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.
- Enquist M & Leimar O (1987) Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127: 187-205.
- Fischer K, Perlick J & Galetz T (2008) Residual reproductive value and male mating success: Older males do better. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275: 1517-1524.
- Garzón-Orduña IJ (2012) Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 37: 84-101.
- Garzón-Orduña IJ, Marini-Filho O, Johnson SG & Penz CM (2013) Phylogenetic relationships of *Hamadryas* (Nymphalidae: Biblidinae) based on the combined analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, 29: 629-642.
- Hsu Y, Earley RL & Wolf LL (2006) Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: Mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews*, 81: 33-74.
- Ide JY (2002) Seasonal changes in the territorial behaviour of the satyrine butterfly *Lethe diana* are mediated by temperature. *Journal of Ethology*, 20: 71-78.

- Ide JY (2004) Diurnal and seasonal changes in the mate-locating behavior of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Research*, 19: 189-196.
- Kemp DJ (2002) Sexual selection constrained by life history in a butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269: 1341-1345.
- Kemp DJ & Rutowski RL (2001) Spatial and temporal patterns of territorial mate locating behaviour in *Hypolimnas bolina* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Natural History*, 35: 1399-1411.
- Kemp DJ & Wiklund C (2001) Fighting without weaponry: A review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 429-442.
- Kemp DJ & Wiklund C (2004) Residency effects in animal contests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: 1707-1712.
- Kingsolver JG (1985) Butterfly thermoregulation: Organismic mechanisms and population consequences. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 24: 1-20.
- Marini-Filho OJ & Benson WW (2010) Use of sound and aerial chases in sexual recognition in Neotropical *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 5-12.
- Martínez-Lendeck N, Córdoba-Aguilar A & Serrano-Meneses MA (2007) Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the butterfly *Eumaeus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Ethology*, 25: 195-199.
- Peixoto PEC & Benson WW (2009) Daily activity patterns of two co-occurring tropical satyrine butterflies. *Journal of Insect Science*, 9:54.
- Rosenberg RH & Enquist M (1991) Contest behavior in Weidemeyer's admiral butterfly *Limnitis weidemeyerii* (Nymphalidae): The effect of size and residency. *Animal Behaviour*, 42: 805-811.

Ross G (1963) Evidence for lack of territoriality in two species of *Hamadryas* (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 2: 241-246.

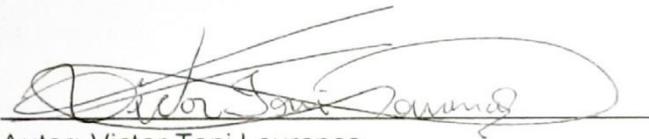
Vande Velde L, Turlure C & Van Dyck H (2011) Body temperature and territory selection by males of the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): What makes a forest sunlit patch a rendezvous site? *Ecological Entomology*, 36: 161-169.

**ANEXOS**

**Profa. Dra. Rachel Meneguello**  
Presidente  
Comissão Central de Pós-Graduação  
**Declaração**

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada "Defesa de territórios de acasalamento por machos da estaladeira-vermelha, *Hamadryas amphinome* (Lepidoptera: Nymphalidae), uma borboleta neotropical", não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 29/05/2015



Autor: Victor Toni Lourenço  
RG n.º 35.132,384-3



Orientador: Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson  
RG n.º W118652-I

## DECLARAÇÃO

Declaro para os devidos fins que o conteúdo de minha dissertação de Mestrado/tese de Doutorado intitulada "Defesa de territórios de acasalamento por machos da estaladeira-vermelha, *Hamadryas amphinome* (Lepidoptera: Nymphalidae), uma borboleta neotropical":

não se enquadra no § 4º do Artigo 1º da Informação CCPG 002/13, referente a bioética e biossegurança.

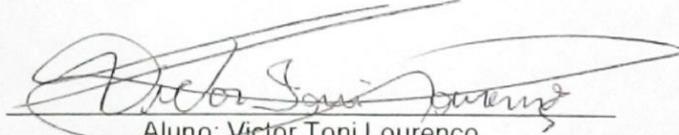
Tem autorização da(s) seguinte(s) Comissão(ões):

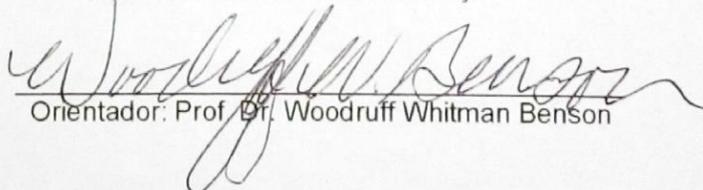
CIBio – Comissão Interna de Biossegurança , projeto No. \_\_\_\_\_, Instituição: \_\_\_\_\_

CEUA – Comissão de Ética no Uso de Animais , projeto No. \_\_\_\_\_, Instituição: \_\_\_\_\_

CEP - Comissão de Ética em Pesquisa, protocolo No. \_\_\_\_\_, Instituição: \_\_\_\_\_

\* Caso a Comissão seja externa ao IB/UNICAMP, anexar o comprovante de autorização dada ao trabalho. Se a autorização não tiver sido dada diretamente ao trabalho de tese ou dissertação, deverá ser anexado também um comprovante do vínculo do trabalho do aluno com o que constar no documento de autorização apresentado.

  
Aluno: Victor Toni Lourenço

  
Orientador: Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

Para uso da Comissão ou Comitê pertinente:

Deferido  Indeferido

Carimbo e assinatura

Para uso da Comissão ou Comitê pertinente:

Deferido  Indeferido

Carimbo e assinatura